



HAL
open science

Les mécanismes d'assemblage des plantes adventices et leur contribution à la transition agroécologique

Adrien Berquer

► **To cite this version:**

Adrien Berquer. Les mécanismes d'assemblage des plantes adventices et leur contribution à la transition agroécologique. Sciences agricoles. Université de La Rochelle, 2022. Français. NNT : 2022LAROS008 . tel-03580182

HAL Id: tel-03580182

<https://hal.science/tel-03580182>

Submitted on 14 Oct 2022

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.



LA ROCHELLE UNIVERSITÉ

ÉCOLE DOCTORALE

-
618

Laboratoire CNRS UMR 7372 CEBC
Centre d'Études Biologiques de Chizé

THÈSE

présentée par

Adrien BERQUER

soutenue le 27 janvier 2022
pour l'obtention du grade de Docteur de La Rochelle Université
Discipline : Biologie de l'environnement, des populations, Écologie

Les mécanismes d'assemblage des plantes adventices et leur contribution à la transition agroécologique

JURY :

Guillaume FRIED
Nathalie MACHON
Audrey ALIGNIER
Pascale GARCIA
Sabrina GABA
Olivier MARTIN

Chargé de projet de recherche, ANSES, Rapporteur
Professeure, CESCO Muséum National d'Histoire Naturelle, Rapportrice
Chargée de recherche, INRAE BAGAP, Examinatrice
Professeure, LIENSS, La Rochelle Université, Examinatrice
Directrice de recherche, INRAE Agripop, Chizé, Directrice de thèse
Chargé de recherche, INRAE BioSP, Avignon, Directeur de thèse

*“ Le présent n'est pas un passé en puissance,
il est le moment du choix et de l'action ”*

Simone de Beauvoir



Phelipanche nana
parcelle de colza, juin 2021 à Usseau (79)

Avant propos

Les différentes études présentées ci-dessous ont été conduites au Centre d'Études Biologiques de Chizé, CEBC UMR7372 du CNRS, et USC1339 de l'INRAE, également affilié à La Rochelle Université. Les données des études effectuées durant la thèse et présentées dans les prochains chapitres sont issues des suivis de la Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre (ZAPVS). La thèse a été financée par le CNRS et par la région Nouvelle-Aquitaine via le projet 2018-2022 « Multistress » porté par Olivier Chastel, et est rattachée à l'école doctorale 618 EUCLIDE de La Rochelle Université.

Le manuscrit s'organise en chapitres correspondant à des articles publiés, en révision ou en préparation. Le contexte de la thèse et l'état de l'art sur l'agroécologie et l'écologie du modèle d'étude est présenté au chapitre I introductif, les chapitres II à IV correspondent aux trois études faisant chacune l'objet d'un article, le chapitre V permet de comprendre la contribution de la thèse aux connaissances scientifiques et de remettre en perspective ces résultats dans un contexte général. La bibliographie utilisée au cours de la thèse sera présentée dans un chapitre final (VI) bibliographique.

Résumé

L'agriculture intensive a de nombreuses externalités négatives. De plus en plus d'études mettent en évidence des moyens de les réduire, en substituant les intrants chimiques par des pratiques agroécologiques, valorisant les solutions fondées sur la nature. La compétition pourrait être un levier agroécologique pour réguler les plantes adventices et ainsi réduire les pertes de rendement. Si les plantes adventices préemptent les ressources aux plantes de cultures, la capacité compétitrice des plantes de culture et l'effet sur la limitation d'accès aux ressources pour les plantes adventices reste peu étudiée. Cette thèse a pour objectif de comprendre et quantifier le rôle de la compétition sur l'assemblage des plantes adventices des parcelles de grandes cultures de la Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre, en tenant compte des effets des pratiques agricoles et des caractéristiques paysagères. Je montre que la compétition est un mécanisme majeur de la diversité et de l'abondance des assemblages dans les parcelles, et qu'elle surpasse l'effet des pratiques. Si ces dernières ont souvent des effets négatifs sur la diversité florale, elles n'ont pas toujours d'effet positif sur la production agricole. Ces effets sont très dépendants du contexte, tel que la composition du paysage, le type de culture, et la localisation de l'assemblage dans la parcelle. Enfin, certains éléments du paysage, riches en espèces, peuvent être préservés dans un but de gérer durablement les agroécosystèmes et conserver la biodiversité. En conclusion, la réduction des intrants chimiques semble possible et ces travaux ouvrent de nouvelles perspectives pour la transition agroécologique, et une agriculture plus durable.

Abstract

Conventional farming has major negative environmental externalities. An increasing number of studies highlighted that nature-based solutions could replace agrochemicals. Plant-plant competition has been suggested as an agroecological lever to control weeds and therefore reduce yield loss. Although crop-weed competition has been widely studied to investigate the effect of weeds on crop yield, the effect of crop competitive ability on weeds remains sparsely studied. This PhD thesis focuses on the contribution of competition on weed assemblages in arable fields of the LTSER Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre accounting for the effect of agricultural practices and landscape. I showed that competition is the main mechanism shaping weed diversity and abundance in field cores, a process that outperforms the effect of management practices. If the latter often have negative effects on weed diversity, their positive effects on crop production are not systematic. These effects vary with landscape composition, crop type, management practices and the location within field. In addition, some landscape features, hosting a rich diversity, can sustain crop production and enhance biodiversity conservation. To conclude, reducing agrochemicals seems possible and this work opens new insights to foster the agroecological transition to move toward a more sustainable agriculture.

Table des matières

Avant-propos	5
Résumé	6
Abstract	7
Table des matières	8
Liste des figures	11
Liste des tableaux	13
Chapitre I - Introduction	17
1.1 – L’agroécologie : Historique et Définitions	19
1.2 – Les agroécosystèmes et les pertes de biodiversité	24
1.2.1 – Les autotrophes : la base des chaînes trophiques	24
1.2.2 – Le sol : matrice vivante ?	28
1.2.3 – Le haut de la chaîne trophique : herbivores et prédateurs.....	30
1.2.3.1 – Les herbivores, consommateurs de plantes sauvages et cultivées.....	30
1.2.3.2 – Gestion de ravageurs, bioaccumulation et écotoxicité.....	31
1.2.3.3 – L’humain dans l’agroécosystème	32
1.3 – Les plantes adventices, éléments-clefs des agroécosystèmes.....	32
1.3.1 – Des mauvaises herbes ?	32
1.3.2 – Caractéristiques écologiques et fonctionnelles	33
1.3.3 – L’habitat : la disponibilité du patch	36
1.3.4 – Composition et configuration du paysage	36
1.3.5 – La coexistence des plantes adventices et cultivées.....	38
1.4 – Quels leviers agroécologiques au sein d’un agroécosystème ?.....	40
1.4.1 – L’échelle locale : sur la parcelle	40
1.4.2 – L’échelle paysagère	42
1.4.3 – Des échelles larges, territoriales à supra-nationales	44
1.5 – Structure et contenu de la thèse	46
Chapitre II - Le paysage joue un rôle majeur dans les assemblages adventices en interface, mais est surpassé par la compétition avec la culture en plein champ	53
2.1 – Résumé	55
2.2 – Introduction	56
2.3 – Results	58
2.3.1 - Competition and weed management highly affect weed species richness in field cores	58
2.3.2 - Competition and weed management strongly affect weed abundance in field cores.	61
2.3.3 – Landscape is a major driver of weed assemblages in field margins	62
2.3.4 – Multiscale processes shape weed assemblages in field cores	63
2.4 – Discussion	65
2.5 – Materials and Methods	68
2.5.1 – Study area	68
2.5.2 – Weed sampling	68
2.5.3 – Local, landscape and environmental variables	69
2.5.4 – Statistical analysis	70
2.6 – Annexes	71
Chapitre III - La dissociation des effets des fertilisants et du désherbage sur la compétition entre plantes de culture et adventices suggère l’existence d’une potentielle impasse agronomique en agriculture conventionnelle	83
3.1 – Résumé	85
3.2 – Introduction	86
3.3 – Materials and Methods	89
3.3.1 – Study site and experimental design	89

3.3.2 – Weed and crop sampling	90
3.3.3 – Weed functional traits	91
3.3.4 – Statistical analysis	92
3.4 – Results	94
3.4.1 – Crop response to nitrogen input	94
3.4.2 – Weed response to nitrogen input and its impacts on crop-weed competition.....	95
3.4.3 – Disentangling the effect of nitrogen from weed control on crops and weeds.....	98
3.4.4 – Change in weed functional trait values with nitrogen.....	101
3.5 – Discussion	103
3.5.1 – Crop–weed relationships in relation to N supply.....	103
3.5.2 – Weed control effect and efficacy	104
3.5.3 – Difference in weed abundance in conventional and organic farming	105
3.5.4 – Nitrogen input and herbicide use, an agronomic trap in conventional farming?.....	106
3.6 – Conclusion	106
3.7 – Annexes	108
Chapitre IV - Les fertilisants et les phytosanitaires affectent les plantes adventices, mais n’ont pas toujours d’effet sur la production agricole	111
4.1 - Résumé	113
4.2 Introduction.....	114
4.3 Matériel et méthodes	117
4.3.1 – Site d’études	117
4.3.2 – Plan expérimental	117
4.3.3 – Suivi de la flore	119
4.3.4 – Analyses statistiques	120
4.3.4.1 – Effet de la localisation et des pratiques sur l’assemblage des espèces adventices	120
4.3.4.2 – Effet des pratiques et des plantes adventices sur la production agricole	121
4.4 – Résultats	122
4.4.1 – Effet de la localisation et des pratiques sur les assemblages de plantes adventices.....	122
4.4.2 – Effet des pratiques et des plantes adventices sur la production agricole.....	123
4.5 – Discussion	126
4.6 – Conclusion	129
4.7 – Annexes	131
Chapitre V – Discussion et perspectives.....	135
5.1 – Résumé	137
5.2 – La compétition : un mécanisme central de l’assemblage de plantes adventices	137
5.3 – Rôle et limites des pratiques agricoles	140
5.4 – Les parcelles dans le paysage : le rôle de la dispersion	144
5.5 – Les pratiques agroécologiques et la société	147
5.5.1 – Des perspectives socio-économiques	147
5.5.2 – Des perspectives d’appropriation territoriale	149
5.6 – Épilogue	152
Chapitre VI – Bibliographie	155
Remerciements	170
Résumé Abstract Affiliations et Institutions	174

Liste des figures (titres simplifiés)

Figure 1.1 : Nombre de publications dans Web of Science pour l'entrée 'agroecolog*'	21
Figure 1.2: Les plantes adventices partagent des traits communs avec la culture.....	26
Figure 1.3: Espèces adventices messicoles photographiées dans le Sud des Deux-Sèvres.....	27
Figure 1.4: Éléments de paysages agricoles participant à l'hétérogénéité des paysages agricoles.....	27
Figure 1.5 Photographies aériennes de Prissé-la-Charrière (Deux-Sèvres) en 1950 et en 2020.	28
Figure 1.6: Photographies par satellite de la région de la Mer d'Aral en 1973 et en 2020	30
Figure 1.7: Parcelle de céréales conservatoire son assemblage	37
Figure 1.8: Les mécanismes responsables des assemblages adventices.....	40
Figure 1.9 : Les différentes échelles mobilisables dans l'implémentation de pratiques agroécologiques	46
Figure 1.10 : Localisation de la ZAPVS.....	48
Figure 2.1: Percentage of explained variance.....	61
Figure 2.2: Relationship between weed species richness and abundance in field cores	62
Figure 2.3: Relationship between weed species richness and abundance in field margins	64
Figure 2.4: Structural Equation Models for weed species richness and abundance	65
Figure S2.1 : Percentage of explained variance by local factors.....	79
Figure S2.2: Relationship between weed species richness and abundance in field cores with QA.....	80
Figure S2.3: SEMs for weed species richness and abundance in field margins with QA.....	81
Figure 3.1 : Relationship between N available and crop aboveground biomass	91
Figure 3.2 : Relationship between N available and weed biomass	96
Figure 3.3 : The effect of N available and N soil on the competitive balance	98
Figure 3.4 : Relationship between N soil and crop aboveground biomass production.....	100
Figure 3.5 : Relationship between N available or N soil on the community weighted mean (CWM)	102

Figure S3.1: Details of the experimental design.....	109
Figure 4.1 : Dispositif expérimental	119
Figure 4.2: Modèles d'équations structurelles schématisés	125
Figure S4.1: Dissimilarité selon la beta diversité de Bray-Curtis	131
Figure 5.1 : Les pratiques peuvent influencer les assemblages adventices et jouer sur la compétition	138
Figure 5.2 : La dispersion dans les paysages agricoles et son rôle dans les assemblages	140
Figure 5.3 : Les pratiques peuvent influencer les assemblages adventices	143
Figure 5.4 : La dispersion dans les paysages agricoles	146
Figure 5.5: Photographies d'acteurs du territoire de la ZAPVS.....	151

Liste des tableaux (titres simplifiés)

Table 2.1: Statistics of the models for weed richness and abundance in field cores.....	60
Table 2.2: Statistics of the models for weed richness and abundance in field margins.....	63
Table S2.1: Statistics of the models for weed richness and abundance in field cores with QA....	72
Table S2.2: Statistics of the competing structural equation models with QA.....	73
Table S2.3: Statistics of the competing structural equation models with TFI.....	74
Table S2.4: Descriptive statistics for local and environmental variables. List of the herbicides ..	75
Table S2.5: List of the taxa identified in the 115 oilseed rape fields of the study.....	76
Table 3.1 : Summary of the ANCOVA. Effects of available nitrogen (N) on biomass of crops and weeds	92
Table 3.2 : Summary of the ANCOVA. Effects of nitrogen (N) in the soil on biomass of crops and weeds	101
Table S3.1: Summary the ANOVA.	108
Tableau 4.1 : Analyses de variance. Effet des réductions de fertilisants et de désherbage	124
Tableau S4.1: Résultats des tests de Wilcoxon-Mann-Whitney	131
Tableau S4.2: Résultats des modèles d'abondance, de richesse et de biomasse adventices.....	132

Liste des encadrés

Encadré 1.1 : Deux exemples de mainmise sur les semences aux implications écologiques, économiques, sanitaires et sociales : le coton Bt en Inde, le TLC en Colombie	23
Encadré 1.2 : L'amarante, une mauvaise herbe ?.....	35
Encadré 5.1 : La Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre : un laboratoire à ciel ouvert.....	141
Encadré 5.2 : Siland : un package pour estimer l'effet de variables paysagères.....	145
Encadré 5.3 : Joindre production et consommation dans le sud Deux-Sèvres : l'exemple de Plaisirs Fermiers.....	151

Chapitre I

Introduction

1.1 – L'agroécologie : Historique et Définitions

L'agroécologie est un terme de plus en plus utilisé de nos jours, non seulement par les scientifiques mais aussi par le grand public, à connotation plutôt favorable. Ce terme fait écho à un ensemble de solutions, notamment par la médiatisation de plus en plus prégnante des crises climatique et de la biodiversité. Cependant, si ce terme est beaucoup utilisé, qu'en est-il de sa définition ? Ou tout du moins, n'en existe-t-il qu'une seule ? Une tentative de consultation de définition de l'agroécologie sur le site de la FAO nous propose pas moins de 20 définitions différentes. En fait, le concept d'agroécologie est perçu et défini différemment par différents acteurs, qu'ils soient scientifiques, agronomes, économistes, voire militants politiques. De plus, l'histoire et la perception de l'agriculture par ces différents acteurs changent en fonction des régions du monde. Une étude de l'historique du terme « agroécologie » par Wezel et al. (2009) a été réalisée de façon assez complète, depuis ses premières mentions. La première mention du terme agroécologie date de 1928, dans une publication de Bensin (1928). À cette époque, l'agroécologie porte davantage sur l'écologie et la biogéographie des plantes cultivées (Klages, 1942, 1928; Papadakis, 1938). À partir de la moitié du XX^{ème} siècle, l'agroécologie commence à être pensée à l'échelle d'un territoire agricole, en prenant en compte plusieurs composants de la biodiversité et leurs interactions entre humains et agroécosystème (Tischler, 1965).

Dès la fin des années 1960 et avec l'émergence de mouvements environnementalistes en réponse à la publication de Rachel Carson (*Silent Spring*, 1962), le terme agroécologie est sorti de son contexte purement scientifique ou agronomique vers un terme à connotation militante. Dans cette dimension, il représente un mouvement alternatif à la Révolution Verte impulsée dans plusieurs parties du monde. Cette Révolution Verte est une agriculture reposant sur l'intensification de pratiques agricoles basées sur des intrants massifs et synthétiques, rendue possible par l'utilisation des énergies fossiles, et dont le principal but est d'augmenter les rendements agricoles pour suivre une croissance démographique soutenue. Face aux externalités négatives sociales et environnementales de ce type d'agriculture, le mouvement agroécologique propose une agriculture durable ('sustainable' ou, en français, soutenable) et d'appliquer l'écologie à l'agriculture dans le but de réduire ces externalités, au profit de solutions basées sur la nature. Altieri (1989) propose aux fins de ce mouvement d'étendre la recherche de ces solutions à l'étude de systèmes traditionnels de cultures dans les pays tropicaux où la Révolution Verte n'a pas eu lieu. L'agroécologie scientifique, pendant ce temps, va se préciser grâce à la définition de l'agroécosystème par Odum (1969), en englobant les composantes du paysage interagissant avec les écosystèmes domestiqués (les zones agricoles). Conway (1987) leur définit quatre propriétés principales : « la productivité, la stabilité, la soutenabilité et l'équité ». La soutenabilité des agroécosystèmes, selon Altieri (1989) est le fait

de protéger les ressources naturelles et de promouvoir des nouvelles techniques de management en faveur du maintien de leurs propriétés et de leurs fonctionnalités sur le long terme (stabilité) : la production agricole (productivité), la biodiversité et la source de vie et de revenus d'êtres humains (équité).

Durant les années 1990, ce triple aspect de la définition (science, mouvement, technique) de l'agroécologie perdure et s'affine, notamment en s'immisçant dans les systèmes éducatifs et, dans certaines régions, à insister sur une ou plusieurs parties des définitions précédentes (Wezel, 2009). En France, et notamment grâce à l'INRA (rapport Agroécologie, Guillou et al., 2013), la définition technique est mise en avant, alors qu'en Allemagne on se cantonne à la définition scientifique. D'autre part, en Amérique (Nord comme Sud) on perçoit l'agroécologie en tant que science et mouvement (Wezel, 2009).

C'est à partir des années 2000 que l'agroécologie gagne de l'importance dans les sociétés et les publications scientifiques (Figure 1.1). On assiste durant cette décennie à un changement d'échelle et à une volonté de ne plus seulement voir l'agroécosystème comme se limitant à une ou plusieurs parcelles agricoles mais s'étendant à un système alimentaire tout entier, ancré dans un territoire, avec des producteurs et productrices de denrées, des acteurs citoyens et actrices citoyennes, des scientifiques, des responsables politiques et des marchés (ventes directes, circuits courts voire exportation). Alors que la définition par l'OCDE en 2003 reste assez évasive avec « l'étude de la relation entre les champs et l'environnement », Francis et al. (2003) la définissent plus précisément comme « étude intégrative de l'écologie des systèmes alimentaires, englobant les dimensions écologique, économique et sociale ». Cette façon de relier les disciplines est également transmise par les définitions de Ruiz-Rosado (2006) parlant de « transdiscipline issue de systèmes de pensée et d'approches issus de plusieurs disciplines, des connaissances locales et de concepts écologiques, sociaux et économiques » ; ou pour Buttel (2007) « d'une interdiscipline qui inclut les sciences humaines et sociales en plus des sciences écologique et agronomique ». Si cette définition permet d'englober dans l'écologie les dimensions scientifiques, politiques et techniques, la définition du mouvement agroécologique continue aussi à être mieux définie, puisque l'agroécologie est désormais synonyme de durabilité et de compatibilité avec le respect de l'environnement. Dans certaines parties du monde n'ayant pas expérimenté la Révolution verte mais dont les paysans s'interrogeaient sur de potentielles augmentations de rendement, l'agroécologie au sens « mésoaméricain » vise à aider les paysans locaux à améliorer les techniques culturelles indigènes en tant qu'alternative à une agriculture riche en intrants et chimiquement intensive, dans le sens opposé à la Révolution Verte (Altieri, 1995, 1989; Shiva, 2016; Wezel et al., 2009).

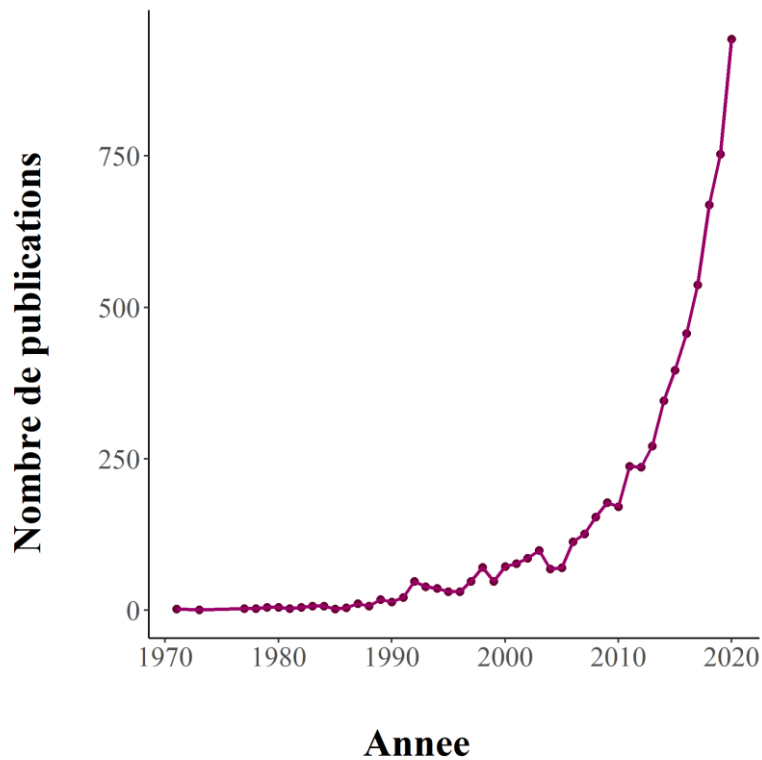


Figure 1.1 : Nombre de publications par année répertoriées dans la base de données bibliographiques Web of Science pour l'entrée "agroecolog*" au 11 octobre 2021

De façon générale, les définitions du début XXI^{ème} siècle incluent davantage la sémantique de la biodiversité. Martin et Sauerborn (2006) évoquent l'agroécologie comme science des conditions pour l'existence d'organismes dans un environnement de production végétale. La définition par le CIRAD (2021), plus technique, l'estime comme l'agriculture plus proche des écosystèmes sauvages. Cette addition de sémantique peut par ailleurs être plus précisément déclinée par les interactions entre ces organismes comme pour Dalgaard et al. (2003) « l'étude des interactions entre plantes, animaux et humains et avec leur environnement dans les systèmes agricoles, et recouvrant les études intégratives dans l'agronomie, l'écologie, la sociologie et l'économie ».

Cette décennie a également vu l'avènement de cultures OGM produisant des insecticides dans leurs tissus (Cultures dites Bt codant le gène de la toxine de *Bacillus thuringiensis*) ou résistant aux herbicides (Round-Up Ready), et vendues comme permettant des réductions drastiques de phytosanitaires (Fitt, 2008). Par ces promesses de réduction, certaines multinationales de la chimie et compagnies de semences technologiques ont elles-mêmes défini comme essentielles pour la durabilité à long terme des agroécosystèmes certaines nouvelles techniques ou l'utilisation de plantes génétiquement modifiées, soulignant leur contribution à l'agroécologie. Ce choix a été massivement fait en Amérique où certains

pays cultivent parfois exclusivement les OGM (Brésil, Argentine, et voire jusqu'à 80% des surfaces cultivées en Uruguay et Paraguay ; The Royal society, 2016). De même, l'agriculture de précision ou l'agriculture numérique sont vues par certains acteurs agronomiques comme contribuant aux techniques agroécologiques, pour les mêmes promesses de réductions d'intrants par un ciblage précis des besoins sur la parcelle.

Plus récemment, la sociologie, voire d'autres sciences (anthropologie, ethnologie, psychologie) sont davantage présentes dans l'agroécologie depuis les travaux d'Altieri (1995) et de Gliessman (2016). En effet, l'agroécologie relie de plus en plus l'écologie aux acteurs de l'agroécosystème. De fait l'inclusion des connaissances des savoirs locaux ou du rôle primordial des femmes dans les agroécosystèmes, souvent garantes de l'autonomie alimentaire et des savoirs traditionnels (Dobscha et Ozanne, 2001; Maathai, 2003; Shiva, 2016; UNEP, 2016) permet d'alimenter les connaissances pour les agroécologies scientifiques, techniques et politiques (Sanderson Bellamy et Ioris, 2017). Une consommation de la nourriture à l'échelle locale a généralement de moindres conséquences environnementales que l'exportation et le transport de denrées alimentaires sur de grandes distances. Cependant, ce commerce international reste actuellement favorisé par la ratification de nombreux traités de commerce (TAFTA, CETA...). Ce système de production alimentaire serait favorisé par une meilleure adaptation des variétés aux conditions locales (pédo-climatiques) par la conservation de la multitude de variétés locales issue de la sélection des meilleurs individus par des générations de paysans et paysannes. Encore une fois, ce principe marque l'opposition avec la commercialisation autorisée d'une fraction de variétés dites certifiées et proposées par les catalogues, dont le monopole n'est assuré que par une fraction d'acteurs producteurs de semences. Le fait d'imposer certaines semences plutôt que d'autres a été lié ces dernières décennies à des catastrophes sociales, dont je ferai l'exemple dans l'encadré 1.1.

Encadré 1.1 : Deux exemples de mainmise sur les semences aux implications écologiques, économiques, sanitaires et sociales : le coton Bt en Inde, le TLC en Colombie

La première en Inde, où les paysannes et paysans ont reçu des semenciers une promesse de hauts rendements grâce à l'utilisation de coton Bt (OGM), mise en place sans concertation des cultivateurs et cultivatrices concernés, et sans tenir compte de leurs connaissances et de leurs pratiques de gestion des variétés locales. La culture massive de ce coton Bt, produisant l'insecticide dans ses tissus et censé être moins dépendant de l'application de pesticides, restait cependant extrêmement dépendante de fortes doses de fertilisants et de phytosanitaires, sans augmenter les rendements (Plewis, 2014 ; 2020). Les semences étant plus coûteuses à l'achat et le semis de la récolte impossible d'une année à l'autre, ont provoqué l'endettement des agriculteurs et agricultrices, dette qu'il n'a pas été possible de rembourser en raison de la sensibilité de ces cotons Bt aux maladies virales, à leur manque de résistance face aux ravageurs contre lesquels ils sont censés lutter et aux rendements annoncés loin d'être atteints. Cet endettement et l'impossible retour en arrière causé par la raréfaction des semences locales, a conduit dans l'impasse de nombreuses agricultrices indiennes et nombreux agriculteurs indiens et à une catastrophe humanitaire (The Guardian, 2014 ; Gutierrez et al., 2020).

Le deuxième dont je mentionnerai l'exemple ici est le mouvement général agraire de 2013 en Colombie. Les revendications d'agriculteurs, agricultrices, paysannes et paysans se sont catalysées autour du refus d'un traité de libre-échange (TLC) avec les États-Unis d'Amérique dans le but de faciliter les exportations de produits agricoles mais d'importer les « technologies agricoles » incluant les semences « certifiées » et interdisant le resemis d'une partie de la récolte d'une année sur l'autre. Cette importation de technologie se fait au détriment de la conservation des savoir-faire locaux et des variétés adaptées aux climats colombiens. violemment réprimé par les autorités, ce mouvement s'est soldé par plusieurs victimes (8 morts et plusieurs centaines de blessés), la ratification du traité sans aucune consultation populaire, et les images emblématiques de la destruction d'importants stocks de semences de riz dites non certifiées (Cruz Rodriguez, 2017 ; Fajardo Montaña, 2012). Où se situent donc la souveraineté et l'autonomie alimentaire à la vue de ces images ?



Illustration : "Contre le TLC Résistance civile", @Via Campesina

Si nous réunissons ces précédentes définitions pour n'en avoir qu'une, je retiendrais la définition émise par Garibaldi et al. (2017), qui me semble actuellement la plus complète: « l'agroécologie est une agriculture basée sur la connaissance, la gestion, et la moindre mécanisation plutôt que sur l'intensité des intrants et a pour but de régénérer les propriétés des agroécosystèmes sur le long-terme en y incorporant la biodiversité fonctionnelle, et conduisant à des systèmes de production résilients et durables. Les méthodes agroécologiques

sont principalement ancrées dans des pratiques agricoles traditionnelles et co-développées par agriculteurs et scientifiques avec le principal but de subvenir à la souveraineté alimentaire ».

1.2 – Les agroécosystèmes et les pertes de biodiversité

Les agroécosystèmes couvrent une large partie des terres émergées au niveau global. Si la majeure partie de ces écosystèmes est qualifiée d'extensive, et occupe de grandes superficies, la majeure partie de la nourriture produite sur la planète l'est dans seulement certaines régions. Parmi ces zones, les agricultures paysannes et familiales fournissent environ 70% des biens agricoles mondiaux alors que, pour produire les 30% restants, certaines zones ont été considérablement modifiées et intensifiées vers une agriculture utilisant des artifices, pour augmenter leurs rendements (Collins, 2017; FAO, 2014; Shiva, 2016). Depuis plusieurs années a été fait le constat, et surtout dans ces zones d'agriculture intensive, de déclin majeurs de la biodiversité (Bowler et al., 2019; Crossley et al., 2020; Grubisic et al., 2018; Hallmann et al., 2017; Sánchez-Bayo et Wyckhuys, 2019).

1.2.1 – Les autotrophes : la base des chaînes trophiques

À la base des chaînes trophiques, les autotrophes, sont les plantes de ces agroécosystèmes. Elles sont composées de plantes cultivées, de plantes sauvages sur les parcelles agricoles, et des plantes constituant les différents éléments du paysage (les arbres, les surfaces boisées, les haies).

Les plantes cultivées sont souvent issues de générations de sélection des meilleurs phénotypes par les agriculteurs et agricultrices à partir d'une espèce sauvage. Cette sélection a pu se faire sur certains organes pouvant être nutritifs (goût, grains, fourniture énergétique), technologiques (fibres, composés chimiques), sur les individus les plus résistants (résistance à certaines maladies), ou sur des traits de facilités de récolte ou de transport (forme). Ce processus a commencé dès les débuts de l'agriculture et s'est poursuivi depuis 12000 ans au cours desquels de nombreuses espèces ont été sélectionnées et déclinées en de nombreuses variétés (Diamond, 2002; Zeder, 2008). Ce processus continue à se poursuivre, d'une part par les paysans, à partir des variétés dites « population », ou de banques de graines libres, contenant une grande diversité génétique, mais aussi par les industriels des semences en procédant à des croisements entre espèces à visée d'obtention d'un trait particulier (Bonnin et al., 2014). Pour répondre à une demande de standardisation des produits, de hauts

rendements, et à un management phytosanitaire similaire de tous les individus d'un même champ cultivé, les industriels semenciers et agriculteurs et agricultrices en mode intensif ont promu davantage ces dernières décennies les variétés hybrides, voire des semences génétiquement modifiées. Ces nouvelles façons de faire des semences provoquent de larges débats éthiques, par ailleurs évoqués dans certaines définitions de l'agroécologie. En effet, l'utilisation de semences hybrides pose le problème de l'autonomie des agriculteurs et agricultrices, puisque, ces variétés ne se reproduisant pas, ils sont dans l'obligation de rachat d'un stock de semences chaque année, ce qui crée une dépendance vis à vis des firmes semencières, et parfois de forts endettements (encadré 1.1). D'autre part, semences hybrides comme semences génétiquement modifiées ont souvent des séquences de gènes brevetées, ce qui pose un problème d'appropriation du vivant (De Schutter, 2009). Cette opposition entre graines libres et reproductibles et graines brevetées est souvent dénoncée par des associations (Kokopelli, 2021), syndicats promouvant l'agroécologie ou institutions (De Schutter, 2009), et est d'autant plus dénoncée que ces semences libres et reproductibles ne sont souvent pas inscrites aux catalogues officiels de semences permettant aux agriculteurs et agricultrices de commercialiser semences et récolte.

Les plantes adventices sont les espèces de plantes sauvages des agroécosystèmes retrouvées dans les parcelles agricoles en cooccurrence avec la culture. Elles trouvent leur origine avec le développement et l'extension de l'agriculture dans les différentes régions du monde. Du point de vue de la flore européenne, on peut distinguer les archéophytes du foyer Croissant fertile pour l'Europe, ou des néophytes des foyers du Mexique central et Nord de l'Amérique du Sud pour l'Amérique ou du bassin du Yangzi pour l'Asie de l'Est (Diamond, 2002; Diamond et Bellwood, 2003). En effet, beaucoup d'espèces se sont adaptées aux contraintes imposées dans les milieux agricoles et ont acquis des traits ressemblant à ceux de la culture (Figure 1.2; Bourgeois et al., 2019; Mahaut et al., 2020).



Figure 1.2: Les plantes adventices peuvent souvent partager des traits communs avec la culture. De gauche à droite : *Alopecurus myosuroides* dans du blé, *Avena fatua* dans du blé, *Echinochloa crus-galli* dans du maïs et *Amaranthus hybridus* dans du maïs.

Leur dispersion s'est d'ailleurs souvent faite par l'intermédiaire des stocks de graines échangés par les humains, dite hémérochorie, avec des exemples emblématiques comme les coquelicots (*Papaver rhoeas*) ou la messicole nielle des blés (*Agrostemma githago*). Les plantes adventices sont pour la plupart des annuelles qui peuvent compléter leur cycle de vie dans le temps qui leur est donné entre le semis et la récolte des cultures. De plus, elles sont également plus enclines à bénéficier des ressources apportées à la culture par l'agriculteur ou l'agricultrice. En participant à la compétition pour les ressources avec la culture, les plantes adventices sont à l'origine des principales baisses de rendement (Oerke, 2006). C'est pour cette raison qu'elles ont été intensivement gérées par les agriculteurs et agricultrices dans les agroécosystèmes. Cette gestion intensive, par l'utilisation relativement récente des herbicides, a conduit à une standardisation de la flore adventice et à une baisse de la diversité. Plus particulièrement, certaines espèces, les messicoles, adaptées aux cultures céréalières (Figure 1.3), ont subi des réductions drastiques de leurs populations (Chamorro et al., 2016; Dąbkowska et al., 2017; Fanfarillo, 2019).



Figure 1.3: Espèces adventices messicoles photographiées en Deux-Sèvres. De gauche à droite : Adonis annua, Nigella hispanica, Agrostemma githago

Les agroécosystèmes, en plus des parcelles agricoles, comportent différents éléments structurant le paysage et pouvant abriter différentes espèces végétales. Si nous avons vu que la diversité en plein champ est affectée, certaines zones de ces paysages ont été montrées comme zones refuges de biodiversité notamment végétale. Les bords de routes, les chemins en terre ou enherbés, abritent souvent des espèces qu'on ne retrouve pas dans les parcelles cultivées. De même, d'autres éléments comportant davantage d'espèces ligneuses sont retrouvés, avec les éléments boisés, ou les haies (Figure 1.4).



Figure 1.4: Éléments de paysages agricoles participant à l'hétérogénéité des paysages agricoles. De gauche à droite : haie longeant une parcelle de colza de la Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre, riche en plantes arbustives et ligneuses ; Mésobromion à prunelliers et genévriers sur coteau calcaire à Audrehem (Pas-de-Calais) ; Bord de route fauché et xérique (*Linum usitatissimum*, *Thymus* spp., *Ophrys speculum*) à Cognac (Charente).

En Europe principalement, dans les paysages morcelés en une multitude de petites parcelles agricoles, souvent entourées de haies bocagères, le remembrement agricole favorisé par la mécanisation et l'intensification des pratiques, a entraîné la création de grandes parcelles, en éliminant des agroécosystèmes ces éléments du paysage riches en biodiversité (Figure 1.5). Les diminutions de ces éléments sont autant de diminutions d'espèces végétales susceptibles de fournir ressources et habitats aux autres maillons de la chaîne trophique.



Figure 1.5: Photographies aériennes du même lieu et à même altitude au-dessus du village de Prissé-la-Charrière (Deux-Sèvres) en 1950 (gauche) et en 2020 (droite). Les 70 ans séparant les deux photographies démontrent une diminution du nombre de parcelles, leur augmentation en surface, ainsi que la disparition des éléments semi-naturels tels que les haies. L'emplacement des haies défrichées au profit du remembrement est visible par les traces brunes laissées dans les parcelles de céréales, couleur sable sur la photographie de droite. Source des images : Géoportail, 2020.

1.2.2 – Le sol : matrice vivante ?

Le sol des agroécosystèmes joue un rôle majeur dans la production agricole car c'est la matrice par laquelle circule l'essentiel des nutriments et de l'eau servant de ressource pour les cultures mais aussi pour les plantes adventices. Il abrite la biomasse animale la plus importante des écosystèmes avec notamment les nématodes et les annélides qui y sont présents, mais abrite aussi des structures biologiques complexes d'interaction entre sol et vivant, comme les mycorhizes de certains champignons, les systèmes racinaires des végétaux et de nombreuses bactéries (de Graaff et al., 2019; Jacobsen and Hjelmsø, 2014; Stefan et al., 2021b). Dans les agroécosystèmes, le sol est donc au cœur de la gestion par les agriculteurs et agricultrices, qui utilisent et agissent sur ses propriétés physico-chimiques, mais aussi sur la biodiversité qu'il accueille. Les principaux leviers d'action des agriculteurs et agricultrices reposent sur deux points : les modifications chimiques et les modifications mécaniques. La chimie du sol peut être modifiée par l'apport de fertilisants minéraux ou de la matière organique, et la disponibilité de ces éléments pour la culture en modifiant le pH (le chaulage) ou l'humidité (couvre-sol, irrigation). Les modifications mécaniques, appelées travail du sol, permettent d'obtenir un sol meuble permettant le semis des cultures, en le décompactant et l'aérant. Cependant, d'autres

modifications sont utilisées en dehors de la période de semis, notamment pour le désherbage (herse étrille, houe rotative, bineuse) ou la récolte (par exemple de légumes racines ou tubercules, tels que pomme de terre, betteraves, manioc...). Chaque action visant à travailler le sol provoque cependant la perturbation de la flore adventice, mais aussi de toutes les communautés présentes dans les premiers centimètres de profondeur, en y induisant de fortes mortalités (de Graaff et al., 2019). Des passages trop réguliers et trop profonds empêchent aux racines et aux micro-organismes de fixer les particules minérales et d'absorber l'eau, et aux lombrics de contribuer à l'infiltration de l'eau par leurs galeries et d'enfouir la matière organique. Ces sols, très travaillés et parfois considérés comme « morts » sont sujets à l'érosion éolienne et hydraulique (Yue et al., 2019). D'autre part, les amendements en matière organique, fertilisants, mais aussi pesticides peuvent être entraînés avec l'eau vers les nappes phréatiques ou les eaux de surface conduisant à des externalités négatives environnementales, souvent problématiques, tels que l'accès à l'eau potable par le manque de recharge des nappes phréatiques due à la moindre infiltration de l'eau dans les sols ou la pollution avec des molécules chimiques rémanentes (Relyea, 2009), engendrant la perturbation des écosystèmes aquatiques (eutrophisation, marées vertes). L'irrigation dans certaines zones d'agriculture intensive conduit à deux externalités majeures. La première est la salinisation des sols due à l'évaporation de l'eau mais pas des minéraux qu'elle apporte, qui restent à s'accumuler sur les sols, et les rendent à long terme, stériles. La deuxième est la surexploitation des ressources dans les fleuves ou les aquifères, contribuant directement à leur diminution voire leur tarissement. Parmi les exemples les plus flagrants, je citerai le Colorado qui ne se jette plus dans le golfe de Californie mais dans les champs de laitues autour de Yuma (Arizona) voire dans les nombreux golfs de Las Vegas (Nevada), et le tarissement de la Mer d'Aral dont les principaux affluents, l'Amou Daria, le Syr Daria sont utilisés pour l'irrigation des champs de coton, et dont les niveaux baissent chaque année, jusqu'à sa prochaine disparition (Figure 1.5). Bien que les intrants peuvent ruisseler vers les eaux de surface, ou souterraines, le sol des parcelles agricoles peut également être contaminé par les intrants utilisés, qui peuvent rester plusieurs mois ou années. Certains intrants peuvent contenir des substances problématiques antibiotiques issus

des rejets d'élevages, boues de stations d'épuration, des métaux lourds, mais aussi des molécules des phytosanitaires employés sur la parcelle sur une culture précédente.

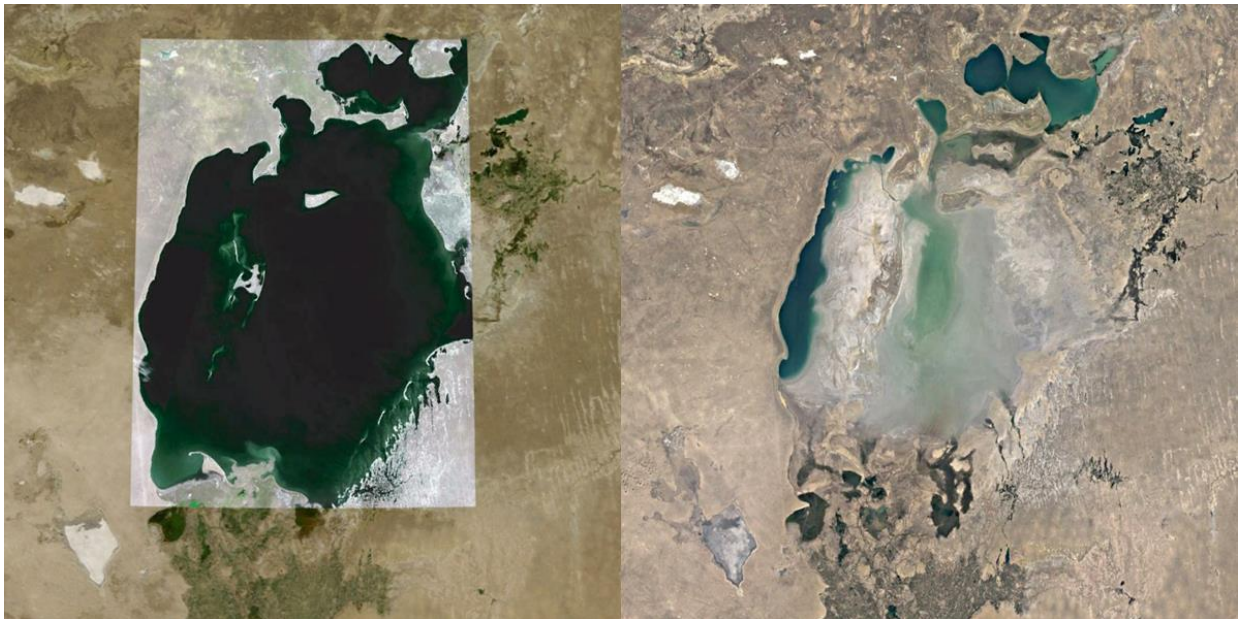


Figure 1.6: Photographies par satellite de la région de la Mer d'Aral en 1973 (gauche) et en 2020 (droite). Les tâches brunes à l'Est de la Mer correspondent aux champs de coton irrigués par le Syr Daria, dans le district de Kazaly (Kazakhstan), et celles au Sud aux champs irrigués par l'Amu Daria, dans le district de Chimbay (Ouzbékistan). La partie orientale de la Mer d'Aral, la plus grande en superficie, la moins profonde et asséchée en 2020 est visible en blanc sur la photographie de droite. Source des images : NASA, US Geological Survey, 1973, Landsat/Copernicus, 2020.

1.2.3 – Le haut de la chaîne trophique : herbivores et prédateurs

1.2.3.1 – Les herbivores, consommateurs de plantes sauvages et cultivées

La faune des agroécosystèmes inclut la totalité des chaînes trophiques : des consommateurs d'autotrophes aux prédateurs supérieurs. Dans les bas niveaux de ces chaînes trophiques nous retrouvons tout d'abord les herbivores, dont de nombreux insectes, mollusques, voire certains vertébrés ou plantes parasites consommatrices d'autres plantes. Fonctionnellement, les bas niveaux ont été classés entre les ravageurs, qui portent atteinte aux rendements des cultures et les pollinisateurs, qui au contraire vont consommer nectar et pollen, sans endommager les plantes, et même participer à leur reproduction, et à l'augmentation des rendements de certaines cultures (Klein et al., 2007). Beaucoup d'organismes qualifiés de ravageurs sont classés dans des groupes taxonomiques très variés. Quelques exemples : des coléoptères (altises, charançons), lépidoptères (piérides, sésie), orthoptères (criquets), pucerons, oiseaux (pigeons, étourneaux), mammifères (campagnols,

sangliers), plantes parasites (cuscutes, orobanches) ou adventices, champignons (charbon, ergot), virus ... Des épisodes de pullulation périodiques de certains de ces organismes peuvent être extrêmement problématiques en anéantissant parfois complètement les récoltes. En 2020, l'Afrique sahélienne s'est vue traversée par des nuages de criquets, dévorant tous les végétaux sur leur passage (Wang et al., 2021). Ces ravageurs ont conduit beaucoup d'agriculteurs et agricultrices à utiliser massivement des molécules toxiques pour contrôler ces populations.

1.2.3.2 – Gestion de ravageurs, bioaccumulation et écotoxicité

Le but, et donc, la conséquence de ces pratiques a été la diminution drastique des populations d'insectes des agroécosystèmes, et aussi de moindres dommages aux cultures. Bien que les insecticides contrôlent les populations de ravageurs, ils affectent également d'autres populations, dont l'extermination n'est pas souhaitable pour les agriculteurs et agricultrices (Henry et al., 2015). Dans un premier temps sont concernés les pollinisateurs. Leur présence dans les cultures florales permet des augmentations conséquentes de rendement en leur assurant un service de pollinisation (Perrot et al., 2018), et se passer de ceux-ci pourrait également affecter la reproduction de certaines plantes à fleurs sauvages. Outre les pollinisateurs, les insecticides affectent également les insectes auxiliaires, potentiels régulateurs d'herbivores. En effet, le spectre des insecticides ne permet pas de cibler précisément certaines espèces ravageuses en épargnant d'autres groupes fonctionnels auxiliaires, ce qui réduit la biodiversité générale (Koç et al., 2020). En plus de la caractéristique biocide de ces molécules, la toxicité à court ou long terme sur les organismes a récemment montré son importance (Giaquinto et al., 2017; Herek et al., 2021; Relyea, 2009). Certains organismes contribuent à la bioaccumulation de molécules parfois extrêmement rémanentes, tel que récemment montré dans les vers de terre (Pelosi et al., 2021; Relyea, 2009). L'AMPA, acide aminométhylphosphonique, métabolite du glyphosate, herbicide et le pesticide le plus utilisé, pose par exemple des problèmes majeurs (Cheron et Brischoux, 2020). Les néonicotinoïdes provoquent des troubles de l'orientation de certains insectes comme les abeilles domestiques (Henry et al., 2015; Wintermantel et al., 2020, 2019; Woodcock et al., 2016). Ces éléments montrent que les pesticides et la gestion des agroécosystèmes par des molécules de synthèse et toxiques est un problème environnemental majeur. Réduire l'utilisation de ces molécules et leur dissémination dans l'environnement devrait donc bénéficier à la santé de ces chaînes trophiques supérieures. Pour cela, il faut tester comment

les organismes ciblés, comme les plantes adventices, réagissent à une moindre utilisation des herbicides.

1.2.3.3 – L’humain dans l’agroécosystème

Un autre aspect des conséquences de changements dans les agroécosystèmes est, comme décrit précédemment pour les plantes, une homogénéisation des paysages entraînant une perte à la fois de diversité de ressources (haies à fruitiers pour les oiseaux) et d’habitats, notamment pour la construction des nids (abeilles, oiseaux...). Enfin, nous pouvons également intégrer les humains dans les agroécosystèmes en tant que consommateurs des plantes cultivées, du bétail élevé et de leurs transformés, ainsi que le gibier. L’utilisation de molécules toxiques pour les ravageurs, entraîne aussi des toxicités pour les êtres humains (Leon et al., 2019; Muñoz et al., 2020; Ongono et al., 2020). Cette problématique se joue d’amont, par l’extraction de ressources pour la fabrication de ces molécules de synthèse, en aval, sur leur pulvérisation sur les parcelles et leur rémanence environnementale. Outre l’impact carbone que cela crée, des précautions de transport et d’utilisation doivent être scrupuleusement respectées, sous réserve de conséquences dramatiques, comme ces exemples malheureusement non exhaustifs : le nitrate d’ammonium (engrais ou explosif) est responsable de 561 morts dans l’explosion d’une usine BASF en 1921 à Oppau, 31 morts dans l’explosion de l’usine AZF de Toulouse en 2001, 15 morts en 2013 au Texas, 73 morts en 2020 dans le port de Beyrouth, toujours combinés à des dégâts matériels importants. Les pesticides sont responsables de 370 000 morts par an (notamment par ingestion, OMS), et à la favorisation de la survenue de nombreuses maladies: cancers, stérilité, maladies neuro-dégénératives... (Leon et al., 2019 ; Muñoz et al., 2020 ; Ongono et al., 2020) ; notamment pour certains cancers, une incidence beaucoup plus forte chez les travailleurs et travailleuses des zones agricoles par rapport au reste de la population (AGRICAN, 2020).

1.3 – Les plantes adventices, éléments-clefs des agroécosystèmes

1.3.1 – Des mauvaises herbes ?

Les plantes adventices sont une grande partie des autotrophes des agroécosystèmes, et donc à la base des chaînes trophiques (Marshall et al., 2003). Sur les parcelles agricoles, elles forment souvent des assemblages de plusieurs espèces, dont les individus vivent à proximité des plantes de cultures. Par cette proximité, elles sont capables d’entrer en compétition avec

la culture pour les ressources (nutriments, eau et lumière), c'est pourquoi elles sont intensivement gérées par les agriculteurs et agricultrices, qui tiennent à conserver des rendements élevés en limitant cette compétition (Oerke, 2006). Les stratégies de gestion des plantes adventices reposent sur les perturbations de la flore (Gaba et al., 2014). D'une part, les perturbations mécaniques consistent en un travail superficiel du sol visant à endommager les organes végétatifs, ou enterrer les graines plus profondément par du labour (Colbach et al., 2014). D'autre part, les perturbations chimiques reposent sur l'utilisation d'herbicides ciblant et bloquant certaines voies métaboliques, utilisés contre les plantes adventices. Ces deux stratégies ont chacune des externalités importantes sur les écosystèmes (1.2.3.2). Les stratégies agroécologiques vis-à-vis des plantes adventices se déclinent sur deux points. La première est de maintenir suffisamment de plantes adventices dans l'écosystème pour soutenir la biodiversité, et la deuxième est de limiter les pertes de rendement des cultures par compétition. Le moyen le plus simple serait de limiter ou éviter le travail du sol et l'épandage d'herbicides. Cet objectif a été décliné dans les sphères politiques par différents plans. Par exemple, en France, des plans ambitieux de réductions de produits phytosanitaires ont été énoncés (Ministère de la Transition écologique et solidaire, 2018), mais n'ont pas obtenu l'effet recherché puisqu'ils ont soit été ajournés, soit ont vu l'échéance de leurs objectifs repoussée. De même et toujours en France en 2017, le Président de la République a proposé un plan de sortie en trois ans du principal herbicide, le glyphosate. Force est de constater qu'au terme de cette échéance, le glyphosate n'est toujours pas interdit sur les parcelles agricoles, son utilisation ayant même augmenté en 2018 (+9.8% par rapport à 2017, Ministère du développement durable), de même que l'ensemble de la quantité d'herbicides toutes molécules confondues (+16.9% par rapport à 2017, Ministère de l'agriculture et de l'alimentation, 2021). En effet, trois ans après l'annonce, cette sortie du glyphosate a été complétée de « lorsque c'est possible », et a donné lieu à un rapport de l'Agence Nationale de Sécurité Sanitaire (ANSES, 2020), détaillant les cas où l'utilisation agricole du glyphosate peut être réduite ou dans de rares cas, évitée. Pour comprendre l'impossibilité de se passer du produit phytosanitaire de synthèse le plus répandu, il faut s'intéresser aux communautés cibles de ces herbicides, les plantes adventices, et de leurs relations avec la culture et l'agroécosystème.

1.3.2 – Caractéristiques écologiques et fonctionnelles

De par leur habitat, particulièrement perturbé mais riche en ressources, les plantes adventices ont un cycle de vie particulier. En effet, elles doivent accomplir un cycle de germination à la fructification dans une période définie entre le semis de la culture et sa récolte.

Elles ont donc un cycle de vie court, avec une capacité de croissance importante. La plupart d'entre elles sont des annuelles, et passent la mauvaise saison sous forme de graines dans les sols, à partir desquels elles germent l'année suivante. Les graines sont souvent petites et nombreuses, typiques d'une stratégie *r* de colonisation rapide et de mortalité importante (Bourgeois et al., 2019, 2017). Les espèces utilisant la dormance pour permettre la germination sont nombreuses. En comparaison avec le reste de la flore, les espèces adventices sont plus enclines à bénéficier de forts apports d'azote, ce qu'on appelle nitrophiles (Bourgeois et al., 2019). Les perturbations que les agriculteurs et agricultrices apportent sur les parcelles induisent une forte mortalité des plantes adventices, et donc une pression de sélection assez drastique : seules les espèces capables de déjouer les stratégies de gestion peuvent survivre et se reproduire. Il a été montré que certaines plantes pérennes sont capables de bien résister au travail du sol (Colbach et al., 2014). Ce sont notamment les espèces disposant d'organes végétatifs souterrains à partir desquels les autres organes peuvent repartir. D'autres espèces ont acquis des phénologies particulières pour éviter d'être affectées par les herbicides de prélevée. Enfin, certaines mutations acquises par des individus conférant une résistance aux herbicides permet à de plus en plus d'espèces d'être considérées comme résistantes aux herbicides (Encadré 1.2 ; Beckie et al., 2019; Burgos et al., 2013; Green, 2014; Vila-Aiub, 2019). Plusieurs conséquences peuvent être déduites de ces quelques constats. Comme les plantes adventices sont de plus en plus nitrophiles et qu'elles acquièrent des capacités de tolérance ou de résistance à leur gestion, des études ont soulevé l'émergence d'espèces particulièrement problématiques, et agissant d'autant plus sur la compétition avec la culture (Chauvel et al., 2012; Norsworthy et al., 2012; Shaner, 2014; van der Meulen et Chauhan, 2017). Dans le même temps, les espèces qui ne possèdent pas ces stratégies restent particulièrement affectées par la gestion et peuvent fortement décliner. Cela provoque une homogénéisation de la flore des parcelles agricoles dans les agroécosystèmes intensivement gérés (Cordeau et al., 2021; Fried et al., 2012).

Encadré 1.2 : L'amarante, une mauvaise herbe ?

L'amarante, ou plutôt les amarantes, car incluant une soixantaine d'espèces, sont des plantes de la famille des *Amaranthaceae*, qualifiées par Flora Gallica de « subcosmopolites, surtout eurytropicales, et largement naturalisées ailleurs ». Plantes à floraison estivale, on les retrouve surtout dans la Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre dans les cultures de maïs et de tournesol, avec des abondances parfois très importantes. Elles sont également retrouvées dans les villes en ornement, par exemple dans les bacs à fleurs extérieurs des jardins communaux comme de particuliers, et colonisent de nombreux terrains en friche (Tison et de Foucault, 2014).

Plante symbole de l'immortalité dans les cultures amérindiennes et mésoaméricaines d'où elle est originaire, l'amarante a longtemps été associée à une sémantique cérémonielle, festive et religieuse ; considérée comme entretenant les rites païens, elle a ensuite été interdite par les colonisateurs européens à leur arrivée aux Amériques, lorsqu'ils cherchèrent à imposer leur propre religion (Joshi et al., 2018). Plus récemment, cette même symbolique d'immortalité est évoquée dans la chanson *Amaranth* du groupe de metal symphonique *Nightwish* (2007), par analogie à l'âme qui, après la mort, jamais ne disparaît :

*“Caress the one, the never-fading rain in your heart –
The tears of snow-white sorrow
Caress the one, the hiding amaranth in a land
Of the daybreak”*

Cultivées depuis longtemps dans les régions andines, les amarantes sont des sources d'alimentation particulièrement importantes (Arreguez et al., 2013). Les feuilles ainsi que les graines peuvent être consommées. Ces dernières ont l'avantage d'être une source importante de protéines végétales, contenant tous les acides aminés essentiels, contrairement aux céréales classiques ou aux légumineuses, et peuvent être utilisées comme les céréales, c'est-à-dire en travaillant les grains sous forme de farine, galette, ou transformés (amarante soufflée) et être utilisée dans la composition de muesli. Par leur aspect nutritionnel, elles peuvent être consommées par les personnes intolérantes au gluten, et être une source de protéines très intéressante pour les régimes proscrivant les aliments d'origine animale (Joshi et al., 2018 ; Venskutonis & Kraujalis, 2013).

Abondantes dans certaines cultures, elles sont particulièrement problématiques quant à la gestion des plantes adventices. En effet, les amarantes sont des espèces se développant rapidement dans des conditions de température chaude, avec suffisamment d'eau. De plus, elles sont capables de résister à des épisodes de sécheresse grâce à leur métabolisme en C4 (Joshi et al., 2018). Largement citées comme espèces nuisibles, elles sont très ciblées par les actions de désherbage, au point que de nombreuses espèces d'amarantes ont acquis, à force de pression de sélection (Heap, 2021), des mécanismes de résistance aux herbicides, révélant par là une course aux armements entre les herbicides qui attaquent ces plantes, et les amarantes, qui y résistent.

Sa valorisation reste pour le moment un marché de niche. Cependant, au vu des nombreux aspects positifs de cette plante, tant alimentaires que de facilité de culture, puisque parvenant à pousser spontanément dans notre région, ne serait-il pas préférable d'accepter sa présence, de la tolérer, voire de l'adopter, plutôt que de la combattre féroce, et parfois inutilement, vue sa capacité d'adaptation ? Ne serait-ce pas là également un enjeu de l'agroécologie de s'appropriier des espèces poussant spontanément et de les valoriser ? De récolter l'amarante en même temps que les tournesols, puis procéder à un tri afin de valoriser ces deux produits alimentaires ?

Illustrations : L'amarante peut être commercialisée sur les marchés traditionnels et entre dans la composition de la colada morada (ici à la cérémonie de la fête des morts, en Équateur)
© Tatiana Cárdenas, Laylita.com



1.3.3 – L’habitat : la disponibilité du patch

Les plantes adventices germent à partir de la banque de graines du sol. Cette banque est alimentée soit par les graines produites sur la parcelle lors des saisons précédentes, soit par des graines issues d’éléments extérieurs aux parcelles, par dispersion (Armengot, 2011 ; Bohan, 2011 ; Borgy et al., 2015). Plusieurs vecteurs de dispersion de propagules sont possibles. Le vent permet aux petites graines de disperser, notamment celles munies d’organes ou à morphologie propice à leur dispersion (pappus des Asteracées, samares des érables). Les fruits secs ou charnus sont dispersés par les animaux, puisqu’ils peuvent leur servir de nourriture grâce à leurs réserves nutritives (Rosaceae, Solanaceae). Certaines propagules disposant d’organes d’attache peuvent disperser en s’accrochant aux organismes se déplaçant dans l’écosystème par exemple sur le pelage des mammifères, les vêtements des agriculteurs, agricultrices ou randonneurs, randonneuses, ou par les outils de travail agricole. Le cas le plus connu, et qui a d’ailleurs inspiré la technologie du Velcro™ est la bardane (*Arctium lappa*) mais d’autres aussi comme des *Medicago*, *Galium* etc ... Les stocks de semences sont également des vecteurs de dispersion des espèces, notamment lorsque ces espèces fructifient au même moment que la récolte des cultures et dont la taille des graines permet la rétention par les mêmes tamis éventuels (*Anisantha sterilis* dans le blé). Une fois sur le sol de la parcelle, ces graines peuvent être enfouies en profondeur par le travail du sol. Les graines des premiers centimètres de la couche superficielle pourront germer alors que d’autres vont être conservées, et entrer en dormance jusqu’à leur éventuelle remontée en surface au cours d’un prochain travail du sol (Colbach et al., 2014). Selon la période de l’année où le semis est effectué, la flore adventice qui germera va être différente (Cordeau et al., 2017). En effet, le cortège présent diffère entre cultures hivernales, printanières et estivales. De même, la banque de graines sera alimentée par les cortèges adventices des cultures précédemment cultivées sur la parcelle (dispersion temporelle), et les espèces pouvant germer sont donc dépendantes des cultures et pratiques des années précédentes, ce que Mahaut et al. (2018) nomment la disponibilité du patch.

1.3.4 – Composition et configuration du paysage

Comme nous l’avons décrit précédemment certains éléments du paysage sont riches en espèces et peuvent se comporter comme des sources d’espèces dans les agroécosystèmes (Alignier et al., 2021; Henckel et al., 2015; Kovács-Hostyánszki et al., 2011; Poggio, 2012). Par dispersion, certaines espèces abritées dans les éléments semi-naturels peuvent se retrouver dans les parcelles agricoles. En plus des haies, bois et prairies dont on a parlé, les parcelles en

elles-mêmes peuvent jouer un rôle en tant que source ou puits d'espèces, ou en tant que facilitateur de dispersion (des adventices comme des ravageurs et auxiliaires). Des paysages typiques des grandes plaines de monoculture ne peuvent abriter qu'une flore adaptée à cette culture et aux pratiques qui lui sont associées. On peut remarquer une baisse de la biodiversité florale au niveau du paysage, avec peu d'éléments sources d'espèces. Par contre, une espèce très adaptée à cet habitat dans une parcelle, va pouvoir disperser vers d'autres parcelles à proximité. Cette situation s'est déjà vue notamment en Europe dans le cas du vulpin des champs (*Alopecurus myosuroides*) qu'il est très difficile de réguler par des moyens conventionnels, sans changer des pratiques intensives des monocultures (Javaid Akhter et al., 2020; Lutman et al., 2013; Storkey et al., 2003). À l'inverse, une diversité des cultures va permettre de diversifier la matrice paysagère. Des cultures et des pratiques différentes sur chaque parcelle vont être autant de contraintes pour des espèces adaptées à l'une ou l'autre culture. Ces habitats, ou plutôt non-habitats pour les espèces qui n'y sont pas adaptées, vont être des barrières à la dispersion. Les parcelles jouent encore davantage un rôle de sources d'espèces dans le paysage moins leur gestion est intensive. Ce sont par exemple les parcelles conduites en agriculture biologique, qui abritent, pour une même culture beaucoup plus d'espèces que leurs homologues conventionnelles, ou de façon plus anecdotique les parcelles conservatoires, gérées par des organismes de conservation de la nature dans un but de conservation d'espèces rares (programme messicoles par exemple) plus que de production agricole (Figure 1.7 ; Concepción et al., 2008; Gabriel et al., 2006; Henckel et al., 2015; Morris et Potter, 1995).



Figure 1.7: Photographies d'une parcelle de céréales conservatoire (gauche) et d'une partie de l'assemblage retrouvé sur cette parcelle (droite) à Saint Hilaire de Villefranche (Charente-Maritime). À gauche : *Galeopsis angustifolia* ; à droite : assemblage dominé par *Bupleurum subovatum* et *Lysimachia foemina*.

La disposition des éléments composant le paysage dans les agroécosystèmes est aussi importante pour les mécanismes de dispersion et de répartition des organismes dans les agroécosystèmes. En effet, certains éléments, lorsqu'ils sont reliés entre eux peuvent jouer le rôle de corridor biologique et faciliter le rôle de dispersion des organismes et donc des éventuelles plantes adventices qu'ils transportent (Hanski, 2005). Une répartition homogène d'éléments du paysage peut également bénéficier à la répartition des ravageurs et de leurs prédateurs. Par exemple, si une haie est tangente à plusieurs parcelles, elle va pouvoir servir d'abri à des auxiliaires tels que les carabes (Caro et al., 2016; Knapp et Řezáč, 2015). De même un paysage comportant des arbres isolés répartis régulièrement plutôt qu'un seul élément boisé va permettre une multiplicité de perchoirs pouvant servir de postes d'observation ou de repos à des rapaces, biocontrôles de certains ravageurs des cultures (orthoptères, micromammifères). Cette hétérogénéité dans un paysage est favorisée par la multiplicité des parcelles, et donc par des tailles plus petites. Mathématiquement, plus les parcelles seront petites, plus il y aura de linéaires de bordures dans les paysages, pouvant être occupés par différents éléments semi-naturels : haies, bords de routes, bords de cours d'eau, chemins de terre ou enherbés, conférant une diversité d'habitats beaucoup mieux répartis dans le paysage et une conséquence positive sur la biodiversité paysagère (MacLaren et al., 2021; Mahaut et al., 2018). Sur les assemblages adventices cependant, la taille des parcelles ne semble pas toujours avoir d'effet sur la richesse et l'abondance (Medeiros et al., 2016).

1.3.5 – La coexistence des plantes adventices et cultivées

La compréhension des assemblages de plantes adventices dans les agroécosystèmes est un point particulièrement important, notamment dans un cadre d'implémentation de pratiques agroécologiques. Deux points cernent le rôle central de ces organismes. Le premier est qu'en tant que fournisseurs primaires de ressources à l'ensemble de la chaîne alimentaire, leur conservation permettra de participer à la conservation des organismes qui s'en nourrissent (Marshall et al., 2003). Le deuxième est que ces adventices sont citées comme le responsable principal de la perte de rendement, et que leur maintien dans les parcelles agricoles est perçu par les agriculteurs et agricultrices comme un risque majeur pour les rendements, et peut induire une perte économique (Oerke, 2006). Pour agir sur ces deux points, il est donc important de connaître les moteurs de la coexistence de plusieurs espèces adventices au sein d'une communauté. Selon la théorie de la coexistence de Chesson (2000), la coexistence de plusieurs espèces est favorisée par la différence de valeur sélective entre les espèces, due principalement à la compétition (par exemple à une compétition pour les ressources). Cette coexistence sera favorisée lorsque la compétition intra-spécifique sera plus forte que la

compétition inter-spécifique. Le débat entre théorie neutre (Hubbell, 2001) et théorie des niches (Hutchinson, 1957) peut se retrouver ici. Les deux supposent que des espèces présentes sur un même endroit sont issues du pool d'espèces régional par dispersion. Cependant, l'explication de la coexistence sur ce patch diverge entre ces deux théories. La théorie neutre propose qu'un patch peut être colonisé par n'importe quelle espèce issue du pool d'espèces régional de façon équiprobable, alors que pour la théorie des niches, des facteurs empêchant certaines espèces d'occuper certains endroits existent. Comme il existe des assemblages différents en fonction de la culture, mais aussi des différences au sein même d'une parcelle, il est plus facile de voir un effet de niche écologique qu'un effet neutre. En effet, la niche écologique des plantes adventices est définie par un milieu défini temporellement, riche en ressources mais très contraignant par les perturbations qui y sont apportées, et par la compétition avec la culture. La théorie des métacommunautés (Leibold et al., 2004), réconcilie les deux précédentes puisqu'elle propose qu'il existe différents habitats, qui peuvent entre eux s'échanger des espèces, elles-mêmes issues du pool d'espèces régionales. La théorie des perturbations intermédiaires (Connell, 1978), et sa déclinaison pour les ressources en tant que perturbation, propose que la biodiversité peut varier le long de gradients de ressources ou de perturbations en postulant qu'à des niveaux intermédiaires, on retrouve à la fois des espèces ubiquistes, des espèces sensibles qui toléreront de faibles perturbations, et des espèces présentes car bien adaptées à ces stressseurs. Cependant, la pertinence de cette dernière théorie a depuis été largement discutée (Fox, 2013).

Les plantes adventices sont donc des organismes cruciaux au sein des agroécosystèmes et au sein des théories actuellement discutées dans la littérature scientifique. Comprendre les mécanismes (Figure 1.8) qui structurent les assemblages adventices permettra d'identifier les leviers agroécologiques pouvant être mobilisables dans un double but de conservation de la biodiversité des agroécosystèmes tout en maintenant une production alimentaire en quantité, qualité, et surtout sur le long-terme.

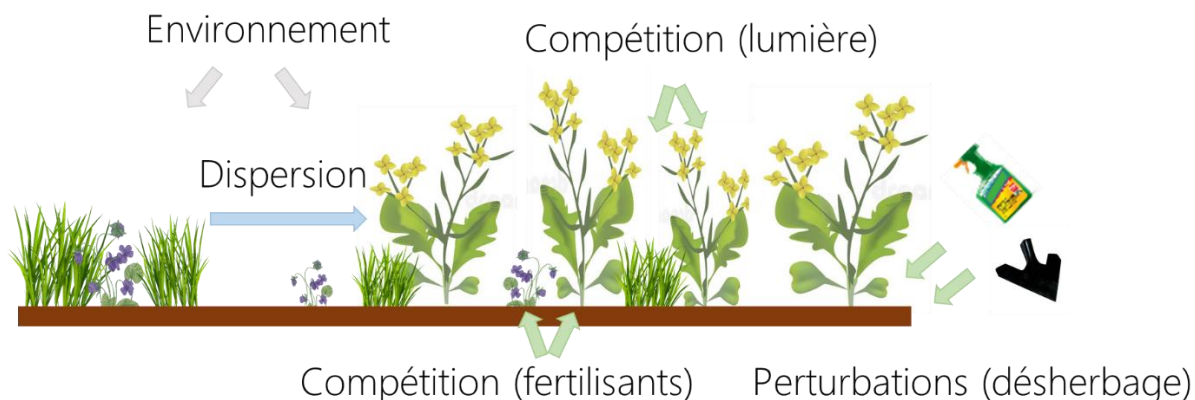


Figure 1.8: L'assemblage de plantes adventices résulte de l'interaction de différents mécanismes : l'environnement, conférant les caractéristiques physiques ou climatiques nécessaire à l'installation des plantes, la dispersion représentant la mobilité des propagules dans l'agroécosystème, la compétition avec la culture, provoquant une asymétrie de ressources disponibles aux plantes adventices et les perturbations, induisant de forts taux de mortalité aux plantes adventices.

1.4 – Quels leviers agroécologiques au sein d'un agroécosystème ?

J'ai expliqué dans les points précédents que la recherche de solutions face aux nombreuses externalités négatives résultant de la gestion intensive des agroécosystèmes sont au fondement même des définitions de l'agroécologie. Je vais tenter dans ce paragraphe de présenter ce qui relie ces concepts aux pratiques mobilisées pour promouvoir l'agroécologie sur le terrain en vue de réduire ces externalités et rendre les agroécosystèmes résilients et durables. Je vais décrire les techniques et solutions proposées par l'agroécologie dans le même ordre que la définition s'est formée, en partant d'une échelle individuelle (les plants de culture sur une parcelle) à une échelle plus régionale voire continentale.

1.4.1 – L'échelle locale : sur la parcelle

Sur une parcelle agricole, les plantes cultivées par les agriculteurs et agricultrices sont celles pour lesquelles l'agriculture souhaite maximiser leur croissance et leur rendement, en leur apportant les ressources nécessaires et en réduisant les interactions avec les organismes qui pourraient nuire à ce processus. Concernant la maximisation du rendement, du profit (Lechenet et al., 2017, 2014; Lefroy et Stirzaker, 1999; Wilson et Tisdell, 2001) ou de la condition des cultures, s'offre aux agriculteurs et agricultrices le choix de la variété. Ils peuvent, dans un souci de standardisation et d'asymétrie de compétition pour les ressources, préférer certaines variétés plutôt que d'autres. Le cadre agroécologique idéal pourrait être d'utiliser des variétés vigoureuses face aux climats et aux maladies dans le site donné, et qui ne dépendent

pas de l'application de produits phytosanitaires. L'utilisation de semences avec une forte diversité génétique pourrait être une solution favorisant l'apparition d'adaptations aux conditions locales (Bonnin et al., 2014). L'agroécologie peut aussi concerner l'apport en ressources hydriques et minérales. Pour limiter leurs externalités négatives, le plus simple serait de réduire ou d'éviter les apports en eau ou en fertilisants sur les parcelles (Mueller et al., 2012). Pour l'eau, il est possible d'éviter ou retarder son évaporation en été par l'utilisation de plantes qui peuvent protéger du soleil et du vent. Ainsi, des arbres réguliers dans la matrice paysagère (agroforesterie ; Elbakidze et al., 2021; Lefroy et Stirzaker, 1999; Lin, 2010) ou des plantes compagnes ou couvre-sols des parcelles peuvent être utilisés (Jackson et al., 2000). La réduction d'apports azotés exogènes peut également être compensée par ces moyens en utilisant en tant que couvre-sol ou interculture des *Fabaceae*, dont la symbiose avec des bactéries du genre *Rhizobium* permet la fixation d'azote atmosphérique dans les sols. Si des apports complémentaires de fertilisants doivent être apportés, il peut être judicieux d'apporter de l'azote organique plutôt que minéral qui est énergétiquement très coûteux (Andersen et al., 2005; Bleken et Bakken, 1997). L'azote organique permet à la fois d'apporter, en plus de l'azote, de la matière organique dans les sols, stabilisant par ailleurs la structure et l'hygrométrie des sols (complexes argilo-humiques), et d'être utilisable par les cultures sur un plus grand pas de temps. Si l'azote minéral est quand même employé, les amendements peuvent être fractionnés dans le but d'éviter les pertes par ruissellement en dehors des parcelles cibles, et à la fois de répondre davantage aux besoins des plantes. Ceci est un moyen d'éviter le surplus d'azote disponible, qui pourrait alors être mobilisé par les plantes concurrentes adventices ou lessivé dans les écosystèmes aquatiques (Robertson et Vitousek, 2009).

In situ, la minimisation des perturbations peut être envisagée dans un cadre agroécologique sur deux points: les produits chimiques biocides, et les perturbations du sol (Colbach et Cordeau, 2018). L'absence de travail du sol ne peut s'envisager que dans certaines cultures, car les cultures dont les organes souterrains sont récoltés nécessitent une action de déterrage (pommes de terre, betteraves). Pour les autres types, il est possible de réduire le travail du sol selon son intensité (faible profondeur et angle d'inversion de la couche superficielle), sa fréquence (réduire les passages) et jusqu'à quasiment l'éliminer dans les cas de semis direct. C'est la stratégie de gestion privilégiée dans l'agriculture de conservation des sols (Busari et al., 2015; Wang et al., 2020). Les bénéfices en sont une baisse de la consommation de carburant, une baisse de l'érosion et un maintien de la faune, flore et les champignons des parcelles agricoles. Les perturbations chimiques, qui induisent de fortes mortalités des communautés des agroécosystèmes, pollutions chimiques et impacts sanitaires, doivent être réduites au maximum, et si possible, éliminées. Le remplacement des molécules les plus toxiques ou rémanentes par des molécules à moindre impact peut également être

envisagé (Wezel et al., 2014). À cette échelle, certains acteurs considèrent l'agriculture de précision comme pouvant participer aux leviers agroécologiques en ciblant très précisément les besoins des cultures sur chaque partie du champ, c'est-à-dire en évitant le gaspillage (Robertson et Vitousek, 2009). Cette agriculture, ne remettant pas en cause l'agriculture conventionnelle, et requérant des infrastructures coûteuses et énergivores (serveurs, GPS, satellites, ordinateurs), impactant les bilans Carbone, ne sera pas considérée dans cette thèse comme faisant partie des solutions agroécologiques. L'agriculture biologique est une agriculture répondant à un cahier des charges répondant à plusieurs critères décrits précédemment. Parmi ceux-ci, l'agriculture biologique interdit le recours aux intrants synthétiques, et aux cultures génétiquement modifiées et peut donc utiliser certaines techniques de l'agroécologie (Tuck et al., 2014; Velička et al., 2016; Wezel et al., 2014).

Les rotations sont utilisées pour conférer chaque année des niches écologiques et des filtres environnementaux différents sur la parcelle. En effet, par la phénologie, le métabolisme et la morphologie des plantes de cultures, les ressources disponibles, certaines espèces, et notamment les plantes adventices, peuvent ne pas être satisfaites pour induire leur germination ou leur reproduction, et permettant de réduire les contributions de ces espèces à alimenter la banque de graines du sol (Bourgeois et al., 2019; Mahaut et al., 2018). La présence de prairies, de cultures hivernales, printanières ou estivales, de jachères, ou de légumineuses dans les rotations sont autant d'éléments permettant de lutter contre les ravageurs par rapport à une monoculture, qui confèrera aux parcelles les mêmes facteurs limitants chaque année (Ulber et al., 2009). Par conséquent, cette rotation évite aux parcelles de devenir des habitats à espèces subissant une forte sélection évolutive, pouvant acquérir des résistances, et devenir plus difficiles à contrôler (Lutman et al., 2013; Metcalfe et al., 2019; Storkey et al., 2003).

1.4.2 – L'échelle paysagère

À une échelle plus large, celle du paysage, la rotation des cultures que l'on vient d'évoquer et donc la diversité de cultures dans le paysage permet de diversifier les habitats dans les zones cultivées des agroécosystèmes. La diversification et la rotation des cultures permettent d'agir sur deux mécanismes à la fois de conservation de biodiversité et de lutte contre les ravageurs. Si chaque culture est capable d'abriter des cortèges différents, la biodiversité au sein d'un paysage sera augmentée. En dispersant, les espèces auront une plus grande probabilité de trouver un habitat favorable dans le paysage, et permettant la survie de la population (MacLaren et al., 2021; Tissier et al., 2018). À l'inverse, si un paysage est composé d'une seule culture (monoculture, c'est à dire absence de rotation), et qu'un ravageur spécialiste de cette culture arrive dans le paysage, sa dynamique de colonisation et de

croissance de sa population va pouvoir se faire très rapidement, augmentant d'autant plus les ravages causés à la culture, celle-ci servant alors de réservoir au sens épidémiologique (Letourneau et al., 2011).

Outre les parcelles cultivées, l'échelle paysagère est constituée d'éléments ayant d'autres fonctions écosystémiques, et étant promues dans un cadre agroécologique. Nous avons vu que la disparition de certains éléments paysagers riches en espèces contribue à la baisse d'habitats pour la biodiversité et à la baisse de fonctionnalité des écosystèmes. Les haies, et plus généralement les éléments boisés d'un agroécosystème jouent un rôle à la fois physique et biologique (Boutin et al., 2008; Dainese et al., 2017). Tout d'abord, dans les grandes plaines agricoles, les haies entourant ou à proximité des parcelles peuvent servir de barrières à des phénomènes météorologiques pouvant affecter les parcelles agricoles. Les haies servent d'abord à protéger les cultures du vent, puisque si elles sont constituées des trois strates, herbacée, arbustive et arborée, leur hauteur permet de ralentir le vent à proximité des parcelles. Le vent peut en effet endommager considérablement les cultures. Leur effet contre le vent permet de diminuer l'érosion éolienne, notamment quand les sols sont nus et secs, et diminuer le ruissellement et le lessivage des sols sujets à des épisodes de précipitation intenses (Haddaway et al., 2016; Moreau et al., 2020; Smukler et al., 2010; Stenberg et al., 1999; Wang et al., 2020). Un autre phénomène physique conféré par les haies est leur capacité de thermo- ou d'hydro-régulation des paysages, dont le rôle bénéfique se renforce avec l'augmentation de la fréquence des vagues de chaleurs. Sur le même principe que dans la lutte contre les îlots de chaleurs (urbains par exemple), les racines profondes des éléments boisés permettent une évapotranspiration naturelle, permettant d'atténuer les ressentis chauds et secs de certains épisodes caniculaires, là aussi endommageant les cultures (Grimaldi et al., 2009). Par leur localisation contiguë aux parcelles, les haies jouent un rôle d'abri pour de nombreux auxiliaires des cultures, c'est-à-dire de la faune prédatrice de certains ravageurs, mais aussi d'abri et de ressources florales pour certains pollinisateurs (Klaus et al., 2015; Kordbacheh et al., 2020). Parmi les prédateurs pouvant bénéficier des haies, et se nourrissant de ravageurs, nous pouvons citer certains insectes dont les carabes carnivores, notamment régulateurs de mollusques tels que les limaces, les coccinelles ou les chrysopes dont les larves sont capables de réguler des ravageurs tels que les pucerons. D'autres organismes comme certains oiseaux (mésanges, gorgebleues à miroir) sont capables de se nourrir de ravageurs, certains mammifères (hérisson, musaraigne), ou amphibiens (serpents) peuvent être considérés comme auxiliaires de par leur régime alimentaire. Les haies jouent un rôle écosystémique par le fait qu'elles peuvent contenir des arbres fruitiers, dont les fruits sont consommés par des organismes frugivores, voire par les humains habitant les agroécosystèmes (noix, cerises, mûres du roncier, prunellier...). Le bois peut dans une certaine mesure être exploité en tant

que bois de chauffage ou en bois raméal fragmenté, et ainsi participer à la fertilisation organique naturelle et locale des parcelles agricoles.

Les prairies sont d'autres habitats des agroécosystèmes riches en biodiversité (García, 1992). Elles peuvent être temporaires et s'inclure dans les rotations des cultures, ou permanentes, et agir comme fournisseur de fourrage, et puits de carbone (Scurlock et Hall, 1998; Smith, 2014). Les prairies sont surtout utilisées en agroécologie dans les exploitations agricoles ayant de l'élevage, soit en tant que milieux pâturés, soit en tant que prairies de fauche. Les prairies, à condition qu'elles ne soient pas surpâturées ou trop fréquemment fauchées (Chang et al., 2021), abritent de nombreuses espèces végétales rares ou protégées, comme la Fritillaire pintade ou plusieurs espèces d'orchidées parfois protégées ou en raréfaction. Elles peuvent, comme les haies, servir d'abris à certains auxiliaires des cultures, notamment en conférant une grande diversité florale pour les pollinisateurs, et sur une grande partie de l'année (des primevères printanières aux colchiques d'automne). Dans les agroécosystèmes, de nombreux bords de routes, entretenus par fauche, servent de refuges de biodiversité et abritent un milieu proche de celui des prairies permanentes (Jakobsson et al., 2018). Ils peuvent servir également à limiter les ruissellements d'azote le long des parcelles. Ce principe d'épuration des eaux de ruissellement est également observé le long des cours d'eau, qui sont systématiquement et réglementairement séparés des parcelles agricoles par une bande enherbée (Allem, 1997; Fennessy et Cronk, 1997; Fortier et al., 2016; Sun et al., 2019). Bord de route et de cours d'eau, bien que servant à limiter certaines externalités de l'agriculture ne seront pas davantage discutés dans cette thèse car ils ne sont pas directement mobilisables par les acteurs agricoles des agroécosystèmes.

1.4.3 – Des échelles larges, territoriales à supra-nationales

Aux échelles territoriales, nationales ou internationales, l'agroécologie nécessite de prendre en compte les interactions avec de nombreux acteurs du territoire, qui de concert peuvent agir en vue de la protection de la biodiversité et de la diminution de l'impact environnemental des activités agricoles (Berthet et al., 2018). Le levier majeur à cette échelle se fait principalement sur le transport des intrants agricoles, des produits agricoles, et de leurs dérivés transformés (Caputo et al., 2013; Edwards-Jones, 2010; Konieczny et al., 2013). L'agroécologie devrait en ce sens promouvoir les circuits courts dans lesquels la chaîne de production alimentaire fait interagir le moins d'intermédiaires possibles. Le cas le plus emblématique est la vente directe des produits agricoles par les producteurs et productrices aux consommateurs et consommatrices, qui, pour amplifier cet effet et faciliter le marché et la distribution peuvent se regrouper (magasins de coopératives, magasins de producteurs,

AMAP). Réduire l'impact carbone et donc les transports nécessitent une relocalisation de la production alimentaire à proximité des grands bassins de vie et la création de jardins urbains commence à se poser, mais encore à une petite échelle (Brain, 2012; Diekmann et al., 2020; Feagan, 2007; Feenstra, 1997; Hughes et Boys, 2015; Martinez et al., 2010). Le corollaire peut être fait à l'échelle nationale ou internationale, car certaines régions se sont spécialisées dans la production d'une seule denrée, voire d'une seule industrie, souvent aux conséquences environnementales importantes (ex : la production céréalière en Beauce, la production massive de soja et de viande en Argentine, Brésil, Uruguay ; de lentilles au Saskatchewan, de bananes en Martinique...). Les politiques publiques ont à cette échelle un rôle essentiel puisque ce sont les gouvernements nationaux qui signent les grands traités de libre-échange, parfois avec un manque de concertation de toutes les parties concernées (Cruz Rodríguez, 2017; Díaz, 2008; Frankel, 2009; Huang et Labys, 2002). Enfin, une extension de l'agroécologie sera favorisée par une transition vers des régimes alimentaires à plus faible impact carbone, en augmentant voire inversant le rapport de protéines végétales sur protéines animales, par exemple en diversifiant les sources (Tilman et Clark, 2014). La production intensive de viande utilise souvent des apports massifs de fourrage ou d'aliments traversant plusieurs frontières et océans, et des méthodes parfois critiquables sur le plan de l'éthique et du bien-être animal (poulets en cage, élevages de porcs sur caillebotis). Une réduction de cette consommation et un élevage extensif et en plein air de ces animaux, permettrait d'entretenir les prairies et pâtures riches en biodiversité tout en fournissant un bilan carbone favorable à cette filière, mais en contrepartie nécessiterait davantage de surfaces localement (MacLaren et al., 2019).

Ces orientations peuvent faire l'objet d'importants débats politiques, et la problématique s'étendant davantage dans les domaines de la sociologie, de l'économie et de l'aménagement du territoire, et je n'y reviendrai que marginalement au cours de cette thèse, même si ces leviers ne sont pas à négliger au cours de prochaines études.

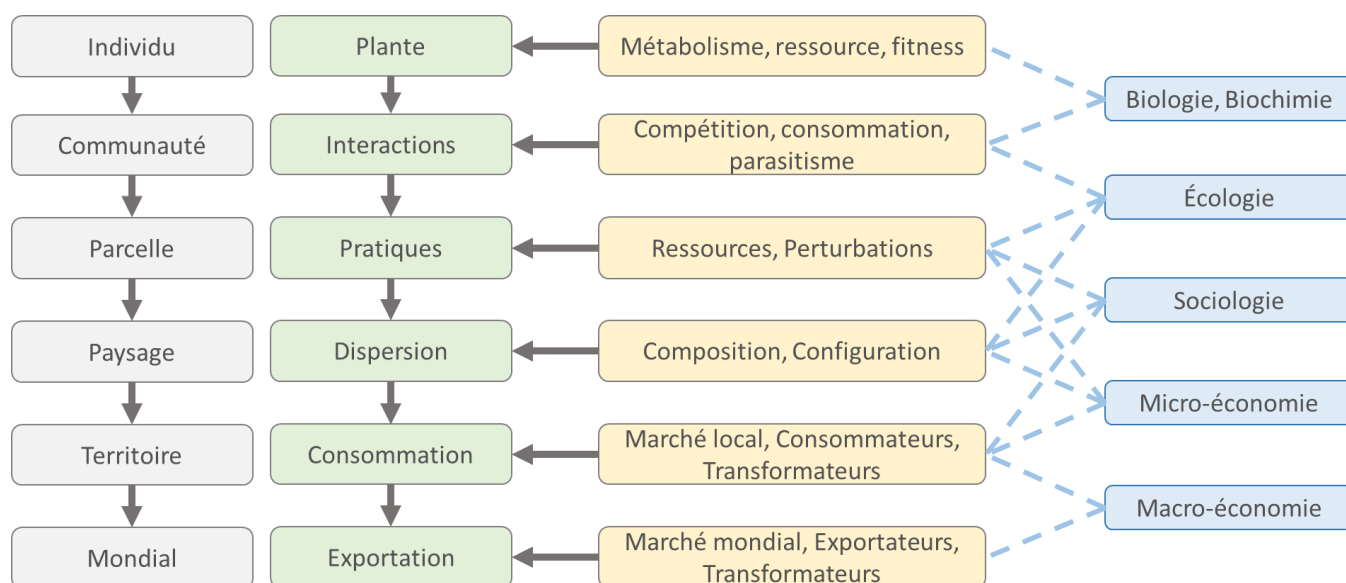


Figure 1.9 : Les différentes échelles mobilisables dans l'implémentation de pratiques agroécologiques (gris et vert), les mécanismes, concepts et acteurs responsables à cette échelle (jaune) et les disciplines concernées (bleu). La thèse porte sur l'écologie des assemblages adventices au sein d'un agroécosystème, c'est-à-dire qu'elle se focalise sur les 2^{ème} (communauté), 3^{ème} (parcelle) et 4^{ème} (paysage) lignes, c'est-à-dire ce que j'inclue dans la discipline « Écologie ».

1.5 – Structure et contenu de la thèse

La problématique de la thèse est issue du double rôle que jouent les plantes adventices dans les agroécosystèmes. En effet, elles sont gérées de façon à limiter la compétition pour les ressources de ces plantes, et favoriser la croissance de la culture. Leur gestion provoque de graves conséquences environnementales, et réduire l'intensité de gestion semble indispensable pour maintenir la durabilité des agroécosystèmes sur le long terme. De même, si elles sont intensivement gérées, leur rôle de fournisseur de ressources à des organismes supérieurs (herbivores, pollinisateurs) est indispensable pour soutenir la biodiversité des agroécosystèmes. Réduire l'intensité de gestion pourrait donc également contribuer à la soutenabilité de cette biodiversité. Un mécanisme que l'on se propose d'étudier est le rôle central de la compétition. Si la compétition avec la culture parvient à réguler suffisamment le développement des plantes adventices, il pourrait s'agir d'un levier d'action qui pourrait limiter, voire remplacer le recours aux pratiques portant atteinte à l'environnement et à la biodiversité. Répondre à cette problématique est pour l'instant compliqué. En effet, si la plupart des études portant sur la compétition entre plantes de culture et adventices considère l'effet négatif des adventices sur le développement des plantes de culture ou la production agricole, les connaissances sur le potentiel de limitation des plantes adventices par un effet de compétition

dû à la culture restent rares. Les études disponibles actuellement sont surtout réalisées en conditions expérimentales, en s'intéressant de façon privilégiée à une ou plusieurs espèces adventices. Par conséquent, l'effet de la compétition de la culture sur les assemblages adventices en conditions réelles de production agricole reste peu étudié.

Comprendre les relations entre plantes de culture et adventices, notamment compétitives, est donc crucial. Nous allons essayer de comprendre comment change l'assemblage d'espèces adventices avec la culture et les facteurs agronomiques et environnementaux les affectant. Pour cela nous nous focaliserons principalement sur la compétition que peut induire la culture aux assemblages, puisque nous pensons qu'elle capte davantage les ressources, qui deviennent limitantes pour le développement des plantes adventices. Nous pensons que la compétition entre plantes adventices et cultivées peut être variable en fonction des ressources disponibles sur les parcelles, donc du niveau de fertilisants qui y est appliqué. De même, nous pensons que la compétition et l'effet des fertilisants peut être variable suivant le régime de perturbations apporté sur les parcelles (type de désherbage), en conférant des taux de mortalité importants pour les plantes adventices. Nous pensons qu'en plus d'induire des fortes mortalités, et de limiter les ressources, les assemblages adventices des parcelles intensivement gérées peuvent être sélectionnés vers des assemblages plus tolérants à la forte compétition qu'ils reçoivent, par exemple en développant certains traits particuliers.

Il existe une hétérogénéité au sein de la parcelle, notamment sur la présence de culture, qui est souvent plus dense au centre et moins dense et moins haute sur les bords de parcelle (Marshall, 1989). Nous pensons que les assemblages dans les centres et les bords de parcelle vont subir des facteurs d'influence différents. Nous nous attendons à ce que les assemblages soient particulièrement limités par les ressources, donc par la compétition avec la culture dans le plein champ. Les intenses perturbations qui y sont apportées devraient limiter fortement le développement des plantes adventices. À l'inverse, dans les zones bordant les parcelles, plus proches des autres parcelles et d'autres éléments du paysage contenant davantage de biodiversité, nous allons avoir des phénomènes de dispersion à partir de ces éléments qui vont devenir des mécanismes d'assemblages prépondérants, alors que la compétition avec la culture, moins dense va être drastiquement réduite.

Enfin nous réfléchissons à une perspective de réduction de la gestion intensive qui a beaucoup de conséquences négatives sur les plantes sauvages, mais aussi sur de larges pans des agroécosystèmes. Cette réduction peut être mise en place en collaborant avec des agriculteurs et agricultrices pour établir l'expérimentation en conditions réelles. Nous pensons que les réductions d'intensité peuvent varier en fonction du contexte. En effet, les cultures sont gérées différemment, et ont des capacités à entrer en compétition avec les plantes adventices qui sont différentes. De fait, nous pensons que le bénéfice de réduction peut être beaucoup

plus important si la réduction se trouve dans les zones concernées par le maintien de biodiversité, et par la fourniture de services écosystémiques, ce qui peut être encore une fois le cas des bords de parcelles par rapport aux zones de plein champ que les organismes parviennent beaucoup moins à atteindre.

Dans cette thèse, je m'intéresserai à l'étude des assemblages adventices de la Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre (ZAPVS). Il s'agit d'une plaine agricole de l'ouest de la France, constituée d'une majorité de cultures de blé, colza, maïs et tournesol. Elle est délimitée entre les villes de Niort (au Nord), Villeneuve-la-Comtesse (Sud), Usseau (Ouest) et Celles-sur-Belle (Est) et porte sur environ 13 000 parcelles, gérées par près de 430 exploitations agricoles. La ZAPVS est à cheval sur le bassin versant de la Sèvre Niortaise, via la Courance (Est), la Guirande (Centre), le Lambon (Nord) et le Mignon (Ouest), et celui de la Charente via la Belle (Est) et plus en aval, la Boutonne (Sud). La forêt de Chizé, située dans le centre Sud de la ZAPVS, n'est pas incluse dans la ZAPVS et une partie est classée en Réserve Biologique Intégrale. Elle est de loin la surface forestière la plus importante de la zone géographique. Le climat sur la zone est de type tempéré océanique avec des hivers doux et humides, des étés chauds et secs (précipitations annuelles : 861 mm ; température annuelle moyenne 12.9°C (min. 8.2°C, max. 17.7°C) ; données Météo France pour la station de Beauvoir-sur-Niort). Le sol est constitué principalement de rendosols (groies moyennement profondes à superficielles), de calcosols sur une bande de Niort à Brûlain (groies profondes), de fluvisols de vallées calcaires autour des cours d'eau, et de terres rouges limono-argileuses au Nord-Est de la ZAPVS (Géoportail, IGN, 2020).

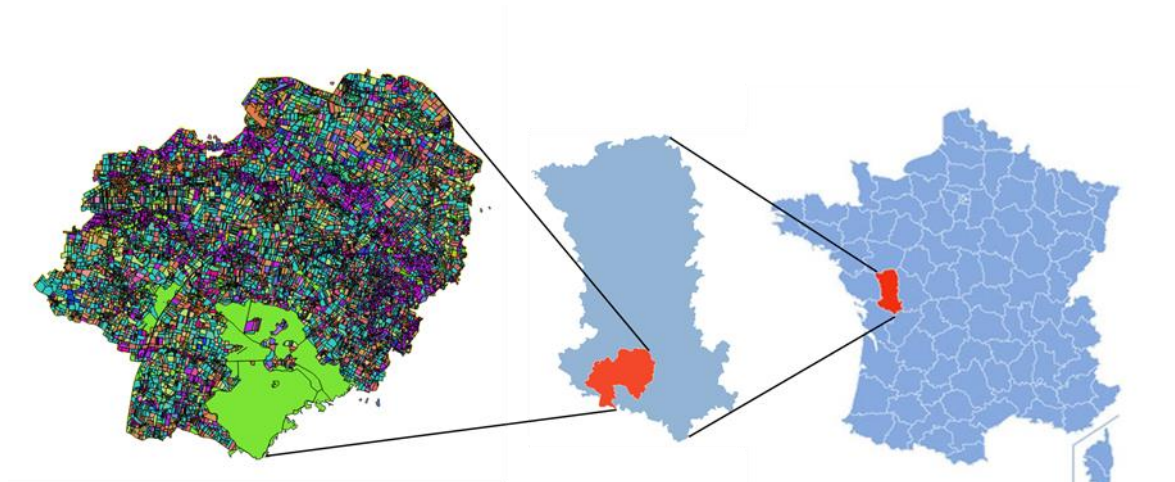


Figure 1.10: Localisation de la Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre (ZAPVS) dans le département des Deux-Sèvres (centre), et en France (droite)

Dans le deuxième chapitre, j'ai pour objectif d'assigner au sein d'un paysage agricole les principaux facteurs responsables de l'assemblage de plantes adventices d'une parcelle. Le but de cette étude est de déterminer les contributions de différents mécanismes sur la flore. Nous

allons plus principalement nous pencher sur les gradients de perturbations et de ressources conférés par les agriculteurs et agricultrices sur la parcelle, et du rôle de la dispersion à partir d'espèces présentes dans le paysage. Nous allons également voir si les règles d'assemblage diffèrent entre deux parties de la parcelle (Bourgeois et al., 2020). Cette deuxième partie va utiliser des parcelles de colza normalement gérées par les agriculteurs et agricultrices de façon conventionnelle. Si chaque parcelle est gérée de telle sorte qu'on suppose que l'agriculteur ou l'agricultrice cherche à optimiser ses rendements ou ses gains, elles ne sont pas connues pour être des parcelles où des pratiques agroécologiques ont été implémentées. En revanche, par leurs choix personnels ou leurs ressentis du terrain et des risques associés, ils et elles vont utiliser différentes stratégies de gestion par leur fréquence et leur intensité. De même, la parcelle peut se situer dans un paysage avec plus ou moins d'hétérogénéité. Cela va définir des gradients de perturbations, de ressources ou paysagers le long desquels vont s'organiser les parcelles de l'étude. Chaque gradient est susceptible d'influencer les communautés retrouvées sur les parcelles, notamment leur richesse et leur abondance. Savoir quels gradients affectent particulièrement la richesse et quels gradients augmentent l'abondance permettra d'identifier les mécanismes responsables de l'assemblage adventice. Par extension, nous identifierons à la suite de l'étude des leviers agroécologiques répondant à ces mécanismes, et mobilisables dans un agroécosystème pour soutenir à la fois la production alimentaire durable et la biodiversité.

Dans le troisième chapitre, je me focalise sur les dynamiques agissant en plein champ, et leurs conséquences sur les caractéristiques fonctionnelles des assemblages adventices, ainsi que sur la compétition entre plantes adventices et de culture. La compétition peut en effet varier si des apports de ressources bénéficient à la culture, ou aux plantes adventices. De plus, l'assignation des ressources aux plantes adventices ou aux plantes cultivées, peut être modulée avec la stratégie de gestion, notamment l'agriculture biologique, qui n'utilise qu'exclusivement du désherbage mécanique. Nous allons également étudier dans ce chapitre les traits fonctionnels des assemblages, pour savoir si les stratégies et l'intensité de gestion provoquent des modifications fonctionnelles, en posant l'hypothèse que certaines espèces adventices soient sélectionnées et adaptées à certains filtres environnementaux, renforçant par là même l'intensité de gestion.

Dans un quatrième chapitre, après l'étude générale des dynamiques d'assemblage sur les parcelles puis de l'étude des caractéristiques en plein champ, nous allons plus particulièrement étudier ce qui se passe en bordure des parcelles. Ce chapitre fait appel à une étude originale puisqu'elle propose, sur des parcelles gérées normalement par des agriculteurs et agricultrices, d'expérimenter une réduction de fertilisants et/ou de phytosanitaires. Le but de cette étude est donc de tester en conditions réelles l'impact d'une réduction d'intensité, telle que promue par les politiques actuelles, sur la flore adventice mais aussi sur les

rendements de cultures. En effet, vu qu'au chapitre II nous mettons en évidence des processus différents entre les interfaces et les plein champ et qu'au chapitre III, nous avons vu que la compétition joue un rôle majeur pour limiter le développement de la flore adventice, notamment par le rôle central de l'azote, le chapitre IV laisse à penser que l'impact de la réduction pourrait être assez faible en forte présence de cultures en plein champ, alors que beaucoup plus fort en interface, où le facteur limitant principal, la présence de culture, est beaucoup plus limité. De plus, cette étude porte sur 3 cultures différentes, le blé, le colza et le tournesol, cultures connues pour avoir des phénologies, des morphologies et des capacités compétitrices différentes. Nous nous attendons à des augmentations de richesse et d'abondance dans les zones à réduction d'intensité pour soit, les cultures les moins denses, soit pour les interfaces, toutes cultures confondues. Dans le même ordre d'idée, nous faisons l'hypothèse d'un effet interactif de la réduction de fertilisants puisque celle-ci agit directement sur la compétition au moins en blé en plein champ (chapitre III).

Chapitre II

Le paysage joue un rôle majeur
dans les assemblages
adventices en interface, mais
est surpassé par la compétition
avec la culture en plein champ

2.1 – Résumé

Ce chapitre porte sur les mécanismes d'assemblages des plantes adventices en parcelles de colza à la fois dans les interfaces des parcelles que dans les plein champs.

L'intégralité de ce chapitre fait l'objet d'une publication dans la revue *Plants* :

Berquer, A.; Martin, O.; Gaba, S. Landscape Is the Main Driver of Weed Assemblages in Field Margins but Is Outperformed by Crop Competition in Field Cores. *Plants* 2021, 10, 2131. <https://doi.org/10.3390/plants10102131>

J'ai contribué dans cette étude à la formalisation de la question de recherche, la gestion et l'analyse des données ainsi qu'à la rédaction du papier qui en découle. L'acquisition des données a été faite par des collègues de terrain entre 2014 et 2018, avant mon arrivée sur la ZAPVS.

Les plantes adventices sont considérées comme un ravageur majeur des cultures et ont pour cette raison été intensivement gérés par les agriculteurs et agricultrices. Cependant, en fournissant des ressources, les plantes adventices participent au maintien de la biodiversité des agroécosystèmes. Le défi d'une gestion durable des plantes adventices est donc de maintenir leur diversité sans compromettre la production agricole. Parvenir à ce défi nécessite de déterminer les processus responsables de l'assemblage des plantes adventices et de savoir comment les pratiques agricoles et les éléments du paysage les influencent. Dans cette étude, nous assignons les effets de la compétition avec la culture, des apports d'azote et du paysage sur la diversité et l'abondance des assemblages adventices d'interface et de plein champ de 115 parcelles de colza. Nous montrons que les assemblages de plein champ sont principalement influencés par la hauteur de la culture, une approximation de la compétition. À l'inverse, en interface, les assemblages sont plus abondants et divers avec une forte quantité de prairies dans le paysage environnant, révélant le rôle primordial de la dispersion spatiale. En utilisant des modèles d'équations structurelles, nous montrons ensuite que les assemblages de plein champ sont aussi indirectement influencés par le paysage à travers la dispersion spatiale de propagules à partir de l'interface. En résumé, notre étude donne des preuves empiriques que la compétition avec la culture est un moyen de réduire l'intensité du désherbage chimique, et que les prairies sont un moyen de favoriser la biodiversité des paysages agricoles.

2.2 – Introduction

Taking into account the challenges of sustainable food for a growing human population, the preservation of biodiversity and natural resources and the mitigation of climate change requires a profound transition in our agricultural and food system (Altieri and Nicholls, 2008; Gliessman, 1995). Weed management in arable crops is typical of this issue. Weeds are recognized as a major pest in agriculture, resulting in yield loss of up to 30% (Oerke, 2006). For decades, they have been intensively managed to reduce their competition for resources with crop plants. This has resulted in the decline of at least 20% of weed species over the past 30 years (Richner et al., 2015), and an overall decline in rare flagship species (Albrecht et al., 2016). However, by providing food and shelter for birds, insects and small mammals (Bretagnolle and Gaba, 2015; Marshall et al., 2003), weeds are also an important component in the maintenance of farmland biodiversity and agroecosystem functioning (Gaba et al., 2020; Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019). To meet agricultural production demand while conserving weed diversity and enhancing its related ecological functions, promotion of diverse weed assemblages has been suggested, assuming that increasing species richness would ensure for weed functions without selecting for few dominant species (MacLaren et al., 2020; Storkey and Neve, 2018). Designing management strategies that ensure for diverse weed assemblages therefore requires strengthening our understanding of the processes that shape weed species richness and abundance.

Weed species assemblages can be understood in terms of a complex scheme including interactions between ecological processes (*e.g.*, competition, spatial dispersal) operating over various scales and management through disturbance regimes (*e.g.*, weeding operations) and resource levels (*e.g.*, light, nitrogen) (Alignier et al., 2020; Bourgeois et al., 2020; Gaba et al., 2014; Mahaut et al., 2018; Metcalfe et al., 2019). While there is substantial evidence showing that crop type and farming practices influence weed species richness (Fried et al., 2008; Gandía et al., 2020; Gunton et al., 2011), weed abundance (Borgy et al., 2012; Melander et al., 2013), or crop–weed competition (Kaur et al., 2018), only recently have studies explored the interactive effects of competition and farming practices on weed assemblages (Ahmed et al., 2020; Gaba et al., 2018). Crop competition has however been acknowledged as a way to regulate weed species (Sardana et al., 2017). The effect of landscape on weed abundance is also less documented compared to weed species richness, and when studied was shown to have either no effect (Petit et al., 2016) or an indirect effect (Bohan and Haughton, 2012) through an interaction with farmer management intensity. Indeed, evidence on the interplay of local and landscape effects on weeds have recently been revealed (Bourgeois et al., 2020;

Petit et al., 2016; Roschewitz et al., 2005). For instance, Henckel et al. (2015) demonstrated that the presence of organic farming in the surrounding landscape of conventional fields could balance the negative effect of conventional management through species dispersal. The diversity of crop types (Alignier et al., 2020) and the amount of seminatural habitats (Kovács-Hostyánszki et al., 2011; Medeiros et al., 2016) in the landscape also benefit in-field weed species richness. However, the effect of landscape varies with field position (*i.e.*, field core versus field margin (Alignier et al., 2020; Bourgeois et al., 2020; Pallavicini et al., 2020)) revealing the complex interplay between spatial dispersion and local processes. These differences can indeed be attributed to the variation in farming practices (crop density, fertilization and weed control) as well as to their distances to source habitats. However, whether landscape effects interact with competition with crop plants, disturbances induced by weed control or both remains to be established.

In this study, we evaluated the interactive effects of crop–weed competition, farming practices and landscape on both weed diversity and abundance in the margins and centres of 115 oilseed rape (*Brassica napus* L.) fields in South-West France. We used a new approach to evaluate the effects of landscape variables without specifying *a priori* distances or spatial extents of their effects (Carpentier and Martin, 2021). To our knowledge, this is the first study to address the combined effects of competition, farming practices and landscape on both weed species richness and abundance in the margins and centres of arable fields, considering that the spatial extent of the landscape variables can vary with the landscape variables, the weed metrics and the field compartment. As a first step, we assessed the effects of competition, farming practices and landscape on weed species richness and abundance in the two field compartments. Then, we investigated whether local dispersal from field margin to field core could compensate for a loss of weed diversity through an indirect effect of spatial dispersal from the landscape, as highlighted by Bourgeois et al. (2020). We expected the contribution of competition to be higher in field cores due to a higher crop density. We also expected the contribution of competition to increase with the amount of nitrogen, because oilseed rape plants are nitrophilous plants (Bouchet et al., 2016), and decrease with higher weed management due to the selection of specialist species (Fried et al., 2015). We further expected a higher response of weed abundance to competition compared to weed species richness, especially in field cores. Finally, we expect landscape effect to act predominantly indirectly across the field margin on in-field weed assemblages.

2.3 - Results

A total of 158 weed species was identified across the 115 oilseed rape fields sampled from 2014 and 2018. We identified 131 weed species in the field cores and 143 in the field margins. *Mercurialis annua* L. was the most abundant and common weed species occurring in 92 fields. A total of 90 species (57.0% of all species) occurred in fewer than 10% of the sampled fields. Mean species richness per field was 28.85 ± 8.73 (min = 10, max = 53) species, and mean abundance was 267.60 ± 150.97 (min = 48, max = 956). Weed species richness was on average higher in the field margin, with 19.97 ± 8.11 (min = 3, max = 42) species, than in field core with an average of 11.09 ± 4.89 (min = 3, max = 40) species when accounting for the same sampling effort using a 5000 times bootstrap of five quadrats in the field core. In the same way, the abundance was higher in the field margin (88.84 ± 45.47) than in field core (48.72 ± 33.18 ; on average in five quadrats using a bootstrap). Crop height was significantly lower in the field margin ($54.4 \text{ cm} \pm 47.1 \text{ cm}$) than in the field core ($145.9 \text{ cm} \pm 23.7 \text{ cm}$; Wilcoxon paired-test, $V = 17$, p -value < 0.001). In 3.5% of the fields, there was no crop plant in the margin.

2.3.1 - Competition and weed management highly affect weed species richness in field core

For weed species richness, the selection procedure retained the variables related to competition (crop height and nitrogen) and chemical disturbances as well as the interaction between nitrogen and herbicides (Table 2.1(A)). These effects explained 15% of the variance of weed species richness in field cores when using Treatment Frequency Index (TFI) as a proxy of herbicide use (Figure 2.1; 11% with amount of herbicide active substances (QA) Figure S2.1). Weed species richness significantly decreased with crop height (Figure 2.2A) but not with herbicides (Figure 2.2B) nor with nitrogen. Contrary to our expectation, we did not find any significant interaction between crop height and the amount of nitrogen or the quantity of herbicide use. Rather, we found a significant positive effect of the 'nitrogen \times herbicides' interaction on weed species richness, suggesting a higher efficiency of weed chemical control in nitrogen-rich fields. Adding landscape variables improved the model, which explained 27.4% of the variance (Figure 2.1; 22.4% with QA Figure S2.1). However, the contribution of landscape variables alone to weed species richness was lower compared to the contribution of the local variables. The estimated spatial extent of the effects of the landscape variables was always lower than 1000 m, ranging from a very small scale for hedge density (17 m from the border of the field), to medium scales for meadows (500 m), oilseed rape (600 m) and organic farming (780 m). Weed species richness was generally unaffected by landscape variables. The interplay

between local and landscape variables was revealed by the significant interaction between the number of meadows and amount of nitrogen (Table 2.1 and Table S2.1), suggesting a lower positive effect of nitrogen on weed species richness in fields surrounded by a high number of meadows. We also found a significant positive interaction between the amount of organic farmed fields and herbicides when using TFI as a proxy of herbicide intensity (Table 2.1; *i.e.*, the relationship is almost significant with QA, $p = 0.054$; Table S2.1). This suggests that herbicide use significantly decreased weed species richness in oilseed rape fields in landscapes rich in organic farming.

Table 2.1: Statistics of the models for weed (A) species richness and (B) abundance in field cores. Herbicide intensity is expressed with the Treatment Frequency Index (TFI). Abundance was log-transformed, and management practice variables were centred and reduced. The estimated buffer radii are indicated for each landscape variable. Landscape variables have two degrees of freedom because both their spatial extent (i.e., estimation of buffer radius) and their effect were estimated. Significant effects are indicated in bold. R-squared values were 27.4% and 18.0% using TFI.

		Estimated Buffer Radius (m)	Estimate	df	t-Value	p-Value
(A) Weed species richness	Intercept		16.314	1	11.204	<0.001
	Crop height		-1.407	1	-2.400	0.018
	Nitrogen		1.058	1	1.090	0.278
	Herbicides		-1.787	1	-1.788	0.077
	Hedge density	17	48.506	2	1.418	0.159
	Number of meadows	500	-4.439	2	-0.366	0.715
	Amount of organic farming	777	-6.513	2	-0.979	0.330
	Amount of oilseed rape	600	6.913	2	0.714	0.477
	Nitrogen × Herbicides		2.017	1	3.316	0.001
	Nitrogen × Number of meadows		-47.839	1	-3.061	0.003
	Nitrogen × Amount of organic farming		0.420	1	0.099	0.921
	Herbicides × Number of meadows		-5.072	1	-0.281	0.779
	Herbicides × Amount of organic farming		16.105	1	2.051	0.043
(B) Weed Abundance	Intercept		2.103	1	42.803	<0.001
	Crop Height		-0.088	1	-3.101	0.002
	Herbicides		-0.075	1	-2.223	0.028
	Hedge density	68	6.262	2	1.345	0.181
	Number of meadows	26	-0.167	2	-0.429	0.669
	Amount of organic farming	140	0.159	2	0.814	0.418
	Amount of oilseed rape	26	0.199	2	1.075	0.285
	Herbicides × Number of meadows		0.938	1	1.674	0.097
	Herbicides × Amount of organic farming		0.353	1	1.394	0.166

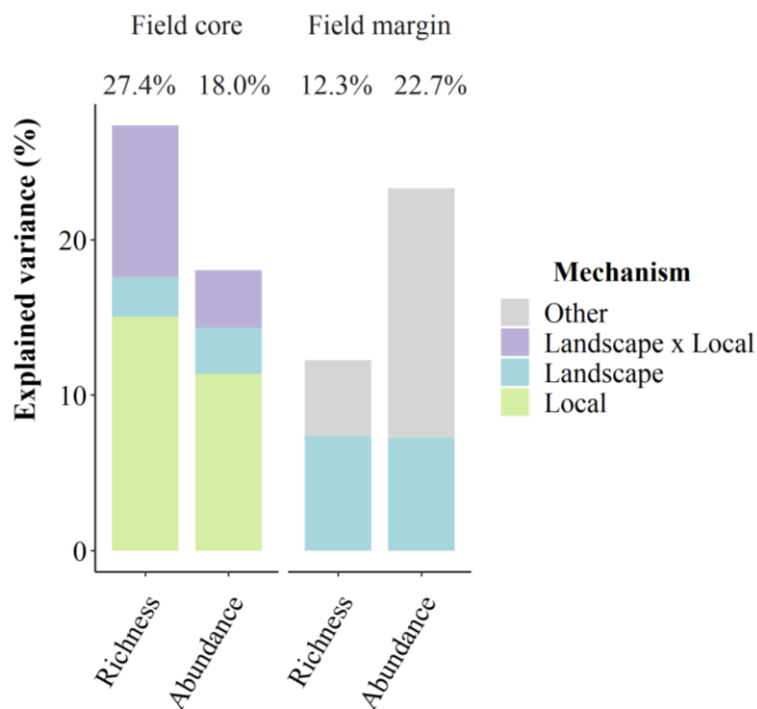


Figure 2.1: Percentage of explained variance by local factors (crop height, the amount of nitrogen, the intensity of herbicide use and number of mechanical operations), landscape (amount of organic farming, meadows, oilseed rape and hedge density) and weather conditions (rainfall and temperature) on weed species richness and abundance in field cores and field margins. The intensity of herbicide use is expressed using the herbicide TFI. The buffer radii at which the amount of each landscape variable was estimated are shown in Table 2.1 for field cores and Table 2.2 for field margins. R-squared computed from the type III ANOVAs of respective models are indicated above each corresponding bar plot.

2.3.2 - Competition and weed management strongly affect weed abundance in field cores

The pattern for weed abundance in field cores was mostly consistent with the pattern of weed species richness: environmental variables and mechanical weed control were discarded, as was nitrogen (Table 2.1(B)). Weed abundance in the centre of oilseed rape fields significantly decreased with crop height (Figure 2.2C) and herbicide use (Figure 2.2D), with a higher effect attributed to crop height. Adding the landscape variables improved the model (Figure 2.1), although we found no significant effect of landscape variables on weed abundance (Table 2.1(B)).

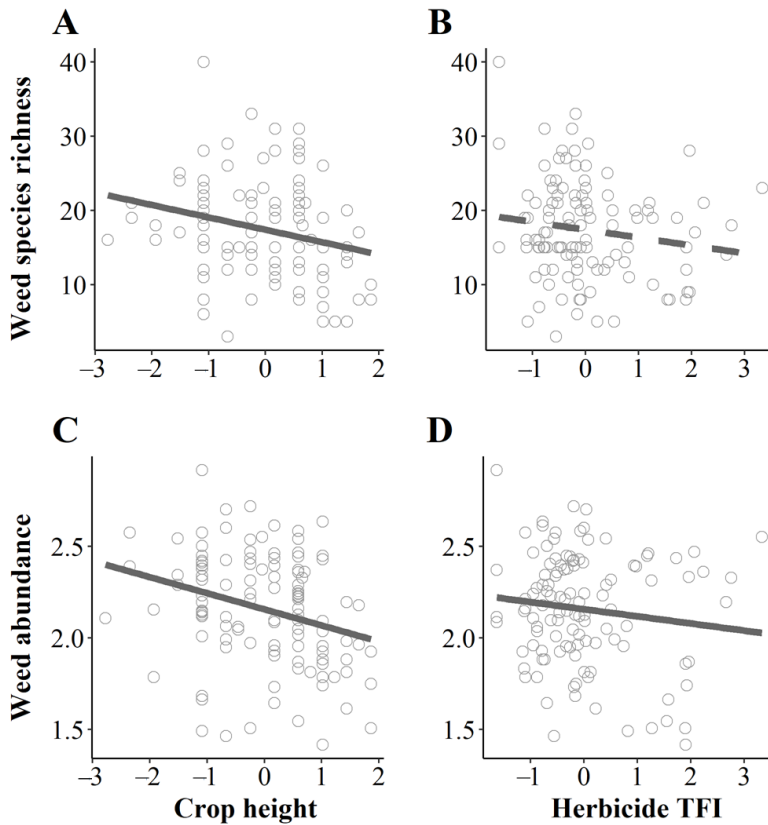


Figure 2.2: Relationship between weed species richness (A,B) and abundance (C,D) in field cores with crop height (A,C) and the intensity of herbicide applications (B,D). Abundance was log-transformed and explanatory variables were scaled. The intensity of herbicide use is expressed using the Treatment Frequency Index. Dashed line indicates a nonsignificant relationship.

2.3.3 – Landscape is a major driver of weed assemblages in field margins

Diversity and abundance patterns showed a contrasted situation in field margins, revealing that weed species assemblages in field margins were mainly affected by environmental conditions and landscape (Figure 2.1). The selection procedure removed crop height and farming practices for both weed species richness and abundance, while several environmental variables were kept. Weed species richness and abundance significantly decreased with rainfall (Table 2.2(A)), while only weed abundance increased with temperature (Table 2.2(B)). Landscape effect was mainly due to the number of meadows, which had a significant positive effect on both weed species richness (Figure 2.3A) and weed abundance (Figure 2.3B) at small scale, *i.e.*, for 140 m from the border of the field for weed species richness and 265 m for weed abundance.

Table 2.2: Statistics of the models for weed (A) species richness and (B) abundance in field margins. Abundance was log-transformed, and environmental variables were centred and reduced. The estimated buffer radii are indicated for each landscape variable. Landscape variables have two degrees of freedom because both their spatial extent and their effect were estimated. Significant effects are indicated in bold. R-squared of respective models computed with type III ANOVAs were 12.3% and 22.7%.

(A)	Estimated Buffer Radius (m)	Estimate	df	t-Value	p-Value
Intercept		20.262	1	10.818	<0.001
Rainfall		-1.805	1	-2.467	0.015
Hedge density	37	-86.517	2	-1.083	0.281
Number of meadows	138	18.731	2	2.184	0.031
Amount of organic farming	20	8.255	2	1.642	0.103
Amount of oilseed rape	980	-11.572	2	-0.711	0.478
(B)					
Intercept		1.892	1	60.673	<0.001
Rainfall		-0.087	1	-4.060	<0.001
Temperature		0.051	1	2.310	0.023
Hedge density	5	-0.990	2	-1.892	0.061
Number of meadows	266	0.664	2	1.991	0.049
Amount of organic farming	22	0.168	2	1.244	0.216
Amount of oilseed rape	8	-0.099	2	-0.755	0.452

2.3.4 – Multiscale processes shape weed assemblages in field cores

Because landscape affects weed assemblages in field margins and previous studies revealed local dispersal from field margins to field cores, we performed an SEM to assess the joint effect of local and landscape processes when considering weed assemblages in the two field compartments. The best model shown by BIC-based selection for both weed species richness and abundance was the SEM considering an indirect effect of landscape on weed assemblages in the field core through to the field margin. Competing models with either a direct link between landscape variables and weeds in field cores, or no link between the margin and centre of the fields were never retained (Tables S2.2 and S2.3). Accounting for local dispersal from the field margin strongly increased the part of variance explained in the field core, with R-

squared increasing from 27% to 30% for weed species richness and from 18% to 30% for weed abundance using TFI (22.4% to 33% and 16% to 32% when using QA).

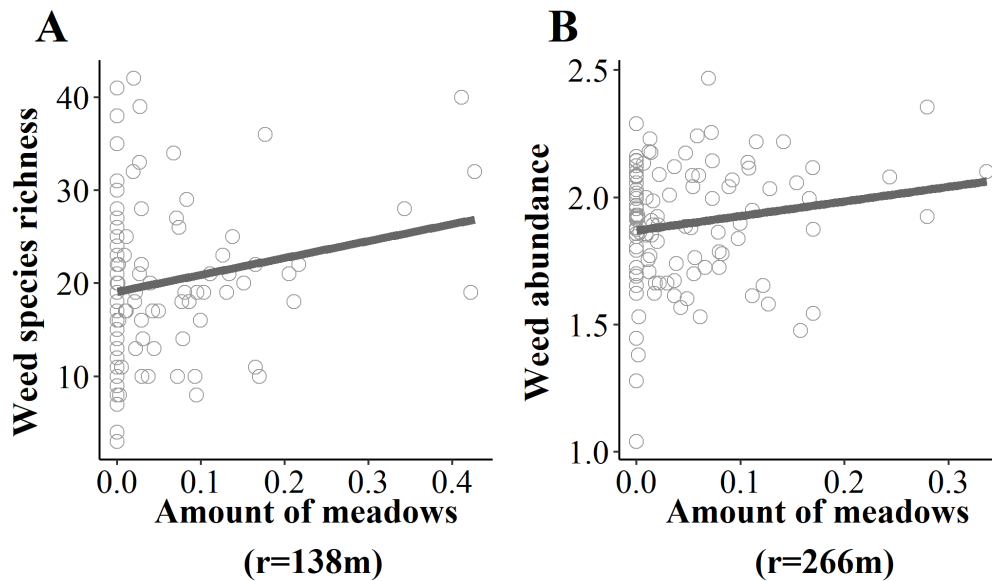


Figure 2.3: Relationship between weed species richness (A) and abundance (B) in field margins with the number of meadows in the surrounding landscape at respective buffer radii of 138 and 266 m. Abundance was log-transformed.

The strength of local dispersal was similar for weed species richness and abundance (Figure 2.4). These analyses suggest that weed assemblages in the centre of oilseed rape fields were shaped by local factors (mainly crop competition and chemical weeding) and local dispersal from field margins, its relative importance being related to the number of meadows in the surrounding landscape. Interestingly, when accounting for spatial dispersal across the field margin, herbicide applications had a significant negative effect on both species richness and abundance. This effect was found when using linear models (without incorporating spatial dispersal across the field margin) for analysing weed abundance in the field core, but this was not the case for weed species richness. These results are, however, in line with the significant positive interaction between herbicide use and amount of organically farmed fields and suggest that herbicides decrease weed species richness in oilseed rape fields located in more diversified landscapes (*i.e.*, a higher number of meadows and amount of organic farming).

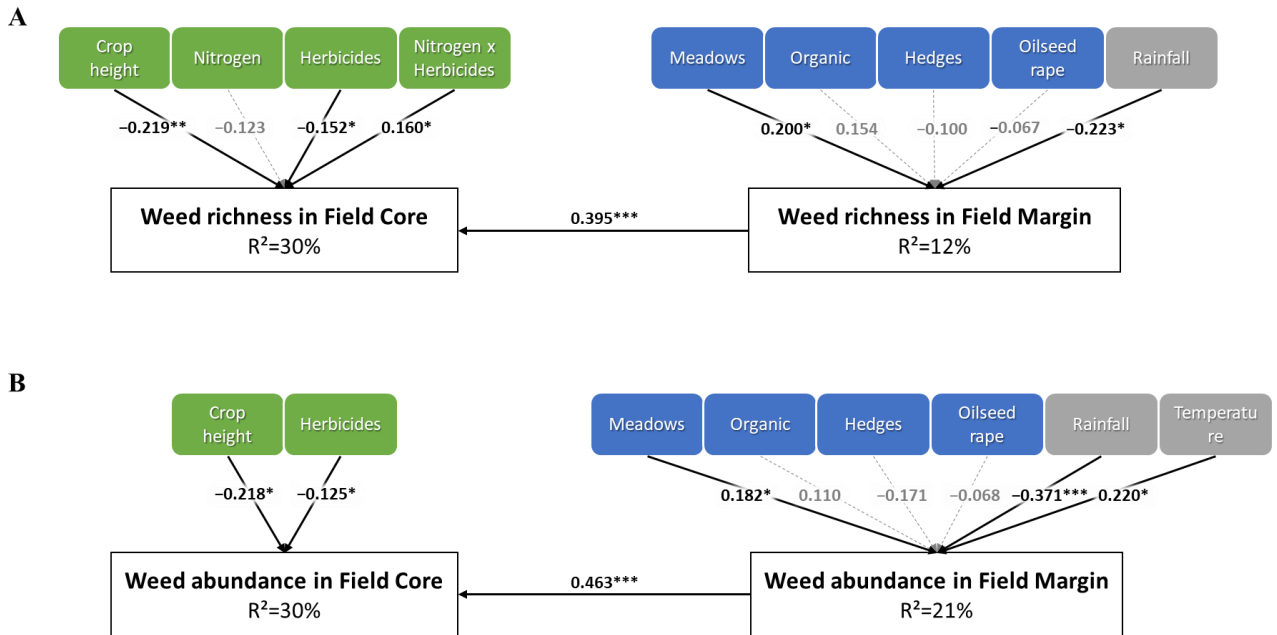


Figure 2.4: Structural Equation Models for weed species richness (A) and abundance (B) where the link between field margin and field core was specified. Arrows represent the directionality of the effect, and the coefficients indicate the standardized estimates. Dashed lines and grey estimates represent nonsignificant effects. *: p -value < 0.05; **: p -value < 0.01; ***: p -value < 0.001. FC: field core, FM: field margin. The intensity of herbicide use is expressed using the Treatment Frequency Index. The buffer radius at which the amount of each landscape variable was estimated is shown in Table 2 for field margin.

2.4 – Discussion

Weed species assemblages are the result of the complex interplay between weed–crop competition, farming practices and landscape. In this study, we aimed at determining their relative contribution on both weed species richness and abundance in the margins and centres of 115 oilseed rape fields. As expected, our results highlighted that the mechanisms shaping weed assemblages differed between field cores and margins. Using crop height as a proxy for weed–crop competition, we found that competition strongly affected weed species richness and abundance in field cores while low or no effects could be detected for farming practices and landscape. Conversely, crop competition had almost no effect on weed assemblages in field margins, where we found a strong effect of landscape, suggesting a predominant role of spatial dispersal. Although landscape had no direct effect on weed species richness and abundance in field cores, the use of structural equation modelling revealed that landscape arrangement may affect weed assemblages in field cores indirectly through field margins. As expected, the main driver of weed assemblages in field cores was the presence of the crop itself, since its height was positively related to a decrease of weed species richness and abundance. Competition with the crop had a higher effect on weed abundance than on weed

species richness. Taller and denser crop plants in field cores are more prone to take up resources as light and nutrients, leaving lower amounts of resources available for weeds (Smith et al., 2010). These results confirm the competitive ability of oilseed rape against weeds (Hashem et al., 2010; Holman et al., 2004; Lemerle et al., 1995), but to our knowledge, our study is the first to demonstrate it in oilseed rape farmers' fields and with a natural flora. We expected a higher importance of competition in high nitrogen conditions because oilseed rape plants are nitrophilous plants and because reduced nitrogen amount might delay canopy closure (Rathke et al., 2006). No effect of nitrogen alone or in interaction with crop height was found, however. While mechanical weeding did not affect weed assemblages in field cores, we found a significant decrease of weed abundance with herbicide use, although the effect was lower compared with the effect of the competition with crop plants. We also found a significant negative effect of herbicide applications on weed species richness, but only when interacting with landscape or accounting for spatial dispersal across the field margin. Herbicide application directly affects weeds and is generally related to a decrease in weed species richness, mostly due to removal of rare species (Fried et al., 2019; Gaba et al., 2016). Fried et al. (2015) found that weed species from the same family as oilseed rape (*Brassicaceae*) had higher densities in treated plots and suggested a phylogenetic convergence of weeds (Cavender-Bares et al., 2009). Such specialization of weed assemblages may explain the low effect of herbicides on weed species richness in the centres of oilseed rape fields located in landscapes with low numbers of organic farmed fields and meadows. Conversely, oilseed rape fields in more diversified landscapes may shelter more rare or unspecialized species because of spatial dispersal, explaining the significant effect of herbicides on weed species richness in these fields. Accounting for landscape in our analysis resulted in an increase of the goodness-of-fit of our models on both weed species richness and abundance in field cores. However, the contribution of landscape variables was low and weed assemblages were generally unaffected by landscape variables. We did however find that a higher numbers of meadows weakened the positive effect of nitrogen on weed species richness. Our results therefore contrast with previous studies conducted in winter cereals, which revealed a positive effect of a higher number of organic farming (Henckel et al., 2015) or seminatural habitats (Kovács-Hostyánszki et al., 2011) on weed species richness. They are however in accordance with a previous study conducted in oilseed rape fields on the same study site (Bourgeois et al., 2020), although more generally the literature on the effects of landscape on weed assemblages in oilseed rape fields is still lacking. Although no direct effect of landscape was found, by using structural equations models (SEMs), we revealed a strong indirect effect of landscape on weed assemblages in field cores and field margins. Accounting for the indirect effect greatly increased the goodness-of-fit of the models, especially for weed abundance. We acknowledge that this pattern may arise due to high

correlation between weed species richness (or abundance) in field cores and field margins. However, the SEMs showed higher goodness-of-fits with the directionality from field margin towards field core than the contrary. In addition, Bourgeois et al. (2020), showed that the similarity of weed assemblages in field core decreased with the distance from the field margin. Therefore, it is likely that landscape affects weed assemblages in the centre of oilseed rape fields across the margins.

Spatial dispersal was the main mechanism shaping weed species richness and abundance in field margins. Among landscape variables, the number of meadows had the strongest effect on weed species richness and abundance. The margins of oilseed rape fields surrounded with a higher number of meadows showed greater weed species richness and weed abundance. The spatial extent of the effects was, however, different: the number of meadows increased weed species richness in field margins at a lower scale (138 m) than weed abundance (266 m). Meadows are seminatural elements of agricultural landscapes that contribute to the maintenance of biodiversity in the agroecosystem by providing food and nesting habitats (Sullivan et al., 2018). Meadows, acting as source habitats, can thus increase weed diversity in field margins. Our results highlighted that spatial dispersal might be the predominant process affecting weeds in field margins, since the variables related to crop competition and farming practices were discarded by the model selection procedure. Such a result is in accordance with our expectations. Indeed, field margins are generally managed at a lower intensity compared to field cores, and crop plants are smaller, present at lower density or even absent. Interestingly, climatic variables had significant effects on weed assemblages in field margins, contrary to field cores. This suggests that in absence of strong filtering factors such as competition or disturbances, climate has a higher filtering effect on weed assemblages. Indeed, a recent study investigating trait–climate relationships in plant assemblages revealed that these relationships were much weaker in croplands compared to grasslands, suggesting a reduced sensitivity of plant assemblages to bioclimatic variations in intensively managed habitats (Bourgeois et al., 2021).

Our findings suggest that weed assemblages in field cores and margins are shaped by different mechanisms acting at different spatial scales. However, a large part of the variance remained unexplained (around 70% when accounting for dispersal from field margin to field core for both weed richness and abundance). This suggests that other factors may shape weed assemblage such as temporal dispersal (Mahaut et al., 2018). Arable weed species are mainly therophyte species (Bourgeois et al., 2019), which can persist for long periods as dormant seeds in the seed bank. Such a strategy may allow weed species, and especially those with long, persistent dormant seeds, to avoid unsuitable environmental conditions through delayed emergence (*i.e.*, temporal storage effect ; Chesson, 2000). Further studies should therefore consider the

respective roles of temporal dispersal, together with competition, environmental filtering (effect of farming practices) and spatial dispersal.

In conclusion, our study emphasizes the critical importance of crop competition in shaping weed assemblages in field cores, and spatial dispersal in shaping weed assemblages in field margins of oilseed rape fields. Herbicides had a lower effect than crop competition on weed abundance and were shown to reduce weed species richness in oilseed rape fields located in landscapes with higher numbers of extensively managed fields (*i.e.*, organic farmed fields or meadows). Our findings give empirical support for crop competition as a way to reduce the intensity of chemical weeding, and for meadows as a way to enhance biodiversity in agricultural landscapes.

2.5 – Materials and Methods

2.5.1 – Study area

The study was conducted on the Long-Term Social-Ecological Research (LTSER) site Zone Atelier ‘Plaine & Val de Sèvre’ (Bretagnolle et al., 2018a), a 435 km² agricultural landscape located in the Deux-Sèvres district, central western France. Climatic conditions are a mild, temperature, Atlantic oceanic climate (mean annual temperature 12.5 °C and precipitation 867.2 mm). Land use is dominated by cereal production, mostly winter cereals (41.3%), maize (9.6%), sunflower (8.8%) and rapeseed (7.6%). Meadow cover represents around 13%.

2.5.2 – Weed sampling

We surveyed weeds in 115 oilseed rape fields, managed by local farmers, from 2014 to 2018 (23 in 2014, 25 in 2015, 25 in 2016, 20 in 2017 and 22 in 2018). Field size averaged 6.5 ha and ranged from 0.8 ha to 23.1 ha (Electronic supplementary material Table S2.4). The annual survey spanned from the end of March to late April. Weed flora was monitored in 25 x 1 m² plots per field, each plot being subdivided into four 0.5 x 0.5 m subplots. A total of 20 plots were placed in field core (at least 10 m from the field edge) along two 100 m-long parallel transects (10 plots per transect). The two transects were separated by 50 m and were orthogonal to crop rows. Five plots were placed in the field margin and spaced 10 m apart (Bretagnolle et al., 2018b). We recorded the occurrence of weed species in each subplot and inventoried 157 plant taxa overall (species list in Electronic supplementary material, Table S2.5).

We computed weed species richness (*i.e.*, the number of species) and abundance separately in the two field compartments. Weed abundance was the sum of individual presence in the 20 or 80 subplots within the field margin and field core, respectively. We did not account for the difference in sampling effort in the study because we conducted the statistical analysis in the two field compartments.

2.5.3 – Local, landscape and environmental variables

We used crop height (cm) as a proxy for crop competition because height is related to the plant's ability to intercept light (Violle et al., 2009). During the weed survey, we measured the average canopy height of crop plants in each compartment. In four fields, crop heights in the field margin were missing. We estimated crop height in these fields by averaging the crop height values in fields in which crop height in the field core was 10 cm smaller or greater than the crop height value measured in the field core of the field in which we had a missing observation.

Local management practices related to the level of resources (nitrogen fertilizer) and disturbances (chemical and mechanical weed control) were recorded through farmers' interviews. The amount of nitrogen input ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) was calculated from the fertilizer composition and the quantity applied. The intensity of herbicide applications was assessed using two quantitative indicators (Möhring et al., 2019): (i) the amount of active substances, which is the sum of the amount of active substances applied, and (ii) the Treatment Frequency Intensity (TFI), which is a measure of the intensity of herbicide application related to the recommended application. The intensity of mechanical weed control was estimated using the average depth of the soil operations. Nitrogen inputs, herbicide applications and mechanical weeding were considered from harvest of the previous crop to the weed sampling date. Data are summarized in the electronic supplementary material (Table S2.4).

Landscape information was obtained from the land-use database of the LTSER Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre (Bretagnolle et al., 2018b). We considered four landscape variables previously shown to affect weed species assemblages, *i.e.*, organic farming (Kovács-Hostyánszki et al., 2011), seminatural habitats (including meadows and fallows Kovács-Hostyánszki et al., 2011; Medeiros et al., 2016), hedgerows measured as a linear (Boutin et al., 2008), but converted of surface of one metre width, and oilseed rape fields (Alignier et al., 2020). Proportions of landscape variables were computed from the field edge within buffer areas around each field. The scale of buffers for each landscape variable was estimated using the Siland approach (Carpentier and Martin, 2021) which is based on an optimization procedure of the likelihood, without any a priori information on the buffer extent value. For each weed

metric, we estimated the buffer radius for the four landscape variables in the two compartments (see below).

2.5.4 – Statistical analysis

The statistical analysis consisted of three main steps. In a first step, we investigated the relative contributions of competition with the crop, resource levels (*i.e.*, amount of nitrogen) and disturbances induced by weed control on weed species richness and abundance in both field cores and field margins. We included crop height and the amount of nitrogen input as proxies of crop competition for resources, and the intensity of herbicide applications and the intensity of soil mechanical operations as proxies for disturbances induced by weed control. To account for interactive effects, we added two-way interactions. Here, we also considered confounding factors acting on weed species richness and abundance, namely field area (in ha), date of sampling (in Julian day as quadratic polynomial), as well as temperature and rainfall, which vary among years. We included temperature (sum of growing degree days, °C) and rainfall (mean precipitation, mm) during the growing period of weeds, rather than throughout the year because these two variables are directly related to plant growth (Erwin, 1991; Vidotto et al., 2013). All these variables were included in linear models (LMs) for weed species richness and abundance in the two field compartments (*i.e.*, four LM models were built). We used a variable selection procedure comparing models based on minimizing the Bayesian Information Criterion (BIC ; Burnham and Anderson, 2004) using the dredge function of MuMIn package (Barton, 2020) in R software version 4.0.3 (R Core Team, 2020). All explanatory variables involved in at least one of the models with a BIC difference lower than two, from the model with the lowest BIC, were kept for the second step.

In a second step, we examined how the landscape context affects the importance of competition and disturbances on both weed species richness and abundance in field cores and field margins. We built LMs (one for each weed metric in each field compartment) that included the variables retained in the model selection procedure performed in the first step and landscape variables, *i.e.*, hedgerow density and the amount of organic farming, seminatural habitats and oilseed rape fields. We also included the interactions between each landscape variable and the retained variables. The effect and spatial extent of each landscape variable were simultaneously estimated using the Bsiland function of the R package Siland (Carpentier and Martin, 2021). We used a type III analysis of variance ('car' R package, third version Fox and Weisberg, 2019).

Finally, the third and last step of the analysis consisted of testing for the effect of local spatial dispersal from the field margin to the field core. We built a Structural Equation Modelling (SEM)

where we considered the field margin flora, as an endogenous variable, as well as the variables retained at the second step. Three competing models were tested. The first one incorporated the local and landscape variables included in the linear models built for each metric in step two, without any link relating weed assemblages in the field core and the field margin. In the second model, we tested for an indirect effect of landscape on the weed assemblage in the field core across the field margin. The third model extended the second one by including a direct effect of landscape variables on the weed assemblage in the field core. We considered the strength and directionality of the effect only for the SEM minimizing the BIC, this criterion being relevant to compare SEMs (Hertzog, 2019). We assured that the SEMs respected four conditions of well structuration and goodness-of-fit: a p -value of the Fischer's C test > 0.05 , a Comparative Fit Index (CFI) > 0.9 , a Root Mean Square Error of Approximation (RMSEA) < 0.08 and a Standardized Root Mean Square Residuals (SRMR) < 0.08 . We performed SEMs using the package 'piecewiseSEM' on R software (Lefcheck, 2016).

All models were run using either one of the two quantitative indicators used to estimate the intensity of herbicide applications, *i.e.*, the amounts of active substances (QA) and the Treatment Frequency Index (TFI). Because the goodness-of-fit of the models using TFI was higher for weed species richness (not for weed abundance) compared to those of the model using QA, only results with TFI are presented here (results with QA are shown in Table S2.1 and Figures S2.1–S2.3). Using TFI and QA generally did not change the general patterns (except for a significant interaction in the weed species richness, see Results section).

When analysing weed abundance in field cores, we found an outlier which affected the outcome of the model. We therefore removed this field from all the analysis conducted with weed abundance (data not shown).

Weed abundance was log₁₀ transformed and explanatory variables were scaled (*i.e.*, transformed using a z-score) using the "scale" function on R software before analysis. We also checked for each model the Variance Inflation Factor (VIF) to control for collinearity between the explanatory variables (Zuur et al., 2009) using the "vif" function in the Car R package (Fox and Weisberg, 2019). All VIF scores were below 5, showing the absence of problematic collinearity between variables. R-squared values were calculated from the best model determined.

2.6 - Annexes

Table S2.1: Statistics of the models for weed (A) species richness and (B) abundance in field cores. Herbicide intensity is expressed with the quantity of active substance (QA). Abundance was log-transformed, and management practice variables were centered and reduced. The estimated buffer radii are indicated for each landscape variable. Landscape variables have two degrees of freedom because both their spatial extent (i.e. estimation of buffer radius) and their effect were estimated. Significant effects are indicated in bold. R-squared were 22.4% and 16.0% for weed species richness and abundance.

		Estimated buffer radius (m)	Estimate	df	t-value	p-value
(A) Weed species	Intercept		17.394	1	14.018	<0.001
	Crop height		-1.403	1	-2.389	0.019
	Nitrogen		0.886	1	0.928	0.356
	Herbicides		-1.193	1	-1.225	0.223
	Hedge density	17	38.128	2	1.114	0.268
	Amount of meadows	586	-2.332	2	-0.212	0.833
	Amount of organic farming	739	-10.045	2	-1.423	0.158
	Amount of oilseed rape	209	-4.164	2	-0.806	0.422
	Nitrogen × Herbicides		1.328	1	2.433	0.017
	Nitrogen × Amount of meadows		-39.328	1	-2.622	0.010
	Nitrogen × Amount of organic farming		-0.432	1	-0.056	0.956
	Herbicides × Amount of meadows		-15.245	1	-0.922	0.359
	Herbicides × Amount of organic		12.966	1	1.946	0.054
(B) Weed abundance	Intercept		2.103	1	43.069	<0.001
	Crop Height		-0.084	1	-2.953	0.004
	Herbicides		-0.066	1	-2.175	0.032
	Hedge density	68	6.351	2	1.361	0.177
	Amount of meadows	1	-0.590	2	-1.263	0.209
	Amount of organic farming	28	0.299	2	1.449	0.150
	Amount of oilseed rape	25	0.164	2	0.906	0.367
	Herbicides × Amount of meadows		0.239	1	0.373	0.710
	Herbicides × Amount of organic		-0.011	1	-0.062	0.950

Table S2.2: Statistics of the competing structural equation models with different types of link between field margin and field core floras. 'Indirect link' tests the effect of landscape variables on field core flora through the endogenous variable (either weed species richness or abundance in field margin), while 'direct link' tests the effects of landscape variables directly on the field core flore. 'No link' indicates that floras in field core and field margin were not related. Herbicide intensity is expressed with the Quantity of Active substances (QA). Endogenous variables of each model are written in italic. R-squared for each response or endogenous variable, and the BIC of the structural equation model are presented. FM: Field margin and FC: Field core.

Competing mechanism	Response variables	Model description	R ²	BIC
Indirect link	Richness FC	<i>Richness</i> FM + Nitrogen + Crop Height + Herbicides (QA) + Nitrogen x Herbicides	33	75.4
	<i>Richness</i> FM	Meadows + Organic + Hedges + Oilseed rape + Rainfall	12	
Direct link	Richness FC	<i>Richness</i> FM + Nitrogen + Crop Height + Herbicides (QA) + Nitrogen x Herbicides (QA) + OrganicFM + MeadowsFM + HedgesFM + Oilseed rapeFM	34	90.4
	<i>Richness</i> FM	Meadows + Organic + Hedges + Oilseed rape + Rainfall	12	
No link	Richness FC	Nitrogen + Crop Height + Herbicides (QA) + Nitrogen x Herbicides (QA)	17	97.9
	Richness FM	Meadows + Organic + Hedges + Oilseed rape + Rainfall	12	
Indirect link	Abundance FC	<i>Abundance</i> FM + Crop Height + Herbicides (QA)	32	67.3
	<i>Abundance</i> FM	Meadows + Temperature + Organic + Hedges + Oilseed rape + Rainfall	21	
Direct link	Abundance FC	<i>Abundance</i> FM + Crop Height + Herbicides (QA) + OrganicFM + MeadowsFM + HedgesFM + Oilseed rapeFM	33	82.5
	<i>Abundance</i> FM	Meadows + Temperature + Organic + Hedges + Oilseed rape + Rainfall	21	
No link	Abundance FC	Crop Height + Herbicides (QA)	11	97.0
	<i>Abundance</i> FM	Meadows + Temperature + Organic + Hedges + Oilseed rape + Rainfall	21	

Table S2.3: Statistics of the competing structural equation models with different types of link between field margin and field core floras. 'Indirect link' tests the effect of landscape variables on field core flora through the endogenous variable (either weed species richness or abundance in field margin), while 'direct link' tests the effects of landscape variables directly on the field core flora. 'No link' indicates that floras in field core and field margin were not related. Herbicide intensity is expressed with the Treatment Frequency Index (TFI). Endogenous variables of each model are written in italic. R-squared for each response or endogenous variable, and the BIC of the structural equation model are presented. FM: Field margin and FC: Field core.

Competing mechanism	Response variables	Model description	R ²	BIC
Indirect link	Richness FC	<i>Richness</i> FM + Nitrogen + Crop Height + Herbicides (TFI) + Nitrogen x Herbicides	30	76.5
	<i>Richness</i> FM	Meadows + Organic + Hedges + Oilseed rape + Rainfall	12	
Direct link	Richness FC	<i>Richness</i> FM + Nitrogen + Crop Height + Herbicides (TFI) + Nitrogen x Herbicides + OrganicFM + MeadowsFM + HedgesFM + Oilseed rapeFM	32	90.9
	<i>Richness</i> FM	Meadows + Organic + Hedges + Oilseed rape + Rainfall	12	
No link	Richness FC	Nitrogen + Crop Height + Herbicides (TFI) + Nitrogen x Herbicides	15	95.9
	Richness FM	Meadows + Organic + Hedges + Oilseed rape + Rainfall	12	
Indirect link	Abundance FC	<i>Abundance</i> FM + Crop Height + Herbicides (TFI)	30	68.1
	<i>Abundance</i> FM	Meadows + Temperature + Organic + Hedges + Oilseed rape + Rainfall	21	
Direct link	Abundance FC	<i>Abundance</i> FM + Crop Height + Herbicides (TFI) + OrganicFM + MeadowsFM + HedgesFM + Oilseed rapeFM	31	82.3
	<i>Abundance</i> FM	Meadows + Temperature + Organic + Hedges + Oilseed rape + Rainfall	21	
No link	Abundance FC	Crop Height + Herbicides (TFI)	9	96.4
	<i>Abundance</i> FM	Meadows + Temperature + Organic + Hedges + Oilseed rape + Rainfall	21	

Table S2.4: (a) Descriptive statistics for local and environmental variables. b) List of the herbicide molecules applied the studied fields. List of the herbicide molecules applied in the studied fields

(a)

	Mean (\pm SD)	Min.	Max.
Crop height in field core (cm)	145.9 (\pm 23.7)	80.0	190.0
Crop height in field margin (cm)	55.8 (\pm 47.8)	0.0	170.0
Nitrogen input (kg.ha ⁻¹)	167.7 (\pm 55.4)	35.1	323.9
Herbicide active quantity (g. ha ⁻¹)	1670.0 (\pm 910.0)	0.0	4123.0
Treatment Frequency Index	1.9 (\pm 1.1)	0.0	5.8
Mean tillage depth (cm)	7.4 (\pm 2.7)	0.0	17.5
Sampling date (Julian day)	104.7 (\pm 6.3)	84.0	114.0
Sum of mean growing day temperature (°C)	508.4 (\pm 128.9)	302.0	689.3
Mean of growing day rainfall quantity (mm)	2285.0 (\pm 239.0)	1702.0	2783.0
Field area (ha)	6.6 (\pm 4.7)	0.8	23.1

(b)

α -chloroacetamides
 acetamides
 aryloxyphenoxy-propionates (fops)
 benzamides
 cyclohexanediones (dime)
 diphenyl ether
 glycine
 imidazolinones
 isoxazolidinone
 phenoxy-carboxylates
 phenyl ethers
 phenylpyrazoline
 pyridine-carboxylates
 quinoline-carboxylates
 sulfonylureas
 triazolopyrimidine - type 1
 triketones

Table S2.5: List of the taxa identified in the 115 oilseed rape fields of the study, according to the nomenclature used in *Flora Gallica* (Tison, Jean Marc & de Foucault, Bruno, 2014. *Flora Gallica. Flore de France. Biotope, Mèze, 1196p*). "Family sp" is used to refer to plants that could not be identified at the species level. We indicate the frequency of occurrence of the species in the whole data (%), and in fields (%)

Species name	Frequency of occurrence (%)		Species name	Occurrence (%)	
	Observations	Fields		Observations	Fields
<i>Achillea millefolium</i> L.	0.01	1.74	<i>Carduus</i> (L.) sp	0.20	18.26
<i>Adonis annua</i> L.	0.05	2.61	<i>Centaurea jacea</i> L.	0.02	2.61
<i>Aethusa cynapium</i> L.	0.09	7.83	<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	0.18	13.91
<i>Alliaria petiolata</i> (M. Bieb.) Cavara & Grande	0.06	3.48	<i>Chenopodiastrum hybridum</i> (L.) S.Fuentes, Uotila & Borsch	0.02	1.74
<i>Allium oleraceum</i> L.	0.16	8.70	<i>Chenopodium album</i> L.	0.89	33.91
<i>Alopecurus myosuroides</i> Huds. subsp. <i>myosuroides</i>	4.24	66.96	<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	1.21	56.52
<i>Althaea hirsuta</i> L.	0.01	0.87	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	0.18	9.57
<i>Ammi majus</i> L.	0.67	20.00	<i>Clematis vitalba</i> L.	0.02	0.87
<i>Anisantha sterilis</i> (L.) Nevski	0.81	39.13	<i>Convolvulus arvensis</i> L.	4.30	83.48
<i>Anthemis arvensis</i> L.	0.00	0.87	<i>Crepis sancta</i> (L.) Bornm.	0.20	18.26
<i>Anthemis cotula</i> L.	0.27	1.74	<i>Cyanus segetum</i> Hill	0.05	2.61
<i>Anthriscus caucalis</i> M.Bieb.	0.08	6.96	<i>Dactylis glomerata</i> L.	0.02	3.48
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	0.02	1.74	<i>Daucus carota</i> L.	0.87	45.22
<i>Aphanes arvensis</i> L.	1.45	31.30	<i>Draba muralis</i> L.	0.04	3.48
<i>Apiaceae</i> (Lindl.) sp.	0.00	0.87	<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P.Beauv.	0.02	1.74
<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	0.01	0.87	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski	0.47	21.74
<i>Arctium lappa</i> L.	0.05	3.48	<i>Epilobium tetragonum</i> L.	0.10	8.70
<i>Arenaria serpyllifolia</i> L.	0.12	9.57	<i>Erigeron</i> L. sp	0.00	0.87
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) J. Presl & C. Presl	0.02	3.48	<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L,Hér.	0.62	10.43
<i>Arum italicum</i> Mill.	0.04	5.22	<i>Erodium moschatum</i> (L.) L,Hér.	0.01	1.74
<i>Asteraceae</i> (Martinov) sp.	0.02	2.61	<i>Euphorbia helioscopia</i> L.	1.13	43.48
<i>Atriplex patula</i> L.	1.25	41.74	<i>Euphorbia peplus</i> L.	0.01	1.74
<i>Avena fatua</i> L.	1.73	49.57	<i>Falcaria vulgaris</i> Bernh.	0.24	23.48
<i>Barbarea intermedia</i> Boreau	0.01	1.74	<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) Á.Löwe	5.98	78.26
<i>Borago officinalis</i> L.	0.01	0.87	<i>Festuca rubra</i> L.	0.17	8.70
<i>Brassicaceae</i> (Burnett.) sp	0.01	1.74	<i>Ficaria verna</i> Huds.	0.03	3.48
<i>Bromus hordeaceus</i> L.	0.72	32.17	<i>Fumaria officinalis</i> L.	0.19	16.52
<i>Bryonia dioica</i> Jacq.	0.01	0.87	<i>Galium aparine</i> L.	4.37	84.35
<i>Buglossoides arvensis</i> (L.) I.M.Johnst.	0.01	1.74	<i>Galium mollugo</i> L.	0.07	10.43
<i>Calepina irregularis</i> (Asso) Thell.	0.60	18.26	<i>Geranium columbinum</i> L.	0.16	13.91

<i>Capsella bursa pastoris</i> (L.) Medik.	0.94	37.39	<i>Geranium dissectum</i> L.	4.02	79.13
<i>Cardamine hirsute</i> L.	0.03	3.48	<i>Geranium molle</i> L.	1.67	51.30
<i>Geranium pusillum</i> L.	0.05	4.35	<i>Plantago lanceolata</i> L.	0.10	13.04
<i>Geranium robertianum</i> L.	0.31	15.65	<i>Poa annua</i> L.	0.46	15.65
<i>Geranium rotundifolium</i> L.	0.62	24.35	<i>Poa pratensis</i> L.	0.03	3.48
<i>Glechoma hederacea</i> L.	0.00	0.87	<i>Poa trivialis</i> L.	0.35	20.87
<i>Hedera helix</i> L.	0.01	1.74	<i>Polygonum aviculare</i> L.	4.23	68.70
<i>Helianthus annuus</i> L.	0.00	0.87	<i>Potentilla reptans</i> L.	0.07	6.96
<i>Heliotropium europaeum</i> L.	0.01	1.74	<i>Prunella vulgaris</i> L.	0.01	1.74
<i>Helminthotheca echioides</i> (L.) Holub	0.82	53.91	<i>Ranunculus parviflorus</i> L.	0.07	6.96
<i>Hypericum perforatum</i> L.	0.03	1.74	<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	0.16	3.48
<i>Hypochaeris radicata</i> L.	0.00	0.87	<i>Reseda lutea</i> L.	1.33	38.26
<i>Jacobaea vulgaris</i> (Gaertn.) subsp. <i>vulgaris</i>	0.01	1.74	<i>Rubus fruticosus</i> L.	0.27	24.35
<i>Kickxia spuria</i> (L.) Dumort.	0.44	15.65	<i>Rumex crispus</i> L.	0.16	13.04
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	0.00	0.87	<i>Rumex obtusifolius</i> L.	0.02	0.87
<i>Lactuca serriola</i> L.	0.15	24.35	<i>Saxifraga tridactylites</i> L.	0.00	0.87
<i>Lactuca virosa</i> L.	0.02	1.74	<i>Scandix pecten veneris</i> L.	0.22	11.30
<i>Lamium amplexicaule</i> L.	0.23	10.43	<i>Schedonorus arundinaceus</i> (Schreb.) Dumort.	0.08	2.61
<i>Lamium purpureum</i> L.	0.94	49.57	<i>Schedonorus pratensis</i> (Huds.) P.Beauv.	0.04	1.74
<i>Lapsana communis</i> L.	0.23	15.65	<i>Senecio vulgaris</i> L.	0.66	39.13
<i>Lathyrus aphaca</i> L.	0.03	3.48	<i>Sherardia arvensis</i> L.	0.68	40.00
<i>Legousia speculum-veneris</i> (L.) Chaix	0.20	7.83	<i>Silene latifolia</i> Poir. subsp. <i>alba</i>	0.96	45.22
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	0.01	1.74	<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke	0.03	4.35
<i>Lolium multiflorum</i> Lam.	1.89	40.87	<i>Silybum marianum</i> (L.) Gaertn.	0.23	15.65
<i>Lysimachia arvensis</i> (L.) U.Manns & Anderb.	3.89	44.35	<i>Sinapis alba</i> L.	0.27	6.09
<i>Malva sylvestris</i> L.	0.65	27.83	<i>Sinapis arvensis</i> L.	2.19	50.43
<i>Matricaria chamomilla</i> (L.) Bernh.	0.06	4.35	<i>Sison segetum</i> L.	0.15	13.04
<i>Medicago arabica</i> (L.) Huds.	0.04	1.74	<i>Sisymbrium officinale</i> (L.) Scop.	0.36	6.96
<i>Medicago lupulina</i> L.	0.04	6.09	<i>Solanum nigrum</i> L.	0.46	17.39
<i>Medicago minima</i> (L.) L.	0.00	0.87	<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	2.29	55.65
<i>Medicago polymorpha</i> L.	0.04	2.61	<i>Sonchus oleraceus</i> L.	1.10	50.43
<i>Medicago sativa</i> L.	0.24	4.35	<i>Stachys arvensis</i> (L.) L.	0.03	5.22
<i>Mentha suaveolens</i> Ehrh.	0.01	0.87	<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	1.30	26.09
<i>Mercurialis annua</i> L.	7.40	80.00	<i>Symphytum officinale</i> L.	0.00	0.87
<i>Muscari comosum</i> (L.) Mill.	0.05	6.96	<i>Taraxacum</i> F.H. Wigg. <i>sp.</i>	0.14	14.78
<i>Myosotis arvensis</i> (L.) Hill	0.81	34.78	<i>Thlaspi arvense</i> L.	0.05	5.22
<i>Ononis spinosa</i> L.	0.02	1.74	<i>Tordylium maximum</i> L.	0.03	4.35
<i>Ornithogalum umbellatum</i> L.	0.01	0.87	<i>Torilis arvensis</i> (Huds.) Link	0.84	37.39

<i>Papaver rhoeas</i> L.	1.68	65.22	<i>Torilis nodosa</i> (L.) Gaertn.	0.00	0.87
<i>Papaver somniferum</i> L. subsp. <i>somniferum</i>	0.04	0.87	<i>Trifolium incarnatum</i> L.	0.00	0.87
<i>Persicaria maculosa</i> Gray	0.28	5.22	<i>Trifolium pratense</i> L.	0.01	1.74
<i>Phacelia tanacetifolia</i> Benth.	0.02	1.74	<i>Trifolium repens</i> L.	0.02	2.61
<i>Picris hieracioides</i> L.	1.32	54.78	<i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Sch. Bip.	0.65	7.83
<i>Triticum</i> L. sp	2.92	65.22	<i>Vicia faba</i> L.	0.10	1.74
<i>Valerianella locusta</i> (L.) Laterr.	0.24	24.35	<i>Vicia sativa</i> L.	0.26	8.70
<i>Veronica arvensis</i> L.	0.61	26.96	<i>Vinca minor</i> L.	0.02	1.74
<i>Veronica hederifolia</i> L.	2.74	63.48	<i>Viola arvensis</i> Murray	5.79	79.13
<i>Veronica persica</i> Poir.	3.35	73.91	<i>Vulpia bromoides</i> (L.) Gray	0.06	2.61
<i>Veronica polita</i> Fr.	0.05	2.61	<i>Vulpia myuros</i> (L.) C.C.Gmel	0.01	0.87

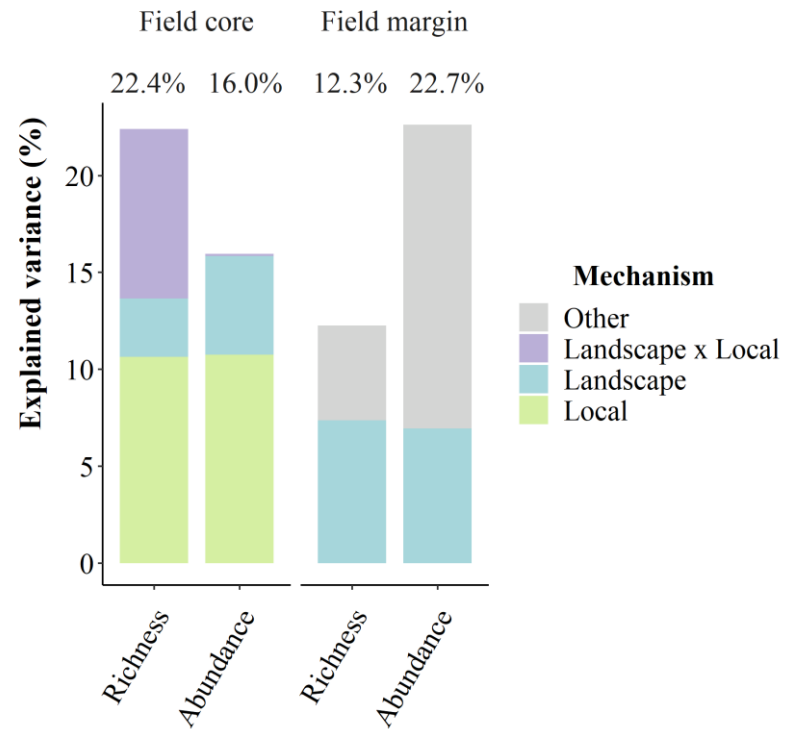


Figure S2.1 : Percentage of explained variance by local factors (crop height, the amount of nitrogen, the intensity of herbicides use and number of mechanical operations), landscape (amount of organic farming, meadows, oilseed rape and hedge density) and weather conditions (rainfall and temperature) on weed species richness and abundance in field cores and field margins. The intensity of herbicide use is expressed using the quantity of active substances. The buffer radii at which the amount of each landscape variable was estimated are shown in Table 1 for field cores and Table 2 3 for field margins. R-squared computed from the type III Anovas of respective models are indicated above each corresponding barplot.

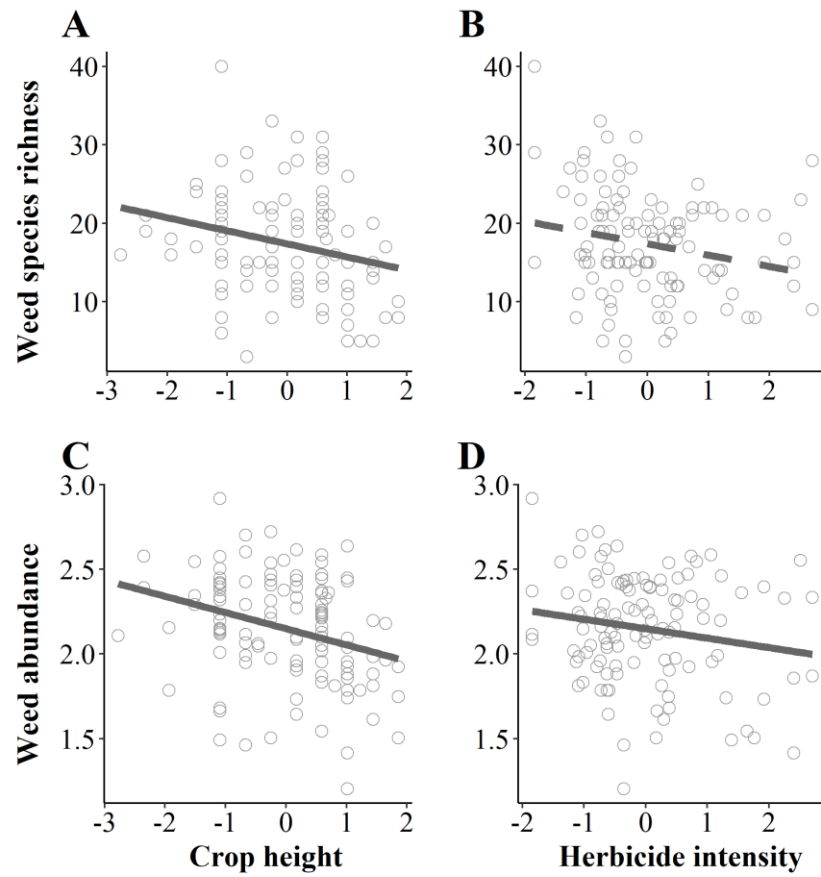


Figure S2.2: Relationship between weed species richness (A,B) and abundance (C,D) in field cores with crop height (A,C) and the intensity of herbicide applications (B,D). Abundance was log-transformed and explanatory variables were scaled. The intensity of herbicide use is expressed using the Quantity of Active substances (QA). Dashed lines indicate non-significant relationships.

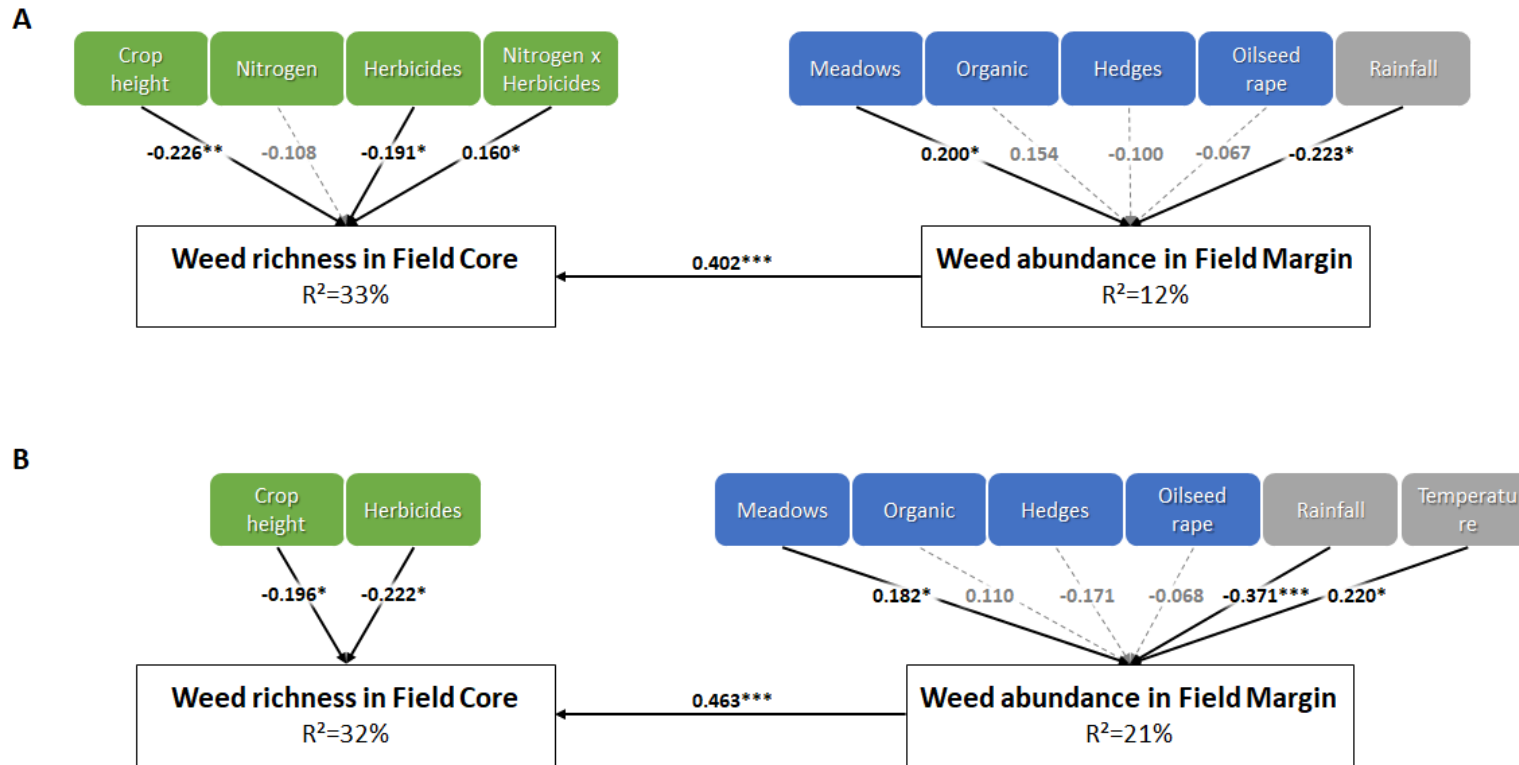


Figure S2.3: Structural Equation Models for weed species richness (A) and abundance (B) where the link between field margin and field core was specified. Arrows represent the directionality of the effect, and the coefficients indicate the standardized estimates. Dashed lines represent non-significant effects. *: p-value < 0.05; **: p-value < 0.01; ***: p-value < 0.001. The intensity of herbicide use is expressed using the Quantity of Active substances. The buffer radius at which the amount of each landscape variable was estimated is shown in Table 2.2 for field margin.

Chapitre III

La dissociation des effets des fertilisants et du désherbage sur la compétition entre plantes de culture et adventices suggère l'existence d'une potentielle impasse agronomique en agriculture conventionnelle

3.1 – Résumé

Ce chapitre a fait l'objet d'une première soumission dans la revue *Agriculture, Ecosystems and the Environment*. Il est actuellement en cours de révision, et je présente ici la version de la première soumission. Lors de cette étude, j'ai contribué à la formalisation des questions, à la démarche statistique et à la rédaction. L'acquisition des données a été faite préalablement en 2013 et 2014.

La biomasse en plantes adventices est couramment considérée comme négativement reliée à la production agricole. Cependant, l'accumulation de preuves empiriques sur le sujet montre que cette relation n'est pas si nette, puisque les pratiques agricoles, en modifiant l'accès aux ressources et en éliminant des espèces adventices, peut affecter le résultat de la compétition entre plantes de culture et adventices. Nous avons exploré avec un plan expérimental factoriel à deux niveaux (présence ou absence) de fertilisation azotée ou de désherbage, c'est-à-dire la réelle application de chaque niveau de pratique étant la pratique habituelle utilisée par l'agriculteur ou l'agricultrice, les effets séparés ou combinés de chaque pratique dans 56 parcelles de céréales d'hiver parmi lesquelles 23 sont conduites en agriculture biologique. Nous avons trouvé pour les cultures, que leur biomasse et le rendement en grain sont positivement corrélés à la quantité d'azote apportée, alors que l'assemblage adventice est affecté à travers une moindre diversité et une moindre abondance. Nos résultats ont aussi montré une différence entre les deux systèmes de culture : les parcelles gérées en agriculture conventionnelle reçoivent davantage d'azote et de désherbage et produisent une plus forte biomasse de culture, et de ses grains, mais sont réduites en abondance en plantes adventices comparées aux parcelles engagées en agriculture biologique. De plus, nos résultats montrent que la balance compétitive entre plantes de culture et adventices est largement en faveur de la culture dans les parcelles conventionnelles, même en absence de désherbage. Dans les parcelles en agriculture biologique, la balance compétitive n'est pas si déséquilibrée, mais encore en faveur de la culture. Ces patrons sont similaires dans les quadrats non fertilisés. Cependant, nous avons trouvé que le désherbage dans les parcelles conventionnelles était beaucoup plus efficace à de faibles apports d'azote, suggérant qu'un désherbage plus intense est nécessaire dans les parcelles riches en azote pour maintenir la production de culture. Ces résultats sont en accord avec des résultats précédents montrant la forte dominance compétitive des plantes de culture sur celles adventices. Enfin, un apport augmenté en azote augmente le rendement, mais sélectionne des espèces adventices adaptées à cette gestion, nécessitant davantage de désherbage. Cela révèle une impasse agronomique et de nouvelles

opportunit es pour la question centrale du maintien des fonctionnalit es des agro ecosyst emes   travers la biodiversit  et la production alimentaire.

3.2 – Introduction

Weeds have long been viewed as a critical limiting factor in crop production. They are perceived by farmers as major pests as for example weeds can reduce wheat yields by 23% (potential loss) or 7% (actual loss), depending on the crop and weed species (Oerke, 2006). Thus they are intensively managed by farmers with a combination of agricultural techniques, including tillage and, above all, herbicide application (Chauvel et al., 2012; Tilman et al., 2002). Herbicides alone account for 47.5% of active pesticide ingredients used worldwide (Sharma et al., 2019). This herbicide use has environmental costs on ground and surface water (Kudsk and Streibig, 2003; Pretty et al., 2000), biodiversity (Geiger et al., 2010) and human health (Wilson and Tisdell, 2001). Some weeds have also developed herbicide resistance (Kraehmer et al., 2014; Powles and Yu, 2010), thus becoming more difficult and expensive to control (Norsworthy et al., 2012). Yet weeds can also play an important role in maintaining ecosystem services such as pollination and biological control (Bretagnolle and Gaba, 2015; Marshall et al., 2003). Conserving weed diversity while maintaining food production has therefore become a critical issue from the standpoint of an agroecological transition (Gaba and Bretagnolle, 2020; Maclaren et al., 2020; Storkey and Neve, 2018). However, despite the fact that biodiversity is recognized as at least a partial if not complete substitute for costly agricultural inputs such as fertilizers, pesticides and irrigation (Isbell et al., 2017), its pivotal role in the agroecological transition, *i.e.* shifting from intensive and fossil energy dependant agriculture to an inclusive agriculture within socio-agroecosystem (Duru et al., 2015; Nicholls and Altieri, 2018; Wezel et al., 2020), is impeded by knowledge gaps in the fields of agronomy, economics, psychology and governance (Ollivier et al., 2018).

A first major priority in the agroecological transition concerns pesticide reduction itself, since pesticides negatively affect agroecosystem biodiversity (Geiger et al., 2010). But despite numerous government incentives, pesticide use – and especially herbicides – has not significantly decreased over the last ten years (Hossard et al., 2017), hence impeding any major renewal of biodiversity in agroecosystems. One reason for this is that herbicides are claimed to significantly reduce weed biomass and maintain (if not improve) crop yields; thus, reducing herbicide use could indirectly reduce crop production. Yet such a relationship has been established mainly on the basis of modelling approaches (Benjamin et al., 2010; Storkey et al., 2003; Willocquet et al., 2008), while recent empirical and experimental studies in real field

conditions have revealed that the picture is actually more complex. In fact, herbicides are not always effective, particularly for controlling the most problematic or resistant weed species (Gaba et al., 2016; Norsworthy et al., 2012) and may not improve yield (Catarino et al., 2019; Colbach and Cordeau, 2018; Lechenet et al., 2017). It is critical to gain a better understanding of the extent to which higher weed diversity or abundance may suppress crop yield, and in which particular contexts it does not. Available evidence suggests that more diverse weed flora may buffer against dominance by one or few competitive species dominating low-diversity management systems (Adeux et al., 2019; Storkey and Neve, 2018). In addition, diverse weed flora is likely to use diverse available resource pools, limiting niche overlap with crop plants (MacArthur and Levins, 1967; Smith et al., 2010). Both processes would result in lowering the level of resource competition, limiting yield loss.

Competition is a key process influencing both the distribution and abundance of species (Bengtsson, 1994; MacArthur, 1972; Tilman, 1982). While biotic and abiotic factors are increasingly considered to shape community assemblies, the outcome of competition at promoting species coexistence remains a central question (Agrawal et al., 2007; McGill et al., 2006; Weiher et al., 2011). Weed regulation through crop competition may be a sustainable alternative option to herbicides (Sardana et al., 2017), but relies on better knowledge of crop–weed competition. To date, the focus has mainly been on reducing the impact of weeds on crop production, *i.e.* the effects of crop–weed competition on the crop (Zimdahl, 2004). The effect of the crop itself has been less studied, despite the fact that crop plants are dominant competitors in arable fields, are enhanced by nitrogen (N) supply – which improves their competitive ability – establish early in the season, and are sown at very high density (Gaba et al., 2014). The few studies that have investigated crop–weed competition from the crop viewpoint have mostly used pairwise crop–weed species interactions involving generally only one weed species (Blackshaw et al., 2004; Gibson et al., 2017; Kristensen et al., 2008; Olsen et al., 2005, but see Gaba et al., 2018; Gibson et al., 2008). However, in reality, crop plants in arable fields interact with multiple weed species, and the competitive interactions between the crop and weeds are diffuse and vary with the competitive ability of the weed species (Blackshaw et al., 2004; Blackshaw and Brandt, 2008). Furthermore, crop–weed competition is also affected by farming practices: weed control such as herbicide application and mechanical weeding and the increase of N availability reduce weed richness (José-María et al., 2010; Moss et al., 2004). Fertilizers also promote nitrophilous weeds with strong competitive ability (Moreau et al., 2014). Perhaps counterintuitively, excessive N input may thus translate into higher potential yield loss (Moss et al., 2004), while weed control may enhance the abundance of competitive weeds by filtering species (Fried et al., 2012; Gaba et al., 2016). Weeds, which are able to take up resources, but undergo the competition of the crop that also benefit from

nitrogen uptake, can have assemblages *i.e.* weed plants found at a same location, that differ according to nitrogen fertilisation (Damgaard et al., 2011; Iqbal and Wright, 1997; Pyšek and Lepš, 1991; Sweeney et al., 2008). These factors limit our ability to predict the outcome of crop–weed competition in various contexts of levels of fertilizers and weed control, partly due to the inherent complexity associated with studying competition in real field conditions, and to the disproportionate attention paid to assessing the efficacy of weed control methods at the expense of focusing on crop–weed competition. Therefore, setting up an experiment managing main practices as fertilizer applications and weed control would increase the comprehension of the relative role of practices and the outcome of crop–weed competition with adequate datasets that actually measure competition, *ie* dynamics studies, repeated measures, contrary to static data, with samples taken on only one measure (Damgaard and Weiner, 2017).

In this study, we experimentally explored this competition and how it is affected by fertilizer input and weed control in 56 winter-cereal fields selected along a gradient of nitrogen fertilizers and weed control, brought by farmer’s management at their usual practices. Our design included organically and conventionally farmed fields. In addition to this existing ‘natural’ gradient, we implemented a factorial experimental design, combining the presence or absence of nitrogen input during crop growth with the presence or absence of weed control. In each field and experimental plot, we quantified the separate and combined effects of weed control and fertilizer input on the competitive balance, *i.e.* the magnitude of the difference of competitive ability, between the dominant species (the crop) and the weed assemblage, as well as its consequences on yields (Fig. S3.1). We first explored changes in crop biomass, weed diversity, abundance and biomass along the gradient of the amount of N both in the presence and absence of weed control at two key periods of the cropping season: *i.e.* crop flowering and crop harvest. With high N input, we expected (i) an increase of crop biomass, (ii) a decrease of weed species richness and abundance, and (iii) an equivalent or higher total weed biomass if fewer but well-adapted weed species produce high biomass. Weed control was predicted to strengthen the pattern by reducing weed species richness, abundance and biomass. Second, by using different indices to measure competitiveness, on the side of weeds or crop plants, we quantified relationships between the competitive balance and the N resource interacting with weeding pressure. We expected weed competition to be stronger in N-rich fields in the absence of weed control. Third, in order to disentangle the effect of N input from the effect of weed control, we focused on the unfertilized plots and analysed changes in crop biomass, weed diversity, abundance and biomass, as well as weed–crop interaction along a gradient of the amount of N in soil, in the presence or absence of weed control. Since we expect a decreased efficiency of herbicides with the amount of nitrogen input and the development of an adapted flora, we suggest the existence of a possible agronomic trap, by which high fertilizer

applications with a decreased efficiency of herbicides may require more herbicide applications to control weeds. Finally, we assessed the relationships between weed functional traits related to competitive ability and resource requirements and nitrogen input or weed control. Weed traits vary according to agronomic conditions *e.g.* the crop type, the management practices, and their intensities, with a development of traits linked to competitive ability. In particular, we explored if weed species with higher competitive ability are more likely in conditions of high nitrogen availability and intense weed control.

3.3 – Materials and methods

3.3.1 – Study site and experimental design

The study was performed in 2013 and 2014 in winter cereal fields in the Long-Term Social-Ecological Research (LTSER) 'Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre' located in the south of the Deux-Sèvres district (46°23'N, 0°41'W) in the Nouvelle-Aquitaine region in France (Bretagnolle et al., 2018b). Cereals are the main crop in this area. We chose to conduct the study in real farming conditions to evaluate the studied effects over a wide range of weed assemblages and farm management strategies. The fields and farms were selected to provide a representative range along a gradient of management intensity depending on farming practices that included N fertilizer application and weed control (see also Gaba et al., 2018). The experiment was conducted in 56 farmed fields (16 in 2013 and 40 in 2014), of which 23 were farmed organically. Within each field, in addition to the farming intensity gradient, we set up a two-factor experimental design to manipulate the presence or absence of nitrogen input and the presence or absence of weed control (*i.e.* mechanical weeding and herbicide sprayed in CF fields, and only mechanical weeding in OF fields). The farmers themselves implemented the treatments, following their standard practices. Therefore, in plots receiving N or weed control in a given field, the amount of N applied and the type and intensity of weed control were that used by the farmer in the rest of the field (Gaba and Bretagnolle, 2020). Otherwise, in plots not receiving N or weed control, farmers cut the spreader/sprayer, or lift the harrow on the corresponding plots. OF fertilizer sources were of various forms of organic fertilizers: organic liquid or solid manure, litter, compost, animal by-products; whereas CF fertilizers include the latter organic or non-organic sources as well as mineral fertilizers. The experimental area varied between 150 and 200 m² and was divided in four areas corresponding to each experimental modality alone and in interaction (Fig. 3.1d). In 2013, the experimental plots were in the first 5m of the field, and in 2014 in the centre of the field (for further details see Catarino et al., 2019; Gaba et al.,

2018; Gaba and Bretagnolle, 2020). The experiment started each year when the crops were sown and ended at crop harvest. At the end of the experiment, we interviewed the farmers to collect data on their agricultural practices: the amount and type of agrochemicals (fertilizers and pesticides) applied and the number and type of soil operations. The soil characteristics (% of clay, sand and silt; content of organic matter) and the amount of nitrogen content in the soil (N soil) were estimated from soil samples (mixture of three soil cores 15–20cm in depth) collected at the end of January in each experimental plot. Analyses were carried out by the accredited INRAE Soil Analysis Laboratory (Arras, France: COFRAC accredited). We defined available N as the sum of N present in the soil in late January plus N input provided by the farmer during crop growth (after January). Because crop plants were sown late October, our estimate of N present in the soil in January therefore accounted for the uptake of crop plants between October and January, though it is limited (*i.e.* crop plants being at tillering stage).

3.3.2 – Weed and crop sampling

In each of the four experimental areas, two 1m² sampling plots were placed 2m from the edge to avoid border effects. At crop flowering (end of May) and at harvest (early July), weed species identity and abundance were recorded in one of the sampling plots (Fig. S1; see also details in Gaba et al., 2018). In parallel, weed and crop aboveground biomass were estimated by harvesting 0.36 m² in one of the two sampling plots at crop flowering, and in the entire 1m² plot in the remaining sampling plot at harvest. Both dead and living weed plants were collected. Plant samples were oven-dried at 80°C for 48h and weighed for biomass estimation.

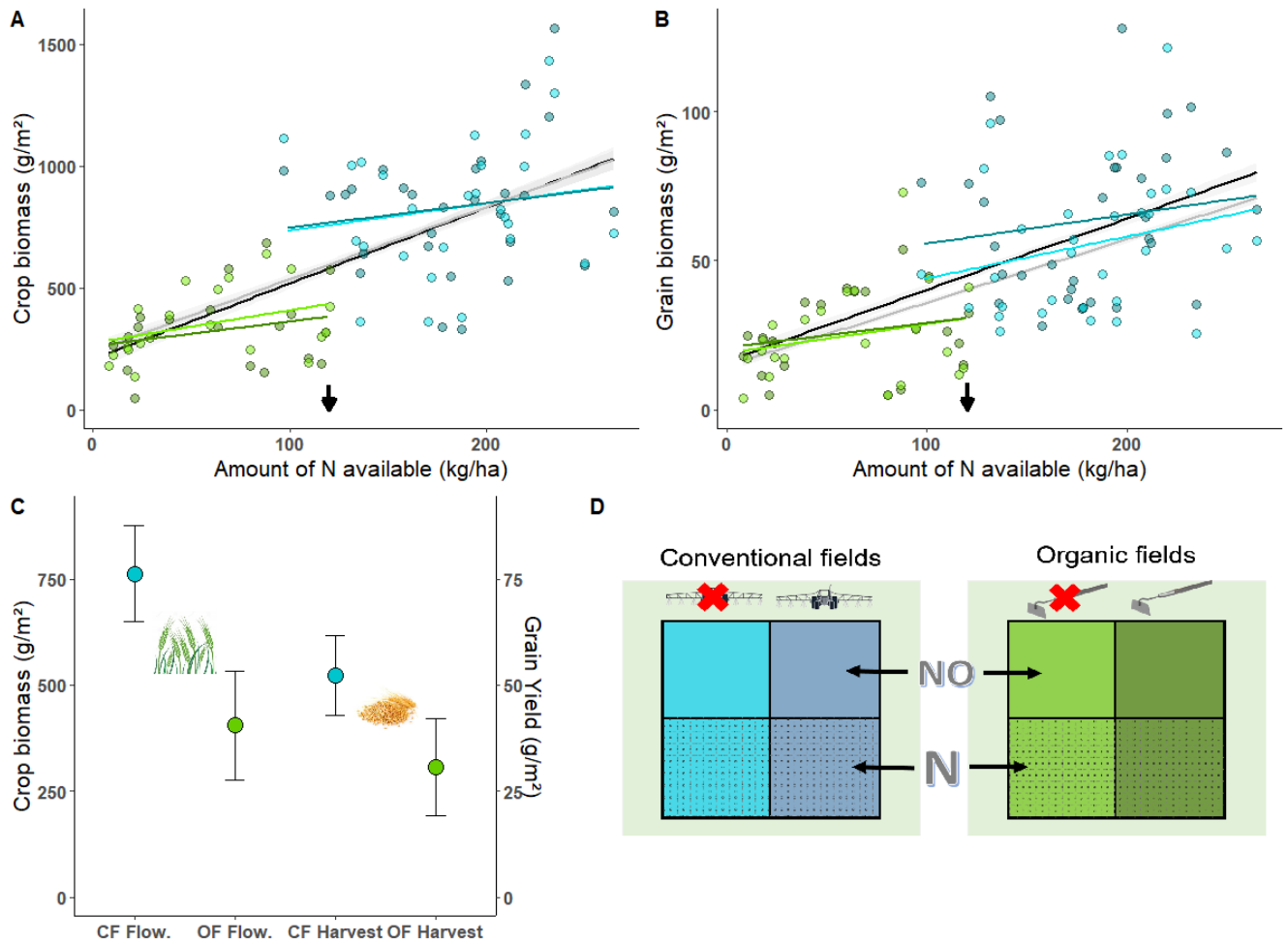


Figure 3.1: Relationship between N available ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$; sum of N soil and N input) and crop aboveground biomass production at crop flowering (A) and grain yield at harvest (B). Data was collected in the presence of fertilizer. Circles show raw data. Light or dark green indicates data collected in OF fields in the absence (light) or presence (dark) of weed control. Light or dark blue indicates data collected in CF fields in the absence (light) or presence (dark) of weed control. The lines represent the predicted values of the linear models. The black and grey lines show the predicted relationships without accounting for the farming system in the presence and absence of weed control, respectively. The arrows show the threshold value of N fertilizer: i.e. the maximum value of N available found in OF fields. (C) Predicted values of crop biomass and grain yield in CF (blue) and OF (green) fields for the threshold value of $120 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ of N fertilizer. SDs are shown. (D) Schematic representation of the experiment with the four treatments presented.

3.3.3 – Weed functional traits

We characterized weed functional diversity using six functional traits: plant height (PH: m), specific leaf area (SLA: $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$); leaf dry matter content (LDMC: the ratio of leaf dry mass to fresh mass); leaf nitrogen content (LNC: %); and Ellenberg indices for nitrogen (Ellenberg-N) and light (Ellenberg-L) (Table 3.1) related either to weed species competitive ability or resource requirements (Gaba et al., 2017). The trait values were extracted from Baseflor (Julve, 1998), Bioflor (Kühn et al., 2004), Ecoflora (Fitter and Peat, 1994) and LEDA (Kleyer et al., 2008)

databases using the ‘tr8’ function of the TR8 package R (Bocci, 2015). For species identified only to genus, we used the values of weed species of the same genus present in the database. For each species, we used the mean of the trait value if more than one value was present in the database.

Table 3.1: Summary of the ANCOVA models. Effects of available nitrogen (N) on biomass of crops and weeds, and weed species richness and abundance at two periods were explored in fertilized plots. Significant effects are in bold.

	Df	Sum Sq	At flowering			Df	Sum Sq	At harvest		
			Mean Sq	F value	Pr(>F)			Mean Sq	F value	Pr(>F)
(A) Crop aboveground biomass										
N Available	1	4759018	4759018	90.1950	<0.0001	1	28560	28559.6	64.4758	<0.0001
Farming system	1	889059	889059	16.8498	<0.0001	1	3626	3626.4	8.1870	0.0051
Weed control	1	3413	3413	0.0647	0.7998	1	741	740.8	1.6725	0.1990
N available x Farming system	1	307	307	0.0058	0.9394	1	32	31.8	0.0718	0.7892
N available x Weed control	1	2533	2533	0.0480	0.8271	1	136	135.6	0.3061	0.5813
Farming system x Weed control	1	6385	6385	0.1210	0.7288	1	246	245.7	0.5547	0.4581
N available x Farming system x Weed	1	390	390	0.0074	0.9317	1	7	7.3	0.0166	0.8978
Residuals	100	44295	443			86	758413	8818.8		
(B) Weed aboveground biomass										
N Available	1	29480	29480.3	3.3429	0.07096	1	61399	61399	5.7561	0.01832
Farming system	1	209	209.1	0.0237	0.87799	1	26224	26224	2.4585	0.12011
Weed control	1	28128	28128.0	3.1896	0.07763	1	18671	18671	1.7504	0.18890
N available x Farming system	1	17548	17548.4	1.9899	0.16196	1	632	632	0.0592	0.80822
N available x Weed control	1	611	610.7	0.0693	0.79305	1	1013	1013	0.0949	0.75864
Farming system x Weed control	1	3979	3979.4	0.4512	0.50354	1	181	181	0.0170	0.89667
N available x Farming system x Weed	1	429	429.1	0.0487	0.82594	1	485	485	0.0454	0.83166
Residuals	86	758413	8818.8			98	1045340	10667		
(C) Weed species richness										
N Available	1	335.17	335.17	30.9680	<0.0001	1	195.94	195.943	17.8572	<0.0001
Farming system	1	15.90	15.90	1.4689	0.2286	1	0.01	0.005	0.0005	0.9825
Weed control	1	56.91	56.91	5.2586	0.0241	1	6.41	6.411	0.5843	0.4465
N available x Farming system	1	1.33	1.33	0.1231	0.7265	1	1.60	1.596	0.1455	0.7037
N available x Weed control	1	8.33	8.33	0.7696	0.3826	1	5.94	5.942	0.5415	0.4636
Farming system x Weed control	1	4.54	4.54	0.4197	0.5187	1	5.94	5.944	0.5417	0.4635
N available x Farming system x Weed	1	14.20	14.20	1.3118	0.2550	1	0.14	0.143	0.0130	0.9095
Residuals	93	1006.56	10.82			96	1053.39	10.973		
(D) Weed abundance										
N Available	1	114583	114583	21.1571	<0.0001	1	63236	63236	17.1453	<0.0001
Farming system	1	66475	66475	12.2743	0.0007	1	53416	53416	14.4828	0.0003
Weed control	1	1389	1389	0.2564	0.6138	1	2555	2555	0.6927	0.4073
N available x Farming system	1	3084	3084	0.5695	0.4524	1	1162	1162	0.3150	0.5759
N available x Weed control	1	112	112	0.0207	0.8860	1	35	35	0.0096	0.9223
Farming System x Weed control	1	643	643	0.1187	0.7312	1	1293	1293	0.3506	0.5552
N available x Farming system x Weed	1	353	353	0.0651	0.7991	1	918	918	0.2490	0.6189
Residuals	93	503672	5416			96	354073	3688		

3.3.4 – Statistical analysis

In a first step, we examined the combined effects of available N (N input plus N soil, as a continuous variable) and weed control treatment (presence or absence) on crop and weed plants using ANCOVA. We first tested these effects on crop aboveground biomass and grain

biomass, respectively collected at crop flowering and at harvest in fertilized plots. We also included the type of farming system (OF vs CF) in ANCOVA, including interactions. As we found the N available in OF to be much lower compared to that available in CF (see ‘Results’), we compared the estimated crop aboveground production and grain yield at a threshold value (120 kg.ha⁻¹) halfway between the two farming systems. Then we examined how weed species richness, abundance and biomass varied with the amount of N, both in the presence and absence of weed control, again using data collected in fertilized plots at flowering and harvesting periods. The same ANCOVA model was used for crops and weeds. Finally, to explore the effect of weed control independently of N fertilizer on crop and weed plants, we tested the impact of weed control in unfertilized plots at crop flowering and at harvest, on crop aboveground biomass (grain yield), weed species richness, weed abundance and weed aboveground biomass. We used an ANCOVA with the soil N content (N soil, without any N input), weed control (presence or absence) and farming system as covariates, as well as their two-way interactions.

After analysing the crop and weeds separately, we replicated our analytical framework to investigate crop–weed interaction in relation to N amount (N available, or N soil only) and weed control. We used two complementary metrics of competition, the weed control effect ratio (WC) and the competitive balance index (BCI). The former index accounts for the effect of weed control on aboveground biomass of crops (WC_{crop}) or weeds (WC_{weed}), and is tabulated as the percentage difference in crop (or weed) aboveground biomass in the presence or absence of weed control. This index can be viewed as the percentage version of the relative interaction intensity (Armas et al., 2004), which is traditionally used to assess the interaction intensity between plant species.

$$\text{Equation 1 : } WC = 100\% \times \frac{B_{WC1} - B_{WC0}}{B_{WC1} + B_{WC0}}$$

where B_{WC0} and B_{WC1} are the crop (or weed) aboveground biomass in the presence (WC1) or absence (WC0) of weed control. The values range from -100% to 100%. The second competition index, BCI, was computed both in the presence and absence of nitrogen, using biomass data from fertilized plots when exploring the effect of N available, or unfertilized plots when exploring the effect of N soil. This second metric is better suited to examining how the balance of competitive interactions between weed and crop plants varies with the amount of N, and is tabulated as the contribution of crop aboveground biomass over the total amount of plot aboveground biomass (from crop and weed plants):

$$\text{Equation 2: } BCI = \frac{(B_{crop} - B_{weed})}{(B_{crop} + B_{weed})}$$

BCI was compared between plots in the presence and absence of weed control in these two situations in order to explore the effect of N: *i.e.* N available in fertilized plots, and N soil in unfertilized plots. We assessed the variation of WC_{crop}, WC_{weed} and BCI using ANCOVA with N amount, farming system and weed control treatment (presence or absence) as covariates, with their two-way interactions. The amount of N was either N available or N soil, depending on whether data was collected in fertilized or unfertilized plots.

Finally, we computed the community weighted means (CWM, Garnier et al., 2004) as the plot-level trait values weighted by weed species abundance for each of the six functional traits. Our aim was to study how CWMs varied according to N available and N soil gradients in the presence and absence of weed control. The effects were assessed using the same ANCOVA model structure.

All analyses were conducted for two time periods, crop flowering (in May) and harvest time (late June/early July). All statistical analyses were performed with R software (R Core Team, 2020).

3.4 – Results

3.4.1 – Crop response to nitrogen input

The amount of N available (*i.e.* N soil plus N input) varied strongly across fields (from 8.3 to 264.6 kg.ha⁻¹), which resulted in strikingly different resource levels for crops and weed species assemblages between fields (Fig. 3.1). The N available was significantly lower in OF fields compared to CF fields (mean±sd: OF = 63.2±38.9 kg.ha⁻¹ and CF = 180.4±39.5 kg.ha⁻¹; Wilcoxon test: W=3008, p-value<0.0001) due to the type of fertilizers used, organic and mineral, respectively.

At crop flowering, in fertilized plots, crop aboveground biomass was significantly and positively related to the N available (Fig. 3.1a). Similar results were observed at harvest, with an overall positive effect of the N available on grain yield (Fig. 3.1b). Weed control had no significant effect, either on crop aboveground biomass production at crop flowering (639.9±372.6 g.m⁻² in weeded plots and 625.8±327.2 g.m⁻² in non-weeded plots) or on grain yield (42.97±25.27 g.m⁻² in weeded plots and 48.18±28.51 g.m⁻² in non-weeded plots) (Table 3.1), even when accounting for the N amount (no significant interaction between N available and weed control, Table 3.1). As expected, at both periods, crop and grain biomass were significantly higher in CF

fields compared to OF fields (Table 3.1, Fig. 3.1a-b). To allow a meaningful statistical comparison between farming systems, we set N available at $120\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ for both farming systems (as both overlapped at this value, Fig. 3.1a-b), and estimated crop and grain biomass at this N threshold. At both crop flowering and harvest, there was a significant difference between CF farming systems, which achieved about twice the value of OF systems at the equivalent amount of N (Fig. 3.1c). As a difference between farming systems was clearly observed despite N input being set at an equal value, we looked for possible differential effects of weeds and/or weed control between the two farming systems.

3.4.2 – Weed response to nitrogen input and its impacts on crop-weed competition

In fertilized plots, the amount of N available had a negative effect on weed assemblages at both crop flowering (Fig. 3.2a-c) and harvest (Fig. 3.2d-f). In particular, weed species richness and weed abundance significantly decreased with N available (Fig. 3.2b-c): weed species richness was three times lower in fields with a high amount of N compared to those with the lowest N amount. Weed aboveground biomass production also decreased with N amount, although the effect of N was only significant at harvest (Fig. 3.2a, Fig. 3.2d; Table 3.1). On average, weed species richness was higher in OF than CF fields (Fig. 3.2b), but the largest difference between farming systems was observed for weed abundance, which was about twice as high in OF fields as in CF fields (Fig. 3.2c and 3.2f, Table 3.1).

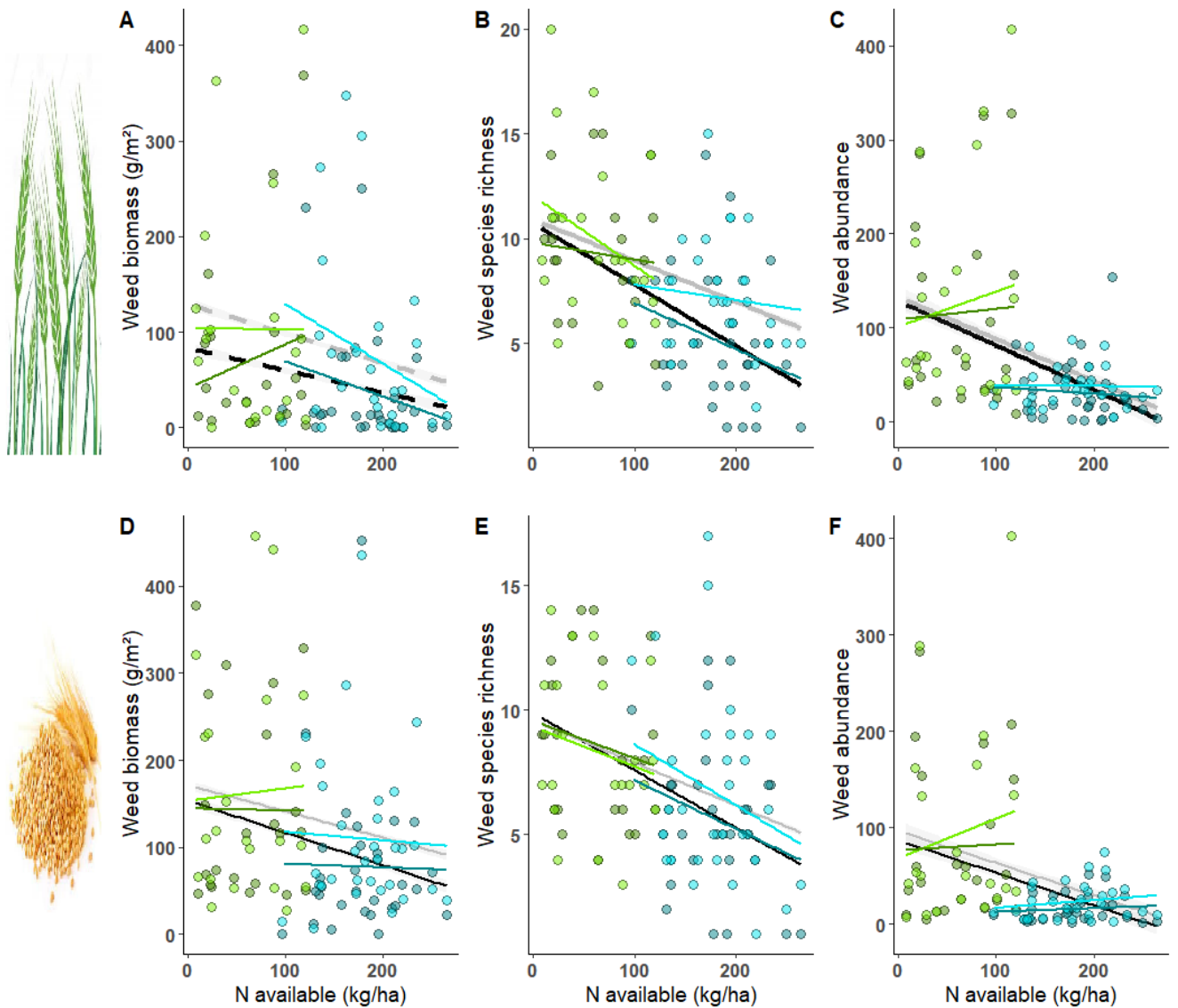


Figure 3.2: Relationship between N available ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$; sum of N soil and N input) and weed biomass (A;D), weed species richness (B;E) and weed abundance (C;F) at crop flowering (A-C) and at harvest (D-F). Data was collected in the presence of N fertilizer. Circles show raw data. Light or dark green indicates data collected in OF fields in the absence (light) or presence (dark) of weed control. Light or dark blue indicates data collected in CF fields in the absence (light) or presence (dark) of weed control. The lines represent the predicted values of the linear models. The black and grey lines show the predicted relationships without accounting for the farming system in the presence and absence of weed control, respectively.

Weed control had almost no detectable effect on weeds (Fig. 3.2), with its only significant negative effect on weed species richness at crop flowering (Fig. 3.2b), when accounting for other effects (Table 3.1). The almost complete absence of an effect of weed control was confirmed by plotting comparative competitive balance indexes between the crop and weeds (BCI, crop or weed biomass/total aboveground biomass) in weeded and non-weeded plots (Fig. 3.3a, b). The absence of an effect of weed control was noticeable when the N available was higher than $120 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$, and was more variable below this threshold value (Fig. 3.3a, b). Weed aboveground biomass was actually much lower than crop biomass, especially at high N input

values (Fig. 3.3a, b). At crop flowering, the competitive balance was thus largely in favour of crop plants in fields with an amount of N available higher than $120 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ compared to fields with a lower amount of N available. In the latter, weed aboveground biomass accounted for some 20% of the total aboveground biomass production, whereas in the former it was lower than 10%. This pattern was similar at crop harvest (Fig. S3.2). There was no statistical effect of the interaction between N available and weed control (presence/absence; Fig. 3.2a); however, we detected a positive and significant effect of the N available on the effect of weed control (WCweed) on weed aboveground biomass: *i.e.* weed biomass decreased more in weeded situations when the N available increased (Fig. 3.3d).

In summary, below $120 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ of N available, weed abundance was higher, had a higher effect on the competitive balance between weed and crop plants, and weed control was less efficient. Because fields with an amount of N available lower than the threshold value were generally OF fields, we were not able to disentangle the effect of different types of weed control (mechanical weeding vs herbicides) from the effect of N amount.

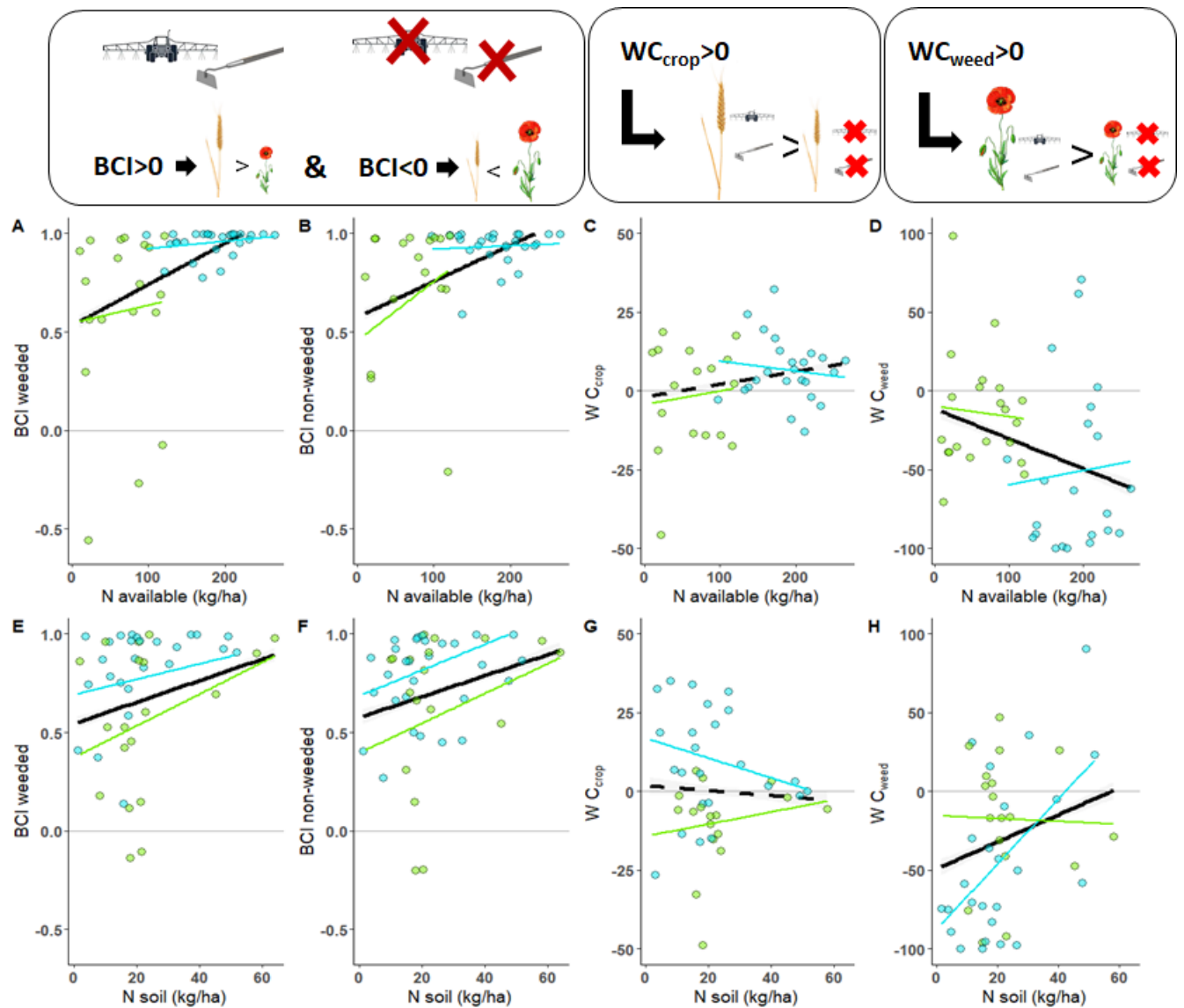


Figure 3.3 : The effect of N available ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$; A-D) and N soil ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$; E-H) on the competitive balance between crop and weed plants in weeded (A,E) and non-weeded (B,F) plots, as well as the effect size of weed control on crop plants (C, G) and on weeds (D,H). Data was collected at crop flowering in fertilized (first row) and unfertilized plots (second row). The OF and CF fields are shown in green and blue respectively. The lines represent the predicted values of the linear models. The black lines show the predicted relationships without accounting for the farming system in the presence or absence of weed control, respectively. Positive $\text{BCI}_{\text{weeded}}$ and $\text{BCI}_{\text{weedy}}$ values indicate that crop plants contribute more to biomass production than weeds, while negative values indicate that weed plants contribute more than crop plants. Positive effect size of weed control on crop plants (WC_{crop}) indicates that crop aboveground biomass is higher in the presence than in the absence of weed control. Negative effect size of weed control on weed plants (WC_{weed}) indicates that weed aboveground biomass is higher in the absence (non-weeded plots) than in the presence of weed control (weeded plots).

3.4.3 – Disentangling the effect of nitrogen from weed control on crops and weeds

Weed control intensity (estimated by the treatment frequency index, or TFI, of herbicides or the number of mechanical weeding operations) was not positively related to the amount of N soil (Spearman correlation test: $r_s = -0.024$, $p\text{-value} = 0.864$), in contrast to N available, which

was significantly positively related to weed control intensity ($r_s = 0.834$, $p\text{-value} < 0.0001$). We therefore explored the response of weed and crop plants to weed control, and the overall effect on crop–weed competition in the absence of N fertilization. In contrast to N availability, we observed no significant differences in N soil (amount of N in the soil at the end of January) between OF and CF fields (Wilcoxon’s test: $W=1668$, $p\text{-value}=0.38$). However, in unfertilized plots, grain yield increased significantly with the amount of N soil (Fig. 3.4b, Table 3.2), as it did in fertilized plots, although crop biomass, one month earlier, did not (Fig. 3.4a). In regard to weeds, N soil had a similar effect as N availability on weed species richness and weed abundance, which both decreased significantly in OF and CF fields at flowering (Fig. 3.4d-e) as well as at harvesting (Fig. 3.4g-h; Table 3.2). In contrast, no effect was detected on weed aboveground biomass, suggesting that the species in the fields with a higher amount of N soil had higher aboveground biomass production (Fig. 3.4c, Fig. 3.4f). There was also a significant interaction between N soil and the farming system on weed abundance, with N soil significantly decreasing weeds in OF fields, while no effect was detected in CF fields (Fig. 3.4e). Weed aboveground biomass was significantly higher in non-weeded plots compared to weeded plots in CF fields at low Nsoil amount and at both periods (Fig. 3.3h). The opposite trend was observed in fertilized plots. However, the weed control intensity had generally no effect on crop and weed plants (Table 3.2; Fig. 3.3e-h). Competitive ability of the crop was systematically in favour of the crop in CF fields where weed control was also more efficient compared to OF fields (Fig. 3.3e-f). Competitive balance increased with the amount of Nsoil, in both weeded and non-weeded plots, suggesting higher benefits from N to crop plants, which in turn produced more biomass at the expense of weeds. In CF fields, the effect of weed control on crop biomass decreased with Nsoil and tended towards 0 (Fig. 3.3g), revealing a more efficient effect of weed control in CF fields with a lower amount of N soil compared to those with a higher amount. The opposite pattern was observed in OF fields, where this effect increased and tended to 0, highlighting the efficacy of mechanical weeding in fields with a higher amount of N soil (Fig. 3.3g).

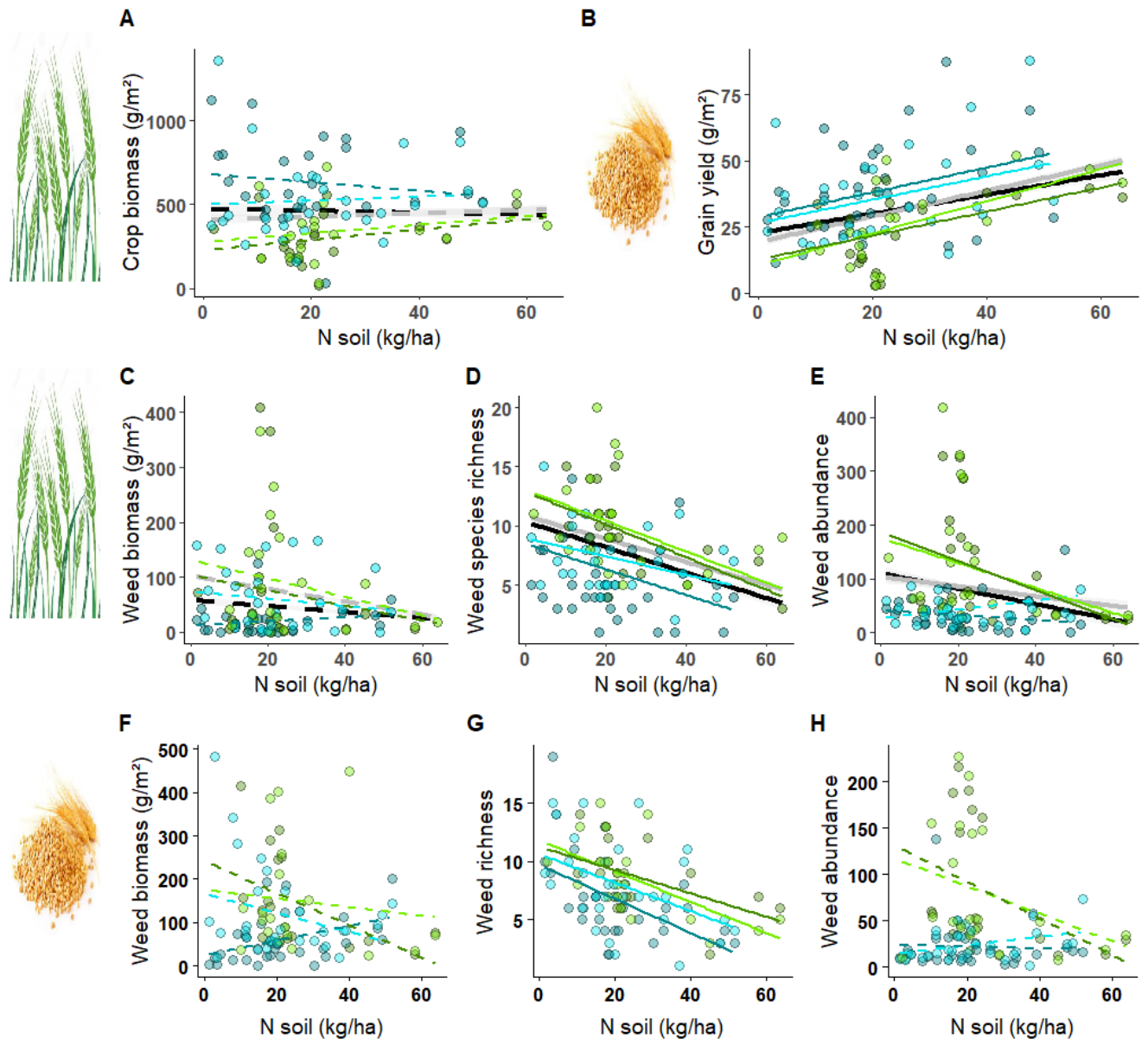


Figure 3.4: Relationship between N soil and crop aboveground biomass production at crop flowering (A) and grain yield at harvest (B), as well as with weed biomass (C;F), weed species richness (D;G) and weed abundance (E;H) at crop flowering (second row) and at harvest (third row). Data was collected in the absence of N fertilizer. Circles show raw data. Light and dark green indicate data collected in OF fields in the absence (light) or presence (dark) of weed control. Light and dark blue indicate data collected in CF fields in the absence (light) or presence (dark) of weed control. The lines represent the predicted values of the linear models. The black and grey lines show the predicted relationships without accounting for the farming system in the presence and absence of weed control, respectively.

In summary, in both CF and OF fields, the increase of N soil benefitted the crop plants, as revealed by the competitive balance index, whatever the presence or absence of weed control. Weed control in CF fields was, however, much more efficient in fields with lower N soil, suggesting a qualitative difference between weed control in CF (mainly relying on chemical weeding) and OF fields (only relying on mechanical weeding).

Table 3.2: Summary of the ANCOVA models. Effects of nitrogen (N) in the soil on biomass of crops and weeds, and weed species richness and abundance at two periods were explored in unfertilized plots. Significant effects are in bold.

	At flowering					At harvest				
	Df	Sum Sq	Mean	F	Pr(>F)	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
(A) Crop aboveground biomass										
N soil	1	643	643	0.013	0.9087	1	3293.0	3293.0	14.377	<0.0001
Farming system	1	1450118	1450118	29.872	<0.0001	1	4615.7	4615.7	20.152	<0.0001
Weed control	1	52005	52005	1.071	0.3036	1	30.7	30.7	0.134	0.715
N soil x Farming system	1	59636	59636	1.229	0.2708	1	27.0	27.0	0.118	0.732
N soil x Weed control	1	26445	26445	0.545	0.4625	1	24.2	24.2	0.106	0.746
Farming system x Weed control	1	104742	104742	2.158	0.1456	1	110.4	110.4	0.482	0.489
N soil x Farming system x Weed	1	18243	18243	0.376	0.5415	1	38.9	38.9	0.170	0.681
Residuals	85	4126345	48545			92	21072.1	229.0		
(B) Weed aboveground biomass										
N soil	1	4150	4150	0.667	0.4163	1	12865	12865	1.412	0.238
Farming system	1	41855	41855	6.728	0.0111	1	91118	91118	10.000	0.002
Weed control	1	23513	23513	3.780	0.0551	1	34564	34564	3.793	0.055
N soil x Farming system	1	9186	9186	1.477	0.2276	1	20296	20296	2.228	0.139
N soil x Weed control	1	2625	2625	0.422	0.5177	1	9564	9564	1.050	0.308
Farming system x Weed control	1	1684	1684	0.271	0.6041	1	13514	13514	1.483	0.226
N soil x Farming system x Weed	1	516	516	0.083	0.7740	1	51398	51398	5.641	0.020
Residuals	87	541216	6221			91	829159	9112		
(C) Weed species richness										
N soil	1	193.97	193.966	20.496	<0.0001	1	279.67	279.669	28.817	<0.0001
Farming system	1	244.91	244.905	25.879	<0.0001	1	74.06	74.061	7.631	0.007
Weed control	1	17.83	17.828	1.884	0.1733	1	14.18	14.180	1.461	0.230
N soil x Farming system	1	8.26	8.261	0.873	0.3527	1	1.50	1.496	0.154	0.696
N soil x Weed control	1	1.52	1.523	0.161	0.689	1	0.35	0.348	0.036	0.850
Farming system x Weed control	1	4.24	4.240	0.448	0.505	1	16.67	16.671	1.718	0.193
N soil x Farming system x Weed	1	0.68	0.675	0.071	0.790	1	3.86	3.862	0.398	0.530
Residuals	90	851.70	9.463			92	892.87	9.705		
(D) Weed abundance										
N soil	1	9947	9947	2.213	0.140	1	2620	2620	1.341	0.250
Farming system	1	157069	157069	34.935	<0.0001	1	83021	83021	42.482	<0.0001
Weed control	1	1516	1516	0.337	0.563	1	47	47	0.024	0.877
N soil x Farming system	1	34079	34079	7.580	0.007	1	17765	17765	9.091	0.003
N soil x Weed control	1	3093	3093	0.688	0.409	1	1258	1258	0.644	0.425
Farming system x Weed control	1	1853	1853	0.412	0.523	1	214	214	0.110	0.742
N soil x Farming system x Weed	1	958	958	0.213	0.646	1	5	5	0.003	0.960
Residuals	90	404641	4496			92	179790	1954		

3.4.4 – Change in weed functional trait values with nitrogen

Although we expected the amount of N available to favour nitrophilous species, we did not find a positive relationship between N available and CWM Ellenberg-N or LNC in any periods (Table S3.1). In fact, at crop flowering, the amount of N available had a significant negative effect on the CWM of Ellenberg-L, as well as on weed plant height (Fig. 3.5a-b). This suggests that in fields with a higher N amount, weed species were smaller and more shade tolerant compared to weed species in fields with a lower N amount. This pattern was observed in both OF and CF

fields, and was independent of weed control. In unfertilized plots, a different pattern was observed: we found significant positive relationships between N soil and CWM LNC and CWM seed mass (Fig. 3.5c-d), revealing that weed species in fields with a higher amount of N in the soil had higher leaf N concentration and smaller seeds. At harvest, no significant relationship was found between weed functional traits and N amount.

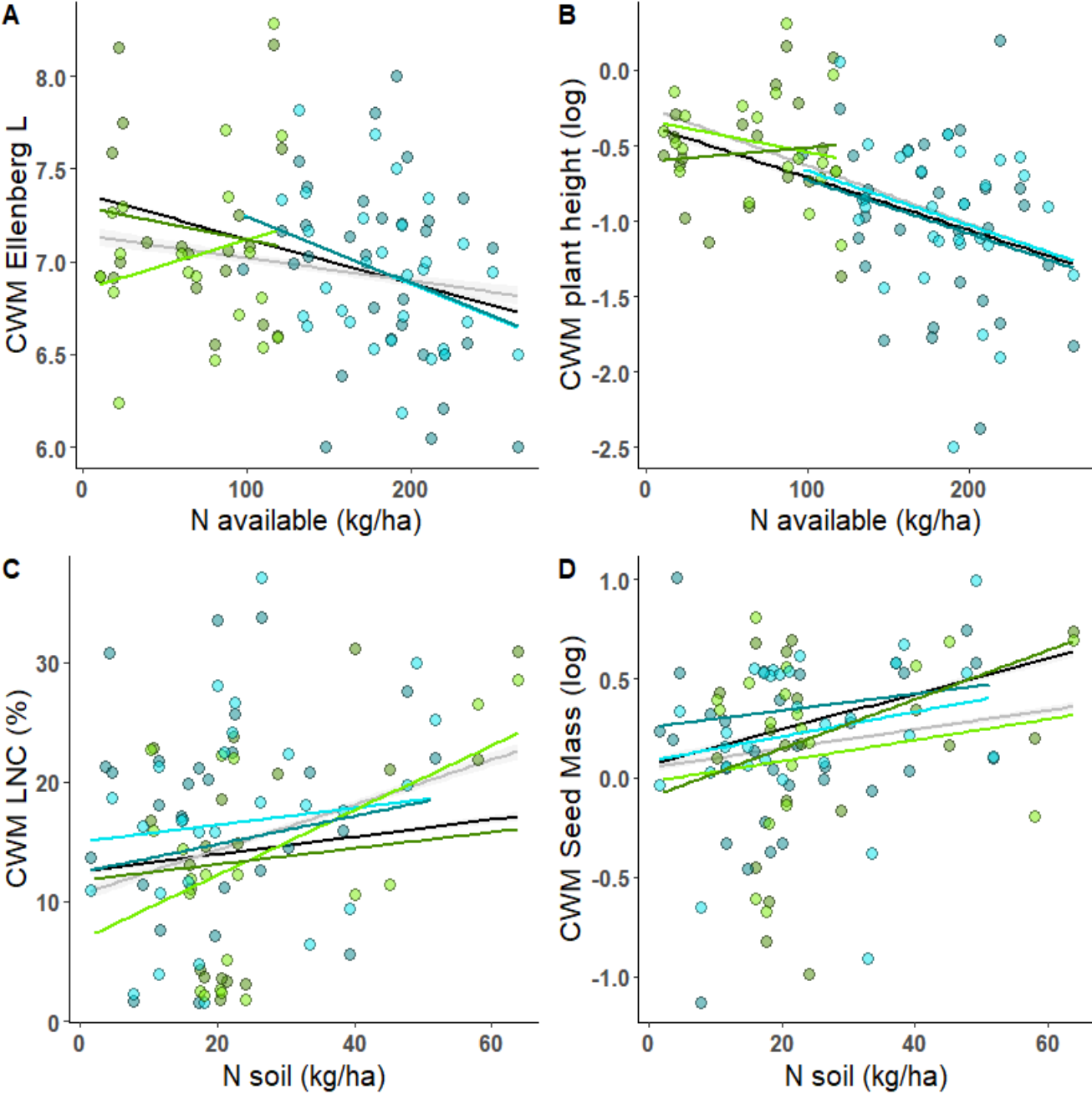


Figure 3.5: Relationship between N available ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$; first row) or N soil ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$; second row) on the community weighted mean (CWM) of Ellenberg-L values (A), plant height (B), Leaf Nitrogen Content (LNC; C) and seed mass (D). Data was collected in the presence (first row) or absence (second row) of N fertilizer. Circles show raw data. Light or dark green indicate data collected in OF fields in the absence (light) or presence (dark) of weed control. Light or dark blue indicate data collected in CF fields in the absence (light) or presence (dark) of weed control. The lines represent the predicted values of the linear models. The black and grey lines show the predicted relationships

without accounting for the farming system in the presence and absence of weed control, respectively. Seed mass and plant height values are log-10 transformed.

3.5 – Discussion

The aim of this study was to explore, experimentally, the importance of competition between weeds and winter cereal crop plants, and how nitrogen input and weed control interact with this in real farming conditions. Using an ‘existing’ gradient of nitrogen as provided by farmers, in addition to the experimental removal of weed control and N fertilization in organic and conventional farming fields, we were able to analyse the ecological processes that underlie the competitive balance between the crop and weed plants, and the consequences on yield. We found that N supply had a prominent effect, increasing yields but decreasing weeds. We also found that weed control had virtually no effect on weeds, nor on the competitive balance between weeds and crop plants, as weeds contributed to around only 10–20% of the total plant biomass in conventional fields. However, by comparing fertilized and unfertilized plots, as well as organically and conventionally farmed fields, we found that N supply interacted with weed control: *i.e.* mechanical weeding appeared less efficient compared to herbicides, and weed control did not affect yield at low N levels, but was necessary at high N levels to avoid a decrease in crop biomass.

3.5.1 – Crop–weed relationships in relation to N supply

The results provide strong evidence that with more nitrogen, the crop largely outcompetes weed plants and that the crop–weed competitive balance favours crop plants. Increasing the resource supply (*i.e.* N supply) increases crop biomass at the expense of weed biomass and the competitive advantage of cereal plants. These findings align with previous results showing the high competitive ability of cereals over weeds (Gaba et al., 2018; Lutman et al., 2013; Stefan et al., 2021a; van der Meulen and Chauhan, 2017). In our studied fertilized plots, weed biomass represented less than 10%-20% of the total plant biomass (both crop and weeds) produced at crop flowering and harvest in CF fields, whatever the N amount. In situations of lower N supply, *i.e.* in OF systems or in unfertilized plots, the competitive balance was not so uneven, although still largely in favour of the crop both at crop flowering and harvest. The pattern was virtually unchanged without weed control since the competitive balance was similar between weeded and non-weeded fertilized plots in both farming systems. In unfertilized plots, weed control had no effect on competitive balance, still strongly biased in favour of crop plants in CF fields, with only slight variation between weeded ($82.8\% \pm 22.3\%$) and non-weeded ($77.7\% \pm 21.0\%$) plots. The application of fertilizers benefitted crop plants more than weed plants, with crop

aboveground biomass and crop yield positively related to the amount of N available (N soil plus N input), while weed species richness and abundance significantly decreased with the increasing amount of N available (either N available or N soil) and increased herbicide efficiency. Although biomass (and also abundance) of weeds would be expected to increase with N input, the reverse was found in CF, both at crop flowering and harvest, indicating that the presence of the crop alone can reverse observed patterns. In OF, however, weed abundance and biomass slightly increased with the N available at crop flowering and harvest, indicating that in this type of farming system, N is a limiting resource. In all situations, OF or CF as well as N available or N soil, increasing N resulted in lowering weed species richness. Given that abundance was unaffected, this indicates that the remaining weed species were overall producing more biomass. The functional trait analysis confirmed that in fields with higher N available, weed species were more shade tolerant compared to weed species found in fields with lower N available. Increasing the N supply therefore enhanced the competitiveness of crop plants against weeds in almost all contexts, confirming the higher ability of cereal crop plants to take up N (Andrew et al., 2015; Blackshaw et al., 2002; Blackshaw and Brandt, 2008; Mohler, 2001; Ruisi et al., 2015). However in the case of over-fertilization as reported by Sheriff (2005) the extra-dose of fertilizer should not only benefit to the crop rather than weeds.

3.5.2 – Weed control effect and efficacy

Overall, weed control had a fairly small effect, whether on crop yield, weed assemblage, or crop–weed competition. Weed control decreased weed biomass by some 20% in CF and decreased weed species richness in both farming systems, independently of availability of N, but did not affect weed abundance in any system, either at crop flowering or harvest. A comparison of the effect of weed control between organic and conventional fields suggested that there is a qualitative difference in weed control efficacy between these two farming systems, with chemical weeding more effective than mechanical weeding in controlling weeds (Pannacci and Tei, 2014). However, this qualitative difference was expressed only at high N input. In situations of limited N (*i.e.* unfertilized plots when only N soil was available), there was no effect of weed control on weed assemblage (abundance, richness or biomass). This underlines an interactive effect between N input and weed control method. These results, obtained in real farming conditions, extend previous experimental studies by revealing lower herbicide efficacy at low levels of nitrogen (Kim et al., 2006; Singh et al., 2015; Sønderskov et al., 2012; Wang et al., 2019).

Given the minor effect of weed control on weed assemblage, one would expect little effect as well on the competitive balance between weed and crop plants. Our two measures of

competition between weeds and crop plants confirmed this prediction. At low N input (unfertilized plots), in both farming systems, weed control had no effect on the competitive balance (BCI). However, with increasing N input, we found that the crop slightly benefitted from weeding, while, conversely, weeds were suppressed by weeding. In CF fields, we found a positive relationship between weed control intensity (estimated by TFI) and N input. Increased weed control in N-rich CF fields resulted in lower weed biomass, but this did not translate into a significant gain of crop biomass.

3.5.3 – Difference in weed abundance in conventional and organic farming

While there were no difference in weed species richness, weed abundance and biomass were twice as high in OF fields compared to CF fields. This may be related to the different types of fertilizer between the two farming systems, only compost and organic manure in OF, and mainly inorganic manure in CF. However, the effect of the type of fertilizer in our study cannot be confirmed: previous studies have revealed contrasting effects of organic fertilizer on weeds, showing negative (Dyck, 1995), positive (Blackshaw, 2005) or neutral effects (Cordeau et al., 2021) on weed biomass when comparing organic and mineral fertilizers. Weed control strategy also differs between CF and OF, and mechanical weeding appears to be less effective than herbicides as revealed by our comparison of the two farming systems in unfertilized plots. Moreover, our results further suggest differences in the ability of the crop plants to suppress weeds between CF and OF. In our fields, OF and CF differed in their cereal species or cultivars, which are known to vary in their ability to take up N and in their competitiveness (Andrew et al., 2015; Storkey et al., 2021). Crops in organic agricultural systems are generally less sensitive to weed competition compared to corresponding conventional systems (Ryan et al., 2009), and organic farmers sow cereals at lower density with larger row spacing to facilitate mechanical weeding. Higher weed abundance and biomass in OF fields may therefore be the result of lower crop competition on weeds compared to CF fields, mainly due to lower competition for light because of larger row spacing. This mechanism may also explain the lack of an effect of weed control on production in OF fields, even though weed biomass is high. Such a pattern is compatible with the resource pool diversity hypothesis, *i.e.* the use of different resource pools allows crop and weed plants to coexist (Smith et al., 2010), or by greater weed–weed competition compared to crop–weed competition, resulting in the natural regulation of weeds. Further studies would help to disentangle these mechanisms.

3.5.4 - Nitrogen input and herbicide use, an agronomic trap in conventional farming?

We detected a significant positive relationship between the amount of N input and the intensity of herbicides used in CF fields. This relationship reflects the farmer's strategy at managing more or less intensively their fields due to their inclinations, and are highly linked to their risk perception at decreasing yields (*e.g.* through pest invasion, lack of resources climatic issues...). While a high amount of N input was related to higher yields, the presence of weed control was not significantly related to an increase in yield, although yield was on average 10% higher in the presence of weed control (Fig. 3.3C). This gain, however, decreased with the amount of N input and weed control intensity (these being positively correlated). Indeed, since weeds are already outcompeted by the crop, the effect of weed control can become unnoticeable. Since high N input is related to an increased use of herbicides, this suggests that a higher production in the presence of high N input can only be achieved with high herbicide use. The efficacy of herbicides in controlling weeds could decrease either because weeds can become resistant to herbicides along long-term intensive management and selective pressure (Powles and Yu, 2010) or adapted to these high disturbance and resource regimes (Fried et al., 2012) ; however, those possibilities would require studies including survey of weeds on a same field during several years in the case our results are in accordance with one of these possibilities, this could result in an agronomic trap requiring a never-ending increase in agronomic inputs, similar to a co-evolution arms race (Red Queen hypothesis, van Valen, 1973). The increase of nitrogen selects for adapted weeds, requiring more efficient weed control to maintain the yield at the same level.

3.6 – Conclusion

By highlighting such agronomic trap in conventional farming, our experimental results point to the benefits for biodiversity of herbicides or fertilizer reductions, since the main process acting on weed is the crop competition. Our results demonstrate that reductions of main agrochemicals might be a possible solution to increase agroecosystem resilience and meet the objectives of the agroecological transition. They are also in line with the growing empirical evidence that a shift towards more sustainable agroecosystem, by reducing weed control in the short term does not necessary relate to higher yield loss and may even result in higher income for farmers (Catarino et al., 2019; Gaba et al., 2016; Lechenet et al., 2017). Our study confirms a more complex picture than straightforward crop–weed competition, as diverse crop and weed communities may show no negative effects (Epperlein et al., 2014; Gaba et al., 2016), or

even a positive relationship between crop and weed diversity or biomass (Adeux et al., 2019; Ryan et al., 2009). However, since in this study we only discuss the short term effects and benefits of herbicide or fertilizer reductions, further studies including several years after reductions should be implemented to consider the long-term effects and the viability of this reduction strategy for ecosystem sustainability, food production, and farmer incomes. They should also focus on the acceptability of farmers at risking a suppression or a reduction of weed control practices. Within the same study area, experiments are currently studied to answer this problematic and include new studies with an involvement of farmers at reducing practices, studying the consequences of more diverse or abundant weed flora on different crops, farming systems, and perception of farmers about the abilities and inclinations to implement those experiments, and their perceptions of the consequences either on yields or on gross margin.

3.7 - Annexes

Table S3.1: Summary the ANOVA models. CWM Height and CWM Seed mass were log-10 transformed before the analysis. Significant values are bold.

	df	Ellenberg L				Ellenberg N				CWM_LNC				CWM SLA				CWM Height				CWM LDMC				CWM Seed Mass			
		Sum Sq	Mean Sq	F Value	P-value	Sum Sq	Mean Sq	F Value	P-value	Sum Sq	Mean Sq	F Value	P-value	Sum Sq	Mean Sq	F Value	P-value	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
N Soil	1	0.2222	0.2222	0.8423	0.3631	0.733	0.7334	1.8950	0.1741	269.5	269.475	3.9675	0.0493	4.6	4.604	0.0632	0.8029	0.0001	0.00013	0.0009	0.9767	229	228.6	0.0959	0.7581	0.8447	0.84470	4.0641	0.0467
Farming System	1	0.4118	0.4118	1.5609	0.2165	0.722	0.7225	1.8668	0.1773	157.8	157.822	2.3236	0.1308	42.0	41.993	0.5765	0.4516	1.4164	1.41639	9.4416	0.0028	6445	6445.0	2.7029	0.1043	0.4832	0.48320	2.3249	0.1308
Weed control	1	0.0039	0.0039	0.0147	0.9040	0.019	0.0186	0.0480	0.8280	21.1	21.058	0.3100	0.5788	39.9	39.918	0.5480	0.4629	0.0484	0.04843	0.3228	0.5713	1226	1226.2	0.5142	0.4761	0.3191	0.31914	1.5355	0.2184
N Soil x Farming System	1	0.0621	0.0621	0.2354	0.6301	0.224	0.2240	0.5787	0.4510	20.9	20.860	0.3071	0.5806	5.0	5.014	0.0688	0.7945	0.4731	0.47314	3.1540	0.0791	4367	4366.8	1.8313	0.1802	0.0758	0.07575	0.3645	0.5475
N Soil x Weed control	1	0.0100	0.0100	0.0379	0.8467	0.018	0.0176	0.0456	0.8322	19.9	19.918	0.2933	0.5893	81.8	81.800	1.1230	0.2941	0.0079	0.00792	0.0528	0.8188	271	270.6	0.1135	0.7376	0.0205	0.02045	0.0984	0.7545
Farming System x Weed control	1	0.0282	0.0282	0.1069	0.7454	0.045	0.0448	0.1158	0.7357	15.2	15.196	0.2237	0.6372	1.6	1.583	0.0217	0.8836	0.0040	0.00403	0.0268	0.8702	1293	1293.0	0.5423	0.4644	0.0061	0.00614	0.0295	0.8639
N available x Farming System x Weed control	1	0.0673	0.06726	0.2529	0.6163	0.031	0.03127	0.0800	0.7779	76.1	76.091	1.1218	0.2924	15.2	15.211	0.2070	0.6502	0.0358	0.03579	0.2386	0.6264	1409	1409.1	0.5883	0.4450	0.1006	0.10056	0.4838	0.4884
Residuals	85	24.5374	0.2638			35.991	0.3870			5968.8	67.827			6759.3	73.470			13.8015	0.15002			220348	2395.1			19.1215	0.20784		
N Available	1	1.2209	1.22091	5.8216	0.0179	0.533	0.53331	1.2758	0.2628	216.0	216.033	2.6879	0.1068	199.7	199.670	2.8038	0.0974	5.9182	5.9182	26.5697	>0.0001	4386	4386.5	1.7497	0.1893	0.0114	0.011416	0.0590	0.8086
Farming System	1	0.0345	0.03451	0.1645	0.6862	0.124	0.12401	0.2967	0.5882	86.8	86.793	1.0799	0.3044	93.1	93.094	1.3072	0.2558	0.3115	0.3115	1.3983	0.2401	1102	1102.3	0.4397	0.5090	0.0135	0.013487	0.0697	0.7923
Weed control	1	0.0791	0.07912	0.3773	0.5410	0.099	0.09943	0.2379	0.6277	49.3	49.295	0.6133	0.4383	3.4	3.440	0.0483	0.8265	0.0918	0.0918	0.4120	0.5226	10	10.4	0.0042	0.9487	0.2660	0.265993	1.3753	0.2440
N available x Farming System	1	0.5476	0.54755	2.6108	0.1099	0.002	0.00226	0.0054	0.9417	65.7	65.740	0.8179	0.3710	8.6	8.641	0.1213	0.7283	0.3001	0.3001	1.3472	0.2488	2147	2147.0	0.8564	0.3572	0.0186	0.018581	0.0961	0.7573
N available x Weed control	1	0.2031	0.20309	0.9684	0.3281	0.017	0.01683	0.0403	0.8418	13.7	13.729	0.1708	0.6821	27.2	27.199	0.3819	0.5380	0.0233	0.0233	0.1046	0.7471	49	48.6	0.0194	0.8895	0.0038	0.003810	0.0197	0.8887
Farming System x Weed control	1	0.0068	0.00678	0.0323	0.8579	0.159	0.15874	0.3797	0.5402	1.9	1.914	0.0238	0.8784	5.7	5.747	0.0807	0.7770	0.0308	0.0308	0.1384	0.7107	1173	1173.5	0.4681	0.4956	0.0564	0.056381	0.2915	0.5906
N Soil x Farming System x Weed control	1	0.1756	0.17561	0.8358	0.3630	0.237	0.23725	0.5649	0.4542	2.5	2.501	0.0308	0.8612	74.2	74.239	1.0430	0.3099	0.0763	0.0763	0.3426	0.5598	902	902.1	0.3598	0.5501	0.0395	0.039491	0.2042	0.6524
Residuals	85	19.2944	0.2097			38.457	0.4200			6909.5	81.288			6406.3	71.181			20.0467	0.2227			225623	2506.9			17.4063	0.193403		
N Soil	1	0.0538	0.05382	0.4566	0.50086	0.2106	0.21059	0.6501	0.4221	30.0	30.028	0.4979	0.48214	41.3	41.262	0.7838	0.3782	0.00000	0.000000	0.0000	0.99992	22	22.2	0.0086	0.9265	0.0757	0.075700	0.4253	0.5159
Farming System	1	0.0689	0.06891	0.5845	0.44642	0.0147	0.01465	0.0452	0.8320	204.1	204.096	3.3841	0.06892	53.2	53.150	1.0097	0.3175	0.08081	0.080808	2.8489	0.09469	37	36.8	0.0142	0.9055	0.0038	0.003819	0.0215	0.8839
Weed control	1	0.3692	0.36921	3.1318	0.07995	0.3227	0.32265	0.9960	0.3208	7.7	7.733	0.1282	0.72107	0.5	0.549	0.0104	0.9189	0.00012	0.000124	0.0044	0.94735	150	149.9	0.0577	0.8107	0.0003	0.000338	0.0019	0.9653
N Soil x Farming System	1	0.1266	0.12656	1.0736	0.30274	0.0952	0.09517	0.2938	0.5891	2.2	2.173	0.0360	0.84987	138.4	138.421	2.6295	0.1082	0.00863	0.008626	0.3041	0.58260	4663	4662.5	1.7947	0.1835	0.2028	0.202763	1.1391	0.2886
N Soil x Weed control	1	0.0034	0.00338	0.0287	0.86592	0.0533	0.05325	0.1644	0.6860	7.5	7.508	0.1245	0.72498	0.7	0.657	0.0125	0.9113	0.01181	0.011807	0.4163	0.52035	281	281.4	0.1083	0.7428	0.0810	0.080966	0.4548	0.5017
Farming System x Weed control	1	0.0002	0.00021	0.0018	0.96669	0.4906	0.49057	1.5144	0.2215	8.4	8.423	0.1397	0.70944	5.9	5.894	0.1120	0.7386	0.00560	0.005597	0.1973	0.65789	1733	1732.8	0.6670	0.4161	0.0063	0.006348	0.0357	0.8506
N available x Farming System x Weed control	1	0.0001	0.00006	0.0005	0.98140	0.2321	0.23214	0.7166	0.3994	61.8	61.799	1.0247	0.31395	129.5	129.472	2.4595	0.1201	0.00172	0.001724	0.0608	0.80577	4736	4735.7	1.8229	0.1801	0.0918	0.091779	0.5156	0.4745
Residuals	96	11.3176	0.11789			31.0989	0.32395			5789.8	60.310			5053.5	52.641			2.72305	0.028365			249401	2597.9			16.7328	0.178008		
N Available	1	0.0564	0.05644	0.2870	0.5934	0.1845	0.18445	0.6893	0.40856	61.8	61.757	0.8468	0.3599	13.8	13.831	0.2651	0.6079	0.00152	0.001521	0.0544	0.8161	288	287.9	0.0757	0.7838	0.63	0.632	0.0670	0.7963
Farming System	1	0.1770	0.17704	0.9003	0.3452	0.0515	0.05150	0.1925	0.66191	5.5	5.538	0.0759	0.7835	32.0	31.953	0.6123	0.4359	0.05181	0.051809	1.8533	0.1767	277	277.2	0.0729	0.7878	2.34	2.343	0.2484	0.6195
Weed control	1	0.1722	0.17218	0.8756	0.3519	0.2615	0.26148	0.9771	0.32550	27.9	27.900	0.3826	0.5378	100.3	100.345	1.9230	0.1689	0.00002	0.000020	0.0007	0.9786	3515	3514.8	0.9246	0.3388	68.53	68.525	7.2628	0.0084
N available x Farming System	1	0.4600	0.46003	2.3394	0.1296	1.3532	1.35323	5.0570	0.02691	0.7	0.697	0.0096	0.9224	78.6	78.602	1.5063	0.2228	0.01574	0.015742	0.5631	0.4549	7900	7900.2	2.0782	0.1528	30.54	30.541	3.2370	0.0753
N available x Weed control	1	0.1482	0.14818	0.7536	0.3876	0.0131	0.01306	0.0488	0.82563	17.1	17.125	0.2348	0.6291	2.6	2.554	0.0489	0.8254	0.00486	0.004857	0.1738	0.6778	33	32.6	0.0086	0.9264	0.55	0.550	0.0583	0.8098
Farming System x Weed control	1	0.1716	0.17156	0.8724	0.3527	0.0946	0.09460	0.3535	0.55360	0.1	0.077	0.0011	0.9741	0.2	0.192	0.0037	0.9518	0.00172	0.001720	0.0615	0.8046	28	28.3	0.0074	0.9315	6.60	6.598	0.6994	0.4052
N Soil x Farming System x Weed control	1	0.0911	0.09115	0.4635	0.4977	0.0249	0.02495	0.0932	0.76081	0.6	0.594	0.0081	0.9283	0.5	0.543	0.0104	0.9190	0.00607	0.006073	0.2172	0.6423	23	23.1	0.0061	0.9381	0.33	0.326	0.0346	0.8529
Residuals	92	18.0914	0.19665			24.6188	0.26760			6709.4	72.92			4800.7	52.181			2.57191	0.027956			349740	3801.5			849.16	9.435		

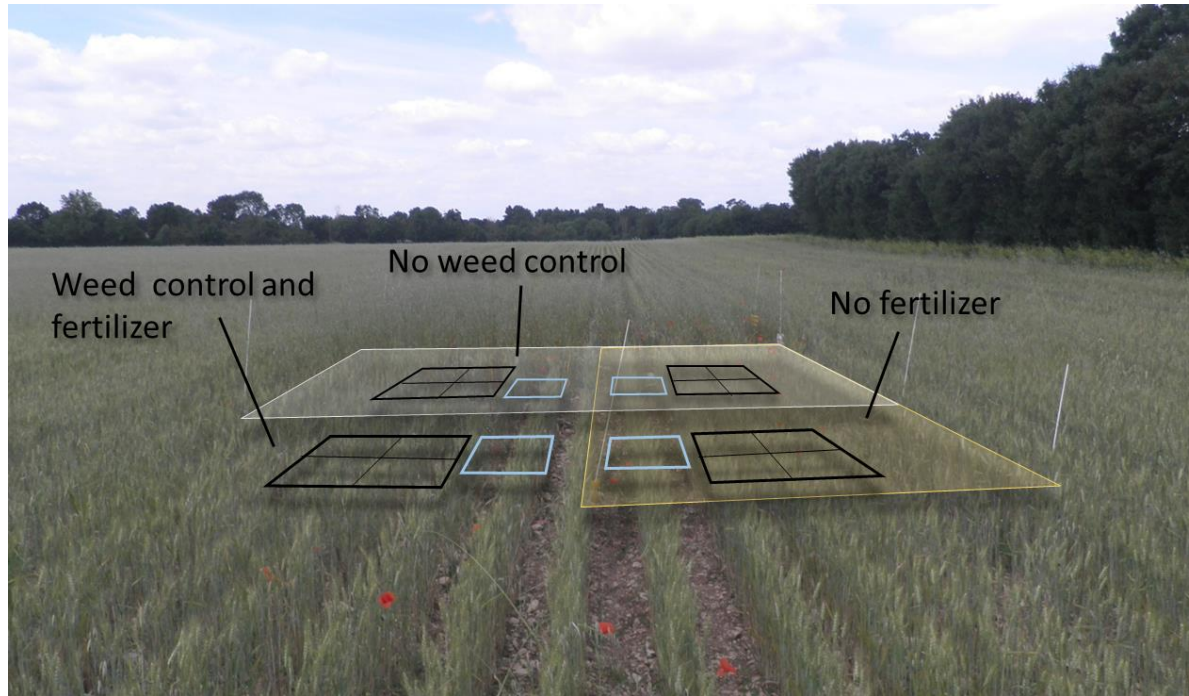


Figure S3.1: Details of the experimental design. Each experimental plot included four different zones according to the use of weed control or fertilizer. In each subdivided black quadrat are identified weed species and abundance at crop flowering, and harvested crop and weed plants one week before the harvest by the farmer. The blue 0.36m² quadrat is used to sample weeds at crop flowering.

Chapitre IV

Les fertilisants et les
phytosanitaires affectent les
plantes adventices, mais n'ont
pas toujours d'effet sur la
production agricole

4.1 Résumé

Ce chapitre fait l'objet d'un article en cours de préparation pour la revue *Journal of Applied Ecology*. Dans cette étude, j'ai réalisé l'acquisition des données en effectuant les relevés botaniques et ai pu contribuer aux récoltes de biomasse de plantes adventices et de culture. J'ai établi les questions de recherche et effectué les analyses statistiques. La rédaction de l'article reste en cours pour le moment.

Les milieux agricoles sont des milieux permettant la production de denrées alimentaires, mais ils sont intensivement gérés dans le but de réduire la compétition des plantes adventices avec la culture, qui provoque des pertes de rendements importantes. Cette gestion fait l'objet de nombreuses conséquences environnementales, et engendre un déclin de la biodiversité. Les plantes adventices des agroécosystèmes ont pourtant un rôle fondamental puisqu'elles contribuent à la fourniture de ressources à de nombreux organismes des agroécosystèmes. Les politiques actuelles promeuvent des réductions dans l'utilisation des molécules les plus problématiques. Ainsi, certains plans ont été édictés ou projetés. Or, les agriculteurs et agricultrices soulignent une impasse et mettent en évidence l'impossibilité de se passer de certaines molécules, telles que le glyphosate – et perçoivent les plantes adventices comme les principales responsables de pertes de rendements. Comprendre les mécanismes d'assemblage des plantes adventices dans les parcelles agricoles, en conditions habituelles de pratiques, et les conséquences de réductions de phytosanitaires sur ceux-ci est primordiale pour identifier des pratiques agroécologiques efficaces pour (1) limiter le recours aux phytosanitaires qui engendrent des pertes de biodiversité et (2) limiter les conséquences sur la production agricole.

Dans cette étude, nous utilisons des parcelles gérées par les agriculteurs et agricultrices en conditions habituelles de production, dans trois cultures différentes (céréales, colza et tournesol) caractérisées par des morphologies, des phénologies et des gestions différentes. Sur une partie de la parcelle, nous effectuons des réductions dans l'utilisation de phytosanitaires ou de fertilisants pour observer les conséquences sur certaines métriques de l'assemblage adventice (richesse, abondance et biomasse) et sur la production agricole. Nous mettons en évidence que les effets du désherbage et des fertilisants sont dépendants du contexte. En effet, selon la localisation dans la parcelle, le type de culture et sa gestion, les effets des pratiques étudiées sont différents. Nous mettons en évidence que la localisation entre interface où moins de culture est présente et plein champ, à densité homogène est le principal facteur responsable de l'abondance et de la diversité des assemblages, et témoigne d'un effet de compétition. Nos résultats montrent que cette compétition et le type de culture influencent l'effet des

phytosanitaires et des fertilisants. Au moins dans certains cas, leur réduction est possible sans affecter la production agricole. De plus, maintenir une diversité en plantes adventices peut parfois être bénéfique pour la culture. Si en céréales, la présence de plantes adventices semble affecter la production, ça ne semble pas être le cas en parcelles de colza. À l'inverse, en culture de tournesol, la diversité en plantes adventices semble même bénéficier à la biomasse de tournesol. Si la compétition de la culture semble bien limiter le développement des plantes adventices, il est possible de concilier la réduction de phytosanitaires et de fertilisants au maintien de la production agricole, et à la diversité des plantes adventices.

4.2 Introduction

Les milieux agricoles sont des espaces intensivement gérés dans un but de production alimentaire ou industrielle. Cette gestion intensive induit des conséquences sur l'ensemble des écosystèmes, engendrées principalement par l'utilisation de produits phytosanitaires et d'engrais (Stoate et al., 2001) et les changements d'usage des sols (arrachage de haies, remembrement, prairies retournées). La présence et la migration de certaines molécules dans les milieux aquatiques et la biosphère provoquent des phénomènes de pollution chimique (pesticides) et d'eutrophisation (fertilisants) et conduisent à des conséquences importantes sur les agroécosystèmes dont un déclin de biodiversité (Albrecht et al., 2016; Grandcoin et al., 2017; Relyea, 2009). Cette gestion intensive des agroécosystèmes est cependant souvent nécessaire puisqu'elle permet de maintenir de hauts rendements par l'apport de fertilisants, qui apportent des éléments nutritifs aux cultures, comme les engrais azotés minéraux (Ritchie, 2021). D'autre part, elle permet de réguler les ravageurs de cultures par l'utilisation d'agents biocides. Parmi les agents biocides, les herbicides, qui représentent les plus utilisés des pesticides, permettent de réduire la compétition des plantes sauvages vis à vis des plantes de culture (Antier et al., 2020). Les plantes adventices sont connues pour être la principale cause de baisse de rendements agricoles (Oerke, 2006). Afin de limiter le recours à cette gestion intensive, des stratégies basées sur les principes de l'agroécologie ont été appuyées par des politiques publiques via des plans de réduction de phytosanitaires. En France, par exemple, ces plans clairement édictés (Ecophyto I, II, II+) ou projetés (Projet de sortie du glyphosate sous 3 ans déclaré en 2018), ont globalement échoué et les objectifs de réduction n'ont pas encore été atteints (Ministère de la Transition écologique et solidaire, 2018). La principale cause empêchant ces objectifs de réduction, et notamment citée par les agriculteurs et agricultrices est le contrôle des plantes adventices. En effet, pour se passer de certaines molécules, bon marché et facile d'utilisation, une refonte complète des stratégies de gestion serait nécessaire. Bien que plusieurs alternatives ont déjà été implémentées comme les rotations de culture

(Cordeau et al., 2020; Yvoz et al., 2020), elles ne semblent pas suffisantes à atteindre ces objectifs de réduction. En contrepartie, une moindre utilisation d'herbicides permettrait de conserver des ressources pour les consommateurs de plantes (Albrecht et al., 2016). Quelques études ont expérimenté les conséquences de pratiques réduites en fertilisants et herbicides, souvent à travers l'étude de la richesse ou de l'abondance des assemblages adventices (Catarino et al., 2019; Gaba et al., 2018), des traits fonctionnels (Gaba et al., 2014; Chapitre III) ou en ciblant une fraction réduite de l'assemblage comme des espèces problématiques (Baucom, 2019; Damgaard et al., 2011; Thiney et al., 2019; Vila-Aiub, 2019; Zargar et al., 2019). Si la plupart de ces études sont à l'échelle de parcelles en conditions expérimentales, les conséquences des réductions dans des conditions réelles d'exploitation agricole restent incomplètes mais sont requises pour estimer la faisabilité de ces objectifs et répondre à ce challenge.

Les assemblages adventices sont façonnés par de nombreux facteurs dont les pratiques agricoles. Le désherbage, qu'il soit mécanique ou chimique, peut être vu comme une perturbation qui induit de fortes mortalités de plantes, réduisant la richesse et l'abondance de plantes adventices au sein des parcelles. La fertilisation, et notamment l'azote (Chapitre III), conduit à une standardisation de la flore (Bourgeois et al., 2017; Fried et al., 2012) en sélectionnant certaines espèces, nitrophiles ou avec des traits particuliers. Enfin, le paysage, par son hétérogénéité, et la présence de nombreux éléments semi-naturels riches en espèces autour des parcelles peut engendrer, par dispersion de propagules, une augmentation de la diversité des parcelles et notamment des bords de parcelle (Berquer et al., 2021; Fried et al., 2018) et de l'ensemble de l'agroécosystème (Alignier et al., 2021, 2020). Les différents types de cultures, cultivées dans un même paysage, abritant des cortèges adventices différents, contribuent également à l'hétérogénéité du paysage et à la biodiversité de l'agroécosystème (Alignier et al., 2020; Henckel et al., 2015; Mahaut et al., 2018; Medeiros et al., 2016).

Contribuer au renforcement ou au maintien de la biodiversité florale sur le bord des parcelles agricoles semble le compromis idéal pour plusieurs raisons (Pywell et al., 2015). Augmenter la diversité et l'abondance de plantes en bordure permettrait de contribuer à l'augmentation de ressources florales pour les pollinisateurs, puisque c'est dans les bordures que la plupart de ceux-ci butinent (MacInnis et Forrest, 2020). Baisser l'intensité des pratiques et du désherbage sur les bordures, c'est-à-dire sur les périphéries des parcelles pourrait également permettre d'établir une zone tampon, en éloignant les épandages d'herbicides des éléments semi-naturels riches en biodiversité (bords de route, haies), ou de zones d'occupation et de circulation humaine (habitations, lieux d'enseignements, route et chemins). Enfin, cette zone tampon pourrait être également valable pour les épandages de fertilisants, en considérant les plantes adventices des bords de parcelle comme des captateurs d'azote afin de limiter

lessivage et lixiviation vers l'extérieur des parcelles, à l'image de ce qui se fait déjà le long des cours d'eau.

L'objectif de cette étude est de comprendre comment les assemblages adventices sont modifiés suite à une réduction d'intensité de gestion sur une parcelle agricole, puis d'étudier les conséquences sur les cultures de ces réductions. Le bord des parcelles est la zone la plus propice à recevoir des propagules de l'extérieur des parcelles, et où les augmentations de richesse et d'abondance de plantes adventices seront les plus facilement réalisables, le processus de dispersion étant un processus majeur de l'assemblage des espèces adventices en bord de parcelles (Bourgeois et al., 2019). Moins densément occupés par la culture, les bordures contiennent davantage de ressources disponibles (notamment la lumière) pour le développement de la flore adventice contrairement aux centres de parcelles.

Nous nous attendons d'abord à ce que les assemblages et les effets des réductions soient différents entre les zones en interface, tangentes au bord des parcelles, travaillées, mais avec pas ou peu de culture, et en plein champ, souvent homogène et espacée du bord de la parcelle d'au moins un mètre. Dans les zones doublement réduites, les effets des réductions d'intensité ne seraient pas additifs, puisque l'apport de fertilisants peut modifier l'aptitude à la compétition de la culture, et que les effets des réductions peuvent être différents en fonction du contexte (Damgaard et al., 2011). Réduire le désherbage devrait augmenter l'abondance, la richesse et la biomasse adventices, car la mortalité serait réduite. La réduction des fertilisants pourrait ne pas avoir un tel effet, car ceux-ci n'induisent pas de mortalité directe: en lui fournissant les ressources nutritives nécessaires, la culture atteint une taille importante et un développement qui nuit à l'accès aux ressources des plantes adventices, qui se développeront de façon moins importante, par asymétrie de compétition. Si les fertilisants sont appliqués en trop grande quantité, ils pourraient également bénéficier aux plantes adventices et l'asymétrie de compétition, en faveur de la culture, pourrait être affaiblie. La gestion de la flore permettant généralement d'augmenter les rendements par réduction de la compétition, nous pouvons nous attendre à des baisses de production agricole lorsqu'on réduit l'intensité des pratiques.

En l'absence de compétition, c'est-à-dire avec moins de culture, donc dans les interfaces, les plantes adventices auraient toutes les ressources nécessaires pour leur croissance. Les adventices subiraient par ailleurs davantage de compétition entre espèces (Garrison et al., 2014). L'effet du désherbage serait négatif sur la richesse et l'abondance adventices, mais l'effet des fertilisants amoindri puisque ceux-ci agissent négativement sur les plantes adventices par l'augmentation de la capacité compétitrice des plantes cultivées. Au contraire, en plein champ nous nous attendons à ce que la culture soit présente, et capte la majorité des ressources. Ainsi, soumis à la capacité compétitrice de la culture, l'assemblage des plantes adventices, moins développées, subira plus faiblement l'effet de la fertilisation et du

désherbage. Nous faisons donc l'hypothèse d'un effet interactif de la culture avec les zones de désherbage et de fertilisation. Les cultures sont caractérisées par des gestions et phénologies différentes et nous faisons l'hypothèse que ces caractéristiques modifient (1) les assemblages adventices en altérant leur accès aux ressources et (2) modifient l'efficacité des pratiques agricoles à réguler ou favoriser la flore adventice. Si les plantes adventices ont des conséquences négatives sur le développement des plantes de culture, nous devrions nous attendre à une augmentation de la biomasse de culture avec l'utilisation des pratiques. Or, leur présence pourrait aussi limiter les conséquences néfastes sur la culture, par exemple en fournissant des ressources aux pollinisateurs, et permettre des augmentations de rendements de cultures entomogames (colza, tournesol, arboriculture fruitière...), ou en tant que couvre-sol, en limitant l'évaporation de l'eau du sol, bénéficiant aussi aux cultures, principalement les cultures estivales (tournesol).

4.3 Matériel et méthodes

4.3.1 – Site d'études

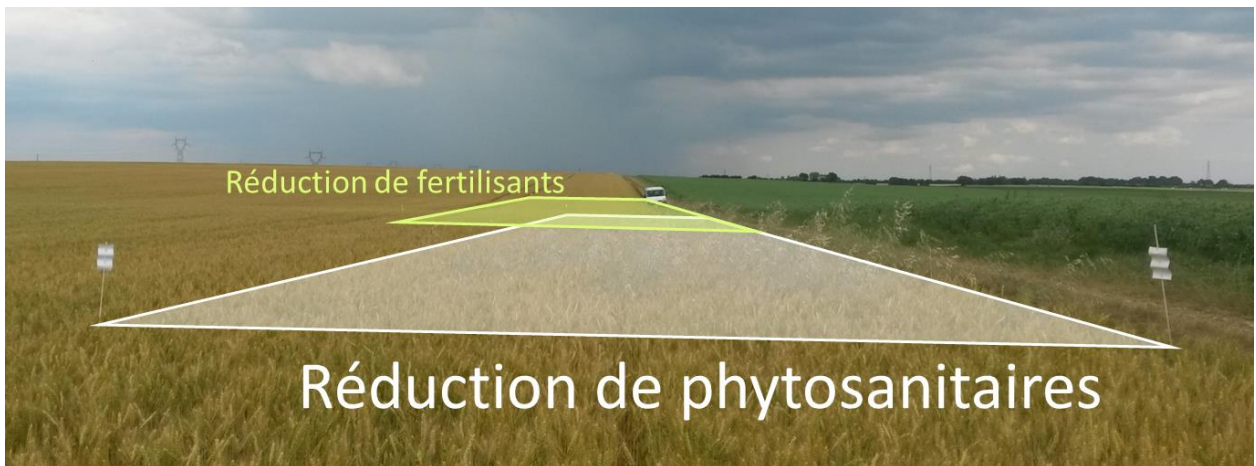
L'étude se situe dans la Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre (ZAPVS), une plaine agricole d'environ 450 km² située en France dans le Sud du département des Deux-Sèvres, entre Niort et Villeneuve-la-Comtesse. Les principales cultures retrouvées dans cette zone sont les céréales, principalement du blé d'hiver, du tournesol, du colza, et du maïs. Les parcelles incluses dans l'étude sont gérées en conditions réelles de production agricole par des agriculteurs et agricultrices de la Zone Atelier, dans trois cultures (céréales, principalement du blé *Triticum aestivum* L., tournesol *Helianthus annuus* L. et colza *Brassica napus* L.), entre 2018 et 2020. Nous avons engagé l'expérimentation sur 181 parcelles parmi lesquelles 102 sont cultivées en céréales, 38 en colza, et 41 en tournesol. 33 d'entre elles sont conduites en agriculture biologique. Les parcelles ont été sélectionnées dans la ZAPVS dans le but de représenter un gradient de conditions réelles d'intensité de gestion de pratiques agricoles, mais aussi d'être réparties dans l'ensemble de la ZAPVS pour englober les variations pédoclimatiques et paysagères.

4.3.2 – Plan expérimental

Sur chaque parcelle, nous avons défini des zones expérimentales avec des traitements différents. Ceux-ci consistent en application témoin ou réduite soit de fertilisants, soit de

phytosanitaires, incluant le désherbage qu'il soit mécanique ou chimique, ou des deux à la fois. La largeur des zones et l'intensité de la réduction ont été définies par les agriculteurs et agricultrices en fonction de leurs pratiques et de leur matériel. La longueur de la zone expérimentale est d'au moins 50m alors que la largeur varie entre 3 et 20 mètres pour la réduction de désherbage et entre 6.5 et 35 mètres pour la réduction de fertilisants (Figure1A). La plupart des parcelles comprennent trois zones de réductions (des seuls fertilisants, des seuls phytosanitaires, des fertilisants et phytosanitaires à la fois) en plus de la zone témoin ; ou une seule (fertilisants ou phytosanitaires) en plus de la zone témoin. Les zones à une seule réduction concernent la majorité des parcelles de tournesol, qui souvent ne sont pas fertilisées. De même, les cultures de tournesol sont principalement désherbées mécaniquement et peu d'herbicides y sont appliqués. Par conséquent, le nombre d'observations pour chaque traitement peut varier. La réduction y étant appliquée est généralement située autour de 50 % de la dose témoin, c'est-à-dire habituellement utilisée sur le reste de la parcelle, mais reste à l'appréciation de l'agriculteur ou de l'agricultrice.

(A)



(B)

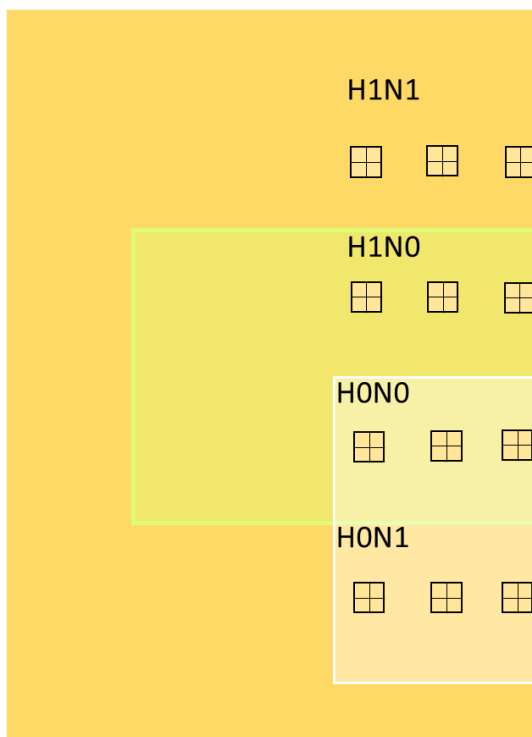


Figure 4.1 : (A) Dispositif expérimental mis en place en concertation avec les agriculteurs et agricultrices sur la bordure d'une parcelle et (B) disposition des quadrats dans les différentes zones définies par les traitements.

4.3.3 – Suivi de la flore

Nous avons relevé la richesse et l'abondance en plantes adventices à la floraison de la culture, c'est à dire en avril pour le colza, de fin avril et en mai pour les céréales, et en juin et juillet pour les tournesols. Chaque observation est issue d'un relevé dans des quadrats d'un mètre carré divisés en quatre sous-quadrats de 0.25m² (Figure 1B). La richesse en espèces que nous mesurons est l'ensemble des espèces relevées dans un quadrat. L'abondance est estimée

dans chaque sous-quadrat par une échelle semi-logarithmique pour chaque espèce, où les valeurs 0, 1 et 2 correspondent respectivement à l'absence, à la présence d'un individu, ou de plusieurs individus. L'abondance du quadrat est la somme des 0, 1 et 2 de toutes les espèces des quatre sous-quadrats le constituant. Nous avons, pour chaque modalité de traitement défini par les réductions qui y sont appliquées, un quadrat en interface, et deux quadrats en plein champ, situés à des distances variables du bord, mais en alignement avec le relevé en interface. Le quadrat en interface est toujours collé au bord du champ, et comprend un nombre variable et hétérogène de plantes cultivées et les quadrats en plein champ sont situés à des distances variables du bord de la parcelle en fonction de la largeur des zones de réductions. Cette distance a été mesurée par projection du point GPS du relevé sur SIG. Dans les deux semaines avant la récolte (juin pour céréales et colza, début septembre pour le tournesol), nous avons mesuré les biomasses de la culture et des plantes adventices sur un même quadrat de 0.25m² en récoltant toute la biomasse aérienne. Nous avons des relevés de biomasses en interface, et à 3 mètres du bord des parcelles. Tous les échantillons ont été stockés dans des sachets en papier après récolte, séchés en étuve durant 48 heures à 80°C, puis pesés.

4.3.4 – Analyses statistiques

Nous avons, dans tous les modèles linéaires décrits par la suite, inclus la parcelle en tant qu'effet aléatoire puisque des mesures répétées dans les différentes zones expérimentales ont été effectuées au sein de chaque parcelle. De même, l'effet année a été systématiquement testé en tant que variable explicative. La démarche statistique consiste en 2 étapes. La première consiste à étudier pour chaque culture, l'effet de l'application d'une dose pleine (+) ou réduite (-) de fertilisants ou d'intensité de désherbage sur la richesse, l'abondance et la biomasse de plantes adventices. La deuxième consiste à étudier si les réductions ont un effet sur la biomasse de culture. Cette approche permettra de distinguer si l'effet sur la biomasse est direct, ou s'il passe par une modification de l'assemblage.

4.3.4.1 - Effet de la localisation et des pratiques sur l'assemblage des espèces adventices

Le modèle comporte comme variables explicatives le traitement désherbage ou de fertilisants, chacun comprenant deux modalités par pratique: témoin (+) ou réduit (-); la localisation en tant que facteur à deux niveaux (interface ou plein champ) et le système de culture (biologique ou conventionnel). Nous avons inclus en tant que variables explicatives les interactions de premier ordre entre traitement expérimental et localisation et entre traitement expérimental et système de culture. Nous avons utilisé une transformation en log₁₀

des variables abondance et biomasse afin d'utiliser un modèle linéaire. Nous avons modélisé la richesse, issue de comptage, avec un modèle linéaire généralisé utilisant une loi de Poisson. Pour confirmer la différence due à la localisation, nous étudions les dissimilarités entre quadrats d'interface et de plein champ situés à des distances différentes du bord de la parcelle. Nous utilisons des mesures de dissimilarité de Bray-Curtis, calculées sur le nombre d'espèces communes entre deux quadrats relativement au nombre d'espèces total des deux quadrats. Par un test apparié de Wilcoxon-Mann-Whitney, nous testons l'hypothèse que les dissimilarités sont significativement plus élevées entre quadrats de localisations différentes, qu'entre deux quadrats de plein champ. Nous vérifions également que cette différence de dissimilarité est observable pour chaque culture et pour chaque traitement. En colza, nous ne prenons pas la variable système de culture, les parcelles étant toutes en gestion conventionnelle, et en tournesol nous ne prenons pas la variable de réduction d'azote, car le plus souvent absente.

4.3.4.2 – Effets des pratiques et des plantes adventices sur la production agricole

Les variables intégrées dans les modèles décrits à l'étape précédente sont utilisées dans des modèles d'équations structurelles (SEM) pour modéliser les effets des pratiques et des plantes adventices sur la biomasse de culture (variable réponse). Les variables explicatives (localisation, année, système de culture) deviennent des variables exogènes, et la variable réponse (richesse, abondance ou biomasse adventices) devient une variable endogène. Nous n'établissons aucun lien entre variables endogènes puisque celles-ci sont corrélées. Comme précédemment, nous procédons à des modèles différents par culture pour chaque métrique d'assemblage. Nous avons utilisé le test C de Fisher pour confirmer la bonne spécification du modèle, c'est à dire l'absence de lien manquant entre une variable exogène et la variable réponse. Dans ce cas, nous avons repris le SEM en complétant le lien manquant pour l'interprétation des résultats.

Les modèles linéaires généralisés ont été réalisés avec le package lme4 et les SEMs avec le package piecewiseSEM (Lefcheck, 2016) sur le logiciel R, version 4.1.1 (R Core Team, 2020). La significativité des effets a été estimée en utilisant des Anovas de type III et l'absence de colinéarité entre variables a été étudiée par les facteurs d'inflation de la variance (package car, Fox et Weisberg, 2019)

4.4 – Résultats

Nous avons inventorié 257 espèces dans les champs de céréales, 179 espèces dans les champs de colza, 154 espèces dans les tournesols, les champs de colza comprenant en moyenne plus d'espèces par parcelle, devant les céréales et les tournesols.

4.4.1 – Effet de la localisation et des pratiques sur les assemblages de plantes adventices

La localisation dans la parcelle est la variable qui explique le plus les différences de richesse et d'abondance adventices, puisque les quadrats d'interface sont plus divers et abondants que ceux de plein champ. En revanche, cette variable n'a pas d'effet sur les biomasses adventices, qui sont davantage expliquées par de la variation inter-annuelle.

En colza, nous ne reportons aucun effet des pratiques sur la richesse et l'abondance des assemblages de plantes adventices (Tableaux 4.1A, S4.2A), mais la fertilisation est liée à une plus forte biomasse adventice. L'interaction significative avec la localisation montre un effet plus fort sur les assemblages de plein champ que sur ceux d'interface.

En céréales, le désherbage a un effet négatif sur la richesse et l'abondance des assemblages. Parmi les effets interactifs significatifs, ceux entre le désherbage et la localisation et entre le désherbage et le système de culture témoignent d'un effet accru du désherbage à limiter l'abondance et la richesse en interface qu'en plein champ, et en agriculture biologique (AB) qu'en agriculture conventionnelle (Tableaux 4.1B, S4.2B). La fertilisation a un effet négatif sur la richesse et la biomasse des assemblages, et cet effet est plus intense sur les parcelles AB. La gestion en agriculture biologique a des effets positifs sur la richesse et l'abondance, mais pas sur la biomasse des assemblages de plantes adventices. La fertilisation a un effet négatif sur la richesse et la biomasse des assemblages, et cet effet est plus intense sur les parcelles AB. La gestion en agriculture biologique a des effets positifs sur la richesse et l'abondance, mais pas sur la biomasse des assemblages de plantes adventices.

En tournesol, seul le désherbage a un effet négatif sur la richesse et l'abondance en plantes adventices (Tableaux 4.1C, S4.2C). L'effet du désherbage est aussi plus marqué sur les parcelles AB.

L'étude des dissimilarités de Bray-Curtis nous montre que la dissimilarité est toujours plus importante lorsqu'on compare des quadrats de deux localisations différentes (interface et plein champ), que lorsqu'on compare deux quadrats de plein champ (Figure S4.1). En revanche, l'augmentation de dissimilarité avec la distance entre le quadrat d'interface et un quadrat de plein champ n'est pas toujours évidente, et montre que l'effet localisation est beaucoup plus

fort que l'effet distance (Figure S4.1). Les p-values des tests appariés de Wilcoxon-Mann-Whitney pour lesquels nous testons une plus forte dissimilarité inter-localisation sont systématiquement significatives (p-values <0.05), c'est à dire pour tout traitement et pour toute culture (Tableau S4.1).

4.4.2 – Effet des pratiques et des assemblages adventices sur la production agricole

Dans les parcelles de colza, nous confirmons l'effet négatif de la fertilisation sur la biomasse de plantes adventices, et l'effet des covariables observés par l'approche modèles (3.2). Nous trouvons des effets directs des pratiques sur la biomasse de colza grâce à l'approche SEM. Le désherbage et la fertilisation ont des effets positifs sur la biomasse, et nous n'observons aucun effet indirect puisqu'aucun effet de la richesse, de l'abondance ou de la biomasse de plantes adventices sur la biomasse de colza n'est observée (Figure 4.2A).

Dans les parcelles de céréales (Figure 4.2B), nous confirmons l'effet négatif du désherbage et des fertilisants sur les plantes adventices, et l'effet positif de l'agriculture biologique. Nous observons des effets négatifs de l'abondance et de la richesse sur la biomasse de céréales à la récolte. Pour le désherbage, cet effet sur la biomasse n'est qu'indirect et passe par la gestion des plantes adventices. Par contre, les fertilisants ont à la fois un effet direct et un effet indirect puisqu'ils sont liés à une augmentation de la biomasse de culture, et l'agriculture biologique a également ce double effet, mais négatif sur la biomasse de céréales.

En tournesol (Figure 4.2C), le désherbage réduit significativement l'abondance et la richesse de l'assemblage de plantes adventices. L'abondance n'a pas d'effet sur la biomasse de culture, alors que la richesse a un effet positif et la biomasse de plantes adventices un effet négatif. Le SEM permet d'identifier un effet direct négatif du désherbage sur la biomasse de tournesol.

Tableau 4.1: Analyses de variance de type III des modèles testant l'effet des réductions de fertilisants et de désherbage ainsi que leur interaction avec la localisation dans la parcelle, pour les cultures de (A) Colza, (B) de Céréale et (C) de Tournesol sur les variables abondance, richesse ou biomasse adventices.

(A)	Colza								
	Abondance			Richesse			Biomasse		
	Chisq	df	p-value	Chisq	df	p-value	Chisq	df	p-value
(Intercept)	606.893	1	<2e-16	687.961	1	<2e-16	254.022	1	0.000
Fertilisation	0.451	1	0.502	1.134	1	0.287	13.108	1	0.000
Désherbage	2.074	1	0.150	2.350	1	0.125	0.420	1	0.517
Localisation	105.688	1	<2e-16	160.200	1	<2e-16	0.006	1	0.936
Année	0.517	2	0.772	0.734	2	0.693	11.431	2	0.003
Fertilisation × Désherbage	0.005	1	0.946	0.949	1	0.330	3.610	1	0.057
Fertilisation × Localisation	1.474	1	0.225	1.862	1	0.172	4.772	1	0.029
Herbicides × Localisation	0.016	1	0.899	0.000	1	0.996	2.608	1	0.106
(B)	Céréales								
	Abondance			Richesse			Biomasse		
	Chisq	df	p-value	Chisq	df	p-value	Chisq	df	p-value
(Intercept)	413.518	1	0.000	521.211	1	0.000	91.104	1	0.000
Fertilisation	3.056	1	0.080	11.965	1	0.001	4.491	1	0.034
Désherbage	9.660	1	0.002	11.196	1	0.001	0.480	1	0.488
Localisation	157.166	1	0.000	249.782	1	0.000	2.020	1	0.155
Année	1.028	2	0.598	1.806	2	0.405	20.412	2	0.000
Système	15.611	1	0.000	28.283	1	0.000	1.866	1	0.172
Fertilisation × Désherbage	0.091	1	0.763	0.502	1	0.479	5.696	1	0.017
Fertilisation × Localisation	0.709	1	0.400	0.406	1	0.524	0.857	1	0.355
Désherbage × Localisation	5.469	1	0.019	11.153	1	0.001	0.195	1	0.658
Fertilisation × Système	1.504	1	0.220	7.365	1	0.007	5.824	1	0.016
Désherbage × Système	24.808	1	0.000	15.269	1	0.000	0.177	1	0.674
(C)	Tournesol								
	Abondance			Richesse			Biomasse		
	Chisq	df	p-value	Chisq	df	p-value	Chisq	df	p-value
(Intercept)	187.945	1	0.000	277.536	1	0.000	22.258	1	0.000
Désherbage	15.330	1	0.000	27.332	1	0.000	0.333	1	0.564
Localisation	33.463	1	0.000	64.837	1	0.000	0.090	1	0.764
Année	3.498	2	0.174	7.802	2	0.020	1.205	1	0.272
Système	3.685	1	0.055	4.152	1	0.042	0.100	1	0.751
Désherbage × Localisation	0.001	1	0.981	0.832	1	0.362	0.693	1	0.405
Désherbage × Système	9.017	1	0.003	17.879	1	0.000	12.569	1	0.000

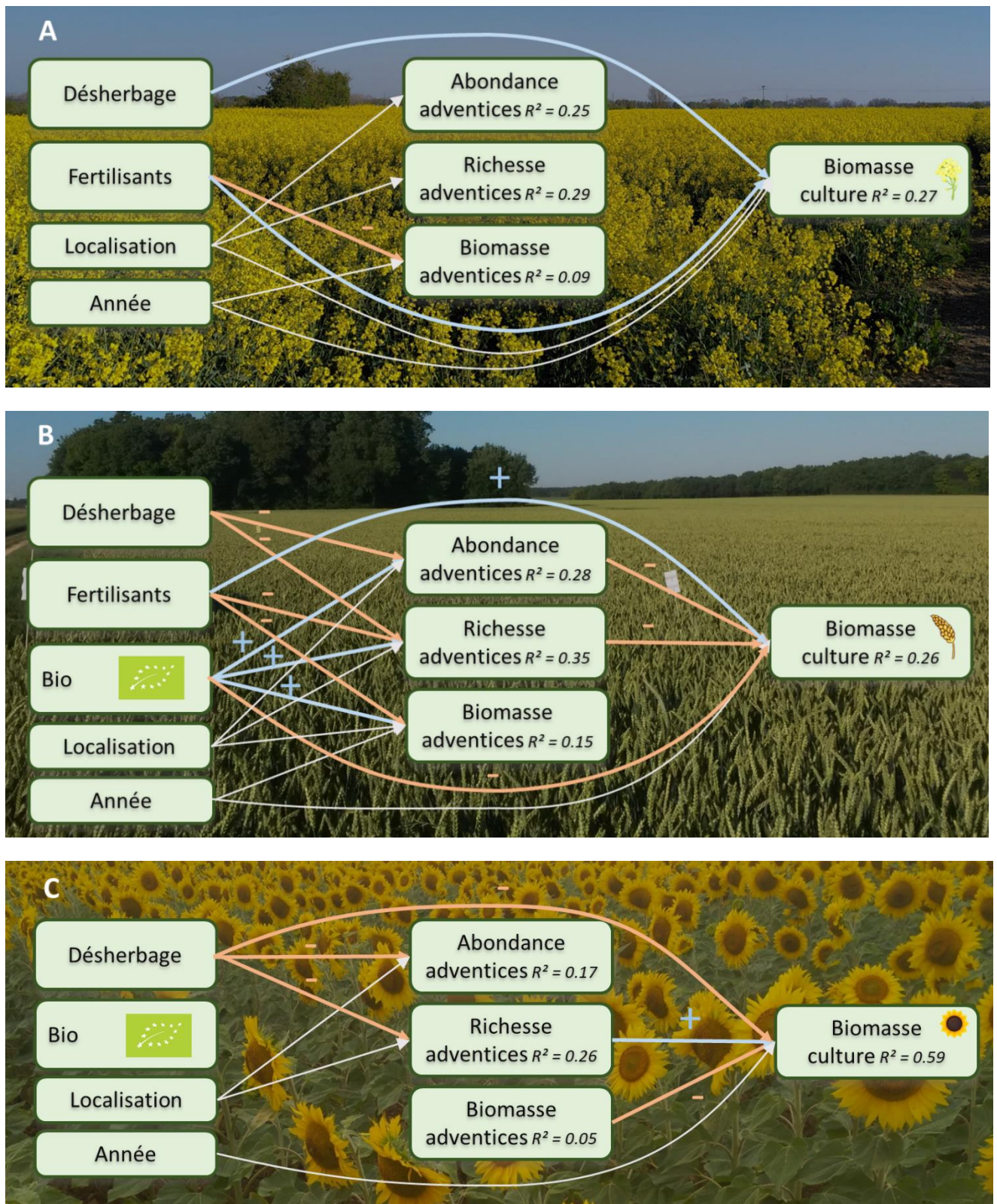


Figure 4.2: Modèles d'équations structurelles schématisés en parcelles de colza (A), de céréales (B) et de tournesol (C). Les liens en rose représentent des coefficients négatifs, et les liens en bleu des coefficients positifs. Les liens gris représentent les effets significatifs des covariables.

4.5 – Discussion

La culture a un effet sur les assemblages, les champs de colza abritant généralement plus d'espèces que ceux de blé et ceux de tournesols. Les quadrats en interface et en plein champ sont très différents en terme de composition d'assemblages, et rejoignent les observations d'études précédentes (Bourgeois et al., 2020; Marshall et Moonen, 2002 ; Chapitre III). En effet, en utilisant la localisation en tant que variable, ou en étudiant la dissimilarité entre quadrats d'interface et de plein champ, nous trouvons que les quadrats d'interface ont plus de richesse et d'abondance, que ceux de plein champ. De même, les dissimilarités entre deux quadrats de plein champ sont systématiquement moindres que celles entre un quadrat d'interface et un de plein champ, et ce peu importe la distance de ce dernier au bord du champ.

Des assemblages riches et abondants en plantes adventices ne semblent pas liés directement à une baisse de production agricole dans la plupart des cas étudiés. Sur les parcelles de céréales, des assemblages abondants et divers diminuent la biomasse de culture, et réduire le désherbage semble affecter indirectement la production. Cependant, cet effet négatif est moins visible en plein champ. L'abondance et la richesse peuvent être déjà suffisamment réduites par la compétition rendant le désherbage moins efficace (Chapitre II). Nous retrouvons des effets différenciés du désherbage en fonction du système de culture. En agriculture biologique, l'effet négatif du désherbage sur la flore est plus important qu'en conventionnel sur l'abondance et la richesse. Par la même explication que pour la localisation, les parcelles conduites en agriculture biologique comptent davantage d'espèces présentes en plus grande abondance, et l'effet du désherbage est donc plus intense, que dans le cas où ces métriques d'assemblage sont déjà réduites. Nous retrouvons deux effets directs : les zones fertilisées produisent plus de biomasse de céréales, alors que les parcelles en bio en produisent moins. Ces deux effets peuvent être dus à l'azote, principal composant des fertilisants et parfois utilisé en surplus, notamment en agriculture conventionnelle (Ritchie, 2021). Les parcelles conduites en agriculture biologique n'utilisent que des engrais organiques, alors que les parcelles en agriculture conventionnelle recourent à la fertilisation organique et minérale. Cette dernière contient de l'azote minéral (sous forme de nitrates, d'ammoniaque ou d'urée), métabolisable rapidement après épandage, alors que la fertilisation organique requiert plus de temps pour la dégradation en nutriments des produits épandus (fumures, déchets verts, sous-produits d'industrie agroalimentaire ; Körschens et al., 2013). Ici, nous montrons que l'effet de l'azote est différent entre les deux systèmes de culture, avec un effet négatif plus important en agriculture biologique. Cette interaction peut être liée à la composition de l'assemblage,

lorsque l'azote engendre l'uniformisation fonctionnelle et spécifique, et que l'azote ne bénéficierait qu'à une fraction de ces espèces, ces dernières étant plus probablement absentes des parcelles conventionnelles. Il a été montré dans des études précédentes que l'azote modifie les caractéristiques des assemblages adventices, comme la diversité spécifique mais aussi fonctionnelle (Bourgeois et al., 2021, 2017; Gunton et al., 2011). Ici nous montrons que la richesse et l'abondance des plantes adventices dans les céréales semblent particulièrement affectées par des pratiques intenses, mais qu'une réduction de celles-ci pourrait contribuer à leur maintien. Or, la conservation de la flore, et notamment la flore des champs de céréales a un enjeu particulier de conservation. De nombreuses messicoles, espèces s'étant adapté aux agroécosystèmes en utilisant les champs de blé comme habitat secondaire et les stocks semenciers pour vecteur de dispersion, sont particulièrement en déclin (Klarzyńska et al., 2020; Lemoine et al., 2018; Skrajna, 2020). Des mesures de conservation ont déjà été entreprises pour nombre d'entre elles (*Nigella hispanica* var. *hispanica* Coss., *Agrostemma githago* L.) et des incitations à des réductions d'intensité des pratiques pourraient particulièrement bénéficier à leur conservation (Fanfarillo, 2019; Fanfarillo et al., 2020; Klarzyńska et al., 2020; Lemoine et al., 2018).

En parcelles de tournesol, nous observons une baisse de biomasse de culture, mais seulement en fonction de la biomasse adventice. Cette dernière biomasse est mesurée à la récolte et est probablement due à un effet corrélatif. En effet, peu de biomasse de tournesol entraîne une vacance dans l'utilisation des ressources, qui profitera aux plantes adventices et à leur biomasse. Au contraire, si beaucoup de tournesol est présent, peu de ressources seront disponibles pour les plantes adventices, qui auront donc une biomasse réduite. De façon surprenante, nous retrouvons un effet positif de la richesse, et un effet négatif du désherbage sur la biomasse de tournesol. Dans cette culture, le binage constitue le désherbage majoritaire et son utilisation a bien un effet sur la richesse et l'abondance des assemblages de plantes adventices. Une réduction du binage contribuerait donc à la biodiversité florale sans affecter la production agricole. En effet, l'absence d'effet négatif de l'abondance et l'effet positif de la richesse, pourraient être expliqués par une protection du sol de la parcelle. Le binage, en remuant le sol, peut provoquer son assèchement en période d'aridité estivale. Les plantes adventices pourraient agir en tant que couvre-sol, thermoréguler la surface du sol, y maintenir une humidité et limiter l'évaporation, en conservant de l'eau disponible pour la culture (Ding et al., 2009; Moraru et Rusu, 2012; Steward et al., 2019). Sur nos trois années d'étude, des épisodes exceptionnellement caniculaires et de sécheresse se sont produits (août 2018 ; juin et juillet 2019 ; août 2020). Si certaines études ont montré que les plantes adventices favorisent plutôt l'évaporation, leur maintien, leur coupe et leur utilisation en couvre-sol, sans binage pourrait être une piste d'étude alternative, et permettrait d'alimenter le sol en carbone

(Abouziena et al., 2015; Parmelee et al., 1989). Limiter l'évaporation est un enjeu crucial du défi de maintenir l'agriculture dans un contexte de dérèglement climatique. En effet, si le maintien d'un tapis végétal contribue à garder l'humidité, il pourrait être crucial d'étendre les études expérimentales de maintien d'une diversité de plantes adventices en parcelles irriguées ou non, pour illustrer la problématique de l'irrigation, et éviter la construction de nouvelles infrastructures d'irrigation non durables et particulièrement dommageables aux eaux de surface et souterraines (Borsato et al., 2020). De plus, le tournesol étant une culture à croissance rapide et semée au printemps, la flore adventice a probablement moins de temps pour se mettre en place par rapport aux cultures d'hiver, comme le colza ou les céréales. Par conséquent, le tournesol, émergeant rapidement de la canopée, et captant davantage la ressource lumineuse, ne serait pas affecté par les plantes adventices se développant sous la canopée.

En colza, le désherbage et les fertilisants n'affectent ni la richesse ni l'abondance adventices, alors que le désherbage a un effet positif direct sur la biomasse de culture. Si le désherbage semble efficace pour améliorer la production agricole, sa réduction ne semble pas bénéficier à la flore adventice, et pourrait ne pas contribuer à sa conservation. Dans les zones que nous avons défini comme réduites en désherbage, les agriculteurs et agricultrices ont également réduit les phytosanitaires ciblant d'autres organismes. Le colza est la culture la plus gourmande en phytosanitaires pour réguler les pucerons et les coléoptères (altises, méligèthes ; Hansen, 2003; Veromann et al., 2008). De fait, l'effet positif que l'on observe avec l'application d'herbicides pourrait être confondu avec celui des insecticides, qui, en contrôlant les ravageurs, permettrait moins d'herbivorie et donc moins de perte de biomasse en colza. Des études complémentaires conduites avec un protocole expérimental différent séparant réduction d'insecticides et d'herbicides, pourraient contribuer à explorer cette question. De plus, les plantes de colza de notre zone d'études sont sujettes à de nombreux phénomènes de parasitisme par une espèce particulière : *Phelipanche nana* (Soják) (obs. pers.). Cette espèce parasite les racines de colza et y détourne la sève élaborée, provoquant de larges pertes de biomasse (Cartry et al., 2021). Ce phénomène de parasitisme pourrait expliquer que la biomasse de culture serait affectée directement par la présence de cette espèce particulière, même si le désherbage ne semble pas affecter particulièrement l'assemblage adventice en colza. Comme le désherbage ne semble avoir d'effet en plein champ sur la flore adventice, nous pouvons penser que le désherbage serait rendu inutile par la forte capacité compétitrice du colza à capter les ressources et à n'en laisser que peu disponible aux plantes adventices, qui pourront donc être beaucoup moins gérées. Ces éléments pourraient valider l'hypothèse selon laquelle la compétition joue un rôle majeur dans l'assemblage des plantes adventices.

L'interface est généralement moins dense en culture et la proximité avec le bord de la parcelle permet aux assemblages adventices de recevoir davantage de propagules des éléments du paysage riches en diversité (Alignier et Petit, 2012; Berquer et al., 2021). Ils vont subir moins de compétition de la part de la culture. Celle-ci étant plus clairsemée, elle capte moins d'énergie lumineuse et moins de nutriments, en laissant davantage disponibles pour les plantes adventices situées sous la canopée. Dans toutes les cultures, nous avons un effet négatif du désherbage sur la richesse et l'abondance, qui est particulièrement attendu, puisque le désherbage, comprenant des herbicides chimiques, comme du désherbage mécanique utilisant du travail du sol, a pour but de réduire la compétition des plantes adventices sur les cultures. Ces deux types de désherbage confirment ici leur efficacité pour limiter la richesse et l'abondance adventices à la floraison (Pannacci et Tei, 2014), puisque dans les parcelles de tournesol de notre étude, le travail du sol est beaucoup plus utilisé que les herbicides. En revanche, nous n'avons pas retrouvé d'effet négatif du désherbage sur la biomasse de plantes adventices échantillonnée à la récolte. Le temps entre le dernier désherbage et le relevé à la floraison est en effet beaucoup plus court que celui entre le dernier désherbage et la récolte. Ainsi, on peut suggérer qu'avec l'absence de désherbage durant plusieurs mois, une flore peut se maintenir et se développer sous la canopée, tout en restant limitée par la compétition (Colbach et al., 2021; Petit et al., 2018) ce qui atténue l'effet du désherbage et de sa réduction sur la biomasse.

Si l'intérêt de la réduction est particulièrement évident en tournesol, et en parcelles de colza, la réduction semble être plus difficile à mettre en place dans les cultures de céréales, car elle affecterait directement ou indirectement la production agricole. En céréales, réduire le désherbage affecterait indirectement la production agricole, et donc si une stratégie de conservation des plantes adventices devait être mise en place dans cette zone, il faudrait tenir compte de la perte de rendements, par exemple avec la possibilité d'inclure cette incitation à des pratiques moins intensives dans des mesures de compensations, à l'image des mesures agro-environnementales MAE (Morris et Potter, 1995).

4.6 – Conclusion

Une réduction d'intensité de gestion sur les parcelles agricoles de la Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre semble contribuer à la biodiversité florale des bordures des parcelles agricoles, dans trois cultures différentes. Cependant, l'effet de cette réduction peut être variable en fonction de l'endroit où on se trouve dans la parcelle, puisque nous avons différencié dans l'étude son effet en interface ainsi qu'en plein champ, à plusieurs mètres du bord des parcelles,

et du système de culture. De plus, les effets ne sont pas toujours les mêmes en fonction des cultures. Nos résultats montrent que des pratiques moins intenses seraient facilement réalisables, en laissant par exemple une bande libre d'épandage de phytosanitaires ou de fertilisants le long des champs, sans forcément avoir de conséquences sur les rendements. En effet, une baisse de la productivité agricole n'est perceptible que dans deux des trois cultures étudiées, et ne concernerait qu'une infime partie de la parcelle : si une réduction est appliquée sur une bande d'un mètre de large le long des bords d'une parcelle carrée d'un hectare, seuls 2 % de la surface cultivée en culture auraient des rendements réduits, alors que le bénéfice serait particulièrement important pour la conservation de la biodiversité des agroécosystèmes et les interactions entre la flore et les organismes supérieurs (pollinisateurs, consommateurs) qui exploitent principalement les bords de parcelle. De plus, ces zones, si elles étaient moins travaillées et moins fertilisées, pourraient servir à stabiliser les sols et éviter certains phénomènes d'érosion, de lixiviation et d'eutrophisation des masses d'eau (Moreau et al., 2020; Stenberg et al., 1999; Wang et al., 2020). Une gestion différenciée de ces zones particulières a déjà été éprouvée par certains agriculteurs et agricultrices, par exemple en utilisant des haies ou des couverts végétaux sur une partie des parcelles, en fractionnant les parcelles pour y intercaler des haies, sur les principes de l'agroforesterie (Elbakidze et al., 2021; Kay et al., 2019; Lin et al., 2021). De même, certaines stratégies sont nées dans le but de soutenir la biodiversité florale, et procurent ressources et abris aux pollinisateurs ou aux auxiliaires de cultures, prédateurs de ravageurs, à l'exemple des semis de bandes fleuries sur une partie des parcelles ou du maintien de prairies (Ditner et al., 2013; Kordbacheh et al., 2020).

Si les réductions d'intensité de gestion ne laissent que peu de doutes quant aux bénéfices qu'ils peuvent apporter à la soutenabilité des agroécosystèmes, des études supplémentaires sur d'autres points de vue socio-économiques, politiques, ou psychologiques sont nécessaires pour identifier les freins des agriculteurs et agricultrices à implémenter certaines pratiques (Lin et al., 2021). En effet, si des moindres intensités peuvent dans certains cas affaiblir les rendements, il faut tenir compte également de l'allègement des charges des agriculteurs et agricultrices (Catarino et al., 2019), et à l'allègement du fardeau environnemental que porte l'agriculture intensive aux écosystèmes (Baum et Bieńkowski, 2020; Czyżewski et al., 2019), et qui concerne à des échelles plus importantes, une plus large part que les seuls acteurs locaux de l'agroécosystème.

4.7 – Annexes

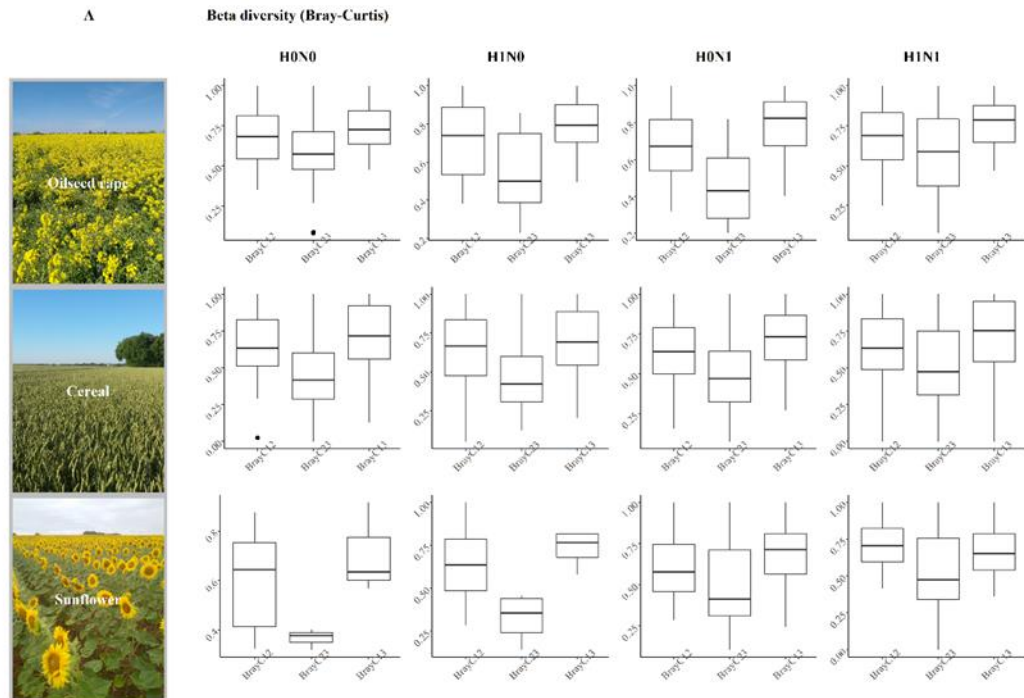


Figure S4.1: Dissimilarité selon la beta diversité de Bray-Curtis calculée entre les quadrats d'interface et le premier de plein champ, entre le quadrat d'interface et le deuxième de plein champ, et entre les deux quadrats de plein champ. Ces dissimilarités sont calculées pour toute culture, et pour toute modalité dans la pratique expérimentée. Le deuxième boxplot sur chaque figure est systématiquement moins élevé que les autres, c'est-à-dire que les deux quadrats de plein champ sont davantage similaires.

Table S4.1: Résultats des tests de Wilcoxon-Mann-Whitney comparant les dissimilarités entre quadrats de différentes distances

		Comparaison β_{0-5} à β_{0-10}		Comparaison β_{0-5} à β_{5-10}		Comapraison β_{0-10} à β_{5-10}	
		V	p-value	V	p-value	V	p-value
Céréales	H0N0	1260.5	0.023	1735	0.000	1747	0.000
	H0N1	1755.5	0.000	1621.5	0.000	2001.5	0.000
	H1N0	1124	0.036	1556	0.000	1724	0.000
	H1N1	1288	0.003	1577.5	0.000	1716	0.000
Colza	H0N0	169	0.437	241	0.005	232	0.002
	H0N1	219	0.025	295	0.000	299	0.000
	H1N0	198	0.176	296	0.000	315	0.000
	H1N1	200	0.163	231	0.002	256	0.001
Tournesol	H0N1	222	0.056	294	0.006	345	0.000
	H1N1	80	0.978	335	0.000	306	0.003

Table S4.2: Résultats des modèles d'abondance, de richesse et de biomasse adventices pour chaque culture (A) colza, (B) céréales et (C) tournesol.

(A)	Colza								
	Abondance			Richesse			Biomasse		
	Estimate	Standard error	t-value	Estimate	Standard	z-value	Estimate	Standard	t-value
(Intercept)	1.659	0.067	24.635	2.582	0.098	26.229	1.758	0.110	15.938
Fertilisation (+)	-0.028	0.042	-0.671	-0.058	0.054	-1.065	-0.270	0.074	-3.621
Désherbage (+)	-0.060	0.042	-1.440	-0.083	0.054	-1.533	0.048	0.074	0.648
Localisation (PC)	-0.398	0.039	-10.280	-0.681	0.054	-12.657	-0.006	0.069	-0.080
Année (2019)	-0.056	0.087	-0.642	-0.046	0.133	-0.343	0.011	0.140	0.080
Année (2020)	-0.049	0.082	-0.600	-0.107	0.126	-0.852	-0.359	0.126	-2.846
Fertilisation (+) × Désherbage (+)	0.003	0.038	0.068	-0.057	0.058	-0.974	0.127	0.067	1.900
Fertilisation (+) × Localisation (PC)	0.052	0.043	1.214	0.081	0.059	1.364	0.168	0.077	2.184
Désherbage (+) × Localisation (PC)	0.005	0.043	0.127	0.000	0.060	0.005	-0.124	0.077	-1.615
(B)	Céréales								
	Abondance			Richesse			Biomasse		
	Estimate	Standard error	t-value	Estimate	Standard	z-value	Estimate	Standard	t-value
(Intercept)	1.565	0.077	20.335	2.373	0.104	22.830	1.317	0.138	9.545
Fertilisation (+)	-0.055	0.031	-1.748	-0.126	0.036	-3.459	-0.111	0.053	-2.119
Désherbage (+)	-0.098	0.031	-3.108	-0.124	0.037	-3.346	0.036	0.053	0.693
Localisation (PC)	-0.361	0.029	-12.537	-0.542	0.034	-15.805	0.070	0.049	1.421
Année (2019)	-0.091	0.090	-1.014	-0.165	0.123	-1.341	-0.668	0.152	-4.391
Année (2020)	-0.055	0.093	-0.590	-0.107	0.128	-0.836	-0.585	0.161	-3.625
Système (AB)	0.369	0.093	3.951	0.665	0.125	5.318	0.212	0.156	1.366
Fertilisation (+) × Désherbage (+)	0.008	0.028	0.301	0.026	0.037	0.708	-0.115	0.048	-2.387
Fertilisation (+) × Localisation (PC)	0.026	0.031	0.842	0.024	0.037	0.637	0.049	0.053	0.926
Désherbage (+) × Localisation (PC)	-0.074	0.031	-2.339	-0.124	0.037	-3.340	0.023	0.053	0.442
Fertilisation (+) × Système (AB)	0.039	0.032	1.226	0.100	0.037	2.714	0.141	0.058	2.413
Désherbage (+) × Système (AB)	0.172	0.035	4.981	0.149	0.038	3.908	0.025	0.059	0.421
(C)	Tournesol								
	Abondance			Richesse			Biomasse		
	Estimate	Standard error	t-value	Estimate	Standard	z-value	Estimate	Standard	t-value
(Intercept)	1.329	0.097	13.709	2.172	0.130	16.659	1.147	0.243	4.718
Désherbage (+)	-0.172	0.044	-3.915	-0.349	0.067	-5.228	0.065	0.112	0.577
Localisation (PC)	-0.201	0.035	-5.785	-0.418	0.052	-8.052	-0.026	0.085	-0.300
Année (2019)	-0.063	0.113	-0.559	-0.219	0.151	-1.453	0.292	0.266	1.098
Année (2020)	0.138	0.119	1.167	0.178	0.158	1.130	0.092	0.289	0.317
Système (AB)	0.229	0.119	1.920	0.321	0.157	2.038	dd	dd	dd
Désherbage (+) × Localisation (PC)	0.001	0.049	0.024	-0.069	0.076	-0.912	-0.101	0.121	-0.833
Désherbage (+) × Système (AB)	0.148	0.049	3.003	0.325	0.077	4.228	0.363	0.102	3.545

Chapitre V

Discussion et Perspectives

5.1 – Résumé

Durant cette thèse, j'ai abordé plusieurs points sur les mécanismes d'assemblage de plantes adventices, et notamment ceux du rôle de la compétition avec la culture sur les ressources. J'ai pu établir des relations des plantes adventices et de leurs assemblages à différentes échelles et dans différents contextes, suggérant que la compétition est un levier sur lequel jouer pour favoriser l'adoption de pratiques agroécologiques, et réduire l'impact négatif de l'agriculture sur l'environnement. Dans la discussion suivante, je recontextualise les apports de la thèse dans la compréhension de la transition agroécologique, en déclinant, pour chaque point soulevé, les perspectives d'études et les manques qu'il reste à élucider pour réaliser cette transition.

5.2 – La compétition : un mécanisme central de l'assemblage de plantes adventices

En présence de culture, nous avons montré que la compétition avec la culture est un processus déterminant de l'assemblage des espèces adventices (Chapitres II et III), ce qui confirme les observations d'autres contextes (Gaba et al., 2018; Harbur et Owen, 2004; Kristensen et al., 2008). La compétition, limitant drastiquement le développement de la flore adventice par déplétion des ressources, est surtout retrouvée en plein champ, c'est-à-dire là où la culture est la plus recouvrante, et où les assemblages sont beaucoup moins alimentés par des propagules venant des éléments paysagers alentours, riches en espèces. Dans le chapitre III, nous avons montré que l'intensité de la compétition entre plantes adventices et cultivées est renforcée par l'apport de fertilisants. Les fertilisants et surtout l'azote, bénéficient davantage à la culture qu'aux plantes adventices, si bien que la croissance des plantes de culture est beaucoup plus favorisée que celle de la flore adventice. Les variétés cultivées des espèces de grande culture ont été sélectionnées pour avoir une forte capacité à métaboliser les nutriments pour augmenter leur production végétale (Andrew et al., 2015; Blackshaw et al., 2002; Blackshaw et Brandt, 2008; Mohler, 2001; Ruisi et al., 2015), augmentant par là même leur capacité compétitrice. Cette asymétrie de compétition est également renforcée par les gestions différenciées dont plantes sauvages et cultivées font l'objet. La gestion par les agriculteurs et agricultrices a pour but de favoriser la production agricole tout en minimisant celle de plantes sauvages.

Le désherbage est appliqué assez rapidement, en post-semis par des herbicides généralistes et du travail du sol, ce qui détruit tout compétiteur au moment de la germination de la plante de culture. Souvent un deuxième passage d'herbicides, sélectif cette fois pour ne

pas détruire la culture, ou de travail du sol (binage inter-rang), est utilisé lorsque les plantes de culture atteignent un stade à quelques feuilles, en prélevée de la culture. Enfin, en fonction de la flore qui s'est développée, un désherbage de post-levée est parfois effectué. Ces perturbations, induisant de fortes mortalités dans les assemblages adventices, renforce l'asymétrie de compétition en faveur des cultures.



Figure 5.1 : Différences de compétition entre plantes cultivées et sauvages dans des champs de tournesol. À gauche: culture à forte densité, ne laissant que peu de ressources pour la flore adventice qui ne se développe pas, l'asymétrie est en faveur de la culture. Au centre, faible densité de culture, où les tournesols parviennent à se développer, mais où la ressource reste accessible aux plantes adventices. À droite : recouvrement d'une parcelle de tournesol à faible densité par *Persicaria maculosa*, qui limite le développement du tournesol, et d'autres espèces adventices.

Parmi les pratiques agroécologiques pouvant être facilement implémentées afin de réduire les intrants, soutenir la biodiversité et maintenir la production agricole, augmenter la capacité de compétition avec la culture semble d'après cette recherche, mais aussi des travaux précédents (Gaba et al., 2018), le levier le plus efficace et aussi le plus facilement manipulable sur les parcelles déjà cultivées. En effet, une fois une culture très recouvrante du sol mise en place, et éventuellement facilitée par des apports de fertilisants et de désherbage, les plantes adventices vont avoir des difficultés à se développer. Cette couverture importante de la culture pourrait être favorisée en augmentant la densité de semis, ou en utilisant des variétés particulièrement ramifiées pour occuper une large couverture de canopée (Figure 5.1 ; (Colquhoun et al., 2009; Evers et Bastiaans, 2016; Gorski, 1975). Les agriculteurs et agricultrices peuvent également rechercher une optimisation des apports de fertilisants, pour assurer une croissance végétative de la culture permettant d'augmenter sa capacité de compétition en limitant au maximum les surplus métabolisables par les plantes adventices, ou lessivés vers les eaux de surface ou souterraines, qui conduiraient à l'eutrophisation des milieux (carte des surplus d'azote, Ritchie, 2021).

De même, une fois la culture suffisamment développée et recouvrante, le désherbage n'a plus d'effet sur la flore qui est déjà réduite. Le désherbage préalable contribue à l'asymétrie

de compétition, en particulier son utilisation dans les stades précoces de développement de la culture (selon le type de culture, la localisation dans la parcelle, contexte paysager). Néanmoins, une réduction de son intensité par exemple en abaissant les doses d'herbicides, ou en travaillant moins le sol semble possible et est déjà pratiquée : certains agriculteurs et certaines agricultrices travaillent à des doses inférieures à celles recommandées, et l'expérimentation conduite dans le chapitre IV montre que la production agricole peut être maintenue dans de nombreux cas en réduisant les doses habituelles de moitié environ. Cela montre qu'à la seule échelle de la parcelle, des pratiques moins intenses sont des stratégies de gestion bénéfiques et viables pour les agriculteurs et agricultrices, puisque contribuant à la baisse des charges liée à une diminution d'intensité de gestion (Catarino et al., 2019).

Promouvoir la capacité compétitrice des plantes, en plus d'être liée à la stratégie de gestion favorisant les plants de culture par rapport aux plantes sauvages, a été et peut continuer d'être améliorée par des sélections variétales (Kruepl et al., 2007; Worthington et Reberg-Horton, 2013). Dans ce but, le travail des firmes semencières peut et est déjà mis à contribution afin de sélectionner des phénotypes particuliers. La sélection de plants à fort métabolisme d'azote, et donc à forte et rapide production de tissus végétatifs peut être particulièrement intéressante pour favoriser le recouvrement et l'asymétrie de compétition dont elles bénéficieraient au détriment de la flore adventice (*ibid.*). Au contraire de la sélection variétale, utiliser des semences disposant d'une grande diversité génétique pourrait permettre de développer de nouvelles stratégies adaptatives (Schneider et Huyghe, 2015), par exemple de lutte contre des ravageurs (capacité de résistance face aux maladies, exsudats racinaires répulsifs de ravageurs) ou favorisant certains traits métaboliques (nodules accueillant des bactéries métabolisant l'azote atmosphérique...). Des plantes de cultures ayant la capacité de lutte contre les principaux ravageurs permettraient également de réduire les phytosanitaires.

Les cultures associées sont des pratiques agroécologiques permettant déjà de favoriser la culture par compétition par rapport aux plantes adventices (Gu et al., 2021; Stefan et al., 2021a). En effet, si une espèce capte les ressources d'une niche écologique, et qu'une deuxième espèce, associée, capte une partie des ressources laissées vacantes, ça laisse d'autant moins de ressources pour les plantes adventices. En effet, des morphologies différentes dans le port de la plante, avec des hauteurs de canopée différentes permet un recouvrement de canopée plus important. Les capacités de deux ou plusieurs espèces à métaboliser les nutriments peuvent également être différentes puisque ces deux espèces n'ont pas forcément les mêmes besoins, et n'ont pas la même façon de puiser les nutriments. Le système racinaire peut avoir des formes différentes entre les deux espèces, et peuvent être complémentaires. Les microorganismes associés au sein de la rhizosphère vont également dépendre de l'espèce cultivée. Par exemple, une espèce peut capter les nutriments en surface

alors que d'autres pourraient puiser des ressources plus en profondeur (Hu et al., 2018; Jacoby et Kopriva, 2019). De même, utiliser des cultures associées avec au moins une espèce de Fabaceae symbiotique de *Rhizobium* métabolisant l'azote de l'air permet d'apporter de l'azote et donc de se substituer en partie à l'apport de fertilisants azotés (Schneider et Huyghe, 2015). Le fait d'inclure des *Fabaceae* dans la rotation peut également permettre d'apporter de l'azote avec un moindre recours aux fertilisants.



Figure 5.2: Culture associée céréales/féverolles. À gauche : panorama de la parcelle. À droite : cortèges floristiques en présence ou en absence de culture, montrant la capacité de la compétition à limiter le développement des plantes adventices, ici principalement des coquelicots.

Si nous montrons l'existence d'un piège agronomique dans les centres des parcelles de céréales, l'effet de la compétition en fonction d'autres paramètres n'a pas été étudié. En effet, le blé (Chapitre III), étant une culture d'hiver, plutôt compétitrice, mais à hauteur réduite est probablement moins compétitrice que le colza (Chapitre II), également culture d'hiver. Cependant, ces cultures sont probablement plus compétitrices que d'autres cultures moins denses (Figure 5.2), dans lesquelles l'effet de cette compétition pourrait être amoindri, comme les cultures basses (lin, pavot, sarrasin, pommes de terre) ou plus clairsemées (tournesol, maïs, sorgho, betteraves) et d'autres études utilisant un tel dispositif expérimental pourraient être conduites pour pouvoir discuter d'un phénomène général.

5.3 – Rôle et limites des pratiques agricoles

Les herbicides ont globalement peu d'influence *per se* sur les mécanismes d'assemblages adventices de céréales, et ce sont plutôt les apports de fertilisants ou la stratégie de gestion (biologique ou conventionnelle) de la parcelle qui semblent conférer des différences importantes dans la compétition entre culture et adventices (Chapitre II). Dans la littérature, les fertilisants azotés provoquent un changement fonctionnel dans les assemblages adventices qui sont généralement nitrophiles (Bourgeois et al., 2019; Fried et al., 2015). Nous avons trouvé au chapitre III que les assemblages adventices des parcelles de céréales les plus fertilisées ont

une tolérance plus grande à l'ombre, et sont morphologiquement plus petites. Par conséquent, des apports intensifs d'engrais azotés minéraux provoquent une sélection de certaines espèces, mieux adaptées aux conditions intensives et potentiellement plus difficiles à gérer, requérant donc un désherbage plus intense.

Encadré 5.1 : La Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre : un laboratoire à ciel ouvert

Les études réalisées dans cette thèse sont toutes issues de relevés effectués dans la Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre (Bretagnolle et al., 2018). Depuis 2006, une succession de protocoles relevant la flore a été réalisée chaque année, dans le but d'inventorier la biodiversité retrouvée dans les parcelles agricoles et conférant l'opportunité d'étudier des effets sur la biodiversité sur plusieurs années, voire de faire des suivis de populations pour tenter d'identifier des tendances à long terme, et des dynamiques de populations. De nombreux organismes sont relevés dans la ZA-PVS en plus de la flore des parcelles agricoles, comme les oiseaux, dont certaines espèces sont étudiées dans le détail (busard cendré, outarde canepetière, œdicnème criard) et soulignent le succès d'augmentation de connaissances sur ces espèces, et participant à leur conservation (Brodier et al., 2014 ; Rabdeau et al., 2021 ; Bretagnolle 2021). Insectes comme oiseaux sont également suivis. Ils sont fortement liés aux cultures, et jouent un rôle central dans les agroécosystèmes. Il s'agit par exemple de ravageurs (altises, méligethes, pucerons...), d'auxiliaires prédateurs de ravageurs (coccinelles, chrysopes, carabes, gorgebleue à miroir...), ou d'auxiliaires herbivores d'adventices (carabes, alouette des champs, ou le chardonneret élégant, dont son nom scientifique *Carduelis carduelis*, témoigne de sa consommation de graines d'adventices, comme les chardons du genre *Carduus*). Les pollinisateurs contribuent au succès reproducteur de nombreuses espèces de plantes à fleurs, sauvages comme cultivées, et pour ces dernières, peuvent même contribuer à une augmentation des rendements, comme démontré par une étude réalisée localement sur le colza (Perrot et al., 2018). Enfin, d'autres organismes s'ajoutent au fur et à mesure à la biodiversité étudiée dans la ZA-PVS comme les vers de terre, les criquets, ou les micro-mammifères (Perrot et al., 2021 ; Pelosi et al., 2021 ; Bretagnolle 2021). En plus du relevé de biodiversité, des caractéristiques physiques et agricoles sont relevées chaque année, et peuvent comme dans les études de cette thèse, être utilisées comme variables explicatives afin d'améliorer la compréhension et les réponses aux problématiques de recherche développées dans la ZAPVS. L'assolement est suivi chaque année et permet de connaître la succession de culture mise en place sur chaque parcelle. De même, des éléments du paysage sont relevés, comme les éléments boisés et les haies, les éléments semi-naturels, les cours d'eau, les routes, le bâti et les parcelles conduites en agriculture biologique. Notre équipe de recherche établit des collaborations avec les agriculteurs et agricultrices de la ZAPVS pour suivre la biodiversité et identifier les itinéraires techniques mis en place sur les parcelles suivies par des enquêtes après la récolte. Plus récemment, nous avons inclus dans la ZA-PVS des études portant sur de la sociologie et de l'économie puisque comme nous le discutons dans les prochains paragraphes, et comme mentionné dans les articles précédents, la transition agroécologique ne pourra se compléter qu'en incluant de nombreux acteurs du territoire. Par conséquent, si ma thèse se focalise sur des échelles locales, sur les communautés de plantes, les parcelles et les paysages agricoles, j'espère que d'autres études, et de futures thèses auront la possibilité d'inclure des disciplines complémentaires, qui permettront la compréhension de l'implémentation de la transition écologique mais aussi les freins et conséquences de cette transition à des échelles plus larges (échelle territoriale, Figure 1.9).

Aux chapitres III et IV, nous avons pu expérimenter les conséquences sur les assemblages adventices de pratiques agricoles moins intenses de désherbage et de fertilisants, soit dans le plein champ, sur le blé (Chapitre III), ou dans la bordure des parcelles de trois cultures différentes (Chapitre IV). Si la première expérimentation compare une application conventionnelle à une absence de fertilisation ou de désherbage, celle du chapitre IV est

différente puisque l'agriculteur ou l'agricultrice choisit la largeur de l'expérimentation et l'intensité de réduction de ses pratiques. Il ou elle considère donc a priori ce changement de pratique comme réalisable, la prise de risque acceptable, et s'intéresse au retour de l'équipe de recherche de la ZAPVS, sur les effets d'un tel changement de pratiques (Encadré 5.1).

Au chapitre III, nous avons mis en évidence la possibilité d'un piège agronomique : lorsque de fortes doses d'azote sont utilisées, il semble nécessaire d'utiliser un désherbage plus intense pour contrer l'adaptation des espèces adventices aux pratiques agronomiques intensives. En l'occurrence, s'il semble nécessaire de recourir à davantage de désherbage à forte doses d'azote appliquées sur les parcelles, réduire les apports d'azote pourrait permettre de réduire également les herbicides, puisque ce piège agronomique n'est pas mis en évidence dans les parcelles conduites en agriculture biologique, utilisant de l'azote exclusivement organique, conférant des apports nets en azote réduits, et excluant les herbicides des stratégies de désherbage, au profit de moyens mécaniques. Nous avons vu que la compétition entre plantes de culture et adventices est renforcée avec les apports d'azote (Figure 5.3). Cela expliquerait que les herbicides ont peu d'effet puisque la compétition serait le phénomène le plus influent.

Réduire l'intensité de gestion dans les bords de parcelles permet de contribuer au maintien de la biodiversité florale des bords de parcelles. Cette contribution s'étend à la biodiversité générale de l'agroécosystème puisque les plantes sont le premier maillon des chaînes trophiques. Ainsi, une augmentation de la qualité et de la quantité de ressources dans les bords de parcelles, permettrait de nourrir leurs consommateurs, tels que les pollinisateurs (coléoptères, hyménoptères, lépidoptères) utilisant le nectar et le pollen ou les herbivores et granivores (insectes rampants, oiseaux). Nous montrons qu'à la fois le bénéfice pour les assemblages dépend du type de culture de la parcelle, mais aussi de la localisation de l'assemblage dans l'interface ou dans le plein champ. La mise en place de zones avec des pratiques agricoles réduites n'aurait, au moins en interface, que peu de conséquence sur la production agricole, alors que le bénéfice pour la biodiversité florale serait important.



*Figure 5.3 : Les pratiques peuvent influencer les assemblages adventices et jouer sur la compétition entre plantes adventices et plantes cultivées. Le travail du sol avant le semis (gauche) permet d'éliminer les compétiteurs avant le semis, et le binage provoque une perturbation de la flore adventice engendrant une asymétrie de compétition en faveur des plantes cultivées (centre). Certaines pratiques comme un surplus d'azote conduisent à une modification de l'assemblage, en favorisant certaines plantes nitrophiles très compétitrices (droite, cas de *Cirsium arvense* dans du maïs), affectant le développement de la culture et d'autres espèces adventices.*

En plein champ, nous ne retrouvons pas toujours ce bénéfice pour la biodiversité florale. En colza, nous ne retrouvons pas d'augmentation significative de la biodiversité florale, celle-ci étant probablement trop limitée par la compétition et le manque d'accès aux ressources. La zone avec pratiques moins intenses est liée à une baisse de production agricole, pouvant plus probablement être imputée à une réduction également d'insecticides, certains insectes induisant de forts dommages aux plants de colza (pucerons, altises). Dans les cultures de blé, nous avons une baisse de la production agricole dans les zones où les pratiques sont moins intensives, qui semble liée à une richesse et une abondance adventices plus élevées à la floraison. Enfin, en tournesol, si une baisse du binage profite à la diversité florale, celle-ci ne semble pas affecter la production de biomasse de tournesol. Un moindre recours au binage aurait alors un double bénéfice : réduire les pressions sur la biodiversité, et réduire les charges des agriculteurs et agricultrices en économisant du travail du sol (temps, carburant, matériel). Nous montrons même que la diversité florale des interfaces est liée à davantage de biomasse de culture, ce qui pourrait montrer que les plantes adventices, souvent appelées « mauvaises herbes », peuvent être parfois des alliées pour les agriculteurs et agricultrices. Celles-ci, en agissant en tant que couvre-sol pourraient éviter une surchauffe de la surface du sol, rendant par là même un service écosystémique. Au contraire, le binage, en remuant les couches superficielles du sol, pourrait contribuer à son assèchement et à l'évaporation de l'eau retenue dans celui-ci (Figure 5.3). Cet effet étant le plus flagrant en tournesols donc en été, il peut donc signifier que cette pratique de désherbage n'est peut-être pas adaptée à la saison. Nos trois années d'études sont en effet exceptionnelles de par les records de chaleur et de sécheresse mesurés. Les cultures de tournesol sont parfois irriguées et l'effet du binage pourrait donc être modifié, si notre hypothèse d'assèchement du sol se révèle. De futures études pourraient être

conduites dans le but de comprendre plus précisément pourquoi le binage ne contribue pas à la production agricole, par exemple en prenant en compte l'irrigation. De plus, il serait judicieux de comparer les résultats observés en tournesol avec ceux d'autres cultures estivales, comme le maïs (souvent irrigué) ou le sorgho (non irrigué). Or, ces phénomènes météorologiques étant susceptibles de se reproduire de façon plus fréquente dans le futur avec le dérèglement climatique (Collins et al., 2013), il semble important de questionner les pratiques actuellement effectuées dans des conditions environnementales modifiées. Préparer l'agriculture du futur, qui fera face à des contextes prévisionnels plus stressants, semble nécessaire et requestionner les pratiques actuelles permettrait d'ouvrir un débat sur une adaptation face au changement climatique.

5.4 – Les parcelles dans le paysage : le rôle de la dispersion

Au chapitre II, nous avons pu montrer l'existence de dynamiques d'assemblages des plantes adventices à l'échelle de la parcelle comme à l'échelle paysagère, et notamment l'existence d'une influence de certains éléments des paysages agricoles sur la diversité adventice des parcelles agricoles. Des paysages riches en espèces adventices sont en effet propices à l'augmentation de leur richesse et abondance des parcelles s'y trouvant, mais principalement dans les zones d'interface, c'est-à-dire la zone où la culture est la moins dense. De même, dans cette zone, nous avons pu montrer que les assemblages sont fortement expliqués par des facteurs non-agronomiques, en prenant en compte des effets environnementaux, mais corrélés à la variation interannuelle. En effet, la moindre densité de culture explique le moindre effet de la compétition, et les effets des pratiques sont moins importants. Les assemblages d'interface sont donc plus sujets aux conditions environnementales (effet bord), et plus sujets aux conditions météorologiques. La présence d'espèces adventices amenées par dispersion dépend des caractéristiques paysagères, mais aussi des vecteurs de dispersion. Ils peuvent être biologiques et dépendre de la présence et du mouvement des animaux (zoochorie) et donc de la connectivité des paysages, ou être abiotiques, comme le vent (anémochorie). Dans les assemblages situés à plusieurs mètres de distance du bord de la parcelle, au contraire, nous ne retrouvons plus cet effet. Les richesses et abondances des assemblages sont fortement réduites par les hauteurs de culture, qui sont une approximation de la compétition (5.1).

Dans la même étude, nous avons également pu montrer qu'il existe des dynamiques de dispersion intra-parcellaire, des bords de parcelles vers les centres des champs de colza. La dynamique des assemblages en interface montre que cette zone, à la fois en contact avec les éléments extérieurs aux parcelles, situés dans les paysages et agissant comme source de

Encadré 5.2 : Siland : un package pour estimer l'effet de variables paysagères

La méthode pour l'analyse paysagère conduite dans le chapitre II, a été récemment décrite par Carpentier & Martin, 2021 ; et permet d'estimer la distance de l'effet d'une variable paysagère. L'algorithme développé dans le package « siland », est utilisé sur le logiciel R (R Core Team, 2021). Autour de chaque parcelle, le pourcentage de chaque élément du paysage varie et ce à toute distance. L'algorithme nécessite la spécification d'un modèle pouvant contenir des variables explicatives pour lesquelles on souhaite déterminer l'effet, des covariables, et aussi des variables paysagères, dans le but d'établir l'effet de chacune sur une variable réponse. La fonction est capable de prendre en compte des interactions, et nous avons testé certaines interactions dans le chapitre 2, notamment entre variables de pratiques et variables paysagères.

Pour chaque modèle spécifié, l'algorithme cherche à optimiser l'effet de chaque variable paysagère en estimant un maximum de vraisemblance. Nous pouvons alors indiquer dans le modèle qu'on souhaite tester la valeur retournée par la procédure précédente, et estimer l'effet sur la variable réponse de chaque variable à cette distance. S'il est possible de calculer la distance pour laquelle l'effet de la variable paysagère est maximal, il est également possible de spécifier une fraction des distances à tester, par exemple, en l'estimant à partir du centroïde des parcelles, ou à partir du bord des parcelles comme nous l'avons fait, ceci dépendant des questions et des variables à modéliser. De même, il est possible de borner les distances minimales et maximales suivant les observations de terrain ou les connaissances bibliographiques pour obtenir des *a priori* sur tailles d'effet qu'on peut avoir. En effet, multiplier le nombre de distance à analyser peut être assez chronophage en terme de temps de calcul et instaurer des bornes peut se révéler très utile en vue d'analyses statistiques, et de praticité d'utilisation du programme.

La procédure développée nous a permis de détecter des effets de certaines variables paysagères, à des distances différentes selon les modèles étudiés ou selon les variables à modéliser. Dans la littérature qui s'est intéressée aux effets du paysage jusqu'ici, un nombre réduit de distances étaient testés, ce qui pouvait empêcher la mise en évidence d'effets significatifs de variables paysagères (Medeiros et al., 2016 ; Petit et al., 2016 ; Alignier et al., 2021). Par exemple, tester arbitrairement l'effet du paysage à des rayons de 500m ou 1000m peut conduire à ne pas identifier l'existence d'un effet entre ces deux valeurs.

dispersion vers les assemblages adventices de plein champ, a un rôle important pour la biodiversité florale, et par conséquent pour les auxiliaires qui pourront y trouver abri et ressources.

Conserver dans les agroécosystèmes les éléments du paysage riches en espèces permet de contribuer à la fourniture d'habitats pour de nombreux organismes animaux mais aussi de contribuer aux ressources florales (Figure 5.4 ; Landis, 2017). En effet, de nombreuses espèces retrouvées dans les haies produisent des fleurs et fruits servant de nourriture aux insectes ou aux oiseaux. Nous avons vu dans le chapitre II que les prairies ont un rôle de sources d'espèces végétales vers les parcelles agricoles puisque l'interface de celles-ci reçoit des propagules de prairies voisines par dispersion. Conserver les prairies des agroécosystèmes aurait de multiples bénéfices pour la biodiversité et par extension pour la lutte contre le changement climatique. Contrairement aux champs qui n'accumulent pas ou peu le carbone dans les sols (mais voir l'objectif 4 pour 1000, CGIAR, 2018; Pellerin et al., 2021), les prairies, surtout permanentes et pâturées de façon extensive, sont capables de stocker du carbone dans les sols et de contribuer à une augmentation de la biodiversité florale, en maintenant les espaces ouverts et une flore riche en espèces (Chang et al., 2021; Scurlock et Hall, 1998; Smith, 2014). Cette hétérogénéité contribue également au maintien de la diversité faunistique, puisque de nombreux insectes ont

pour habitat les prairies et pelouses ouvertes, notamment des orthoptères et des coléoptères, ainsi que de nombreux oiseaux qui s'en nourrissent (acridivores) et qui nichent dans les prairies (Faber-Langendoen et Josse, 2010).

Les haies, en plus de servir de ressources et d'habitats, ont un pouvoir de fixation des sols et limitent les ruissellements des eaux, parfois chargés en alluvions et nutriments issus des champs, et contribuent donc à limiter les phénomènes d'érosion. De même l'été, par l'évapotranspiration des végétaux qui les composent, les haies participent à faire diminuer légèrement la température dans le paysage et à augmenter le taux d'humidité de l'air (Grimaldi et al., 2009). Gérer les bords de parcelles moins intensément et laisser la flore se développer dans la zone d'interface des parcelles, comme discuté dans le chapitre IV, pourrait également avoir un rôle écosystémique « tampon » (Moreau et al., 2020). Une couverture végétale dense et diverse sur tout le périmètre des parcelles permettrait que l'eau, chargée en matières minérales et organique, soit ralentie et retenue, et que les pertes de nutriments et d'alluvions par lixiviation ou lessivage soient limités. Dans le même temps, la zone tampon pourrait servir de refuge de biodiversité entre les parcelles en permettant d'augmenter la connectivité des paysages agricoles, par exemple pour la faune rampante (Haddaway et al., 2016; Smukler et al., 2010). Si dans nos études nous n'avons conduit d'analyses de biodiversité florale en fonction des caractéristiques paysagères que dans les parcelles de colza (Chapitre II), il serait judicieux d'étudier le rôle des haies et des conditions micro-climatiques qu'elles confèrent sur la biodiversité florale et des conséquences sur la production agricole, dans les cultures estivales soumises à un stress hydrique.



Figure 5.4 : La dispersion dans les paysages agricoles et son rôle dans les assemblages de plantes adventives passe par la présence de prairies (gauche), d'une diversité dans les cultures (pavot, au centre), ou par les bords de route et interfaces des parcelles agricoles (droite)

L'hétérogénéité des cultures et les rotations ont également un effet positif sur la biodiversité, puisqu'une multitude de parcelles sur lesquelles poussent différentes cultures sont autant d'habitats différents présents dans une matrice paysagère, à l'opposé des grandes régions de monoculture, beaucoup plus uniformes. Les rotations participent à cette dynamique paysagère (Mahaut et al., 2018). Si des études récentes ont permis d'identifier le rôle de telles dynamiques sur la flore adventive et la biodiversité de agroécosystèmes, des études

complémentaires incluant les facteurs qu'on a montrés comme structurant des assemblages adventices pourraient être implémentées pour comprendre les interactions éventuelles entre l'effet des réductions de pratiques avec les dispersions spatiale et temporelle. Pour cela, des suivis à plus long terme, c'est-à-dire l'étude de l'évolution de la flore durant plusieurs années après la mise en place de pratiques moins intenses permettraient de discuter l'intérêt et la possibilité de maintien de ces dispositifs sur le long-terme. En effet, si un maintien de la flore pourrait contribuer au réensemencement de la banque de graines du sol, de futurs envahissements de plantes adventices pourraient peut-être devenir problématiques. A l'inverse, le maintien de pratiques, même réduites, ne pourrait peut-être pas avoir de bénéfices pour la diversité sur le long-terme. Il pourrait être judicieux de comparer une réduction limitée de gestion sur beaucoup de parcelles par rapport à une réduction totale sur peu de parcelle, comme les parcelles conservatoires, ce qui rejoindrait un des grands débats d'écologie du paysage (Land sparing vs. Land sharing, Hanski, 2005). Enfin, dans cette étude, nous avons pu détecter certains effets de variables paysagères situées à des distances précises, grâce à une approche récente (Encadré 5.2), et les futures études incluant des variables paysagères pourraient utiliser cette approche pour estimer les effets de variables paysagères.

5.5 – Les pratiques agroécologiques et la société

Nous avons vu au cours de la thèse et par différentes approches aux niveaux des communautés de plantes, des pratiques agricoles et du paysage que l'implémentation de pratiques agroécologiques est possible, notamment via la conservation des paysages, de ses éléments riches en espèces, et la moindre intensité des pratiques agricoles. À ces échelles, et sur la gestion des plantes adventices, des solutions existent, et les agriculteurs et agricultrices peuvent et parfois ont déjà commencé l'implémentation de pratiques agroécologiques. Pour comprendre la transition agroécologique aux échelles supérieures, c'est à dire à l'ensemble d'un territoire ou d'une région, il faut s'appuyer sur l'étude de plusieurs acteurs en relation avec la production agricole locale, comme les circuits de distribution, de vente, les coopératives, et finalement les consommateurs et consommatrices (Altieri et Nicholls, 2008; Berthet et al., 2018, 2016).

5.5.1 – Des perspectives socio-économiques

L'adoption de pratiques agroécologiques par les agriculteurs et agricultrices est souvent liée aux risques qu'ils et elles perçoivent de l'environnement, et qui peuvent parfois porter atteinte à la production agricole ou aux marges qu'ils en tirent. Cependant la perception des

risques change en fonction de nombreuses caractéristiques, notamment liées au système dans lequel ils et elles travaillent. Ainsi, la perception des risques peut dépendre de l'engagement des agriculteurs et agricultrices dans des pratiques agroécologiques (Greiner et al., 2009; Hannus and Sauer, 2021, 2020), du secteur d'activité (Flaten et al., 2005; Meraner et Finger, 2019), du contexte politique (Dessart et al., 2019), ou des interactions avec leurs conseillers (Rust et al., 2021). À l'inverse, la tolérance au risque est un facteur dispositionnel (Dessart et al., 2019). Cette intolérance à la prise de risque est souvent corrélée à des pratiques plus intensives. En effet, cela influence autant les pratiques (Greiner et al., 2009; Li et al., 2020; Xiang et al., 2021) que le recours à des équipements technologiques (Jha et al., 2020). En revanche, Labajova et al. (2021) montrent qu'il n'existe pas de preuve de l'illusion du contrôle des risques, autant par les agriculteurs, agricultrices que conseillers et conseillères agricoles, et les prises de décisions financières ne semblent pas influencées par cette perception. Dans la ZAPVS, des études sur la perception des risques sont en cours. Les premiers résultats semblent confirmer l'aversion au risque, en particulier dans les domaines financier et institutionnel. Cette aversion semble dépendre du revenu puisque de faibles revenus entraînent une plus forte aversion. Lorsqu'on étudie la perception des risques liés aux ravageurs, le risque lié aux plantes adventices est perçu comme le plus fort, devant celui d'autres ravageurs. Cette perception a par ailleurs déjà été montrée sur la ZAPVS, lorsque la mise en place de bandes enherbées sur les rives de cours d'eau entraîne, en plus de la baisse de revenus (par une moindre surface cultivée), un développement moins contrôlé des plantes adventices qui risquent de porter atteinte, par dispersion, à la production agricole de parcelles avoisinantes (Cordeau et al., 2011). Les agriculteurs et agricultrices en système biologique semblent percevoir le risque 'adventices' plus faiblement que leurs homologues en conventionnel. Il existerait une différence dans la hiérarchie des risques entre conseillers, conseillères (perception plus forte des risques 'adventices' et cours des marchés) et agriculteurs, agricultrices (perception plus forte des risques liés aux prix des phytosanitaires, et du risque institutionnel). Cette différence de perception des risques traduirait deux approches différentes des activités agricoles, entre la production agricole et la communication et le conseil. Ces résultats préliminaires pourraient laisser supposer que la perception et le rapport qu'entretiennent les acteurs des différents systèmes sont bien différents. Si une perception considère la présence de plantes adventices comme une menace, qu'il faut éviter, l'autre perception (système biologique) peut la percevoir comme faisant partie de l'agroécosystème, et serait donc gérable par des moyens agroécologiques, locaux plutôt que par une intervention exogène – dans le sens intrants, c'est-à-dire fournie par l'extérieur (engrais, pesticides, énergie).

Les résultats de ces études, et de ces premiers éléments dans la ZAPVS, illustrent que pour réussir une transition agroécologique, il faudrait inclure davantage d'acteurs, et

notamment les conseillères et conseillers agricoles, qui pourraient conseiller certaines utilisations de phytosanitaires, alors que les agriculteurs et agricultrices estiment ce risque faible. Ces résultats et conclusions comparant différents systèmes, rejoignent celles d'autres études (Struelens, 2020), identifiant les revendeurs et revendeuses de pesticides comme des acteurs clefs de leur utilisation et donc clefs (et même freins) dans l'implémentation de pratiques agroécologiques et de solutions basées sur la nature. L'adoption de pratiques agroécologiques, si elle est possible théoriquement, notamment vis-à-vis des plantes adventices, nécessite donc de franchir ces obstacles liés à la perception des risques que ces pratiques pourraient engendrer.

5.5.2 – Des perspectives d'appropriation territoriale

La ZAPVS est un territoire peu dense, mais où la production alimentaire est inégalement répartie. Les premiers résultats d'une étude en cours semblent montrer une inadéquation dans la production de denrées nécessaires au territoire et aux villes environnantes. Si les productions alimentaires des grandes cultures de la ZAPVS sont en large excès (céréales, oléoprotéagineux), d'autres denrées issues de maraîchage (fruits et légumes), ou de certains élevages (volailles, ovins) sont en déficit. Une meilleure stratégie d'organisation du territoire en favorisant le développement de filières locales semble être un enjeu clef. En effet, il serait possible plutôt que d'exporter loin du territoire les denrées issues des grandes cultures, réaffecter l'utilisation de ces terres à la production de denrées déficitaires, qui trouveraient un marché local assez facilement. De même, il semble que la production d'aliments destinés à l'élevage pourrait être réduite au profit de la réaffectation d'une partie des terres en pâturages permanents. Ce type d'élevage (pâturage exclusif) permettrait de favoriser la qualité de l'élevage et le bien-être animal tout en permettant un moindre impact climatique (stockage de carbone des prairies) et un soutien à la biodiversité, les prairies pâturées étant souvent riches en espèces (Chang et al., 2021; Horáková et al., 2020; Scurlock et Hall, 1998; Smith, 2014; Zirbel et al., 2019). Enfin, cette stratégie serait autant facilitée si les régimes alimentaires des habitants de la ZAPVS changeaient vers des régimes moins riches en denrées animales (Bleken et Bakken, 1997; Tilman et Clark, 2014).

La prise en compte des marchés locaux au sein des agroécosystèmes a une importance cruciale pour trouver des débouchés à la production locale, éviter le transport sur de longues distances et rémunérer justement producteurs et productrices par la limitation des intermédiaires (Altieri, 1989; Heindorf et al., 2021). De plus ces relations peuvent être facilitées par des relations de confiance entre acteurs, et impulsées par des décisions politiques (Hannus et Sauer, 2021). À l'échelle de la ZAPVS, l'étude des relations entre acteurs et actrices du

territoire a récemment été prise en compte (Berthet et al., 2016 ; 2018). Ce réseau est principalement structuré autour de deux pôles : Niort et Melle. Un diagnostic en cours met en évidence que le cadre de la ZAPVS et notamment de son réseau d'acteurs serait principalement structuré sur des paradigmes d'économie de marché, avec quelques inflexions, lui permettant de contribuer à sa résilience, et en ne changeant de modèle que marginalement. Les inflexions au modèle dominant peuvent mettre en avant les produits et producteurs locaux et productrices locales, qui engendrent la sensibilisation et la responsabilisation des consommateurs et consommatrices. Cette valorisation du local permet une plus juste rémunération des maillons de la chaîne alimentaire et est donc une alternative identifiée basée sur la solidarité et la transparence, et permise par les relations (entre groupes d'acteurs, actrices, collaborateurs, collaboratrices, consommateurs, consommatrices).

Favoriser la relocalisation à travers le réseau pourrait être impulsé par les consommateurs et consommatrices s'ils et si elles trouvent les arguments d'une production locale, durable, et écologique convaincants. Cette relocalisation pourrait donc être promue par une organisation d'acteurs et actrices plus décentralisée (Berthet et al., 2018). Par exemple, véhiculer les conséquences pour la biodiversité, pour l'environnement, l'économie, la condition sociale et pour la santé, de la transition écologique à travers ce réseau pourrait permettre de convaincre tout le réseau d'implémenter les pratiques agroécologiques. La connaissance des enjeux socio-économiques et écologiques des consommateurs et consommatrices crée en effet une demande de produits particuliers (locaux, biologiques, raisonnés, justement rémunérateurs). Les relations via les intermédiaires de cette demande aux producteurs et productrices permettrait de mettre en place l'offre répondant à cette demande. *A contrario*, lorsque les producteurs et productrices, plus vertueux et vertueuses sur leurs pratiques, utilisent les relations, via les intermédiaires ou non, pour informer sur leurs nouvelles pratiques, cela permettrait de mettre en valeur les effets positifs de ces changements et impulser également de leur côté la relocalisation et la transition agroécologique. Dans la ZAPVS, certains acteurs jouent le jeu de cette mise en valeur, souvent avec succès, avec par exemple la brasserie artisanale La Forge, à Fors, produisant des bières à partir d'orge local issu d'une malterie de Charente-Maritime ; La Roche Laitière, élevant des bovins avec une alimentation certifiée « bleu blanc cœur », et vendant en direct lait, beurre, viande, et dérivés (fromages, glaces), ou le magasins issu d'une coopération entre producteurs et productrices régionaux (Encadré 5.3 ; Figure 5.5). Il a été identifié que cette transition est particulièrement difficile à mettre en place (Altieri et Nicholls, 2008; Nicholls et Altieri, 2018; Wezel et al., 2020). En effet, dans les étapes ultimes de la transition agroécologique, Altieri et Nicholls (2018) décrivent que l'agroécologie ne pourra être complétée que par l'implication de l'ensemble des acteurs d'un territoire. Encore faut-il définir l'échelle de ce territoire, et du « local » qui peut être perçu

différemment selon chaque personne. Enfin, la transition agroécologique doit passer par un changement du système qui considère actuellement le progrès et le développement comme le

Encadré 5.3 : Joindre production et consommation dans le sud Deux-Sèvres :
l'exemple du magasin Plaisirs Fermiers

En 2004, huit paysans, paysannes des Deux-Sèvres s'associent dans le but d'ouvrir un point de vente par lequel ils pourraient vendre directement leur production, mais en mutualisant ce point de vente collectif. La motivation première de ces paysans et paysannes est de proposer des produits locaux et de haute qualité aux habitants de Niort et de ses environs, hors des circuits de vente traditionnels passant par divers intermédiaires « afin de disposer d'une réelle autonomie ». Dans ce magasin 70% du chiffre d'affaires est réalisé par les associés et associées, mais collaborent, pour diversifier l'offre avec d'autres producteurs et productrices non-décisionnaires, mais avec qui ils et elles partagent les mêmes valeurs (local, circuit court, juste rémunération) et adhèrent à la même charte de qualité. Propriété des producteurs et productrices, au moins l'un d'entre eux ou elles assure une présence chaque jour afin d'établir ou garder le contact avec les clients. Ces derniers, grâce au dialogue, peuvent alors être tenus au courant des produits de saison, des difficultés de production, comprendre les prix et avoir pleine conscience de la responsabilité qu'implique leur achat et leur consommation. A l'inverse, l'échange permet aux clients de suggérer des nouvelles offres qui l'intéresseraient aux producteurs, et rectifier ou améliorer l'offre, comme un besoin d'une diversification des produits, ou de la vente en gros. Ainsi, les associés ont pu répondre à certaines de ces doléances puisqu'en s'associant à plus de 90 producteurs et productrices, plus de 2000 références de produits sont disponibles dans ce magasin. Grâce à cela, le magasin peut répondre à la plupart de la consommation alimentaire des ménages.

modèle agroindustriel actuel (Dalmoro et al., 2020). Celui-ci peut, ou non, être promu par les citoyens à travers leurs choix, leurs achats ou, parfois, leur vote ou leur engagement associatif (Dobscha, 1998). Cela implique donc la discussion -voire la remise en cause- de certains enjeux politiques et économiques, dont ceux liés au territoire, et qui sont souvent extrêmement complexes.



Figure 5.5: Photographies représentant de gauche à droite : une prairie pâturée, riche en biodiversité et permettant la nourriture d'un troupeau de bovins et le maintien du bocage et de la diversité paysagère de la vallée de la Guirande à Cherves; le magasin de producteurs Plaisirs Fermiers à Niort (©Wikiagri, Plaisirs fermiers) ; le marché de Niort où producteurs productrices peuvent vendre en direct certains produits de la ZAPVS et de la région.

5.6 – Épilogue

Je clôturerai cette discussion par un exemple, une vision futuriste de ce que pourrait être une société basée sur une transformation sociale, sociétale, et agro-environnementale. Cette vision a été décrite en 1976 par Marge Piercy, dans le roman « *Woman at the edge of time* ». Elle décrit, à travers l'imagination (ou pas, selon l'interprétation du lecteur ou de la lectrice) d'un des personnages du roman, une société dans le futur, en 2137, transformée dans un mode de vie communautaire, égalitaire, où les actions collective et individuelle peuvent cohabiter ; et inclusif tant dans la société décrite, que dans la façon même de l'écrire. Cette société peut apparaître comme l'incarnation même de la résilience puisqu'elle a été créée et pensée en réponse à une perturbation sociétale, perturbation qui n'est ni plus ni moins considérée comme la situation actuelle de la fin du XXème siècle. Cette opposition entre les deux mondes est renforcée par l'alternance de chapitres se déroulant dans le présent (où toute pensée progressiste est écartée) et dans le futur (à Mattapoisett, incarnant tous les éléments de contre-culture). Si la société décrite par l'auteurice peut être considérée comme une utopie sociétale, elle met en évidence qu'une société basée sur ces valeurs ne peut être obtenue qu'en subvenant aux besoins en nourriture de la population sans surexploitation de ressources, ni surexploitation du travail de quelques-uns et de quelques-unes. Pour cela, l'auteurice décrit des zones de production alimentaire proches voire à l'intérieur des villes, villes au bâti clairsemé et agencées dans le but de conserver des espaces cultivés. Des techniques qu'on pourrait considérer comme agroécologiques semblent être mises en place, puisque n'utilisant pas de produit chimique ou de synthèse, associant les cultures, les arbres et ne déléguant pas la tâche agricole à une fraction de la population qui serait alors exploitée et requerrait l'utilisation de technologie gourmande en énergie. Le transport de denrées alimentaires et de matériaux est limité et ne concerne que ce qu'il n'est pas possible d'obtenir surplace. Cette nouvelle permet enfin de discuter la prise de conscience de nos sociétés et le regard qu'elles portent sur elles-mêmes. Le personnage principal, Connie, voyageant dans le temps, ou l'imagination, est face à des choix. En fonction de l'un de ces choix, l'auteurice décrit, un autre monde futuriste possible : un monde où siègerait une société polluée, capitaliste, consumériste et oppressive.

Les choix, de Connie dans cette nouvelle, comme les choix de développer l'agroécologie, de choisir de produire et consommer des produits sains, de choisir le respect de la santé, de l'environnement, et de la condition sociale... Ces choix sont à mon avis le grand défi sociétal qui conditionnera notre futur.

Chapitre VI

Références bibliographiques

- Abouziena, H.F., El-Saeid, H.M., Amin, A.A.E.-S., 2015. Water loss by weeds: a review. *International Journal of ChemTech Research* 7, 323–336.
- Adeux, G., Vieren, E., Carlesi, S., Bàrberi, P., Munier-Jolain, N., Cordeau, S., 2019. Mitigating crop yield losses through weed diversity. *Nat. Sustain.* 2, 1018–1026. <https://doi.org/10.1038/s41893-019-0415-y>
- Agrawal, A.A., Ackerly, D.D., Adler, F., Arnold, A.E., Cáceres, C., Doak, D.F., Post, E., Hudson, P.J., Maron, J., Mooney, K.A., Power, M., Schemske, D., Stachowicz, J., Strauss, S., Turner, M.G., Werner, E., 2007. Filling key gaps in population and community ecology. *Front. Ecol. Environ.* 5, 145–152. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2007\)5\[145:FKGIPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2007)5[145:FKGIPA]2.0.CO;2)
- AGRICAN, 2020. Enquête AGRICAN Agriculture & cancer (Bulletin No. 3). Caen.
- Ahmed, S., Alam, M.J., Hossain, A., Islam, A.K.M.M., Awan, T.H., Soufan, W., Qahtan, A.A., Okla, M.K., El Sabagh, A., 2020. Interactive Effect of Weeding Regimes, Rice Cultivars, and Seeding Rates Influence the Rice-Weed Competition under Dry Direct-Seeded Condition. *Sustainability* 13, 317. <https://doi.org/10.3390/su13010317>
- Albrecht, H., Cambecèdes, J., Lang, M., Wagner, M., 2016. Management options for the conservation of rare arable plants in Europe. *Botany Letters* 163, 389–415. <https://doi.org/10.1080/23818107.2016.1237886>
- Alignier, A., Aviron, S., Fariás, A.A., Arellano, E.C., Miranda, M.D., 2021. Landscape context but not management strategies affects the diversity of native and exotic semi-natural vegetation in Mediterranean agroecosystems of Central Chile. *Biological Conservation* 255, 108976. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.108976>
- Alignier, A., Petit, S., 2012. Factors shaping the spatial variation of weed communities across a landscape mosaic: Weed distribution across a landscape. *Weed Research* 52, 402–410. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2012.00934.x>
- Alignier, A., Solé-Senan, X.O., Robleño, I., Baraibar, B., Fahrig, L., Giralt, D., Gross, N., Martin, J., Recasens, J., Sirami, C., Siriwardena, G., Bosem Baillod, A., Bertrand, C., Carrié, R., Hass, A., Henckel, L., Miguet, P., Badenhauer, I., Baudry, J., Bota, G., Bretagnolle, V., Brotons, L., Burel, F., Calatayud, F., Clough, Y., Georges, R., Gibon, A., Girard, J., Lindsay, K., Minano, J., Mitchell, S., Patry, N., Poulin, B., Tschardtke, T., Vialatte, A., Violle, C., Yaverscovski, N., Batáry, P., 2020. Configurational crop heterogeneity increases within-field plant diversity. *Journal of Applied Ecology* 57, 654–663. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13585>
- Allem, A.C., 1997. Roadside habitats: a missing link in the conservation agenda. *The Environmentalist* 17, 7–10.
- Altieri, M.A., 1995. *Agroecology: the science of sustainable agriculture*. Westview press, Boulder, CO, USA.
- Altieri, M.A., 1989. Agroecology: a new research and development paradigm for world agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 27, 37–46.
- Altieri, M.A., Nicholls, C.I., 2008. Scaling up agroecological approaches for food sovereignty in Latin America. *Development* 51, 472–480. <https://doi.org/10.1057/dev.2008.68>
- Andersen, M.K., Hauggaard-Nielsen, H., Ambus, P., Jensen, E.S., 2005. Biomass production, symbiotic nitrogen fixation and inorganic N use in dual and tri-component annual intercrops. *Plant and Soil* 266, 273–287. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-0997-1>
- Andrew, I.K.S., Storkey, J., Sparkes, D.L., 2015. A review of the potential for competitive cereal cultivars as a tool in integrated weed management. *Weed Res* 55, 239–248. <https://doi.org/10.1111/wre.12137>
- ANSES, 2020. Rapport d'évaluation comparative Cas des produits à base de glyphosate Examen des alternatives en grandes cultures. Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail.
- Antier, C., Kudsk, P., Reboud, X., Ulber, L., Baret, P.V., Messéan, A., 2020. Glyphosate use in the European agricultural sector and a framework for its further monitoring. *Sustainability* 12, 5682. <https://doi.org/10.3390/su12145682>
- Armas, C., Ordiales, R., Pugnaire, F.I., 2004. Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology* 85, 2682–2686. <https://doi.org/10.1890/03-0650>
- Arreguez, G.A., Martínez, J.G., Ponessa, G., 2013. *Amaranthus hybridus* L. ssp. *hybridus* in an archaeological site from the initial mid-Holocene in the Southern Argentinian Puna. *Quaternary International* 307, 81–85. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2013.02.035>
- Barton, K., 2020. MuMIn: Multi-Model Inference.
- Baucom, R.S., 2019. Evolutionary and ecological insights from herbicide-resistant weeds: what have we learned about plant adaptation, and what is left to uncover? *New Phytologist* 223, 68–82. <https://doi.org/10.1111/nph.15723>
- Baum, R., Bieńkowski, J., 2020. Eco-Efficiency in Measuring the Sustainable Production of Agricultural Crops. *Sustainability* 12, 1418. <https://doi.org/10.3390/su12041418>
- Beckie, H.J., Busi, R., Bagavathiannan, M.V., Martin, S.L., 2019. Herbicide resistance gene flow in weeds: Under-estimated and under-appreciated. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 283, 106566. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.06.005>
- Bengtsson, J., 1994. Temporal predictability in forest soil communities. *J. Anim. Ecol.* 63, 653–665. <https://doi.org/10.2307/5231>
- Benjamin, L.R., Milne, A.E., Parsons, D.J., Lutman, P.J.W., 2010. A model to simulate yield losses in winter wheat caused by weeds, for use in a weed management decision support system. *Crop Prot* 29, 1264–1273. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2010.07.015>
- Bensin, B.M., 1928. Agroecological characteristics description and classification of local corn varieties chorotypes.
- Berquer, A., Martin, O., Gaba, S., 2021. Landscape is the main driver of weed assemblages in field margins but is outperformed by crop competition in field cores. *Plants* 10, 2131. <https://doi.org/10.3390/plants10102131>

- Berthet, E.T., Hickey, G.M., Klerkx, L., 2018. Opening design and innovation processes in agriculture: Insights from design and management sciences and future directions. *Agricultural Systems* 165, 111–115. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2018.06.004>
- Berthet, E.T., Segrestin, B., Hickey, G.M., 2016. Considering agro-ecosystems as ecological funds for collective design: New perspectives for environmental policy. *Environmental Science & Policy* 61, 108–115. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2016.04.005>
- Blackshaw, R.E., 2005. Nitrogen fertilizer, manure, and compost effects on weed growth and competition with spring wheat. *Agron. J.* 97, 1612–1621. <https://doi.org/10.2134/agronj2005.0155>
- Blackshaw, R.E., Brandt, R.N., 2008. Nitrogen fertilizer rate effects on weed competitiveness is species dependent. *Weed. Sci.* 56, 743–747. <https://doi.org/10.1614/WS-08-065.1>
- Blackshaw, R.E., Molnar, L.J., Janzen, H.H., 2004. Nitrogen fertilizer timing and application method affect weed growth and competition with spring wheat. *Weed. Sci.* 52, 614–622. <https://doi.org/10.1614/WS-03-104R>
- Blackshaw, R.E., Semach, G., Janzen, H.H., 2002. Fertilizer application method affects nitrogen uptake in weeds and wheat. *Weed Sci* 50, 634–641. [https://doi.org/10.1614/0043-1745\(2002\)050\[0634:FAMANU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0043-1745(2002)050[0634:FAMANU]2.0.CO;2)
- Bleken, M.A., Bakken, L., 1997. The nitrogen cost of food production: Norwegian society. *AMBIO A Journal of the Human Environment* 26, 134–142.
- Bocci, G., 2015. TR8: an R package for easily retrieving plant species traits. *Methods Ecol Evol* 6, 347–350. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12327>
- Bohan, D.A., Houghton, A.J., 2012. Effects of local landscape richness on in-field weed metrics across the Great Britain scale. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 158, 208–215. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.03.010>
- Bonnin, I., Bonneuil, C., Goffaux, R., Montalent, P., Goldringer, I., 2014. Explaining the decrease in the genetic diversity of wheat in France over the 20th century. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 195, 183–192. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.06.003>
- Borgy, B., Gaba, S., Petit, S., Reboud, X., 2012. Non-random distribution of weed species abundance in arable fields: Distribution of abundances in weed communities. *Weed Research* 52, 383–389. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2012.00920.x>
- Borsato, E., Rosa, L., Marinello, F., Tarolli, P., D’Odorico, P., 2020. Weak and strong sustainability of irrigation: a framework for irrigation practices under limited water availability. *Frontiers in Sustainable Food Systems* 4. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.00017>
- Bouchet, A.-S., Laperche, A., Bissuel-Belaygue, C., Snowdon, R., Nesi, N., Stahl, A., 2016. Nitrogen use efficiency in rapeseed. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 36. <https://doi.org/10.1007/s13593-016-0371-0>
- Bourgeois, B., Denelle, P., Munoz, F., Fried, G., Gaba, S., Storkey, J., Violle, C., 2017. What makes a weed a weed? Towards a functional characterization. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.36807.60321>
- Bourgeois, B., Gaba, S., Plumejeaud, C., Bretagnolle, V., 2020. Weed diversity is driven by complex interplay between multi-scale dispersal and local filtering. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287, 20201118. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1118>
- Bourgeois, B., Munoz, F., Fried, G., Mahaut, L., Armengot, L., Denelle, P., Storkey, J., Gaba, S., Violle, C., 2019. What makes a weed a weed? A large-scale evaluation of arable weeds through a functional lens. *American Journal of Botany* 106, 90–100. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1213>
- Bourgeois, B., Munoz, F., Gaba, S., Denelle, P., Fried, G., Storkey, J., Violle, C., 2021. Functional biogeography of weeds reveals how anthropogenic management blurs trait–climate relationships. *Journal of Vegetation Science* 32, e12999. <https://doi.org/10.1111/jvs.12999>
- Boutin, C., Baril, A., Martin, P., 2008. Plant diversity in crop fields and woody hedgerows of organic and conventional farms in contrasting landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 123, 185–193. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.05.010>
- Bowler, D.E., Heldbjerg, H., Fox, A.D., Jong, M., Böhning-Gaese, K., 2019. Long-term declines of European insectivorous bird populations and potential causes. *Conservation Biology* 33, 1120–1130. <https://doi.org/10.1111/cobi.13307>
- Brain, R., 2012. The Local Food Movement: Definitions, Benefits & Resources. *Sustainability* 09, 1–4.
- Bretagnolle, V., 2021. Réconcilier nature et agriculture. CNRS Editions, Paris.
- Bretagnolle, V., Berthet, E., Gross, N., Gauffre, B., Plumejeaud, C., Houte, S., Badenhassser, I., Monceau, K., Allier, F., Monestiez, P., Gaba, S., 2018a. Towards sustainable and multifunctional agriculture in farmland landscapes: Lessons from the integrative approach of a French LTSER platform. *Science of the Total Environment* 627, 822–834. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.01.142>
- Bretagnolle, V., Berthet, E., Gross, N., Gauffre, B., Plumejeaud, C., Houte, S., Badenhassser, I., Monceau, K., Allier, F., Monestiez, P., Gaba, S., 2018b. Description of long-term monitoring of farmland biodiversity in a LTSER. *Data in Brief* 19, 1310–1313. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2018.05.028>
- Bretagnolle, V., Gaba, S., 2015. Weeds for bees? A review. *Agronomy for Sustainable Development* 35, 891–909. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0302-5>
- Brodier, S., Augiron, S., Cornulier, T., Bretagnolle, V., 2014. Local improvement of skylark and corn bunting population trends on intensive arable landscape: a case study of the conservation tool Natura 2000: Natura 2000 effect on farmland bird trends. *Anim Conserv* 17, 204–216. <https://doi.org/10.1111/acv.12077>

- Burgos, N.R., Tranel, P.J., Streibig, J.C., Davis, V.M., Shaner, D., Norsworthy, J.K., Ritz, C., 2013. Review: confirmation of resistance to herbicides and evaluation of resistance levels. *Weed Science* 61, 4–20. <https://doi.org/10.1614/WS-D-12-00032.1>
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2004. Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research* 33, 261–304. <https://doi.org/10.1177/0049124104268644>
- Busari, M.A., Kukal, S.S., Kaur, A., Bhatt, R., Dulazi, A.A., 2015. Conservation tillage impacts on soil, crop and the environment. *International Soil and Water Conservation Research* 3, 119–129. <https://doi.org/10.1016/j.iswcr.2015.05.002>
- Buttel, F.H., 2007. Envisioning the future development of farming in the USA: agroecology between extinction and multifunctionality? *New Directions in Agroecology Research and Education* 14.
- Caputo, V., Nayga, R.M., Scarpa, R., 2013. Food miles or carbon emissions? Exploring labelling preference for food transport footprint with a stated choice study. *Aust J Agric Resour Econ* 57, 465–482. <https://doi.org/10.1111/1467-8489.12014>
- Caro, G., Marrec, R., Gauffre, B., Roncoroni, M., Augiron, S., Bretagnolle, V., 2016. Multi-scale effects of agri-environment schemes on carabid beetles in intensive farmland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 229, 48–56. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.05.009>
- Carpentier, F., Martin, O., 2021. Siland a R package for estimating the spatial influence of landscape. *Scientific Reports* 11. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-86900-0>
- Carson, R., 1962. *The silent spring*. Fawcett, New York, USA.
- Cartry, D., Steinberg, C., Gibot-Leclerc, S., 2021. Main drivers of broomrape regulation. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 41. <https://doi.org/10.1007/s13593-021-00669-0>
- Catarino, R., Gaba, S., Bretagnolle, V., 2019. Experimental and empirical evidence shows that reducing weed control in winter cereal fields is a viable strategy for farmers. *Sci. Rep.* 9. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-45315-8>
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A., Kembel, S.W., 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12, 693–715. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x>
- CGIAR, 2018. Bienvenue sur le site de l'initiative "4 pour 1000" [WWW Document]. URL <https://www.4p1000.org/fr> (accessed 11.23.21).
- Chamorro, L., Masalles, R.M., Sans, F., 2016. Arable weed decline in Northeast Spain: Does organic farming recover functional biodiversity? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 223, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.11.027>
- Chang, J., Ciais, P., Gasser, T., Smith, P., Herrero, M., Havlík, P., Obersteiner, M., Guenet, B., Goll, D.S., Li, W., Naipal, V., Peng, S., Qiu, C., Tian, H., Viovy, N., Yue, C., Zhu, D., 2021. Climate warming from managed grasslands cancels the cooling effect of carbon sinks in sparsely grazed and natural grasslands. *Nature Communications* 12. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-20406-7>
- Chauvel, B., Guillemin, J.-P., Gasquez, J., Gauvrit, C., 2012. History of chemical weeding from 1944 to 2011 in France: Changes and evolution of herbicide molecules. *Crop. Prot.* 42, 320–326. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2012.07.011>
- Cheron, M., Brischoux, F., 2020. Aminomethylphosphonic acid alters amphibian embryonic development at environmental concentrations. *Environmental Research* 190, 109944. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2020.109944>
- Chesson, P., 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 343–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- CIRAD, 2021. Transitions agroécologiques. URL <https://www.cirad.fr/nos-activites-notre-impact/thematiques-de-recherche/transitions-agroecologiques/enjeux-et-problematiques> (accessed 11.17.21).
- Colbach, N., Colas, F., Cordeau, S., Maillot, T., Queyrel, W., Villerd, J., Moreau, D., 2021. The FLORSYS crop-weed canopy model, a tool to investigate and promote agroecological weed management. *Field Crops Research* 261, 108006. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.108006>
- Colbach, N., Cordeau, S., 2018. Reduced herbicide use does not increase crop yield loss if it is compensated by alternative preventive and curative measures. *Eur. J. Agron.* 94, 67–78. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2017.12.008>
- Colbach, N., Granger, S., Guyot, S.H.M., Mézière, D., 2014. A trait-based approach to explain weed species response to agricultural practices in a simulation study with a cropping system model. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 183, 197–204. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.11.013>
- Collins, M., Knutti, R., Arblaster, J., Dufresne, J.-L., Fichet, T., Gao, X., Jr, W.J.G., Johns, T., Krinner, G., Shongwe, M., Weaver, A.J., Wehner, M., Allen, M.R., Andrews, T., Beyerle, U., Bitz, C.M., Bony, S., Booth, B.B.B., Brooks, H.E., Brovkin, V., Browne, O., Brutel-Vuilmet, C., Cane, M., Chadwick, R., Cook, E., Cook, K.H., Eby, M., Fasullo, J., Forest, C.E., Forster, P., Good, P., Goosse, H., Gregory, J.M., Hegerl, G.C., Hezel, P.J., Hodges, K.I., Holland, M.M., Huber, M., Joshi, M., Kharin, V., Kushnir, Y., Lawrence, D.M., Lee, R.W., Liddicoat, S., Lucas, C., Lucht, W., Marotzke, J., Massonnet, F., Matthews, H.D., Meinshausen, M., Morice, C., Otto, A., Patricola, C.M., Philippon, G., Rahmstorf, S., Riley, W.J., Saenko, O., Seager, R., Sedláček, J., Shaffrey, L.C., Shindell, D., Sillmann, J., Stevens, B., Stott, P.A., Webb, R., Zappa, G., Zickfeld, K., Joussaume, S., Mokssit, A., Taylor, K., Tett, S., 2013. Long-term climate change: projections, commitments and irreversibility, in: *climate change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change* [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (Eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, USA, p. 108.
- Collins, N., 2017. How should we feed the world? *Journal of Agriculture, Food Systems, and Community Development* 1–2. <https://doi.org/10.5304/jafscd.2017.073.005>

- Colquhoun, J.B., Konieczka, C.M., Rittmeyer, R.A., 2009. Ability of potato cultivars to tolerate and suppress weeds. *Weed Technology* 23, 287–291.
- Concepción, E.D., Díaz, M., Baquero, R.A., 2008. Effects of landscape complexity on the ecological effectiveness of agri-environment schemes. *Landscape Ecology* 23, 135–148. <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9150-2>
- Connell, J., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199, 1302–1310.
- Conway, G.R., 1987. The properties of agroecosystems. *Agricultural Systems* 24, 95–117. [https://doi.org/10.1016/0308-521X\(87\)90056-4](https://doi.org/10.1016/0308-521X(87)90056-4)
- Cordeau, S., Adeux, G., Deytieux, V., 2020. Diversity is the key for successful agroecological weed management. *Indian journal of weed science* 52, 204–210.
- Cordeau, S., Reboud, X., Chauvel, B., 2011. Farmers' fears and agro-economic evaluation of sown grass strips in France. *Agronomy Sust. Developm.* 31, 463–473. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0004-6>
- Cordeau, S., Wayman, S., Ketterings, Q.M., Pelzer, C.J., Sadeghpour, A., Ryan, M.R., 2021. Long-Term Soil Nutrient Management Affects Taxonomic and Functional Weed Community Composition and Structure. *Frontiers in Agronomy* 3. <https://doi.org/10.3389/fagro.2021.636179>
- Crossley, M.S., Burke, K.D., Schoville, S.D., Radeloff, V.C., 2020. Recent collapse of crop belts and declining diversity of US agriculture since 1840. *Global Change Biology*. <https://doi.org/10.1111/gcb.15396>
- Cruz Rodríguez, E., 2017. La rebelión de las ruanas: el paro nacional agrario en Colombia. *Análisis* 49, 83. <https://doi.org/10.15332/s0120-8454.2017.0090.04>
- Czyżewski, B., Matuszczak, A., Muntean, A., 2019. Approaching environmental sustainability of agriculture: environmental burden, eco-efficiency or eco-effectiveness. *Agricultural Economics (Zemědělská ekonomika)* 65, 299–306. <https://doi.org/10.17221/290/2018-AGRICECON>
- Dąbkowska, T., Grabowska-Orządała, M., Łabza, T., 2017. The study of the transformation of segetal flora richness and diversity in selected habitats of southern Poland over a 20-year interval. *Acta Agrobotanica* 70. <https://doi.org/10.5586/aa.1712>
- Dainese, M., Montecchiarri, S., Sitzia, T., Sigura, M., Marini, L., 2017. High cover of hedgerows in the landscape supports multiple ecosystem services in Mediterranean cereal fields. *Journal of Applied Ecology* 54, 380–388. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12747>
- Dalgaard, T., Hutchings, N.J., Porter, J.R., 2003. Agroecology, scaling and interdisciplinarity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 100, 39–51. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(03\)00152-X](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(03)00152-X)
- Dalmoro, M., Matos, C.A., Barcellos, M.D., 2020. Anticonsumption beyond consumers: The role of small organic producers in environmentally oriented anticonsumption. *Psychology & Marketing* 37, 291–307. <https://doi.org/10.1002/mar.21300>
- Damgaard, C., Strandberg, B., Mathiassen, S.K., Kudsk, P., 2011. The combined effect of nitrogen and glyphosate on the competitive growth, survival and establishment of *Festuca ovina* and *Agrostis capillaris*. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 142, 374–381. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.06.008>
- Damgaard, C., Weiner, J., 2017. It's About Time: A Critique of Macroecological Inferences Concerning Plant Competition. *Trends in Ecology & Evolution* 32, 86–87. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.12.001>
- de Graaff, M.-A., Hornslein, N., Throop, H.L., Kardol, P., van Diepen, L.T.A., 2019. Effects of agricultural intensification on soil biodiversity and implications for ecosystem functioning: A meta-analysis, in: *Advances in Agronomy*. Elsevier, pp. 1–44. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2019.01.001>
- De Schutter, O., 2009. Seed policies and the right to food: enhancing agrobiodiversity and encouraging innovation (No. 09–42473), A/64/170. United Nations.
- Dessart, F.J., Barreiro-Hurlé, J., van Bavel, R., 2019. Behavioural factors affecting the adoption of sustainable farming practices: a policy-oriented review. *European Review of Agricultural Economics* 46, 417–471. <https://doi.org/10.1093/erae/jbz019>
- Diamond, J., 2002. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature* 418, 700–707. <https://doi.org/10.1038/nature01019>
- Diamond, J., Bellwood, P., 2003. Farmers and Their Languages: The First Expansions. *Science* 300, 597–603. <https://doi.org/10.1126/science.1078208>
- Díaz, Á., 2008. América Latina y el Caribe: La propiedad intelectual después de los tratados de libre comercio. Comisión Económica para América Latina y el Caribe, Santiago, Chile.
- Diekmann, L.O., Gray, L.C., Thai, C.L., 2020. More than food: the social benefits of localized urban food systems. *Frontiers in Sustainable Food Systems* 4. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.534219>
- Ding, Y., Schoengold, K., Tadesse, T., Ding, Y., Schoengold, K., Tadesse, T., 2009. The impact of weather extremes on agricultural production methods: does drought increase adoption of conservation tillage practices? <https://doi.org/10.22004/AG.ECON.57631>
- Ditner, N., Balmer, O., Beck, J., Blick, T., Nagel, P., Luka, H., 2013. Effects of experimentally planting non-crop flowers into cabbage fields on the abundance and diversity of predators. *Biodiversity and Conservation* 22, 1049–1061. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0469-5>
- Dobscha, S., 1998. The lived experience of consumer rebellion against marketing, in: *na - advances in consumer research*. Association for consumer research, Provo, UT, pp. 91–97.

- Dobscha, S., Ozanne, J.L., 2001. An ecofeminist analysis of environmentally sensitive women using qualitative methodology: the emancipatory potential of an ecological life. *Journal of Public Policy & Marketing* 20, 201–214. <https://doi.org/10.1509/jppm.20.2.201.17360>
- Duru, M., Therond, O., Fares, M., 2015. Designing agroecological transitions; A review. *Agronomy for Sustainable Development* 35, 1237–1257. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0318-x>
- Dyck, E., 1995. Crop-weed interference as influenced by a leguminous or synthetic fertilizer nitrogen source: II. Rotation experiments with crimson clover, field corn, and lambsquarters. *Agric. Ecosyst. Environ.* 56, 109–120. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(95\)00644-3](https://doi.org/10.1016/0167-8809(95)00644-3)
- Edwards-Jones, G., 2010. Does eating local food reduce the environmental impact of food production and enhance consumer health? *Proceedings of the Nutrition Society* 69, 582–591. <https://doi.org/10.1017/S0029665110002004>
- Elbakidze, M., Surová, D., Muñoz-Rojas, J., Persson, J.-O., Dawson, L., Plieninger, T., Pinto-Correia, T., 2021. Perceived benefits from agroforestry landscapes across North-Eastern Europe: What matters and for whom? *Landscape and Urban Planning* 209, 104044. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2021.104044>
- Epperlein, L.R.F., Prestele, J.W., Albrecht, H., Kollmann, J., 2014. Reintroduction of a rare arable weed: Competition effects on weed fitness and crop yield. *Agric. Ecosyst. Environ.* 188, 57–62. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.02.011>
- Erwin, J., 1991. Temperature and light effects on seed germination. *Minnesota Flower Growers Bulletin* 40, 16–23.
- Evers, J.B., Bastiaans, L., 2016. Quantifying the effect of crop spatial arrangement on weed suppression using functional-structural plant modelling. *Journal of Plant Research* 129, 339–351. <https://doi.org/10.1007/s120265-016-0807-2>
- Faber-Langendoen, D., Josse, C., 2010. *World Grasslands and Biodiversity Patterns*. NatureServe, Arlington.
- Fajardo Montaña, D., 2012. Colombia: dos décadas en los movimientos agrarios. *Cahiers des Amériques latines* 145–168. <https://doi.org/10.4000/cal.2690>
- Fanfarillo, E., 2019. Segetal plant biodiversity in Italy: floristic and coenological analyses at different spatial and time scales. Sapienza Università di Roma, Roma.
- Fanfarillo, E., Latini, M., Abbate, G., 2020. Patterns of co-occurrence of rare and threatened species in winter arable plant communities of Italy. *Diversity* 12, 195. <https://doi.org/10.3390/d12050195>
- FAO, 2014. *Agroecology for food security and nutrition*, Proceedings of the FAO international symposium. Food and agriculture organization of the united nations, Roma, Italy.
- Feagan, R., 2007. The place of food: mapping out the ‘local’ in local food systems. *Progress in Human Geography* 31, 23–42. <https://doi.org/10.1177/0309132507073527>
- Feenstra, G.W., 1997. Local food systems and sustainable communities. *American Journal of Alternative Agriculture* 12, 28–36. <https://doi.org/10.1017/S0889189300007165>
- Fennessy, M.S., Cronk, J.K., 1997. The effectiveness and restoration potential of riparian ecotones for the management of nonpoint source pollution, particularly nitrate. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology* 27, 285–317. <https://doi.org/10.1080/10643389709388502>
- Fitt, G.P., 2008. Have Bt crops led to changes in insecticide use patterns and impacted IPM?, in: Romeis, J., Shelton, A.M., Kennedy, G.G. (Eds.), *Integration of Insect-Resistant Genetically Modified Crops within IPM Programs*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 303–328. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8373-0_11
- Fitter, A.H., Peat, H.J., 1994. The Ecological Flora Database. *J. Ecol.* 82, 415–425.
- Flaten, O., Lien, G., Koesling, M., Valle, P.S., Ebbesvik, M., 2005. Comparing risk perceptions and risk management in organic and conventional dairy farming: empirical results from Norway. *Livestock Production Science* 95, 11–25. <https://doi.org/10.1016/j.livprodsci.2004.10.014>
- Fortier, J., Truax, B., Gagnon, D., Lambert, F., 2016. Potential for Hybrid Poplar Riparian Buffers to Provide Ecosystem Services in Three Watersheds with Contrasting Agricultural Land Use. *Forests* 7, 37. <https://doi.org/10.3390/f7020037>
- Fox, J., Weisberg, S., 2019. *An R companion to Applied Regression*. Sage, Thousand Oaks, CA.
- Fox, J.W., 2013. The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. *Trends in Ecology & Evolution* 28, 86–92. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.08.014>
- Francis, C., Lieblein, G., Gliessman, S., Breland, T.A., Creamer, N., Harwood, R., Salomonsson, L., Helenius, J., Rickerl, D., Salvador, R., Wiedenhoef, M., Simmons, S., Allen, P., Altieri, M., Flora, C., Poincelot, R., 2003. Agroecology: The Ecology of Food Systems. *Journal of Sustainable Agriculture* 22, 99–118. https://doi.org/10.1300/J064v22n03_10
- Frankel, J., 2009. Environmental Effects of International Trade (No. 31). SWEDEN’S GLOBALISATION COUNCIL, Västerås.
- Fried, G., Chauvel, B., Reboud, X., 2015. Weed flora shifts and specialisation in winter oilseed rape in France. *Weed Research* 55, 514–524. <https://doi.org/10.1111/wre.12164>
- Fried, G., Cordeau, S., Metay, A., Kazakou, E., 2019. Relative importance of environmental factors and farming practices in shaping weed communities structure and composition in French vineyards. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 275, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.01.006>
- Fried, G., Kazakou, E., Gaba, S., 2012. Trajectories of weed communities explained by traits associated with species’ response to management practices. *Agric. Ecosyst. Environ.* 158, 147–155. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.06.005>
- Fried, G., Norton, L.R., Reboud, X., 2008. Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 128, 68–76. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.05.003>
- Fried, G., Villers, A., Porcher, E., 2018. Assessing non-intended effects of farming practices on field margin vegetation with a functional approach. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 261, 33–44. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.03.021>

- Gaba, S., Bretagnolle, V., 2020. Social–ecological experiments to foster agroecological transition. *People. Nat.* 2, 317–327. <https://doi.org/10.1002/pan3.10078>
- Gaba, S., Caneill, J., Nicolardot, B., Perronne, R., Bretagnolle, V., 2018. Crop competition in winter wheat has a higher potential than farming practices to regulate weeds. *Ecosphere* 9, e02413. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2413>
- Gaba, S., Cheviron, N., Perrot, T., Piutti, S., Gautier, J.-L., Bretagnolle, V., 2020. Weeds enhance multifunctionality in arable lands in south-west of France. *Frontiers in Sustainable Food Systems* 4. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.00071>
- Gaba, S., Fried, G., Kazakou, E., Chauvel, B., Navas, M.-L., 2014. Agroecological weed control using a functional approach: a review of cropping systems diversity. *Agronomy for Sustainable Development* 34, 103–119. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0166-5>
- Gaba, S., Gabriel, E., Chadœuf, J., Bonneau, F., Bretagnolle, V., 2016. Herbicides do not ensure for higher wheat yield, but eliminate rare plant species. *Sci. Rep.* 6, 30112. <https://doi.org/10.1038/srep30112>
- Gaba, S., Perronne, R., Fried, G., Gardarin, A., Bretagnolle, F., Biju-Duval, L., Colbach, N., Cordeau, S., Fernández-Aparicio, M., Gauvrit, C., Gibot-Leclerc, S., Guillemin, J.-P., Moreau, D., Munier-Jolain, N., Strbik, F., Reboud, X., 2017. Response and effect traits of arable weeds in agro-ecosystems: a review of current knowledge. *Weed Research* 57, 123–147. <https://doi.org/10.1111/wre.12245>
- Gabriel, D., Roschewitz, I., Tschardtke, T., Thies, C., 2006. Beta diversity at different spatial scales: plant communities in organic and conventional agriculture. *Ecological Applications* 16, 2011–2021. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[2011:BDADSS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[2011:BDADSS]2.0.CO;2)
- Gandía, M.L., Casanova, C., Sánchez, F.J., Tenorio, J.L., Santín-Montanyá, M.I., 2020. Arable Weed Patterns According to Temperature and Latitude Gradient in Central and Southern Spain. *Atmosphere* 11, 853. <https://doi.org/10.3390/atmos11080853>
- García, A.L., 1992. Conserving the species-rich meadows in Europe. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 219–232.
- Garibaldi, L.A., Gemmill-Herren, B., D’Annolfo, R., Graeb, B.E., Cunningham, S.A., Breeze, T.D., 2017. Farming approaches for greater biodiversity, livelihoods, and food security. *Trends in Ecology & Evolution* 32, 68–80. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.10.001>
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.-P., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630–2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Garrison, A.J., Miller, A.D., Ryan, M.R., Roxburgh, S.H., Shea, K., 2014. Stacked crop rotations exploit weed-weed competition for sustainable weed management. *Weed Science* 62, 166–176. <https://doi.org/10.1614/WS-D-13-00037.1>
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B., Ceryngier, P., Liira, J., Tschardtke, T., Winqvist, C., Eggers, S., Bommarco, R., Pärt, T., Bretagnolle, V., Plantegenest, M., Clement, L.W., Dennis, C., Palmer, C., Oñate, J.J., Guerrero, I., Hawro, V., Aavik, T., Thies, C., Flohre, A., Hänke, S., Fischer, C., Goedhart, P.W., Inchausti, P., 2010. Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic. Appl. Ecol.* 11, 97–105. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.12.001>
- Giaquinto, P.C., de Sá, M.B., Sugihara, V.S., Gonçalves, B.B., Delício, H.C., Barki, A., 2017. Effects of glyphosate-based herbicide sub-lethal concentrations on fish feeding behavior. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 98, 460–464. <https://doi.org/10.1007/s00128-017-2037-2>
- Gibson, D.J., Millar, K., Delong, M., Connolly, J., Kirwan, L., Wood, A.J., Young, B.G., 2008. The weed community affects yield and quality of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). *J. Sci. Food Agric.* 88, 371–381. <https://doi.org/10.1002/jsfa.3047>
- 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. *J. Ecol.* 105, 900–904. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12785>
- Gliessman, S., 2016. Transforming food systems with agroecology. *Agroecology and Sustainable Food Systems* 40, 187–189. <https://doi.org/10.1080/21683565.2015.1130765>
- Gliessman, S.R., 1995. 3 Sustainable agriculture: An agroecological perspective, in: Andrews, J.H., Tommerup, I.C. (Eds.), *Advances in Plant Pathology*. Academic Press, pp. 45–57. [https://doi.org/10.1016/S0736-4539\(06\)80005-X](https://doi.org/10.1016/S0736-4539(06)80005-X)
- Gorski, T., 1975. Germination of Seeds in the Shadow of Plants. *Physiologia Plantarum* 34, 342–346. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1975.tb03850.x>
- Grandcoin, A., Piel, S., Baurès, E., 2017. AminoMethylPhosphonic acid (AMPA) in natural waters: Its sources, behavior and environmental fate. *Water Research* 117, 187–197. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2017.03.055>
- Green, J.M., 2014. Current state of herbicides in herbicide-resistant crops. *Pest. Manag. Sci.* 70, 1351–1357. <https://doi.org/10.1002/ps.3727>
- Greiner, R., Patterson, L., Miller, O., 2009. Motivations, risk perceptions and adoption of conservation practices by farmers. *Agricultural Systems* 99, 86–104. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2008.10.003>
- Grimaldi, C., Thomas, Z., Fossey, M., Fauvel, Y., Merot, P., 2009. High chloride concentrations in the soil and groundwater under an oak hedge in the West of France: an indicator of evapotranspiration and water movement. *Hydrol. Process.* 23, 1865–1873. <https://doi.org/10.1002/hyp.7316>
- Grubisic, M., van Grunsven, R.H.A., Kyba, C.C.M., Manfrin, A., Hölker, F., 2018. Insect declines and agroecosystems: does light pollution matter?: Insect declines and agroecosystems. *Annals of Applied Biology* 173, 180–189. <https://doi.org/10.1111/aab.12440>
- Gu, C., Bastiaans, L., Anten, N.P.R., Makowski, D., van der Werf, W., 2021. Annual intercropping suppresses weeds: A meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 322, 107658. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107658>

- Guillou, M., Guyomard, H., Huyghe, C., Peyraud, J.-L., Vert, J., Claquin, P., 2013. Vers des agricultures doublement performantes pour concilier compétitivité et respect de l'environnement 163.
- Gunton, R.M., Petit, S., Gaba, S., 2011. Functional traits relating arable weed communities to crop characteristics: Traits relating weed communities to crops. *Journal of Vegetation Science* 22, 541–550. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01273.x>
- Gutierrez, A.P., Ponti, L., Kranthi, K.R., Baumgärtner, J., Kenmore, P.E., Gilioli, G., Boggia, A., Cure, J.R., Rodríguez, D., 2020. Bio-economics of Indian hybrid Bt cotton and farmer suicides. *Environ Sci Eur* 32, 139. <https://doi.org/10.1186/s12302-020-00406-6>
- Haddaway, N.R., Brown, C., Eggers, S., Josefsson, J., Kronvang, B., Randall, N., Uusi-Kämppe, J., 2016. The multifunctional roles of vegetated strips around and within agricultural fields. A systematic map protocol. *Environmental Evidence* 5. <https://doi.org/10.1186/s13750-016-0067-6>
- Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörrén, T., Goulson, D., de Kroon, H., 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE* 12, e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>
- Hannus, V., Sauer, J., 2021. It is not only about money — German farmers' preferences regarding voluntary standards for farm sustainability management. *Land Use Policy* 108, 105582. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2021.105582>
- Hannus, V., Sauer, J., 2020. Are farmers as risk-averse as they think they are? 9.
- Hansen, L.M., 2003. Insecticide-resistant pollen beetles (*Meligethes aeneus* F) found in Danish oilseed rape (*Brassica napus* L) fields. *Pest Management Science* 59, 1057–1059. <https://doi.org/10.1002/ps.737>
- Hanski, I., 2005. Landscape fragmentation, biodiversity loss and the societal response: The longterm consequences of our use of natural resources may be surprising and unpleasant. *EMBO reports* 6, 388–392. <https://doi.org/10.1038/sj.embor.7400398>
- Harbur, M.M., Owen, M.D.K., 2004. Response of three annual weeds to corn population density and nitrogen fertilization timing. *Weed Science* 52, 845–853. <https://doi.org/10.1614/WS-04-028R>
- Hashem, A., Borger, C.P.D., Riethmuller, G., 2010. Weed suppression by crop competition in three crop species in Western Australia. Presented at the Seventeenth Australasian Weeds Conference, New Zealand Plant Protection Society, Christchurch, New Zealand, p. 26:30.
- Heap, I., 2021. Hrac group 5 (legacy c1 c2) resistant smooth pigweed (*Amaranthus hybridus* (syn: *quitensis*)) [WWW Document]. The international survey of herbicide resistant weeds. URL <http://weeds-science.org/Details/Case.aspx?ResistID=453> (accessed 10.19.21).
- Heindorf, C., Reyes-Agüero, J.A., van't Hooft, A., 2021. Local markets: agrobiodiversity reservoirs and access points for farmers' plant propagation materials. *Frontiers in Sustainable Food Systems* 5. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.597822>
- Henckel, L., Börger, L., Meiss, H., Gaba, S., Bretagnolle, V., 2015. Organic fields sustain weed metacommunity dynamics in farmland landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282, 20150002. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0002>
- Henry, M., Cerrutti, N., Aupinel, P., Decourtye, A., Gayraud, M., Odoux, J.-F., Pissard, A., Rüger, C., Bretagnolle, V., 2015. Reconciling laboratory and field assessments of neonicotinoid toxicity to honeybees. *Proc. R. Soc. B.* 282, 20152110. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2110>
- Herek, J.S., Vargas, L., Rinas Trindade, S.A., Rutkoski, C.F., Macagnan, N., Hartmann, P.A., Hartmann, M.T., 2021. Genotoxic effects of glyphosate on *Physalaemus* tadpoles. *Environmental Toxicology and Pharmacology* 81, 103516. <https://doi.org/10.1016/j.etap.2020.103516>
- Hertzog, L.R., 2019. How robust are Structural Equation Models to model misspecification? A simulation study. *arXiv:1803.06186* 25.
- Holman, J.D., Bussan, A.J., Maxwell, B.D., Miller, P.R., Mickelson, J.A., 2004. Spring wheat, canola, and sunflower response to persian dandelion (*Lolium persicum*) interference. *Weed Technology* 18, 509–520.
- Horáková, E., Pospíšilová, L., Vlček, V., Menšík, L., 2020. Changes in the soil's biological and chemical properties due to the land use. *Soil and Water Research* 15, 228–236. <https://doi.org/10.17221/44/2019-SWR>
- Hossard, L., Guichard, L., Pelosi, C., Makowski, D., 2017. Lack of evidence for a decrease in synthetic pesticide use on the main arable crops in France. *Science of The Total Environment* 575, 152–161. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.10.008>
- Hu, L., Robert, C.A.M., Cadot, S., Zhang, X., Ye, M., Li, B., Manzo, D., Chervet, N., Steinger, T., van der Heijden, M.G.A., Schlaeppli, K., Erb, M., 2018. Root exudate metabolites drive plant-soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota. *Nature Communications* 9. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05122-7>
- Huang, H., Labys, W.C., 2002. Environment and trade: a review of issues and methods. *IJGENVI* 2, 100. <https://doi.org/10.1504/IJGENVI.2002.000989>
- Hubbell, S.P., 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hughes, D.W., Boys, K.A., 2015. What we know and don't know about the economic development benefits of local food systems 6.
- Hutchinson, G.E., 1957. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*.
- IGN, 2020. Géoportail : le portail national de la connaissance du territoire mis en œuvre par l'IGN [WWW Document]. URL <https://www.geoportail.gouv.fr/> (accessed 11.24.20).

- Iqbal, J., Wright, D., 1997. Effects of nitrogen supply on competition between wheat and three annual weed species. *Weed Res* 37, 391–400. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.1997.d01-69.x>
- Isbell, F., Adler, P.R., Eisenhauer, N., Fornara, D., Kimmel, K., Kremen, C., Letourneau, D.K., Liebman, M., Polley, H.W., Quijas, S., Scherer-Lorenzen, M., 2017. Benefits of increasing plant diversity in sustainable agroecosystems. *J. Ecol.* 105, 871–879. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12789>
- Jackson, N., Wallace, J., Ong, C., 2000. Tree pruning as a means of controlling water use in an agroforestry system in Kenya. *Forest Ecology and Management* 126, 133–148. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00096-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00096-1)
- Jacobsen, C.S., Hjelmso, M.H., 2014. Agricultural soils, pesticides and microbial diversity. *Current Opinion in Biotechnology* 27, 15–20. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2013.09.003>
- Jacoby, R.P., Kopriva, S., 2019. Metabolic niches in the rhizosphere microbiome: new tools and approaches to analyse metabolic mechanisms of plant–microbe nutrient exchange. *Journal of Experimental Botany* 70, 1087–1094. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery438>
- Jakobsson, S., Bernes, C., Bullock, J.M., Verheyen, K., Lindborg, R., 2018. How does roadside vegetation management affect the diversity of vascular plants and invertebrates? A systematic review. *Environmental Evidence* 7. <https://doi.org/10.1186/s13750-018-0129-z>
- Javaid Akhter, M., Melander, B., Mathiassen, S.K., Labouriau, R., Vendelbo Nielsen, S., Kudsk, P., 2020. growth and phenology of *vulpia myuros* in comparison with *Apera Spica-Venti*, *Alopecurus Myosuroides* and *Lolium Multiflorum* in monoculture and in winter wheat. *Plants* 9, 1495. <https://doi.org/10.3390/plants9111495>
- Jha, S., Kaechele, H., Lana, M., Amjath-Babu, T., Sieber, S., 2020. Exploring farmers’ perceptions of agricultural technologies: a case study from Tanzania. *Sustainability* 12, 998. <https://doi.org/10.3390/su12030998>
- José-María, L., Armengot, L., Blanco-Moreno, J.M., Bassa, M., Sans, F.X., 2010. Effects of agricultural intensification on plant diversity in Mediterranean dryland cereal fields: Agriculture intensity & plant diversity. *J. Appl. Ecol.* 47, 832–840. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01822.x>
- Joshi, D.C., Sood, S., Hosahatti, R., Kant, L., Pattanayak, A., Kumar, A., Yadav, D., Stetter, M.G., 2018. From zero to hero: the past, present and future of grain amaranth breeding. *Theoretical and Applied Genetics* 131, 1807–1823. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3138-y>
- Julve, P., 1998. *Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France.*
- Kaur, S., Kaur, R., Chauhan, B.S., 2018. Understanding crop-weed-fertilizer-water interactions and their implications for weed management in agricultural systems. *Crop Protection* 103, 65–72. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2017.09.011>
- Kay, S., Rega, C., Moreno, G., den Herder, M., Palma, J.H.N., Borek, R., Crous-Duran, J., Freese, D., Giannitsopoulos, M., Graves, A., Jäger, M., Lamersdorf, N., Memedemin, D., Mosquera-Losada, R., Pantera, A., Paracchini, M.L., Paris, P., Roces-Díaz, J.V., Rolo, V., Rosati, A., Sandor, M., Smith, J., Szerencsits, E., Varga, A., Viaud, V., Wawer, R., Burgess, P.J., Herzog, F., 2019. Agroforestry creates carbon sinks whilst enhancing the environment in agricultural landscapes in Europe. *Land Use Policy* 83, 581–593. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2019.02.025>
- Kim, D.S., Marshall, E.J.P., Caseley, J.C., Brain, P., 2006. Modelling interactions between herbicide and nitrogen fertiliser in terms of weed response. *Weed Research* 46, 480–491. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2006.00531.x>
- Klages, K.H., 1942. *Ecological crop geography.* Macmillan company, New York, USA.
- Klages, K.H., 1928. Crop ecology and ecological crop geography in the agronomic curriculum. *Journal of the American Society of Agronomy* 20, 336–353.
- Klarzyńska, A., Kryszak, A., Maćkowiak, Ł., 2020. Segetal species in plant communities of environmental islands in an agricultural landscape in greater Poland. *Applied Ecology and Environmental Research* 18, 4223–4240. https://doi.org/10.15666/aeer/1803_42234240
- Klaus, F., Bass, J., Marholt, L., Müller, B., Klatt, B., Kormann, U., 2015. hedgerows have a barrier effect and channel pollinator movement in the agricultural landscape. *journal of landscape ecology* 8, 22–31. <https://doi.org/10.1515/jlecol-2015-0001>
- Klein, A.-M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tscharntke, T., 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274, 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., van Groenendael, J.M., Klimeš, L., Klimešová, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J.G., Jackel, A.-K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W.A., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H.J., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J.H.C., Eriksson, O., Garnier, E., Peco, B., 2008. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96, 1266–1274. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01430.x>
- Knapp, M., Řezáč, M., 2015. Even the smallest non-crop habitat islands could be beneficial: distribution of carabid beetles and spiders in agricultural landscape. *PLOS ONE* 10, e0123052. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123052>
- Koç, İ., Urgan, E., Güven, A., Ilikhan, B., 2020. Effects of commonly used pesticides (demond, granland and safacol) on non-targeted organisms (wheat plant, soil nematodes, microfungi and aerobic mesophilic bacteria) in Muş Province, Turkey. *Bitlis Eren University Journal of Science and Technology* 10, 16–24. <https://doi.org/10.17678/beuscitech.727148>
- Kokopelli, 2021. *Semences Biologiques, libres de droits et reproductibles.* URL <https://kokopelli-semences.fr/fr/> (accessed 11.16.21).

- Konieczny, P., Dobrucka, R., Mroczek, E., 2013. Using carbon footprint to evaluate environmental issues of food transportation. *Scientific Journal of Logistics* 9, 3–10.
- Kordbacheh, F., Liebman, M., Harris, M., 2020. Strips of prairie vegetation placed within row crops can sustain native bee communities. *PLOS ONE* 15, e0240354. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0240354>
- Körschens, M., Albert, E., Armbruster, M., Barkusky, D., Baumecker, M., Behle-Schalk, L., Bischoff, R., Čergan, Z., Ellmer, F., Herbst, F., Hoffmann, S., Hofmann, B., Kismanyoky, T., Kubat, J., Kunzova, E., Lopez-Fando, C., Merbach, I., Merbach, W., Pardor, M.T., Rogasik, J., Rühlmann, J., Spiegel, H., Schulz, E., Tajnsek, A., Toth, Z., Wegener, H., Zorn, W., 2013. Effect of mineral and organic fertilization on crop yield, nitrogen uptake, carbon and nitrogen balances, as well as soil organic carbon content and dynamics: results from 20 European long-term field experiments of the twenty-first century. *Archives of Agronomy and Soil Science* 59, 1017–1040. <https://doi.org/10.1080/03650340.2012.704548>
- Kovács-Hostyánszki, A., Batáry, P., Báldi, A., Harnos, A., 2011. Interaction of local and landscape features in the conservation of Hungarian arable weed diversity: Weed richness in Hungarian cereal fields. *Applied Vegetation Science* 14, 40–48. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2010.01098.x>
- Kraehmer, H., Laber, B., Rosinger, C., Schulz, A., 2014. Herbicides as weed control agents: State of the art: I. Weed control research and safer technology: The path to modern agriculture. *Plant Physiology* 166, 1119–1131. <https://doi.org/10.1104/pp.114.241901>
- Kristensen, L., Olsen, J., Weiner, J., 2008. Crop density, sowing pattern, and nitrogen fertilization effects on weed suppression and yield in spring wheat. *Weed Science* 56, 97–102. <https://doi.org/10.1614/WS-07-065.1>
- Kruepl, C., Hoad, S., Davies, K., Bertholdsson, N.-O., Paolini, R., 2007. Weed competitiveness; *Susvar Handbook*, 18.
- Kudsk, P., Streibig, J.C., 2003. Herbicides - a two-edged sword. *Weed Research* 43, 90–102. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.2003.00328.x>
- Kühn, I., Durka, W., Klotz, S., 2004. BioFlor - a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology: BioFlor - a plant-trait database. *Diversity and Distributions* 10, 363–365. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00106.x>
- Labajova, K., Höhler, J., Lagerkvist, C.-J., Müller, J., Rommel, J., 2021. Illusion of control in farmers' investment and financing decisions. *Agricultural Finance Review* ahead-of-print. <https://doi.org/10.1108/AFR-09-2020-0140>
- Landis, D.A., 2017. Designing agricultural landscapes for biodiversity-based ecosystem services. *Basic and Applied Ecology* 18, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.07.005>
- Lechenet, M., Bretagnolle, V., Bockstaller, C., Boissinot, F., Petit, M.-S., Petit, S., Munier-Jolain, N.M., 2014. Reconciling pesticide reduction with economic and environmental sustainability in arable farming. *PLoS ONE* 9, e97922. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097922>
- Lechenet, M., Dessaint, F., Py, G., Makowski, D., Munier-Jolain, N., 2017. Reducing pesticide use while preserving crop productivity and profitability on arable farms. *Nature Plants* 3, 17008. <https://doi.org/10.1038/nplants.2017.8>
- Lefcheck, J.S., 2016. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modeling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution* 7, 573–579. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12512>
- Lefroy, E.C., Stirzaker, R.J., 1999. Agroforestry for water management in the cropping zone of southern Australia. *Agroforestry Systems* 45, 277–302.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology: The metacommunity concept. *Ecology Letters* 7, 601–613. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>
- Lemerle, D., Verbeek, B., Coombes, N., 1995. Losses in grain yield of winter crops from *Lolium rigidum* competition depend on crop species, cultivar and season. *Weed Research* 35, 503–509. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1995.tb01648.x>
- Lemoine, C., Sérusiaux, E., Mahy, G., Piqueray, J., 2018. Agro-environmental scheme for segetal plant conservation in Wallonia (Belgium): an assessment in conventional and. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 11.
- Leon, M.E., Schinasi, L.H., Lebailly, P., Beane Freeman, L.E., Nordby, K.-C., Ferro, G., Monnereau, A., Brouwer, M., Tual, S., Baldi, I., Kjaerheim, K., Hofmann, J.N., Kristensen, P., Koutros, S., Straif, K., Kromhout, H., Schüz, J., 2019. Pesticide use and risk of non-Hodgkin lymphoid malignancies in agricultural cohorts from France, Norway and the USA: a pooled analysis from the AGRICOH consortium. *International Journal of Epidemiology* 48, 1519–1535. <https://doi.org/10.1093/ije/dyz017>
- Letourneau, D.K., Armbrrecht, I., Rivera, B.S., Lerma, J.M., Carmona, E.J., Daza, M.C., Escobar, S., Galindo, V., Gutiérrez, C., López, S.D., Mejía, J.L., Rangel, A.M.A., Rangel, J.H., Rivera, L., Saavedra, C.A., Torres, A.M., Trujillo, A.R., 2011. Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications* 21, 9–21. <https://doi.org/10.1890/09-2026.1>
- Li, M., Wang, J., Chen, K., Wu, L., 2020. Willingness and behaviors of farmers' green disposal of pesticide packaging waste in Henan, China: a perceived value formation mechanism perspective. *International Journal of Environmental Research and Public Health* 17, 3753. <https://doi.org/10.3390/ijerph17113753>
- Lin, B.B., 2010. The role of agroforestry in reducing water loss through soil evaporation and crop transpiration in coffee agroecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology* 150, 510–518. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2009.11.010>
- Lin, T., Ko, A.P., Than, M.M., Catacutan, D.C., Finlayson, R.F., Isaac, M.E., 2021. Farmer social networks: The role of advice ties and organizational leadership in agroforestry adoption. *PLOS ONE* 16, e0255987. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0255987>

- Lutman, P.J.W., Moss, S.R., Cook, S., Welham, S.J., 2013. A review of the effects of crop agronomy on the management of *Alopecurus myosuroides*. *Weed Res* 53, 299–313. <https://doi.org/10.1111/wre.12024>
- Maathai, W., 2003. *The green belt movement: sharing the approach and the experience*. Lantern Books, New York, USA.
- MacArthur, R., Levins, R., 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist* 101, 377–385. <https://doi.org/10.1086/282505>
- MacArthur, R.H., 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*, Harper & Row. ed.
- MacInnis, G., Forrest, J.R.K., 2020. Field design can affect cross-pollination and crop yield in strawberry (*Fragaria x ananassa* D.). *Agriculture, Ecosystems & Environment* 289, 106738. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106738>
- MacLaren, C., Labuschagne, J., Swanepoel, P.A., 2021. Tillage practices affect weeds differently in monoculture vs. crop rotation. *Soil and Tillage Research* 205, 104795. <https://doi.org/10.1016/j.still.2020.104795>
- MacLaren, C., Storkey, J., Menegat, A., Metcalfe, H., Dehnen-Schmutz, K., 2020. An ecological future for weed science to sustain crop production and the environment. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 40. <https://doi.org/10.1007/s13593-020-00631-6>
- MacLaren, C., Storkey, J., Strauss, J., Swanepoel, P., Dehnen-Schmutz, K., 2019. Livestock in diverse cropping systems improve weed management and sustain yields whilst reducing inputs. *Journal of Applied Ecology* 56, 144–156. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13239>
- Mahaut, L., Cheptou, P.-O., Fried, G., Munoz, F., Storkey, J., Vasseur, F., Violle, C., Bretagnolle, F., 2020. Weeds: Against the Rules? *Trends in Plant Science*. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.05.013>
- Mahaut, L., Fried, G., Gaba, S., 2018. Patch dynamics and temporal dispersal partly shape annual plant communities in ephemeral habitat patches. *Oikos* 127, 147–159. <https://doi.org/10.1111/oik.04415>
- Marshall, E.J.P., 1989. Distribution patterns of plants associated with arable field edges. *Journal of Applied Ecology* 26, 247–57. <https://doi.org/10.2307/2403665>
- Marshall, E.J.P., Brown, V.K., Boatman, N.D., Lutman, P.J.W., Squire, G.R., Ward, L.K., 2003. The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields. *Weed Research* 43, 77–89. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.2003.00326.x>
- Marshall, E.J.P., Moonen, A.C., 2002. Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 89, 5–21. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00315-2](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00315-2)
- Martin, K., Sauerborn, J., 2006. *Agrarökologie*, UTB2793. Ulmer, Stuttgart, Germany.
- Martinez, S., Hand, M., Pra, M.D., Pollack, S., Ralston, K., Smith, T., Vogel, S., Clark, S., Lohr, L., Low, S., Newman, C., 2010. *Local food systems: concepts, impacts, and issues*. Economic Research Report 87.
- Mcgill, B., Enquist, B., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- Medeiros, H.R., Thibes Hoshino, A., Ribeiro, M.C., de Oliveira Menezes Junior, A., 2016. Landscape complexity affects cover and species richness of weeds in Brazilian agricultural environments. *Basic and Applied Ecology* 17, 731–740. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.10.001>
- Melander, B., Munier-Jolain, N., Charles, R., Wirth, J., Schwarz, J., van der Weide, R., Bonin, L., Jensen, P.K., Kudsk, P., 2013. European perspectives on the adoption of nonchemical weed management in reduced-tillage systems for arable crops. *Weed technol.* 27, 231–240. <https://doi.org/10.1614/WT-D-12-00066.1>
- Meraner, M., Finger, R., 2019. Risk perceptions, preferences and management strategies: evidence from a case study using German livestock farmers. *Journal of Risk Research* 22, 110–135. <https://doi.org/10.1080/13669877.2017.1351476>
- Metcalfe, H., Milne, A.E., Coleman, K., Murdoch, A.J., Storkey, J., 2019. Modelling the effect of spatially variable soil properties on the distribution of weeds. *Ecological Modelling* 396, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.11.002>
- Ministère de la Transition écologique et solidaire, 2018. *Plan Ecophyto II+*.
- Ministère de l’agriculture et de l’alimentation, 2021. *Publication des données provisoires des ventes de produits phytopharmaceutiques en 2020* [WWW Document]. URL <https://agriculture.gouv.fr/publication-des-donnees-provisoires-des-ventes-de-produits-phytopharmaceutiques-en-2020> (accessed 10.10.21).
- Mohler, C.L., 2001. Enhancing the competitive ability of crops, in: *Ecological Management of Agricultural Weeds*. Cambridge.
- Möhring, N., Gaba, S., Finger, R., 2019. Quantity based indicators fail to identify extreme pesticide risks. *Science of The Total Environment* 646, 503–523. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.07.287>
- Moraru, P.I., Rusu, T., 2012. Effect of tillage systems on soil moisture, soil temperature, soil respiration and production of wheat, maize and soybean crops 5.
- Moreau, D., Busset, H., Matejicek, A., Munier-Jolain, N., 2014. The ecophysiological determinants of nitrophily in annual weed species. *Weed Research* 54, 335–346. <https://doi.org/10.1111/wre.12090>
- Moreau, D., Pointurier, O., Nicolardot, B., Villerd, J., Colbach, N., 2020. In which cropping systems can residual weeds reduce nitrate leaching and soil erosion? *European Journal of Agronomy* 119, 126015. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126015>
- Morris, C., Potter, C., 1995. Recruiting the new conservationists: Farmers’ adoption of agri-environmental schemes in the U.K. *Journal of Rural Studies* 11, 51–63. [https://doi.org/10.1016/0743-0167\(94\)00037-A](https://doi.org/10.1016/0743-0167(94)00037-A)
- Moss, S.R., Storkey, J., Cussans, J.W., Perryman, S.A.M., Hewitt, M.V., 2004. Symposium The Broadbalk long-term experiment at Rothamsted: what has it told us about weeds? *Weed Science* 52, 864–873. <https://doi.org/10.1614/WS-04-012R1>

- Mueller, N.D., Gerber, J.S., Johnston, M., Ray, D.K., Ramankutty, N., Foley, J.A., 2012. Closing yield gaps through nutrient and water management. *Nature* 490, 254–257. <https://doi.org/10.1038/nature11420>
- Muñoz, J.P., Bleak, T.C., Calaf, G.M., 2020. Glyphosate and the key characteristics of an endocrine disruptor: A review. *Chemosphere* 128619. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.128619>
- Nicholls, C.I., Altieri, M.A., 2018. Pathways for the amplification of agroecology. *Agroecology and sustainable food systems* 42, 1170–1193. <https://doi.org/10.1080/21683565.2018.1499578>
- Nightwish, 2007. *Amaranth. Nuclear Blast Records, Dark Passion Play.*
- Norsworthy, J.K., Ward, S.M., Shaw, D.R., Llewellyn, R.S., Nichols, R.L., Webster, T.M., Bradley, K.W., Frisvold, G., Powles, S.B., Burgos, N.R., Witt, W.W., Barrett, M., 2012. Reducing the risks of herbicide resistance: Best management practices and recommendations. *Weed Science* 60, 31–62. <https://doi.org/10.1614/WS-D-11-00155.1>
- Odum, E.P., 1969. The Strategy of Ecosystem Development: An understanding of ecological succession provides a basis for resolving man's conflict with nature. *Science* 164, 262–270. <https://doi.org/10.1126/science.164.3877.262>
- Oerke, E.-C., 2006. Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science* 144, 31–43. <https://doi.org/10.1017/S0021859605005708>
- Ollivier, G., Magda, D., Mazé, A., Plumecocq, G., Lamine, C., 2018. Agroecological transitions: What can sustainability transition frameworks teach us? An ontological and empirical analysis. *Ecology and Society* 23. <https://doi.org/10.5751/ES-09952-230205>
- Olsen, J., Kristensen, L., Weiner, J., Griepentrog, H., 2005. Increased density and spatial uniformity increase weed suppression by spring wheat. *Weed Research* 45, 316–321. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2005.00456.x>
- Ongono, J.S., Béranger, R., Baghdadli, A., Mortamais, M., 2020. Pesticides used in Europe and autism spectrum disorder risk: can novel exposure hypotheses be formulated beyond organophosphates, organochlorines, pyrethroids and carbamates? - A systematic review. *Environmental Research* 187, 109646. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2020.109646>
- Pallavicini, Y., Bastida, F., Hernández-Plaza, E., Petit, S., Izquierdo, J., Gonzalez-Andujar, J.L., 2020. Local factors rather than the landscape context explain species richness and functional trait diversity and responses of plant assemblages of mediterranean cereal field margins. *Plants* 9, 778. <https://doi.org/10.3390/plants9060778>
- Pannacci, E., Tei, F., 2014. Effects of mechanical and chemical methods on weed control, weed seed rain and crop yield in maize, sunflower and soybean. *Crop Protection* 64, 51–59. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2014.06.001>
- Papadakis, J.S., 1938. *Écologie agricole, Bibliothèque agronomique belge.* ed. Librairie agricole.
- Parmelee, R.W., Beare, M.H., Blair, J.M., 1989. Decomposition and nitrogen dynamics of surface weed residues in no-tillage agroecosystems under drought conditions: Influence of resource quality on the decomposer community. *Soil Biology and Biochemistry* 21, 97–103. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(89\)90017-5](https://doi.org/10.1016/0038-0717(89)90017-5)
- Pellerin, S., Bamière, L., Savini, I., Réchauchère, O., 2021. Stocker du carbone dans les sols français. éditions Quae. <https://doi.org/10.35690/978-2-7592-3149-2>
- Pelosi, C., Bertrand, C., Daniele, G., Coeurdassier, M., Benoit, P., Néliu, S., Lafay, F., Bretagnolle, V., Gaba, S., Vulliet, E., Fritsch, C., 2021. Residues of currently used pesticides in soils and earthworms: A silent threat? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 305, 107167. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107167>
- Perrot, T., Gaba, S., Roncoroni, M., Gautier, J.-L., Bretagnolle, V., 2018. Bees increase oilseed rape yield under real field conditions. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 266, 39–48. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.07.020>
- Perrot, T., Rusch, A., Coux, C., Gaba, S., Bretagnolle, V., 2021. Proportion of grassland at landscape scale drives natural pest control services in agricultural landscapes. *Front. Ecol. Evol.* 9, 607023. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.607023>
- Petit, S., Cordeau, S., Chauvel, B., Bohan, D., Guillemin, J.-P., Steinberg, C., 2018. Biodiversity-based options for arable weed management. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 38. <https://doi.org/10.1007/s13593-018-0525-3>
- Petit, S., Gaba, S., Grison, A.-L., Meiss, H., Simmoneau, B., Munier-Jolain, N., Bretagnolle, V., 2016. Landscape scale management affects weed richness but not weed abundance in winter wheat fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 223, 41–47. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.02.031>
- Piercy, M., 1976. *Woman at the edge of time.* Fawcett Books, New York, USA.
- Plewis, I., 2020. Modelling long-term impacts of Bt cotton. *Nature Plants* 6, 1320–1320. <https://doi.org/10.1038/s41477-020-00789-7>
- Plewis, I., 2014. Indian farmer suicides: Is GM cotton to blame? *Significance* 11, 14–18. <https://doi.org/10.1111/j.1740-9713.2014.00719.x>
- Poggio, S.L., 2012. Cambios florísticos en comunidades de malezas: un marco conceptual basado en reglas de ensamblaje. *Ecología austral* 22, 150–158.
- Powles, S.B., Yu, Q., 2010. Evolution in action: plants resistant to herbicides. *Annual Review of Plant Biology* 61, 317–347. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112119>
- Pretty, J.N., Brett, C., Gee, D., Hine, R.E., Mason, C.F., Morison, J.I.L., Raven, H., Rayment, M.D., van der Bijl, G., 2000. An assessment of the total external costs of UK agriculture. *Agricultural Systems* 65, 113–136. [https://doi.org/10.1016/S0308-521X\(00\)00031-7](https://doi.org/10.1016/S0308-521X(00)00031-7)
- Pyšek, P., Lepš, J., 1991. Response of a weed community to nitrogen fertilization: a multivariate analysis. *Journal of Vegetation Science* 2, 237–244. <https://doi.org/10.2307/3235956>
- Pywell, R.F., Heard, M.S., Woodcock, B.A., Hinsley, S., Ridding, L., Nowakowski, M., Bullock, J.M., 2015. Wildlife-friendly farming increases crop yield: evidence for ecological intensification. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282, 20151740. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1740>

- R Core Team, 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rabdeau, J., Arroyo, B., Mougeot, F., Badenhausser, I., Bretagnolle, V., Monceau, K., 2021. Do human infrastructures shape nest distribution in the landscape depending on individual personality in a farmland bird of prey? *J Anim Ecol* 1365-2656.13586. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13586>
- Rathke, G., Behrens, T., Diepenbrock, W., 2006. Integrated nitrogen management strategies to improve seed yield, oil content and nitrogen efficiency of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.): A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 117, 80–108. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.04.006>
- Relyea, R.A., 2009. A cocktail of contaminants: how mixtures of pesticides at low concentrations affect aquatic communities. *Oecologia* 159, 363–376. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1213-9>
- Richner, N., Holderegger, R., Linder, H.P., Walter, T., 2015. Reviewing change in the arable flora of Europe: a meta-analysis. *Weed Research* 55, 1–13. <https://doi.org/10.1111/wre.12123>
- Ritchie, H., 2021. Can we reduce fertilizer use without sacrificing food production? Our world in data. URL <https://ourworldindata.org/reducing-fertilizer-use> (accessed 11.9.21).
- Robertson, G.P., Vitousek, P.M., 2009. Nitrogen in agriculture: balancing the cost of an essential resource. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 34, 97–125. <https://doi.org/10.1146/annurev.environ.032108.105046>
- Roschewitz, I., Gabriel, D., Tschamtker, T., Thies, C., 2005. The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming: Landscape complexity and weed species diversity. *Journal of Applied Ecology* 42, 873–882. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01072.x>
- Ruisi, P., Frangipane, B., Amato, G., Frenda, A.S., Plaia, A., Giambalvo, D., Saia, S., 2015. Nitrogen uptake and nitrogen fertilizer recovery in old and modern wheat genotypes grown in the presence or absence of interspecific competition. *Front. Plant Sci.* 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00185>
- Ruiz-Rosado, O., 2006. Agroecología: una disciplina que tiende a la transdisciplina. *Interiencia* 31, 140–145.
- Rust, N.A., Stankovics, P., Jarvis, R.M., Morris-Trainor, Z., de Vries, J.R., Ingram, J., Mills, J., Glikman, J.A., Parkinson, J., Toth, Z., Hansda, R., McMorran, R., Glass, J., Reed, M.S., 2021. Have farmers had enough of experts? *Environmental Management*. <https://doi.org/10.1007/s00267-021-01546-y>
- Ryan, M.R., Smith, R.G., Mortensen, D.A., Teasdale, J.R., Curran, W.S., Seidel, R., Shumway, D.L., 2009. Weed-crop competition relationships differ between organic and conventional cropping systems: Weed-crop competition in organic and conventional systems. *Weed Research* 49, 572–580. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2009.00736.x>
- Sánchez-Bayo, F., Wyckhuys, K.A.G., 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation* 232, 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- Sanderson Bellamy, A., Ioris, A., 2017. Addressing the Knowledge Gaps in Agroecology and Identifying Guiding Principles for Transforming Conventional Agri-Food Systems. *Sustainability* 9, 330. <https://doi.org/10.3390/su9030330>
- Sardana, V., Mahajan, G., Jabran, K., Chauhan, B.S., 2017. Role of competition in managing weeds: An introduction to the special issue. *Crop Protection* 95, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2016.09.011>
- Schneider, A., Huyghe, C., 2015. Les légumineuses pour des systèmes agricoles et alimentaires durables. éditions Quae. <https://doi.org/10.35690/978-2-7592-2335-0>
- Scurlock, J.M.O., Hall, D.O., 1998. The global carbon sink: a grassland perspective. *Global Change Biology* 4, 229–233. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1998.00151.x>
- Shaner, D.L., 2014. Lessons learned from the history of herbicide resistance. *Weed Science* 62, 427–431. <https://doi.org/10.1614/WS-D-13-00109.1>
- Sharma, A., Kumar, V., Shahzad, B., Tanveer, M., Sidhu, G.P.S., Handa, N., Kohli, S.K., Yadav, P., Bali, A.S., Parihar, R.D., Dar, O.I., Singh, K., Jasrotia, S., Bakshi, P., Ramakrishnan, M., Kumar, S., Bhardwaj, R., Thukral, A.K., 2019. Worldwide pesticide usage and its impacts on ecosystem. *SN Applied Sciences* 1. <https://doi.org/10.1007/s42452-019-1485-1>
- Sheriff, G., 2005. Efficient waste? Why farmers over-apply nutrients and the implications for policy design. *Rev Agricultural Economics* 27, 542–557. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9353.2005.00263.x>
- Shiva, V., 2016. Who really feeds the world? The failures of agribusiness and the promise of agroecology, North Atlantic Books. Ed.
- Singh, M., Singh, M.K., Singh, S.P., Sahu, R., 2015. Herbicide and nitrogen application effects on weeds and yield of wheat. *Indian Journal of Weed Science* 47, 125–130.
- Skrajna, T., 2020. Impact of agriculture intensification on the floristic diversity of the forest-field ecotone. *Polish Journal of Ecology* 68, 47. <https://doi.org/10.3161/15052249PJE2020.68.1.005>
- Smith, P., 2014. Do grasslands act as a perpetual sink for carbon? *Global Change Biology* 20, 2708–2711. <https://doi.org/10.1111/gcb.12561>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2009.00745.x>
- Smukler, S.M., Sánchez-Moreno, S., Fonte, S.J., Ferris, H., Klonsky, K., O’Geen, A.T., Scow, K.M., Steenwerth, K.L., Jackson, L.E., 2010. Biodiversity and multiple ecosystem functions in an organic farmscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 139, 80–97. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.07.004>

- Sønderskov, M., Swanton, C.J., Kudsk, P., 2012. Influence of nitrogen rate on the efficacy of herbicides with different modes of action: Impact of nitrogen rate on herbicide efficacy. *Weed Research* 52, 169–177. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2012.00906.x>
- Stefan, L., Engbersen, N., Schöb, C., 2021a. Crop–weed relationships are context-dependent and cannot fully explain the positive effects of intercropping on yield. *Ecol Appl.* <https://doi.org/10.1002/eap.2311>
- Stefan, L., Hartmann, M., Engbersen, N., Six, J., Schöb, C., 2021b. Positive effects of crop diversity on productivity driven by changes in soil microbial composition. *Front. Microbiol.* 12, 660749. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.660749>
- Stenberg, M., Aronsson, H., Lindén, B., Rydberg, T., Gustafson, A., 1999. Soil mineral nitrogen and nitrate leaching losses in soil tillage systems combined with a catch crop. *Soil and Tillage Research* 50, 115–125. [https://doi.org/10.1016/S0167-1987\(98\)00197-4](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(98)00197-4)
- Steward, P.R., Thierfelder, C., Dougill, A.J., Ligowe, I., 2019. Conservation agriculture enhances resistance of maize to climate stress in a Malawian medium-term trial. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 277, 95–104. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.07.009>
- Stoate, C., Boatman, N., Borralho, R., Carvalho, C.R., Snoo, G.R. d., Eden, P., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management* 63, 337–365. <https://doi.org/10.1006/jema.2001.0473>
- Storkey, J., Cussans, J.W., Lutman, P.J.W., Blair, A.M., 2003. The combination of a simulation and an empirical model of crop/weed competition to estimate yield loss from *Alopecurus myosuroides* in winter wheat. *Field Crops Research* 84, 291–301. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(03\)00096-0](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(03)00096-0)
- Storkey, J., Mead, A., Addy, J., MacDonald, A.J., 2021. Agricultural intensification and climate change have increased the threat from weeds. *Glob Change Biol* 27, 2416–2425. <https://doi.org/10.1111/gcb.15585>
- Storkey, J., Neve, P., 2018. What good is weed diversity? *Weed Research* 58, 239–243. <https://doi.org/10.1111/wre.12310>
- Struelens, Q., 2020. Gestion durable des ravageurs dans les Andes tropicales: une approche transdisciplinaire et multi-échelle. Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- Sullivan, E.R., Powell, I., Ashton, P.A., 2018. Long-term hay meadow management maintains the target community despite local-scale species turnover. *Folia Geobotanica* 53, 159–173. <https://doi.org/10.1007/s12224-018-9322-7>
- Sun, Z., Sokolova, E., Brittain, J.E., Saltveit, S.J., Rauch, S., Meland, S., 2019. Impact of environmental factors on aquatic biodiversity in roadside stormwater ponds. *Scientific Reports* 9. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42497-z>
- Sweeney, A.E., Renner, K.A., Laboski, C., Davis, A., 2008. Effect of fertilizer nitrogen on weed emergence and growth. *Weed Science* 56, 714–721. <https://doi.org/10.1614/WS-07-096.1>
- The Guardian, 2014. India's farmer suicides: are deaths linked to GM cotton? – in pictures.
- The Royal society, 2016. What GM crops are currently being grown and where? [WWW Document]. URL <https://royalsociety.org/topics-policy/projects/gm-plants/what-gm-crops-are-currently-being-grown-and-where/> (accessed 11.23.21).
- Thiney, U., Banterng, P., Gonkhamdee, S., Katawatin, R., 2019. Distributions of alien invasive weeds under climate change scenarios in mountainous Bhutan. *Agronomy* 9, 442. <https://doi.org/10.3390/agronomy9080442>
- Tilman, D., 1982. Resource competition and community structure, Princeton University Press. ed. Princeton.
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., Polasky, S., 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418, 671–677. <https://doi.org/10.1038/nature01014>
- Tilman, D., Clark, M., 2014. Global diets link environmental sustainability and human health. *Nature* 515, 518–522. <https://doi.org/10.1038/nature13959>
- Tischler, W., 1965. Agrarökologie. Gustav Fischer Verlag, Jena, Germany.
- Tison, J.-M., de Foucault, B., 2014. Flora Gallica : Flore de France, Biotope. ed. Mèze.
- Tissier, M.L., Kletty, F., Handrich, Y., Habold, C., 2018. Monocultural sowing in mesocosms decreases the species richness of weeds and invertebrates and critically reduces the fitness of the endangered European hamster. *Oecologia* 186, 589–599. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-4025-y>
- Tuck, S.L., Winqvist, C., Mota, F., Ahnström, J., Turnbull, L.A., Bengtsson, J., 2014. Land-use intensity and the effects of organic farming on biodiversity: a hierarchical meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 51, 746–755. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12219>
- Ulber, L., Steinmann, H.-H., Klimek, S., Isselstein, J., 2009. An on-farm approach to investigate the impact of diversified crop rotations on weed species richness and composition in winter wheat. *Weed Research* 49, 534–543. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2009.00722.x>
- UNEP, 2016. Global gender and environment outlook. UN Environment, Nairobi, Kenya.
- van der Meulen, A., Chauhan, B.S., 2017. A review of weed management in wheat using crop competition. *Crop Protection* 95, 38–44. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2016.08.004>
- van Valen, L., 1973. A new evolutionary law. *Evolution theory* 1, 1–30.
- Velička, R., Marcinkevičienė, A., Pupalienė, R., Butkevičienė, L.M., Kosteckas, R., Čekanauskas, S., Kriaučiūnienė, Z., 2016. Winter oilseed rape and weed competition in organic farming using non-chemical weed control. *Zemdirbyste-Agriculture* 103, 11–20. <https://doi.org/10.13080/z-a.2016.103.002>
- Venskutonis, P.R., Kraujalis, P., 2013. Nutritional components of amaranth seeds and vegetables: a review on composition, properties, and uses: nutritional components of amaranth seeds and vegetables.... *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety* 12, 381–412. <https://doi.org/10.1111/1541-4337.12021>

- Veromann, E., Kevvää, R., Luik, A., Williams, I.H., 2008. Do cropping system and insecticide use in spring oilseed rape affect the abundance of pollen beetles (*Meligethes aeneus* Fab.) on the crop? *International Journal of Pest Management* 54, 1–4. <https://doi.org/10.1080/09670870701376374>
- Vidotto, F., De Palo, F., Ferrero, A., 2013. Effect of short-duration high temperatures on weed seed germination: High temperatures affecting weed seeds. *Annals of Applied Biology* 454–465. <https://doi.org/10.1111/aab.12070>
- Vila-Aiub, 2019. Fitness of herbicide-resistant weeds: current knowledge and implications for management. *Plants* 8, 469. <https://doi.org/10.3390/plants8110469>
- Violle, C., Garnier, E., Leconteur, J., Roumet, C., Pouteur, C., Blanchard, A., Navas, M.-L., 2009. Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia* 160, 747–755. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1333-x>
- Wang, L., Liu, Q., Dong, X., Liu, Y., Lu, J., 2019. Herbicide and nitrogen rate effects on weed suppression, N uptake, use efficiency and yield in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Global Ecology and Conservation* 17, e00529. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00529>
- Wang, L., Zhuo, W., Pei, Z., Tong, X., Han, W., Fang, S., 2021. Using Long-Term Earth Observation Data to Reveal the Factors Contributing to the Early 2020 Desert Locust Upsurge and the Resulting Vegetation Loss. *Remote Sensing* 13, 680. <https://doi.org/10.3390/rs13040680>
- Wang, W., Yuan, J., Gao, S., Li, T., Li, Y., Vinay, N., Mo, F., Liao, Y., Wen, X., 2020. Conservation tillage enhances crop productivity and decreases soil nitrogen losses in a rainfed agroecosystem of the Loess Plateau, China. *Journal of Cleaner Production* 274, 122854. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2020.122854>
- Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T., Bentivenga, S., 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 366, 2403–2413.
- Wezel, A., Bellon, S., Doré, T., Francis, C., Vallod, D., David, C., 2009. Agroecology as a science, a movement and a practice. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 29, 503–515. <https://doi.org/10.1051/agro/2009004>
- Wezel, A., Casagrande, M., Celette, F., Vian, J.-F., Ferrer, A., Peigné, J., 2014. Agroecological practices for sustainable agriculture. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 34, 1–20. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0180-7>
- Wezel, A., Herren, B.G., Kerr, R.B., Barrios, E., Gonçalves, A.L.R., Sinclair, F., 2020. Agroecological principles and elements and their implications for transitioning to sustainable food systems. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 40. <https://doi.org/10.1007/s13593-020-00646-z>
- Willoquet, L., Aubertot, J.N., Lebard, S., Robert, C., Lannou, C., Savary, S., 2008. Simulating multiple pest damage in varying winter wheat production situations. *Field Crops Research* 107, 12–28. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.12.013>
- Wilson, C., Tisdell, C., 2001. Why farmers continue to use pesticides despite environmental, health and sustainability costs. *Ecological Economics* 39, 449–462. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(01\)00238-5](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(01)00238-5)
- Wintermantel, D., Odoux, J., Chadœuf, J., Bretagnolle, V., 2019. Organic farming positively affects honeybee colonies in a flower-poor period in agricultural landscapes. *J Appl Ecol* 1365–2664.13447. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13447>
- Wintermantel, D., Odoux, J.-F., Decourtye, A., Henry, M., Allier, F., Bretagnolle, V., 2020. Neonicotinoid-induced mortality risk for bees foraging on oilseed rape nectar persists despite EU moratorium. *Science of The Total Environment* 704, 135400. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135400>
- Woodcock, B.A., Isaac, N.J.B., Bullock, J.M., Roy, D.B., Garthwaite, D.G., Crowe, A., Pywell, R.F., 2016. Impacts of neonicotinoid use on long-term population changes in wild bees in England. *Nat Commun* 7, 12459. <https://doi.org/10.1038/ncomms12459>
- Worthington, M., Reberg-Horton, C., 2013. Breeding cereal crops for enhanced weed suppression: optimizing allelopathy and competitive ability. *Journal of Chemical Ecology* 39, 213–231. <https://doi.org/10.1007/s10886-013-0247-6>
- Xiang, Z., Tian, Q., Li, Q., 2021. Perceived risk, environmental attitude and fertilizer application by vegetable farmers in China. *International Journal of Low-Carbon Technologies* 16, 683–690. <https://doi.org/10.1093/ijlct/ctaa101>
- Yue, Y., Keli, Z., Liang, L., Qianhong, M., Jianyong, L., 2019. Estimating long-term erosion and sedimentation rate on farmland using magnetic susceptibility in northeast China. *Soil and Tillage Research* 187, 41–49. <https://doi.org/10.1016/j.still.2018.11.011>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126009>
- Zargar, M., Bayat, M., Lyashko, M., Chauhan, B., 2019. Postemergence herbicide applications impact Canada thistle control and spring wheat yields. *Agronomy Journal* 111, 2874–2880. <https://doi.org/10.2134/agronj2019.02.0125>
- Zeder, M.A., 2008. Domestication and early agriculture in the Mediterranean Basin: Origins, diffusion, and impact. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 11597–11604. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801317105>
- Zimdahl, R.L., 2004. Definition of plant competition, in: *Weed-Crop Competition : A Review*. Blackwell Publishing Professional, Ames, IA, pp. 6–8.
- Zirbel, C.R., Grman, E., Bassett, T., Brudvig, L.A., 2019. Landscape context explains ecosystem multifunctionality in restored grasslands better than plant diversity. *Ecology* 100, e02634. <https://doi.org/10.1002/ecy.2634>
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science+Business Media, New York, USA.

Remerciements

Vous remarquerez lors de la lecture de la thèse la forme inclusive que j'ai choisie d'utiliser. En effet, l'agroécologie et les enjeux sociétaux requièrent une meilleure inclusion et une meilleure égalité entre tous les humains. Je souhaite donc tout d'abord remercier *Tatiana*, pour m'avoir fait comprendre le sens et l'importance de la phrase précédente. Merci pour ton engagement, ta motivation à changer le monde en meilleur et pour m'avoir ouvert un peu plus les yeux sur certaines réalités. Merci également pour tes relectures qui ont pu largement contribuer à ce manuscrit et pour l'infaillible soutien.

Je tiens à remercier le jury de la thèse, *Guillaume Fried*, *Nathalie Machon*, *Audrey Alignier* et *Pascale Garcia*, qui ont accepté la lecture de ce manuscrit, que j'espère la plus agréable possible, leur présence (virtuelle ou non) et le temps accordé pour la soutenance.

Je remercie l'encadrement de la thèse, *Sabrina Gaba* et *Olivier Martin*, co-directrice et co-directeur respectifs pour m'avoir proposé cette thèse, et dont le sujet m'a inspiré dès le début. Vos conseils, votre compréhension- et parfois incompréhension lors de mes quelques mauvaises formulations d'idées...- , sur des nombreux petits bouts de la thèse m'ont particulièrement aidé, et aussi plus généralement sur le monde de la recherche. De même, je souhaite par la même occasion remercier les membres des comités de thèse, qui ont su porter un regard extérieur et rectifier certains points importants, *Florence Carpentier*, *Joël Chadoeuf* et *François Munoz*.

Dans l'aspect pédagogique, je me dois de remercier également ceux grâce à qui cette thèse a été possible, c'est à dire tous ceux que j'ai pu côtoyer dans mon cursus universitaire à Lille, notamment le master BEE et EcoRemid, mais aussi les profs de bota de la fac de pharma qui m'ont donné un petit goût de plantes (*F. Dupont* et *B. de Foucault*). Enfin, ceux qui m'ont formé à travers les stages ('Dank je wel' *Pieter de Frenne*, à *Coralie Bompard*, *Yves Piquot*, *Nina Hautekeète*, *François Massol* et *Natasha de Manincor* (grazie!)) ou d'autres formations !

Une thèse étant un travail d'équipe, je me dois également d'inclure tous ceux qui ont fait de cette aventure une possibilité et une réussite, c'est à dire que je peux remercier beaucoup de monde et en premier lieu l'équipe Agripop, dont le chef d'équipe Vincent Bretagnolle, qui m'a annoncé qu'il y a 600 personnes à remercier, c'est à dire impliquées tôt ou tard dans la Zone Atelier – à ce sujet je vous invite à lire le livre dont il est l'auteur, sorti cette année. Plus particulièrement sur la Zone Atelier, et lors de mes nombreuses sorties terrain nécessaires aux études présentées ci-après, je remercie avant tout les botanistes *Léa Marie*, *Valentin Cornet*, *Thomas Masclaux*, *Émilie Cadet*, mais aussi tous ceux que j'ai pu côtoyer pour

que le terrain se passe pour le mieux, et pour recueillir ces précieuses données : *Jean-Luc A* et *Alexis* (intemporels du terrain), *Marion, Fabien, Solenne, Landry, Marie, Guillaume, Edo, Agathe, Jérôme, Alice, Clotilde, Jeanne, Théo, Yoanna, Karine, Juliette, Ludivine, Stève, Sandra, Florent, Gaspard, Charlotte, Alexis, Laura, Ambroise, Claire, Bernie, Elodie, Lucas, Samuel, Ludo* et *Maxime*. Le terrain pour les données, mais le bureau pour les analyser, discuter des problématiques, des analyses, mais aussi de ce qui n'est pas du boulot, et à ce titre, je remercie tous ceux avec qui j'ai pu partager le bureau. Dans l'ordre chronologique je citerai *Lucas*, qui m'a intégré dès mon 1er jour à Chizé dans la team doctorants, puis la team HEst47 qui sont restés plus ou moins longtemps : *Yoanna, Maxime, Jérôme, Emilie, Ludo* et *Claire* ; et *Yves*, qui était souvent un peu là aussi vers 16h derrière ces murs de papier. Et enfin, je remercie tous les autres membres d'*Agripop*, ni du terrain, ni du bureau, mais là en cas de besoin, *Hugo, Simon, Karine, Jérôme, Sylvie, Elsa, Niklas, Olympe, Marilyn, Léo, Fabien, Léa, Elva, Emma, Thomas, Dimitri, Rui, Carolina...*

Enfin, en plus de l'équipe, c'est tout le labo que je tiens à remercier, sans que je puisse tous vous citer. Le *CEBC*, ce petit écosystème de recherche particulier au milieu de la forêt. J'espère que par la suite, tous ceux y passant, plus ou moins longtemps, puissent s'y sentir bien (merci aux services communs !), et continuent toutes les études, locales comme celles qui permettent d'imaginer des horizons différents, notamment austraux et boréaux !

Je tiens par ailleurs à remercier et encourager les doctorants que j'ai pu croiser à Chizé (*Anaïs, Loïc, Agathe, Claire, Mathilde, Martin, Mati, Matthias, Maxime, Pauline, Léa, Léa, Gopal, Jérôme, Kristina, Ludo, Émilienne, William*)– et féliciter les néo-docteurs (*Stophe, Alex, Juliette, Candice, Sophie, Léa, Eugénie, Julie, Tim, Lucas, Sydney, Marion, Erika, Dimitri, Anaïs*).

Merci à tous ceux avec qui j'ai pu partager des moments spéciaux notamment sur le terrain d'ultimate ou en soirées (jeux, bières, mölkky, raclette, carbonnade, barbecue, les 4 juillet et feux d'artifices pas discrets, couscous, pierogi, indien, hâches et hydromel, Noël, ventrigrisse (sport officiel chizéen?), et tant d'autres!!! ; Les Chizéens au marché de Chizé, à la oncherie, les stagiaires de busards ou les Niortais (Rdv au 45B !) - ou tout le monde réunis au Bora Bora, à la Forge de Fors, ou à la taverne des vikings !

Je me permettrais une mention à la team saison 2021 pour toutes les activités qu'on a pu faire dans la région et ainsi rattraper celles qu'un virus a empêchées en 2020, dans la région autant en bota ou en insectes (la bota en ch'ti et avec une bière, certains comprendront), que pour juste chiller ou faire les touristes, les visites culturelles et festives, aller faire trempette, tous ces moments resteront inoubliables !

Parmi ceux-ci *Maxime*, j'oublierai pas les doctolympiades de St Malo, et la course d'orientation à Nice -gagnées bien évidemment, *Claire* (Michel, routier, 57ans), les 'colocs' *Jérôme* et ses jeux stratégiques, *Toutain* et ton piano, *Lucas* (coloc en avance du 45B !)

Claire pour toute la confiance, les interminables discussions et cette belle amitié, (et peut être un peu d'alternativité ?)..

Bernie tu as aussi cette mention spéciale que je ne pourrais davantage décrire : Simi, c'est fouuu, la Team27 en somme n'a pas mal de belles réussites!!

J'ai une forte pensée pour tous mes amis, *tizotes*, du Nord-Pas de Calais ou d'ailleurs, qui, pour certains, et je m'en excuse, n'ont pas reçu beaucoup de nouvelles dernièrement, mais je suis sûr qu'ils comprendront !

Enfin, je souhaite remercier *mes parents*, qui m'ont offert les conditions et encouragements pour arriver jusque là, après toutes ces années d'études, et plus largement *ma famille* toujours attentionnée et bienveillante !

À *tous*, j'espère que vous aurez envie d'ouvrir ce manuscrit et peut être, je l'espère, le lire et l'apprécier.



Les mécanismes d'assemblage des plantes adventices et leur contribution à la transition agroécologique

Résumé :

L'agriculture intensive a de nombreuses externalités négatives. De plus en plus d'études mettent en évidence des moyens de les réduire, en substituant les intrants chimiques par des pratiques agroécologiques, valorisant les solutions fondées sur la nature. La compétition pourrait être un levier agroécologique pour réguler les plantes adventices et ainsi réduire les pertes de rendement. Si les plantes adventices préemptent les ressources aux plantes de cultures, la capacité compétitrice des plantes de culture et l'effet sur la limitation d'accès aux ressources pour les plantes adventices reste peu étudiée. Cette thèse a pour objectif de comprendre et quantifier le rôle de la compétition sur l'assemblage des plantes adventices des parcelles de grandes cultures de la Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre, en tenant compte des effets des pratiques agricoles et des caractéristiques paysagères. Je montre que la compétition est un mécanisme majeur de la diversité et de l'abondance des assemblages dans les parcelles, et qu'elle surpasse l'effet des pratiques. Si ces dernières ont souvent des effets négatifs sur la diversité florale, elles n'ont pas toujours d'effet positif sur la production agricole. Ces effets sont très dépendants du contexte, tel que la composition du paysage, le type de culture, et la localisation de l'assemblage dans la parcelle. Enfin, certains éléments du paysage, riches en espèces, peuvent être préservés dans un but de gérer durablement les agroécosystèmes et conserver la biodiversité. En conclusion, la réduction des intrants chimiques semble possible et ces travaux ouvrent de nouvelles perspectives pour la transition agroécologique, et une agriculture plus durable.

Mots clés : Plantes adventices, Agroécologie, Compétition, Paysage, Fertilisation, Désherbage

Weed assemblage mechanisms and their contribution to foster the agroecological transition

Summary :

Conventional farming has major negative environmental externalities. An increasing number of studies highlighted that nature-based solutions could replace agrochemicals. Plant-plant competition has been suggested as an agroecological lever to control weeds and therefore reduce yield loss. Although crop-weed competition has been widely studied to investigate the effect of weeds on crop yield, the effect of crop competitive ability on weeds remains sparsely studied. This PhD thesis focuses on the contribution of competition on weed assemblages in arable fields of the LTSER Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre accounting for the effect of agricultural practices and landscape. I showed that competition is the main mechanism shaping weed diversity and abundance in field cores, a process that outperforms the effect of management practices. If the latter often have negative effects on weed diversity, their positive effects on crop production are not systematic. These effects vary with landscape composition, crop type, management practices and the location within field. In addition, some landscape features, hosting a rich diversity, can sustain crop production and enhance biodiversity conservation. To conclude, reducing agrochemicals seems possible and this work opens new insights to foster the agroecological transition to move toward a more sustainable agriculture.

Keywords : Weeds, Agroecology, Competition, Landscape, Fertilizers, Weed management

CEBC (Centre d'Études Biologiques de Chizé)

CNRS – La Rochelle Université

79360 VILLIERS-EN-BOIS

