

# Risques de disservices et stratégies pour les limiter

*Delphine Moreau, Antoine Couëdel, Florian Celette, Steewy Lakhia, Sébastien Picault, Frédéric Suffert*

Les plantes de services sont utilisées pour fournir des services écosystémiques de différentes natures, mais elles peuvent aussi être à l'origine de disservices, c'est-à-dire avoir des impacts négatifs sur la productivité des cultures de rente (que ce soit en termes de quantité ou de qualité) ou sur les coûts de production (Zhang *et al.*, 2007). Dans ce chapitre, nous passons en revue les mécanismes qui peuvent engendrer ces disservices et proposons quelques pratiques qui permettent de les limiter. Les interactions entre plantes de services et cultures de rente dépendent de leur mode d'insertion dans l'agrosystème. Les plantes de services peuvent être mobilisées en même temps que les plantes de rente ou en rotation, et leur être associées spatialement ou être positionnées en bordures (chapitre 11).

### ► Mécanismes à l'origine de disservices des plantes de services

#### Diminution de la disponibilité ou de l'accès aux ressources (eau, nutriments, lumière)

La présence de plantes de services peut réduire la disponibilité ou l'accès aux ressources essentielles au développement des plantes de rente et générer de la compétition avec celles-ci. Il s'agit du principal mécanisme à l'origine de disservices dans les agrosystèmes (Cheriere *et al.*, 2020) dont l'ampleur dépend des caractéristiques des plantes de services et de leur mode d'insertion.

#### Plantes de services utilisées en rotation avec la culture

Une production de biomasse importante par les plantes de services est souvent associée à une fourniture importante de services. Néanmoins, cette biomasse importante de plantes de services en interculture peut également s'accompagner de disservices tels qu'une diminution de la disponibilité pour les ressources en eau et en nutriments pour la culture de rente suivante par rapport à un sol nu (Thorup-Kristensen et Kirkegaard, 2016; Thorup-Kristensen *et al.*, 2003). Une biomasse importante

de plantes de services en interculture réduit le drainage en période hivernale (par augmentation de l'évapotranspiration), diminuant la disponibilité de la ressource en eau dans le sol (Meyer *et al.*, 2019). Néanmoins, ces couverts d'interculture ne diminuent généralement pas la quantité d'eau disponible au semis de la culture suivante, sauf en cas de destruction très tardive (Constantin *et al.*, 2017) et ne génèrent donc que très rarement de disservice pour cette ressource.

Les légumineuses associées à une céréale, semées en automne et n'étant pas détruites au cours de l'hiver, peuvent légèrement concurrencer la céréale associée en fin de cycle. Cette concurrence tardive n'affecte pas significativement le rendement de la céréale mais peut induire une légère réduction de la teneur en protéines du grain (Vrignon-Brenas *et al.*, 2018). Ceci n'est *a priori* pas dû à une concurrence directe de la légumineuse pour l'azote minéral étant donné qu'elle fixe l'azote atmosphérique, et semble plutôt le fait d'une concurrence indirecte liée à la transpiration du couvert de légumineuses qui assèche prématurément les horizons de surface, rendant plus difficile l'absorption d'azote par la céréale à travers la réduction de la minéralisation de l'humus.

Lorsque les couverts d'interculture sont détruits, ils reminéralisent rapidement l'azote qui a été assimilé pendant leur développement, et ce d'autant plus que leur rapport carbone/azote est faible. On estime que jusqu'à 50% de l'azote assimilé peut être remobilisé par la culture suivante dans les six mois suivant la dégradation du couvert (Thorup-Kristensen *et al.*, 2003). Cependant, en cas de lixiviation intense des nitrates et d'absorption importante d'azote par la couverture végétale en interculture, une réduction de la disponibilité en azote minéral (effet de préemption) peut être observée pour la culture de rente suivante, en particulier dans les climats secs (Couëdel *et al.*, 2019). Afin de limiter les effets négatifs des couverts de plantes de services d'intercultures, il est nécessaire d'adapter leur gestion aux conditions pédoclimatiques et aux objectifs visés pour l'interculture (Tribouillois *et al.*, 2021).

L'effet d'une plante de service de couverture sur la culture de rente qui lui succède n'est cependant pas systématique et les risques de disservices doivent être évalués au cas par cas. Ainsi, les résidus de colza diminuent de moitié le rendement et la densité des pois de rente comparativement à un témoin de seigle, alors que ce phénomène n'est pas observé avec des résidus de moutarde blanche (Al-Khatib *et al.*, 1997). L'impact des résidus de cultures de couverture pourrait être dû à des changements dans la disponibilité des nutriments plutôt qu'à des substances allélochimiques. Des phénomènes d'immobilisation de l'azote peuvent en effet se produire après incorporation des résidus et ainsi rendre l'azote temporairement moins disponible pour la culture suivante.

## Plantes de services utilisées en association avec la culture

Lorsque les plantes de services sont associées aux cultures pendant tout ou partie de leur cycle, elles peuvent générer de la compétition pour les ressources (lumière, eau et nutriments) sur la culture de rente et le risque de disservices associé à ce mécanisme est majeur (Colbach *et al.*, 2023). La lumière est la principale ressource pour laquelle la compétition peut s'instaurer dans les systèmes de culture conventionnels, que ce soit sous climat tempéré ou tropical (Perry, 2003; Wilson, 1993). Cependant, la compétition pour les ressources du sol (nutriments, eau) est amenée à jouer un rôle accru dans le contexte du changement climatique et de la diminution du recours aux engrais minéraux.

Certaines espèces peuvent être très compétitives, notamment en raison de leur rapidité de croissance, de leur surface foliaire importante et de leur grande hauteur, générant une couverture du sol rapide (Gardarin *et al.*, 2022). C'est le cas des Brassicacées (colza, moutarde) dont le pouvoir compétitif s'accroît avec la disponibilité en azote, en raison de leur caractère nitrophile (Moreau *et al.*, 2013). Certaines espèces de Poacées peuvent également être très compétitives. Ainsi, si un pouvoir compétitif important des plantes de services est recherché pour favoriser la régulation biologique des adventices en parcelles agricoles, il peut fortement affecter la productivité de la culture de rente suivante. Les pratiques culturales doivent alors jouer un rôle clé pour gérer ce compromis.

## Production de composés phytotoxiques pour la culture

Le métabolisme spécialisé des plantes de services peut être à l'origine d'un autre mécanisme responsable de disservices. En effet, lorsque les plantes de services sont associées ou en rotation avec la culture de rente, leurs tissus vivants (racines, feuilles) ou leurs résidus peuvent libérer des métabolites spécialisés toxiques (encart 1) qui affectent négativement les cultures associées ou suivantes (Doré *et al.*, 2004; Jabran *et al.*, 2015).

## Plantes de services utilisées en rotation avec la culture

Un risque de disservice est souvent décrit avec l'utilisation des Brassicacées comme couverts d'interculture car elles produisent des composés soufrés à potentiel biocide, les glucosinolates (Couëdel *et al.*, 2019, et encart 1). Les produits de l'hydrolyse des glucosinolates (GSL), comme les isothiocyanates (ITC), ont généralement une demi-vie courte dans le sol et ne persistent pas à des niveaux détectables au-delà de quelques jours (Gimsing et Kirkegaard, 2009; Morra et Kirkegaard, 2002). Seuls les biocides solubles dans l'eau, tels les thiocyanates, peuvent avoir un effet phytotoxique plus long, mais les études manquent pour tester cette hypothèse (Brown et Morra, 1995, 1996). Par conséquent, les impacts des Brassicacées sur la germination et l'établissement des cultures de rente suivante seraient probablement indirects (modification du cycle des nutriments ou changements dans les profils des micro-organismes par exemple) consécutifs à l'incorporation de la matière organique issue des résidus de plantes de services et donc davantage liés à la diminution de la disponibilité des ressources (paragraphe « Choix des espèces de plantes de services pour limiter les disservices » dans ce chapitre).

Il est admis que les Fabacées sont de bons précédents culturaux parce qu'elles jouent le rôle d'engrais vert azoté (Couëdel *et al.*, 2018; Thorup-Kristensen *et al.*, 2003; Tribouillois *et al.*, 2016a, b; voir aussi chapitre 1), mais certaines espèces peuvent également avoir des effets biocides et influencer le développement des cultures suivantes. En effet, les légumineuses peuvent produire une grande diversité de molécules allélopathiques comme les acides phénoliques ou des terpénoïdes qui diffèrent d'une espèce à l'autre (Mondal *et al.*, 2015; Wink, 2013). Dissocier les effets d'allélopathie des effets de disponibilité pour les éléments minéraux est souvent difficile, et la distinction de ces deux processus constitue actuellement un front de recherche.

## Plantes de services utilisées en association avec la culture

Des composés toxiques peuvent également être libérés au cours du cycle des plantes (par exsudation racinaire, lessivage foliaire et volatilisation) et affecter la germination et la croissance de plantes voisines se développant simultanément à proximité.

Ce mécanisme d'allélopathie (encart 1) peut être source de disservices pour les cultures de rente, si celles-ci sont associées à des plantes de services présentant cette propriété. Cependant, les effets des composés allélochimiques émis par des plantes au cours de leur cycle sur les plantes voisines sont difficiles à démontrer au champ où ils sont souvent indissociables de ceux de la compétition pour les ressources (Mahé *et al.*, 2022) (chapitre 6). Dans quelle mesure ce mécanisme peut-il effectivement être une source importante de disservices ? La question reste ouverte.

## Perturbation d'organismes bénéfiques telluriques

Au-delà des effets supressifs sur les maladies, les effets biocides des plantes de services (Brassicacées) peuvent influencer une fraction bénéfique des populations microbiennes telluriques qui est bénéfique pour la santé et la fertilité du sol. Cet impact des cultures de couverture de Brassicacées sur les micro-organismes bénéfiques a été moins étudié que celui sur les agents pathogènes.

### Effets sur les mycorhizes

La plupart des espèces de Brassicacées de couverture ne sont pas des hôtes de champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) et peuvent même réduire les populations par rapport au sol nu grâce aux effets biocides des ITC. Des effets négatifs des cultures intermédiaires de moutarde indienne sur la colonisation racinaire mycorhizienne du maïs suivant ont été signalés comparativement aux cultures de couverture de vesce (-43%) (Njeru *et al.*, 2014), et à un sol nu pour le colza (-30%) dans les systèmes de soja (Valetti *et al.*, 2016).

### Effets sur les rhizobiums

Les plantes de services peuvent également avoir un effet sur les bactéries responsables de la fixation symbiotique, *Rhizobium* spp. Des applications *in vitro* d'ITC issues de Brassicacées ont eu un impact sur les principales communautés bactériennes du sol impliquées dans des processus importants comme le cycle de l'azote, incluant sa fixation et la nitrification (Bending et Lincoln, 2000; Rumberger et Marschner, 2004). En effet, les populations de bactéries oxydant l'ammonium et le nitrite et les niveaux de nitrification ont été réduits par l'application d'ITC ou d'autres composés soufrés volatils (Bending et Lincoln, 2000; Brown et Morra, 2009; Saad *et al.*, 1996).

Néanmoins, ces effets des Brassicacées n'ont pas été observés au champ et le risque de disservice semble modéré. Ainsi, par exemple, les bactéries nitrifiantes n'ont pas été affectées par l'incorporation de brocolis (Omirou *et al.*, 2011), de moutarde indienne ou de moutarde blanche sans résidus (Hossain *et al.*, 2015). De même, les rhizobactéries bénéfiques (*Rhizobium* spp.) responsables de la fixation de l'azote n'ont pas été affectées par l'incorporation de colza dans les systèmes de production de soja (Valetti *et al.*, 2016) ou par des moutardes dans les systèmes de production de pois (Hossain *et al.*, 2015). Le même nombre de nodules de pois a été trouvé avec des résidus de colza comparativement à un sol laissé nu (Scott et Knudsen, 1999). Muehlcn *et al.* (1990) ont en revanche constaté une diminution de ces nodules lorsque le colza avait été incorporé avant le semis, tout comme Hossain *et al.* (2015) après une culture de moutarde blanche et de moutarde d'Inde sans incorporation de résidus. Ces effets ont davantage été attribués à la meilleure fourniture d'azote

par les engrais verts de Brassicacées comparé à un sol nu (entraînant une plus faible nodulation des racines de pois) qu'à un effet potentiel de biofumigation sur les rhizobactéries. On s'attend à ce que l'inclusion de Fabacées dans les mélanges réduise les effets négatifs des Brassicacées sur les microbes du sol impliqués dans le cycle de l'azote, mais cela reste à confirmer expérimentalement.

## Effets sur les nématodes bénéfiques

En raison de la diversité des résidus et la façon dont les ressources qu'ils génèrent sont utilisées, les différentes familles de plantes ne favorisent pas les mêmes groupes de nématodes (Orwin *et al.*, 2010; Sohlenius *et al.*, 2011). Les Brassicacées ont des effets spécifiques sur les communautés de nématodes par la stimulation de différentes microflores impliquées dans la décomposition des résidus (Collins *et al.*, 2006). Ainsi, tandis que le radis peut améliorer la décomposition bactérienne, le colza et le seigle augmentent, eux, les processus de décomposition fongique (Bhan *et al.*, 2010; Gruver *et al.*, 2010). Les communautés de nématodes se nourrissant de bactéries et de champignons sont influencées par la qualité des résidus. Certaines études ont mis en évidence une augmentation des communautés de nématodes bénéfiques (doublement des bactérivores) après l'incorporation de Brassicacées (Engelbrecht, 2012; Valdes *et al.*, 2012), mais les nématodes fongivores ont eu tendance à diminuer (-25%) dans certaines expériences (Valdes *et al.*, 2012). Les moutardes auraient des effets suppressifs contre les nématodes entomopathogènes, régulant à la fois les insectes nuisibles et les nématodes pathogènes (Henderson *et al.*, 2009; Ramirez *et al.*, 2009) et pourraient donc affecter le service de régulation des ravageurs. L'effet des mélanges de Brassicacées et de Fabacées sur les communautés de nématodes a globalement été peu étudié, mais Cortois *et al.* (2017) ont montré que le mélange de Poacées et de Fabacées augmentait l'abondance et la diversité des nématodes par rapport aux cultures pures. Dans cette étude, l'abondance de tous les types d'alimentation des nématodes, à l'exception des nématodes prédateurs, a augmenté avec la diversité des espèces végétales et des groupes fonctionnels de plantes de services utilisées. Des études complémentaires sont nécessaires pour évaluer plus globalement les effets négatifs des mélanges de plantes de services sur les nématodes bénéfiques, considérés comme un disservice (chapitre 7).

## Multiplication de bioagresseurs

La contribution à la survie ou la multiplication de bioagresseurs et/ou de leurs vecteurs est un autre disservice dont peuvent être responsables les plantes de services si elles sont mal choisies ou implantées de manière inadéquate. Ce type de disservice a été largement décrit pour les habitats « non gérés », comme les zones naturelles ou semi-naturelles entourant les agroécosystèmes, pouvant jouer le rôle de « réservoirs » d'organismes nuisibles (Wisler et Norris, 2005; Blitzer *et al.*, 2012; Tschamtkke *et al.*, 2016; Gillespie et Wratten, 2017; Tschumi *et al.*, 2018). Les mécanismes sous-jacents identifiés peuvent s'appliquer à des plantes de services. Le disservice est de nature quantitative lorsque ces plantes, présentes dans un champ ou déployées autour, permettent aux populations de certains bioagresseurs de se maintenir au fil des saisons et d'impacter significativement l'état sanitaire de la culture de rente. Le disservice est de nature qualitative si ces plantes sont également susceptibles de jouer un rôle significatif dans l'évolution de ces populations de bioagresseurs (changements dans le niveau

de spécialisation à l'hôte, d'agressivité et dans la combinaison de virulences), constituant alors un risque à plus long terme pour l'agroécosystème (Burdon et Thrall, 2008), allant même jusqu'à remettre en cause certaines stratégies de protection.

Il convient d'être particulièrement vigilant lorsque l'on souhaite associer une plante de services à une culture de rente dans la même parcelle (mélange interspécifique, sans ou avec chevauchement temporel partiel ou total). L'effet barrière qui peut émerger d'un mélange ou d'une rotation (avec l'absence de la plante hôte cultivée) peut s'estomper, voire être totalement contrebalancé, si la plante de services joue un rôle significatif dans le cycle biologique du bioagresseur. Ce peut être le cas de plantes de services qui appartiennent à la même famille botanique que les plantes cultivées, par exemple des Brassicacées ou des Fabacées (Ahuja *et al.*, 2010; Ntalli et Caboni, 2017), susceptibles d'héberger des ravageurs et agents pathogènes relativement polyphages.

### Favorisation du développement d'agents pathogènes

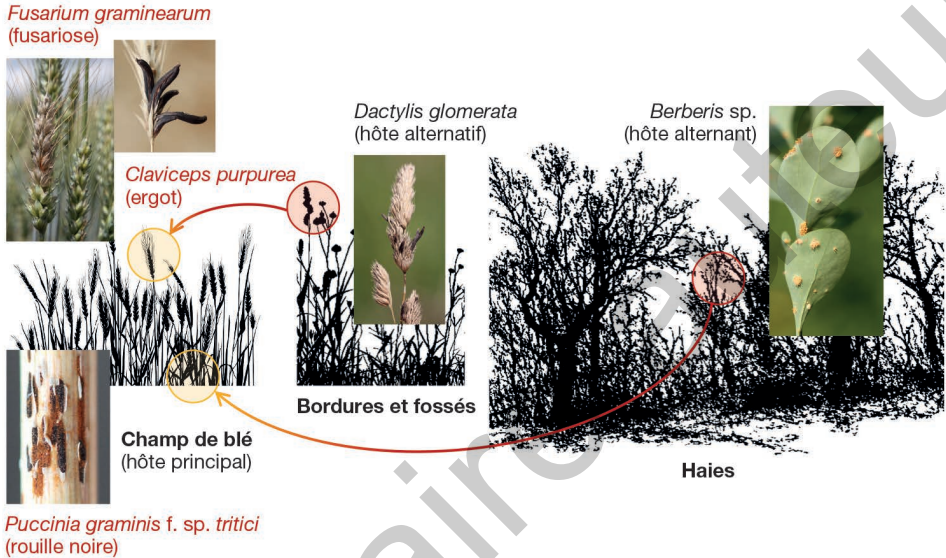
Les plantes de services peuvent contribuer au développement d'agents pathogènes (champignons, bactéries, phytoplasmes et virus) selon quatre principaux types de processus épidémiologiques (Wissler et Norris, 2005).

Elles peuvent tout d'abord servir de réservoirs d'hôtes « alternatifs » (figure 8.1). Le concept de « gamme d'hôtes », qui caractérise la spécificité de l'interaction entre un agent pathogène et tous ses hôtes (Dinoor, 1974), est essentiel pour évaluer un tel risque. Plusieurs espèces végétales botaniquement proches de la culture hôte principale sont des hôtes alternatifs potentiels en ce sens qu'elles peuvent être infectées de manière facultative par des agents pathogènes de la plante cultivée et survivre de cette façon dans l'agroécosystème, même en l'absence de culture hôte. C'est le cas de certaines Poacées, source d'inoculum pour plusieurs champignons pathogènes qui affectent les épis des céréales, par exemple *Fusarium* sp., *Ustilago* sp., *Tilletia* sp. ou *Claviceps* sp. pour ce qui concerne le blé, l'orge, l'avoine et le seigle (Jenkinson et Parry, 1994; Fulcher *et al.*, 2020; Duffus, 1971; Mantle *et al.*, 1977; Matelionienè *et al.*, 2023).

Des plantes de services peuvent également servir de réservoirs aux vecteurs d'agents pathogènes des cultures, tels que les insectes. C'est le cas de nombreux virus disséminés par des Hémiptères, qui passent ainsi du compartiment sauvage au compartiment cultivé. L'apparition de bégomovirus infectant les Solanacées et Cucurbitacées cultivées dans différentes régions du monde est ainsi la conséquence de l'introduction accidentelle de l'aleurode *Bemisia tabaci* (Polston et Anderson, 1997). Certaines plantes non cultivées, plantes de services potentielles, jouent déjà un rôle important dans la sélection de souches virales recombinantes. À noter que ces plantes peuvent agir comme des amplificateurs de la transmission de l'agent pathogène, par exemple en perturbant le comportement alimentaire d'un vecteur de virus, ce qui augmente la transmission virale (Dardouri, 2018).

Enfin, les plantes de services peuvent aussi servir d'hôtes « alternants » à certains agents pathogènes (figure 8.1) comme dans le cas des rouilles hétéroïques\* qui réalisent leur cycle sur deux plantes hôtes différentes (Peterson *et al.*, 2018; Zambino *et al.*, 2010). Un des exemples les plus emblématiques est *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* (rouille de la tige du blé), dont l'épine-vinette (*Berberis* sp.) est l'hôte alternant. Cette espèce arbustive, considérée comme étant une plante de disservice, a été bannie des haies

pendant des décennies (encadré 8.1). Par méconnaissance, un tel statut tend à être remis en cause à un moment où la diversité végétale cultivée et non cultivée apparaît, à juste titre, comme un moyen de réguler la dynamique des bioagresseurs dans les agrosystèmes (Vialatte *et al.*, 2021). Cette stratégie, globalement pertinente, ne doit donc pas faire oublier le rôle parfois préjudiciable de certaines espèces végétales, dont seules des connaissances disciplinaires fines (en l'occurrence, phytopathologie et épidémiologie) permettent de prendre la mesure.



**Figure 8.1.** Exemple de plantes-hôtes alternatives ou alternantes de champignons pathogènes du blé (susceptibles de générer des disservices), témoignant de relations entre « compartiment cultivé » et « compartiment sauvage » potentiellement préjudiciable aux cultures (© F. Suffert).

### Encadré 8.1. L'épine-vinette, plante de disservices sous surveillance

Frédéric Suffert

L'éradication de l'épine-vinette (*Berberis vulgaris*) instaurée aux États-Unis et en Europe a grandement contribué, avec les progrès de la sélection variétale et l'utilisation de fongicides au milieu du siècle dernier, à la lutte contre les épidémies de rouille noire du blé causées par *Puccinia graminis f. sp. tritici* (Peterson *et al.*, 2001 ; Peterson, 2018 ; Rodriguez-Algaba *et al.*, 2022 ; Singh *et al.*, 2016). Cependant, la législation visant à restreindre sa plantation dans les haies en Europe est devenue caduque et *B. vulgaris* tend même à être considérée au Royaume-Uni comme une plante de services permettant de préserver la phalène de l'épine-vinette (*Pareulype berberata*), un Lépidoptère menacé d'extinction (Barnes *et al.*, 2020) (encart 2). Dans plusieurs pays, différentes espèces hybrides de *Berberis sp.* sont plantées alors que leur rôle potentiel dans le cycle biologique de *P. graminis f. sp. tritici* est insuffisamment caractérisé (abandon des tests de résistance non-hôte). Cette évolution récente du statut de l'épine-vinette est concomitante depuis les années 2010 avec la réémergence de la rouille noire dans le sud-est de l'Europe (Hongrie, Italie et France

en 2021 et 2022; Valade *et al.*, 2022), et de la détection de cas sporadiques dans des régions plus au nord et à l'ouest (Suède, Allemagne et Royaume-Uni; Berlin *et al.*, 2013; Saunders *et al.*, 2019; Lewis *et al.*, 2018; Hovmøller *et al.*, 2023; Patpour *et al.*, 2022; Rodriguez-Algaba *et al.*, 2022). Déterminer si l'épine-vinette doit être considérée comme une plante de services, qu'il faut réintroduire avec parcimonie, ou comme une plante de disservice, qu'il faut continuer à éradiquer dans les principales régions céréalières, pourrait faire l'objet d'un débat entre écologistes de la conservation et phytopathologistes. Il est toutefois établi de longue date (Peterson, 2001), peut-être l'a-t-on oublié, que *Berberis* sp. contribue à l'émergence de nouveaux pathotypes de *P. graminis* f. sp. *tritici* potentiellement plus agressifs et multivirulents, c'est-à-dire susceptibles de contourner certaines combinaisons de gènes de résistance dans les variétés de blé actuellement déployées. Pour cette raison, la présence de l'épine-vinette doit être considérée avec circonspection, bien qu'il n'y ait aucune preuve qu'elle ait joué un rôle dans les très récentes occurrences de rouille noire.

## Favorisation de ravageurs herbivores

Les plantes de services peuvent favoriser les herbivores ravageurs par trois mécanismes principaux.

Comme pour les agents pathogènes, elles peuvent être des réservoirs de ravageurs. Par exemple, les plantes pièges attractives dénuées de propriétés « sans issue » (c'est-à-dire ne permettant pas aux larves de ravageurs de se développer; chapitre 3) peuvent certes agir comme des « puits » pour les populations de ravageurs, mais aussi comme des réservoirs d'autres ravageurs au sein d'une même parcelle. Le risque est de propager le ravageur plus tard dans la saison ou concomitamment dans des parcelles voisines (Hilje *et al.*, 2001; et encadré 6.1). En outre, les plantes pièges peuvent, par la pression qu'elles exercent sur les populations de ravageurs, finir par sélectionner certains individus qui surmontent le comportement de ponte « suicidaire » (Thompson, 1988; Thompson et Pellmyr 1991). Certaines plantes répulsives peuvent, de la même manière, détourner certains ravageurs de la culture mais attirer d'autres espèces (Latheef et Ortiz, 1983) (encadré 8.2).

Les plantes de services peuvent améliorer la *fitness* de certains ravageurs herbivores en leur fournissant des ressources alimentaires supplémentaires comme le nectar ou le pollen (Kevan et Baker, 1983; Romeis *et al.*, 2005; Wäckers *et al.*, 2007). Ces ressources florales sont une source énergétique (sucres) et favorisent leurs capacités reproductives et plus généralement leur longévité (Baggen et Gurr, 1998; Winkler *et al.*, 2009a; Sigaard *et al.*, 2013). Ainsi, les plantes de services initialement insérées dans le système pour favoriser les ennemis naturels des ravageurs (chapitre 3) peuvent finir par favoriser les ravageurs eux-mêmes si elles ne sont pas judicieusement sélectionnées (Wäckers *et al.*, 2007).

Les plantes de services peuvent également augmenter le risque de prédation intra- ou interguilde parmi les ennemis naturels. Les ressources fournies par les plantes de services comme le nectar, le pollen, les sources alternatives de nourriture, les abris et/ou les sites de ponte qui profitent aux ennemis naturels des ravageurs peuvent également profiter à leurs prédateurs ou à des hyperparasitoïdes qui affaiblissent leurs populations, réduisant ainsi leur contribution à la lutte contre les ravageurs (Snyder, 2019; Colazza *et al.*, 2022; Araj *et al.*, 2008).



## Encadré 8.2. Exemple type de ravageurs favorisés par les plantes de services : les limaces

Antoine Couëdel

Les limaces sont considérées comme l'un des principaux problèmes liés à l'utilisation des plantes de services en interculture, car ces dernières peuvent leur servir de relais et ainsi leur permettre d'infester la culture de rente suivante. Ce phénomène est particulièrement préoccupant pour les cultures de rente sensibles aux limaces, comme le tournesol, le blé ou le triticale. L'appétence des limaces pouvant varier considérablement d'une plante de services à l'autre (Briner et Frank, 1998; Charles *et al.*, 2012; Le Gall et Tooker, 2017), il est nécessaire de choisir judicieusement les espèces de plantes de services à implanter.

Leur appétence pour les Brassicacées est variable : généralement élevée pour la culture de rente qu'est le colza, mais faible pour certaines cultures de couverture telles que la moutarde indienne et le radis (Robin, 2011). Certaines études ont montré que les cultures de couverture de Brassicacées telles que la moutarde, comparées à un sol nu, peuvent soit n'avoir aucun effet, soit réduire l'abondance des limaces avant la plantation de pommes de terre (Frost *et al.*, 2002; Silgram *et al.*, 2015). Même si l'on peut trouver ces mollusques sous les Brassicacées (Glen *et al.*, 1990), il a souvent été constaté qu'ils évitaient les plantes à forte concentration en glucosinolates (GLS) (Barone et Frank, 1999; Byrnes *et al.*, 2014). Néanmoins, les concentrations de GSL des Brassicacées de services utilisées en agriculture sont généralement inférieures à celles des types sauvages et peuvent donc malgré tout attirer les limaces (Stowe, 1998). On manque de données de terrain sur d'autres composés pouvant être dissuasifs pour les limaces, comme les terpènes ou les tanins (Albrechtsen *et al.*, 2004; Fritz *et al.*, 2001). Il est intéressant de noter que les dégâts causés par la limace grise des champs (*Deroceras reticulatum*) sont inversement proportionnels à la concentration totale de GSL dans le colza (Glen *et al.*, 1990), comme l'ont également confirmé Giamoustaris et Mithen (1995) pour d'autres espèces de limaces. L'augmentation de la 3-indolyl méthyl-GSL (glucobrassicine) et de la 2-phényléthyl-GSL (gluconasturtiine) est responsable de cet effet, même lorsque la concentration totale en GSL diminue. Une réduction de la sensibilité aux limaces a été constatée pour la moutarde noire et l'arabette lorsque du mucus de mollusque avait été préalablement appliqué sur ces plantes, en raison de l'activation de la voie jasmonique induisant une production plus élevée de GSL (Falk *et al.*, 2014; Orrock, 2013).

L'appétence des limaces vis-à-vis des Fabacées est modérée pour certaines espèces cultivées comme le pois fourrager et le trèfle violet, et faible pour les cultures de couverture telles que la féverole et la vesce commune (Robin, 2011). Par rapport aux autres Fabacées testées, la luzerne connaît une croissance plus faible de la population de limaces (Anon, 2002). Les dommages causés par les limaces doublent après le trèfle rouge ou la vesce par rapport au ray-grass, ce qui suggère que l'appétence extérieure, le microclimat et le type de feuillage peuvent également jouer un rôle dans leur abondance (Vernavá *et al.*, 2004).

## Persistance de la plante de services après la période d'intérêt

Un autre type de disservice potentiellement causé par les plantes de services (utilisées en association ou en rotation avec des cultures de rente) est lié à leur persistance au-delà de la période de croissance prévue (Keene *et al.*, 2017). Cela peut se produire lorsque les plantes de services ne sont pas complètement détruites à la fin de leur période de croissance, ou lorsqu'elles produisent des graines (qui réalimentent la banque de semences du sol) ou d'autres organes de stockage/reproduction (pour les

plantes vivaces) qui augmentent alors la taille des populations d'adventices les années suivantes. Les plantes de services peuvent alors devenir indésirables et être assimilées à des adventices si les services qu'elles fournissent sont inférieurs aux disservices qu'elles génèrent (perte de rendement, augmentation indirecte des coûts de production).

Toutefois, il est possible d'atténuer ces risques en choisissant des espèces/génotypes de plantes de services qui sont plus sensibles au gel, faciles à détruire (plantes hautes avec une teneur en eau élevée dans les tissus au moment de la destruction de la plante et un système racinaire superficiel), appétentes (en cas de pâturage), annuelles ou stériles. Les critères de choix des plantes de services doivent être combinés avec ceux de leur destruction pour limiter les risques de persistance.

### ► Limiter les disservices par les pratiques agricoles

Les risques de disservices liés à l'utilisation des plantes de services sont difficiles à évaluer et peuvent varier en fonction des espèces et génotypes des plantes mobilisées, des cultures de rente à protéger, du type de service initial visé et de son ampleur. Maintenir les services assurés par les plantes de services tout en limitant les disservices potentiels est un défi à la fois agronomique et écologique, car tous les bioagresseurs ne présentent pas le même niveau de risque dans une situation de production donnée. En conséquence, le risque de favoriser certains bioagresseurs peut être pris lorsqu'ils sont peu susceptibles d'être présents ou nuisibles. Le choix des espèces et/ou variétés de plantes de services et de leur combinaison doit être orienté par le compromis entre « perspective de services » et « risque de disservices » en fonction des connaissances disponibles sur ces espèces ou variétés (chapitres 1 et 8).

Les pratiques de gestion peuvent ensuite être mobilisées pour trouver un équilibre entre la fourniture du service et l'atténuation des disservices en coordonnant judicieusement, dans une approche systémique, le choix des plantes de services, leur mode d'insertion et leur gestion (en articulation avec le choix, l'agencement et la gestion des cultures; Moreau *et al.*, en révision<sup>9</sup>). De manière générale, plus les plantes de services interagissent directement avec les cultures dans le temps et dans l'espace (bordure, rotation, association), plus les risques de disservices sont élevés et donc plus les techniques culturales (incluant les traits des plantes de services, *via* le choix des espèces/variétés) et leur articulation sont importantes à considérer pour gérer le compromis services-disservices (Moreau *et al.*, en révision<sup>9</sup>; chapitres 10 et 11).

Pour résumer, concernant le mode d'insertion des plantes de services :

- Lorsque les plantes de services sont utilisées en bordure de champ, le principal risque de disservice est lié à l'attraction et ou au maintien des ravageurs ou des vecteurs (de ravageurs ou d'agents pathogènes) sur ces plantes.
- La culture de plantes de services pendant les périodes d'interculture (en rotation avec les cultures de rente) peut entraîner des disservices supplémentaires par rapport à l'utilisation en bordure de champ, étant donné que les plantes de services et les plantes cultivées occupent le même espace (même s'il s'agit de périodes différentes). En plus de la promotion des ravageurs des cultures, les disservices potentiels concernent la répression directe de la croissance des cultures (par l'intermédiaire des résidus des

9. Moreau D, Ballini E, Chave M, Cordeau S, Djian-Caporalino C, Lavoit AV, Suffert F, Cortesero AM (en révision). Which potential of service plants for 'multi-pest' regulation in agroecosystems? An integrative conceptual framework based on complementarities and antagonisms in mechanisms and traits.

plantes de services qui peuvent avoir des effets allélopathiques et par la diminution potentiellement de la disponibilité en éléments minéraux) et indirecte (en affectant des organismes bénéfiques du sol). Ils incluent aussi la persistance des plantes de services au-delà de la période prévue.

- Lorsque les plantes de services sont associées aux cultures de rente et partagent une partie ou la totalité de leur cycle, le risque est grand que la plante de services affecte directement la croissance des cultures de rente par compétition pour les ressources.

Le mode d'insertion des plantes de services dans l'espace et dans le temps doit donc être optimisé en visant un ensemble de compromis. Réduire au maximum les interactions directes entre les plantes de services et les cultures de rente peut y contribuer en privilégiant d'abord, lorsque c'est pertinent, l'utilisation de plantes de services en bordure de champ, puis en rotation, puis en association. Des options intermédiaires peuvent également être mises en œuvre avec par exemple des plantes de services utilisées en culture intercalaire en relais (option intermédiaire entre la rotation et l'association) (Gardarin *et al.*, 2022). Dans le cas où les plantes de services doivent être associées à la culture pour promouvoir les mécanismes de régulation des bioagresseurs ciblés, les plantes peuvent être semées en alternant les rangs/bandes de plantes de services et de plantes cultivées, plutôt qu'en mélange total (pour limiter les disservices). Si un mélange complet est nécessaire, l'ajustement des densités relatives des plantes de services et des plantes cultivées peut être utilisé pour atteindre l'équilibre entre régulation des bioagresseurs et atténuation des pertes de services.

## Choix des espèces de plantes de services pour limiter les disservices

Le choix des espèces et/ou variétés de plantes de services est le premier levier pour atténuer les disservices. Quelques exemples de choix de plantes de services et de critères de choix pour s'assurer qu'elles ne génèrent pas de disservices majeurs sont proposés ci-dessous.

### Des Fabacées pour limiter la perte de ressources

Même s'il existe de la variabilité interspécifique (Dayoub *et al.*, 2017), les plantes de services appartenant à la famille des Fabacées ont en général peu d'effets négatifs sur la croissance de la culture de rente à laquelle elles sont associées et les risques de disservices qu'elles génèrent sont faibles. En effet, le coût en carbone généré par la mise en place, l'entretien et le fonctionnement des nodosités (sièges de la symbiose avec les bactéries du genre *Rhizobium* impliquées dans la fixation de l'azote atmosphérique) réduit généralement leur vitesse de croissance initiale et, de ce fait, leur pouvoir compétitif (Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2001; Voisin *et al.*, 2002). Dans leur méta-analyse analysant le résultat d'expérimentations au champ, Verret *et al.* (2017) montrent que les plantes de services Fabacées n'ont pas d'effet significatif sur le rendement de la culture de rente à laquelle elles sont associées, mais permettent de réduire significativement la biomasse des adventices.

### Choix de plantes de services pour atténuer les risques de perturbations des organismes bénéfiques du sol

Les résidus de Brassicacées comme le colza (Pellerin *et al.*, 2007) ou le radis (White et Weil, 2010) ne semblent pas avoir d'impact négatif sur la colonisation des CMA sur

les racines du maïs. L'inclusion de Fabacées dans les mélanges de cultures de couverture pourrait être une option intéressante pour convertir le statut de non-hôte de la culture pure de Brassicacées en un statut d'hôte pour le mélange de cultures dans son ensemble. Les Fabacées (à l'exception des lupins) augmenteraient l'abondance et la diversité des champignons mycorhiziens plus que les autres familles de plantes (Duchene *et al.*, 2017). La diversité des Fabacées au niveau de la parcelle pourrait même favoriser l'abondance des CMA, comme cela a été démontré pour les mélanges d'espèces de trèfle lorsque le sol a été amendé avec des CMA (Zarea *et al.*, 2009). En ce qui concerne les mélanges de Brassicacées et de Fabacées, Wortman *et al.* (2013) ont montré qu'un mélange de vesce et de moutarde et un mélange de huit espèces (dont trois Brassicacées) ne réduisaient pas l'abondance des CMA dans le sol par rapport à un sol nu, mais aucun contrôle de Brassicacées n'était présent dans l'étude. Lehman *et al.* (2012) ont montré qu'un mélange de colza, de vesce et d'avoine présentait le même nombre de propagules de CMA dans le sol qu'une culture pure d'avoine, et présentait plus de propagules de CMA qu'une culture pure de colza. Finney *et al.* (2017) n'ont constaté aucun impact négatif du radis sur l'abondance des CMA dans le sol dans la culture de couverture unique et dans les mélanges deux et neuf mois après le semis de la culture de couverture, par rapport aux traitements sans culture de couverture. Les mécanismes des interactions racinaires CMA-Fabacées doivent encore être clarifiés dans les mélanges Brassicacées-Fabacées pour permettre de mieux comprendre les impacts de l'inclusion d'une Brassicacée CMA non-hôte dans la rhizosphère sur la colonisation du sol par les CMA.

## Choix de plantes de services pour limiter les maladies

Concernant les agents pathogènes aériens, il convient de choisir des plantes de services en s'assurant, en priorité, qu'elles ne jouent pas de rôle « réservoir ». En effet, comme décrit plus haut, les hôtes secondaires de ces agents pathogènes représentent des réservoirs d'inoculum à l'impact très variable.

Les agents pathogènes capables d'attaquer plusieurs espèces végétales peuvent être répartis en trois groupes :

- ceux dont les hôtes dits « alternatifs » peuvent être infectés pendant la saison culturale de la plante hôte principale;
- ceux dont les hôtes « alternatifs » peuvent être infectés entre deux cultures de rente, assurant alors la survie de l'agent pathogène d'une saison à l'autre (« ponts épidémiologiques »);
- et ceux dont les hôtes dits « alternants », passage obligé pour que l'agent pathogène puisse boucler son cycle biologique, jouent un rôle à la fois dans la survie et dans l'évolution des populations pathogènes pendant l'intersaison (cas des rouilles hétéroïques, comme la rouille noire du blé; encadré 8.1).

Les champignons pathogènes, les bactéries et les virus, peuvent finalement présenter une certaine diversité d'hôtes incluant des espèces sauvages apparentées qu'il faut donc éviter d'utiliser comme plantes de services. Dans l'optique de diversifier les systèmes de production à l'échelle de parcelles, il est essentiel de connaître la gamme d'hôte des agents pathogènes des cultures de rente (Gilbert et Webb, 2007). Cette connaissance est le seul moyen de ne pas sélectionner de plantes de services pouvant jouer le rôle de réservoir d'inoculum.

## Choix de plantes de services pour atténuer les risques liés aux ravageurs

Il est possible d'atténuer ces risques en choisissant des espèces et génotypes de plantes de services qui ne sont hôtes ni des principaux ravageurs des cultures (y compris de leurs vecteurs), ni des prédateurs ou hyperparasitoïdes de leurs ennemis naturels, ou dont la phénologie n'est pas compatible avec celle des ravageurs des cultures. La morphologie de telles plantes de services, la couleur des fleurs ou les ornements, les métabolites secondaires émis, le nectar et le pollen ne doivent pas être attractifs ou favorables aux organismes non ciblés susmentionnés (ravageurs, vecteurs et prédateurs ou hyperparasitoïdes des ennemis naturels des ravageurs).

Cela implique, comme dans le cas des agents pathogènes, d'exploiter des connaissances disciplinaires fines (en l'occurrence, entomologie et écologie) et de les replacer dans le contexte de relations écologiques multitrophiques complexes, avec pour finalité de perturber au maximum le cycle des ravageurs sans affecter ceux de leurs ennemis naturels et des chaînes trophiques dans lesquelles ils s'insèrent. Par exemple, des plantes pollinifères et/ou nectarifères peuvent attirer des espèces de pucerons dangereuses pour les cultures légumières, non pas à cause du pollen et du nectar qu'elles produisent, mais parce que leur sève est très appréciée par les pucerons. Le sarrasin et le souci officinal peuvent par exemple attirer le puceron *Macrosiphum euphorbiae* et favoriser le développement massif de ses populations sur les cultures légumières adjacentes. L'installation de ces plantes devra être ainsi évitée à proximité de cultures sensibles à ces espèces de pucerons (aubergine, courgette, piment, concombre, melon, courges). En revanche, ces plantes peuvent être installées sans risque à côté de cultures pour lesquelles ces espèces de pucerons ne présentent pas de danger particulier (laitue, choux).

## Gestion des espèces de plantes de services pour limiter les disservices

Le second levier consiste à optimiser la gestion des plantes de services pour limiter le risque de disservices, soit en l'atténuant, soit en l'empêchant. Des travaux menés en cultures maraîchères ont montré que certaines plantes peuvent attirer des thrips phytophages (par exemple *Thrips tabaci*; Picault, 2017). L'implantation de telles plantes à proximité de cultures sensibles aux thrips (fraisier, poireau, oignon, aubergine, cultures horticoles) doit être évitée ou couplée avec des plantes répulsives pouvant avoir un effet filtre, de façon que les plantes pollinifères et/ou nectarifères attirent davantage d'ennemis naturels que de ravageurs.

La gestion des plantes de services au cours de leur cycle de croissance est un levier supplémentaire pour optimiser le compromis entre services et disservices. Cet aspect a été documenté par Gardarin *et al.* (2022) pour ce qui concerne les plantes de services associées à des cultures de rente. Par exemple, le fauchage des plantes de services est une option pour limiter la compétition avec les plantes cultivées si ces dernières leur sont associées en bandes alternées ou sont semées après. De même, la période de destruction des plantes de services doit être précisément ajustée pour favoriser la régulation des bioagresseurs tout en limitant les disservices. Leur floraison doit ainsi être favorisée pour attirer les ennemis naturels dépendants des ressources florales, mais la destruction avant la production de graines est nécessaire pour réduire

le risque de persistance dans les cultures suivantes. Dans le même ordre d'idées, la méthode et les caractéristiques de destruction des plantes de services doivent être judicieusement coordonnées, avec par exemple la destruction mécanique des espèces végétales faciles à détruire, ou l'utilisation de la destruction hivernale pour les espèces végétales sensibles au gel. Un dernier exemple est la gestion des résidus de plantes de services qui doit également être raisonnée en fonction de leurs propriétés chimiques. Selon ces propriétés, les résidus peuvent être exportés pour éviter la toxicité pour les cultures suivantes ou conservés dans le champ et même broyés et enterrés pour favoriser la régulation des bioagresseurs telluriques et des adventices sensibles à ces composés chimiques toxiques.

Dans les agrosystèmes bananiers, le puéraria faux-haricot (*Neustanthus phaseoloides*) a été identifié comme une plante de services permettant de réguler les nématodes phytoparasites et particulièrement *Radopholus similis* (Institut Technique Tropical, 2015). Implanté en phase d'interculture, il assure également une gestion efficace des adventices par sa forte production de biomasse (Damour *et al.*, 2014). Dans de bonnes conditions, le *mulch* laissé au sol peut atteindre 15 à 20 t/ha de matière sèche (Gbakatchetche *et al.*, 2003). Sa nodulation active et sa bonne tolérance à l'ombrage lui permettent d'être maintenue après l'interculture pour la gestion de l'enherbement en phase de replantation de la bananeraie. Cependant, les lianes s'enroulent sur les jeunes bananiers et nuisent à son développement. Dans les exploitations de montagne (faiblement mécanisables), afin de limiter ce disservice, les agriculteurs ont mis en place une pratique appelée le « détournage ». Cette opération manuelle consiste à décrocher les lianes du bananier en créant une zone sans couverture végétale tout autour. La périodicité a été définie entre 5 à 6 semaines. Dans les exploitations mécanisables, afin de contenir la volubilité de puéraria, les agriculteurs ont mis en place une autre pratique, le « roulage » : à l'aide d'un tracteur doté de roues basse pression, équipé d'un rouleau, elle consiste à rouler sur le couvert végétal dans les interlignes de bananier. Cette intervention fragilise les tiges, ce qui a pour résultat de freiner la croissance de cette plante pérenne. Il faut noter que cette pratique doit être réalisée avant que les tiges ne s'enroulent au bananier, car à ce stade, le seul moyen pour dégager sans dégâts le bananier des lianes, c'est le détournage.

Ces quelques exemples illustrent la diversité des possibilités de gestion permettant d'atteindre un équilibre entre promotion du service de régulation des bioagresseurs et atténuation des disservices. Ils soulignent la nécessité de penser l'utilisation des plantes de services à l'échelle de l'agrosystème en tenant compte des situations de production et des cortèges de bioagresseurs en présence, comme pour les cultures de rente. Étant donné la diversité des réponses des espèces ou des variétés de plantes de services, ces exemples illustrent à quel point il est essentiel d'accroître et de synthétiser les connaissances relatives à l'effet des pratiques de gestion.

## » Références bibliographiques

- Ahuja I, Kissen R, Bones AM, 2012. Phytoalexins in defense against pathogens. *Trends in plant science*, 17(2), 73-90.
- Al-Khatib K, Libbey C, Boydston R, 1997. Weed suppression with Brassica green manure crops in green pea. *Weed Sci.* 45, 439-445.
- Albrechtsen BR, Gardfjell H, Orians CM, Murray B, Fritz RS, 2004. Slugs, willow seedlings and nutrient fertilization: Intrinsic vigor inversely affects palatability. *Oikos*, 105, 268-278. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12892.x>

- Anon, 2002. Integrated control of slug damage in organic vegetable crops. [https://orgprints.org/id/eprint/6786/1/OF0158\\_2146\\_FRP.pdf](https://orgprints.org/id/eprint/6786/1/OF0158_2146_FRP.pdf)
- Barnes G, Saunders DG, Williamson T, 2020. Banishing barberry: The history of *Berberis vulgaris* prevalence and wheat stem rust incidence across Britain. *Plant Pathology*, 69(7), 1193-1202.
- Barone M, Frank T, 1999. Effects of plant extracts on the feeding behaviour of the slug *Arion lusitanicus*. *Ann. Appl. Biol.* 134, 341-345. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1999.tb05274.x>
- Bending GD, Lincoln SD, 2000. Inhibition of soil nitrifying bacteria communities and their activities by glucosinolate hydrolysis products. *Soil Biol. Biochem.* 32, 1261-1269. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00043-2](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00043-2)
- Bhan M, McSorley R., Chase CA, 2010. Effect of cropping system complexity on plant-parasitic nematodes associated with organically grown vegetables in Florida. *Nematropica*, 40, 53-70. <http://journals.fcla.edu/nematropica/article/view/64498>
- Blitzer EJ, Dormann CF, Holzschuh A, Klein AM, Rand TA, Tscharntke T, 2012. Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture, Ecosystems Environment*, 146(1), 34-43.
- Briner T, Frank T, 1998. The palatability of 78 wildflower strip plants to the slug *Arion lusitanicus*. *Ann. Appl. Biol.* 133, 123-133. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1998.tb05808.x>
- Brown PD, Morra MJ, 1995. Glucosinolate-Containing Plant Tissues as Bioherbicides. *J. Agric. Food Chem.* 43, 3070-3074. <https://doi.org/10.1021/jf00060a015>
- Brown PD, Morra MJ, 1996. Hydrolysis products of glucosinolates in *Brassica napus* tissues as inhibitors of seed germination. *Plant Soil*, 181, 307-316. <https://doi.org/10.1007/BF00012065>
- Brown PD, Morra MJ, 2009. Brassicaceae Tissues as Inhibitors of Nitrification in Soil. *J. Agric. Food Chem.* 57, 7706-7711. <https://doi.org/10.1021/jf901516h>
- Burdon JJ, Thrall PH, 2008. Pathogen evolution across the agro-ecological interface: implications for disease management. *Evolutionary Applications*, 1(1), 57-65.
- Byrnes JEK, Gamfeldt L, Isbell F, Lefcheck JS, Griffin JN, Hector A, *et al.*, 2014. Investigating the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality: Challenges and solutions. *Methods Ecol. Evol.* 5, 111-124. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12143>
- Charles R, Montfort F, Sarthou JP, 2012. Effets biotiques des cultures intermédiaires sur les adventices, la microflore et la faune. Réduire les fuites de nitrate au moyen de cultures intermédiaires. Conséquences sur les bilans d'eau et d'azote, autres services écosystémiques, 193-261. <https://www.inrae.fr/sites/default/files/pdf/62fdb4616902dd206e5de81781368d3f.pdf>
- Colbach N, Adeux G, Cordeau S, Moreau D, 2023. Weed-induced yield loss through resource competition cannot be sidelined. *Trends in Plant Science*.
- Collins HP, Alva A, Boydston RA, Cochran RL, Hamm PB, McGuire A., *et al.*, 2006. Soil microbial, fungal, and nematode responses to soil fumigation and cover crops under potato production. *Biol. Fertil. Soils*, 42, 247-257. <https://doi.org/10.1007/s00374-005-0022-0>
- Constantin J, Beaudoin N, Meyer N, Crignon R, Tribouillois, H., Mary B, *et al.*, 2017. La culture suivante et la gestion de l'eau avec les CIMS. Dynamique N en interculture.
- Cortois R, Veen GFC, Duyts H, Abbas M, Strecker T, Kostenko O, *et al.*, 2017. Possible mechanisms underlying abundance and diversity responses of nematode communities to plant diversity. *Ecosphere*, 8, e01719. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1719>
- Couédel A, Alletto L, Tribouillois H, Justes E, 2018. Cover crop crucifer-legume mixtures provide effective nitrate catch crop and nitrogen green manure ecosystem services. *Agric. Ecosyst. Environ.* 254, 50-59. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.11.017>
- Couédel A, Kirkegaard J, Alletto L, Justes E, 2019. Crucifer-legume cover crop mixtures for biocontrol: Toward a new multi-service paradigm. *Adv. Agron.* 157, 55-139. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2019.05.003>
- Dardouri T, 2018. Implication des composés organiques volatils dans la capacité des plantes de service à perturber le comportement et les performances de *Myzus persicae* (sulzer) le puceron vert du vergier. Avignon.

- Dayoub E, Naudin C, Piva G, Shirliffe SJ, Fustec J, Corre-Hellou G, 2017. Traits affecting early season nitrogen uptake in nine legume species. *Heliyon*, 3, e00244.
- Dinoor A, 1974. Role of wild and cultivated plants in the epidemiology of plant diseases in Israel. *Annual Review of Phytopathology*, 12(1), 413-436.
- Duchene O, Vian JF, Celette F, 2017. Intercropping with legume for agroecological cropping systems: complementarity and facilitation processes and the importance of soil microorganisms. A review. *Agric. Ecosyst. Environ.* 240, 148-161. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.02.019>
- Duffus JE, 1971. Role of weeds in the incidence of virus diseases. *Annual Review of Phytopathology*, 9(1), 319-340.
- Engelbrecht E, 2012. Nematode (Phylum Nematoda) community assemblages: A tool to implement environmentally-sound management strategies for root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in potato-based cropping systems. <http://dspace.nwu.ac.za/handle/10394/8095>
- Falk KL, Kästner J, Bodenhausen N, Schramm K, Paetz C, Vassão DG, *et al.*, 2014. The role of glucosinolates and the jasmonic acid pathway in resistance of *Arabidopsis thaliana* against molluscan herbivores. *Mol. Ecol.* 23, 1188-1203. <https://doi.org/10.1111/mec.12610>
- Finney DM, Buyer JS, Kaye JP, 2017. Living cover crops have immediate impacts on soil microbial community structure and function. *J. Soil Water Conserv.* 72, 361-373. <https://doi.org/10.2489/jswc.72.4.361>
- Fritz RS, Hochwender CG, Lewkiewicz DA, Bothwell S, Orians CM, 2001. Seedling herbivory by slugs in a willow hybrid system: Developmental changes in damage, chemical defense, and plant performance. *Oecologia*, 129, 87-97. <https://doi.org/10.1007/s004420100703>
- Frost D, Clarke A, McLean BML, 2002. Wireworm control using fodder rape and mustard – evaluating the use of brassica green manures for the control of wireworm (*Agriotes* spp.) in organic crops. [https://orprints.org/id/eprint/10863/1/Wireworm\\_control\\_and\\_brassica\\_green\\_manures.pdf](https://orprints.org/id/eprint/10863/1/Wireworm_control_and_brassica_green_manures.pdf)
- Fulcher MR, Winans JB, Quan M, Bergstrom GC, 2020. The incidence of *Fusarium graminearum* in wild grasses is associated with rainfall and cumulative host density in New York. *Plant disease*, 104(10), 2681-2687.
- Gardarin A, Celette F, Naudin C, Piva G, Valantin-Morison M, Vrignon-Brenas S, *et al.*, 2022. Intercropping with service crops provides multiple services in temperate arable systems: a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 42, 39.
- Giamoustaris, A., Mithen R, 1995. The effect of modifying the glucosinolate content of leaves of oilseed rape (*Brassica napus* ssp. *oleifera*) on its interaction with specialist and generalist pests. *Ann. appl. Biol.* 126, 347-363. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1995.tb05371.x>
- Gillespie MA, Wratten SD, 2017. The role of ecosystem disservices in pest management. In: Coll M, Wajnberg E, (eds), *Environmental pest management: challenges for agronomists, ecologists, economists and policymakers*, Wiley, 175-194.
- Gimsing A, Kirkegaard JA, 2009. Glucosinolates and biofumigation: fate of glucosinolates and their hydrolysis products in soil. *Phytochem Rev*, 8, 299-310. <https://doi.org/10.1007/s11101-008-9105-5>
- Glen DM, Jones H, Fieldsend JK, 1990. Damage to oilseed rape seedlings by the field slug *Deroceras reticulatum* in relation to glucosinolate concentration. *Ann. Appl. Biol.* 117, 197-207. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1990.tb04207.x>
- Gruver LS, Weil RR, Zasada IA, Sardanelli S, Momen B, 2010. Brassicaceous and rye cover crops altered free-living soil nematode community composition. *Appl. Soil Ecol.* 45, 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2009.11.007>
- Hauggaard-Nielsen H, Ambus P, Jensen ES, 2001. Interspecific competition, N use and interference with weeds in pea-barley intercropping. *Field Crops Research*, 70, 101-109.
- Henderson DR, Riga E, Ramirez RA, Wilson J, Snyder WE, 2009. Mustard biofumigation disrupts biological control by *Steinernema* spp. nematodes in the soil. *Biol. Control*, 48, 316-322. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.12.004>
- Hossain S, Bergkvist G, Glinwood R, Berglund K, Mårtensson A, Hallin S, *et al.*, 2015. Brassicaceae cover crops reduce *Aphanomyces* pea root rot without suppressing genetic potential of microbial nitrogen cycling. *Plant Soil*, 392, 227-238. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2456-y>



- Hovmøller MS, Thach T, Justesen AF, 2023. Global dispersal and diversity of rust fungi in the context of plant health. *Current Opinion in Microbiology*, 71, 102243.
- Janaviciene S, Venslovas E, Kadziene G, Matelioniene, N., Berzina Z, Bartkevics V, Suproniene S, 2023. Diversity of mycotoxins produced by *Fusarium* strains infecting weeds. *Toxins*, 15(7), 420.
- Jenkinson P, Parry DW, 1994. Splash dispersal of conidia of *Fusarium culmorum* and *Fusarium avenaceum*. *Mycological Research*, 98(5), 506-510.
- Jin Y, Szabo LJ, Carson M, 2010. Century-old mystery of *Puccinia striiformis* life history solved with the identification of *Berberis* as an alternate host. *Phytopathology*, 100(5), 432-435.
- Keene CL, Curran WS, Wallace JM, Ryan MR, Mirsky SB, VanGessel MJ, Barbercheck ME, 2017. Cover Crop Termination Timing is Critical in Organic Rotational No-Till Systems. *Agronomy Journal*, 109, 272-282.
- Le Gall M, Tooker JF, 2017. Developing ecologically based pest management programs for terrestrial molluscs in field and forage crops. *J. Pest Sci*, 2004. 90, 825-838. <https://doi.org/10.1007/s10340-017-0858-8>
- Lehman RM, Taheri WI, Osborne SL, Buyer JS, Douds DD, 2012. Fall cover cropping can increase arbuscular mycorrhizae in soils supporting intensive agricultural production. *Appl. Soil Ecol.* 61, 300-304. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.11.008>
- Lewis CM, Persoons A, Bebbler DP, Kigathi RN, Maintz J, Findlay K, *et al.*, 2018. Potential for re-emergence of wheat stem rust in the United Kingdom. *Communications biology*, 1(1), 13.
- Mahé I, Chauvel B, Colbach N, Cordeau S, Gfeller A, Reiss A, Moreau D, 2022. Deciphering field-based evidence for weed regulation by crop allelopathy. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 42, 50.
- Mantle PG, Shaw S, 1977. A case study of the aetiology of ergot disease of cereals and grasses. *Plant pathology*, 26(3), 121-126.
- Meyer N, Bergez JE, Constantin J, Justes É, 2019. Cover crops reduce water drainage in temperate climates: A meta-analysis. *Agron. Sustain. Dev.* 39.
- Mondal M, Asaduzzaman M, Asao T, 2015. Adverse effects of allelopathy from legume crops and its possible avoidance. *Am. J. Plant Sci.* 6, 804-810. <https://doi.org/10.4236/ajps.2015.66086>
- Morra MJ, Kirkegaard JA, 2002. Isothiocyanate release from soil-incorporated Brassica tissues. *Soil Biol. Biochem.* 34, 1683-1690. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00153-0](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00153-0)
- Moreau D, Milard G, Munier-Jolain N, 2013. A plant nitrophily index based on plant leaf area response to soil nitrogen availability. *Agronomy for sustainable development*, 33, 809-815.
- Moreau D, Ballini E, Chave M, Cordeau S, Djian-Caporalino C, Lavoit AV, *et al.*, (*manuscrit en révision*). Which potential of service plants for 'multi-pest' regulation in agroecosystems? An integrative conceptual framework based on complementarities and antagonisms in mechanisms and traits.
- Muehlchen A, Rand R, Parke J, 1990. Evaluation of Crucifer Green Manures for Controlling Aphanomyces Root Rot of Peas. *Plant Dis.* 74, 651-654.
- Njeru E, Avio L, Sbrana C, Turrini A, Bocci G, Arberi P, *et al.*, 2014. First evidence for a major cover crop effect on arbuscular mycorrhizal fungi and organic maize growth. *Agronomy for Sustainable Development*, 34, 841-848. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01234817>
- Ntalli N, Caboni P, 2017. A review of isothiocyanates biofumigation activity on plant parasitic nematodes. *Phytochemistry Reviews*, 16, 827-834.
- Omirou M, Rousidou C, Bekris F, Papadopoulou KK, 2011. The Impact of Biofumigation and Chemical Fumigation Methods on the Structure and Function of the Soil Microbial Community. *Microb Ecol*, 61, 201-213. <https://doi.org/10.1007/s00248-010-9740-4>
- Orrock JL, 2013. Exposure of unwounded plants to chemical cues associated with herbivores leads to exposure-dependent changes in subsequent herbivore attack. *PLoS One*, 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079900>
- Orton ES, Lewis CM, Davey PE, Radhakrishnan GV, Saunders DGO, 2019. Stem rust (*Puccinia graminis*) identified on spring barley in the UK adjacent to infected *Berberis vulgaris*. *New Disease Reports*, 40(11).

- Orwin KH, Buckland SM, Johnson D, Turner BL, Smart S, Oakley S, *et al.*, 2010. Linkages of plant traits to soil properties and the functioning of temperate grassland. *J. Ecol.* 98, 1074-1083. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01679.x>
- Patpour M, Hovmöller MS, Rodriguez-Algaba J, Randazzo B, Villegas D, Flath K, *et al.*, 2022. Wheat stem rust back in Europe: diversity, prevalence and impact on host resistance. *Frontiers in Plant Science*, 13, 882440.
- Pellerin S, Mollier A, Morel C, Plenchette C, 2007. Effect of incorporation of *Brassica napus* L. residues in soils on mycorrhizal fungus colonisation of roots and phosphorus uptake by maize (*Zea mays* L.). *Eur. J. Agron.* 26, 113–120. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2006.07.007>
- Peterson PD, 2001. Stem rust of wheat: Exploring the concepts. *In: Stem rust of wheat: from ancient enemy to modern foe*, 1-15.
- Peterson PD, 2018. The barberry eradication program in Minnesota for stem rust control: a case study. *Annual Review of Phytopathology*, 56, 203-223.
- Polston JE, Anderson PK, 1997. The emergence of whitefly-transmitted geminiviruses in tomato in the western hemisphere. *Plant disease*, 81(12), 1358-1369.
- Ramirez RA, Henderson DR, Riga E, Lacey LA, Snyder WE, 2009. Harmful effects of mustard bio-fumigants on entomopathogenic nematodes. *Biol. Control*, 48, 147-154. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.10.010>
- Robin N, 2011. Impact des couverts végétaux sur les ravageurs. *In : Cultures intermédiaires - Impacts et conduite*, Arvalis - Institut du végétal, Paris, 91-98.
- Rodriguez-Algaba J, Hovmöller MS, Schulz P, Hansen JG, Joaquim J, Czembor P, *et al.*, 2022. Stem rust on barberry species in Europe: Host specificities and genetic diversity. *Frontiers in Genetics*, 13, 988031.
- Rumberger A, Marschner P, 2004. 2-Phenylethylisothiocyanate concentration and bacterial community composition in the rhizosphere of field-grown canola. *Funct. Plant Biol.* 31, 623-631. <https://doi.org/10.1071/FP03249>
- Saad OALO, Lehmann S, Conrad R, 1996. Influence of thiosulfate on nitrification, denitrification, and production of nitric oxide and nitrous oxide in soil. *Biol. Fertil. Soils*, 21, 152-159. <https://doi.org/10.1007/s003740050041>
- Scott JS, Knudsen GR, 1999. Soil amendment effects of rape (*Brassica napus*) residues on pea rhizosphere bacteria. *Soil Biol. Biochem.* 31, 1435-1441. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00064-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00064-4)
- Silgram M, Williams D, Wale S, and Griffin-Walker R, 2015. Managing cultivations and cover crops for improved profitability and environmental benefits in potatoes. Report, Agriculture and Horticulture Development Board.
- Singh RP, Hodson DP, Huerta-Espino J, Jin Y, Bhavani S, Njau P, *et al.*, 2011. The emergence of Ug99 races of the stem rust fungus is a threat to world wheat production. *Annual review of phytopathology*, 49, 465-481.
- Sohlenius B, Boström S, Viketoft M, 2011. Effects of plant species and plant diversity on soil nematodes – A field experiment on grassland run for seven years. *Nematology*, 13, 115-131. <https://doi.org/10.1163/138855410X520945>
- Stowe KA, 1998. Experimental Evolution of Resistance in *Brassica rapa*: Correlated Response of Tolerance in Lines Selected for Glucosinolate Content. *Evolution* (N. Y.). 52, 703-712. <https://doi.org/10.2307/2411265>
- Thorup-Kristensen K, Magid J, Jensen LS, 2003. Catch crops and green manures as biological tools in nitrogen management in temperate zones. *Adv. Agron.* 79, 227-302. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(03\)81005-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(03)81005-2)
- Thorup-Kristensen K, Kirkegaard J, 2016. Root system-based limits to agricultural productivity and efficiency: the farming systems context. *Ann. Bot.* 118, 573-592. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw122>
- Tribouillois H, Bedoussac L, Couëdel A, Justes É, 2021. Resource acquisition and ecosystem services provided by bi-specific cover crop mixtures. *Legum. Perspect.*
- Tribouillois H, Cohan JP, Justes E, 2016a. Cover crop mixtures including legume produce ecosystem services of nitrate capture and green manuring: assessment combining experimentation and modeling. *Plant soil*, 401, 347-364. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2734-8>

- Tribouillois H, Dürr C, Demilly D, Wagner M, Justes E, 2016b. Determination of germination response to temperature and water potential for a wide range of cover crop species and related functional groups. *PLoS One*, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161185>
- Tscharntke T, Karp DS, Chaplin-Kramer R, Batáry P, DeClerck F, Gratton C, *et al.*, 2016. When natural habitat fails to enhance biological pest control—Five hypotheses. *Biological Conservation*, 204, 449-458.
- Tschumi M, Ekroos J, Hjort C, Smith HG, Birkhofer K, 2018. Predation-mediated ecosystem services and disservices in agricultural landscapes. *Ecological Applications*, 28(8), 2109-2118.
- Valade R, Boixel AL, Meyer K, Suffert F, 2022. 2021, l'odyssée de l'espèce *Puccinia graminis* f. sp. tritici : retour sur une année exceptionnelle qui pose la question de l'endémicité de la rouille noire du blé en France et incite à maintenir l'effort d'épidémiologie en systèmes céréaliers. *Phytoma – La santé des végétaux*, 754, 45-50.
- Valdes Y, Viaene N, Moens M, 2012. Effects of yellow mustard amendments on the soil nematode community in a potato field with focus on *Globodera rostochiensis*. *Appl. Soil Ecol.* 59, 39-47. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2012.03.011>
- Valetti L, Iriarte L, Fabra A, 2016. Effect of previous cropping of rapeseed (*Brassica napus* L.) on soybean (*Glycine max*) root mycorrhization, nodulation, and plant growth. *Eur. J. Soil Biol.* 76, 103-106.
- Vernavá MN, Phillips-Aalten PM, Hughes LA, Rowcliffe H, Wiltshire CW, Glen DM, 2004. Influences of preceding cover crops on slug damage and biological control using *Phasmarhabdites hermaphrodita*. *Ann. Appl. Biol.* 145, 279-284. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2004.tb00384.x>
- Verret V, Gardarin A, Pelzer E, Médiène S, Makowski D, Valantin-Morison M, 2017. Can legume companion plants control weeds without decreasing crop yield? A meta-analysis. *Field Crops Research*, 204, 158-168.
- Vialatte A, Tibi A, Alignier A, Angeon V, Bedoussac L, Bohan DA, *et al.*, 2021. Promoting crop pest control by plant diversification in agricultural landscapes: A conceptual framework for analysing feedback loops between agro-ecological and socio-economic effects. *Advances in ecological research*, 65, 133-165.
- Voisin AS, Salon C, Munier-Jolain NG, Ney B, 2002. Quantitative effects of soil nitrate, growth potential and phenology on symbiotic nitrogen fixation of pea (*Pisum sativum* L.). *Plant and Soil*, 243, 31-42.
- Vrignon-Brenas S, Celette F, Piquet-Pissaloux A, Corre-Hellou G, David C, 2018. Intercropping strategies of white clover with organic wheat to improve the trade-off between wheat yield, protein content and the provision of ecological services by white clover. *F. Crop. Res.* 224, 160-169. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2018.05.009>
- White CM, Weil RR, 2010. Forage radish and cereal rye cover crop effects on mycorrhizal fungus colonization of maize roots. *Plant Soil*, 328, 507-521. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0131-x>
- Wink M, 2013. Evolution of secondary metabolites in legumes (Fabaceae). *South African J. Bot.* 89, 164-175. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2013.06.006>
- Wisler GC, Norris RF, 2005. Interactions between weeds and cultivated plants as related to management of plant pathogens. *Weed Science*, 53(6), 914-917.
- Wortman SE, Drijber RA, Francis CA, Lindquist JL, 2013. Arable weeds, cover crops, and tillage drive soil microbial community composition in organic cropping systems. *Appl. Soil Ecol.* 72, 232-241. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.07.014>
- Zambino PJ, 2010. Biology and pathology of *Ribes* and their implications for management of white pine blister rust. *Forest Pathology*, 40(3-4), 264-291.
- Zarea MJ, Ghalavand A, Goltapeh EM, Rejali F, Zamaniyan M, 2009. Effects of mixed cropping, earthworms (*Pheretima* sp.), and arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus mosseae*) on plant yield, mycorrhizal colonization rate, soil microbial biomass, and nitrogenase activity of free-living rhizosphere bacteria. *Pedobiologia* (Jena). 52, 223-235. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2008.10.004>
- Zhang W, Ricketts TH, Kremen C, Carney K, Swinton SM, 2007. Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological Economics*, 64: 253-260. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.02.024>