

## **Réduire les fuites de nitrate au moyen de cultures intermédiaires**

Conséquences sur les bilans d'eau et d'azote, autres services écosystémiques

# **6. Effets biotiques des cultures intermédiaires sur les adventices, la microflore et la faune**

**Auteurs :**

**Raphaël Charles**

**Françoise Montfort**

**Jean-Pierre Sarthou**

Juin 2012

## Sommaire

Introduction .....	195
6.1. Effets des cultures intermédiaires sur les adventices .....	196
6.1.1. Effets attendus des cultures intermédiaires sur les adventices .....	197
6.1.2. Mécanismes de compétition, d'allélopathie et modifications du milieu.....	198
6.1.3. Gestion des cultures intermédiaires en interaction avec le système de culture .....	201
6.1.4. Conséquences sur la stratégie de gestion des adventices.....	208
6.2. Effets des cultures intermédiaires sur la microflore .....	212
Introduction .....	212
6.2.1. Effets des modes de gestion de l'interculture sur les maladies telluriques et leurs mécanismes de régulation biologique.....	212
6.2.2. Effets sur la microflore antagoniste des nématodes .....	218
6.2.3. Effets sur les mycorhizes .....	219
6.2.4. Effets sur l'activité microbiologique générale des sols .....	220
6.3. Effets des cultures intermédiaires sur la faune (invertébrés, vertébrés).....	223
Introduction .....	223
6.3.1. Effets des cultures intermédiaires sur les nématodes.....	223
6.3.2. Effets des cultures intermédiaires sur les vers de terre .....	226
6.3.3. Effets des cultures intermédiaires sur les gastéropodes.....	227
6.3.4. Effets des cultures intermédiaires sur les arthropodes du sol .....	228
6.3.5. Effets des cultures intermédiaires sur les arthropodes épigés et aériens.....	230
6.3.6. Effets des cultures intermédiaires sur les vertébrés.....	236
6.3.7. Bilan .....	237
6.4. Conclusion.....	240
Annexe .....	244
Références bibliographiques citées.....	248

Relecteurs externes du chapitre : Nathalie Colbach et Nicolas Munier-Jolain (section Adventices), Marie-Odile Bancal et Philippe Lucas (section Microflore), Yvan Capowiez et Serge Kreiter (section Faune).

## Introduction

La mise en place de cultures intermédiaires (CI) dans le but de piéger les nitrates (CIPAN) ou de protéger le sol contre l'érosion, doit aujourd'hui s'accompagner d'une réflexion connectée aux objectifs de **développement durable** en agriculture, de celle de leurs impacts sur les **bioagresseurs** (adventices, maladies, ravageurs) et sur la **biodiversité fonctionnelle** (organismes à l'origine de services écosystémiques rendus à la production agricoles : auxiliaires zoophages, pollinisateurs, organismes du sol...) et **culturelle** (espèces emblématiques, gibier).

Ce chapitre a pour objectif de synthétiser et organiser les principales connaissances scientifiques concernant les effets aujourd'hui documentés des CI sur les **adventices**<sup>1</sup>, la **microflore** et la **faune** d'intérêt agronomique (ou cynégétique pour ce dernier groupe). Il s'agit donc de traiter, certes essentiellement des **bioagresseurs** rencontrés dans ces trois groupes, mais aussi des **organismes utiles** appartenant aux deux derniers. Les effets des CI pris en compte sont donc ceux qui touchent directement à la dynamique des organismes ou qui modifient l'état physique ou biologique du sol, lui-même influençant ensuite la croissance ou la santé des plantes. L'analyse bibliographique et ensuite la rédaction se sont attachées à mettre en exergue les **mécanismes** en cause dans ces effets, de même que, et ils en sont le corolaire, les éléments de **gestion** à mobiliser pour parvenir à 'piloter' au mieux tant les effets bénéfiques recherchés que les effets néfastes à éviter. Certains résultats, concernant les trois principaux groupes et tant pour des espèces de bioagresseurs que pour des espèces bénéfiques, sont donnés sous une forme **qualitative** indiquant un sens de variation des populations d'organismes suite aux effets induits par les CI. Cette information purement qualitative est le résultat d'un choix délibéré de la part des rédacteurs, préférant donner les tendances générales de certains effets plutôt que des résultats chiffrés lorsque ces derniers sont trop variables. Néanmoins, des données **quantitatives**, essentiellement sous forme de pourcentages de hausse ou de baisse, sont parfois données afin d'avoir un ordre de grandeur des variations possibles. Il est important néanmoins de ne pas considérer ces derniers comme définitifs car ils ne sont que le reflet d'une situation donnée. Enfin, et dans le même ordre d'idées, il est important de garder présent à l'esprit que l'essentiel des effets des CI sur la microflore et la faune (bioagresseurs et auxiliaires au sens large) ne sont connus qu'au travers d'études n'ayant pas eu comme objectif de tester diverses modalités possibles de conduite des CI toutes choses égales par ailleurs. Cet état de fait, qui est surtout vrai pour la microflore et la faune, ne fait que renforcer la nécessité de ne pas accorder trop d'importance à des valeurs quantitatives d'effets qui ont de ce fait une forte probabilité de varier suite à des changements de conduite de CI.

L'**objectif finalisé** est de parvenir à une meilleure connaissance des paramètres de **gestion de l'interculture** et des **CI** en général, afin (i) de limiter leurs inconvénients potentiels en termes de favorisation de certains bioagresseurs, et (ii) si possible de maximiser les éventuels avantages qu'elles peuvent procurer, en plus de piéger les nitrates, en termes de contribution à la limitation des adventices, des maladies, notamment telluriques, et des ravageurs invertébrés essentiellement.

---

<sup>1</sup> Les adventices regroupent les mauvaises herbes et les repousses de la culture précédente, soit toutes les plantes non désirées par l'agriculteur dans une parcelle cultivée.

## 6.1. Effets des cultures intermédiaires sur les adventices

Raphaël Charles

avec la collaboration de Nicolas Munier-Jolain (INRA),  
Nathalie Colbach (INRA) et Judith Wirth (ACW)

### Introduction

L'utilisation des cultures intermédiaires fait partie intégrante des mesures de lutte contre les adventices depuis fort longtemps dans différentes civilisations (Caamal-Maldonado et al., 2001). L'objectif du recours aux CI pour la lutte contre les adventices est de **remplacer une flore adventice non contrôlable par une flore maîtrisable** (Teasdale, 1996). L'effet est obtenu par l'ajustement phénologique du couvert végétal<sup>2</sup> pour occuper la niche de la population d'adventices. Selon le système de culture et la rotation, les CI prennent différentes formes et quatre types peuvent être distingués : le **couvert d'interculture**, le **mulch mort**, le **couvert associé** et le **mulch vivant** (Teasdale, 1996; Hoffman and Regnier, 2006).

Les **couverts d'interculture** ou **cultures intermédiaires en végétation** visent à supplanter les adventices par compétition ou modification du milieu durant l'interculture. Au sens malherbologique, un couvert végétal est implanté dans ou après une culture principale et est généralement détruit avant ou lors de l'implantation de la culture suivante.

Le **mulch mort** vise à laisser une couche suffisante de litière durant une période de l'interculture, voire dans la culture suivante, de printemps généralement. Il s'agit de produire suffisamment de résidus par les couverts pour créer un environnement défavorable à la germination des adventices et à leur installation. Les CI sont semées en fin d'été ou en automne et produisent une part importante de leur biomasse avant ou à la sortie de l'hiver. La transformation de la biomasse en résidus est également un élément de gestion important. Elle peut reposer sur une destruction naturelle par le gel ou faire intervenir une destruction de la biomasse par voie mécanique ou chimique.

Le **couvert associé** présente un cycle de développement court, principalement pour couvrir le sol au début de la culture principale tout en évitant de la concurrencer.

Le **mulch vivant** est installé avant ou durant la culture principale et poursuit sa croissance durant la période de végétation de cette dernière.

Ces deux dernières formes de couverts peuvent être comparées à une flore adventice **choisie** pendant la culture, évitant de devoir constamment adapter les stratégies de désherbage en fonction des spectres changeants d'une flore adventice spontanée (Hartwig and Ammon, 2002).

Les couverts végétaux en interaction avec de **nombreux facteurs du système de culture**, influencent la présence des adventices pendant et après la période d'interculture : la rotation des cultures, l'espèce cultivée et la variété, leurs propriétés de compétitivité et d'allélopathie, le type d'implantation comprenant l'écart entre les rangs, la densité de semis et la date de semis exerçant une influence sur la dynamique et la régularité de la levée, les interventions de travail du sol, la gestion des résidus de récolte, l'état de fertilité du sol, la gestion de l'eau et des engrais et finalement les modalités de destruction des couverts (Galland et al., 1999; Kohli et al., 2006; Labrada, 2006; Blackshaw et al., 2007).

Le **présent chapitre** vise à présenter et à comprendre les effets attendus des CI sur les adventices. Il se concentre sur les relations directes et indirectes entre ces deux végétations. Davantage encore, il vise à démontrer l'usage qui peut être fait de l'intégration de couverts végétaux dans la gestion des adventices, mais également des limites à en attendre. Dans un premier temps, les effets de la CI et les mécanismes impliqués sont présentés. Puis il est montré en quoi ces mécanismes interagissent avec les facteurs du système de culture pour influencer la présence d'adventices durant l'interculture et durant la culture suivante. Finalement, un

---

<sup>2</sup> Afin de limiter l'effet répétition lors de la lecture, nous profitons du fait que la terminologie "couverts végétaux" soit d'usage courant au sein de la profession agricole, pour l'employer parfois sous forme générique en lieu et place de cultures intermédiaires (CI). Il faut alors noter que comme pour les CI, les couverts végétaux peuvent comprendre le mulch mort.

éclairage plus particulier est donné sur les conséquences de la présence de couverts végétaux sur la stratégie de gestion des adventices.

## 6.1.1. Effets attendus des cultures intermédiaires sur les adventices

### 6.1.1.1 Effets attendus

Les effets attendus des couverts visent d'abord une capacité de suppression de la flore adventice, mais incluent également une tolérance à la présence de celle-ci (Blackshaw *et al.*, 2007). La présence de couverts végétaux durant l'interculture modifie les conditions du milieu avec un effet sur le développement des adventices. D'autre part, les interactions entre les adventices et les couverts végétaux exercent un effet de synergie sur les deux végétations ou conduisent à une compétition. Dans les deux cas de figure, les principaux mécanismes impliqués reposent sur la disponibilité des ressources en nutriments, en eau et en lumière, mais également sur l'allélopathie. L'effet du couvert se mesure par une réduction de la biomasse des adventices et un frein à leur multiplication. La présence d'adventices peut être tolérée durant l'interculture tant que la multiplication générative ou la propagation végétative (vivace) restent limitées. La situation est différente après l'interculture, lorsque la présence d'adventices est moins bien tolérée pour limiter les effets de concurrence sur la culture suivante. L'évaluation des effets des couverts végétaux se doit donc de considérer les risques encourus, soit en termes de multiplication des adventices, soit en termes d'impact des adventices sur la production. Cette distinction n'est pas toujours établie dans la littérature étudiée ici, plus attachée à comprendre les interactions entre couverts et adventices, qu'à les évaluer selon le contexte du système cultural.

Il est principalement attendu qu'un couvert végétal possède une croissance rapide et une végétation fournie. La **capacité de production de biomasse** des couverts végétaux et la **biomasse sur pied**, vivante ou morte, sont des facteurs importants de l'effet sur les adventices. La quantité de biomasse en cours d'interculture ou sous forme de résidus en fin d'interculture ou durant la culture suivante, peut être reliée au niveau de contrôle des adventices (Teasdale, 1996). L'efficacité des CI contre les adventices est régulièrement élevée, dépassant les 90% dans de nombreuses publications. Des différences d'efficacité en termes d'ampleur et de durée sont observées selon les couverts et les systèmes de culture. Par rapport à un sol nu, la biomasse des adventices était réduite de 93%, sous un couvert de seigle au printemps par comparaison avec des parcelles sans seigle (Barnes and Putnam, 1983). Un couvert de seigle, de blé, de sorgho ou d'orge détruit par herbicide a permis une protection du sol efficace et une lutte contre la levée des adventices, avec une efficacité de l'ordre de 95% durant 30 à 60 jours (Putnam *et al.*, 1983). Sous un mulch mort de seigle, la relation entre la biomasse de mulch et l'inhibition de la levée d'adventices était exponentielle (Teasdale and Mohler, 2000). La couverture du sol par un mulch de sorgho de 10-15 tonnes de matière sèche/ha au moment du semis du maïs, a permis de réduire de 26-37% les adventices (Cheema *et al.*, 2004). Toutes ces études sont particulièrement démonstratives. Elles soulignent aussi la nécessité de mieux comprendre les relations entre la présence d'un couvert et le développement d'adventices pour une gestion optimale de l'interculture.

### 6.1.1.2. Spécificités des réponses

Les réponses apportées par les adventices à la présence de couverts vivants ou résiduels se manifestent de façons très spécifiques (Ercoli *et al.*, 2005). Ainsi, la croissance du chénopode blanc (*Chenopodium album*) était réduite par des couverts incorporés de seigle, de vesce velue (*Vicia vilosa*) ou de moutarde brune (*Brassica juncea*). Par contre, l'amarante (*Amaranthus retroflexus*) n'était contrainte que par la vesce velue. Enfin d'autres espèces (mis à part le liseron *Convolvulus arvensis*) étaient concurrencées par la vesce et la moutarde, alors que le seigle n'avait que peu d'effet. Cette spécificité des réponses rend une généralisation de l'effet des couverts incertaine, bien que des études montrent que le cycle de vie des adventices et la masse de leurs graines déterminent en partie leurs réactions à la présence de couverts.

Les **espèces bisannuelles et vivaces** sont plus difficiles à concurrencer par les couverts, de par leur meilleure compétitivité offerte par des réserves nutritionnelles dans les racines principalement, et leur rapidité d'installation (Teasdale *et al.*, 2007). Ces espèces sont concurrencées par des couverts disposant d'une capacité compétitive renforcée, par des propriétés allélopathiques notamment. Ainsi, le mélilot blanc (*Mellilotus albus*) réduit la

présence du laiteron des champs (*Sonchus arvensis*) et du pissenlit (*Taraxacum officinalis*), même si les résidus de couverts sont exportés (Blackshaw *et al.*, 2001).

Des essais en plein champ ont montré que les **graines d'adventices** ayant une taille importante toléraient mieux que les petites un stress produit par des couverts de colza et de luzerne incorporés au sol, alors que le seigle n'exerçait aucune influence (Kruidhof *et al.*, 2011). La réduction graduelle de l'effet inhibiteur d'une part, et l'augmentation subite de cet effet pour la luzerne suite à une pluie d'autre part, ont permis de souligner l'importance de la dynamique temporelle. La sensibilité des adventices dépendait à la fois de la grosseur de la graine et du moment de levée par rapport à l'incorporation du couvert, ces deux facteurs devant être considérés conjointement. La faible masse des graines d'adventices par rapport à celle des couverts végétaux ou des cultures est considérée comme un élément déterminant expliquant la sensibilité élevée des adventices aux effets phytotoxiques des couverts végétaux ou d'autres amendements organiques (Liebman and Davis, 2000). Cette sélectivité du contrôle des adventices par la masse de leur graine doit également considérer une sensibilité plus élevée des espèces à petites graines face à une disponibilité limitée en éléments nutritifs.

## Synthèse

*Les effets attendus des cultures intermédiaires sur les adventices concernent non seulement la réduction de leur biomasse, mais également de leur multiplication générative. L'efficacité des effets a été démontrée dans de nombreuses publications. Cet effet repose sur une capacité de production de biomasse et le maintien de celle-ci durant l'interculture, voire durant la culture suivante sous forme de mulch. Toutefois, la réaction des adventices est spécifique, variant notamment selon le cycle de vie des espèces (durée et période de dormance dans la saison de culture), mais également selon la masse de leurs graines. Ces démonstrations permettent d'envisager une utilisation des couverts dans la pratique en vue de la gestion des adventices. Toutefois, pour valoriser et gérer au mieux ces effets, il convient d'identifier les mécanismes impliqués, mais aussi de comprendre le fonctionnement des CI en interaction avec les nombreux facteurs du système de culture.*

## 6.1.2. Mécanismes de compétition, d'allélopathie et modifications du milieu

Les effets des CI et de leurs résidus sur les adventices reposent sur différents mécanismes de compétition et de modifications du milieu, qu'il s'agit de comprendre pour mieux appréhender les conséquences de l'introduction de couverts végétaux sur la situation malherbologique des grandes cultures et sur l'utilisation des herbicides. Les couverts vivants concurrencent la flore adventice directement pour les **ressources**. La disponibilité de ces mêmes ressources est également influencée par des modifications du milieu sous les effets des couverts. Ce processus concerne la période de l'interculture, mais aussi la culture suivante. **L'allélopathie** est (potentiellement) un phénomène d'interaction différent, de nature chimique, faisant intervenir l'émission par certaines plantes (origine donc biotique) et/ou leurs résidus (origine donc abiotique) de molécules toxiques pour d'autres plantes. Les attentes particulières concernant les propriétés allélopathiques des couverts nécessitent un éclairage spécifique de ce mécanisme.

### 6.1.2.1. Disponibilités des ressources

La culture intermédiaire entre en concurrence pour les ressources avec les graines en germination ou les adventices installées. Par la suite, les CI installées ou résiduelles modifient les conditions physiques et chimiques du milieu avec un effet favorable ou défavorable sur l'installation de toute nouvelle plante. Les conditions de croissance modifiées par la présence de couverts concernent la quantité et la qualité de la lumière, le minimum, maximum et l'amplitude de température, l'humidité du sol, la résistance physique du sol et l'allélopathie (Teasdale, 1996).

L'amplitude circadienne et les valeurs maximales de la **température du sol** sont plus faibles en présence de couverts végétaux vivants pendant l'interculture, et dans une mesure moindre de mulch, par rapport à un sol nu (Teasdale and Daughtry, 1993). Ces réductions thermiques de même que celle de la lumière au sol sont suffisantes pour réduire la levée d'adventices, même par des résidus de biomasse (Teasdale and Mohler, 1993).

L'**humidité du sol** est accrue par la présence de résidus et son effet varie selon les conditions hydriques du sol (Teasdale and Daughtry, 1993). En sol saturé en eau durant une longue période, la présence d'adventices est réduite, du fait d'une absence d'alternance de phases sèches et de phases humides (d'où une moindre stimulation de la germination) et d'une possible induction de dormance.

La quantité de **lumière** parvenant au sol étant réduite de par la présence de couverts végétaux, la survie et la croissance post-levée des adventices est réduite à son tour (Teasdale and Daughtry, 1993). En effet, si la germination et la croissance pré-levée ne dépendent pas de la lumière perçue au niveau du sol (Benvenuti, 1995), il en va bien sûr autrement de ces survie et croissance post-levée. L'effet d'ombre des couverts est procuré par une croissance rapide ainsi qu'une végétation épaisse et dense, notamment pour des espèces comme la luzerne, le sarrasin, le moha, le seigle et le sorgho (Batish *et al.*, 2001). De même, la compétitivité automnale d'espèces comme le radis fourrager, le colza d'automne et le seigle d'automne est expliquée par leur capacité précoce d'intercepter la lumière (Kruidhof *et al.*, 2008). De nombreuses espèces dépendant d'une réponse du photochrome pour leur germination, l'effet de la réduction de lumière est plus particulièrement marqué pour un couvert d'interculture comme une vesce qui absorbe la lumière rouge et réduit (de 70%) le ratio rouge/rouge-lointain, inhibant la germination des graines situées à la surface du sol, alors que des résidus ont un effet minimum inférieur (réduction du ratio de 17%) sur ces dernières (Teasdale and Daughtry, 1993).

La protection du sol par un couvert exerce une contrainte physique sur la croissance des graines germées. La levée des adventices dépend de la capacité des plantules à franchir la **barrière mécanique des résidus** et pour cela à croître au travers de ces derniers dans des conditions de lumière réduite (Teasdale and Mohler, 2000). Ainsi, l'indice de surface du mulch, exprimé en unité de surface de mulch par unité de surface de sol, de même que la fraction du volume de mulch, qui considère la part du volume occupé par le matériau, sont des paramètres déterminants pour caractériser les propriétés de la couverture. Ces propriétés physiques du mulch sont en relation directe avec les levées des adventices.

La combinaison de plusieurs facteurs liés aux ressources est généralement nécessaire pour expliquer le pouvoir dépressif voire suppressif des couverts et de leurs résidus vis-à-vis des adventices, et leurs variations d'efficacité. **Des réductions de lumière, du rapport rouge/rouge lointain et d'amplitude circadienne de la température du sol expliquent la suppression supérieure des adventices par les couverts d'interculture par rapport à des résidus desséchés** (Teasdale and Daughtry, 1993). Ces conditions environnementales sont analogues à celles de la profondeur du sol et réduisent la levée d'adventices (Teasdale and Mohler, 1993). Les **espèces annuelles à petites graines** levant plus difficilement quand leurs graines sont en profondeur (Gardarin *et al.*, 2010, 2012), elles sont plus sensibles que les autres à la couverture du sol par un mulch (Teasdale, 1996). Toutefois, dans la mesure où une fraction de lumière durant une courte période suffit à induire la germination de certaines espèces, l'efficacité de protection du couvert dépend donc de sa qualité. Celle-ci est très variable en fonction de sa décomposition et peut être insuffisante en termes de protection. L'efficacité d'un mulch mort de seigle, de blé, de sorgho ou d'orge a pu être expliquée par une protection de la surface du sol comprenant des processus physiques mais aussi des processus chimiques comme l'**allélopathie** (Putnam *et al.*, 1983), régulièrement évoquée pour expliquer l'effet des couverts sur les adventices (voir ci-dessous). Enfin, en condition météorologique sèche, la conservation de l'humidité du sol par les couverts et surtout leurs mulchs, peut accroître la germination et la levée d'adventices (Teasdale and Mohler, 1993; Grimmer and Masiunas, 2004).

#### 6.1.2.2. Mécanismes d'allélopathie

L'allélopathie constitue un facteur particulier des interactions directes ou indirectes entre CI et adventices. En effet les propriétés allélopathiques des CI sont potentiellement intéressantes pour être valorisées contre les adventices durant l'interculture, alors qu'elles constituent également un facteur d'explication possible pour des effets non désirables sur la culture suivante. La **définition de l'allélopathie la plus commune** et régulièrement citée dans la littérature (Weston, 1996; Singh *et al.*, 2003; Duke, 2010) fait référence aux interactions biochimiques entre plantes, micro-organismes inclus (Molisch, 1937). Ainsi, l'allélopathie a été définie comme étant un **effet positif ou négatif, direct ou indirect, d'un végétal - micro-organismes inclus - sur un autre, par le biais de composés chimiques libérés dans l'environnement** (Rice, 1984). D'autre part, sa **définition est parfois plus restrictive** et ne considère que les **propriétés concurrentielles dont la plante dispose et qui i) réduisent la croissance, la productivité et le rendement d'autres cultures, ii) s'expriment**

**en situation de monoculture ou de succession, iii) causent une maladie du sol, un déséquilibre des nutriments et de la population microbienne, et iv) peuvent être exploitées pour supprimer de façon sélective les adventices à travers différentes manipulations** (Batish *et al.*, 2001; Khanh *et al.*, 2005).

L'utilisation de couverts allélopathiques à effets négatifs sur les adventices vise la valorisation de plantes vivantes et une gestion ciblée de leurs résidus pour profiter des substances allélochimiques relâchées par **lessivage, décomposition des résidus, volatilisation, exsudats racinaires ou diffusion de pollen** (Khanh *et al.*, 2005). Elle se fonde en outre sur les intérêts suivants : i) il s'agit d'une méthode acceptée sur un plan environnemental dans la mesure où elle repose sur des substances naturelles sans effet résiduel, ii) les plantes sont la source d'une large diversité de substances chimiques, qui pourraient d'ailleurs être exploitées comme nouveaux herbicides, iii) les sites d'action étant nouveaux, ils permettent de résoudre des problèmes de résistance chimique, iv) les plantes allélopathiques peuvent constituer une approche de la lutte contre les adventices, à coût réduit et sur le long terme (Batish *et al.*, 2006).

### 6.1.2.3. Des mécanismes à la gestion de l'allélopathie

Bien que l'allélopathie à des fins de lutte contre les adventices durant l'interculture, soit étudiée de façon intensive depuis plus de 40 ans, afin d'en comprendre les processus autant que de développer son utilisation en production, **les producteurs ne voient pas pour l'instant en elle une efficacité suffisante pour l'adopter comme innovation** (Khanh *et al.*, 2007). Les praticiens demandent en effet que les perspectives d'applications réellement solides soient précisées (Bonin *et al.*, 2011). La gestion des processus liés à l'allélopathie des couverts végétaux se révèle délicate et mérite une attention particulière, tant par rapport à l'état des connaissances qu'en termes d'application dans la pratique.

De nombreux travaux montrent que la part entre l'effet allélopathique et d'autres processus de compétition ou de modification du milieu n'est pas évidente à établir (Weston, 1996; Haramoto and Gallandt, 2005a; Boydston and Al-Khatib, 2006). Les travaux relatifs à l'allélopathie apportent donc actuellement principalement une compréhension de ses processus, et démontrent qu'elle n'est généralement pas isolée mais **se trouvent en combinaison d'autres phénomènes pouvant amener à une diminution des adventices**. L'ampleur et la persistance de l'allélopathie sont fort variables durant l'interculture, mais également durant la culture suivante, ce qui nécessite une connaissance précise et un ajustement des techniques culturales. Ainsi, des couverts végétaux à allélopathie persistante peuvent exiger une modification des pratiques culturales de la culture suivante, comme un délai d'attente après l'incorporation de couverts frais ou un renforcement des doses de semis en cas de semis immédiat. Si la compréhension des phénomènes allélopathiques peut offrir des outils intéressants pour la gestion de la flore spontanée, l'identification des molécules impliquées peut permettre d'expliquer certains déboires observés sur les cultures suivant une espèce allélopathique (Delabays and Mermillod, 2002). La compréhension de ces phénomènes offre donc de **nouvelles perspectives agronomiques et technologiques**, comme de nouveaux types d'herbicides (Duke *et al.*, 2002; Bhowmik and Inderjit, 2003). Ces deux formes d'usage font d'ailleurs apparaître des questions similaires en termes de recherche et d'application : quelle est la concentration minimale pour une activité phytotoxique ? Le composé actif est-il proprement séparé et correctement identifié ? Quel est le temps de résidence de la substance et son devenir dans le sol ? Le composé influence-t-il l'écologie microbienne et les propriétés physico-chimiques du sol ? Le composé a-t-il un effet adverse sur la culture ? Le composé est-il sûr au niveau de la santé ? (Bhowmik and Inderjit, 2003).

L'identification des substances responsables de l'allélopathie constitue un préalable pour la compréhension du phénomène et sa gestion. Un large éventail de substances allélopathiques a été identifié : **terpénoïdes** (terpènes volatiles, huiles essentielles volatiles, lactones), **benzoxazinoïdes** chez les Poacées, **glucosinolates** chez les Brassicacées, **sorgoleone** et **glycosides cyanogéniques** chez le sorgho, **saponines** chez la luzerne et l'avoine, mais aussi des substances issues de plantes n'appartenant pas aux cultures annuelles, comme les juglones du noyer ou la caféine des caféiers (Singh *et al.*, 2003). Dans une approche pluridisciplinaire, les benzoxazinones du blé ont été étudiées sous l'angle de méthodes analytiques validées, d'identification des concentrations appropriées, de leur transformation dans le sol, de l'écotoxicologie des composés individuels ou en mélange, de leur toxicité humaine et animale, et des effets sur les adventices, les insectes et les maladies (Fomsgaard, 2006). Si les substances allélopathiques peuvent effectivement affecter la croissance d'adventices, leurs interactions dans le système de culture peuvent aussi modifier les **conditions de croissance de la culture**

**suivante.** Les substances allélochimiques issues des plantes vivantes ou de leurs résidus peuvent affecter la présence et la croissance d'autres organismes utiles comme des **bactéries, champignons et autres microorganismes**. Elles mériteraient au moins d'être étudiées lorsque du matériel végétal cultivé à cette fin est incorporé dans le sol (Khanh *et al.*, 2007).

Dans une analyse critique de l'allélopathie, Doré *et al.* (2004) relèvent la nécessité de reconsidérer l'étude de l'activité allélopathique d'une culture dans une optique de meilleure maîtrise agronomique pour aboutir à une application réaliste. En effet, bien souvent, les méthodes employées et les effets observés en conditions contrôlées, ne permettent pas une extrapolation aux conditions de la parcelle agricole. La durée des essais est souvent trop courte et la validité limitée. Enfin, le nombre de références est généralement insuffisant pour évaluer finement l'effet des conditions du milieu et des pratiques agricoles pour une maîtrise agronomique du phénomène. Par conséquent, les auteurs considèrent que l'étude agronomique doit permettre de comprendre les effets des techniques culturales sur la production de molécules allélopathiques, sur leur libération et leur devenir dans le milieu, et sur l'expression de leur potentiel. Cela revient à vérifier dans le système de culture, si les effets toxiques obtenus en conditions contrôlées s'expriment bien au champ, et à étudier **quels sont les facteurs de variation et de contrôle du potentiel allélopathique au champ**.

### Synthèse

*Les modes d'action des cultures intermédiaires sur les adventices ne peuvent pas être systématiquement distingués les uns des autres. Si la capacité de compétition des couverts pour les ressources se manifeste généralement par une production de biomasse élevée et une croissance rapide, leur efficacité par modification du milieu ou par allélopathie est plus difficile à identifier. D'autre part, ces processus sont généralement conjugués, offrant une concurrence potentiellement élevée face aux adventices. Les travaux de recherche relatifs aux mécanismes des couverts sur les adventices se concentrent principalement sur l'allélopathie et les substances responsables. Toutefois, les perspectives d'application directe butent régulièrement sur la complexité des processus en jeu. Finalement, il apparaît que seule la famille des Brassicacées montre une activité allélopathique suffisamment caractéristique pour pouvoir envisager une valorisation explicite de cette propriété. Toutefois, ceci ne saurait constituer le mécanisme unique et la solution simple en termes de lutte contre les adventices par les couverts végétaux, et les facteurs de variation et de contrôle du potentiel allélopathique au champ sont encore à déterminer.*

## 6.1.3. Gestion des cultures intermédiaires en interaction avec le système de culture

L'implantation d'un couvert végétal nécessite des adaptations de l'itinéraire technique. Une compréhension des interactions entre les couverts végétaux et les facteurs du système de culture est nécessaire pour évaluer les conséquences de ces nouvelles conditions du milieu sur la flore adventice. Il s'agit aussi de davantage préciser dans quelle mesure il est possible de valoriser la pratique des CI pour la gestion des adventices. Les principaux facteurs étudiés concernent la rotation des cultures, les espèces de couvert, leur cycle de végétation, la fertilité du sol, le travail du sol et la gestion des résidus en fin de cycle.

### 6.1.3.1. Rotation et espèces de cultures intermédiaires

L'implantation d'un couvert végétal durant l'interculture accroît la diversité des espèces en rotation, ce qui permet de rompre le cycle des adventices fortement associées à un type de cultures (par exemple céréales) ou à un cycle de croissance récurrent (par exemple dominance de cultures d'hiver) (Blackshaw *et al.*, 2007). Toutefois, la flore adventice est davantage affectée par la phénologie **de la culture** ou d'une **séquence de rotation** que par la diversité de la rotation en soi, la présence de couverts végétaux étant tout de même l'un des facteurs déterminants (Smith and Gross, 2007). Fried *et al.* (2008) démontrent l'importance de la position du cycle des adventices par rapport à celui des cultures (la flore adventice présente est celle dont le cycle correspond au mieux à celui de la culture tout en ayant une reproduction plus précoce qu'elle), dans la dynamique des premières.

La compétitivité des CI dépend principalement de l'espèce à travers les caractères biologiques suivants : la **vigueur et la vitesse de levée**, l'**installation souterraine et aérienne** des plantes, la **hauteur et la densité de la végétation**, l'**indice de surface foliaire**, le **tallage** et les **ramifications** (Blackshaw *et al.*, 2007). La capacité concurrentielle des couverts peut être renforcée par leur **diversité spécifique**, en tirant profit des variations morphologiques et physiologiques des espèces. Batish *et al.* (2001) identifient plus de 50 espèces ayant des effets sur une autre culture ou sur les adventices sur la base de propriétés allélopathiques essentiellement, et dont la source peut être un extrait aqueux ou une substance volatile, provenant de graines en germination, d'exsudats racinaires, de feuilles fraîches, de résidus. Les espèces suivantes, cultivées en France, démontrent ce potentiel : l'avoine, la luzerne, de nombreuses Brassicacées dont la moutarde, le sarrasin, le riz, le tournesol, le seigle, le blé, l'orge, le sorgho, le trèfle incarnat, le trèfle souterrain, la vesce velue (Weston, 1996; Khanh *et al.*, 2005; Batish *et al.*, 2006). De plus, au sein de chaque espèce, il existe une **forte variabilité entre variétés** et des screenings conséquents sont nécessaires pour établir leur efficacité (Batish *et al.*, 2006). Ces propriétés allélopathiques ne suffisent pas la plupart du temps à expliquer à elles seules le pouvoir compétitif d'une espèce (mais voir (Hozayn *et al.*, 2011), (Khanh *et al.*, 2006)) et viennent davantage renforcer son pouvoir concurrentiel.

Certains groupes d'espèces sont considérés comme plus concurrentiels que d'autres. Les **Poacées** sont généralement plus compétitives que les **légumineuses** (ou Fabacées *lato sensu*), et les **Brassicacées** occupent une place intermédiaire (Blackshaw *et al.*, 2007). Par exemple, l'efficacité de réduction de la production de biomasse et de la production de graines d'adventices était supérieure pour la moutarde en comparaison avec l'avoine ou un mélange légumineuses/avoine (Brennan and Smith, 2005). Le choix de cultiver une légumineuse apparaît comme l'un des éléments cruciaux pour de nombreux systèmes de culture (Hoffman and Regnier, 2006). Toutefois, les effets de l'environnement déterminent finalement l'efficacité des espèces les plus compétitives pour chaque situation pédoclimatique et culturale. Enfin le nombre d'espèces pouvant être considérées comme particulièrement efficaces dans la lutte contre les adventices est relativement limité.

La diversité des espèces de **légumineuses (Fabacées lato sensu)**, des trèfles en particulier, est large, offrant de nombreuses caractéristiques susceptibles d'être utilisées contre les adventices. Toutefois, les recherches se concentrent généralement sur des CI en association (Burgos *et al.*, 2006; den Hollander *et al.*, 2007). Ainsi les **associations légumineuses - graminées**, bien souvent vesce velue et seigle, offrent les avantages suivants par rapport à la lutte contre les adventices : un gain de biomasse compétitif et une plus grande persistance des résidus par rapport à la légumineuse pure notamment. Un choix d'espèces particulièrement complémentaires peut également renforcer l'effet du mélange. Aucune règle d'association n'a été mise en évidence. Une part de 50% et plus de seigle en association à du pois offrait la meilleure réduction de la présence d'adventices (2% de couverture) alors que la couverture de pois pure n'était pas compétitive (73%) (Akemo *et al.*, 2000). La compétitivité des légumineuses est expliquée en particulier par la hauteur de la végétation, mais aussi par la capacité d'absorption de l'azote (den Hollander *et al.*, 2007). Au sein des légumineuses, la rapidité d'installation et la hauteur de la vesce velue ont expliqué une plus grande capacité de concurrence de cette légumineuse par comparaison avec le trèfle souterrain et le trèfle incarnat et davantage encore que le trèfle blanc (Brandsaeter and Netland, 1999). De plus, la résistance au froid de cette espèce maintient une concurrence contre les adventices au-delà de l'hiver. Les propriétés allélopathiques du trèfle violet ont été démontrées sur une moutarde sauvage (Ohno *et al.*, 2000). Dans le cas de légumineuses, la suppression d'herbicide peut être accompagnée d'une réduction de la fertilisation azotée. Ceci explique l'intérêt économique pour la vesce velue en particulier comme couvert dans les systèmes simplifiés de travail du sol (Lu *et al.*, 2000).

Les **Brassicacées** sont plus particulièrement reconnues pour leur efficacité de contrôle des adventices en relation avec leurs propriétés allélopathiques. La réduction des levées d'adventices dans des couverts de différentes espèces (moutarde, colza) a atteint 23 à 34% comparée à une jachère, la levée était décalée de 2 jours, et la biomasse réduite (Haramoto and Gallandt, 2005a, b). Toutefois, la magnitude du phénomène est faible, se concentrant davantage sur la phase d'installation des adventices et ne procurant pas d'avantage durable pour la culture suivante (Haramoto and Gallandt, 2005b). Si les couverts de Brassicacées sont reconnus pour être efficaces en début de cycle, il est généralement nécessaire de combiner leur utilisation à d'autres mesures de contrôle des adventices. De plus, il est nécessaire de bien comprendre les mécanismes pour une utilisation appropriée des Brassicacées en particulier, entre contrôle des adventices durant l'interculture et développement normal de la culture suivante (Boydston and Al-Khatib, 2006). Les tourteaux de Brassicacées ont également un effet herbicide, qui est variable selon le spectre de leurs glucosinolates : l'efficacité semble plus faible pour le colza que pour la moutarde blanche (plutôt efficace contre les dicotylédones telles que amarante et

laitue sauvage), et la moutarde brune semble efficace contre les monocotylédones telles que avoine et ray-grass d'Italie) (Handiseni *et al.*, 2011).

Les **Poacées** apparaissent régulièrement comme couverts efficaces contre les adventices sous la forme de mulch. Cette famille illustre particulièrement bien l'effet attendu permettant de réduire la concurrence des adventices dans la culture suivante, voire de diminuer l'utilisation d'herbicide, comme le montrent de nombreuses études. La réduction de biomasse des adventices par des résidus de seigle était de 63% supérieure à celle produite par un couvert de référence (peuplier), utilisé comme contrôle, suggérant des propriétés allélopathiques complémentaires aux effets physiques (Barnes and Putnam, 1983). Les résidus de seigle peuvent réduire la levée d'adventices annuelles jusqu'à 12 semaines dans la culture suivante, mais avec certaines précautions dans sa gestion pour ne pas affecter cette dernière, en particulier lorsque celle-ci est maraîchère (Masiunas, 2006). Plusieurs autres céréales montrent des propriétés allélopathiques et pourraient être sélectionnées dans ce sens. Le blé d'hiver est largement utilisé comme couvert en Amérique du Nord. Ses résidus produisent des phytotoxines efficaces contre les adventices, alors que sa régulation par les herbicides est aisée et l'effet sur la culture suivante moindre par rapport à d'autres espèces de monocotylédones (Weston 1996). Un extrait aqueux de sorgho broyé a montré un effet allélopathique contribuant à une réduction de 18-50% des adventices, ouvrant une perspective d'usage comparable à un herbicide (Cheema *et al.*, 2004). Des mulchs morts de seigle et d'orge avant betterave ont permis de réduire la présence d'adventices jusqu'à 78%, conduisant à de meilleurs rendements par comparaison avec du triticale ou l'absence de mulch (Dhima *et al.*, 2006a). Toutefois, l'application d'herbicide, quatre semaines après la levée, permettait de limiter la concurrence des adventices à ce stade sensible de la betterave, pour un rendement en sucre supérieur de 7-26%. Dans un essai similaire sur maïs (Dhima *et al.*, 2006b), l'effet de mulchs de céréales sur les adventices était similaire, en particulier pour l'orge, mais l'absence d'herbicide était mieux tolérée, soulignant par là des différences de sensibilité de la betterave et du maïs aux adventices. Ces résultats de plein champ ont été accompagnés par des bio-essais, démontrant non seulement des phénomènes allélopathiques sur les adventices, mais aussi des effets sur la croissance de la betterave et l'insensibilité du maïs. Le ray-grass est également un couvert largement utilisé pour son pouvoir concurrentiel tant à l'automne qu'au printemps. L'incorporation de ray-grass au printemps a réduit la germination de 45% de graines de moutarde suggérant des effets phytotoxiques par rapport aux témoins. La durée de dégradation des substances incriminées a été évaluée à 3-4 semaines durant une phase de décomposition des restes de culture (Breland, 1996).

Des espèces appartenant à d'autres familles sont étudiées en particulier pour leurs propriétés allélopathiques. L'étude d'exsudats racinaires du sarrasin (**Polygonacées**), en particulier des composés phénoliques, a montré non seulement des effets inhibiteurs sur d'autres plantes, mais a également permis d'identifier différents composants responsables et une efficacité variable (Kalinova *et al.*, 2007).

D'autre part, de nouvelles espèces sont continuellement testées pour leur contribution comme couvert à la lutte contre les adventices. Ainsi le radis chinois a été récemment testé pour évaluer la régularité, l'ampleur et la durée de la suppression d'adventices entre l'automne et l'installation d'une culture suivante de maïs (Lawley *et al.*, 2011). Si la suppression des adventices durant l'interculture a été observée, l'effet n'était pas persistant dans la culture suivante, nécessitant un herbicide dès la levée du maïs, offrant une perspective intéressante de nouveau couvert efficace en automne et au début du printemps.

### 6.1.3.2. Espèces cultivées et cycle de végétation

**Le degré de suppression des adventices par les CI varie pour une espèce en fonction des régions du globe et de son cycle de végétation** (Teasdale *et al.*, 2007). Ainsi, les espèces vigoureuses cultivées sous des climats chauds (sorgho, niébé) sont efficaces comme couvert étouffant dans des environnements saisonniers chauds. Les espèces annuelles cultivées des régions fraîches (seigle, vesce velue, divers trèfles) sont moins efficaces comme couvert estival étouffant, mais conviennent durant l'hiver. Sous un climat méditerranéen avec des hivers plus doux, la suppression d'adventices hivernantes semble plus difficile, notamment par des espèces qui ne couvrent que partiellement le sol. La culture d'espèces non-hivernantes est courante sous climat tempéré et montre une intéressante efficacité à partir du moment où la production de biomasse est suffisante en automne.

Un **ajustement phénologique** du couvert végétal est nécessaire pour répondre aux objectifs de contrôle des adventices, tant par rapport à la **durée de l'interculture** que par rapport à l'**implantation de la culture**

**suivante.** Selon les espèces de couvert, la pression sur les adventices s'exerce en automne ou au printemps. En fin d'été ou en automne, les couverts peuvent réduire la croissance et surtout la production de graines d'adventices par **compétition** principalement, alors qu'au printemps, les couverts ou leurs résidus exercent surtout un effet sur le milieu avec un impact sur la germination des adventices, par **allélopathie** notamment (Kruidhof *et al.*, 2008). Ainsi le radis fourrager, le colza d'hiver et le seigle d'hiver se sont montrés particulièrement efficaces en automne par comparaison avec le ray-grass italien, mais surtout par rapport au lupin blanc et à la luzerne, faiblement compétitifs à cette période de l'année. Ces différences de compétitivité ont pu être reliées à l'interception de lumière variable selon les couverts. Au printemps, la luzerne incorporée a eu un effet inhibiteur particulièrement efficace sur la germination des adventices, alors que le colza et le lupin blanc étaient moins efficaces. Le seigle d'hiver et le radis fourrager n'avaient en revanche aucun effet (Kruidhof *et al.*, 2008). Une efficacité allélopathique similaire a été relevée pour des couverts végétaux de cycle court comme l'avoine, le trèfle incarnat et le sarrasin en réduisant les levées d'adventices de 19 à 39% et en retardant les levées de 2 jours (Haramoto and Gallandt, 2005a). Au-delà de l'importance de la saison calendaire, c'est la saison de dormance des adventices de même que la vitesse de levée de la CI relativement aux adventices, qui importent. Ainsi, Colbach *et al.* (2012c) ont montré dans une étude par simulation et analyse de sensibilité de modèle, avec des pédoclimats dijonnais et pour des adventices graminées automnales de type vulpin (*Alopecurus myosuroides* Huds.), que les cultures qui réduisent le plus ces dernières sont celles dont le semis se fait pendant les saisons de dormance de l'adventice (fin automne et surtout printemps) et dont la vitesse de levée relativement aux adventices est supérieure. En revanche, la capacité de compétition n'avait que très peu d'effet. En ce qui concerne le cas particulier des CI, les mêmes auteurs ont démontré que leur présence avant cultures de printemps réduit l'infestation des cultures d'hiver (les plus à risque pour le type d'adventices analysées) plus tard dans la rotation, mais à condition qu'il y ait eu travail du sol avant l'implantation des CI. Les deux espèces de CI les plus efficaces, à savoir ray-grass et seigle, étaient aussi celles qui levaient le plus vite et à des températures plus faibles. La capacité de compétition là encore était peu importante. Le travail du sol après les CI augmentait le risque d'infestation des cultures dans la rotation (même après 2 années ou plus) parce qu'il stimulait des germinations post-CI, germinations qui présentaient un fort risque de ne pas être totalement détruites avant le semis de la culture suivante et donc de lever dans celle-ci (Colbach *et al.*, 2012c).

**Le développement végétatif initial et la densité de plantes de couvert sont des facteurs essentiels.** La distance entre les rangs exerce un effet sur la rapidité de couverture du sol et intervient dans l'efficacité des couverts végétaux par rapport à la lumière, à l'accessibilité à l'eau et aux éléments nutritifs du sol. La densité de semis renforce l'efficacité du couvert. L'installation rapide et uniforme exerce un effet compétitif sur les adventices, et explique notamment l'efficacité élevée des Brassicacées, et par exemple de la moutarde par comparaison avec l'avoine ou un mélange légumineuses/avoine (Brennan and Smith, 2005). Le **cycle de végétation, la date de semis et les modalités d'implantation** du couvert déterminent la dynamique de croissance du couvert. La date de semis est un élément déterminant la couverture du sol et la production de biomasse, et par conséquent la pression contre les adventices. Les températures de la fin de l'été et de l'automne sont déterminantes. Pour la vesce velue, 655 degrés jours (DJ, base 4°C) sont nécessaires pour atteindre 50% de couverture du sol, et 926 DJ pour une biomasse conséquente de 40 q/ha (Teasdale *et al.*, 2004). La vesce commune accumule 4 q/ha par 100 DJ. Selon les dates de semis et les conditions climatiques, ces valeurs sont atteintes avant ou après l'hiver. Dans une évaluation en milieu contrôlé et en plein champ de plantes utilisables pour leurs propriétés allélopathiques, les couverts d'automne (vesce velue, seigle, blé, avoine, gesse, moutarde) se sont révélés plus efficaces que des semis de printemps (Fujii, 2001). La densité de semis des CI peut procurer un effet d'ombrage chez les espèces telles que la luzerne, le sarrasin, le moha, le seigle, le sorgho (Khanh *et al.*, 2005). Toutefois, cet effet n'est pas systématique et le doublement de la densité de semis dans un autre essai n'a eu aucun effet sur l'effet d'espèces comme le radis fourrager, le colza d'hiver, le seigle d'hiver, le ray-grass d'Italie, le lupin blanc et la luzerne (Kruidhof *et al.*, 2008). La vesce velue et le seigle semés à de hautes densités produisent suffisamment de biomasse pour réduire la levée d'adventices. Toutefois cette efficacité varie selon les espèces d'adventices dans des relations très variables en fonction de l'augmentation de densité, pouvant même être suffisante à de basses densités (Mohler and Teasdale, 1993).

**En raison d'une compétitivité persistante pour les ressources, l'efficacité de suppression des adventices est généralement plus élevée pour un couvert vivant d'interculture que pour un mulch mort,** par exemple pour la vesce velue (Teasdale and Daughtry, 1993; Teasdale *et al.*, 2007). Cette évaluation se base sur le fait que les couverts d'interculture concurrencent les adventices sur plusieurs facteurs et durant plusieurs phases du cycle de vie des adventices. L'effet des résidus de couverts s'exerce principalement sur la levée précoce des

adventices (Teasdale *et al.*, 2007). La couverture du sol par des résidus issus de couverts non hivernants peut être insuffisante, permettant la levée d'adventices à la sortie de l'hiver, voire la favorisant par le maintien d'une humidité au sol (Grimmer and Masiunas, 2004). La persistance des résidus dépend des espèces. Ainsi les résidus de vesce par comparaison avec le seigle étaient de plus courte durée, en raison d'une décomposition accélérée. De ce fait, leur persistance sous forme de résidus peut s'avérer insuffisante. D'autre part, les légumineuses peuvent même favoriser, si elles ne sont pas suffisamment denses et par leur azote résiduel, la levée d'adventices (Mohler and Teasdale, 1993). Pour cette raison, l'installation d'un couvert doit viser le maintien d'une culture vivante le plus longtemps possible. La durée de vie d'un sarrasin est nettement inférieure à celle d'une moutarde gélive et plus encore qu'une culture de vesce velue hivernante. Toutefois, les CI peuvent avoir le même effet suppressif sur les adventices que sur la culture suivante, dans la mesure où certains mécanismes perdurent : modifications de la disponibilité des ressources, modifications de l'état physique et chimique du sol, processus biologiques et chimiques (Teasdale *et al.*, 2007).

Le cycle de végétation des CI et les modifications induites sur les conditions du milieu peuvent également agir indirectement sur la flore adventice *via* des facteurs biotiques. **L'activité des invertébrés prédateurs de graines d'adventices** sous les couverts végétaux et leur influence non négligeable sur le stock grainier de surface en fin de saison, indiquent que ce processus devrait être considéré dans la gestion des couverts végétaux et de la surface du sol en fin de saison (Gallandt *et al.*, 2005) (voir Faune, section 6.3.5.1.2.). Toutefois, l'efficacité de ces invertébrés granivores sur la dynamique à long terme des adventices et donc l'infestation des **cultures** n'est pas connue. **La levée d'adventices peut aussi être contrainte par des maladies fongiques du sol** (Kumar *et al.*, 2008). Les changements des conditions de croissance suite à l'enfouissement de résidus de sarrasin ont conduit à une réduction de la levée d'adventices. Cette réduction était en bonne partie imputable à une modification de la disponibilité en azote, mais un traitement fongicide des graines d'adventices (contre les champignons responsables de la fonte de semis : *Pythium*, *Phytophthora*, *Rhizoctonia*, *Fusarium*) a conduit à une meilleure levée de ces dernières.

### 6.1.3.3. Fertilité du sol

**L'état de fertilité du sol et la fertilisation déterminent une partie du rapport de concurrence entre les CI et les adventices.** D'autre part, les effets des couverts sur l'état de fertilité du sol influencent positivement ou négativement le développement des adventices durant l'interculture ou la culture suivante. Certaines espèces d'adventices voient leur compétitivité augmenter lorsque la disponibilité en phosphore et en azote est élevée. Notamment les couverts de légumineuses dont des résidus riches en azote peuvent contribuer à stimuler la germination d'adventices selon l'état de la couverture du sol et les conditions pédoclimatiques (Teasdale and Pillai, 2005). A l'inverse, la réduction de la disponibilité en nutriments peut réduire la croissance des adventices. Des résidus avec un haut rapport C/N, en particulier les céréales, peuvent affecter les petites graines d'adventices par une immobilisation de l'azote du sol (Samson *et al.*, 1992). Dans l'étude de couverts de courtes durées, en culture maraîchère de plein champ, l'incorporation d'avoine et de moutarde, ayant un rapport C/N élevé car supérieur à 20, et une décomposition lente, a pu expliquer la réduction de la vigueur et du poids des adventices, mais également de la culture suivante (Kumar *et al.*, 2009).

Les interactions entre les incidences de la légumineuse sur le cycle de l'azote et l'effet suppressif du couvert en termes de développement des adventices restent difficiles à appréhender : **l'effet des légumineuses sur les adventices est fonction du compromis entre impact physique négatif et mise à disposition d'azote.** Une moins bonne suppression des adventices par le trèfle souterrain et la vesce velue avant pomme de terre était en partie imputable à la mise à disposition d'azote par ces espèces par rapport à des couverts de colza et de ray-grass, qui étaient par ailleurs plus efficaces au niveau de la production de biomasse (Campiglia *et al.*, 2009). Les légumineuses peuvent toutefois contribuer à une réduction de la fumure minérale et des herbicides. En effet, suite à l'incorporation de biomasse fraîche de trèfle incarnat, la levée de chénopode dans du maïs est restée inférieure de 72% à la levée par rapport à des témoins recevant une fertilisation azotée équivalente et de 39% lors de la récolte du maïs. Par contre, la biomasse du maïs après résidus de trèfle était aussi réduite de 31% en début de cycle, mais rattrapait le niveau des modalités avec fertilisation minérale en cours de saison. En relation avec la croissance des chénopodes, la perte de biomasse atteignait 8% dans le traitement avec trèfle et 28% dans la modalité avec fertilisation minérale. Des résultats similaires ont été obtenus sur le chénopode en absence de maïs (Dyck and Liebman, 1995). Dans une seconde étude consistant à incorporer des résidus secs de trèfle (Dyck and Liebman, 1995), l'efficacité du trèfle incarnat était inférieure et n'exerçait pas une pression

suffisante sur les adventices, entraînant des pertes sur la production de maïs. La qualité du couvert incorporé a pu expliquer ce manque d'efficacité. Toutefois en conditions de forte pression malherbologique, le maïs était favorisé davantage par la légumineuse que par l'apport minéral.

Si la germination et la croissance pré-levée se font à partir des réserves de la semence et non pas à partir de l'azote du sol (phase hétérotrophe de la vie de la plante), la croissance post-levée des adventices est particulièrement influencée par la disponibilité en azote du sol (phase autotrophe de la vie de la plante). Ce facteur de disponibilité en azote intervient directement dans les relations de concurrence entre les adventices et les CI, de même que dans la réponse des adventices aux modifications du milieu entraînées par la présence de couvert. Il peut être influencé par l'incorporation de résidus de couvert et conduire à la suppression des adventices (Kumar *et al.*, 2008). Les changements de la dynamique de l'azote par des résidus enfouis de sarrasin ont conduit à une suppression de la croissance des adventices. Ainsi pour l'ensemble des espèces d'adventices testées, la levée était réduite de 40 à 70% et la production de biomasse sèche de 85% par rapport à un sol n'ayant pas porté de couvert. Les mécanismes de suppression de la levée variaient selon les espèces. Deux espèces de la flore adventice (camomille, capselle) ont vu l'apport d'azote minéral annuler les contraintes sur la levée. Par contre l'amarante n'a subi aucun effet de l'apport d'azote minéral (Kumar *et al.*, 2008). Colbach et Dürr (2003) démontrent que la quantité et la qualité des semences peut être affectée par l'azote disponible pendant le remplissage des grains : une augmentation de l'azote disponible augmente la production des semences du vulpin et aboutit à un plus grand nombre de ses graines germant en interculture (mais dont les pieds ne parviennent pas à se reproduire). Cela est conforté par l'étude par simulation et analyse de sensibilité de modèle évoquée ci-dessus (Colbach *et al.*, 2012c), qui montre qu'à long terme, c'est principalement le second effet (plus grand nombre de graines germant en interculture) qui importe. Ainsi, une augmentation de l'azote disponible, par engrais, fumier ou CI, peut réduire légèrement l'infestation de certaines adventices. Cependant, ces résultats sont très spécifiques du type d'adventices. Dès lors, le choix du couvert végétal doit être considéré avec attention, et en parallèle avec l'état de fertilité du sol lorsqu'il s'agit à la fois de lutter contre la perte de nitrate et de réduire le développement des adventices.

#### 6.1.3.4. Travail du sol

Colbach et Mézière (2012) ont mis en évidence dans une étude par simulation et analyse de sensibilité de modèle sur graminées automnales, que (i) plus il y a de travail du sol durant l'interculture, moins il y a d'infestation d'adventices dans les cultures, (ii) un labour est particulièrement profitable avant une culture à risque, surtout si la culture précédente était infestée et davantage infestée que la culture pré-précédente, (iii) un travail du sol avant semis doit être d'une part le moins profond possible afin de ne pas remonter d'autres semences avant le semis, et d'autre part réalisé dans des conditions les plus sèches possibles pour ne pas stimuler de germinations qui lèveront en culture.

Tout travail du sol a donc un effet de régulation mécanique des adventices, mais constitue également une modification du milieu, qui peut être favorable à l'expression du stock grainier lorsque les semences ne sont pas enfouies trop profondément et lorsque des graines précédemment enfouies et encore vivantes sont remontées. Ainsi, le travail du sol lié au semis de CI, de même que le faux semis, favorisent la germination d'adventices. Cette germination peut contribuer à terme à réduire la présence d'adventices ou constituer une possibilité de maintien voire de multiplication de la population. Un effet spécifique des différents travaux du sol sur les espèces de la flore adventice et sur leur dynamique de levée n'est pas clairement établi, sinon une mobilisation réduite de certaines espèces en semis direct (Chauhan *et al.*, 2006). Des semis de couverts avant moisson, évitant tout travail du sol, peuvent être considérés pour réduire l'expression du stock grainier d'adventices, et notamment pour contrôler le vulpin en semis direct (Colbach *et al.*, 2009). D'un autre côté, un lit de semence bien émiétté est nécessaire pour enfouir la graine de certaines espèces de couverts.

Le **brassage du sol** influence le développement des adventices par des mécanismes tels que **l'exposition des graines à la lumière** (l'induction lumineuse ne lève les dormances et ne stimule les germinations que lorsque les graines ont été préalablement imbibées (Vertucci *et al.*, 1987; Gallager and Cardina, 1997)), **l'aération du sol**, **l'augmentation de la température du sol**, **la réduction de la couverture par des résidus**, **l'élimination de substances inhibitrices du sol**, **l'augmentation du contact sol-graine dans le sol** (Chauhan *et al.*, 2006). A l'inverse, il peut soustraire certaines semences adventices de la prédation par la macrofaune (Darmency *et al.*, 2011). La germination de la phacélie (*Phacelia tanacetifolia*), espèce de couvert très florifère, est inhibée par la lumière, ce qui maintient les contraintes de résistance exercées par les enveloppes de la graine et empêche une

croissance de l'embryon suffisante (Chen, 1970). D'autres espèces tolèrent des conditions plus contraignantes comme celles du semis direct. S'il est reconnu que le travail du sol de nuit réduit l'induction de la germination de nombreuses espèces de la flore adventice (Chauhan *et al.*, 2006), la perspective de considérer ce phénomène n'est pas réaliste pour les semis estivaux de couverts végétaux.

Les interactions entre le travail du sol et les couverts végétaux sont également à considérer sur le long terme (Moonen and Barberi, 2004). Si un travail du sol simplifié pouvait conduire à une augmentation de 500% du stock semencier, un couvert de seigle permettait d'atténuer cet effet sur le long terme de 25%. L'effet d'un labour (baisse de 22% du stock semencier) était quant à lui renforcé par la présence d'un couvert de trèfle souterrain durant l'interculture.

Toutefois, la mise en place de couverts végétaux contre les adventices et le maintien de résidus de récolte en surface vont (souvent encore actuellement) à l'encontre des pratiques agricoles de travail du sol et du désherbage mécanique qui veulent qu'une surface bien cultivée soit libre de tout résidu (Hoffman and Regnier, 2006). L'introduction des herbicides, à commencer par le 2,4 D puis le glyphosate, a permis le développement de systèmes de culture innovants introduisant des techniques de travail du sol simplifiées et une intégration spécifique, à plusieurs fins, des couverts végétaux dans les systèmes de culture. De très nombreuses publications décrivent l'intérêt des couverts végétaux dans le développement de ces systèmes de culture innovants. Toutefois leur contenu dépasse les limites de la présente étude.

### 6.1.3.5. Gestion des résidus

**Une gestion ciblée des résidus de plantes permet de maintenir l'effet suppressif du couvert, valorisant la culture intermédiaire au-delà de la période de sa stricte période de végétation.** Cette gestion vise à préserver des conditions défavorables aux adventices en régulant la température et l'humidité du sol en fonction des conditions pédoclimatiques, ainsi que la protection physique du sol et les processus allélopathiques. Le niveau d'allélopathie d'un mulch mort est influencé par son âge et par des facteurs environnementaux eux-mêmes régulés par la présence de couverts et interagissant avec les propriétés allélopathiques des couverts (Lehman and Blum, 1997). La comparaison de quatre types de couverts traités avec du glyphosate a montré que le trèfle souterrain et le seigle perdaient leurs propriétés inhibitrices (préalablement avérées) un mois après leur traitement, alors que le trèfle incarnat et le blé gardaient leur effet suppressif sur l'ipoméa et l'amarante. Le déclin du phénomène permettait de suggérer des processus allélopathiques, sans pouvoir exclure d'autres facteurs, dont des interactions avec le glyphosate ou des propriétés du sol (pH). D'autre part, les conditions du milieu modifiées par la présence du couvert ont également interagi avec les propriétés des résidus. L'humidité du sol s'est avérée un élément prépondérant, soit en se révélant suffisamment basse pour créer des conditions favorables à l'amarante, même en présence de résidus toxiques de blé, soit en étant insuffisante pour lever l'expression de l'allélopathie du trèfle incarnat. La disponibilité en azote réduisait la toxicité des débris de blé à basse température sur l'ipoméa seulement, suggérant un rôle de microorganismes.

D'autres travaux ont montré que l'incorporation de résidus de colza d'hiver et de seigle d'hiver dans la couche superficielle du sol avait un effet inhibiteur élevé sur l'établissement d'espèces précoces comme la laitue ou l'épinard, alors que l'effet inhibiteur était variable sur la levée plus tardive de la stellaire, et produisait même un effet stimulateur sur les levées tardives du chénopode blanc (Kruidhof *et al.*, 2009). Ces travaux ont aussi montré que le placement des résidus en surface était important, afin de limiter la levée des adventices, pour le seigle en particulier. Les résidus de colza étaient efficaces les deux à trois premières semaines, alors que l'effet des résidus coupés en tronçons de 3 cm demeure plus persistant.

### Synthèse

*L'implantation d'un couvert modifie principalement la rotation des cultures et la chronologie des travaux du sol et constitue de fait un moyen effectif de concurrencer directement les adventices ou de rendre les conditions du milieu peu favorables à leur développement. L'offre en espèces pouvant servir de cultures intermédiaires est potentiellement suffisamment élevée pour répondre à la diversité des conditions pédoclimatiques et culturelles de la France. Ce choix d'espèces permet de diversifier la rotation et de rompre le cycle de végétation de certaines adventices. L'effet compétitif du couvert sur les adventices dépend largement de la capacité de maîtriser la dynamique temporelle de son développement. La rapidité d'installation, la durée de la végétation, la persistance de sa biomasse sous forme vivante ou morte sont des facteurs clés. Les effets de la culture intermédiaire sur les*

adventices dépendent également de modifications plus ou moins prolongées de l'état de fertilité du sol en particulier de la disponibilité des ressources nutritives, l'utilisation de légumineuses constituant un cas particulier. L'introduction de couverts végétaux dans l'interculture conduit principalement à des modifications des travaux du sol, lors de l'implantation du couvert et pour sa gestion avant la culture suivante. Les enjeux principaux consistent en une gestion ciblée des résidus de couvert végétaux, pour permettre de maintenir l'effet de contrôle aussi longtemps que possible, voire la réduction d'utilisation d'herbicide en fin d'interculture ou au début de la culture suivante.

#### 6.1.4. Conséquences sur la stratégie de gestion des adventices

La situation malherbologique de la parcelle et les pratiques usuelles de désherbage constituent des facteurs préalables déterminant l'importance du stock grainier et les risques de présence d'adventices durant l'interculture. Comme il a été démontré préalablement, l'effet des CI sur les espèces de la flore adventice varie en intensité et en temps, et **la stratégie de désherbage doit être adaptée selon l'efficacité démontrée**. D'une part, la lutte contre les adventices doit être adaptée dès la récolte de la culture précédente, pour l'implantation du couvert végétal durant l'interculture, mais également pour la culture suivante en fonction des modifications de la situation malherbologique. La gestion des repousses de la culture ou des adventices de la culture précédente, en particulier pérennes, doit être aussi considérée. La régulation du couvert, y compris des adventices associées, peut être aussi nécessaire en cours de cycle de végétation ou peu avant la culture suivante. Les interventions de désherbage peuvent être de type mécanique (déchaumage, broyage) ou chimique (total) selon la situation malherbologique, la période d'intervention ou les possibilités techniques. **Des gains en termes de temps de travail lié au désherbage, de la traction et de l'usage d'herbicides peuvent apporter la rentabilité économique nécessaire aux CI pour faciliter leur adoption par les producteurs**. La suppression d'herbicides avant semis ou en prélevée constitue l'un des gains attendus.

La littérature technique comprend de riches références concernant différentes stratégies de désherbage durant l'interculture et en particulier liées aux cultures intermédiaires. Ces références prennent en considération tant des notions de conditions pédoclimatiques, que de systèmes de culture. Elles concernent non seulement la lutte mécanique et chimique contre les adventices (Bonin *et al.*, 2011), mais également la destruction des couverts (Labreuche and Brun, 2011) et leurs spécificités en termes de sensibilités aux herbicides, de facilité de destruction naturelle (gel), mécanique (différents types de rouleaux) et chimique en cours de végétation ou dans la culture suivante (Besnard *et al.*, 2011). Des considérations complémentaires de la littérature scientifique sont apportées ici plus particulièrement sur les conséquences de la présence de couverts végétaux sur l'usage des herbicides, à leur efficacité et aux modalités de destruction des couverts.

##### 6.1.4.1. Usage des herbicides

La présence de CI empêche la pratique de certaines techniques culturales durant l'interculture, notamment les déchaumages qui servent à favoriser la germination puis la destruction de repousses ou d'adventices issues du stock semencier de surface, en particulier lors de techniques culturales simplifiées (Chauhan *et al.*, 2006). La lutte chimique contre les adventices vivaces est généralement pratiquée dans l'interculture. Celle-ci s'avère non praticable en présence de couverts, alors que ceux-ci offrent une concurrence limitée contre ce type d'adventices (Teasdale *et al.*, 2007).

L'adaptation de l'usage d'herbicides dans la culture avant l'installation du couvert n'est pas l'objet de recherches spécifiques aux couverts. Toutefois, une attention doit être portée sur la rémanence de certaines substances, de la famille des sulfonilurées en particulier, pouvant porter atteinte à l'installation de la culture suivante, dont les CI. Les indications sont disponibles dans des documents techniques pour éviter les situations à risque pour chaque espèce de couvert (Besnard *et al.*, 2011).

**Le contrôle des adventices par les CI ou leurs résidus est partiel, variant selon les espèces en interaction, la situation agronomique et l'époque de végétation considérée**. Les objectifs et les impératifs de ce contrôle ne sont pas non plus identiques entre l'interculture et la culture suivante. Les mulchs morts permettent généralement de réduire les levées précoces d'adventices. **La protection par les résidus de couverts en début de saison ne garantit généralement pas de se passer d'herbicide** (Teasdale, 1996).

Cela peut conduire à appliquer des herbicides non sélectifs en fin de période d'interculture ou à une modification des interventions sur la culture suivante. Les cultures sarclées de printemps les plus tardives sont plus particulièrement concernées. Aucun engrais vert (vesce velue, trèfle d'Alexandrie, seigle, avoine, blé, trèfle souterrain, ou ray-grass d'Italie) n'a permis de se passer de traitements en post-levée pour un contrôle suffisant des adventices dans une culture de soja (Reddy, 2001). En absence d'herbicide, les résidus de seigle n'étaient plus suffisamment efficaces pour offrir une maîtrise suffisante des adventices dans une culture de soja, en raison d'une densité et d'une biomasse déjà élevées de la plupart des adventices (Koger *et al.*, 2002). Par contre, l'application d'herbicides spécifiques du soja permettait un contrôle des adventices tout autant efficace en présence de résidus de seigle qu'en leur absence.

Les couverts peuvent conduire à différer les applications d'herbicides en post-levée. Par la suite, ces derniers permettent de contrôler les adventices tardives dans la culture. Ces modifications permettent de réduire l'usage d'herbicides fréquemment retrouvés dans les eaux de nappe et de surface, en les remplaçant par des substances moins persistantes utilisées dans des quantités moindres (Gallagher *et al.*, 2003). Dans les systèmes de travail du sol simplifié, le contrôle des adventices est amélioré par la présence de couverts végétaux, mais l'usage d'herbicides ne peut pas être supprimé (Teasdale, 1996). Une réduction de moitié des doses d'herbicides était possible dans un soja semé directement après un couvert de blé, ainsi que dans un maïs après une vesce velue, montrant l'effet réducteur des résidus sur la levée précoce des adventices et l'efficacité suffisante de doses réduites d'herbicides en post-levée de la culture (Gallagher *et al.*, 2003). En revanche, deux traitements en split de ces doses se révélaient insuffisants, soulignant l'insuffisance de l'effet des résidus. Des essais avec un radis chinois ont montré qu'un développement suffisant du couvert permettait non seulement de lutter contre les adventices en automne, mais également au printemps pour ne devoir appliquer un herbicide qu'au stade post-levée du maïs suivant considérant quelques levées non concurrentielles d'adventices (Lawley *et al.*, 2011).

#### 6.1.4.2. Efficacité des herbicides

La culture de CI influence l'efficacité des herbicides, efficacité qui dépend notamment de l'état du sol, de la présence en surface de résidus du couvert, du degré d'incorporation de la substance, de la position des graines d'adventices dans le sol (Chauhan *et al.*, 2006). L'analyse de nombreux travaux de recherche montre que **la lutte contre les adventices est généralement plus difficile dans les systèmes de travaux réduits du sol laissant un mulch mort en surface** (Chauhan *et al.*, 2006). Des mesures culturales particulières peuvent donc être nécessaires pour prévenir des situations malherbologiques indésirables. Dans le cas d'une destruction d'un seigle 7 à 10 jours avant le semis du maïs, les différents programmes de désherbage en pré- et en post-levée ont montré une efficacité similaire à condition d'une pression d'adventices modérée et en présence de suffisamment d'azote dans le sol (Duiker and Curran, 2005). Des **synergies entre moyens de lutte** ont été démontrées en conditions contrôlées, notamment par une réduction de 13% des levées grâce à des résidus de vesce velue, de 16% grâce à l'herbicide seul (metolachlor), mais de 86% en combinaison des deux facteurs (Teasdale *et al.*, 2005). Ces démonstrations soulignent les nombreux processus biologiques et chimiques régulant l'activité des herbicides et l'effet des résidus dans le système sol-adventices.

La présence de mulch mort en surface du sol modifie le comportement des herbicides, en particulier les processus d'interception et de sorption, de mobilité par ruissèlement ou lixiviation, d'absorption au niveau de la rhizosphère, de volatilisation et de dégradation (activité microbienne, photo-décomposition) (Locke and Bryson, 1997; Chauhan *et al.*, 2006). La présence de résidus en surface du sol conduit à une augmentation de la teneur en carbone organique, à une acidification, à une humidité supérieure du sol et à une population microbienne plus active. Cela peut conduire à une modification tant de l'efficacité des herbicides que du moment de leur effet. L'usage d'herbicides pour la destruction des couverts nécessite également de prendre en compte ces processus.

**Les résidus de plantes peuvent intercepter de 15 à 80% de l'herbicide appliqué**, pouvant induire des pertes et réduire l'efficacité. La matière organique est considérée comme le principal paramètre du sol influençant l'efficacité des herbicides racinaires peu solubles notamment (Chauhan *et al.*, 2006). Si les couverts d'interculture ou leurs résidus réduisent l'efficacité des herbicides par interception ou par adsorption, certaines de ces substances peuvent par la même occasion être co-métabolisées lors de la dégradation des résidus (Locke *et al.*, 2006). Dès son application, l'herbicide entre rapidement en interaction avec les résidus de plantes à la surface du sol par une sorption qui varie selon le type de résidus et augmente avec la décomposition des

résidus. L'affinité du chlorimuron ethyl (utilisé dans le soja aux USA), exprimée par la constante de Freundlich Kf, est plus importante pour les résidus de vesce velue (6,33), que pour le seigle (3,95) ou encore le sol nu (0,81-1,03), le processus se déroulant en moins d'une heure (Reddy *et al.*, 1995). Après 11 semaines, les résidus présentent une augmentation de Kf de 54% pour le seigle et de 49% pour la vesce velue. Cette rétention de substance par les résidus réduit non seulement l'efficacité de l'herbicide, mais prolonge également la persistance de l'herbicide pendant la saison, avec des effets incertains sur la culture. La demi-vie du diflufenican sur du blé après une moutarde blanche atteignait 116 jours, soit 15 jours de plus que le contrôle sans engrais vert, montrant l'effet de l'enrichissement en matière organique du sol sur la persistance des substances. Cette prolongation atteignait de même 75 à 114 jours après des engrais de ferme (Rouchaud *et al.*, 1994).

#### 6.1.4.3. Cultures intermédiaires et faux-semis

Le faux-semis consiste à préparer un lit de semence aussi fin que pour le semis d'une culture à petites graines, à laisser germer une partie du stock semencier d'adventices et à détruire les semences germées et plantules levées par quel que moyen que ce soit (herbicides, travail du sol etc.). Le semis peut aussi être retardé afin de permettre la répétition de la même l'opération, c'est-à-dire de réaliser un second faux-semis (Bond and Baker, 1990). Plusieurs publications techniques font état de l'efficacité de la méthode pour lutter contre les adventices en systèmes de culture, biologiques ou conventionnels, de céréales et de légumes plein champ (Montemurro, 2000; Peruzzi *et al.*, 2003; Martelli *et al.*, 2004). Toutefois, aucune ne semble avoir été publiée à propos de la combinaison de cette technique avec la pratique des cultures intermédiaires. Seuls quelques résultats de simulation existent (Colbach *et al.*, 2012a; Colbach *et al.*, 2012b; Colbach *et al.*, 2012c) et font apparaître que le faux semis doit être le plus superficiel possible (pour ne pas enfouir les semences à une profondeur où elles ne pourraient plus germer tout en survivant (Pekrun and Lutman, 1998; Colbach *et al.*, 2008), ce qui annulerait son effet) et effectué après suffisamment de pluie depuis la moisson pour imbiber les semences et les rendre sensibles au faux-semis. Les simulations avec une flore plurispécifique plutôt automnale montrent que l'effet des CI dépend fortement du système de culture initial et du travail du sol accompagnant ces CI. Dans des systèmes où le travail du sol était initialement réalisé uniquement au printemps, l'introduction de CI réduit l'infestation des cultures par les adventices, essentiellement parce que cette introduction nécessite des opérations de travail du sol en été/automne où elles jouent le rôle de faux-semis. Ces conditions sélectionnent des espèces dont les semences sont peu sensibles à l'enfouissement par le travail du sol (ex. folle-avoine, *Avena fatua*). Dans des systèmes où une partie du travail du sol était initialement déjà réalisée en été/automne, l'infestation des cultures peut, au contraire, augmenter si ce travail du sol n'est pas réalisé au moment où les semences adventices sont sensibles au faux-semis.

L'association de la pratique des CI et du faux-semis reste donc à étudier afin de vérifier leur compatibilité, mais il semble au moins que cela ne pose pas de problème pour les adventices annuelles et les adventices pérennes à régénération par graines, qui auront levé en même temps que la CI et seront détruites en même temps qu'elle. Dans ce cas, la phase de préparation du sol de la technique du faux-semis existe bien mais elle est suivie du semis de la CI, et la phase de destruction n'aura lieu que bien plus tard lors de la destruction de la CI. Cela peut cependant poser des problèmes pour des espèces qui sont encore trop dormantes au moment de l'implantation de la CI et dont les semences ne pourront pas germer suite au travail du sol. Le stock semencier peut également rester intact si le travail du sol est réalisé précocement après la moisson et que la pluie post-moisson était insuffisante pour imbiber les semences récemment produites et tombées à terre. Or, des semences sèches ne sont pas sensibles à l'effet faux-semis.

Le cas des adventices pérennes à régénération végétative (par rhizomes et stolons), tels les chardons (*Cirsium* spp.), peut s'avérer plus problématique. Néanmoins, Cuomo *et al.* (1999) ont démontré (en système d'élevage laitier) d'une part que des pratiques d'exploitation intensive de cultures fourragères et d'autre part que la présence de légumineuses fourragères dans ces dernières, sont suivies d'un effet dépressif sur les chardons *Carduus* spp. et *Cirsium* spp. Il pourrait être envisagé des adaptations dans la pratique des CI afin de bénéficier des mêmes effets pour contenir le développement d'adventices pérennes à régénération végétative. Il faut surtout mentionner la nécessité de conduire des recherches sur le sujet, en incluant d'autres adventices de ce groupe comme les *Rumex* spp., le liseron des champs *Convolvulus arvensis* et bien sûr le chien-dent rampant *Elymus repens*.

## Synthèse

Les modifications apportées par les CI à la rotation des cultures et aux travaux du sol sont susceptibles de modifier les éléments suivants de la stratégie de désherbage : réduction du faux-semis (destiné à vider le stock semencier d'adventices et éliminer les repousses de la culture précédente), usage d'herbicide pour détruire le couvert végétal en particulier le glyphosate, modification des herbicides utilisés pour la culture suivante. L'effet de l'introduction de CI sur la flore adventice dépend de la communauté adventice présente, du système de culture dans lequel la CI a été introduite et du travail du sol accompagnant cette dernière. Néanmoins, une gestion des couverts végétaux dans une perspective de lutte contre les adventices peut se traduire par une réduction des applications d'herbicides, mais nécessite pour cela une approche raisonnée de l'ensemble du système de culture. Ainsi, il semblerait que le semis de CI n'induit pas un accroissement de la flore d'adventices annuelles ou pérennes à régénération par graines, à condition que le travail du sol accompagnant la CI soit adapté, car certaines espèces d'adventices auront levé en même temps que la CI et seront détruites en même temps qu'elle. La phase de préparation du sol de la CI doit alors être raisonnée comme une technique de faux-semis pour les adventices, rendant compatibles CI et faux-semis, même si la réalisation d'un vrai faux-semis avant le semis de la CI et/ou l'optimisation de la date de semis de la CI par rapport aux cycles de dormance des adventices peut retarder la date de semis, et que la phase de destruction des adventices n'aura lieu que plus tard par rapport à la vraie technique de faux-semis, puisqu'elle interviendra lors de la destruction de la CI. Il convient de veiller à ne pas détruire trop tard la CI afin de détruire les adventices avant leur montée à graines.

## Synthèse finale

Ces travaux de recherche identifient des possibilités pour **utiliser les cultures intermédiaires dans la lutte contre les adventices, surtout d'interculture mais aussi parfois de culture, et ce à condition que le positionnement des CI soit bien réfléchi par rapport au cycle biologique des adventices et que le travail du sol accompagnant ces couverts soit bien raisonné**. Ces travaux montrent qu'il est ainsi possible d'apporter une valeur additionnelle à des cultures intermédiaires servant tout d'abord de piège à nitrate (CIPAN) ou de protection du sol contre l'érosion. De nouvelles solutions sont à réfléchir pour accompagner le développement de méthodes culturales innovantes comme les techniques de conservation du sol ou l'agriculture biologique. **Les principaux défis concernent le choix d'espèces de couverts adaptées aux conditions locales et le développement de techniques de gestion adaptées** (travail du sol, période et technique d'implantation et de destruction). L'utilisation de cultures intermédiaires pour leurs seules propriétés allélopathiques offre déjà quelques perspectives réalistes, mais n'est pas encore suffisamment aboutie pour une mise en pratique à large échelle. Si la démonstration de ce processus soutient l'intérêt des couverts dans la gestion des adventices, **une recherche plus systémique est encore nécessaire. La destruction des couverts sans herbicide et une réduction des interventions de désherbage dans la culture suivante constituent finalement les seuls indicateurs de succès**.

## 6.2. Effets des cultures intermédiaires sur la microflore

Françoise Montfort

### Introduction

Les effets de la gestion de la période d'interculture sur la microflore sont presque exclusivement documentés par rapport à la microflore tellurique ou associée au sol. Or ce compartiment de l'agro-écosystème demeure une 'boîte noire', pourtant riche de biodiversité et siège de multiples interactions. Les processus microbiens qui s'y déroulent sont donc, de par la taille des microorganismes et l'opacité de leur biotope, difficilement accessibles. Mais ils se traduisent en termes de croissance et de santé des plantes, et c'est dans la plupart des cas par cette entrée que leur étude est abordée. La partie la plus conséquente de ce chapitre traitera des effets sur les maladies telluriques et leurs mécanismes de régulation biologique, en déclinant les différents mécanismes en cause par complexité croissante. Nous aborderons ensuite les effets de la gestion de l'interculture successivement sur les communautés fongiques antagonistes des nématodes phytoparasites, puis sur les mycorhizes, et enfin, plus généralement sur l'activité biologique du sol.

### 6.2.1. Effets des modes de gestion de l'interculture sur les maladies telluriques et leurs mécanismes de régulation biologique

#### 6.2.1.1. Effets hôtes / non hôtes

La période d'interculture est précieuse pour rompre le cycle de certains parasites qui ne peuvent se maintenir longtemps en l'absence de leurs hôtes, à condition évidemment de bien gérer les repousses : ainsi, les risques liés au piétin-échaudage des céréales seront beaucoup plus élevés si le blé est implanté après une jachère non travaillée, sur laquelle l'agent pathogène (*Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*) s'est maintenu en phase parasitaire (Ennaifar *et al.*, 2005). La destruction des repousses présente d'autant plus d'intérêt que l'agent pathogène ne produit pas d'organes de résistance, est relativement spécifique et a de faibles capacités saprophytiques (cas peu fréquents).

Les couverts végétaux implantés pendant la période d'interculture sont eux-mêmes sensibles à de nombreuses maladies et peuvent héberger l'inoculum, voire le multiplier si les conditions sont favorables. Les exemples sont nombreux, particulièrement en cultures légumières : les Brassicacées, notamment, sont sensibles à de nombreux bioagresseurs et il est démontré par exemple que les risques de fusarioses vasculaires (*Fusarium oxysporum* f.sp. *raphani* et f.sp. *conglutinans*) vont être accrus lors de cycles successifs de biofumigation (voir Encadré 6-1), malgré les composés toxiques libérés (Lu *et al.*, 2010).

#### 6.2.1.2. Travail du sol et survie de l'inoculum

D'une manière générale, le travail du sol est un moyen de diminuer la viabilité des formes de maintien de l'inoculum des agents pathogènes (organes de résistance et résidus de culture porteurs d'inoculum). Il n'est néanmoins pas facile de conclure, car les conséquences des différents types et périodes de travail du sol sur le microclimat autour de l'inoculum varient beaucoup selon les conditions climatiques et culturelles des régions étudiées.

Toutes les pratiques de travail du sol qui accélèrent la dégradation microbienne des résidus de culture sont favorables au déclin des agents pathogènes. Ainsi, un essai de longue durée en Norvège compare quatre modalités de travail du sol (labour, travail profond avec outils à dents, superficiel avec outils à dents, travail du sol simplifié) et montre que l'incidence de la hernie des Brassicacées (*Plasmodiophora brassicae*) sur chou et sur radis fourrager, après 17 ans, est d'autant plus faible que le travail du sol a été simplifié (Ekeberg and Riley, 1997). Les études effectuées en Amérique du Nord, dans des conditions climatiques et édaphiques très

### Encadré 6-1. La biofumigation, un cas d'école pour illustrer cette complexité d'effets

**Définition** : la biofumigation est une application agronomique du phénomène d'allélopathie, et se réfère aux effets suppressifs d'espèces de Brassicacées sur des bioagresseurs telluriques, liés à la libération d'isothiocyanates (ITC) issus de l'hydrolyse enzymatique des glucosinolates (GSL) par la myrosinase (Matthiessen and Kirkegaard, 2006). Mais les nombreuses recherches effectuées sur le sujet ces 2 dernières décennies démontrent que les mécanismes en jeu vont bien au-delà de l'allélopathie, puisqu'ils ne relèvent pas seulement de simples effets directs de toxicité sur les microorganismes pathogènes.

**Principe allélopathique associé aux Brassicacées** : les Brassicacées contiennent dans leurs tissus aériens et racinaires différents types de composés soufrés, les glucosinolates (GSL), aux fonctions de défense contre leurs agresseurs. L'enzyme d'hydrolyse, la myrosinase, entre en action quand, par rupture de l'intégrité cellulaire, elle se trouve en contact avec les GSL. Les molécules de GSL sont aliphatiques, aromatiques ou indoles, selon leur radical R, et les deux premiers types se transforment en ITC, variables par leurs propriétés et leur activité biologique, mais considérés comme les plus actifs sur les bioagresseurs des plantes. Selon les genres, espèces, et même les variétés de Brassicacées, ainsi que selon les organes (racines vs. parties aériennes), le profil et les concentrations de GSL sont différents.

**Mise en œuvre de la technique** : on peut mettre à profit les propriétés du "système GSL-myrosinase" par l'insertion de Brassicacées de production dans les rotations culturales, ou, pendant la période d'interculture, de Brassicacées en cultures intermédiaires, culture de couverture ou tourteaux déshydratés. En engrais verts (forme d'utilisation des cultures intermédiaires), le principe consiste à semer en interculture une Brassicacée choisie pour sa forte teneur en glucosinolates, à une densité très élevée de façon à produire beaucoup de biomasse. Au stade début floraison, la quantité de GSL dans les tissus, tant racinaires qu'aériens, est élevée, la biomasse maximale et les cellules encore faciles à détruire. Le couvert végétal est alors broyé finement puis aussitôt enfoui dans le sol. Un épisode pluvieux qui succède immédiatement, ou sinon une irrigation, amplifient la réaction d'hydrolyse, donc permettent de libérer le maximum d'ITC. Les résidus verts se dégradent alors dans le sol, avant d'implanter la culture de production suivante.

**Complexité des mécanismes et variabilité des effets** : plus encore qu'un simple engrais vert, la biofumigation fait appel à différents mécanismes dont l'expression varie selon de nombreux paramètres biologiques, physico-chimiques et climatiques, en interaction, et qui sont sous la dépendance de facteurs maîtrisables ou non, agissant au cours des phases successives de la technique.

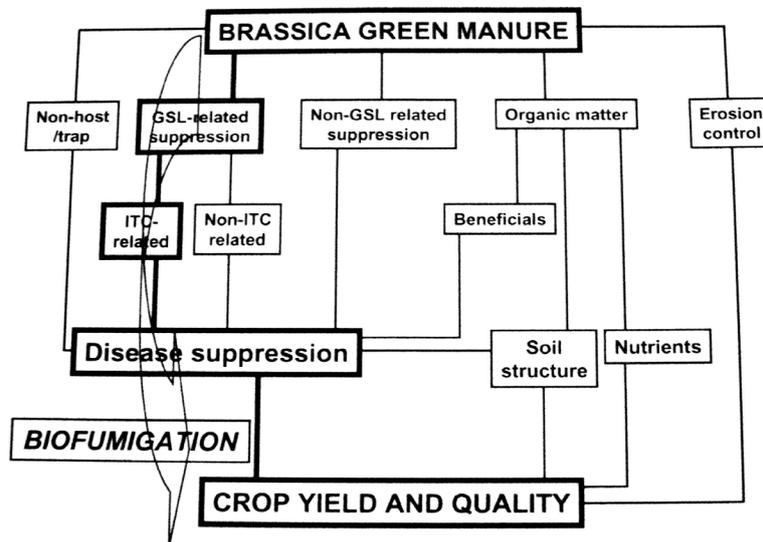


Figure 6-1. Mécanismes d'action de la biofumigation sur les maladies et la culture suivante (Kirkegaard and Matthiessen, 2004)

différentes, concluent au contraire plutôt globalement à une amplification des risques, sur blé, et à une montée en puissance de certains problèmes parasitaires (*Pyrenophora tritici-repentis*, *Cephalosporium gramineum*) par les techniques culturales simplifiées (TCS), qui ne permettraient pas à l'inoculum sur résidus de culture de se dégrader comme cela se produit par le labour (Bockus and Shroyer, 1998). Il existe néanmoins des exemples, difficilement explicables, comme celui du flétrissement du melon, dû à *Monosporascus cannonballus* : la

destruction chimique ou mécanique des restes de pieds de melon malades non seulement ne diminue pas, mais curieusement, augmente le nombre de périthèces sur les pieds malades, puis d'ascospores produites (Stanghellini *et al.*, 2004).

En ce qui concerne les effets du labour directement sur les organes de résistance (indépendamment de résidus de culture), on relève dans la plupart des cas que la viabilité des formes de survie diminue avec la profondeur d'enfouissement. Ainsi, *Macrophomina phaseolina*, sur racines de soja, disparaît plus vite si les résidus de culture sont enfouis : les conditions sont alors défavorables pour les microsclérotés du pathogène, alors que les populations de *Trichoderma*, espèce régulatrice antagoniste, sont moins affectées (Baird *et al.*, 2003). La même tendance est observée pour *Sclerotinia sclerotiorum*, dont seulement 2,5% des sclérotés demeurent viables après 12 mois à une profondeur de 10 cm, contre 57,5% en surface. Cette réduction de la viabilité est corrélée avec une plus grande diversité bactérienne (Duncan *et al.*, 2006). Mais pour cet aspect aussi, il existe des contre-exemples, sans doute plus explicables par les différences induites au niveau du microclimat que par des sensibilités intrinsèques des organes de résistance des différents champignons étudiés : les microsclérotés de *Colletotrichum truncatum*, agent de l'antracnose de la lentille, survivent 48 mois si les débris de culture sont enfouis en profondeur, alors qu'ils ne sont plus viables après 12 mois en surface du sol (Buchwaldt *et al.*, 1996). D'autre part, on ignore tout de phénomènes éventuels de prédation par des insectes polyphages sur des organes comme les sclérotés, quand ils restent en surface du sol, mais cette hypothèse est plausible et mériterait d'être testée.

### 6.2.1.3. Effets physiques de la couverture du sol

Dans le cas de pathogènes se disséminant par effet splash (projections des spores par les éclaboussures des gouttes de pluie), comme l'antracnose du fraisier (*Colletotrichum acutatum*), il est démontré que des couverts végétaux, en inter-rangs, permettent de réduire la projection de spores (Ntahimpera *et al.*, 1998). De même, d'autres auteurs mettent en évidence une importante réduction du mildiou du poivron (*Phytophthora capsici*) quand les poivrons sont cultivés dans des chaumes de blé, ce qui limite drastiquement la dispersion de l'inoculum (Ristaino *et al.*, 1997).

L'incidence du *Sclerotinia sclerotiorum* sur haricot est diminuée par l'implantation, entre rangs, de couverts type seigle ou mélange seigle-trèfle rouge, qui, entretenus en mulch vivants par tonte, perturbent l'épidémie sans que les mécanismes en cause ne soient analysés (germination des sclérotés, formation des apothécies, dispersion des ascospores...) (Bottenberg *et al.*, 1997).

### 6.2.1.4. Les mécanismes complexes de régulation biologique induits par les cultures intermédiaires

L'insertion d'une culture intermédiaire dans un système de culture a de multiples conséquences physico-chimiques et biologiques, et la résultante mesurée en termes de maladies sur la culture suivante ne permet pas d'appréhender la diversité et la complexité des effets. Ainsi, nombreux sont les travaux concluant à une réduction des maladies telluriques ou associées au sol après insertion pendant l'interculture de couverts vivants sans que, pour autant, les causes précises de cette réduction ne soient clairement explicitées. L'exemple de la biofumigation est en ce sens très illustratif, puisque, plus encore qu'un seul engrais vert, cette technique met en œuvre différents mécanismes sous la dépendance de nombreux facteurs biotiques et abiotiques, et qui s'expriment au cours des phases successives (culture du couvert végétal, puis enfouissement et dégradation de résidus végétaux).

#### 6.2.1.4.1. Effets allélopathiques proprement dits

L'allélopathie a été définie par Rice (1984) comme "un effet positif ou négatif, direct ou indirect, d'un végétal – micro-organismes inclus - sur un autre, par le biais de composés chimiques libérés dans l'environnement". Dans les pays tempérés, les principales familles botaniques d'intérêt agronomique à potentiel allélopathique sont majoritairement les Alliacées et Brassicacées (du fait de composés soufrés) et les Poacées (de par les benzoxazinones pour le blé, le maïs, le sorgho, le seigle, et l'avénacine pour l'avoine). Les substances allélopathiques sont libérées par exsudation racinaire ou lors du broyage et de la dégradation des tissus aériens ou racinaires.

Alors que les composés soufrés et les benzoxazinones présentent de nombreuses cibles biologiques, l'avénacine agit de façon relativement spécifique sur les Oomycètes : un semis d'avoine en fin d'été permet de diminuer l'incidence d'une grave maladie du pois, due à *Aphanomyces euteiches*, ainsi que la quantité d'inoculum dans le sol. Les tissus d'avoine contiennent une saponine, l'avénacine, qui stimule la libération des zoospores. Il s'agit d'une germination-suicide puisque, l'avoine n'étant pas hôte du champignon, les zoospores germent mais meurent rapidement par faute de pouvoir coloniser un hôte (Chandler *et al.*, 2004). Les effets sont variables selon les variétés d'avoine, vraisemblablement selon la teneur des tissus en avénacine (WilliamsWoodward *et al.*, 1997). Le même type d'effet est observé sur d'autres Oomycètes, à savoir les *Pythium* spp. pathogènes du concombre : un engrais vert d'avoine permet davantage de réduire la pourriture du fruit qu'un seigle (Wang and Ngouajio, 2008).

Nombreuses sont les publications portant sur les effets *in vitro* d'extraits aqueux de cultures sur des pathogènes. Ainsi, Huang *et al.* (2007) obtiennent *in vitro* une moindre germination des sclérotés de *Sclerotinia sclerotiorum* en présence d'extraits aqueux à 4% de blé, orge, avoine, seigle, colza, lentille ou mélilot, mais seules l'orge et l'avoine aboutissent à des résultats analogues en ce qui concerne la germination des ascospores, et elles sont également les seules avec le mélilot à provoquer une diminution significative de l'indice de sévérité de la maladie suite à la contamination de feuilles détachées de haricot par des ascospores. De nombreuses publications concernent également les effets *in vitro* de composés soufrés de Brassicacées et d'Alliacées, soit à partir de broyats de tissus, soit à partir de composés de synthèse (Sarwar *et al.*, 1998), et s'intéressent à des composés volatiles (aliphatiques) ou peu volatiles (aromatiques) (Kurt *et al.*, 2011). Mais les résultats varient selon la nature des organes fongiques étudiés. Ainsi, il apparaît par exemple d'importantes différences de sensibilité du *Rhizoctonia solani*, selon qu'il est sous forme de sclérotés ou de mycélium (Yulianti *et al.*, 2006a). Les résultats rendent surtout malheureusement mal compte de l'efficacité réelle dans la matrice complexe qu'est le sol. Ainsi, les effets d'une culture intermédiaire à base d'un mélange *Brassica rapa* – *B. napus* ont été étudiés sur les maladies telluriques du fraisier : les composés volatiles libérés inhibent *in vitro* 6 espèces fongiques pathogènes préjudiciables sur fraisier, mais en conditions naturelles, cette biofumigation n'affecte pas la survie de l'inoculum pour les deux espèces étudiées (*Phytophthora cactorum* et *Cylindrocarpon destructans*). Les auteurs constatent néanmoins que l'inoculum de *P. cactorum* est ensuite moins vigoureux en boîtes de Petri (croissance radiale réduite) et concluent que les composés émis sont diversifiés et que d'autres mécanismes biologiques sont probables (Mattner *et al.*, 2008). Les réponses en termes de toxicité sont fonction bien sûr du potentiel toxique des composés soufrés émis, mais aussi *i*) de la nature et de la concentration des GSL (plus de 120 composés recensés au sein des Brassicacées) et donc des ITC produits, différant tant par leur toxicité intrinsèque que par leurs propriétés physiques (volatilité, solubilité, hydrophobicité) ; *ii*) de la très grande variabilité des quantités libérées et de la persistance d'effets, sous la dépendance des paramètres culturels, édaphiques et biologiques, ainsi que des techniques mises en œuvre lors du broyage et de l'enfouissement. La littérature à ce sujet est très abondante et plusieurs auteurs font le point sur les déterminants de la toxicité proprement dite de la technique (Kirkegaard and Sarwar, 1998; Reau *et al.*, 2005a; Kirkegaard, 2009).

La biofumigation est encore trop souvent perçue *a priori* comme une simple technique alternative aux fumigants chimiques de sol comme le métam-sodium (dont le principe actif est d'ailleurs un ITC de synthèse, le méthyl-ITC). En effet, plusieurs équipes font état de résultats qu'il n'est pas possible de comprendre sur la simple base de l'allélopathie directe : *i*) une efficacité persiste alors que les substances toxiques ont disparu (Motisi *et al.*, 2009a) ; *ii*) des réductions de maladie inattendues sont mises en évidence avec des variétés de Brassicacées sélectionnées pour leurs faibles teneurs en GSL (Mazzola *et al.*, 2001; Montfort *et al.*, in press.). De nombreux travaux démontrent l'importance de mécanismes de compétition trophique et d'antagonismes, en action dès lors que l'on met en culture une espèce végétale, puis que l'on incorpore au sol des biomasses organiques importantes. Cette complexité d'effets est certainement à l'origine de la variabilité des résultats observés en conditions naturelles : bien que cette technique ait fait l'objet de nombreux travaux ces deux dernières décennies pour élucider les mécanismes en jeu, son efficacité s'avère irrégulière, avec des résultats souvent contradictoires, allant d'effets partiels intéressants à des résultats très décevants (Njoroge *et al.*, 2008), voire à des effets néfastes pour la culture. Kirkegaard puis Motisi ont réalisé sur le sujet des revues de synthèse, l'un analysant les connaissances acquises et les limites relevées relativement à cette technique (Kirkegaard, 2009), l'autre mettant en avant l'approche épidémiologique des maladies pour analyser la variabilité des résultats (Motisi *et al.*, 2010).

#### 6.2.1.4.2. Effets liés à la culture d'un couvert

Il est clair que la simple culture d'un couvert végétal induit indirectement de multiples perturbations sur la structure des communautés microbiennes telluriques, au travers notamment des changements physico-chimiques de son biotope. Par exemple, il est démontré que certains précédents culturaux, comme le maïs, ont un effet inattendu sur le piétin-échaudage du blé : en modifiant les équilibres microbiens dans la rhizosphère, ils rendent le sol très réceptif à la maladie, alors qu'ils ne sont pourtant pas hôtes de l'agent pathogène, *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* (Lucas *et al.*, 1989). En systèmes de culture incluant de la pomme de terre, un couvert de trèfle rouge ou de ray-grass, semé sous couvert d'orge, permet de réduire les attaques de *Rhizoctonia solani* et de gale commune dans certaines rotations (Griffin *et al.*, 2009). Il en est de même pour un couvert de seigle, réduisant ces mêmes maladies dans toutes les rotations étudiées (Larkin *et al.*, 2010).

De nombreux travaux relatifs aux effets de la culture de Brassicacées sur l'expression des maladies telluriques des cultures suivantes ont été publiés : c'est en Australie que, dès les années 1990, a été mis en évidence l'effet réducteur d'un précédent colza sur le piétin-échaudage du blé, ce qui a initié les recherches ultérieures relatives à la biofumigation (Angus *et al.*, 1994). De même, dans une expérimentation, conduite en Bourgogne sur une rotation blé-betterave, il est démontré que la seule culture de moutarde brune a permis de réduire l'incidence de la maladie du rhizoctone brun (*Rhizoctonia solani*) trois années successives, même si l'incorporation ensuite des résidus augmente nettement l'efficacité (Motisi *et al.*, 2009b).

Les études des mécanismes rhizosphériques sont riches d'enseignements sur les interactions complexes en œuvre dans les micro-niches de la rhizosphère. Ainsi, des hypothèses explicatives de l'effet de la culture de Brassicacées ont récemment été avancées. Dans les racines, les cellules contenant des GSL sont tellement proches de l'épiderme de la racine que ces composés sont libérés en continu dans la rhizosphère, et leur hydrolyse en ITC doit faire appel à de la myrosinase exogène, par exemple celle de la microflore tellurique (McCully *et al.*, 2008). Mais les ITC produits sont en trop faibles quantités pour affecter les bioagresseurs telluriques. Ils modifient par contre la structure des communautés microbiennes, bactériennes notamment, de la rhizosphère (Rumberger and Marschner, 2004; Bressan *et al.*, 2009), et donc vraisemblablement l'expression des agents pathogènes. De même, les communautés les plus tolérantes aux ITC sont sélectionnées dans la rhizosphère des Brassicacées : c'est le cas des *Trichoderma* spp., champignons antagonistes, plus abondants dans la rhizosphère d'un blé suivant un colza que dans celle d'un blé suivant une autre céréale (Kirkegaard *et al.*, 2004).

#### 6.2.1.4.3. Effets liés à l'apport de matières organiques

D'une façon générale, divers mécanismes sont proposés pour expliquer la régulation des maladies telluriques par les amendements organiques. La plupart des études mettent en avant les effets promoteurs de l'activité antagoniste de communautés microbiennes telluriques, suite à l'apport d'éléments nutritifs par divers types de matières organiques du sol. Un exemple intéressant est développé par l'équipe de Mazzola, sur les effets de tourteaux de graines de colza vis-à-vis du complexe d'agents pathogènes responsables de mortalités en pépinières de pommiers aux USA : complémentaires aux effets toxiques directs associés aux GSL se manifestent des effets indirects d'amplification de populations antagonistes (*Pythium* spp., *Streptomyces* spp.) par d'autres processus, à l'origine de l'efficacité de tourteaux dépourvus de GSL (Cohen *et al.*, 2005; Cohen and Mazzola, 2006; Mazzola *et al.*, 2007). Ces effets trophiques indirects des tourteaux contribuent même aux effets sur les adventices, en stimulant les populations de *Pythium* spp., eux-mêmes pathogènes d'adventices (Hoagland *et al.*, 2008b). De la même façon, l'apport de compost peu décomposé de débris végétaux urbains permet de fortement réduire la pourriture due à *Pythium* spp. et le mildiou sur poivron en Floride (Chellemi, 2006) ; sachant que ce compost est introduit dans le sol 10 semaines avant la transplantation des poivrons, les auteurs émettent l'hypothèse de sa colonisation par une microflore compétitrice, et donc d'un phénomène de microbiostase (inhibition du développement) touchant les microorganismes pathogènes, ce qui aboutit à la réduction de maladie. Les résultats de plusieurs équipes démontrent bien en effet qu'il s'agit de régulation biologique plus que de diminution des quantités d'inoculum : ainsi, dans une étude portant sur une centaine de champs de pomme de terre en Idaho, l'incidence du flétrissement sur pomme de terre, dû à *Verticillium dahliae*, diminue suite à l'enfouissement des résidus verts issus de la culture de maïs doux ou d'herbe du Soudan (*Sorgho sudanense*) sans diminution du niveau d'inoculum dans le sol ; une fois que la régulation naturelle est établie, il suffit d'un seul engrais vert pour maintenir ou, mieux, contrôler de nouveau l'agent pathogène (Davis *et al.*, 1996; Davis *et al.*, 2001; Davis *et al.*, 2010b). Plusieurs études aux USA permettent maintenant des

stratégies de protection intégrée, incluant toujours des engrais verts, vis-à-vis de la plupart des bioagresseurs telluriques sur pomme de terre : des rotations judicieuses à base de Brassicacées, avec insertion de couverts type seigle, conduisent à réduire la plupart des maladies, et s'accompagnent d'une augmentation de l'activité microbienne, des populations bactériennes notamment (Larkin *et al.*, 2010; Larkin *et al.*, 2011). Les travaux de Wiggins avec différentes cultures intermédiaires démontrent également que le sarrasin, ainsi qu'un hybride sorgho-herbe du Soudan, permettent de réduire l'incidence du complexe parasitaire de la luzerne, et celle de deux maladies de la pomme de terre (de la gale *Streptomyces scabies*, et du flétrissement *Verticillium dahliae*). Ces travaux sont d'autant plus intéressants qu'ils mettent clairement en évidence une corrélation de ces effets avec l'activité des populations antagonistes indigènes de *Streptomyces* spp., et permettent de conclure que la densité initiale de ces antagonistes dans le sol est un bon prédicteur de l'efficacité des cultures intermédiaires sur les maladies (Wiggins and Kinkel, 2005a; Wiggins and Kinkel, 2005b). Ces mêmes cultures intermédiaires (hybride sorgho-herbe du Soudan et sarrasin) ont permis de promouvoir les populations indigènes de *Streptomyces* spp. antagonistes limitant sur céréales la fusariose de l'épi *Fusarium graminearum* (Perez *et al.*, 2008). Un dernier exemple fourni, parmi les nombreux existants, est celui de l'insertion entre deux blés de couverts d'interculture qui diminuent l'incidence du piétin-échaudage (*Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*) quand leurs résidus sont enfouis par labour. Les couverts qui permettent cette réduction sont l'avoine, la moutarde blanche et le ray-grass. Le colza n'a pas permis de réduire significativement la maladie. Il est intéressant de noter que ce type de pratique n'a pas altéré le déclin du piétin-échaudage, dû au développement d'antagonistes bactériens tels que les *Pseudomonas* spp. fluorescents, démontrant que ce type de régulation naturelle n'est pas pénalisé par la culture intermédiaire, comme il l'est quand la monoculture est rompue par une culture de production non-hôte (Ennaifar *et al.*, 2005).

Souvent, il est noté que le substrat est rapidement colonisé par certaines espèces ayant d'importantes capacités saprophytiques comme *Rhizoctonia solani* ou certains *Pythium* spp. pathogènes (Yulianti *et al.*, 2006b; Bonanomi *et al.*, 2007), avant que les phénomènes de régulation biologique naturelle ne s'expriment de nouveau. Ainsi, en présence de résidus riches en cellulose, tant le pathogène *Rhizoctonia solani* que le genre antagoniste *Trichoderma* colonisent rapidement le milieu, mais la synthèse des enzymes dégradant la chitine du pathogène par l'hyperparasite *Trichoderma* est bloquée. Quand la cellulose diminue dans le substrat et que la compétition entre *Rhizoctonia solani* et *Trichoderma* augmente de nouveau, alors ce dernier retrouve son activité d'antagoniste vis-à-vis du pathogène (Hoitink and Boehm, 1999). Si le mulch introduit provient de Brassicacées, les *Trichoderma* spp. seront favorisés car il est démontré, sur une gamme de 40 souches, que ce genre est beaucoup plus tolérant aux ITC que les agents pathogènes étudiés (*Pythium ultimum*, *Rhizoctonia solani* et *Fusarium oxysporum*) (Galletti *et al.*, 2008).

Par contre, plusieurs auteurs relatent qu'une amplification des risques phytosanitaires à la suite d'amendements organiques (mulchs de cultures intermédiaires, composts...) est également possible : dans un sol très déséquilibré par des pratiques intensives de désinfection de sols, un apport de matière organique fraîche ne réduit absolument pas les populations de *Pythium* spp. pathogènes du fraisier, alors que les populations microbiennes telluriques, fongiques et bactériennes, se multiplient pourtant (Manici *et al.*, 2004). De même, on a comparé aux USA l'effet de très nombreux couverts végétaux d'hiver, dont les résidus, détruits par glyphosate, sont laissés en surface (TCS), sur le rendement et les maladies des concombres et haricots qui suivent cette interculture : les auteurs concluent que toutes les Légumineuses, ainsi que les Brassicacées, augmentent les populations de pathogènes (*Pythium* spp., *Rhizoctonia solani*) et les risques de maladies, comparés à un sol nu ou à des couverts à base de Poacées. Néanmoins, la grande complexité du dispositif expérimental rend son analyse particulièrement délicate (Sumner *et al.*, 1995).

## Synthèse

*La gestion préventive des maladies, qui est l'approche à privilégier, consiste à gérer l'interculture de façon à rompre le cycle épidémique des agents pathogènes, c'est-à-dire en évitant les repousses de cultures et les couverts végétaux hôtes des principaux bioagresseurs présents dans la rotation pratiquée. Les pratiques de travail du sol qui contribuent à accélérer la dégradation des résidus de culture sont en général elles aussi favorables au déclin de l'inoculum primaire des agents pathogènes. Une couverture du sol, que ce soit par une culture intermédiaire, par une culture associée ou par un mulch, diminue l'effet splash de la pluie et donc la projection des spores, réduisant ainsi la dissémination des agents pathogènes et les foyers d'infection primaire.*

Alliacées, Brassicacées et Poacées sont des familles d'intérêt agronomique à potentiel allélopathique, dont les effets peuvent s'exprimer par exsudation racinaire ou après broyage de leurs tissus. Mis à part l'avénacine qui présente une action spécifique sur les Oomycètes, les autres substances présentent de nombreuses cibles biologiques. La nature, les quantités et la persistance des composés émis lors de l'enfouissement de l'engrais vert allélopathique sont extrêmement variables selon les paramètres culturels, édaphiques et biologiques, ainsi que selon les techniques mises en œuvre lors du broyage et de l'incorporation au sol. Les études de toxicité effectuées *in vitro* reflètent malheureusement très mal l'efficacité réelle dans la matrice complexe qu'est le sol, et ce d'autant plus que la simple toxicité ne suffit pas à expliquer les effets observés. La biofumigation, application agronomique du phénomène d'allélopathie, est basée sur la présence, dans les tissus et dans les exsudats racinaires de Brassicacées, de divers glucosinolates transformés ensuite en isothiocyanates potentiellement toxiques vis-à-vis des bioagresseurs telluriques. Pour en maximiser les effets, on la pratique souvent (notamment en cultures légumières) sous la forme d'engrais verts : la technique consiste à cultiver en interculture puis broyer et enfouir, au stade floraison, certaines espèces de Brassicacées choisies pour leur forte teneur en certains glucosinolates. La multiplicité des mécanismes et la complexité des interactions en jeu dans la biofumigation conduisent à une variabilité d'effets en pratique, et suscitent de nombreux travaux. Les mécanismes en jeu vont bien au-delà de la toxicité des métabolites secondaires de certaines cultures intermédiaires, puisque des interactions microbiologiques complexes peuvent aussi expliquer les effets suppressifs sur des pathogènes.

En ce qui concerne l'enfouissement de biomasse fraîche dans le sol, la plupart des études mettent en avant les changements induits par cette matière organique au niveau des communautés microbiennes telluriques, à savoir une stimulation de l'activité des populations antagonistes indigènes dans le sol, stimulation inversement corrélée avec le niveau de maladies. Il s'agirait davantage de régulation biologique, i.e. atténuation de l'expression de l'inoculum que de diminution de sa quantité. Il semble que l'efficacité d'une culture intermédiaire soit d'autant plus importante que les antagonistes naturels sont déjà bien installés dans le sol (notion de "santé du sol"). Les espèces phytopathogènes ayant d'importantes capacités saprophytiques sont susceptibles de fortement se multiplier et de provoquer des dégâts, avant que les phénomènes de régulation biologique naturelle ne se manifestent. Néanmoins, la biofumigation peut à terme rétablir les équilibres naturels des sols, puisqu'il est démontré que, par exemple, les *Trichoderma* spp., champignons antagonistes d'importance dans les sols, sont plus tolérants aux ITC que certains des agents pathogènes majeurs.

### 6.2.2. Effets sur la microflore antagoniste des nématodes

Les champignons antagonistes sont des ennemis naturels très importants des nématodes à kystes. Il est montré qu'en rotation blé-betterave, le potentiel antagoniste est plus important qu'en monoculture de betterave, mais que des Brassicacées en cultures intermédiaires vont diminuer ce potentiel antagoniste dans le sol en rotation, alors qu'elles vont l'augmenter dans le sol de monoculture (Pyrowolakis *et al.*, 1999). Les auteurs expliquent ces effets contrastés par la diversité fongique différente selon les deux types de rotation. Une étude de l'effet de différents travaux simplifiés du sol, ainsi que celui d'un couvert, a été conduite pendant 7 ans sur une rotation soja-blé, sans qu'aucun effet net ne soit démontré sur le niveau de parasitisme fongique des femelles d'*Heterodera glycines* ni sur le nombre d'œufs (Bernard *et al.*, 1997). L'effet de plusieurs couverts végétaux sur les populations de *Rotylenchulus reniformis* dans une culture d'ananas, a été évalué sur deux cycles complets de cultures (Wang *et al.*, 2003). Ces populations diminuent davantage avec couverts de crotalaire ou de colza que de souci (*Tagetes* sp.) ou d'adventices. Le colza et certaines adventices, hôtes d'un autre nématode phytoparasite, *Meloidogyne javanica*, multiplient ce dernier. La densité de champignons parasites augmente dans tous les couverts à l'issue de la première année, mais, il n'est pas mis en évidence de différences de rendements selon les couverts implantés (hormis une augmentation avec l'insertion de la légumineuse).

La lutte biologique par *Bacillus megaterium* contre le nématode de la pomme de terre *Meloidogyne chitwoodi* est d'autant plus efficace pour réduire la densité de nématodes que les pots sont amendés par un engrais vert de radis oléagineux ou de colza (Al-Rehiyani *et al.*, 1999). Un apport de champignons nématophages permet de réduire la pénétration racinaire précoce sur colza par le nématode *Heterodera schachtii* respectivement de 30-35% et 29% selon que le sol a été amendé par un engrais vert de moutarde ou par de la paille d'orge, comparé au sol non inoculé (Hoffmannhergarten and Sikora, 1993). Par contre, un engrais vert de colza a inhibé l'action des champignons nématophages et la pénétration racinaire précoce par les nématodes n'a donc pas diminué.

Une étude de la suppression de *Meloidogyne hapla*, nématode phytoparasite sur laitue, met en évidence un effet positif de l'herbe du Soudan et du colza utilisés en engrais verts lorsque des champignons nématophages sont apportés, et une efficacité nulle de ces derniers en l'absence d'engrais verts (Chen *et al.*, 1999).

### Synthèse

Les champignons antagonistes sont des ennemis naturels très importants des nématodes. Même si les travaux relatifs aux effets des couverts végétaux sur ces antagonistes sont relativement peu nombreux, il apparaît néanmoins que des cultures intermédiaires judicieusement choisis peuvent avoir un effet stimulant sur cette microflore, et ainsi permettre d'amplifier la régulation naturelle.

### 6.2.3. Effets sur les mycorhizes

Les adventices, si on les laisse se développer pendant la période d'interculture, peuvent contribuer à augmenter l'abondance et la diversité mycorhiziennes (Vatovec *et al.*, 2005). Dans le même ordre d'idées, grâce aux mycorhizes, un blé cultivé en présence de ray-grass verra son rendement augmenter après que ce dernier ait été tué par un herbicide (auquel résiste le blé). En effet, le ray-grass devient source de nutriments que les mycorhizes remobilisent et transfèrent au blé (Rejon *et al.*, 1998). Le labour et la monoculture de céréales réduisent la diversité mycorhizienne, mais une culture de trèfle rouge, pendant 3 ans, permet aux mycorhizes de recoloniser le sol, rétablissant ainsi la densité de mycorhizes dans ces sols perturbés (Menendez *et al.*, 2001).

Par ailleurs, les nutriments des mulchs sont rendus plus accessibles aux cultures suivantes par les mycorhizes à arbuscules qui jouent un très grand rôle pour capter et transporter vers les racines l'azote et le carbone de l'engrais vert en décomposition. Ainsi, il a été montré en vigne, par marquage d'un mulch de luzerne aux isotopes <sup>15</sup>N et <sup>13</sup>C, que les hyphes mycorhiziens explorent le sol et amplifient ce transfert de nutriments au profit de la plante en croissance (Cheng and Baumgartner, 2006). De façon analogue, un couvert de trèfle blanc, implanté un an avant une culture de maïs, puis broyé à l'implantation du maïs, va héberger pendant l'interculture les mycorhizes et ainsi contribuer, en captant le phosphore nécessaire à la culture, à maintenir le rendement du maïs sans apport de fertilisation phosphatée (Deguchi *et al.*, 2007). Un engrais vert de trèfle rouge induit une augmentation de la biomasse bactérienne et fongique jusqu'à la fin de la culture de poireau qui suit, ainsi qu'une augmentation des populations mycorhiziennes (Elfstrand *et al.*, 2007a). Un couvert hivernal de vesce velue suffit pour augmenter l'inoculum des mycorhizes du genre *Glomus* et le potentiel mycorhizogène du sol (Galvez *et al.*, 1995). Par contre, sur des essais avec une longue histoire de couverts végétaux [depuis 47 ans (Elfstrand *et al.*, 2007b) ou 15 ans (Franke-Snyder *et al.*, 2001)], il n'est pas démontré de différences de structures de communautés mycorhiziennes, ce qui tendrait à démontrer que ces dernières se stabilisent au bout d'un certain nombre d'années.

Une interculture de crotalaires (*Crotalaria* spp., légumineuses tropicales) pourrait présenter un double intérêt : celui d'augmenter le potentiel mycorhizogène du sol tout en diminuant les populations des nématodes phytoparasites *Meloidogyne javanica* et *M. hapla* et (Germani and Plenchette, 2004).

Les Brassicacées sont une des rares familles, avec les Chénopodiacées, à ne pas héberger de mycorhizes et les ITC exsudés par leurs racines vont pénaliser les populations de mycorhizes résidentes dans le sol : *Brassica nigra* et *Brassica kaber* inhibent la germination des spores de *Glomus intraradices* (Schreiner and Koide, 1993) et réduisent l'abondance des spores de mycorhizes en conservation dans le sol (Lankau *et al.*, 2011).

### Synthèse

Les mycorhizes jouent un grand rôle pour capter et transférer les nutriments, et ainsi augmenter l'accessibilité des éléments nutritifs libérés par des mulchs en décomposition. Certains couverts végétaux peuvent rétablir la diversité et la densité mycorhiziennes perturbées, par exemple, par des monocultures. Par contre, les Brassicacées n'hébergeant pas de mycorhizes, les cultures intermédiaires à base de plantes de cette famille réduisent à terme les populations mycorhiziennes préexistantes par la libération d'ITC toxiques.

## 6.2.4. Effets sur l'activité microbiologique générale des sols

Françoise Montfort et Jean-Pierre Sarthou

Il est à noter que tant les cultures intermédiaires en végétation et les mulchs représentent un apport de matière organique au sol, et que les couverts végétaux aboutissent selon leur mode de destruction soit à du mulch en surface dans le cas d'un semis direct, soit à un engrais vert (i.e. plus ou moins enfoui) dans le cas d'un travail du sol destiné à incorporer les résidus au sol.

Il est démontré que les couverts végétaux augmentent l'activité enzymatique des sols (Mendes *et al.*, 1999; Schutter *et al.*, 2001; Reinecke *et al.*, 2002; Hamido and Kpombrekou, 2009) et que les engrais verts (Sekiguchi *et al.*, 2007) et les mulchs (Stirling and Eden, 2008) provoquent une augmentation significative de leur activité microbiologique. Elfstrand *et al.* (2007b) font un bilan en ce sens, sur un essai longue durée de 47 ans où des engrais verts ont été apportés tous les 2 ans. Au-delà des couverts végétaux, les amendements organiques permettent aussi d'augmenter fortement l'activité microbiologique des sols, et selon leur composition orienteront les communautés microbiennes vers la voie bactérienne ou fongique (Sekiguchi *et al.*, 2007; Treonis *et al.*, 2010). Sekiguchi *et al.* (2007) ont même observé que l'augmentation de l'activité microbiologique des sols suite à un engrais vert peut être plus forte que suite à un apport de fumier. Les rotations incluant des légumineuses, associées aux techniques sans labour, permettraient d'accroître la diversité spécifique et fonctionnelle des communautés bactériennes (Lupwayi *et al.*, 1998). Pourtant, Treonis *et al.* (2010) observent que les effets, sur les réseaux trophiques du sol, d'apports d'amendements organiques pendant 3 années successives sont renforcés par le labour (et s'accompagnent d'ailleurs d'une stimulation des communautés de nématodes bactériophages ou fongivores qui se développent aussi, au détriment des nématodes phytoparasites).

En grandes cultures, il a été démontré qu'en absence de couverts végétaux dans la rotation, c'est la nature même des espèces cultivées au cours de la rotation qui importe et influence la biomasse microbienne et l'activité enzymatique des sols, plus que le type de fertilisation, qu'elle soit organique ou minérale (Stark *et al.*, 2007).

A l'heure actuelle, les recherches sur les couverts végétaux sont plus importantes en maraîchage et en cultures légumières de plein champ, qu'en grandes cultures. En Chine, des chercheurs ont voulu expliquer pourquoi des augmentations de rendement en concombres étaient obtenues lorsque des couverts végétaux précédaient leur culture. Ils ont étudié l'activité microbienne du sol avant et après la mise en place de certains couverts et ont constaté que les rendements étaient fortement et positivement corrélés à la biomasse et diversité microbiennes, de même qu'à la présence de couverts végétaux non-hôtes de nématodes dans la rotation (Tian *et al.*, 2011). En culture de tomate, Buyer *et al.* (2010) ont observé que les diverses espèces de couverts végétaux favorisent, autant par leurs racines que par leurs tiges (une fois détruits), des groupes distincts de microorganismes du sol, comme les bactéries Gram- par les tiges de vesce, alors que les champignons et les mycorhizes à arbuscules le sont par la rhizosphère des tomates elles-mêmes. Ils concluent également, et contrairement à leur hypothèse de départ, que les mulchs ont de ce point de vue des effets bien plus importants que ceux des facteurs abiotiques de température, humidité, pH et texture du sol, car, même s'ils influent sur ces facteurs, ils sont surtout source de carbone, à l'origine des chaînes trophiques du sol.

Les effets des couverts végétaux ne sont pas évidemment indépendants de ceux de la rotation. Cela a très bien été démontré par Larkin *et al.* (2011) aux USA en culture de pomme de terre. Pendant trois ans, différents systèmes, tous à base d'une rotation de trois ans incluant un an de pomme de terre, ont été conduits : un pour limiter les maladies de la pomme de terre à conservation tellurique (avec un couvert de Brassicacée dans une interculture), un deuxième à base de cultures fourragères et de techniques culturales simplifiées pour limiter l'érosion du sol, un troisième avec la même rotation mais caractérisé par des apports annuels de compost, et enfin un quatrième en monoculture de pomme de terre. Au-delà des différences en termes de niveau d'expression des maladies, déjà évoquées précédemment, les systèmes ont montré des différences microbiologiques, avec une biomasse et une activité microbiennes maximales pour le système avec apports de compost, et minimales pour le système en culture continue de pomme de terre. Le système à base de Brassicacée pour limiter les maladies de la pomme de terre a abouti à des populations et activités microbiologiques moyennes mais à la plus forte diversité des profils d'utilisation des substrats. Il a également abouti aux plus fortes teneurs en FAME (fatty acid methyl-ester), marqueurs des activités de champignons,

mycorhizes et actinomycètes, les plus faibles ayant à nouveau été trouvées dans le système en monoculture de pomme de terre.

Les effets bénéfiques des couverts végétaux sont également valorisables en arboriculture biologique, grâce à des techniques précises de gestion de la couverture du sol à des périodes différentes de l'année. Ainsi aux USA, la mise en place d'un couvert de trèfle incarnat (*Trifolium incarnatum*) en verger de noyers de Pécan, entre les rangées d'arbres, a permis d'améliorer la qualité chimique et biologique des sols : augmentation du potentiel mycorhizien, du carbone de la biomasse microbienne et de l'activité des phosphatases, en plus des paramètres plus classiques que sont la teneur en azote et en matières organiques (Wells, 2011). Hoagland *et al.* (2008a) ont quant à eux démontré qu'il est possible d'améliorer la santé des arbres en favorisant l'activité microbiologique du sol par le biais des couverts végétaux, ce qui en outre permet un meilleur contrôle des adventices.

Les réponses microbiennes à une biofumigation sont plus prononcées, selon Friberg *et al.* (2009), pour les bactéries que pour les champignons : la densité bactérienne augmente fortement suite à l'enfouissement de la moutarde brune, et la structure des populations bactériennes est encore modifiée 8 mois après. Omirou *et al.* (2011) étudient une biofumigation à base de résidus de brocolis, et concluent que les effets de la biofumigation se manifestent par une augmentation de la biomasse bactérienne et fongique, mais que ces effets, quelque peu réduits par la libération d'ITC juste après l'enfouissement, sont davantage dus aux nutriments apportés par la matière organique fraîche des résidus de brocolis qu'aux ITC toxiques.

### Synthèse

*L'activité microbiologique des sols est fortement dépendante du type de rotation pratiqué, et la mise en place de cultures intermédiaires ou couverts végétaux, de même que les apports de matières organiques, permettent de fortement l'augmenter, au bénéfice de plusieurs paramètres influençant la santé des plantes.*

### Synthèse finale

*La période d'interculture doit être gérée de façon à rompre le cycle épidémique des agents pathogènes présents dans la rotation pratiquée, c'est-à-dire en évitant les repousses de cultures et les couverts végétaux hôtes des principaux bioagresseurs. Les pratiques de travail du sol qui contribuent à accélérer la dégradation des résidus de culture permettent de diminuer l'inoculum primaire des agents pathogènes. La couverture du sol, en réduisant la projection des spores, va limiter la dissémination des bioagresseurs.*

*L'insertion de couverts d'interculture peut perturber activement le cycle épidémique de la microflore pathogène, en agissant à différents niveaux : par des mécanismes purement allélopathiques, mais aussi en modifiant la réceptivité du sol aux bioagresseurs, au travers des modifications induites par la culture du couvert, puis par son enfouissement et sa dégradation dans le sol. Alliées, Brassicacées et Poacées sont des familles à potentiel allélopathique, dont les effets peuvent s'exprimer par exsudation racinaire ou après broyage de leurs tissus. Mis à part l'avénacine qui présente une action spécifique sur les Oomycètes, les autres substances présentent de nombreuses cibles biologiques. La nature, les quantités et la persistance des composés toxiques émis sont extrêmement variables selon les paramètres culturaux, édaphiques et biologiques, ainsi que selon les techniques mises en œuvre lors du broyage et de l'incorporation au sol. Hormis ces phénomènes d'allélopathie, la simple culture d'un couvert végétal induit de multiples changements physico-chimiques et biologiques dans le sol, et a donc des effets parfois importants sur la réceptivité du sol aux maladies. En ce qui concerne l'enfouissement du couvert dans le sol, la plupart des études mettent en avant les changements induits au niveau des communautés microbiennes telluriques, à savoir une stimulation de l'activité des populations antagonistes indigènes dans le sol, stimulation inversement corrélée avec le niveau de maladies. Il semble que l'efficacité d'un engrais vert soit d'autant plus importante que les antagonistes naturels sont déjà bien installés dans le sol (notion de "santé du sol"). Les espèces phytopathogènes ayant d'importantes capacités saprophytiques sont susceptibles de fortement se multiplier et de provoquer des dégâts, avant que les phénomènes de régulation biologique naturelle ne se manifestent. La biofumigation est un exemple intéressant pour illustrer la complexité et la multiplicité des mécanismes en cause lors de l'insertion de cultures*

*intermédiaires : bien au-delà de simple toxicité des métabolites secondaires, des interactions microbiologiques complexes expliquent aussi les effets suppressifs sur des pathogènes.*

*Les couverts végétaux d'interculture influent également sur la microflore tellurique utile. Ainsi il apparaît que des cultures intermédiaires judicieusement choisis peuvent avoir un effet stimulant sur des ennemis naturels très importants des nématodes que sont les champignons antagonistes, amplifiant ainsi la régulation naturelle. De même, en ce qui concerne les mycorhizes, qui jouent un grand rôle pour capter et transférer les nutriments, les couverts végétaux peuvent rétablir la diversité et la densité mycorhiziennes perturbées, par exemple, par des monocultures. Par contre, les Brassicacées n'hébergeant pas de mycorhizes, les intercultures à base de plantes de cette famille réduisent à terme les populations mycorhiziennes préexistantes par la libération d'ITC toxiques. Enfin, plus globalement, l'activité microbiologique générale des sols est fortement dépendante du type de rotation pratiqué, et la mise en place de cultures intermédiaires ou couverts végétaux, de même que les apports de matières organiques, permettent de fortement l'augmenter, au bénéfice de plusieurs paramètres influençant la santé des plantes.*

## 6.3. Effets des cultures intermédiaires sur la faune (invertébrés, vertébrés)

Jean-Pierre Sarthou

### Introduction

L'introduction de cultures intermédiaires (CI) en période d'interculture a des effets sur la faune endogée bien sûr, mais aussi épigée et aérienne, de par les techniques employées pour l'implantation comme pour la destruction, mais aussi de par les caractéristiques biologiques et biochimiques des plantes introduites.

Pour certains organismes, ces effets sont connus et l'introduction d'une CI sera alors uniquement motivée par ces derniers, par exemple pour bénéficier d'une diminution des populations de nématodes phytoparasites. Pour d'autres, ils ne sont *a priori* pas connus mais il peut être important de les connaître. Des recherches sont alors menées pour cela et l'on peut citer par exemple les effets d'une CIPAN sur les carabes, les vers de terre ou bien à nouveau les nématodes du sol, non seulement les phytoparasites mais aussi les prédateurs.

Ce chapitre aborde donc dans une première partie les effets des cultures intermédiaires sur les populations de nématodes du sol, d'abord des phytoparasites pour lesquels ils sont les mieux connus, puis des autres groupes biologiques (bactérovores, fongivores...). Il traite dans les deux parties suivantes des effets des CI sur les vers de terre puis sur les gastéropodes, groupes biologiques répondant fortement à la présence de cultures intermédiaires. Les quatrième et cinquième parties traitent respectivement des effets des CI sur les arthropodes du sol (micro-, méso- et macro-arthropodes, ces derniers renfermant beaucoup de ravageurs du sol) et sur les arthropodes épigés et aériens, d'abord en cultures annuelles puis en cultures maraîchères de plein champ. La dernière partie avant le bilan expose les quelques éléments connus à propos des effets des cultures intermédiaires sur les vertébrés (gibier et autres vertébrés, oiseaux et micro-mammifères).

### 6.3.1. Effets des cultures intermédiaires sur les nématodes

#### 6.3.1.1. Nématodes phytoparasites

Une bibliographie très abondante, totalisant près de 150 articles, traite de CI utilisées pour limiter les populations de nématodes phytoparasites, bibliographie dont les premiers travaux datent du début des années 1970 (e.g. (Dunn and Mai, 1973; Johnson and Burton, 1973; Marks and Townshend, 1973). La plupart de ces nombreux travaux ont consisté en des tests de sélection de CI au niveau spécifique (Dunn and Mai, 1973; Caswell *et al.*, 1991; McSorley, 1999), variétal (e.g. (Caubel and Chaubet, 1985; Santiago *et al.*, 2002; Rivoal and Bourdon, 2005) ou les deux (Wang *et al.*, 2007; Borges *et al.*, 2009), sur leur qualité de plantes résistantes ou non-hôtes de diverses espèces de nématodes phytoparasites, afin de ne pas favoriser ces derniers entre deux cultures de vente sensibles. Ces tests de sélection ont concerné des espèces destinées à servir soit exclusivement de couvert et notamment de CIPAN (e.g. (Caswell *et al.*, 1991; McSorley, 1999; Rivoal and Bourdon, 2005; Inomoto *et al.*, 2006; Machado *et al.*, 2007), soit la plupart du temps indifféremment de CI ou de cultures (e.g. (Wang *et al.*, 2007; Borges *et al.*, 2009; Inomoto and Asmus, 2010). De façon complémentaire, il est important de regarder également comment se comportent certaines cultures et leurs variétés vis-à-vis des nématodes phytoparasites, afin de concevoir une rotation incluant des CI en fonction de la plus ou moins grande susceptibilité des génotypes cultivés (Van Der Beek and Mugniery, 2008).

Certains auteurs mettent en avant le caractère **idiosyncrasique** des relations entre génotypes de plantes et nématodes phytoparasites, du fait de résultats contradictoires parfois entre espèces données de nématodes et de plantes (McSorley and Parrado, 1983; Inomoto and Asmus, 2010). Ceci semble pouvoir s'expliquer par les comportements parfois divergents des variétés d'une même espèce de CI (Caubel and Chaubet, 1985). Hormis cette **variabilité intraspécifique** parfois importante, il apparaît aussi des constantes pour certaines espèces. Ainsi, certaines **Brassicacées**, comme le radis oléifère (*Raphanus sativus* ssp. *oleifera*) et la moutarde blanche

(*Sinapis alba*), sont efficaces dans la lutte contre les nématodes de la betterave (nématode à kyste *Heterodera schachtii*), et sont aussi employées avec succès comme pièges à nitrates (Pandiangan *et al.*, 2007). Le radis fourrager se montre efficace contre plusieurs *Meloidogyne* spp. (Pattison *et al.*, 2006), la moutarde brune (*Brassica juncea*) et la moutarde blanche (*Sinapis alba*) contre des nématodes de cultures légumières (nématode à galles des racines *Meloidogyne incognita* et *M. spp.*) (Curto *et al.*, 2005; Wang *et al.*, 2007; Wang *et al.*, 2010). Mais toutes les Brassicacées ne sont pas d'égal intérêt contre les nématodes, et le navet (*Brassica rapa*) s'est par exemple avéré être un hôte important de trois espèces de *Meloidogyne* dont *M. incognita* race 1, alors que la roquette n'est hôte que pour deux d'entre elles (Liebanas and Castillo, 2004). D'autres espèces de CI, particulièrement chez les **Poacées**, montrent des propriétés intéressantes pour lutter contre des nématodes : plusieurs variétés d'avoine diploïde (ou avoine noire : *Avena strigosa*) ne sont pas hôtes du nématode endoparasite migrateur des racines (*Pratylenchus penetrans*) (Forge *et al.*, 2000), mais d'autres s'avèrent l'être pour le nématode à galles des racines *Meloidogyne incognita* race 4, alors que des variétés d'avoine blanche et d'avoine algérienne (respectivement *Avena sativa* et *A. byzantina*) ne le sont pas ou très peu (Borges *et al.*, 2009). Notons que les résultats sont également dépendants de la race des espèces de nématodes (Borges *et al.*, 2009). D'autres Poacées comme le seigle (*Secale cereale*) et les ray-grass italien (RGI, *Lolium multiflorum*) et anglais (RGA, *Lolium perenne*) sont souvent intéressantes pour limiter les infestations en certains nématodes (Korthals *et al.*, 2000), mais des cas opposés existent, comme avec le RGA qui provoque une **hausse des attaques** de nématodes sur variété de soja en principe résistante au nématode à kystes du soja *Heterodera glycines* (Mock *et al.*, 2009). Walter *et al.* (1993) observent de façon plus générale que les couverts semés au printemps sont plus favorables aux nématodes *Pratylenchus* spp. (espèces très répandues) que ceux semés en automne, mais qu'un effet site et espèce de couvert fait fortement varier les résultats. Quelques **espèces tropicales** de CI s'avèrent également intéressantes pour réduire les populations de nématodes, à l'instar des crotalaires (*Crotalaria patula* et *C. spp.*) qui, en tant que légumineuses, apportent qui plus est de l'azote au sol. Enfin, des plantes à fleurs ornementales peuvent aussi présenter le même intérêt, notamment en cultures horticoles : l'**œillet d'Inde** (*Tagetes patula*) s'avère en effet très efficace contre le nématode endoparasite des racines (*Pratylenchus penetrans*) en désinfection de sol, grâce à la sécrétion d'une molécule nématocide, le thiophène, dès pénétration des nématodes dans les racines (Wenneker *et al.*, 2009), en cultures de pommes de terre (Kimpinski *et al.*, 2000) ou de fraises (Evenhuis *et al.*, 2004), où il a même donné de meilleurs résultats qu'un traitement au métam-sodium. Il est également efficace contre le nématode parasite des racines de diverses Cucurbitacées (*Quinisulcius acutus*) (McSorley *et al.*, 2009) et le nématode à galles des racines *Meloidogyne incognita* en cultures ornementales (Wang *et al.*, 2007).

Les **mécanismes** impliqués dans la diminution des nématodes sont de divers ordres. Le plus évident, expliquant les effets dépressifs de certaines espèces ou variétés de CI, est celui de leur **caractère non-hôte**, à l'origine d'une suppression dite passive des nématodes (Halbrendt, 1996). Pour certains binômes d'espèce de nématodes et d'espèce ou variété de CI (les spectres de nématodes concernés pour une espèce/variété de plante donnée pouvant être très larges), une suppression active par **hétérotoxicité immédiate** entre en jeu, et des métabolites secondaires (comme les alcaloïdes pyrrolizidines), présents dans la plante et excrétés par les racines, ont des propriétés nématocides ou au moins inhibitrices de leur développement (Halbrendt, 1996; Thoden and Boppre, 2010). Les **Brassicacées** sont particulièrement bien représentées dans l'exploitation de ce phénomène toxique vis-à-vis des nématodes (e.g. Zasada *et al.*, 2009; Malik *et al.*, 2010) et les molécules en cause sont alors des isothiocyanates issus de la décomposition des glucosinolates : diméthyle disulfure et méthyl sulfure par exemple (Wang *et al.*, 2009). Parmi les **Poacées**, le seigle, qui est très étudié pour ses propriétés allélopathiques envers de nombreuses adventices, l'est un peu également pour ses propriétés toxiques envers certains nématodes. Celles-ci sont dues aux acides hydroxamiques DIBOA (2,4-dihydroxy-(2H)-1,4-benzoxazin-3(4H)-one) et MBOA (6-methoxy-benzoxazolin-2(3H)-one), en fait présents à plus faible concentration chez de nombreuses autres Poacées (Zasada *et al.*, 2005). Certains auteurs soulignent malgré tout l'insuffisance de la concentration même chez le seigle pour jouer un rôle significatif dans la lutte contre les nématodes (Meyer *et al.*, 2009). Néanmoins, cette espèce garderait un intérêt pour cet objectif puisque les pailles de seigle ont montré une action inhibitrice sur le développement du nématode *Meloidogyne incognita*, grâce notamment à des acides organiques à faible poids moléculaire comme les acides formique, acétique, propionique, butyrique et valérique, entre autres (McBride *et al.*, 2000). Un autre mécanisme peut également intervenir, l'**hétérotoxicité différée** : le nématode commence son cycle à l'intérieur des racines de la plante qui se met ensuite à produire des substances nématostatiques voire nématocides, comme cela est le cas chez les fleurs ornementales du genre *Tagetes* (œillets d'Inde) (Evenhuis *et al.*, 2004). Enfin, un mécanisme plus

inattendu a été mis en évidence : de nombreuses espèces de plantes non-hôtes, en particulier le ray-grass italien (*Lolium multiflorum*), provoquent de par leurs exsudats racinaires l'**éclosion en pure perte des œufs** du nématode à kystes du soja (*Heterodera glycines*) ou bien un rapide épuisement des réserves lipidiques des juvéniles de la même espèce, amenant dans tous les cas une forte diminution des populations (Riga *et al.*, 2001).

L'utilisation des couverts ayant une action toxique à l'encontre des nématodes donne le plus souvent lieu à de la **biofumigation**, qui consiste à incorporer la CI dans le sol immédiatement après sa destruction en pleine végétation, de façon à ce que les métabolites secondaires diffusent à partir des débris verts, qui sont beaucoup plus actifs que des débris secs (Reau *et al.*, 2005b; Meyer *et al.*, 2009). Il est également possible d'utiliser des couverts en intercalaire d'autres plantes, toujours en vue de limiter les populations de nématodes. Ainsi, en Inde, il a été montré que l'amaranthe verte peut être cultivée en couvert associé à l'okra afin de protéger cette dernière grâce à la caractéristique de plante piège de l'amaranthe, qui attire et héberge les nématodes mais que l'on détruit avant la fin du cycle de ces derniers (Datta, 2006). Plus proche de nos cultures, il a été montré que l'implantation de moutarde blanche (*Sinapis alba*, d'une variété non-hôte du nématode étudié) en couvert associé au maïs et venant interrompre une monoculture de betterave, réduit l'infestation en nématodes *Heterodera schachtii* de 89% quand le témoin (poursuite de la culture de betterave) provoque une augmentation de 600% du ravageur (Karimpourfard *et al.*, 2006).

### Synthèse

*Les premiers screenings d'espèces et variétés de CI mais aussi de cultures de vente, sur leur comportement vis-à-vis des nématodes phytoparasites, ont démarré dès les années 1970 et ont rapidement mis en évidence l'intérêt de certaines espèces pour limiter ces ravageurs (telles des Brassicacées comme le radis oléifère, la moutarde brune, la moutarde blanche, mais aussi des Poacées comme le seigle, certaines espèces d'avoine et le ray-grass italien), mais aussi une forte variabilité intraspécifique chez ces mêmes espèces parfois. Plus généralement, les couverts semés au printemps sembleraient davantage favoriser les nématodes (très répandus) du genre Pratylenchus que ceux semés en automne, mais on note une forte variabilité inter-site. Une forte variabilité de réponse existe aussi au niveau des espèces de nématodes, voire de leurs races. Les mécanismes impliqués dans la diminution des nématodes sont divers, et les principaux concernent le caractère non-hôte des plantes (suppression passive) ou leur caractère allélopathique par le biais de métabolites secondaires hétérotoxiques pour ces ravageurs (souvent des alcaloïdes, mais aussi des isothiocyanates chez les Brassicacées ou divers acides organiques chez les Poacées) excrétés par leurs racines. Plus rarement, le mécanisme est une incitation, provoquée par les exsudats racinaires, des œufs et jeunes larves à avancer dans leur développement mais en pure perte puisque il y a absence de ressources adaptées. Les applications pratiques les plus spécifiques de ces connaissances sont la biofumigation, l'installation de couverts d'interculture et de couverts associés à des plantes sensibles (comme la betterave).*

#### 6.3.1.2. Nématodes bactériovores, fongivores, prédateurs et omnivores

La mise en place de couverts d'interculture ou associés, qui sont ensuite détruits et laissés sur place, **augmente l'activité biologique des sols** et diversifie la microflore et la microfaune liées à la décomposition de la matière organique (e.g. (Gunapala *et al.*, 1998; Georgieva *et al.*, 2005; Treonis *et al.*, 2010). Selon les espèces, certaines voies de décomposition sont stimulées, par exemple la **voie bactérienne** par le radis fourrager et la **voie fongique** par le colza et le seigle (McSorley *et al.*, 2009; Gruver *et al.*, 2010). Ces augmentations de certains groupes taxonomiques de la microflore favorisent les communautés de nématodes s'en nourrissant, à savoir les nématodes libres bactériovores, fongivores ou bien encore prédateurs de protozoaires (Collins *et al.*, 2006; Takeda *et al.*, 2009; Gruver *et al.*, 2010). A ce titre, il est intéressant de noter que les nématodes, pris dans leur ensemble, sont considérés comme étant de bons **indicateurs des propriétés physico-chimiques des sols** et de leurs réseaux trophiques (Sanchez-Moreno *et al.*, 2006; Wang *et al.*, 2006a; DuPont *et al.*, 2009), mais à condition d'aller jusqu'au niveau spécifique dans leur identification (Porazinska *et al.*, 1999). Ainsi, certains auteurs ont montré que la structure de leurs communautés était corrélée à la dynamique de minéralisation de l'azote (Ferris *et al.*, 2004), du phosphore (Takeda *et al.*, 2009) et à la productivité des plantes (Ferris *et al.*, 2004; DuPont *et al.*, 2009).

L'enrichissement, suite à la mise en place de CI, des communautés de microflore puis de microfaune, dont les nématodes non phytoparasites, est régulièrement accompagné d'une **baisse des nématodes parasites** des plantes cultivées (e.g. (Wang *et al.*, 2006b; Stirling and Eden, 2008; Wang *et al.*, 2008b; Treonis *et al.*, 2010). Le même résultat peut être obtenu par l'apport d'amendements organiques (Ferris *et al.*, 2004; Treonis *et al.*, 2010), et ce d'autant plus vite en profondeur que le sol est travaillé (Takeda *et al.*, 2009), ou par l'apport de mulch de légumineuse dont l'augmentation de la quantité apportée améliore proportionnellement les résultats vers davantage de nématodes prédateurs, omnivores, fongivores et bactériophages et moins de nématodes phytoparasites (Wang *et al.*, 2006b). Le travail du sol nuit en revanche de façon importante au nématode entomophage *Heterorhabditis bacteriophora*, qui peut être introduit par lâcher pour lutter contre des larves de diverses espèces de coléoptères effectuant leur métamorphose dans le sol (Susurluk and Ehlers, 2008). Il est par ailleurs intéressant de constater qu'à quantités identiques d'azote apporté, l'apport d'**engrais azoté minéral** a provoqué au contraire une baisse des nématodes omnivores et une hausse des phytoparasites (Wang *et al.*, 2006b). Les mécanismes en cause lors d'un apport de matières organiques sont non seulement l'**augmentation de la prédation exercée par les nématodes prédateurs** sur les nématodes phytoparasites (e.g. (Wang *et al.*, 2006b; Stirling and Eden, 2008), mais aussi l'augmentation de l'**abondance de certaines bactéries antagonistes des nématodes phytoparasites** car parasites obligatoires, comme *Pasteuria penetrans* (Wang *et al.*, 2008a). Ces effets anti-nématodes sont mis en pratique dans certains systèmes de culture, comme celui de la canne à sucre (Rhodes *et al.*, 2010). La dimension trophique de "l'effet mulch", suite à la destruction d'une CI laissée en surface, est plus importante vis-à-vis de la complexification de la structure des communautés microbiennes des sols et de l'augmentation de leur activité, que les paramètres de température et d'humidité (partiellement maîtrisables à l'aide de films plastiques), mais aussi de pH et de texture (Buyer *et al.*, 2010).

### Synthèse

*Les diverses espèces et groupes trophiques de nématodes des sols sont considérés comme de bons indicateurs de leurs propriétés physico-chimiques et de leurs réseaux trophiques. En effet, les résidus de CI déterminent selon leur composition biochimique la voie microbienne dominante, bactérienne ou fongique, de leur dégradation, et donc favorisent indirectement les nématodes qui en dépendent, à savoir respectivement les bactérivores et les prédateurs de protozoaires, ou les fongivores. Cette diversification des communautés nématologiques non phytoparasites suite à la dégradation de matière organique des CI ou de tout apport de matière organique exogène, s'accompagne d'une baisse de l'abondance et de la richesse des espèces de nématodes phytoparasites. Le mécanisme tient à une prédation accrue de la part des espèces prédatrices nématophages mais aussi à une présence plus importante de bactéries parasites obligatoires des nématodes phytoparasites. Il apparaît enfin que les communautés nématologiques non phytoparasites répondent favorablement et plus fortement aux apports de matières organiques, provenant de CI ou non, qu'aux paramètres de température, d'humidité, de pH et de texture du sol.*

### 6.3.2. Effets des cultures intermédiaires sur les vers de terre

L'essentiel des travaux portant sur les effets des CI sur la macrofaune, concerne les vers de terre. Il a été démontré à plusieurs reprises que la mise en place de CI et la présence de **mulch à la surface du sol**, favorisent l'abondance des vers de terre (Kinderiene, 2006; Ortiz-Ceballos *et al.*, 2007; Bautista-Zuniga *et al.*, 2008), de même que tout apport de matière organique (Mele and Carter, 1999) et la restitution des résidus de culture (Fonte *et al.*, 2009). Ces effets semblent d'autant plus marqués que les plantes sont des légumineuses (Schmidt *et al.*, 2003; Ortiz-Ceballos and Fragoso, 2004; Ortiz-Ceballos *et al.*, 2005; Ortiz-Ceballos *et al.*, 2007) et qu'**un allègement, voire un arrêt, du travail du sol** viennent accompagner la mise en place de couverts d'interculture (Bhadauria *et al.*, 1997; de la Cruz *et al.*, 1999; Schmidt *et al.*, 2003). En retour, la présence dans le sol de vers de terre en densité élevée, permet non seulement une **dégradation et une incorporation rapides des résidus** de CI et de culture (Mackay and Kladvko, 1985; Ramert *et al.*, 2001; Ortiz-Ceballos *et al.*, 2007), mais aussi une **bonne structure du sol** grâce à une meilleure cohésion des agrégats et entre agrégats (Mackay and Kladvko, 1985; Kinderiene, 2006; Reeleder *et al.*, 2006), et une bonne porosité verticale (Heisler *et al.*, 1998). Elle permet aussi une meilleure incorporation du carbone et de l'azote organiques du sol à l'intérieur des agrégats (Fonte *et al.*, 2007). Il a par ailleurs été montré que si les vers de terre sont trop peu nombreux, d'autres vers, les **enchytréides**, représentants non plus de la macro- mais de la mésofaune, permettent d'obtenir

dans des conditions analogues une bonne structure et une bonne porosité du sol (Topoliantz *et al.*, 2000). Notons qu'il a été démontré qu'une densité élevée de vers de terre, obtenue par apport de ces derniers, couplée à une activité biologique du sol importante grâce à un mulch vivant de lotier, induisent une amélioration de 92% du rendement en maïs (qui n'est que de 35% dans la modalité "maïs et vers de terre" et de 37% dans la modalité "maïs et couvert de lotier") et une diminution des populations de nématodes phytoparasites (diminution respectivement de 50%, de 27% et de 12%) (Boyer *et al.*, 1999). Des résultats voisins en ce qui concerne le rendement en maïs ont été obtenus dans une expérimentation du même type, mais avec un couvert d'interculture de *Mucuna pruriens* (Fabacée) et une autre espèce de ver de terre (Ortiz-Ceballos *et al.*, 2007).

### Synthèse

Les vers de terre sont les représentants de la macrofaune ayant fait l'objet du plus grand nombre de travaux concernant les effets, en outre très favorables, des couverts d'interculture et de leurs résidus sur leurs populations, et ce d'autant plus qu'un allègement voire un arrêt du travail du sol accompagne cette gestion d'interculture. En retour, ils accélèrent l'incorporation des résidus dans le sol de même que du carbone et de l'azote organiques à l'intérieur des agrégats, et confèrent une meilleure stabilité structurale et une porosité biologique partiellement verticale au sol. Enfin, il a été montré qu'une densité élevée de vers de terre est corrélée à une augmentation de la productivité de certaines cultures et à une diminution de la pression des nématodes phytoparasites.

### 6.3.3. Effets des cultures intermédiaires sur les gastéropodes

Les **limaces**, et notamment la petite limace grise ou loche (*Deroceras reticulatum*), sont les premiers ravageurs auxquels on pense lorsque la pratique des CI est introduite dans une rotation. Toutefois, toutes les espèces de CI ne favorisent pas de la même façon ces mollusques, et il a été montré que les couverts semés en automne seraient globalement plus favorables aux limaces *Deroceras* spp. que ceux semés au printemps, avec de nouveau un fort effet site faisant varier les résultats (Walter *et al.*, 1993). Des essais réalisés par Arvalis (végétal, 2011) aboutissent au classement suivant : espèces à faible appétibilité pour la limace grise : avoine diploïde, féverole d'hiver, lentille noirâtre, moutarde blanche, moutarde brune, radis fourrager, radis chinois, vesce commune de printemps, phacélie, vesce du Bengale ; espèces à appétibilité moyenne : gesse, niger, orge d'hiver, pois fourrager, orge (repousses), trèfle incarnat, triticale, ray-grass italien ; espèces à forte appétibilité : colza, seigle, tournesol. Néanmoins, Vernava *et al.* (2004) trouvent des résultats opposés pour deux de ces espèces : un couvert d'interculture de vesce commune avant une culture de chou chinois, a provoqué une augmentation significative du nombre de loches, deux fois plus importante qu'un couvert de ray-grass italien. Ils ont par ailleurs montré que des lâchers de **nématodes mollusciphages** *Phasmarhabditis hermaphrodita* réduisent le nombre de loches et que les nématodes ne sont pas influencés par la nature du couvert. Au-delà de l'espèce semée en interculture et de sa saison de développement, la présence d'un **mulch** suite à la destruction d'un couvert est également un élément pouvant favoriser les limaces, comme l'ont montré Mangan *et al.* (1995). Enfin, en cas de semis d'une CI de trèfle violet sous couvert de blé, Brooks *et al.* (2005) mentionnent qu'il faut semer la légumineuse à 125% de la densité normale en cas de forte infestation (autour de 50 ind./m<sup>2</sup>) en loches (*D. reticulatum*), ce qui procure une protection de 99% (alors qu'elle n'est que de 55%, à 75% de la densité normale). Un seul article a été trouvé à propos des **escargots** pouvant être favorisés par la pratique des CI. Il mentionne que certaines espèces de plantes utilisées en couvert peuvent favoriser plus que d'autres ces mollusques (Bautista-Zuniga *et al.*, 2008), mais ces recherches concernent une zone tropicale du Mexique.

### Synthèse

Les limaces font partie des ravageurs de la macrofaune du sol les plus susceptibles d'être favorisés par certains CI et leurs résidus. Il a été montré que les couverts semés en automne seraient globalement plus favorables aux loches (*Deroceras* spp.) que ceux semés au printemps. Toutefois, d'importantes différences existent entre espèces de couverts et entre sites.

## 6.3.4. Effets des cultures intermédiaires sur les arthropodes du sol

### 6.3.4.1. Micro-arthropodes

Les micro-arthropodes que sont les **rotifères** et les **tardigrades**, sont une composante importante des **premiers niveaux de la chaîne trophique**, en comptant des espèces bactérivores et alguivores, des espèces prédatrices (tardigrades prédateurs de rotifères), et inversement en étant toutes proies de divers prédateurs supérieurs en taille, comme des nématodes, acariens et petits insectes. Ces micro-arthropodes sont davantage favorisés par les CI et les résidus de cultures à l'origine d'**apports annuels de matières organiques fraîches** au sol, qui constituent leur nourriture, que par des apports massifs mais triennaux de fumier qui n'ont comme effets que d'augmenter la teneur en carbone et en azote du sol, dont les arthropodes profitent peu contrairement aux plantes (Kautz *et al.*, 2006).

### 6.3.4.2. Méso-arthropodes

Quelques travaux concernent les effets des CI sur la dynamique des méso-arthropodes, **collembolés** et **acariens** essentiellement. Axelsen *et al.* (2000) ont étudié les effets de diverses espèces de **CIPAN** (radis fourrager, seigle d'hiver, vesce velue, tous incorporés au sol avant une culture d'orge de printemps) sur les collembolés et les acariens. Ces derniers (essentiellement Prostigmatés et Mésostigmatés) ont montré une abondance significativement et fortement plus élevée (jusqu'à 90 000 individus/m<sup>2</sup>) derrière chaque CIPAN que derrière un simple mulch de paille (témoin). Les collembolés ont affiché la même tendance générale et une abondance maximale derrière le radis fourrager (jusqu'à 120 000 collembolés/m<sup>2</sup>). De façon similaire, McSorley *et al.* (2009) ont étudié les effets de la crotalaire (*Crotalaria juncea*) et de l'œillet d'Inde (*Tagetes patula*) sur les acariens. Ils n'ont été favorisés que par la crotalaire, et ce de façon très temporaire puisque les effets n'étaient plus visibles au moment de la culture suivante. Ainsi, plusieurs espèces de CI semblent avoir des **effets relativement spécifiques** sur la composition et la dynamique de la mésofaune, principalement en fonction des **voies, bactériennes ou fongiques**, qui sont favorisées lors de la décomposition du fait des caractéristiques biochimiques des diverses espèces de CI (Nakamoto and Tsukamoto, 2006). En effet, il a été montré par exemple que les racines mortes de vesce provoquent une plus forte production de bactéries, alors que celles de seigle sont à l'origine d'une voie de décomposition à base de champignons (Georgieva *et al.*, 2005). Les CI en cours de développement ont des effets également sur cette mésofaune de décomposition de la matière organique, simplement par le biais du microclimat qu'elles modifient. Ainsi, Nakamoto *et al.* (2006) ont observé une plus forte abondance et diversité de collembolés et d'acariens (liés à la voie fongique de dégradation de la matière organique) de même qu'une dégradation plus rapide du mulch de la culture précédente, sous un couvert de trèfle blanc et de ray-grass anglais semés sous couvert de maïs, que dans un maïs seul. Une forte présence de **mulch**, par son effet bénéfique sur la mésofaune liée à la décomposition, entraîne aussi une **augmentation de la densité d'acariens prédateurs de micro-invertébrés** de la litière (Badejo *et al.*, 2002; Peachey *et al.*, 2002). Une des conséquences de cette augmentation est une **moindre abondance des nématodes phytoparasites** *Pratylenchus* spp. dans les systèmes intégrés (caractérisés non seulement par la mise en place de couverts d'interculture mais aussi par un usage moindre de produits phytosanitaires, par un travail du sol simplifié voire annulé, et par des habitats semi-naturels plus abondants autour des parcelles) du fait d'une plus forte abondance des acariens prédateurs nématophages (Knuth and El-Titi, 1997). Ces fortes augmentations des populations de collembolés et d'acariens liés au cycle de décomposition peuvent faire craindre des dégâts à une jeune culture, sensible comme la betterave, implantée après des apports importants de matière organique. Toutefois, Sievers et Ulber (1990) n'ont pas observé de tels dégâts sur des semis de betteraves effectués dans de telles conditions. Au-delà de l'effet des différentes espèces de CI sur les collembolés et les acariens, **les types de sol et de travail du sol ont un fort impact sur la mésofaune du sol**. Ainsi, Reedeler *et al.* (2006) ont observé que les acariens Astigmatidés sont favorisés par le travail du sol mais uniquement en période suffisamment humide, alors que tous les autres taxons d'acariens étudiés ont été défavorisés. Les collembolés ont été relativement indifférents au travail du sol ou à son absence. Les auteurs concluent que leurs résultats ne corroborent pas ceux de nombreuses autres études car le facteur prépondérant, après la dynamique de la matière organique (liée en partie aux CI), dans la structure des communautés des collembolés et acariens du sol, est le type de sol, avant même le type de travail du sol. Une illustration de la complémentarité des effets du type de couvert végétal et du type de travail du sol, est donnée par Heisner et Brunotte (1998) qui montrent que

les collemboles et les acariens du sol sont plus abondants après des techniques culturales simplifiées qu'après labour, et dans les deux cas lorsque ces travaux du sol suivent un couvert d'interculture plutôt qu'un blé.

Hormis les collemboles et les acariens du sol, presque rien n'a été publié sur les autres groupes taxonomiques de la mésofaune du sol. En effet, une seule publication a été trouvée, montrant que les diverses espèces de CI ont des effets très marqués et plus importants que les modes de travail du sol pour **limiter les populations de scutigérelles** *Scutigera immaculata*, myriapode symphyle ravageur des racines de nombreuses cultures. Ainsi, les céréales et particulièrement l'avoine, ont des effets répressifs marqués à l'encontre de ce ravageur.

De façon globale, il est intéressant de noter que les méso-arthropodes (**hexapodes primitifs** que sont les protoures et les diploures, mais aussi **collemboles, acariens, et petits myriapodes** que sont les pauropodes et les symphyles), tout comme les microarthropodes, sont davantage favorisés par les CI et résidus de cultures à l'origine d'**apports annuels de matières organiques fraîches** au sol, qui constituent leur nourriture, que par des apports massifs mais triennaux de fumier qui n'ont comme effets que d'augmenter la teneur en carbone et en azote du sol, dont les arthropodes profitent peu contrairement aux plantes (Kautz *et al.*, 2006).

### 6.3.4.3. Macro-arthropodes

#### 6.3.4.3.1. Coléoptères

Les **ravageurs du sol** de l'ordre des Coléoptères, en lien avec les CI, ont fait l'objet d'un peu plus de travaux. A l'instar des limaces, plusieurs espèces peuvent voir leurs stades larvaires, qui sont les stades ravageurs dans le sol, favorisés par la mise en place de CI. Ainsi, House et Del Rosario Alugaray (1989) ont observé que les couverts d'interculture à base de légumineuses, particulièrement la vesce velue, avant une culture de maïs, semblent favoriser la chrysomèle *Diabrotica undecimpunctata*, présente aux USA. (Jansson and Lecrone, 1991). Inversement, Lundgren et Fergen (2010) observent que la mise en place d'un couvert d'interculture de graminée (*Elymus trachycaulus*) avant une culture de maïs permet une réduction significative (allant de 18 à 39%) des dégâts d'une autre chrysomèle des racines du maïs (*Diabrotica virgifera virgifera*, espèce présente désormais en Europe) dont les larves de 3<sup>e</sup> et dernier stade sont significativement moins nombreuses (de 58 à 74% selon les modalités) que sur témoin sol nu et négativement corrélées à l'abondance des prédateurs généralistes. Il est parfois possible de réduire l'effet favorisant de certaines espèces de CI en modifiant leur date d'implantation. Ainsi, il a été montré qu'une mise en place différée des couverts d'interculture d'été après la récolte des cultures d'hiver, réduit fortement la multiplication des **taupins et l'abondance de leurs larves** (dites "fil-de-fer") sur les pommes de terre qui suivent dans la rotation. D'autres pratiques culturales, visant à favoriser l'**activité biologique des sols** grâce au mulch des couverts d'interculture et à un usage le plus faible possible des produits phytosanitaires, permettent elles aussi de limiter l'effet favorisant des CI sur certains ravageurs du sol. Allsopp *et al.* (2003) ont en effet montré que le **champignon entomopathogène** *Metarhizium anisopliae* (groupe des muscardines) et le protozoaire *Adelina* sp., ainsi favorisés, permettent de limiter significativement les niveaux de population des larves du hanneton *Antitrogon parvulus* en culture de canne à sucre. Il est probable que des processus analogues mais impliquant une moindre activité biologique des sols, soient à l'origine d'une aggravation des attaques de **larves de hannetons** (*Schyzonycha* spp.) en culture de maïs, lorsque les résidus de culture sont enlevés du champ et qu'un couvert d'interculture à base de légumineuse (*Lablab purpureus*), éventuellement favorable aux hannetons (voir House et Del Rosario Alugaray (1989) et Szendrei et Isaacs (2006)) l'a précédée (Medvecky *et al.*, 2007). Ceci semble corroboré par les observations de Jackson et Harrison (2008), qui notent que leurs modalités avec couvert d'interculture et mulch en semis direct (d'une culture de patate douce) n'a pas hébergé davantage de ravageurs du sol (larves de taupins et de chrysomèles) que les modalités labour sans couvert végétal ni mulch.

#### 6.3.4.3.2. Diptères et Lépidoptères

Les larves endogées de Diptères et de Lépidoptères peuvent également être favorisées ou défavorisées par la mise en place de couverts végétaux. En culture de chou, Mangan *et al.* (1995) ont observé une baisse des populations de **mouche du chou** (*Delia radicum*) et de teigne des crucifères (*Plutella xylostella*) grâce au mulch d'un couvert associé de seigle et de vesce velue. De la même façon, la mise en place d'un couvert d'interculture d'avoine d'hiver a permis de limiter par la suite les dégâts de la **mouche des racines de la betterave** (*Tetanops myopaeformis*) sur cette dernière (Dregseth *et al.*, 2003). Toutefois, le sens de ces effets semble très **dépendant**

**des espèces de CI** car une autre graminée, le brome des toits (*Bromus tectorum*), en interculture précédant un maïs, n'a pas montré un tel effet sur le même ravageur mais au contraire une légère augmentation (Davis *et al.*, 2010a). Des larves de **tipules** (*Tipula paludosa*) ont été trouvées en plus grande abondance sous un couvert de trèfle blanc et d'agrostide (*Agrostis capillaris*), car elles se nourrissent des racines de ces plantes (Dawson *et al.*, 2004). En revanche, cette phytophagie provoque l'exsudation par les racines d'importantes quantités de sucres divers, d'acides aminés et d'acides carboxyliques, exsudation à l'origine d'un changement dans la structure microbienne du sol avec une densité 10 fois plus importante de bactéries *Pseudomonas* spp. (non *P. syringae*) (Dawson *et al.*, 2004), bactéries potentiellement bénéfiques pour le contrôle biologique de pathogènes du sol. Un autre exemple de diptère ravageur favorisé par les CI est celui de la **mouche des semis** *Delia platura*, qui pullule lorsque des couverts d'interculture de seigle et de luzerne (et à un degré moindre les résidus de culture de maïs et de soja) sont incorporés dans le sol. Par contre, aucun effet particulier sur cette mouche n'est observé en cas de semis direct de la culture suivante, car les résidus sont alors laissés en surface, la mouche ne pondant que lorsque de la **matière végétale fraîche est enfouie** dans le sol (Hammond, 1990). Ainsi, le dessèchement du couvert (par désherbage) avant enfouissement permet-il selon Hammond (1984) d'éviter aussi ce problème.

### Synthèse

*Les micro-arthropodes (rotifères et tardigrades, maillons des premiers niveaux trophiques dans le sol) sont davantage favorisés par les CI et leurs résidus dont ils se nourrissent et à occurrence annuelle, que par des apports massifs mais espacés de fumier. Les méso-arthropodes (collemboles et acariens essentiellement, mais aussi hexapodes primitifs et petits myriapodes) sont fortement favorisés par les CI et leurs résidus (notamment quand le mulch est suffisant pour modifier le microclimat à la surface du sol), les espèces détritivores et fongivores l'étant directement (ces derniers par les champignons, eux-mêmes favorisés par les tissus lignifiés en décomposition), et les prédateurs de nématodes l'étant par l'augmentation de ces derniers (eux-mêmes étant favorisés par l'augmentation des bactéries dont se nourrissent les protozoaires, proies des nématodes prédateurs, et par l'augmentation des nématodes omnivores). Il est également constaté une diminution des nématodes phytoparasites grâce aux acariens nématophages. Au-delà des CI et de leurs résidus, ce sont le type de sol (humidité, texture...) et de travail du sol, qui déterminent aussi fortement la structure des communautés des collemboles et acariens du sol. Parmi les myriapodes, seule la scutigérelle a fait l'objet de travaux qui ont montré qu'elle est plus efficacement limitée par diverses espèces de CI (particulièrement par l'avoine) que par divers modes de travail du sol. Comme pour les micro-arthropodes, les méso-arthropodes sont davantage favorisés par les CI et leurs résidus dont ils se nourrissent et à occurrence annuelle, que par des apports massifs mais espacés de fumier. A l'instar des limaces, plusieurs espèces de Coléoptères, Diptères et Lépidoptères peuvent voir leurs stades larvaires, qui sont les stades ravageurs dans le sol, favorisés par la mise en place de certaines CI. Au contraire, d'autres CI, comme l'avoine, permettent de limiter certains ravageurs. Les larves de tipules et de mouche des semis sont favorisées par plusieurs espèces de CI, mais uniquement lorsque ces dernières sont incorporées dans le sol pour la mouche des semis. Cependant, des pratiques ciblées, telles une implantation différée de la CI ou un usage réduit voire nul de produits phytosanitaires associé à un mulch important (et donc à un travail simplifié du sol voire à un semis direct) permettant une bonne activité biologique du sol, réduisent significativement les niveaux de présence des larves de ces ravageurs (par le biais notamment du développement de bactéries antagonistes, telles des Pseudomonas).*

### 6.3.5. Effets des cultures intermédiaires sur les arthropodes épigés et aériens

De nombreux travaux ont été conduits sur les effets des couverts végétaux en cultures pérennes (arboriculture et viticulture) sur les auxiliaires zoophages, démontrent d'une part un effet favorable sur la diversité des prédateurs généralistes tels les carabes, les staphylins et les araignées essentiellement, et d'autre part un effet défavorable sur les populations de phytophages. Les mécanismes sont respectivement une voie descendante (ou "top-down") quand l'action passe par une plus forte action des prédateurs, et une voie ascendante (ou "bottom-up") quand l'action passe par une baisse de l'attractivité de la plante pour les phytophages.

En cultures annuelles et maraîchage de plein champ, les travaux sont moins avancés mais commencent néanmoins à fournir des données qu'il est utile de prendre en compte dans le choix des cultures intermédiaires.

### 6.3.5.1. En grandes cultures

#### 6.3.5.1.1. Ravageurs et auxiliaires zoophages

De façon surprenante, peu de travaux concernent spécifiquement les effets des CI sur des arthropodes ravageurs épigés et aériens des grandes cultures. Quelques références traitent de couverts Poacées susceptibles de favoriser, en **zone tropicale**, des Lépidoptères foreurs de tige du maïs (Setamou *et al.*, 1999; Meagher *et al.*, 2004), ou bien de couverts également Poacées utilisés en **cultures-pièges**, toujours en zone tropicale, sur le pourtour de parcelles de maïs ou de sorgho, afin d'attirer pour la ponte là aussi des Lépidoptères foreurs de tiges, ravageurs dont les chenilles sont ensuite tuées naturellement par cette plante-hôte ou occises mécaniquement (Berg and Ebenebe, 2001). En **zone tempérée**, quelques travaux ont été menés aux USA sur les effets de certains CI sur des arthropodes ravageurs aériens de cultures annuelles. Le **puceron du pois** *Acyrtosiphon pisum* s'avère ainsi favorisé par le trèfle incarnat et la vesce velue, mais pas par des légumineuses tropicales comme *Sesbania exaltata* ou le niébé *Vigna unguiculata* (Kaakeh and Dutcher, 1993). De façon analogue, aux USA et au Canada, des screenings de nombreuses espèces et variétés de CI ont été effectués sur la base de leurs effets vis-à-vis de **sauterelles et criquets**, afin d'utiliser les génotypes leur étant les moins favorables. Les légumineuses sont en moyenne moins favorables que les couverts Poacées, et parmi elles, la lentille et le pois le sont moins que la gesse cultivée et le pois de Tanger (Olfert *et al.*, 1995; Milbrath *et al.*, 1998). Ainsi, les effets des espèces de CI sur les ravageurs semblent être de **nature spécifique voire idiosyncrasique** quand les caractéristiques variétales sont impliquées, et il apparaît assez clairement qu'il y a intérêt à procéder à un screening des espèces et variétés en vue d'utiliser les meilleurs génotypes par rapport à des situations agronomiques et phytosanitaires données. Cela permettrait par exemple d'éviter de favoriser des ravageurs lors de la mise en place de CI visant un autre objectif, comme cela a été noté aux USA avec de la vesce velue utilisée pour limiter l'érosion hivernale, mais ayant favorisé une chrysomèle du maïs (*Diabrotica undecimpunctata howardi*) (Buntin *et al.*, 1994). L'importance des screenings s'avère vraie aussi pour les auxiliaires comme nous allons le voir.

La plupart des travaux concerne donc les effets des CI sur des **auxiliaires**, effets qui peuvent avoir leur importance dans la dynamique des ravageurs comme cela est parfois démontré. En effet, Davis et al. (2009) ont observé que la présence d'un couvert d'interculture d'hiver avait favorisé, au sein de la seule famille des **Carabidés** qui sont essentiellement des prédateurs généralistes, certains genres mais en avait défavorisé d'autres. Certaines espèces de CI ont également été testées en **couverts associés** (entre les rangs de la culture de vente, à l'instar de la luzerne (*Medicago sativa*) et du trèfle du Caucase (*Trifolium ambiguum*) dans du maïs et du soja (Prasifka *et al.*, 2006). Il a alors été constaté une augmentation des Carabidés, prédateurs épigés, et concomitamment une augmentation du niveau de prédation, par rapport au témoin (maïs sur sol nu), exercée par eux sur des chrysalides de pyrale du maïs utilisées en proies sentinelles. Ce niveau de prédation s'est même avéré supérieur à celui observé dans les couverts seuls utilisés en interculture (Prasifka *et al.*, 2006). Carcamo et Spence (1994) observent une différence allant dans le même sens, en termes d'abondance de carabes et de niveau de prédation exercée par ces derniers, entre des cultures annuelles pures d'orge ou de féverole, ou des cultures associées d'orge et pois (prédations maximales), et un couvert d'interculture pur de fétuque (prédation minimale). Il est très probable que dans ces cas précis, la diminution de prédation dans les couverts purs soit le résultat d'une moindre **activité-densité** des prédateurs (Thomas *et al.*, 1998) du fait d'une densité trop élevée des plantes, entravant par là leurs déplacements. Cette attractivité des couverts associés, dans les inter-rangs de cultures annuelles, peut être mise à profit pour attirer des prédateurs également communs mais moins connus, les **Cantharidés** (Traugott, 2002). Des résultats analogues ont été obtenus dans des cultures tropicales telles la canne à sucre vis-à-vis de fourmis prédatrices (Woolwine and Reagan, 2001). Par ailleurs, Beck et Toft (2000) préconisent de mettre régulièrement en place des couverts d'interculture hébergeant des pucerons non ravageurs des cultures, afin d'inciter et d'habituer en une ou deux générations les prédateurs généralistes à s'alimenter de proies non essentielles pour eux et de les rendre ainsi plus efficaces contre les pucerons ravageurs. Toutefois, il apparaît que les effets favorisants des CI sur les prédateurs sont parfois transitoires et disparaissent lors de la mise en place et du développement de la culture suivante (Carmona and Landis, 1999). Néanmoins, lorsque la CI est détruite sans incorporation au sol, la présence de **mulch** à la surface du sol entre les rangs de la culture qui succède, permet en général aux prédateurs généralistes d'être toujours abondants et efficaces contre des ravageurs de la culture. Laub et Luna (1992) observent ainsi aux USA que **carabes et araignées** exercent une prédation effective contre la noctuelle d'automne *Spodoptera frugiperda* dans un maïs semé en direct et dont les inter-rangs sont couverts du mulch du

seigle utilisé en couvert de l'interculture précédente. Pour Davis et al. (2009), les **araignées Lycosidés** (dites araignées-loups) sont plus constantes dans leur réponse positive à la présence de mulch que les carabes. Kendall et al. (1991) montrent même, en culture d'orge d'hiver, que la quantité de paille (issue de la culture précédente) présente à la surface selon les types de travail du sol ou les niveaux d'enlèvement volontaire, est positivement corrélée à la diversité de prédateurs polyphages, et négativement corrélée au taux d'infection en virus de la **jaunisse nanisante de l'orge**. Cet exemple illustre bien l'importance de favoriser la présence de mulch en surface même après implantation de la nouvelle culture.

En ce qui concerne les effets des **repousses de culture** sur les organismes potentiellement ravageurs ou auxiliaires des cultures suivantes ou voisines, la littérature scientifique livre très peu d'informations. Krespi et al. (1997) mentionnent que si les repousses de blé (étude réalisée en France) favorisent bien le maintien des pucerons des céréales dans un paysage, elles permettent par la même occasion celui de leurs ennemis naturels parasitoïdes. Ainsi les auteurs mentionnent que les repousses peuvent représenter tant une menace qu'une opportunité de régulation biologique pour les parcelles devant être emblavées en céréales à paille. Aux USA, Buntin et al. (1991) ont démontré que les repousses de blé dans un soja semé immédiatement après la récolte de ce dernier (soja dit en "double culture"), hébergeaient beaucoup de larves de la mouche de Hesse (*Mayetiola destructor*) qui est une cécidomyie, mais que cette infestation restait presque sans effet sur le blé de nouveau venant après le soja. Ils expliquent cela par la destruction mécanique des larves lors du travail du sol en prévision du semis du second blé. Goosey et al. (2005) quant à eux font part d'une méthode s'avérant très efficace et remise au goût du jour, de destruction des repousses de blé et des larves de cèphes *Cephus cinctus* (Hyménoptères, Céphidés) qu'elles hébergent (de même que des adventices) dans un chaume de blé : par pâturage et piétinement par des moutons et des oies. Enfin, en Californie, les repousses de maïs se révèlent elles aussi très peu propices à l'hivernation de la cicadelle *Dalbulus maidis* et donc à l'infestation du maïs de l'année suivante (Summers *et al.*, 2004). En somme, l'essentiel des connaissances repose sur des observations voire des connaissances empiriques, et, à l'éclairage des certes très rares publications scientifiques sur ce sujet, dont le bien fondé peut objectivement être questionné.

#### **6.3.5.1.2. Auxiliaires granivores**

Les CI ont également un effet positif sur l'abondance des organismes prédateurs de graines d'adventices présentes à la surface du sol, et particulièrement sur l'**activité-densité des Carabidés granivores** (Gallandt *et al.*, 2005; Ward *et al.*, 2011). Ceux-ci recherchent les sols sous couvert végétal interceptant la lumière (Heggenstaller *et al.*, 2006; Shearin *et al.*, 2008), ce qui peut amener à une prédation accrue sur les graines d'adventices, comme l'ont clairement démontré Heggenstaller et al. (2006) aux USA, sous plusieurs espèces cultivées. Puricelli et al. (2005) ont observé des résultats analogues en Argentine en culture de soja semé en direct après un maïs, et l'attribuent dans leur cas à la présence du mulch de maïs sous le soja. Plusieurs auteurs (e.g. (Harrison *et al.*, 2003; Gallandt *et al.*, 2005) ayant étudié les rôles respectifs joués dans la prédation des graines d'adventices par les divers organismes granivores, concluent que les Carabidés assurent l'essentiel de ce service et qu'il est important de les favoriser par l'installation de couvert d'interculture. Gallandt et al. (2005) mais aussi Davis et Liebman (2003) observent aux USA que le trèfle violet leur est particulièrement bénéfique de même que le non travail du sol afin de laisser mulch et graines à la surface. C'est ainsi que Harrison et al. (2003) observent aux USA des taux de disparition des graines d'ambrosie trifide (*Ambrosia trifida*) de 88% sur 12 mois, dont 57 à 78% par les invertébrés et 39 à 43% par les rongeurs. Ils notent aussi une complémentarité d'action entre eux puisque ces derniers se nourrissent préférentiellement d'involucres de grandes tailles non recouverts de débris, alors que les invertébrés se tournent vers des involucres de petite taille indifféremment recouverts ou non de mulch. Ang et al. (1995) ont observé quant à eux aux USA un effet synergique entre la compétition imprimée par deux espèces de couverts associées (*Festuca arundinacea* et *Coronilla varia*) et la phytophagie exercée par une chrysomèle casside (*Cassida rubiginosa*) lorsque présente en densité suffisante (20 individus/pied), amenant à la disparition des deux tiers des pieds du chardon des champs (*Cirsium arvense*), adventice majeure des cultures y compris en Europe.

#### **6.3.5.1.3. A propos des effets des cultures intermédiaires sur les abeilles et autres pollinisateurs**

Lorsque les CI ont le temps de fleurir, leur rôle vis-à-vis des pollinisateurs est à envisager, pour peu que leur composition floristique et leur phénologie soient adaptées aux besoins de ces derniers. Cependant, l'intérêt de couverts fleuris a essentiellement été étudié dans le cas des jachères fleuries, dont l'objectif majeur était

justement de favoriser les pollinisateurs. En effet, face au **déclin des pollinisateurs** dans les pays industrialisés (dont les causes possibles sont multiples ; Kearns *et al.*, 1998), déclin tant de l'abeille domestique (vanEngelsdorp *et al.*, 2009) que des autres Hyménoptères apiformes (abeilles et bourdons sauvages) et des diptères Syrphidés (Biesmeijer *et al.*, 2006), ces études visent à offrir aux insectes floricoles les **ressources florales** dont ils ont besoin (essentiellement pollen et nectar) et dont la disponibilité dans les agroécosystèmes semble de plus en plus limitée (Biesmeijer *et al.*, 2006). Ainsi, il a été montré que ces jachères fleuries ont des effets positifs sur la diversité des pollinisateurs tels que hyménoptères apiformes, papillons, syrphes et autres diptères (Lagerlöf *et al.*, 1992; Decourtye *et al.*, 2007), mais que leur attractivité était fortement liée aux espèces florales présentes (Carreck and Williams, 2002). Ainsi, la **phacélie**, la **bourrache officinale** et le **mélilot blanc** font partie des plantes préférées des abeilles (Teittinen, 1980), la phacélie, plante originaire d'Amérique du Nord, étant très nectarifère et possédant jusqu'à 4000 fleurs/m<sup>2</sup> (Williams and Christian, 1991). Les bourdons, dont la longueur de la langue est variable selon les espèces, manifestent de ce fait des préférences marquées pour certaines espèces de fleur : *Bombus pascuorum* et *B. hortorum* exploitent facilement le trèfle violet *Trifolium pratense* grâce à leur langue longue, alors que *B. terrestris* et *B. pratorum*, tout comme l'abeille domestique, se tournent plutôt vers les fleurs à corolle peu profonde comme la bourrache (Carvell *et al.*, 2004). De ce fait, les couverts mono- ou paucispécifiques ne seraient pas les plus visités car ne convenant pas forcément à de nombreuses espèces. Ainsi, Pywell *et al.* (2005) ont montré que les couverts renfermant une forte diversité de plantes sauvages et pérennes sont plus attractifs que les couverts moins diversifiés. Des travaux réalisés par la Chambre d'Agriculture de Picardie sur des "Jachères environnement et faune sauvage" ont confirmé que, bien que moins attractives que les jachères fleuries, leur richesse entomologique dépend de leur complexité botanique (Wartelle, 2002).

Bien qu'*a priori* intéressantes, ces jachères fleuries font aussi l'objet de plus en plus de critiques de la part de certains spécialistes des insectes pollinisateurs et des naturalistes qui soulignent le caractère artificiel de certaines variétés (ornementales) et espèces de fleurs semées (cosmos, zinnias...), dont ne profiteraient pas toutes les espèces de pollinisateurs (Gadom *et al.*, 2007). Il est donc à craindre que de telles réticences s'expriment à nouveau si des espèces de CI à fleurs mais exotiques (cas de nombreuses Astéracées et légumineuses tropicales) sont mises en place dans un tel objectif, même secondaire. De même, le **risque d'invasion** représenté par ces génotypes allochtones est dénoncé par ces mêmes acteurs. La phacélie a déjà été largement étudiée et utilisée pour son potentiel entomophile et mellifère (e.g. (Williams and Christian, 1991) mais de récents travaux en Suisse tendraient à démontrer que l'offre en automne d'un très abondant nectar aux abeilles domestiques aurait finalement des conséquences néfastes sur leur survie hivernale, du fait de **déséquilibres nutritionnels** importants à l'origine de troubles métaboliques ou d'atteintes parasitaires ainsi favorisés (Raphaël Charles – Agroscope Changins, Suisse - com. pers.). Quant aux **légumineuses fourragères**, de nombreux travaux démontrent aussi leur intérêt pour les Hyménoptères apiformes (e.g. (Lagerlöf *et al.*, 1992; Carvell *et al.*, 2004) même s'il semble manquer des observations spécifiquement réalisées en parcelles de CI pour connaître leur intérêt pour des groupes non dominants de pollinisateurs (familles autres que celle des Apidae) ou celui de légumineuses moins connues telles le lupin blanc, le trèfle d'Alexandrie, le trèfle de Perse, la vesce de Cerdagne, la vesce velue, le fénugrec...

Les **CI angiospermes entomophiles** pourraient donc représenter une opportunité intéressante pour favoriser les pollinisateurs et reconstituer des réseaux efficaces de pollinisation dans le paysage (Forup and Memmott, 2005), réseaux qu'il est important de reconstituer à grandes échelles via notamment des communautés gérées (Kremen *et al.*, 2007), dont font partie les CI. Ces communautés doivent être **plurispécifiques** et bien sûr attractives, si possible couvrir une **longue période de floraison** complémentaire à plusieurs points de vue (nutritionnel, phénologique) de la flore sauvage et enfin être **gérées de façon adaptée** aux pollinisateurs (stade floraison atteint, non broyage au moment de la floraison) (Bernard *et al.*, 2006).

## Synthèse

*Les quelques effets connus d'espèces et variétés de CI sur des arthropodes ravageurs aériens, montrent des relations précises, favorables ou défavorables, et concernent surtout des systèmes tropicaux. Au-delà des réponses spécifiques des ravageurs, ce sont celles, tout aussi spécifiques, des diverses espèces d'auxiliaires zoophages aux diverses espèces de CI, qui peuvent avoir leur importance dans la dynamique des premiers. Au sein de la seule famille des Carabidés par exemple, toutes les espèces n'affichent pas une réponse allant dans le même sens à la même espèce de CI. Le screening des espèces et variétés permet alors de préciser les types*

de relation entre CI et ravageurs ou auxiliaires, et d'orienter le choix des génotypes tant des CI que des cultures leur succédant. Ainsi, la mise en place de CI en interculture, ou en culture-piège en périphérie de parcelle à protéger, ou bien encore en couverture entre des rangées de cultures d'été, se fera avec une probabilité plus grande de succès en ce qui concerne la gestion des ravageurs. Les travaux sur les effets des repousses de cultures sur les ravageurs et auxiliaires sont quasi inexistantes, et les effets mentionnés, souvent favorables pour les ravageurs mais parfois aussi pour les auxiliaires, s'avèrent tous finalement sans réels risques pour la même culture suivante. En somme, il est remarquable de noter que l'essentiel des connaissances repose sur des observations voire des connaissances empiriques, et, à l'éclairage des (certes) très rares publications scientifiques sur ce sujet, dont le bien fondé peut objectivement être questionné. Il en est de même pour la gestion des adventices puisque les auxiliaires granivores répondent eux aussi de façon variable aux diverses espèces de CI, mais sont par contre de manière apparemment constante favorisés par la présence de mulch à la surface du sol et par un travail réduit du sol et a fortiori par le semis direct. La mise en place de cultures florifères permet d'offrir aux pollinisateurs en déclin pollen et nectar dont ils manquent dans les agroécosystèmes intensifs. Selon les espèces installées, certains insectes, aux pièces buccales adaptées, seront favorisés, et les couverts plurispécifiques sont de ce fait préférables pour favoriser une diversité de pollinisateurs. Les risques d'invasion représentés par des plantes allochtones, de déséquilibres alimentaires causés par des ressources abondantes et éventuellement inadaptées, ne sont pas à sous-estimer. Ainsi, un choix pertinent d'espèces de CI et leur gestion adaptée, pourraient revêtir un potentiel intéressant de reconstitution des réseaux efficaces de pollinisation dans les paysages.

### 6.3.5.2. En maraîchage de plein champ

#### 6.3.5.2.1. Répulsion ou attraction des ravageurs ?

En maraîchage de plein champ, les plantes de couverture sont essentiellement employées en couvert d'interculture afin de réaliser un **mulch** qui sert ensuite en intercalaire des cultures légumières pour tenter d'influencer, outre la dynamique des adventices et l'évaporation en eau du sol, la dynamique de certains ravageurs épigés et aériens. Des travaux ont montré que les mulchs de **seigle**, de **triticale** ou de **vesce**, sont intéressants pour repousser certains ravageurs tels que les **pucerons** et les **thrips**, à l'instar des mulchs de plastique (Summers *et al.*, 2010). En culture de pomme de terre, la présence d'un mulch de seigle et de vesce dans les inter-rangs a permis de **diminuer l'installation de doryphores** de même que de **gêner leurs déplacements** entre les rangs de la culture (Szendrei *et al.*, 2009). En culture de chou, la présence de **paille d'orge** ou de **foin** a permis d'obtenir les plus faibles populations de **thrips** (comparativement à un mulch de plastique et à un sol nu), et ce sans qu'il n'y ait intervention de phénomène allélopathique (Trdan *et al.*, 2008). Kotlinski (2007) a quant à lui observé un contrôle du **puceron cendré du chou** *Brevicoryne brassicae* sur chou grâce aux mulchs issus de couverts d'interculture de seigle ou de vesce ou encore des deux mélangés. Le recours à un couvert végétal peut même parfois donner des résultats meilleurs que des cultures associées en termes de baisse des ravageurs. Un mulch issu d'un couvert d'interculture de seigle a en effet permis une meilleure protection par voie ascendante (bottom-up, i.e. gêne de la localisation visuelle et olfactive) de la culture de chou brocoli contre la teigne des crucifères (*Plutella xylostella*) que la modalité des cultures associées, "chou brocoli-pommes de terre", mais n'a pas permis de mieux contrôler les attaques de piéride de la rave *Pieris rapae* (Broad *et al.*, 2008). D'autres travaux ont également montré des **effets nuls voire des effets favorisants de certains mulchs sur certains ravageurs**. Ainsi, des mulchs de seigle ou de vesce ou encore de leur mélange, n'ont pas permis de diminuer l'incidence de la mouche du chou *Delia radicum* (Kotlinski, 2008). Manrique *et al.* (2010) ont même observé une augmentation de l'abondance d'une chrysomèle en culture de navets sur mulch de paille suivie d'une augmentation de leurs dégâts (mais sans incidence aucune sur les rendements), mais également une augmentation des prédateurs polyphages rampants qui ont pu limiter les chrysomèles. Tous les ravageurs ne réagissent donc pas de la même façon à la présence d'un mulch et toutes les espèces de CI n'ont pas les mêmes effets sur les ravageurs, ne serait-ce que par leur couleur comme cela a été montré avec des mulchs de plastique vis-à-vis de pucerons (Zanic *et al.*, 2009).

#### 6.3.5.2.2. Attraction des auxiliaires

Au-delà de cette répulsion des ravageurs, les **mulchs** biologiques permettent aussi d'attirer autour et sur les plantes cultivées des **prédateurs polyphages** tels que les araignées, les staphylins ou les carabes (O'Neal *et*

al., 2005; Jackson and Harrison, 2008; Summers *et al.*, 2010). Cline *et al.* (2008) ont montré que certaines plantes comme le sarrasin *Fagopyrum esculentum*, le niébé *Vigna unguiculata*, le mélilot *Melilotus officinalis*, sont attractives d'insectes auxiliaires au point de permettre un contrôle des ravageurs (dont l'abondance décroît de 43 à 69% selon les modalités) et une augmentation (de 29 à 66% selon les modalités) du rendement des cultures. Toutefois, Hummel *et al.* (2010) ont observé en culture de **chou**, que la présence antérieure d'un couvert d'interculture de blé, et donc de son mulch mort par la suite, n'a pas amélioré le parasitisme des larves de la mouche du chou *Delia radicum* par des coléoptères Staphylinidés du genre *Aleochara*. Enfin, il a été montré aux USA en culture plein champ de **poivrons**, que la présence d'un mulch pouvait aussi permettre d'accroître la présence de fourmis prédatrices de graines d'adventices (Pullaro *et al.*, 2006).

#### 6.3.5.2.3. Effets des mulchs vivants sur ravageurs et auxiliaires

Afin d'augmenter l'attractivité des cultures légumières vis-à-vis des auxiliaires ou la répulsivité vis-à-vis des ravageurs, il est aussi possible de recourir à du mulch vivant dans les inter-rangs. Ainsi, Altieri *et al.* (1985) ont été parmi les premiers à démontrer que la présence d'un mulch vivant de trèfle en culture de **tomate** et **chou-fleur** de plein champ, permettait d'**attirer des auxiliaires prédateurs** et de **limiter les infestations en pucerons et punaises phytophages** (mais les rendements des cultures sont également moindres). A la même époque, Andow *et al.* (1986) observaient qu'en culture de **chou** sur couvert permanent d'agrostide, fétuque et trèfle **rampant**, les attaques de **l'altise des crucifères** *Phyllotreta cruciferae* (espèce présente en Europe mais non ravageur en France) étaient réduites (mais rendement de la culture également moindre). En culture de **pastèque** et de **melon**, Cline *et al.* (2008) ont pu réduire l'abondance de **chrysomèles** phytophages par l'installation de plantes compagnes connues pour être répulsives d'insectes ravageurs (radis *Raphanus sativus*, tanaïs *Tanacetum vulgare*, capucine *Tropaeolum* spp.). Nyoike et Liburd (2010) ont quant à eux observé qu'un mulch vivant de sarrasin attirait davantage d'auxiliaires, notamment les floricoles (Syrphidés, Hyménoptères parasitoïdes), antagonistes des pucerons des courgettes. En cultures de tomates de plein champ, Hummel *et al.* (2002) ont observé que le couvert d'interculture de trèfle rampant entre les rangs de la culture favorisait l'abondance des **carabes et araignées**. De façon similaire au Costa-Rica, Hilje et Stansly (2008) ont observé une moindre infestation en **aleurodes** *Bemisia tabaci* sur tomates, suivie d'une moindre incidence du virus de la mosaïque jaune de la tomate (par arrivée tardive des aleurodes vectrices sur des plants qui ne sont sensibles que durant leurs 5 premières semaines), grâce à du mulch vivant à base d'arachide pérenne, de coriandre et d'une caryophyllacée dans les inter-rangs de la culture, qui ont temporairement joué le rôle d'écran. Toujours en zone tropicale et en culture de piments, le couvert d'interculture de niébé *Vigna unguiculata* s'est avéré le plus efficace pour diminuer les populations de **pucerons** et les **nématodes** mais pas de thrips ni d'aleurodes (Karungi *et al.*, 2010). En zone tempérée aux USA, les modalités avec moutarde ou sarrasin en couvert associé en intercalaire de chou brocoli, ont eu les plus fortes diversités en ennemis naturels de pucerons *Brevicoryne brassicae* et les plus faibles infestations en ces derniers sur la culture de chou (Ponti *et al.*, 2007). Toutefois, Schellhorn et Sork (1997) ont observé en culture de chou davantage de ravageurs spécifiques des Brassicacées lorsque le couvert, spontané et vivant, était composé essentiellement de plantes de la **même famille**, mais aussi davantage de coccinelles, de carabes (qui sont favorisés par une végétation légèrement ouverte et structurellement diversifiée ; (Armstrong and McKinlay, 1997) et de staphylins quelle que soit la composition botanique du couvert. Ceux-ci ont permis un certain contrôle des ravageurs, contrôle qui n'a toutefois pas compensé la moindre biomasse de chou dans les modalités avec couvert associé du fait d'une trop forte **compétition pour l'eau et les nutriments** entre celui-ci et la culture. Certains auxiliaires sont quant à eux inhibés par la présence d'un couvert associé en intercalaire. Ainsi, Costello et Altieri (1995) ont observé une incidence significativement moindre du parasitoïde Braconidé *Diaretiella rapae* sur les pucerons *Myzus persicae* et *Brevicoryne brassicae*, dans les modalités avec des couverts d'interculture (trèfle rampant, trèfle fraise, trèfle des prés, lotier corniculé) dans les inter-rangs de chou brocoli.

### Synthèse

*En maraîchage de plein champ, les plantes de couverture sont essentiellement employées en couverts d'interculture afin de réaliser un mulch qui sert ensuite en intercalaire des cultures légumières pour tenter d'influencer la dynamique de certains arthropodes épigés et hypergés, ravageurs comme auxiliaires. Tous les ravageurs ne réagissent pas de la même façon à la présence d'un mulch (certains pouvant être favorisés même si la plupart sont défavorisés) et toutes les espèces de CI n'ont pas les mêmes effets sur les ravageurs, ne*

serait-ce que par leur couleur. Les prédateurs zoophages généralistes, tels que les araignées, les staphylins ou les carabes, sont par contre beaucoup plus systématiquement favorisés par la présence de mulch. De nombreux travaux se sont aussi intéressés à l'effet sur les ravageurs et auxiliaires, non plus des mulchs morts mais des mulchs vivants. La grande majorité d'entre eux a abouti à des résultats démontrant un effet favorable de ceux-ci sur les auxiliaires, notamment floricoles, et à une moindre infestation en ravageurs, parfois suite à l'action des premiers. Il faut néanmoins retenir, des quelques cas d'échec, qu'un couvert de même famille botanique que la culture est à déconseiller, car il attire alors des ravageurs communs avec cette dernière, et que certains auxiliaires, notamment parasitoïdes, sont moins efficaces en situations structurellement plus complexes qu'une simple monoculture. Enfin, dans la majorité des cas, on note également une baisse de rendement de la culture suite à la compétition imposée par le couvert.

### 6.3.6. Effets des cultures intermédiaires sur les vertébrés

De rares travaux de recherche rendent compte des effets des CI sur les oiseaux et les micro-mammifères.

Concernant les **oiseaux**, plusieurs auteurs font mention d'un effet bénéfique des couverts "faune sauvage" pour les oiseaux, couverts dans lesquels la présence de graines (particulièrement de lin, de colza, de quinoa) est un élément déterminant (Stoate *et al.*, 2003), amenant à des rassemblement d'oiseaux plus riches en espèces et de densité jusqu'à 100 fois plus importante à l'hectare que dans des jachères simples et des chaumes de blé alentour (Parish and Sotherton, 2004). Ces couverts spécialisés, qui sont donc implantés dans le but de parvenir à grenaison ce que les CIPAN n'assureront *a priori* jamais, sont d'ailleurs nettement plus attractifs en régions agricoles pauvres en ressources trophiques pour les oiseaux (Parish and Sotherton, 2008), et, sur un plan temporel, c'est donc en hiver que la présence de couverts végétaux en général a le plus d'effets bénéfiques pour eux (Geiger *et al.*, 2010). De façon peut-être inattendue, il a été observé au Canada que les oiseaux côtiers, tels le bécasseau variable, le pluvier argenté et le pluvier kildir, utilisent eux aussi les parcelles agricoles et particulièrement les parcelles avec couvert végétal en hiver (Evans-Ogden *et al.*, 2008). Il a également été noté que les peuplements végétaux denses, n'offrant que peu d'accès au sol tels les céréales à paille *versus* le maïs (Neumann *et al.*, 2009) et plus largement les régions de prairies temporaires très dominantes *versus* celles où dominent les cultures annuelles (Parish and Sotherton, 2008), sont peu favorables aux oiseaux inféodés aux paysages agricoles. Structurellement, les couverts les plus bénéfiques aux oiseaux apparaissent donc être ceux offrant une structure hétérogène et une composition botanique variée (Vickery *et al.*, 2009).

Encore moins de travaux ont porté sur les **micro-mammifères**, ce qui peut sembler surprenant vu le risque de pullulation de ces derniers dès lors que le sol est plus longuement couvert (Albers *et al.*, 1990). C'est donc en vergers et en vigne, où les couverts sont permanents, que les risques sont particulièrement élevés (Merwin *et al.*, 1999). Ainsi aux USA, des travaux sur les effets de plusieurs plantes de couverture dans les inter-rangs de vigne sur les performances agronomiques de la culture, l'activité microbiologique des sols et l'abondance des spermophiles (Ingels *et al.*, 2005) ont montré que cette dernière n'a crû significativement que dans les couverts de trèfles. On peut se demander si les campagnols des champs et campagnols terrestres (respectivement *Microtus arvalis* et *Arvicola terrestris*) ne seraient pas eux aussi favorisés par des couverts d'interculture, mais la durée de présence de ces derniers, relativement courte en systèmes de grandes cultures, semble *a priori* leur être défavorable. En cultures annuelles, des recherches sont justement menées pour essayer de trouver des espèces de couverts ne leur étant pas favorables, et Wiman *et al.* (2009) ont ainsi trouvé, parmi les nombreuses espèces testées (lotier, luzerne, trèfle souterrain, agrostis, lobulaire maritime...) que l'aspérule odorante *Gallium odoratum* montrait les meilleurs résultats en termes de non-installation des campagnols.

#### Synthèse

De rares travaux de recherche rendent compte des effets des CI sur les oiseaux et les micro-mammifères. Concernant les oiseaux, plusieurs auteurs font mention d'un effet bénéfique des couverts "faune sauvage", de par les graines qu'ils offrent, amenant à des rassemblement plus riches en espèces et de densité jusqu'à 100 fois plus importante à l'hectare que dans des jachères simples et des chaumes de blé alentour (phénomène particulièrement visible en régions agricoles pauvres en ressources trophiques pour les oiseaux et en hiver). Les formations végétales denses, offrant peu d'accès facile au sol (e.g. céréales à paille vs. maïs, ou zones de prairies exclusives vs. zones de cultures annuelles), sont peu favorables aux oiseaux inféodés aux paysages

agricoles. C'est en vergers et en vigne, où les couverts sont permanents, que les risques sont particulièrement élevés, et les couverts de légumineuses semblent être plus favorables aux micro-mammifères. En systèmes de grandes cultures, la durée de présence des CI, relativement courte, semble a priori leur être défavorable. Des screenings d'espèces de CI visent là aussi à éviter leur installation par le biais d'espèces répulsives, et il semble que l'aspérule odorante soit un bon candidat.

### 6.3.7. Bilan

#### **Des phénomènes complexes et des connaissances qui mettent en exergue des lacunes et des besoins en matière de recherche**

Les quelques connaissances que nous avons des interactions entre cultures intermédiaires et faune d'invertébrés et vertébrés, qu'ils soient ravageurs, auxiliaires, neutres ou 'culturels', montrent bien la complexité du sujet puisque nombre d'entre elles apparaissent non seulement spécifiques des espèces tant de CI que de celles d'invertébrés notamment, mais parfois même spécifiques de variétés de CI et de races d'invertébrés (cf. les exemples avec les nématodes). Ainsi, un champ d'investigation très large s'offre toujours aux scientifiques, d'autant plus que de nombreuses interactions, potentiellement très importantes pour l'agriculture puisque concernant des ravageurs majeurs mais aussi des auxiliaires amenés à jouer un rôle de plus en plus important dans les systèmes de culture, restent a priori toujours non documentées sur un plan scientifique. Il s'agit des effets des CI par exemple sur :

- les altises du colza (*Psylliodes chrysocephala* et *Phyllotreta nemorum*),
- les méligèthes du colza (*Meligethes aeneus* et *M. viridescens*),
- les tenthrèdes : de la rave (*Athalia rosae*, qui peut occasionner des dégâts sur colza), du blé (*Cephus cinctus*, appelé plus communément cèphe du blé – nous avons vu que les repousses du blé au moins les favorisent),
- les charançons des familles Curculionidés et Apionidés, renfermant des ravageurs des Brassicacées (charançon de la tige du chou *Ceuthorrhynchus quadridens*, des siliques du colza *Ceuthorrhynchus assimilis*...) et des Légumineuses (sitone *Sitona lineatus*, apion du pois *Apion pisi*),
- le zabre (*Zabrus tenebrioides*) sur les céréales à paille et graminées fourragères.

Sans être totalement vierge d'investigations scientifiques, la question des interactions entre CI et mollusques reste encore très peu explorée eu égard à son extrême importance. Il faudrait connaître les conditions précises d'espèces voire de variétés de couverts mais aussi de leurs conditions d'implantation (dates, densité, état du sol...) et de destruction (moyen, date...) qui les favorisent, afin d'être particulièrement vigilants lorsqu'une culture sensible comme le tournesol ou le triticales leur succède.

#### **Mais des connaissances qui montrent des potentialités intéressantes pour une meilleure utilisation des cultures intermédiaires dans la régulation des ravageurs des cultures.**

Toutes ces connaissances sont importantes à acquérir car même si l'on peut penser qu'à l'instar des bandes d'adventices spontanées (mises en place afin de favoriser des auxiliaires en cultures annuelles), qui ne favorisent pas en règle générale les ravageurs sauf temporairement les méligèthes en cultures de colza (Lethmayer *et al.*, 1997), il ne fait aucun doute qu'il reste à révéler de nombreux cas d'interaction entre espèces de CI et de ravageurs amenant potentiellement à une multiplication de ces derniers, donc à des dommages potentiels dans les cultures jouxtant ou succédant à la CI. Il ne fait aucun doute non plus que de réelles potentialités existent en matière de lutte biologique par conservation (pratiques culturales et aménagements paysagers, à diverses échelles d'espace et de temps, favorables au maintien et à l'activité régulatrice des auxiliaires indigènes) : comme nous l'avons vu, de nombreux exemples de CI et de leur mulch prouvent qu'il est possible d'améliorer l'activité des auxiliaires par ce biais, et de nombreux autres exemples sont certainement encore à découvrir et à étudier pour une utilisation la plus maîtrisée possible de ce potentiel régulateur naturel.

### Synthèse

Le bilan des connaissances sur les relations entre cultures intermédiaires et invertébrés/vertébrés met en exergue d'une part des lacunes et des besoins en matière de recherche pour une meilleure utilisation des cultures intermédiaires dans la régulation des ravageurs des cultures (en effet, de nombreux ravageurs et

auxiliaires importants restent non étudiés sur ce plan), et d'autre part le fait que les interactions connues révèlent des relations de type largement idiosyncrasique tant au niveau générique que spécifique. L'amélioration de ces connaissances permettra d'une part non seulement d'éviter de favoriser des ravageurs par certains couverts, mais aussi de chercher plutôt à favoriser des espèces auxiliaires des cultures.

## Synthèse finale

Cette section fait la synthèse des principales connaissances scientifiques sur les effets des cultures intermédiaires sur la faune (micro-, méso-, macro-) du sol mais aussi épigée et aérienne, qu'il s'agisse de ravageurs des cultures, d'auxiliaires ou bien d'organismes neutres vis-à-vis des cultures.

Les premiers travaux, démarrés dès les années 1970 sur les nématodes phytoparasites, ont mis en évidence de fortes variabilités spécifiques et intraspécifiques tant en ce qui concerne les effets des CI sur ces ravageurs que les réponses de ces derniers aux divers génotypes testés. De façon générale, les couverts semés au printemps favoriseraient davantage les nématodes (très répandus) du genre *Pratylenchus* que les couverts d'automne, mais avec une forte variabilité inter-site. Les principaux mécanismes impliqués dans la diminution des nématodes concernent le caractère non-hôte des plantes (suppression passive) ou leur caractère allélopathique (suppression active). Les applications pratiques les plus spécifiques de ces connaissances sont la biofumigation et l'installation des couverts en intercalaire ou en interculture de plantes sensibles. Les diverses espèces et groupes trophiques de nématodes du sol sont considérés comme de bons indicateurs de ses propriétés physico-chimiques et réseaux trophiques. En effet, les résidus de CI déterminent selon leur composition biochimique la voie microbienne dominante de leur dégradation, dont les effets sur les communautés nématologiques semblent supérieurs à ceux des paramètres de température, d'humidité, de pH et de texture du sol. Ainsi, ils favorisent les groupes trophiques qui en dépendent, et cette diversification s'accompagne d'une baisse de dominance des espèces de nématodes phytoparasites.

Les micro- et méso-arthropodes sont davantage favorisés par les CI et leurs résidus, notamment quand le mulch est suffisant pour modifier le microclimat à la surface du sol, que par des apports massifs mais espacés de fumier. Parmi ces derniers, les acariens prédateurs de nématodes permettent la diminution des nématodes phytoparasites. Les caractéristiques physico-chimiques et les types de travail du sol ont une influence variable selon les groupes de micro- et méso-arthropodes, les scutigérelles étant par exemple très peu limitées par le mode de travail du sol mais beaucoup plus par diverses espèces de CI.

Concernant la macrofaune, les CI et leurs résidus ont des effets très favorables sur les populations de vers de terre, et ce d'autant plus qu'un allègement voire un arrêt du travail du sol accompagne cette gestion d'interculture. En retour, ils accélèrent l'incorporation des résidus dans le sol et en améliorent les propriétés physico-chimiques. Il a par ailleurs été montré qu'une densité élevée de vers de terre est corrélée à une diminution de la pression de certains ravageurs, notamment des nématodes phytoparasites. Les limaces font partie des ravageurs de la macrofaune du sol les plus susceptibles d'être favorisés par certains CI et leurs résidus. Il a notamment été montré que les couverts semés en automne seraient globalement plus favorables aux loches (*Deroceras* spp.) que ceux semés au printemps, mais d'importantes différences existent entre espèces de couverts et entre sites. A l'instar des limaces, plusieurs espèces de Coléoptères, Diptères et Lépidoptères peuvent voir leurs stades larvaires, qui sont les stades ravageurs dans le sol, favorisés par la mise en place de CI. Toutefois, il semble qu'une activité biologique du sol importante permette d'en réduire les populations grâce à des régulations par divers antagonistes.

Les invertébrés épigés et aériens voient également leur dynamique influencée par la mise en place de CI. En cultures pérennes, les couverts ont démontré leurs effets globalement favorables sur la diversité des prédateurs généralistes, et, par voie de conséquence ou directement, défavorables sur la dynamique de nombreux ravageurs. En cultures annuelles, les effets des espèces voire des variétés de CI sur les ravageurs et auxiliaires semblent très spécifiques des divers génotypes, et le screening de ces derniers vis-à-vis des arthropodes d'importance permet ainsi d'orienter le choix tant des CI que des cultures leur étant associées ou leur succédant, afin de minimiser les risques de dommages aux cultures. Ce résultat est parfois conditionné par une augmentation des auxiliaires qui sont eux-aussi potentiellement favorisés par les CI et leur mulch (notamment les prédateurs de graines d'adventices). A l'instar des jachères fleuries, qui ont montré leur intérêt potentiel pour

*les pollinisateurs en déclin dans les pays industrialisés (mais qui sont par ailleurs critiquées du fait de leurs espèces allochtones parfois inadaptées), les CI angiospermes entomophiles, à condition d'être plurispécifiques et attractives, pourraient représenter une opportunité intéressante pour favoriser les insectes floricoles et reconstituer des réseaux efficaces de pollinisation dans les agroécosystèmes. En maraîchage de plein champ, les CI servent entre autres à constituer un mulch d'inter-rang lors de la culture, mulch favorisant nombre d'auxiliaires, essentiellement les prédateurs généralistes. Les mulchs vivants, ou couverts permanents, ont également démontré un effet favorable sur les auxiliaires, notamment floricoles, et une moindre infestation en ravageurs, parfois suite à l'action des premiers, à condition qu'ils soient d'une famille botanique autre que celle de la culture.*

*Concernant les vertébrés, les couverts "Faune sauvage" sont très attractifs pour les oiseaux granivores. Plus généralement, la plupart des oiseaux des paysages agricoles ont besoin de pouvoir accéder à des zones de sol nues de plantes, et seront défavorisés par les parcelles de CI à couverture végétale dense. Les micro-mammifères quant à eux sont particulièrement favorisés par les couverts permanents en arboriculture, surtout s'ils sont à base de légumineuses, et des recherches sur des génotypes répulsifs sont en cours. L'essentiel des connaissances sur les effets des repousses de cultures sur les ravageurs et auxiliaires repose sur des observations voire des connaissances empiriques, et les très rares travaux scientifiques mentionnent l'absence de risques réels pour la même culture suivante.*

*Finalement, le bilan des connaissances sur les relations entre cultures intermédiaires et invertébrés/vertébrés met en exergue d'une part des lacunes et des besoins en matière de recherche pour une meilleure utilisation des cultures intermédiaires dans la régulation des ravageurs (en effet, de nombreux ravageurs et auxiliaires importants restent non étudiés sur ce plan), et d'autre part le fait que les interactions connues révèlent des relations de type largement idiosyncrasique tant au niveau générique que spécifique. L'amélioration de ces connaissances permettra d'une part non seulement d'éviter de favoriser des ravageurs par certains couverts, mais aussi de chercher plutôt à favoriser des espèces auxiliaires des cultures.*

## 6.4. Conclusion

Les principaux effets des cultures intermédiaires sur les trois principaux groupes biologiques étudiés sont résumés dans les tableaux ci-après ; un tableau beaucoup plus détaillé se trouve en Annexe.

Il apparaît globalement que pour les trois groupes biologiques étudiés, l'utilisation des CI doit être encore largement précisée dans ses **diverses modalités possibles de gestion** (choix des espèces et des variétés, type de CI à savoir contemporaine à la culture pour les couverts associés et le mulch vivant ou bien pendant l'interculture pour le couvert d'interculture et le mulch mort, techniques d'implantation et de destruction, devenir et localisation des résidus...), modalités devant être compatibles avec leur fonction première de CIPAN, avant qu'elle ne constitue finalement un moyen efficace de pilotage de l'interculture à des fins annexes de nature phytosanitaire. Un défi majeur restera par exemple celui de la connaissance des interactions entre génotypes de CI et de bioagresseur(s). En effet, nous avons vu que même pour des groupes jugés *a priori* homogènes de CI et de bioagresseurs, comme respectivement les Brassicacées et les nématodes, les effets sont très variables (positifs, négatifs ou nuls) selon les génotypes intraspécifiques (variétés et races). On ne peut de plus pas exclure que des facteurs de milieu au sens large (conditions pédoclimatiques, pratiques culturales...) viennent à leur tour modifier la résultante des interactions. Néanmoins, quelques **processus biologiques bénéfiques**, plus constants ou déjà mieux connus, tels l'augmentation de l'activité biologique des sols qui favorise la diversité des ennemis des nématodes et donc la régulation de ces derniers, mais aussi les effets allélopathiques de plusieurs espèces et variétés de CI Brassicacées ou Poacées à l'encontre de certains bioagresseurs (biofumigation contre des maladies telluriques et certains nématodes), pourraient déboucher plus rapidement que d'autres sur des (parfois d'autres) applications intéressantes dans le pilotage de systèmes de cultures.

A côté de ces aspects positifs qu'il est important de souligner et surtout d'approfondir pour rendre leurs diverses applications plus larges et plus réalistes à large échelle, il est également important d'intégrer les **aspects négatifs des CI** dans la conception et la conduite des systèmes de production. Il est ainsi important de mettre en exergue les effets favorables quasi systématiques des CI en général sur les populations de limaces, ceux de certaines CI sur des agents phytopathogènes à propriétés partiellement saprophytiques, ou la très forte dépendance de l'efficacité des CI à l'encontre des adventices mais aussi des autres bioagresseurs, vis-à-vis des paramètres agronomiques déterminant leur croissance.

Ainsi, il est notable que selon la **position professionnelle des acteurs**, la question des effets réels ou potentiels des CI sur la santé des cultures reçoit des réponses différentes. L'analyse de la bibliographie scientifique internationale montre clairement comme nous l'avons vu des potentialités comme des risques d'échec voire d'amplification de problèmes phytosanitaires. Nous avons vu également que ces effets variables sont essentiellement dus à des particularités spécifiques et intraspécifiques des organismes en jeu. L'analyse que le scientifique fera de cette diversité d'informations, sera certainement empreinte de prudence et rendra compte des effets très variables qu'il convient de prendre en compte et pour cela de connaître. D'un autre côté, il apparaît que la littérature technique française, à destination directe des conseillers agricoles et des agriculteurs, est plus négative vis-à-vis des effets phytosanitaires des CI. Ces avis, très certainement fondés pour l'essentiel sur des observations de terrain, mériteraient d'être nuancés et éclairés par les aspects évoqués ci-dessus afin de progressivement sensibiliser les divers acteurs professionnels aux potentialités également que nous avons entrevues tout au long de ce chapitre. Cela ne fait que renforcer la nécessité de poursuivre voire d'intensifier les recherches dans ce domaine afin de parvenir à une utilisation la plus maîtrisée possible des CIPAN sur un plan phytosanitaire, en fonction de leurs risques réels mais aussi de leurs réelles opportunités.

## Effets biotiques des Cultures Intermédiaires et de leur gestion : tableau récapitulatif par type de CI

	Couvert d'interculture (CI)	Couvert associé (CA)	Mulch vivant (MV)	Mulch mort (MM)
<b>Adventices</b>	<p><u>Action par</u> :</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• <b>compétition</b> pour ressources (eau, MM)</li> <li>• <b>allélopathie</b></li> <li>• modification des conditions de croissance <b>abiotiques</b> (T°, L°)</li> </ul> <p style="text-align: center;"><u>Efficacité modulée</u> par plusieurs paramètres de gestion :</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- <b>diversité et identité</b> des espèces en rotation</li> <li>- <b>fertilité</b> du sol (légumineuses)</li> <li>- <b>travail</b> du sol (type, calendrier)</li> <li>- gestion ciblée des <b>résidus</b> de CI</li> </ul>			<p><u>Action par</u> :</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• <b>barrière physique</b> (épaisseur mulch)</li> <li>• interruption de la <b>lumière</b></li> <li>• diminution amplitude circadienne et moyenne T°</li> <li>• <b>allélopathie</b></li> <li>• faible rémanence mulch légumineuses</li> </ul> <p><u>Efficacité modulée</u> par plusieurs paramètres de gestion</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- → quantité de <b>biomasse</b> du CI</li> <li>- devenir et localisation <b>résidus</b></li> </ul>
<b>Microflore</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <b>Effet positif</b> en général, sur l'<b>activité microbiologique des sols</b> → <b>régulations biologiques systématiques mais pas toujours suffisantes</b> des pathogènes</li> <li>• peuvent : - <b>interrompre</b> le cycle des pathogènes par effet <b>non-hôte</b> <ul style="list-style-type: none"> <li>- <b>interrompre</b> le cycle des pathogènes par effet <b>allélopathique</b> (biofumigation)</li> <li>- <b>être hôtes</b> si même famille que culture</li> </ul> </li> </ul>			<ul style="list-style-type: none"> <li>• <b>Interruption</b> cycle pathogènes par effet non hôte</li> <li>• <b>Interruption</b> cycle pathogènes par effet <b>allélopathique</b> (biofumigation) ou développement d'une <b>microflore antagoniste</b></li> <li>• <b>Augmentation</b> des pathogènes en étant porteurs d'<b>organes de conservation</b></li> <li>• MM de <b>Brassicacées</b> : action positive sur la microflore tellurique <b>antagoniste</b> (<i>Trichoderma</i> spp.)</li> </ul>
	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <b>Réduction</b> de la propagation des pathogènes par <b>effet anti-splash</b></li> </ul>			
<b>Faune</b>	<p style="text-align: center;"><u>Forte variabilité spécifique &amp; intrasp.</u> des couvert et des ravageurs, MAIS :</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• très nombreux couverts ont un effet <b>favorable</b> sur : les <b>micro- &amp; méso-arthr. sol</b> et par conséquent <b>défavorable</b> sur <b>nématodes</b></li> <li>• couverts <b>crucifères</b> ont un effet <b>défavorable</b> sur les <b>nématodes</b> par effet <b>non hôte</b> ou <b>allélopathique</b> (biofumigation)</li> <li>• couverts <b>légumineuses</b> ont un effet <b>favorable</b> sur : qq <b>Coléoptères ravageurs du sol</b>, des <b>micro-mammifères rongeurs</b>, et un effet défavorable sur <b>Orthoptères</b></li> <li>• <b>repousses</b> de cultures ont un effet (peu) <b>favorable</b> sur certains <b>ravageurs</b> et sur les <b>ennemis naturels</b></li> <li>• couverts à <b>fleurs</b> peuvent avoir un effet <b>favorable</b> sur les <b>pollinisateurs</b>.</li> <li>• couverture <b>dense</b> du sol <b>défavorise</b> les <b>oiseaux</b> des paysages agricoles</li> </ul>			<ul style="list-style-type: none"> <li>• Très nombreux MM ont un effet <b>favorable</b> sur : les <b>limaces</b>, certains <b>ravageurs</b> (mais peuvent avoir un effet négatif sur d'<b>autres</b>) les <b>micro- et méso-arthropodes du sol</b> (→ ↘ <b>nématodes</b>), les <b>vers de terre</b>, des <b>prédateurs polyphages</b>, des <b>carabes granivores</b>, des <b>champignons entomopathogènes</b>, des <b>nématodes bactérivores</b> ou <b>fongivores</b>,</li> <li>• Enfouissement de matière végétale fraîche peut favoriser des <b>ravageurs</b>.</li> </ul>
	<ul style="list-style-type: none"> <li>• très nombreux CI ont un effet <b>favorable</b> sur : les <b>limaces</b></li> <li>• CI légumineuses ont un effet <b>favorable</b> sur : des <b>prédateurs polyphages</b>, des <b>carabes granivores</b>, les <b>vers de terre</b></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• très nombreux CA &amp; MV ont un effet <b>favorable</b> sur des <b>prédateurs polyphages</b>, des <b>carabes granivores</b>, les <b>vers de terre</b> et un effet <b>défavorable</b> sur <b>Orthoptères</b></li> </ul>		

En vert : effets favorables ; en rouge : effets défavorables.

## Effets biotiques des Cultures Intermédiaires et de leur gestion : tableau récapitulatif par famille de CI

	<b>Brassicacées (Crucifères)</b>	<b>Poacées (Graminées)</b>	<b>Fabacées (Légumineuses)</b>	<b>Autres</b>
<b>Adventice</b>	<b>Allélopathie</b> ( <i>via</i> composés soufrés par exsudats racinaires et/ou décomposition mulch) : e.g. moutardes blanche et brune.	<b>Allélopathie</b> ( <i>via</i> benzoxazinones ou avénacine (avoine) par exsudats racinaires et/ou décomposition mulch) : certaines variétés de seigle, avoine, blé.	<b>Allélopathie</b> : mélilot, certaines variétés de luzerne, trèfle violet.	<b>Allélopathie</b> : Alliacées (par composés soufrés), sarrasin.
	<b>Compétition moyenne à forte par la vigueur à la levée</b> <b>Compétition par la biomasse produite</b> : certaines espèces et variétés.	<b>Forte compétition par la vigueur à la levée</b> <b>Compétition par la biomasse produite</b> : certaines espèces et variétés	<b>Compétition faible à forte par la biomasse produite</b> : mélilot, certaines autres espèces et variétés ; compétition améliorée pour pois ou quand association avec graminée.	<b>Compétition très variable selon les espèces</b>
	<b>Mulch</b> de pérennité variable selon richesse en sucres et cellulose (pér. faible : radis fourrager) ou héli-cellulose et lignine (pér. forte : colza).	<b>Mulch</b> de pérennité variable selon richesse en sucres et cellulose (pér. faible : couverts jeunes et esp. fourragères) ou héli-cellulose et lignine (pér. forte : triticale, seigle).	<b>Mulch</b> de pérennité variable selon richesse en sucres et cellulose (pér. faible : couverts jeunes et esp. fourragères) ou héli-cellulose et lignine (pér. moyenne : couverts âgés).	<b>Mulch</b> de pérennité variable selon richesse en sucres et cellulose (pér. faible : couverts jeunes et esp. fourragères) ou héli-cellulose et lignine (pér. forte : couverts âgés)
<b>Microflore</b>	Plantes <b>non mycorhiziennes</b> . <b>Allélopathie</b> : sélection flore antagoniste (e.g. <i>Trichoderma</i> spp.) de pathogènes, résistante aux composés soufrés.	Plantes <b>mycorhiziennes</b> . <b>Mulch</b> : potentiellement porteur d'inoculum pathogène pour céréales → ! culture suivante.	Plantes <b>mycorhiziennes</b> .	Plantes <b>mycorhiziennes</b> (sauf Chénopodiacées).
	Augmentation <b>activité pédo-microbienne antagoniste</b> de pathogènes car meilleure disponibilité éléments nutritifs.			
	<b>Effet splash</b> (dispersion inoculum pathogènes par éclaboussures pluie) diminué par biomasse et mulch.			
<b>Faune</b>	<b>Allélopathie</b> : action nématostatique ou nématicide : certaines var. de radis fourrager (oléifère), moutardes brune et noire.	<b>Allélopathie</b> : action nématostatique ou nématicide : certaines var. de ray-grass anglais (mais favorise nématode à kyste du soja).		
	Augmentation <b>activité pédo-biologique (bactéries, acariens &amp; nématodes prédateurs) antagoniste</b> de nématodes phytoparasites.			
	<b>Vers de terre</b> : augmentation populations → amélioration physico-chimique du sol.			

	<b>Brassicacées (Crucifères)</b>	<b>Poacées (Graminées)</b>	<b>Légumineuses</b>	<b>Autres</b>
<b>Faune (suite)</b>	<b>Prédateurs généralistes zoophages et granivores</b> (rampants) : favorisés par mulch mort. <b>Auxiliaires zoophages floricoles et pollinisateurs</b> : favorisés si floraison.	<b>Prédateurs généralistes zoophages et granivores</b> (rampants): favorisés par les CI en interculture et en inter-rangs ; favorisés par mulch mort.	<b>Prédateurs généralistes zoophages et granivores</b> (rampants) : fortement favorisés par les CI en interculture et en inter-rangs ; favorisés par mulch mort. <b>Auxiliaires zoophages floricoles et pollinisateurs</b> : favorisés si floraison.	<b>Prédateurs généralistes zoophages et granivores</b> (rampants) : favorisés par mulch mort. <b>Auxiliaires zoophages floricoles et pollinisateurs</b> : favorisés si floraison.
	<b>Ravageurs du sol</b> (hannetons, taupins, tipules...) : favorisés par certaines espèces, mais limités par activité micro-biologique accrue (champignons entomopathogènes).			
	<b>Appétibilité pour limaces</b> : forte pour les espèces cultivées (surtout colza), faible pour les espèces de CI ou cultures secondaires (moutarde blanche et brune, radis fourrager).	<b>Appétibilité pour limaces</b> : forte (seigle) ou moyenne (orge d'hiver, triticale, ray-grass italien) pour espèces cultivées ; faible pour CI ou cultures secondaires (avoine diploïde). <b>Ravageurs aériens</b> : certains défavorisés par mulch en maraîchage plein champ. <b>Appétibilité pour orthoptères</b> : moyenne à forte selon espèces.	<b>Appétibilité pour limaces</b> : moyenne pour espèces cultivées (pois fourrager, trèfle incarnat) ; faible pour CI ou cultures secondaires (féverole d'hiver, vesce commune). <b>Ravageurs aériens</b> : certains défavorisés par mulch en maraîchage plein champ. <b>Appétibilité pour orthoptères</b> : faible à moyenne selon espèces.	<b>Appétibilité pour limaces</b> : forte pour espèces cultivées (surtout tournesol) ; faible pour espèces de CI ou cultures secondaires (phacélie, sarrasin...).
	<b>Micro-mammifères</b> : peu favorisés.	<b>Micro-mammifères</b> : peu favorisés.	<b>Micro-mammifères</b> : favorisés.	<b>Micro-mammifères</b> : peu favorisés.
	<b>Mulch vivant et repousses</b> : potentiellement hôtes de ravageurs pour culture contemporaine ou suivante (si appartient à la même famille).			

NB : seules sont indiquées les actions caractéristiques d'une ou deux familles ou celles faisant intervenir des processus biotiques particuliers (e.g. allélopathie). Les actions communes à toutes les familles, telles que la détérioration des conditions abiotiques de croissance des adventices (réduction de la température et de la lumière au sol...), ne sont donc pas indiquées.

## Annexe

	<b>Couvert d'interculture (CI)</b>	<b>Mulch mort (MM)</b>	<b>Couvert associé (CA)</b>	<b>Mulch vivant (MV)</b>
<b>Exemples</b>	Ex. type : moutarde brune pendant la période d'interculture d'hiver. Autres ex. : seigle, féverole, radis fourrager, sorgho fourrager (été)...	Ex. type : paille de céréales pendant la période d'interculture d'été ou d'hiver, ou résidus de CI gélifs ou détruits. Autres ex. : résidus de maïs (hiver), mélanges céréaliers (post récolte ou destruction hivernale), phacélie, moutarde...	Ex. type : légumineuse ou sarrasin semé dans les inter-rangs du colza.	Ex. type : luzerne (pour blé et autres cultures annuelles). Autres ex. : lotier, trèfle violet...
<b>Mauvaises herbes</b>	(1), (2), (6), (7), (8), (9), (10), (11), (12), (14), (15), (16), (17), (18), (19), (21), (22), (23)	(1), (2), (3), (4), (6), (7), (8), (9), (11), (12), (14), (17), (20), (21), (22), (23), (24)	(1), (2), (6), (7), (8), (9), (10), (14), (15), (17), (18), (19), (21), (22)	(1), (2), (6), (7), (8), (9), (10), (14), (17), (21), (22)
<b>Microflore</b>	(25), (26), (27), (29), (30), (31), (32), (33), (34), (35)	(25), (26), (27), (28), (30), (31), (32), (35)	(25), (26), (27), (28), (30), (31), (32), (34), (35)	(25), (28), (29), (30), (31), (32), (34), (35)
<b>Faune</b>	(36), (37), (40), (41), (42), (44), (45), (46), (47), (50), (53), (54), (56), (62), (63)	(38), (39), (40), (43), (44), (45), (48), (49), (52), (55), (57), (58)	(36), (37), (40), (41), (42), (44), (45), (46), (47), (50), (51), (53), (54), (62), (63)	(40), (44), (45), (53), (54), (56), (59), (60), (61), (62), (63)

- (1) CI MM CA MV - Modification des conditions de croissance abiotiques (réduction de la lumière et de la température au sol).
- (2) CI MM CA MV – Réduction de la lumière au sol qui provoque une baisse de la levée des adventices (e.g. certaines céréales, légumineuses fourragères, Brassicacées, sarrasin).
- (3) MM - En sol humide : baisse des levées. En sol sec : augmentation des levées.
- (4) MM - Barrière physique à la levée.
- (5) CI MM CA MV – Les CI vivants sont plus efficaces dans l'élimination des adventices que les résidus secs (car plus forte modification des ressources : T°, H°, L° → analogie avec la profondeur du sol).
- (6) CI MM CA MV - (1) + (2) : surtout pour les adventices annuelles à petites graines.
- (7) CI MM CA MV - Allélopathie (e.g. espèces les plus allélopathiques : moutardes blanche et brune, seigle, blé, avoine, luzerne, trèfle violet, sarrasin).
- (8) CI MM CA MV - Compétition : plus de biomasse implique un contrôle important (e.g. certaines céréales, légumineuses et Brassicacées). Plus efficace pour les annuelles que pour les bisannuelles et les pérennes, sauf si la compétition est renforcée par l'allélopathie (e.g. méliot).
- (9) CI MM CA MV - L'effet compétitif des couverts est d'autant plus important que la taille des graines des adventices est petite.
- (10) CI CA MV - La compétitivité des couverts est fonction de la vigueur à la levée, de l'installation souterraine et aérienne des plantes, de la hauteur et de la densité de végétation, de l'indice de surface foliaire, du tallage, de la ramification des plantes et de l'allélopathie. Tout cela pouvant être occulté par les mélanges d'espèces dans les couverts. De ce point de vue, les Poacées sont supérieures aux Brassicacées, elles-mêmes supérieures aux légumineuses.
- (11) CI MM - L'association graminées-légumineuses (en particulier seigle - vesce velue) produit plus de biomasse et a une plus grande persistance d'action par le mulch que la légumineuse seule.
- (12) MM - Association de la barrière physique et de l'allélopathie (e.g. seigle, ray-grass).
- (13) CI - Les espèces cultivées des régions chaudes sont efficaces comme couvert estival (e.g. sorgho, niébé) ; les espèces cultivées de régions fraîches (e.g. seigle, vesce velue, trèfles) sont plus efficaces comme couverts hivernaux. Cela est plus difficile dans les zones à hivers doux comme la Méditerranée.

- (14) CI MM CA MV - En fin d'été ou en automne, il s'agit plutôt d'un effet compétitif ; au printemps, il s'agit plutôt d'un effet allélopathique.
- (15) CI CA - Le développement végétatif initial et la densité des couverts d'interculture et des couverts associés sont des facteurs essentiels de l'efficacité en général.
- (16) CI - En automne, les dates précoces de semis de CI présentent une meilleure efficacité.
- (17) CI MM CA MV - La réduction de la disponibilité en éléments nutritifs réduit la croissance des adventices. Un fort rapport C/N des résidus de couverts mobilise l'azote au détriment des adventices. L'effet des légumineuses sur les adventices est fonction du compromis entre impact physique négatif et mise à disposition d'azote.
- (18) CI CA- Le travail du sol est connu pour favoriser la germination des adventices, donc si un couvert est implanté après travail du sol, il provoque une augmentation de celles-ci. En semis direct, on a une mobilisation réduite de certaines adventices.
- (19) CI CA - Les techniques culturales simplifiées conduisent à une augmentation du stock semencier sauf en association avec des semis de couverts.
- (20) MM - La gestion ciblée des résidus permet de maintenir l'effet compétitif du couvert, variable selon les espèces de cultures intermédiaires et selon la localisation des résidus (en surface ou enfouis).
- (21) CI MM CA MV - La stratégie de désherbage (époque, phénologie de la CI, mode) doit être adaptée selon l'efficacité démontrée. Des gains en termes de temps de travail et de moindre usage d'herbicides sont possibles.
- (22) CI MM CA MV - La présence de couverts végétaux et de leurs résidus ne garantit généralement pas une absence de concurrence par les adventices, quel que soit le type de travail ou de non travail du sol.
- (23) CI MM - Des synergies entre action d'herbicides et présence de résidus de CI peuvent être obtenues si ces derniers ne gênent pas l'action des premiers (dans certains cas, ils la prolongent).
- (24) MM - Développement de maladies sur les graines d'adventices par enfouissement des couverts
- (25) CI MM CA MV - Les couverts végétaux d'interculture et leurs résidus peuvent héberger de l'inoculum pathogène pour les cultures suivantes voire le multiplier (e.g. Brassicacées avant cultures légumières ou Poacées avant céréales).
- (26) CI MM CA – Toute gestion du sol qui accélère la dégradation microbienne des résidus de culture est favorable au déclin des agents pathogènes.
- (27) CI MM CA - Le labour a un effet sur la survie des organes de conservation des pathogènes : en général, il limite la survie (e.g. *Sclerotinia sclerotiorum*) mais parfois l'augmente (e.g. *Colletotrichum truncatum*).
- (28) MM CA MV - La couverture du sol par des végétaux vivants ou morts limite la dispersion des pathogènes par effet splash.
- (29) CI MV - L'insertion d'un couvert d'interculture en interculture a souvent un effet positif sur la réduction des maladies telluriques.
- (30) CI MM CA MV - La libération de composés toxiques par exsudats racinaires ou suite à décomposition des plantes (allélopathie), peut fortement limiter les maladies telluriques (e.g. composés soufrés des Brassicacées et des Alliées, benzoxazinones de certaines Poacées, avénacine de l'avoine). Les effets sont variables en fonction des pathogènes et de leur stade (organes de conservation, spores, mycélium).
- (31) CI MM CA MV - La culture d'un couvert végétal induit des changements physico-chimiques dans le biotope de la microflore tellurique, avec ou sans incorporation des résidus (e.g. sélection d'une flore antagoniste tolérante aux exsudats racinaires, comme les *Trichoderma* aux composés soufrés des Brassicacées).
- (32) CI MM CA MV - On observe une augmentation de l'activité antagoniste de communautés microbiennes telluriques suite à l'augmentation de la disponibilité en éléments nutritifs (e.g. *Streptomyces* spp., actinomycètes antagonistes de *Fusarium graminearum* sur épi favorisés par un couvert hybride sorgho-herbe du Soudan et sarrasin) ou rotation avec CI favorables (e.g. *Pseudomonas* spp., bactéries antagonistes du piétin échaudage *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*). En cas de sols déséquilibrés par des pratiques intensives de désinfection des sols, il n'y a pas d'effets bénéfiques, voire des risques d'amplification des problèmes sanitaires.
- (33) CI - Les couverts végétaux judicieusement choisis, peuvent avoir un effet bénéfique sur la microflore antagoniste des nématodes. Le colza peut avoir un impact négatif.
- (34) CI CA MV - Excepté les espèces de Brassicacées et de Chénopodiacées, toute espèce se développant en période d'interculture (y compris les adventices) contribue à augmenter l'abondance et la diversité mycorhiziennes.
- (35) CI MM CA MV - L'activité microbiologique des sols est fortement favorisée par les CI en général et leurs résidus, au bénéfice de la santé des plantes.
- (36) CI CA - Forte variabilité des effets des CI, selon les espèces et parfois selon leurs variétés ; ex. de Brassicacées efficaces à l'encontre des nématodes : radis fourrager variété oléifère, moutarde brune, moutarde blanche (notamment en interculture avant betterave). Plusieurs espèces de Poacées ont également des propriétés intéressantes, mais là encore, forte variabilité des effets selon les espèces et variétés ; ex : le ray-grass anglais permet de limiter plusieurs espèces de nématodes mais favorise le nématode à kystes du soja au point de rendre

- sensible des variétés de soja normalement résistantes à ce ravageur. De façon générale, les CI d'automne sont plus défavorables aux nématodes du genre *Pratylenchus* que les CI de printemps.
- (37) CI CA - Forte variabilité de réponse selon les espèces mais aussi les races de nématodes (les races d'une même espèce ne réagissent pas de manière identique à une espèce de CI donnée).
- (38) MM - Les résidus riches en sucres solubles et cellulose (ex : ceux de radis fourrager) et ceux riches en hémicellulose et lignine (ex : ceux de seigle et de colza), favorisent les voies de dégradation respectivement bactérienne et fongique, donc favorisent les nématodes bactériovores et prédateurs de protozoaires (car eux-mêmes pour partie prédateurs de bactéries), et les nématodes fongivores.
- (39) MM - La diversification des communautés nématologiques non phytoparasites, suite à la dégradation de matière organique des CI ou de tout apport de matière organique exogène, s'accompagne d'une baisse de l'abondance et de la richesse des espèces de nématodes phytoparasites (par prédation accrue de la part des espèces prédatrices nématophages et par présence accrue de bactéries parasites obligatoires des nématodes phytoparasites).
- (40) CI MM CA MV - Les CI en général et leurs résidus ont des effets très favorables sur les populations de vers de terre (qui améliorent (i) l'incorporation des résidus dans le sol, (ii) celle du C et N organiques dans les agrégats, (iii) la stabilité structurale et (iv) la porosité biologique), et ce d'autant plus qu'un allègement voire un arrêt du travail du sol accompagne cette gestion de l'interculture.
- (41) CI CA - Les CI d'automne-hiver sont globalement plus favorables aux limaces que les CI de printemps-été.
- (42) CI CA - Les CI à base d'espèces cultivées présentent généralement une appétence forte pour la limace grise (notamment colza, tournesol, seigle) ou moyenne (notamment triticale, orge d'hiver, pois fourrager, trèfle incarnat, RGI...). Les espèces à appétence faible sont en général celles plus classiquement utilisées en couvert d'interculture ou en cultures secondaires (notamment féverole d'hiver, avoine diploïde, moutarde blanche, moutarde brune, radis fourrager, vesce commune, phacélie...).
- (43) MM - Les mulchs morts et les résidus de CI favorisent les limaces.
- (44) CI MM CA MV - Les micro-arthropodes (rotifères et tardigrades, parmi les premiers maillons de la chaîne trophique du sol) et les mésoarthropodes (hexapodes primitifs, collemboles, acariens, petits myriapodes) sont davantage favorisés par les CI et leurs résidus dont ils se nourrissent et à occurrence annuelle, que par des apports massifs mais espacés de fumier.
- (45) CI MM CA MV - Les méso-arthropodes (collemboles, acariens, hexapodes primitifs, petits myriapodes, acteurs des chaînes trophiques du sol) sont fortement favorisés par les CI et leurs résidus, notamment quand le mulch est suffisant pour modifier le microclimat à la surface du sol. Les espèces détritivores et fongivores le sont directement (ces dernières par les champignons, eux-mêmes favorisés par les tissus lignifiés en décomposition), et les prédateurs de nématodes le sont par l'augmentation de ces derniers (eux-mêmes étant favorisés par l'augmentation des bactéries dont se nourrissent les protozoaires, proies des nématodes prédateurs, et par l'augmentation des nématodes omnivores). Il est également constaté une diminution des nématodes phytoparasites grâce aux acariens nématophages.
- (46) CI CA - Les scutigérelles sont plus efficacement limitées par diverses espèces de CI, notamment d'avoine, que par le travail du sol.
- (47) CI CA - Plusieurs espèces de CI, notamment des légumineuses mais aussi des graminées, favorisent des ravageurs du sol Coléoptères (hannetons, taupins...) et Diptères (tipules...), mais une implantation différée des CI d'été après la moisson des CI d'hiver, ou le choix de CI défavorables à certains ravageurs, peut permettre de limiter ces problèmes.
- (48) MM - Une importante activité biologique des sols, grâce notamment au mulch des CI, permet de limiter certaines populations de ravageurs du sol Coléoptères grâce notamment à une abondance accrue de champignons entomopathogènes.
- (49) MM - L'enfouissement de matière végétale fraîche favorise la mouche des semis, et au contraire le fait de laisser les résidus en surface la limite.
- (50) CI CA - Les légumineuses sont en moyenne moins favorables aux sauterelles et criquets que les couverts Poacées, et parmi elles, la lentille et le pois le sont moins que la gesse cultivée et le pois de Tanger.
- (51) CA - Des légumineuses installées en couvert associé entre les rangs d'une culture d'été (maïs, soja), peuvent permettre une abondance accrue des prédateurs généralistes Carabidés et Cantharidés, et de ce fait une meilleure régulation des ravageurs au sol (comme les chrysalides de pyrales du maïs, démontré avec de la luzerne et du trèfle du Caucase).
- (52) MM - La présence de mulch à la surface du sol, entre les rangs de la culture qui succède, permet en général aux prédateurs généralistes (araignées, carabes...) d'être toujours abondants (quand ils avaient été attirés par la CI) et efficaces contre des ravageurs de la culture, au point de permettre parfois une moindre infection des céréales d'automne par le virus de la JNO, véhiculé par des pucerons.
- (53) CI CA MV - De nombreuses repousses peuvent héberger temporairement des ravageurs de la culture en question, ce qui reste la plupart du temps sans effet sur la culture lorsqu'elle revient sur la parcelle (grâce à une meilleure régulation biologique puisque les auxiliaires sont eux aussi favorisés, ou grâce à une limitation mécanique en cours ou en fin d'interculture).

- (54) CI CA MV - Les CI en général, en interceptant la lumière, favorisent la présence des invertébrés (essentiellement Carabidés) prédateurs de graines d'adventices, ce qui peut amener à une disparition accrue de ces dernières si elles sont laissées en surface. Certains phytophages d'adventices peuvent aussi parfois être favorisés, agissant alors en synergie avec la concurrence exercée par la CI.
- (55) MM - La présence de mulch, constitué soit de résidus de culture soit de résidus de CI, favorise la présence des invertébrés (essentiellement Carabidés) prédateurs de graines d'adventices, ce qui peut amener à une disparition accrue de ces dernières si elles sont laissées en surface.
- (56) CI MV - Les CI angiospermes entomophiles permettent d'offrir aux pollinisateurs en déclin pollen et nectar dont ils manquent dans les agroécosystèmes intensifs. Selon les espèces installées, certains insectes, aux pièces buccales adaptées, seront favorisés, et les couverts plurispécifiques sont de ce fait préférables pour favoriser une diversité de pollinisateurs.
- (57) MM - Les mulchs de seigle, de vesce ou des deux, peuvent permettre de diminuer l'infestation de cultures légumières (pomme de terre, chou) en divers ravageurs (doryphores, thrips, pucerons) ou de gêner leurs déplacements. Certains ravageurs y sont néanmoins insensibles, voire sont favorisés par ces mulchs, mais des prédateurs polyphages (carabes, araignées...) peuvent être dans le même temps favorisés et parfois limiter les premiers.
- (58) MM - Les prédateurs zoophages généralistes, tels que les araignées, les staphylins ou les carabes, sont presque systématiquement favorisés par la présence de mulch, mais les effets en termes de régulation des ravageurs sont variables.
- (59) MV - Dans la grande majorité des cas, la présence d'un mulch vivant en maraîchage de plein champ favorise les auxiliaires, notamment floricoles, et aboutit à une moindre infestation en ravageurs, parfois suite à l'action des premiers.
- (60) MV - Les quelques cas d'échec (ravageurs et dommages à la culture augmentés du fait du mulch vivant) sont expliqués par l'appartenance à la même famille botanique du mulch vivant et de la culture.
- (61) MV - Dans la grande majorité des cas, la présence d'un mulch vivant en maraîchage de plein champ aboutit à des rendements moindres de la culture du fait de la compétition entre cette dernière et l'espèce de CI faisant le mulch vivant.
- (62) CI CA MV - Les CI légumineuses semblent plus favorables aux micro-mammifères que les CI de Poacées ou de Brassicacées.
- (63) CI CA MV - Toutes les CI assurant une couverture très dense du sol semblent moins favorables (que les cultures d'été par exemple) aux oiseaux de paysages typiquement agricoles qui ont besoin d'un accès facile au sol pour leurs besoins alimentaires ou de reproduction.

## Références bibliographiques citées

- Akemo, M.C., Regnier, E.E., Bennett, M.A., 2000. Weed suppression in spring-sown Rye (*Secale cereale*)-Pea (*Pisum sativum*) cover crop mixes. *Weed Technology* 14, 545-549.
- Al-Rehiayani, S., Hafez, S.L., Thornton, M., Sundararaj, P., 1999. Effects of *Pratylenchus neglectus*, *Bacillus megaterium*, and oil radish or rapeseed green manure on reproductive potential of *Meloidogyne chitwoodi* on potato. *Nematropica* 29, 37-49.
- Albers, P.H., Linder, G., Nichols, J.D., 1990. Effects of tillage practices and carbofuran exposure on small mammals. *Journal of Wildlife Management* 54, 135-142.
- Allsopp, P.G., Fischer, T.W.A., Bade, G.S., Dall, D.J., 2003. Do farming practices influence the incidence of Childers canegrubs, *Antitrogus parvulus* Britton (Coleoptera : Scarabaeidae)? *Australian Journal of Agricultural Research* 54, 259-271.
- Altieri, M.A., Wilson, R.C., Schmidt, L.L., 1985. The effects of living mulches and weed cover on the dynamics of foliage- and soil-arthropod communities in three crop systems. *Crop Protection* 4, 201-213.
- Andow, D.A., Nicholson, A.G., Wien, H.C., Willson, H.R., 1986. Insect populations on cabbage grown with living mulches. *Environmental Entomology* 15, 293-299.
- Ang, B.N., Kok, L.T., Holtzman, G.I., Wolf, D.D., 1995. Canada thistle (*Cirsium arvense* (L.) Scop.) response to density of *Cassida rubiginosa* Muller (Coleoptera: Chrysomelidae) and plant competition. *Biological Control* 5, 31-38.
- Angus, J.F., Gardner, P.A., Kirkegaard, J.A., Desmarchelier, J.M., 1994. Biofumigation - Isothiocyanates released from *Brassica* roots inhibit growth of the take-all fungus. *Plant Soil* 162, 107-112.
- Armstrong, G., McKinlay, R.G., 1997. Vegetation management in organic cabbages and pitfall catches of carabid beetles. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 64, 267-276.
- Axelsen, J.A., Kristensen, K.T., 2000. Collembola and mites in plots fertilised with different types of green manure. *Pedobiologia* 44, 556-566.
- Badejo, M.A., Espindola, J.A.A., Guerra, J.G.M., de Aquino, A.M., Correa, M.E.F., 2002. Soil oribatid mite communities under three species of legumes in an ultisol in Brazil. *Experimental and Applied Acarology* 27, 283-296.
- Baird, R.E., Watson, C.E., Scruggs, M., 2003. Relative longevity of *Macrophomina phaseolina* and associated mycobiota on residual soybean roots in soil. *Plant Disease* 87, 563-566.
- Barnes, J.P., Putnam, A.R., 1983. Rye residues contribute weed suppression in no-tillage cropping systems. *Journal of Chemical Ecology* 9, 1045-1057.
- Batish, D.R., Singh, H.P., Kohli, R.K., Dawra, G.P., 2006. Potential of allelopathy and allelochemicals for weed management. Food Products Press, Binghamton.
- Batish, D.R., Singh, H.P., Kohli, R.K., Shalinder, K., 2001. Crop allelopathy and its role in ecological agriculture. *Journal of Crop Production* 4, 121-161.
- Bautista-Zuniga, F., Delgado-Carranza, C., Estrada-Medina, H., 2008. Effect of legume mulches and cover crops on earthworms and snails. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 8, 45-60.
- Beck, J.B., Toft, S., 2000. Artificial selection for aphid tolerance in the polyphagous predator *Lepthyphantes tenuis*. *Journal of Applied Ecology* 37, 547-556.
- Benvenuti, S., 1995. Soil light penetration and dormancy of Jimsonweed (*Datura stramonium*) seeds. *Weed Science* 43, 389-393.
- Berg, J.v.d., Ebenebe, A.A., 2001. Integrated management of stemborers in Lesotho. *Insect Science and its Application* 21, 389-394.
- Bernard, E.C., Self, L.H., Tyler, D.D., 1997. Fungal parasitism of soybean cyst nematode, *Heterodera glycines* (Nemata: Heteroderidae), in differing cropping-tillage regimes. *Applied Soil Ecology* 5, 57-70.
- Bernard, J.L., Gratadou, P., Pindon, G., Rodriguez, A., Tisseur, M., Decourtye, A., 2006. Set-aside and agri-environmental measures: how to be favourable for pollinators. *Phytoma*, 10-12, 14-16.
- Besnard, A., Duval, R., Hopquin, B., Lieven, J., Morin, P., Sträbler, M., 2011. Un choix d'espèces de plus en plus large. *Cultures intermédiaires : impacts et conduite*. Arvalis - Institut du végétal, Paris, pp. 137-161.
- Bhadauria, T., Ramakrishnan, P.S., Srivastava, K.N., 1997. Population dynamics of earthworms during crop rotation under rainfed Himalayas, India. *Applied Soil Ecology* 6, 205-215.
- Bhowmik, P.C., Inderjit, 2003. Challenges and opportunities in implementing allelopathy for natural weed management. *Crop Protection* 22, 661-671.
- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A.P., Potts, S.G., Kleukers, R., Thomas, C.D., Settele, J., Kunin, W.E., 2006. Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313, 351-354.
- Blackshaw, R.E., Anderson, R.L., Lemerle, D., 2007. Cultural weed management. *Non-chemical weed management: principles, concepts and technology*, Cabi, Wallingford UK.
- Blackshaw, R.E., Moyer, J.R., Doram, R.C., Boswell, A.L., 2001. Yellow sweetclover, green manure, and its residues effectively suppress weeds during fallow. *Weed Science* 49, 406-413.

- Bockus, W.W., Shroyer, J.P., 1998. The impact of reduced tillage on soilborne plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology* 36, 485-500.
- Bonanomi, G., Antignani, V., Pane, C., Scala, E., 2007. Suppression of soilborne fungal diseases with organic amendments. *Journal of Plant Pathology* 89, 311-324.
- Bond, W., Baker, P.J., 1990. Patterns of weed emergence following soil cultivation and its implications for weed control in vegetable crops. In: Unwin, R. (Ed.), *Organic and low input agriculture*. BCPC Mono., pp. 63-68.
- Bonin, L., Vacher, C., Citron, G., Pottier, M., Lieven, J., 2011. Impact des couverts végétaux sur les adventices. *Cultures intermédiaires : impacts et conduite*. Arvalis - Institut du végétal, Paris, pp. 78-84.
- Borges, D.C., Antedomenico, S.R., Santos, V.P., Inomoto, M.M., 2009. Host suitability of *Avena* spp. genotypes to *Meloidogyne incognita* race 4. *Tropical Plant Pathology* 34, 24-28.
- Bottenberg, H., Masiunas, J., Eastman, C., Eastburn, D.M., 1997. The impact of rye cover crops on weeds, insects, and diseases in snap bean cropping systems. *Journal of Sustainable Agriculture* 9, 131-155.
- Boydston, R.A., Al-Khatib, K., 2006. Utilizing Brassica cover crops for weed suppression in annual cropping systems. Food Products Press, Binghamton.
- Boyer, J., Michellon, R., Chabanne, A., Reversat, G., Tibere, R., 1999. Effects of trefoil cover crop and earthworm inoculation on maize crop and soil organisms in Reunion Island. *Biology and Fertility of Soils* 28, 364-370.
- Brandsaeter, L.O., Netland, J., 1999. Winter annual legumes for use as cover crops in row crops in northern regions: I. Field experiments. *Crop Science* 39, 1369-1379.
- Breland, T.A., 1996. Phytotoxic effects of fresh and decomposing cover crop residues. *Norwegian Journal of Agricultural Sciences* 10, 355-362.
- Brennan, E.B., Smith, R.F., 2005. Winter cover crop growth and weed suppression on the Central Coast of California. *Weed Technology* 19, 1017-1024.
- Bressan, M., Roncato, M.-A., Bellvert, F., Comte, G., Haichar, F., Achouak, W., Berge, O., 2009. Exogenous glucosinolate produced by *Arabidopsis thaliana* has an impact on microbes in the rhizosphere and plant roots. *Isme Journal* 3, 1243-1257.
- Broad, S.T., Schellhorn, N.A., Lisson, S.N., Mendham, N.J., 2008. Host location and oviposition of lepidopteran herbivores in diversified broccoli cropping systems. *Agricultural and Forest Entomology* 10, 157-165.
- Brooks, A.S., Wilcox, A., Cook, R.T., Crook, M.J., 2005. A laboratory-based comparison of a molluscicide and an alternative food source (red clover) as means of reducing slug damage to winter wheat. *Pest Management Science* 61, 715-720.
- Buchwaldt, L., Morrall, R.A.A., Chongo, G., Bernier, C.C., 1996. Windborne dispersal of *Colletotrichum truncatum* and survival in infested lentil debris. *Phytopathology* 86, 1193-1198.
- Buntin, G.D., All, J.N., McCracken, D.V., Hargrove, W.L., 1994. Cover crop and nitrogen fertility effects on southern corn-rootworm (Coleoptera, Chrysomelidae) damage in corn. *J. Econ. Entomol.* 87, 1683-1688.
- Buntin, G.D., Cunfer, B.M., Bridges, D.C., 1991. Impact of volunteer wheat on wheat insects in a wheat-soybean double-crop system. *J. Entomol. Sci.* 26, 401-407.
- Burgos, N.R., Talbert, R.E., In Kuk, Y., 2006. Grass-legume mixed cover crops for weed management. Food Products Press, Binghamton.
- Buyer, J.S., Teasdale, J.R., Roberts, D.P., Zasada, I.A., Maul, J.E., 2010. Factors affecting soil microbial community structure in tomato cropping systems. *Soil Biology & Biochemistry* 42, 831-841.
- Caamal-Maldonado, J.A., Jiménez-Osornio, J.J., Torres-Barragán, A., Anaya, A.L., 2001. True use of allelopathic legume cover and mulch species for weed control in cropping systems. *Agronomy Journal* 93, 27-36.
- Campiglia, E., Paolini, R., Colla, G., Mancinelli, R., 2009. The effects of cover cropping on yield and weed control of potato in a transitional system. *Field Crops Research* 112, 16-23.
- Carcamo, H.A., Spence, J.R., 1994. Crop type effects on the activity and distribution of ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Environmental Entomology* 23, 684-692.
- Carmona, D.M., Landis, D.A., 1999. Influence of refuge habitats and cover crops on seasonal activity-density of ground beetles (Coleoptera : Carabidae) in field crops. *Environmental Entomology* 28, 1145-1153.
- Carreck, N.L., Williams, I.H., 2002. Food for insect pollinators on farmland: insect visits to flowers of annual seed mixtures. *Journal of Insect Conservation* 6, 13-23.
- Carvell, C., Meek, W.R., Pywell, R.F., Nowakowski, M., 2004. The response of foraging bumblebees to successional change in newly created arable field margins. *Biological Conservation* 118, 327-339.
- Caswell, E.P., DeFrank, J., Apt, W.J., Tang, C.S., 1991. Influence of nonhost plants on population decline of *Rotylenchulus reniformis*. *Journal of Nematology* 23, 91-98.
- Caubel, G., Chaubet, B., 1985. Hatching and multiplication of *Heterodera schachtii* in the presence of rape or radishes. *Agronomie* 5, 463-466.
- Chandler, M.A., Fritz, V.A., Allmaras, R.R., 2004. Response of *Aphanomyces euteiches* mycelia, zoospore, and oospore to oat extract. *Can. J. Plant Sci.* 84, 687-690.
- Chauhan, B.S., Gill, G.S., Preston, C., 2006. Tillage system effects on weed ecology, herbicide activity and persistence: a review. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 46, 1557-1570.

- Cheema, Z.A., Khaliq, A., Saeed, S., 2004. Weed control in maize (*Zea mays* L.) through sorghum allelopathy. *Journal of Sustainable Agriculture* 23, 73-86.
- Chellemi, D.O., 2006. Effect of urban plant debris and soil management practices on plant parasitic nematodes, *Phytophthora* blight and *Pythium* root rot of bell pepper. *Crop Protection* 25, 1109-1116.
- Chen, J., Abawi, G.S., Zuckerman, B.M., 1999. Suppression of *Meloidogyne hapla* and its damage to lettuce grown in a mineral soil amended with chitin and biocontrol organisms. *Journal of Nematology* 31, 719-725.
- Chen, S., 1970. Influence of factors affecting germination on respiration of *Phacelia tanacetifolia* seeds. *Planta*, pp. 330-335.
- Cheng, X.M., Baumgartner, K., 2006. Effects of mycorrhizal roots and extraradical hyphae on N-15 uptake from vineyard cover crop litter and the soil microbial community. *Soil Biology & Biochemistry* 38, 2665-2675.
- Cline, G.R., Sedlacek, J.D., Hillman, S.L., Parker, S.K., Silvernail, A.F., 2008. Organic management of cucumber beetles in watermelon and muskmelon production. *HortTechnology* 18, 436-444.
- Cohen, M.F., Mazzola, M., 2006. Resident bacteria, nitric oxide emission and particle size modulate the effect of *Brassica napus* seed meal on disease incited by *Rhizoctonia solani* and *Pythium* spp. *Plant Soil* 286, 75-86.
- Cohen, M.F., Yamasaki, H., Mazzola, M., 2005. *Brassica napus* seed meal soil amendment modifies microbial community structure, nitric oxide production and incidence of *Rhizoctonia* root rot. *Soil Biology & Biochemistry* 37, 1215-1227.
- Colbach, N., Dürr, C., 2003. Effects of seed production and storage conditions on blackgrass (*Alopecurus myosuroides* Huds.) germination and shoot elongation. *Weed Science* 51, 708-717.
- Colbach, N., Dürr, C., Gruber, S., Pekrun, C., 2008. Modelling the seed bank evolution and emergence of oilseed rape volunteers for managing co-existence of GM and non-GM varieties. *Eur. J. Agron.* 28, 19-32.
- Colbach, N., Granger, S., Guyot, S.H.M., Mézière, D., 2012a. Changing agricultural practices modifies the species and trait composition of the weed flora. A simulation study using a model of cropping system effects on weed dynamics. 12th Congress of the European Society for Agronomy, Helsinki, Finland.
- Colbach, N., Granger, S., Guyot, S.H.M., Mézière, D., Darmency, H., 2012b. Changing agricultural practices modifies the species and trait composition of the weed flora. A simulation study using a model of cropping system effects on weed dynamics. 6th International Weed Science Congress, Hangzhou, China.
- Colbach, N., Granger, S., Mézière, D., 2012c. Using a sensitivity analysis of a weed dynamics model to develop sustainable cropping systems. II. Long-term effect of past crops and management techniques on weed infestation. *Journal of Agricultural Science* (in press).
- Colbach, N., Granger, S., Munier-Jolain, N.M., 2009. Using weed dynamics models for evaluating and developing integrated cropping systems. XIII<sup>ème</sup> Colloque international sur la biologie des mauvaises herbes, Dijon, France, pp. 195-205.
- Colbach, N., Mézière, D., 2012. Using a sensitivity analysis of a weed dynamics model to develop sustainable cropping systems. I Annual interactions between crop management techniques and biophysical field state variables. *Journal of Agricultural Science* (in press).
- Collins, H.P., Alva, A., Boydston, R.A., Cochran, R.L., Hamm, P.B., McGuire, A., Riga, E., 2006. Soil microbial, fungal, and nematode responses to soil fumigation and cover crops under potato production. *Biology and Fertility of Soils* 42, 247-257.
- Costello, M.J., Altieri, M.A., 1995. Abundance, growth-rate and parasitism of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* (Homoptera, Aphididae) on broccoli grown in living mulches. *Agriculture Ecosystems & Environment* 52, 187-196.
- Cuomo, G.J., Johnson, D.G., Forcella, F., Rudstrom, M.V., Lemme, G.D., Martin, N.P., 1999. Pasture renovation and grazing management impacts on cool-season grass pastures. *Journal of Production Agriculture* 12, 564-569.
- Curto, G., Dallavalle, E., Lazzeri, L., 2005. Life cycle duration of *Meloidogyne incognita* and host status of Brassicaceae and Capparaceae selected for glucosinolate content. *Nematology* 7, 203-212.
- Darmency, H., Arnold, G., Colbach, N., Dessaux, Y., Lecomte, J., Le Corre, V., 2011. Utilisation des VTH et ses effets sur l'agroécosystème. In: Beckert, M., Dessaux, Y., Charlier, C., Darmency, H., Richard, C., Savini, I., Tibi, A. (Eds.), Variétés végétales tolérantes aux herbicides. Effets agronomiques, environnementaux, socio-économiques. Expertise scientifique collective CNRS-INRA.
- Datta, S.C., 2006. Possible use of Amaranth as catch crop for root-knot nematodes intercropped with okra. *Phytomorphology* 56, 113-116.
- Davis, A.S., Liebman, M., 2003. Cropping system effects on giant foxtail (*Setaria faberi*) demography: I. Green manure and tillage timing. *Weed Science* 51, 919-929.
- Davis, H.N., Currie, R.S., French, B.W., Buschman, L.L., 2009. Impact of Land Management Practices on Carabids (Coleoptera: Carabidae) and Other Arthropods on the Western High Plains of North America. *Southwestern Entomologist* 34, 43-59.
- Davis, H.N., Currie, R.S., Klocke, N.L., Buschman, L.L., 2010a. Winter Annual Cover Crop Has Only Minor Effects on Major Corn Arthropod Pests. *J. Econ. Entomol.* 103, 348-355.
- Davis, J.R., Huisman, O.C., Everson, D.O., Nolte, P., Sorensen, L.H., Schneider, A.T., 2010b. Ecological Relationships of *Verticillium* Wilt Suppression of Potato by Green Manures. *American Journal of Potato Research* 87, 315-326.
- Davis, J.R., Huisman, O.C., Everson, D.O., Schneider, A.T., 2001. *Verticillium* wilt of potato: A model of key factors related to disease severity and tuber yield in southeastern Idaho. *American Journal of Potato Research* 78, 291-300.

- Davis, J.R., Huisman, O.C., Westermann, D.T., Hafez, S.L., Everson, D.O., Sorensen, L.H., Schneider, A.T., 1996. Effects of green manures on *Verticillium* wilt of potato. *Phytopathology* 86, 444-453.
- Dawson, L.A., Grayston, S.J., Murray, P.J., Ross, J.M., Reid, E.J., Treonis, A.M., 2004. Impact of *Tipula paludosa* larvae on plant growth and the soil microbial community. *Applied Soil Ecology* 25, 51-61.
- de la Cruz, M.G., Trinidad Santos, A., Garcia Calderon, N.E., Flores Roman, D., 1999. Conservation tillage and fertilization in relation to maize yield and effect on the soil. *Terra* 17, 325-335.
- Decourtye, A., Lecompte, P., Pierre, J., Chauzat, M.-P., Thiébeau, P., 2007. Introduction de jachères florales en zones de grandes cultures : comment mieux concilier agriculture, biodiversité et apiculture ? . *Le Courrier de l'environnement de l'INRA* 54, 33-56.
- Deguchi, S., Shimazaki, Y., Uozumi, S., Tawaraya, K., Kawamoto, H., Tanaka, O., 2007. White clover living mulch increases the yield of silage corn via arbuscular mycorrhizal fungus colonization. *Plant Soil* 291, 291-299.
- Delabays, N., Mermillod, G., 2002. The phenomenon of allelopathy: first field assessments. *Revue Suisse d'Agriculture* 34, 231-237.
- den Hollander, N.G., Bastiaans, L., Kropff, M.J., 2007. Clover as a cover crop for weed suppression in an intercropping design - II. Competitive ability of several clover species. *Eur. J. Agron.* 26, 104-112.
- Dhima, K.V., Vasilakoglou, I.B., Eleftherohorinos, I.G., Lithourgidis, A.S., 2006a. Allelopathic potential of winter cereal cover crop mulches on grass weed suppression and sugarbeet development. *Crop Science* 46, 1682-1691.
- Dhima, K.V., Vasilakoglou, I.B., Eleftherohorinos, I.G., Lithourgidis, A.S., 2006b. Allelopathic potential of winter cereals and their cover crop mulch effect on grass weed suppression and corn development. *Crop Science* 46, 345-352.
- Doré, T., Sène, M., Pellissier, F., Gallet, C., 2004. Approche agronomique de l'allélopathie. *Cahiers Agricultures* 13, 249-256.
- Dregseth, R.J., Boetel, M.A., Schroeder, A.J., Carlson, R.B., Armstrong, J.S., 2003. Oat cover cropping and soil insecticides in an integrated sugarbeet root maggot (Diptera : Otitidae) management program. *J. Econ. Entomol.* 96, 1426-1432.
- Duiker, S.W., Curran, W.S., 2005. Rye cover crop management for corn production in the northern Mid-Atlantic region. *Agronomy Journal* 97, 1413-1418.
- Duke, S.O., 2010. Allelopathy: Current status of research and future of the discipline: A Commentary. *Allelopathy Journal* 25, 17-29.
- Duke, S.O., Rimando, A.M., Baerson, S.R., Scheffler, B.E., Ota, E., Belz, R.G., 2002. Strategies for the use of natural products for weed management. *Journal of Pesticide Science* 27, 298-306.
- Duncan, R.W., Fernando, W.G.D., Rashid, K.Y., 2006. Time and burial depth influencing the viability and bacterial colonization of sclerotia of *Sclerotinia sclerotiorum*. *Soil Biology & Biochemistry* 38, 275-284.
- Dunn, R.A., Mai, W.F., 1973. Reproduction of *Pratylenchus penetrans* in roots of seven cover crop species in greenhouse experiments. *Plant Disease Reporter* 57, 728-730.
- DuPont, S.T., Ferris, H., Van Horn, M., 2009. Effects of cover crop quality and quantity on nematode-based soil food webs and nutrient cycling. *Applied Soil Ecology* 41, 157-167.
- Dyck, E., Liebman, M., 1995. Crop-weed interference as influenced by a leguminous or synthetic fertilizer nitrogen source: II. Rotation experiments with crimson clover, field corn, and lambsquarters. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 56, 109-120.
- Ekeberg, E., Riley, H.C.F., 1997. Tillage intensity effects on soil properties and crop yields in a long-term trial on morainic loam soil in southeast Norway. *Soil & Tillage Research* 42, 277-293.
- Elfstrand, S., Bath, B., Martensson, A., 2007a. Influence of various forms of green manure amendment on soil microbial community composition, enzyme activity and nutrient levels in leek. *Applied Soil Ecology* 36, 70-82.
- Elfstrand, S., Hedlund, K., Martensson, A., 2007b. Soil enzyme activities, microbial community composition and function after 47 years of continuous green manuring. *Applied Soil Ecology* 35, 610-621.
- Ennaifar, S., Lucas, P., Meynard, J.M., Makowski, D., 2005. Effects of summer fallow management on take-all of winter wheat caused by *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*. *Eur. J. Plant Pathol.* 112, 167-181.
- Ercoli, L., Masoni, A., Pampana, S., 2005. Weed suppression by winter cover crops. *Allelopathy Journal* 16, 273-278.
- Evans-Ogden, L.J., Bittman, S., Lank, D.B., 2008. A review of agricultural land use by shorebirds with special reference to habitat conservation in the Fraser River Delta, British Columbia. *Can. J. Plant Sci.* 88, 71-83.
- Evenhuis, A., Korthals, G.W., Molendijk, L.P.G., 2004. *Tagetes patula* as an effective catch crop for long-term control of *Pratylenchus penetrans*. *Nematology* 6, 877-881.
- Ferris, H., Venette, R.C., Scow, K.M., 2004. Soil management to enhance bacterivore and fungivore nematode populations and their nitrogen mineralisation function. *Applied Soil Ecology* 25, 19-35.
- Fomsgaard, I.S., 2006. Chemical ecology in wheat plant-pest interactions. How the use of modern techniques and a multidisciplinary approach can throw new light on a well-known phenomenon: allelopathy. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 54, 987-990.
- Fonte, S.J., Kong, A.Y.Y., van Kessel, C., Hendrix, P.F., Six, J., 2007. Influence of earthworm activity on aggregate-associated carbon and nitrogen dynamics differs with agroecosystem management. *Soil Biology & Biochemistry* 39, 1014-1022.

- Fonte, S.J., Winsome, T., Six, J., 2009. Earthworm populations in relation to soil organic matter dynamics and management in California tomato cropping systems. *Applied Soil Ecology* 41, 206-214.
- Forge, T.A., Ingham, R.E., Kaufman, D., Pinkerton, J.N., 2000. Population growth of *Pratylenchus penetrans* on winter cover crops grown in the Pacific Northwest. *Journal of Nematology* 32, 42-51.
- Forup, M.L., Memmott, J., 2005. The relationship between the abundances of bumblebees and honeybees in a native habitat. *Ecological Entomology* 30, 47-57.
- Franke-Snyder, M., Douds, D.D., Galvez, L., Phillips, J.G., Wagoner, P., Drinkwater, L., Morton, J.B., 2001. Diversity of communities of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi present in conventional versus low-input agricultural sites in eastern Pennsylvania, USA. *Applied Soil Ecology* 16, 35-48.
- Friberg, H., Edel-Hermann, V., Faivre, C., Gautheron, N., Fayolle, L., Faloya, V., Montfort, F., Steinberg, C., 2009. Cause and duration of mustard incorporation effects on soil-borne plant pathogenic fungi. *Soil Biology & Biochemistry* 41, 2075-2084.
- 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.
- Fujii, Y., 2001. Screening and future exploitation of allelopathic plants as alternative herbicides with special reference to hairy vetch. *Journal of Crop Production* 4, 257-275.
- Gadoum, S., Terzo, M., Rasmont, P., 2007. Jachères apicoles et jachères fleuries : la biodiversité au menu de quelles abeilles ? *Le Courrier de l'environnement de l'INRA* 54, 57-63.
- Gallager, R.S., Cardina, J., 1997. Soil water thresholds for photoinduction of redroot pigweed germination. *Weed Science* 45, 414-418.
- Gallagher, R.S., Cardina, J., Loux, M., 2003. Integration of cover crops with postemergence herbicides in no-till corn and soybean. *Weed Science* 51, 995-1001.
- Gallandt, E.R., Liebman, M., Huggins, D.R., 1999. Improving soil quality: implications for weed management. *Journal of Crop Production* 2, 95-121.
- Gallandt, E.R., Molloy, T., Lynch, R.P., Drummond, F.A., 2005. Effect of cover-cropping systems on invertebrate seed predation. *Weed Science* 53, 69-76.
- Galletti, S., Sala, E., Leoni, O., Burzi, P.L., Cerato, C., 2008. *Trichoderma* spp. tolerance to *Brassica carinata* seed meal for a combined use in biofumigation. *Biological Control* 45, 319-327.
- Galvez, L., Douds, D.D., Jr., Wagoner, P., Longnecker, L.R., Drinkwater, L.E., Janke, R.R., 1995. An overwintering cover crop increases inoculum of VAM fungi in agricultural soil. *American Journal of Alternative Agriculture* 10, 152-156.
- Gardarin, A., Dürr, C., Colbach, N., 2010. Effects of seed depth and soil structure on the emergence of weeds with contrasted seed traits. *Weed Res.* 50, 91-101.
- Gardarin, A., Dürr, C., Colbach, N., 2012. Modeling the dynamics and emergence of a multispecies weed seed bank with species traits. *Ecological Modelling* (in press).
- Geiger, F., de Snoo, G.R., Berendse, F., Guerrero, I., Morales, M.B., Onate, J.J., Eggers, S., Part, T., Bommarco, R., Bengtsson, J., Clement, L.W., Weisser, W.W., Olszewski, A., Ceryngier, P., Hawro, V., Inchausti, P., Fischer, C., Flohre, A., Thies, C., Tschamtker, T., 2010. Landscape composition influences farm management effects on farmland birds in winter: A pan-European approach. *Agriculture Ecosystems & Environment* 139, 571-577.
- Georgieva, S., Christensen, S., Petersen, H., Gjelstrup, P., Thorup-Kristensen, K., 2005. Early decomposer assemblages of soil organisms in litterbags with vetch and rye roots. *Soil Biology & Biochemistry* 37, 1145-1155.
- Germani, G., Plenchette, C., 2004. Potential of *Crotalaria* species as green manure crops for the management of pathogenic nematodes and beneficial mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 266, 333-342.
- Goosey, H.B., Hatfield, P.G., Lenssen, A.W., Blodgett, S.L., Kott, R.W., 2005. The potential role of sheep in dryland grain production systems. *Agriculture Ecosystems & Environment* 111, 349-353.
- Griffin, T.S., Larkin, R.P., Honeycutt, C.W., 2009. Delayed Tillage and Cover Crop Effects in Potato Systems. *American Journal of Potato Research* 86, 79-87.
- Grimmer, O.P., Masiunas, J.B., 2004. Evaluation of winter-killed cover crops preceding snap pea. *HortTechnology* 14, 349-355.
- Gruver, L.S., Weil, R.R., Zasada, I.A., Sardanelli, S., Momen, B., 2010. Brassicaceous and rye cover crops altered free-living soil nematode community composition. *Applied Soil Ecology* 45, 1-12.
- Gunapala, N., Venette, R.C., Ferris, H., Scow, K.M., 1998. Effects of soil management history on the rate of organic matter decomposition. *Soil Biology & Biochemistry* 30, 1917-1927.
- Halbrendt, J.M., 1996. Allelopathy in the management of plant-parasitic nematodes. *Journal of Nematology* 28, 8-14.
- Hamido, S.A., Kpombekou, A.K., 2009. Cover crop and tillage effects on soil enzyme activities following tomato. *Soil & Tillage Research* 105, 269-274.
- Hammond, R.B., 1984. Effects of rye cover crop management of seedcorn maggot (Diptera: Anthomyiidae) populations in soybeans. *Environmental Entomology* 13, 1302-1305.
- Hammond, R.B., 1990. Influence of cover crops and tillage on seedcorn maggot (Diptera: Anthomyiidae) populations in soybeans. *Environmental Entomology* 19, 510-514.

- Handiseni, M., Brown, J., Zemetra, R., Mazzola, M., 2011. Herbicidal Activity of Brassicaceae Seed Meal on Wild Oat (*Avena fatua*), Italian Ryegrass (*Lolium multiflorum*), Redroot Pigweed (*Amaranthus retroflexus*), and Prickly Lettuce (*Lactuca serriola*). *Weed Technology* 25, 127-134.
- Haramoto, E.R., Gallandt, E.R., 2005a. *Brassica* cover cropping: I. Effects on weed and crop establishment. *Weed Science* 53, 695-701.
- Haramoto, E.R., Gallandt, E.R., 2005b. *Brassica* cover cropping: II. Effects on growth and interference of green bean (*Phaseolus vulgaris*) and redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*). *Weed Science* 53, 702-708.
- Harrison, S.K., Regnier, E.E., Schmoll, J.T., 2003. Postdispersal predation of giant ragweed (*Ambrosia trifida*) seed in no-tillage corn. *Weed Science* 51, 955-964.
- Hartwig, N.L., Ammon, H.U., 2002. Cover crops and living mulches. *Weed Science* 50, 688-699.
- Heggenstaller, A.H., Menalled, F.D., Liebman, M., Westerman, P.R., 2006. Seasonal patterns in post-dispersal seed predation of *Abutilon theophrasti* and *Setaria faberi* in three cropping systems. *Journal of Applied Ecology* 43, 999-1010.
- Heisler, C., Brunotte, J., 1998. Assessment of tillage with plough and conservation tillage with regard to the biological activity by means of the bait-lamina-test after von Torne as well as the population density of springtails and predatory mites. *Landbauforschung Volkenrode* 48, 78-85.
- Heisler, C., Rogasik, H., Brunotte, J., Joschko, M., 1998. Conservation tillage and biological activity. *Landbauforschung Volkenrode* 48, 199-212.
- Hilje, L., Stansly, P.A., 2008. Living ground covers for management of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Homoptera: Aleyrodidae) and tomato yellow mottle virus (ToYMoV) in Costa Rica. *Crop Protection* 27, 10-16.
- Hoagland, L., Carpenter-Boggs, L., Granatstein, D., Mazzola, M., Smith, J., Peryea, F., Reganold, J.P., 2008a. Orchard floor management effects on nitrogen fertility and soil biological activity in a newly established organic apple orchard. *Biology and Fertility of Soils* 45, 11-18.
- Hoagland, L., Carpenter-Boggs, L., Reganold, J.P., Mazzola, M., 2008b. Role of native soil biology in Brassicaceous seed meal-induced weed suppression. *Soil Biology & Biochemistry* 40, 1689-1697.
- Hoffman, M.L., Regnier, E.E., 2006. Contributions to weed suppression from cover crops. Food Products Press, Binghamton.
- Hoffmannhergarten, S., Sikora, R.A., 1993. Enhancing the biological-control efficacy of nematod-trapping fungi towards *Heterodera schachtii* with green manure. *Zeitschrift Fur Pflanzenkrankheiten Und Pflanzenschutz-Journal of Plant Diseases and Protection* 100, 170-175.
- Hoitink, H.A.J., Boehm, M.J., 1999. Biocontrol within the context of soil microbial communities: A substrate-dependent phenomenon. *Annual Review of Phytopathology* 37, 427-446.
- House, G.J., Del Rosario Alugaray, M., 1989. Influence of cover cropping no-tillage practices on community composition of soil arthropods in a North Carolina agroecosystem. *Environmental Entomology* 18, 302-307.
- Hozayn, M., El-Lateef, E.M.A., Sharar, F.M., El-Monem, A.A.A., 2011. Potential uses of sorghum and sunflower residues for weed control and to improve lentil yields. *Allelopathy Journal* 27, 15-22.
- Huang, H.C., Erickson, R.S., Moyer, J.R., 2007. Effect of crop extracts on carpogenic germination of sclerotia, germination of ascospores and lesion development of *Sclerotinia sclerotiorum*. *Allelopathy Journal* 20, 269-277.
- Hummel, J.D., Dossdall, L.M., Clayton, G.W., Harker, K.N., O'Donovan, J.T., 2010. Responses of the parasitoids of *Delia radicum* (Diptera: Anthomyiidae) to the vegetational diversity of intercrops. *Biological Control* 55, 151-158.
- Hummel, R.L., Walgenbach, J.F., Hoyt, G.D., Kennedy, G.G., 2002. Effects of vegetable production system on epigeal arthropod populations. *Agriculture Ecosystems & Environment* 93, 177-188.
- Ingels, C.A., Scow, K.M., Whisson, D.A., Drenovsky, R.E., 2005. Effects of cover crops on grapevines, yield, juice composition, soil microbial ecology, and gopher activity. *American Journal of Enology and Viticulture* 56, 19-29.
- Inomoto, M.M., Asmus, G.L., 2010. Host status of graminaceous cover crops for *Pratylenchus brachyurus*. *Plant Disease* 94, 1022-1025.
- Inomoto, M.M., Motta, L.C.C., Machado, A.C.Z., Sazaki, C.S.S., 2006. Host status of ten cover crops for *Pratylenchus brachyurus*. *Nematologia Brasileira* 30, 151-157.
- Jackson, D.M., Harrison, H.F., 2008. Effects of a Killed-Cover Crop Mulching System on Sweetpotato Production, Soil Pests, and Insect Predators in South Carolina. *J. Econ. Entomol.* 101, 1871-1880.
- Jansson, R.K., Lecrone, S.H., 1991. Effects of summer cover crop management on wireworm (Coleoptera, Elateridae) abundance and damage to potato. *J. Econ. Entomol.* 84, 581-586.
- Johnson, A.W., Burton, G.W., 1973. Comparison of millet and sorghum-sudangrass hybrids grown in untreated soil and soil treated with two nematicides. *Journal of Nematology* 5, 54-59.
- Kaakeh, W., Dutcher, J.D., 1993. Rates of increase and probing behavior of *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae) on preferred and nonpreferred host cover crops. *Environmental Entomology* 22, 1016-1021.
- Kalinova, J., Vrchotova, N., Triska, J., 2007. Exudation of allelopathic substances in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 55, 6453-6459.

- Karimpourfard, H., Jahadakbar, M.R., Damadzadeh, M., Ahmadi, A., 2006. Integrated application of resistant catch crops and rotation with non-host plants in infected fields to *Heterodera schachtii* on quantity and quality of sugar beet in Semirom-Esfahan. *Journal of Sugar Beet* 22, Pe59-Pe73, en55.
- Karungi, J., Agamire, P., Kovach, J., Kyamanywa, S., 2010. Cover cropping and novel pesticide usage in the management of pests of hot pepper (*Capsicum chinense*). *International Journal of Tropical Insect Science* 30, 84-92.
- Kautz, T., Lopez-Fando, C., Ellmer, F., 2006. Abundance and biodiversity of soil microarthropods as influenced by different types of organic manure in a long-term field experiment in Central Spain. *Applied Soil Ecology* 33, 278-285.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W., Waser, N.M., 1998. Endangered mutualisms: The Conservation of Plant-Pollinator Interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29, 83-112.
- Kendall, D.A., Chinn, N.E., Smith, B.D., Tidboald, C., Winstone, L., Western, N.M., 1991. Effects of straw disposal and tillage on spread of barley yellow dwarf virus in winter barley. *Annals of Applied Biology* 119, 359-364.
- Khanh, T.D., Chung, I.M., Tawata, S., Xuan, T.D., 2007. Allelopathy for weed management in sustainable agriculture. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources* 2, 17 pp.
- Khanh, T.D., Chung, M.I., Xuan, T.D., Tawata, S., 2005. The exploitation of crop allelopathy in sustainable agricultural production. *Journal of Agronomy and Crop Science* 191, 172-184.
- Khanh, T.D., Hong, N.H., Nhan, D.Q., Kim, S.L., Chung, I.M., Xuan, T.D., 2006. Herbicidal activity of *Stylosanthes guianensis* and its phytotoxic components. *Journal of Agronomy and Crop Science* 192, 427-433.
- Kimpinski, J., Arsenault, W.J., Gallant, C.E., Sanderson, J.B., 2000. The effect of marigolds (*Tagetes* spp.) and other cover crops on *Pratylenchus penetrans* and on following potato crops. *Journal of Nematology* 32, 531-536.
- Kinderiene, I., 2006. The effect of conservation farming on the abundance of earthworms on eroded soils. *Zemdirbyste, Mokslo Darbai* 93, 96-105.
- Kirkegaard, J.A., 2009. Biofumigation for plant disease control - from the fundamentals to the farming system. In: Walters (Ed.), *Disease Control in Crops: Biological and Environmentally Friendly Approaches*. D. Wiley-Blackwell, Oxford, pp. 172-195.
- Kirkegaard, J.A., Matthiessen, J., 2004. Developing and refining the biofumigation concept. *Agroindustria* 3, 233-239.
- Kirkegaard, J.A., Sarwar, M., 1998. Biofumigation potential of brassicas - I. Variation in glucosinolate profiles of diverse field-grown brassicas. *Plant Soil* 201, 71-89.
- Kirkegaard, J.A., Simpfendorfer, S., Holland, J., Bambach, R., Moore, K.J., Rebetzke, G.J., 2004. Effect of previous crops on crown rot and yield of durum and bread wheat in northern NSW. *Australian Journal of Agricultural Research* 55, 321-334.
- Knuth, P., El-Titi, A., 1997. Impacts of integrated farming on the plant parasitic nematode - *Pratylenchus* spp.: long term results of the Lautenbach project. *Gesunde Pflanzen* 49, 260-266.
- Koger, C.H., Reddy, K.N., Shaw, D.R., 2002. Effect of rye cover crop residue and herbicides on weed control in narrow and wide row soybean planting systems. *Weed Biol. Manag.* 2, 216-224.
- Kohli, R.K., Batish, D.R., Singh, H.P., 2006. *Weed and their management: rationale and approaches*. Food Products Press, Binghamton.
- Korthals, G.W., Nijboer, H., Molendijk, L.P.G., 2000. *Meloidogyne chitwoodi*: host plant suitability of field crops and cover crops. *PAV-Bulletin Akkerbouw*, 1-3.
- Kotlinski, S., 2007. Influence of selected cover crops on number of *Brevicoryne brassicae* L. on cabbage. *Progress in Plant Protection* 47, 162-166.
- Kotlinski, S., 2008. The influence of cover crops mulch on cabbage root fly (*Delia radicum* Bche.) attack on cabbage. *Progress in Plant Protection* 48, 352-356.
- Krespi, L., Dedryver, C.A., Creach, V., Rabasse, J.M., LeRalec, A., Nenon, J.P., 1997. Variability in the development of cereal aphid parasitoids and hyperparasitoids in oceanic regions as a response to climate and abundance of hosts. *Environmental Entomology* 26, 545-551.
- Kruidhof, H.M., Bastiaans, L., Kropff, M.J., 2008. Ecological weed management by cover cropping: effects on weed growth in autumn and weed establishment in spring. *Weed Res.* 48, 492-502.
- Kruidhof, H.M., Bastiaans, L., Kropff, M.J., 2009. Cover crop residue management for optimizing weed control. *Plant Soil* 318, 169-184.
- Kruidhof, H.M., Gallandt, E.R., Haramoto, E.R., Bastiaans, L., 2011. Selective weed suppression by cover crop residues: effects of seed mass and timing of species' sensitivity. *Weed Res.* 51, 177-186.
- Kumar, V., Brainard, D.C., Bellinder, R.R., 2008. Suppression of Powell amaranth (*Amaranthus powellii*), shepherd's-purse (*Capsella bursa-pastoris*), and corn chamomile (*Anthemis arvensis*) by buckwheat residues: role of nitrogen and fungal pathogens. *Weed Science* 56, 271-280.
- Kumar, V., Brainard, D.C., Bellinder, R.R., 2009. Effects of Spring-sown Cover Crops on Establishment and Growth of Hairy Galinsoga (*Galinsoga ciliata*) and Four Vegetable Crops. *Hortscience* 44, 730-736.
- Kurt, S., Gunes, U., Soylu, E.M., 2011. In vitro and in vivo antifungal activity of synthetic pure isothiocyanates against *Sclerotinia sclerotiorum*. *Pest Management Science* 67, 869-875.
- Labrada, R., 2006. *Weed management: a basic component of modern crop production*. Food Products Press, Binghamton.

- Labreuche, J., Brun, D., 2011. La destruction du couvert, une opération d'importance. Cultures intermédiaires : impacts et conduite. Arvalis - Institut du végétal, Paris, pp. 175-189.
- Lagerlöf, J., Stark, J., Svensson, B., 1992. Margins of agricultural fields as habitats for pollinating insects. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 40, 117-124.
- Lankau, R.A., Wheeler, E., Bennett, A.E., Strauss, S.Y., 2011. Plant-soil feedbacks contribute to an intransitive competitive network that promotes both genetic and species diversity. *Journal of Ecology* 99, 176-185.
- Larkin, R.P., Griffin, T.S., Honeycutt, C.W., 2010. Rotation and Cover Crop Effects on Soilborne Potato Diseases, Tuber Yield, and Soil Microbial Communities. *Plant Disease* 94, 1491-1502.
- Larkin, R.P., Honeycutt, C.W., Griffin, T.S., Olanya, O.M., Halloran, J.M., He, Z.Q., 2011. Effects of Different Potato Cropping System Approaches and Water Management on Soilborne Diseases and Soil Microbial Communities. *Phytopathology* 101, 58-67.
- Laub, C.A., Luna, J.M., 1992. Winter cover crop suppression practices and natural enemies of arniworm (Lepidoptera, Noctuidae) in no-till corn. *Environmental Entomology* 21, 41-49.
- Lawley, Y.E., Weil, R.R., Teasdale, J.R., 2011. Forage Radish Cover Crop Suppresses Winter Annual Weeds in Fall and Before Corn Planting. *Agronomy Journal* 103, 137-144.
- Lehman, M.E., Blum, U., 1997. Cover crop debris effects on weed emergence as modified by environmental factors. *Allelopathy Journal* 4, 69-88.
- Lethmayer, C., Nentwig, W., Frank, T., 1997. Effects of weed strips on the occurrence of noxious coleopteran species (Nitidulidae, Chrysomelidae, Curculionidae). *Zeitschrift Fur Pflanzenkrankheiten Und Pflanzenschutz-Journal of Plant Diseases and Protection* 104, 75-92.
- Liebanas, G., Castillo, P., 2004. Host suitability of some crucifers for root-knot nematodes in southern Spain. *Nematology* 6, 125-128.
- Liebman, M., Davis, A.S., 2000. Integration of soil, crop and weed management in low-external-input farming systems. *Weed Research (Oxford)* 40, 27-47.
- Locke, M.A., Bryson, C.T., 1997. Herbicide-soil interactions in reduced tillage and plant residue management systems. *Weed Science* 45, 307-320.
- Locke, M.A., Zablotowicz, R.M., Weaver, M.A., 2006. Herbicide fate under conservation tillage, cover crop, and edge-of-field management practices. Food Products Press, Binghamton.
- Lu, P., Gilardi, G., Gullino, M.L., Garibaldi, A., 2010. Biofumigation with *Brassica* plants and its effect on the inoculum potential of *Fusarium* yellows of *Brassica* crops. *Eur. J. Plant Pathol.* 126, 387-402.
- Lu, Y.C., Watkins, K.B., Teasdale, J.R., Abdul-Baki, A.A., 2000. Cover crops in sustainable food production. *Food Reviews International* 16, 121-157.
- Lucas, P., Samignuet, A., Collet, J.M., Lucas, M., 1989. Soil receptivity to take-all (*Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*) - Effect of different cultural practices. *Soil Biology & Biochemistry* 21, 1073-1078.
- Lundgren, J.G., Fergen, J.K., 2010. The Effects of a Winter Cover Crop on *Diabrotica virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae) Populations and Beneficial Arthropod Communities in No-Till Maize. *Environmental Entomology* 39, 1816-1828.
- Lupwayi, N.Z., Rice, W.A., Clayton, G.W., 1998. Soil microbial diversity and community structure under wheat as influenced by tillage and crop rotation. *Soil Biology & Biochemistry* 30, 1733-1741.
- Machado, A.C.Z., Motta, L.C.C., de Siqueira, K.M.S., Ferraz, L.C.C.B., Inomoto, M.M., 2007. Host status of green manures for two isolates of *Pratylenchus brachyurus* in Brazil. *Nematology* 9, 799-805.
- Mackay, A.D., Kladvko, E.J., 1985. Earthworms and rate of breakdown of soybean and maize residues in soil. *Soil Biology & Biochemistry* 17, 851-857.
- Malik, M.S., Riley, M.B., Norsworthy, J.K., Bridges, W., 2010. Glucosinolate Profile Variation of Growth Stages of Wild Radish (*Raphanus raphanistrum*). *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 58, 3309-3315.
- Mangan, F., Degregorio, R., Schonbeck, M., Herbert, S., Guillard, K., Hazzard, R., Sideman, E., Litchfield, G., 1995. Cover cropping systems for brassicas in the Northeastern United-States. 2. Weed, insect and slug incidence. *Journal of Sustainable Agriculture* 5, 15-36.
- Manici, L.M., Caputo, F., Babini, V., 2004. Effect of green manure of *Pythium* spp. population and microbial communities in intensive cropping systems. *Plant Soil* 263, 133-142.
- Manrique, V., Montemayor, C.O., Cave, R.D., Skvarch, E.A., Smith, B.W., 2010. Effect of straw mulch on populations of *Microtecha ochroloma* (Coleoptera: Chrysomelidae) and ground predators in turnrip *Brassica rapa* in Florida. *Florida Entomologist* 93, 407-411.
- Marks, C.F., Townshend, J.L., 1973. Multiplication of the root lesion nematode *Pratylenchus penetrans* under orchard cover crops. *Can. J. Plant Sci.* 53, 187-188.
- Martelli, R., Baraldi, G., Caprara, C., 2004. Soluzioni integrate per il controllo fisico-meccanico delle infestanti del mais biologico. In: Atti (Ed.), Giornate Fitopatologiche 2004, Montesilvano (Pescara), pp. 291-298.
- Masiunas, J., 2006. Rye as a weed management tool in vegetable cropping systems. Food Products Press, Binghamton.
- Matthiessen, J.N., Kirkegaard, J.A., 2006. Biofumigation and enhanced biodegradation: Opportunity and challenge in soilborne pest and disease management. *Critical Reviews in Plant Sciences* 25, 235-265.

- Mattner, S.W., Porter, I.J., Gounder, R.K., Shanks, A.L., Wren, D.J., Allen, D., 2008. Factors that impact on the ability of biofumigants to suppress fungal pathogens and weeds of strawberry. *Crop Protection* 27, 1165-1173.
- Mazzola, M., Brown, J., Izzo, A.D., Cohen, M.F., 2007. Mechanism of action and efficacy of seed meal-induced pathogen suppression differ in a Brassicaceae species and time-dependent manner. *Phytopathology* 97, 454-460.
- Mazzola, M., Granatstein, D.M., Elfving, D.C., Mullinix, K., 2001. Suppression of specific apple root pathogens by *Brassica napus* seed meal amendment regardless of glucosinolate content. *Phytopathology* 91, 673-679.
- McBride, R.G., Mikkelsen, R.L., Barker, K.R., 2000. The role of low molecular weight organic acids from decomposing rye in inhibiting root-knot nematode populations in soil. *Applied Soil Ecology* 15, 243-251.
- McCully, M.E., Miller, C., Sprague, S.J., Huang, C.X., Kirkegaard, J.A., 2008. Distribution of glucosinolates and sulphur-rich cells in roots of field-grown canola (*Brassica napus*). *New Phytologist* 180, 193-205.
- McSorley, R., 1999. Host suitability of potential cover crops for root-knot nematodes. *Journal of Nematology* 31, 619-623.
- McSorley, R., Parrado, J.L., 1983. Influence of summer management strategies on nematode populations in a subtropical agroecosystem. *Nematologica* 13, 1-8.
- McSorley, R., Seal, D.R., Klassen, W., Wang, K.H., Hooks, C.R.R., 2009. Non-target effects of sunn hemp and marigold cover crops on the soil invertebrate community. *Nematologica* 39, 235-245.
- Meagher, R.L., Nagoshi, R.N., Stuhl, C., Mitchell, E.R., 2004. Larval development of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) on different cover crop plants. *Florida Entomologist* 87, 454-460.
- Medvecky, B.A., Ketterings, Q.M., Nelson, E.B., 2007. Relationships among soilborne bean seedling diseases, *Lablab purpureus* L. and maize stover residue management, bean insect pests, and soil characteristics in Trans Nzoia district, Kenya. *Applied Soil Ecology* 35, 107-119.
- Mele, P.M., Carter, M.R., 1999. Impact of crop management factors in conservation tillage farming on earthworm density, age structure and species abundance in south-eastern Australia. *Soil & Tillage Research* 50, 1-10.
- Mendes, I.C., Bandick, A.K., Dick, R.P., Bottomley, P.J., 1999. Microbial biomass and activities in soil aggregates affected by winter cover crops. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 63, 873-881.
- Menendez, A.B., Scervino, J.M., Godeas, A.M., 2001. Arbuscular mycorrhizal populations associated with natural and cultivated vegetation on a site of Buenos Aires province, Argentina. *Biology and Fertility of Soils* 33, 373-381.
- Merwin, I.A., Ray, J.A., Curtis, P.D., 1999. Orchard groundcover management systems affect meadow vole populations and damage to apple trees. *Hortscience* 34, 271-274.
- Meyer, S.L.F., Rice, C.P., Zasada, I.A., 2009. DIBOA: Fate in soil and effects on root-knot nematode egg numbers. *Soil Biology & Biochemistry* 41, 1555-1560.
- Milbrath, L.R., Weiss, M.J., Anderson, P.L., Dipirro, M., 1998. Suitability of legume cover crops for grasshopper (Orthoptera: Acrididae) development and reproduction. *J. Econ. Entomol.* 91, 1186-1195.
- Mock, V.A., Creech, J.E., Davis, V.M., Johnson, W.G., 2009. Plant Growth and Soybean Cyst Nematode Response to Purple Deadnettle (*Lamium purpureum*), Annual Ryegrass, and Soybean Combinations. *Weed Science* 57, 489-493.
- Mohler, C.L., Teasdale, J.R., 1993. Response of weed emergence to rate of *Vicia villosa* Roth and *Secale cereale* L residue. *Weed Res.* 33, 487-499.
- Molisch, H., 1937. Der Einfluss einer Pflanze auf die andere - Allelopathie.
- Montemurro, P., 2000. Weed management in industrial tomatoes. La gestione del diserbo nel pomodoro da industria. *Informatore Agrario* 56, 93-96.
- Montfort, F., Poggi, S., Morlière, S., Collin, F., Lemarchand, E., Bailey, D.J., in press. Opportunities to reduce *Rhizoctonia solani* expression on carrots by biofumigation with Indian mustard. 28th International Horticultural Congress, Lisbon, 22-27 août 2010.
- Moonen, A.C., Barberi, P., 2004. Size and composition of the weed seedbank after 7 years of different cover-crop-maize management systems. *Weed Res.* 44, 163-177.
- Motisi, N., Doré, T., Lucas, P., Montfort, F., 2010. Dealing with the variability in biofumigation efficacy through an epidemiological framework. *Soil Biology & Biochemistry* 42, 2044-2057.
- Motisi, N., Montfort, F., Doré, T., Romillac, N., Lucas, P., 2009a. Duration of control of two soilborne pathogens following incorporation of above- and below-ground residues of *Brassica juncea* into soil. *Plant Pathol.* 58, 470-478.
- Motisi, N., Montfort, F., Faloya, V., Lucas, P., Doré, T., 2009b. Growing *Brassica juncea* as a cover crop, then incorporating its residues provide complementary control of *Rhizoctonia* root rot of sugar beet. *Field Crops Research* 113, 238-245.
- Nakamoto, T., Tsukamoto, M., 2006. Abundance and activity of soil organisms in fields of maize grown with a white clover living mulch. *Agriculture Ecosystems & Environment* 115, 34-42.
- Neumann, H., Loges, R., Taube, F., 2009. Increase of area under silage maize as a result of the "biogas-boom" - a risk for farmland birds? *Berichte Über Landwirtschaft* 87, 65-86.
- Njoroge, S.M.C., Riley, M.B., Keinath, A.P., 2008. Effect of incorporation of *Brassica* spp. residues on population densities of soilborne microorganisms and on damping-off and *Fusarium* wilt of watermelon. *Plant Disease* 92, 287-294.
- Ntahimpera, N., Ellis, M.A., Wilson, L.L., Madden, L.V., 1998. Effects of a cover crop on splash dispersal of *Colletotrichum acutatum* conidia. *Phytopathology* 88, 536-543.
- Nyoike, T.W., Liburd, O.E., 2010. Effect of living (buckwheat) and UV reflective mulches with and without imidacloprid on whiteflies, aphids and marketable yields of zucchini squash. *International Journal of Pest Management* 56, 31-39.

- O'Neal, M.E., Zontek, E.L., Szendrei, Z., Landis, D.A., Isaacs, R., 2005. Ground predator abundance affects prey removal in highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum*) fields and can be altered by aisle ground covers. *Biocontrol* 50, 205-222.
- Ohno, T., Doolan, K., Zibilske, L.M., Liebman, M., Gallandt, E.R., Berube, C., 2000. Phytotoxic Effects of red clover amended soils on wild mustard seedling growth. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 78, 187-192.
- Olfert, O., Hinks, C.F., Biederbeck, V.O., Slinkard, A.E., Weiss, R.M., 1995. Annual legume green manures and their acceptability to grasshoppers (Orthoptera, Acrididae). *Crop Protection* 14, 349-353.
- Omirou, M., Rousidou, C., Bekris, F., Papadopoulou, K.K., Menkissoglou-Spiroudi, U., Ehaliotis, C., Karpouzas, D.G., 2011. The Impact of Biofumigation and Chemical Fumigation Methods on the Structure and Function of the Soil Microbial Community. *Microbial Ecology* 61, 201-213.
- Ortiz-Ceballos, A.I., Fragoso, C., 2004. Earthworm populations under tropical maize cultivation: the effect of mulching with velvetbean. *Biology and Fertility of Soils* 39, 438-445.
- Ortiz-Ceballos, A.I., Fragoso, C., Brown, G.G., 2007. Synergistic effect of a tropical earthworm *Balanteodrilus pearsei* and velvetbean *Mucuna pruriens* var. *utilis* on maize growth and crop production. *Applied Soil Ecology* 35, 356-362.
- Ortiz-Ceballos, A.I., Fragoso, C., Equihua, M., Brown, G.G., 2005. Influence of food quality, soil moisture and the earthworm *Pontoscolex corethrurus* on growth and reproduction of the tropical earthworm *Balanteodrilus pearsei*. *Pedobiologia* 49, 89-98.
- Pandiangan, S., Koch, D.W., Gray, F.A., Krall, J.M., 2007. Sugarbeet nematode-resistant trap crops for recovery of residual soil nitrates. *Journal of Sugar Beet Research* 44, 83-99.
- Parish, D.M.B., Sotherton, N.W., 2004. Game crops and threatened farmland songbirds in Scotland: a step towards halting population declines? *Bird Study* 51, 107-112.
- Parish, D.M.B., Sotherton, N.W., 2008. Landscape-dependent use of a seed-rich habitat by farmland passerines: relative importance of game cover crops in a grassland versus an arable region of Scotland. *Bird Study* 55, 118-123.
- Pattison, A.B., Versteeg, C., Akiew, S., Kirkegaard, J., 2006. Resistance of Brassicaceae plants to root-knot nematode (*Meloidogyne* spp.) in northern Australia. *International Journal of Pest Management* 52, 53-62.
- Peachey, R.E., Moldenke, A., William, R.D., Berry, R., Ingham, E., Groth, E., 2002. Effect of cover crops and tillage system on symphylan (*Symphyla* : *Scutigera immaculata*, Newport) and *Pergamasus quisquiliarum* Canestrini (Acari : Mesostigmata) populations, and other soil organisms in agricultural soils. *Applied Soil Ecology* 21, 59-70.
- Pekrun, C., Lutman, P.J.W., 1998. The influence of post-harvest cultivation on the persistence of volunteer oilseed rape. Weed seed banks: determination, dynamics and manipulation. *Aspects of Applied Biology* 51, 113-118.
- Perez, C., Dill-Macky, R., Kinkel, L.L., 2008. Management of soil microbial communities to enhance populations of *Fusarium graminearum*-antagonists in soil. *Plant Soil* 302, 53-69.
- Peruzzi, A., Ginanni, M., Raffaelli, M., Ciolo, S., Sarto, R., Borelli, M., Pannocchia, A., Gronchi, P., 2003. Controllo delle infestanti su spinacio in coltivazione biologica. *Informatore Agrario* 59, 40-44.
- Ponti, L., Altieri, M.A., Gutierrez, A.P., 2007. Effects of crop diversification levels and fertilization regimes on abundance of *Brevicoryne brassicae* (L.) and its parasitization by *Diaeretiella rapae* (M'Intosh) in broccoli. *Agricultural and Forest Entomology* 9, 209-214.
- Porazinska, D.L., Duncan, L.W., McSorley, R., Graham, J.H., 1999. Nematode communities as indicators of status and processes of a soil ecosystem influenced by agricultural management practices. *Applied Soil Ecology* 13, 69-86.
- Prasifka, J.R., Schmidt, N.P., Kohler, K.A., O'Neal, M.E., Hellmich, R.L., Singer, J.W., 2006. Effects of living mulches on predator abundance and sentinel prey in a corn-soybean-forage rotation. *Environmental Entomology* 35, 1423-1431.
- Pullaro, T.C., Marino, P.C., Jackson, D.M., Harrison, H.F., Keinath, A.P., 2006. Effects of killed cover crop mulch on weeds, weed seeds, and herbivores. *Agriculture Ecosystems & Environment* 115, 97-104.
- Puricelli, E., Faccini, D., Orioli, G., Sabbatini, M.R., 2005. Seed survival and predation of *Anoda cristata* in soyabean crops. *Weed Res.* 45, 477-482.
- Putnam, A.R., DeFrank, J., Barnes, J.P., 1983. Exploitation of allelopathy for weed control in annual and perennial cropping systems. *Journal of Chemical Ecology* 9, 1001-1010.
- Pyrowolakis, A., Schuster, R.P., Sikora, R.A., 1999. Effect of cropping pattern and green manure on the antagonistic potential and the diversity of egg pathogenic fungi in fields with *Heterodera schachtii* infection. *Nematology* 1, 165-171.
- Pywell, R.F., Warman, E.A., Carvell, C., Sparks, T.H., Dicks, L.V., Bennett, D., Wright, A., Critchley, C.N.R., Sherwood, A., 2005. Providing foraging resources for bumblebees in intensively farmed landscapes. *Biological Conservation* 121, 479-494.
- Ramert, B., Bugg, R.L., Clark, M.S., Werner, M.R., McGuinn, R.P., Poudel, D.D., Berry, A.M., 2001. Influence of *Lumbricus terrestris* inoculation on green manure disappearance and the decomposer community in a walnut orchard. *Soil Biology & Biochemistry* 33, 1509-1516.
- Reau, R., Bodet, J.M., Bordes, J.P., Doré, T., Ennaifar, S., Moussart, A., Nicolardot, B., Pellerin, S., Plenchette, C., Quinsac, A., Sausse, C., Seguin, B., Tivoli, B., 2005a. A review on brassicas allelopathic effects through their interaction with soil borne pathogens and mycorrhizas. - Part 1. OCL - Oleagineux, Corps Gras, Lipides 12, 261-271.
- Reau, R., Bodet, J.M., Bordes, J.P., Doré, T., Ennaifar, S., Moussart, A., Nicolardot, B., Pellerin, S., Plenchette, C., Quinsac, A., Sausse, C., Seguin, B., Tivoli, B., 2005b. A review on brassicas allelopathic effects through their interaction with soil borne pathogens and mycorrhizas. - Part 2. OCL - Oleagineux, Corps Gras, Lipides 12, 314-319.

- Reddy, K.N., 2001. Effects of cereal and legume cover crop residues on weeds, yield, and net return in soybean (*Glycine max*). *Weed Technology* 15, 660-668.
- Reddy, K.N., Locke, M.A., Wagner, S.C., Zablotowicz, R.M., Gaston, L.A., Smeda, R.J., 1995. Chlorimuron ethyl sorption and desorption kinetics in soils and herbicide-desiccated cover crop residues. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 43, 2752-2757.
- Reeleder, R.D., Miller, J.J., Coelho, B.R.B., Roy, R.C., 2006. Impacts of tillage, cover crop, and nitrogen on populations of earthworms, microarthropods, and soil fungi in a cultivated fragile soil. *Applied Soil Ecology* 33, 243-257.
- Reinecke, A.J., Helling, B., Louw, K., Fourie, J., Reinecke, S.A., 2002. The impact of different herbicides and cover crops on soil biological activity in vineyards in the Western Cape, South Africa. *Pedobiologia* 46, 475-484.
- Rejon, A., Garcia-Romera, I., Ocampo, J.A., Bethlenfalvay, G.J., 1998. Mycorrhizal fungi influence competition in a wheat-ryegrass association treated with the herbicide diclofop. *Applied Soil Ecology* 7, 51-57.
- Rhodes, R., Antwerpen, R.v., Berry, S.D., 2010. Green manure fallow duration: does it matter? *Sugar Cane International* 28, 143-150.
- Rice, E.L. (Ed), 1984. Allelopathy. Academic Press Inc., Orlando, Florida.
- Riga, E., Welacky, T., Potter, J., Anderson, T., Topp, E., Tenuta, A., 2001. The impact of plant residues on the soybean cyst nematode, *Heterodera glycines*. *Canadian Journal of Plant Pathology-Revue Canadienne De Phytopathologie* 23, 168-173.
- Ristaino, J.B., Parra, G., Campbell, C.L., 1997. Suppression of *Phytophthora* blight in bell pepper by a no-till wheat cover crop. *Phytopathology* 87, 242-249.
- Rivoal, R., Bourdon, P., 2005. Breeding Italian Ryegrass for resistance to the cereal cyst nematode, *Heterodera avenae*. *Fourrages*, 557-566.
- Robin, N. et al., 2011. Impact des couverts végétaux sur les ravageurs. *Cultures intermédiaires - Impacts et conduite*, Arvalis - Institut du végétal, Paris, pp. 91-98.
- Rouchaud, J., Gustin, F., Callens, D., Himme, M.v., Bulcke, R., 1994. Effects of recent organic fertilizer treatment on herbicide diflufenican soil metabolism in winter wheat crops. *Toxicological and Environmental Chemistry* 42, 191-198.
- Rumberger, A., Marschner, P., 2004. 2-Phenylethylisothiocyanate concentration and bacterial community composition in the rhizosphere of field-grown canola. *Functional Plant Biology* 31, 623-631.
- Samson, R., Drury, C.F., Omielan, J., 1992. Effect of winter rye mulches and fertilizer amendments on nutrition and weed dynamics in no-till soybeans. In: Gallandt, E.R., Liebman, M., Huggins, D.R. (Eds.), *Improving soil quality: implications for weed management*. *Journal of Crop Production*, pp. 95-121.
- Sanchez-Moreno, S., Minoshima, H., Ferris, H., Jackson, L.E., 2006. Linking soil properties and nematode community composition: effects of soil management on soil food webs. *Nematology* 8, 703-715.
- Santiago, D.C., Homechin, M., Krzyzanowski, A.A., de Carvalho, S., de B. Fonseca, I.C., 2002. Antagonist effect of *Arachis pinto* on *Meloidogyne paranaensis* and *M. incognita*. *Nematologia Mediterranea* 30, 147-152.
- Sarwar, M., Kirkegaard, J.A., Wong, P.T.W., Desmarchelier, J.M., 1998. Biofumigation potential of brassicas - III. In vitro toxicity of isothiocyanates to soil-borne fungal pathogens. *Plant Soil* 201, 103-112.
- Schellhorn, N.A., Sork, V.L., 1997. The impact of weed diversity on insect population dynamics and crop yield in collards, *Brassica oleraceae* (Brassicaceae). *Oecologia* 111, 233-240.
- Schmidt, O., Clements, R.O., Donaldson, G., 2003. Why do cereal-legume intercrops support large earthworm populations? *Applied Soil Ecology* 22, 181-190.
- Schreiner, R.P., Koide, R.T., 1993. Mustards, mustard oils and mycorrhizas. *New Phytologist* 123, 107-113.
- Schutter, M.E., Sandeno, J.M., Dick, R.P., 2001. Seasonal, soil type, and alternative management influences on microbial communities of vegetable cropping systems. *Biology and Fertility of Soils* 34, 397-410.
- Sekiguchi, H., Kushida, A., Takenaka, S., 2007. Effects of cattle manure and green manure on the microbial community structure in upland soil determined by denaturing gradient gel electrophoresis. *Microbes and Environments* 22, 327-335.
- Setamou, M., Schulthess, F., Bosque-Perez, N.A., Poehling, H.M., Borgemeister, C., 1999. Bionomics of *Mussidia nigrivenella* (Lepidoptera: Pyralidae) on three host plants. *Bulletin of Entomological Research* 89, 465-471.
- Shearin, A.F., Reberg-Horton, S.C., Gallandt, E.R., 2008. Cover crop effects on the activity-density of the weed seed predator *Harpalus rufipes* (Coleoptera : Carabidae). *Weed Science* 56, 442-450.
- Sievers, H., Ulber, B., 1990. The effects of organic manure applications on collembola and other small arthropods as seedling pests in sugar-beet. *Zeitschrift Fur Pflanzenkrankheiten Und Pflanzenschutz-Journal of Plant Diseases and Protection* 97, 588-599.
- Singh, H.P., Batish, D.R., Kohli, R.K., 2003. Allelopathic interactions and allelochemicals: new possibilities for sustainable weed management. *Critical Reviews in Plant Sciences* 22, 239-311.
- Smith, R.G., Gross, K.L., 2007. Assembly of weed communities along a crop diversity gradient. *Journal of Applied Ecology* 44, 1046-1056.
- Stanghellini, M.E., Waugh, M.M., Radewald, K.C., Kim, D.H., Ferrin, D.M., Turini, T., 2004. Crop residue destruction strategies that enhance rather than inhibit reproduction of *Monosporascus cannonballus*. *Plant Pathol.* 53, 50-53.

- Stark, C., Condrón, L.M., Stewart, A., Di, H.J., O'Callaghan, M., 2007. Effects of past and current crop management on soil microbial biomass and activity. *Biology and Fertility of Soils* 43, 531-540.
- Stirling, G.R., Eden, L.M., 2008. The impact of organic amendments, mulching and tillage on plant nutrition, pythium root rot, root-knot nematode and other pests and diseases of *Capsicum* in a subtropical environment, and implications for the development of more sustainable vegetable farming systems. *Austral. Plant Pathol.* 37, 123-131.
- Stoate, C., Szczyr, J., Aebische, N.J., 2003. Winter use of wild bird cover crops by passerines on farmland in northeast England: declining farmland species were more abundant in these crops which can be matched to the birds' requirements. *Bird Study* 50, 15-21.
- Summers, C.G., Newton, A.S., Mitchell, J.P., Stapleton, J.J., 2010. Population dynamics of arthropods associated with early-season tomato plants as influenced by soil surface microenvironment. *Crop Protection* 29, 249-254.
- Summers, C.G., Newton, A.S., Opgenorth, D.C., 2004. Overwintering of corn leafhopper, *Dalbulus maidis* (Homoptera : Cicadellidae), and *Spiroplasma kunkelii* (Mycoplasmatales : Spiroplasmataceae) in California's San Joaquin Valley. *Environmental Entomology* 33, 1644-1651.
- Sumner, D.R., Phatak, S.C., Gay, J.D., Chalfant, R.B., Brunson, K.E., Bugg, R.L., 1995. Soilborne pathogens in a vegetable double-crop with conservation tillage following winter cover crops. *Crop Protection* 14, 495-500.
- Susurluk, A., Ehlers, R.U., 2008. Field persistence of the entomopathogenic nematode *Heterorhabditis bacteriophora* in different crops. *Biocontrol* 53, 627-641.
- Szendrei, Z., Isaacs, R., 2006. Ground covers influence the abundance and behavior of Japanese beetles. *Environmental Entomology* 35, 789-796.
- Szendrei, Z., Kramer, M., Weber, D.C., 2009. Habitat manipulation in potato affects Colorado potato beetle dispersal. *Journal of Applied Entomology* 133, 711-719.
- Takeda, M., Nakamoto, T., Miyazawa, K., Murayama, T., Okada, H., 2009. Phosphorus availability and soil biological activity in an Andosol under compost application and winter cover cropping. *Applied Soil Ecology* 42, 86-95.
- Teasdale, J., Brandsaeter, L.O., Calegari, A., Skora Neto, F., 2007. Cover crops and weed management. In: Upadhyaya, M.K., Blackshaw, R.E. (Eds.), *Non-chemical weed management: principles, concepts and technology*. Non-chemical weed management: principles, concepts and technology, Cabi, Wallingford UK, pp. 49-64.
- Teasdale, J., Daughtry, C.S.T., 1993. Weed suppression by live and desiccated hairy vetch (*Vicia villosa*). *Weed Science* 41, 207-212.
- Teasdale, J., Mohler, C.L., 2000. The quantitative relationship between weed emergence and the physical properties of mulches. *Weed Science* 48, 385-392.
- Teasdale, J., Pillai, P., Collins, R.T., 2005. Synergism between cover crop residue and herbicide activity on emergence and early growth of weeds. *Weed Science* 53, 521-527.
- Teasdale, J.R., 1996. Contribution of cover crops to weed management in sustainable agricultural systems. *Journal of Production Agriculture* 9, 475-479.
- Teasdale, J.R., Devine, T.E., Mosjidis, J.A., Bellinder, R.R., Beste, C.E., 2004. Growth and development of hairy vetch cultivars in the Northeastern United States as influenced by planting and harvesting date. *Agronomy Journal* 96, 1266-1271.
- Teasdale, J.R., Mohler, C.L., 1993. Light transmittance, soil temperature, and soil moisture under residue of hairy vetch and rye. *Agronomy Journal* 85, 673-680.
- Teasdale, J.R., Pillai, P., 2005. Contribution of ammonium to stimulation of smooth pigweed (*Amaranthus hybridus* L.) germination by extracts of hairy vetch (*Vicia villosa* Roth) residue. *Weed Biol. Manag.* 5, 19-25.
- Teittinen, T., 1980. Observations on the food plants of the honeybee. *Annales Agriculturae Fenniae* 19, 156-163.
- Thoden, T.C., Boppre, M., 2010. Plants producing pyrrolizidine alkaloids: sustainable tools for nematode management? *Nematology* 12, 1-24.
- Thomas, C.F.G., Parkinson, L., Marshall, E.J.P., 1998. Isolating the components of activity-density for the carabid beetle *Pterostichus melanarius* in farmland. *Oecologia* 116, 103-112.
- Tian, Y.Q., Zhang, X.Y., Liu, J., Gao, L.H., 2011. Effects of summer cover crop and residue management on cucumber growth in intensive Chinese production systems: soil nutrients, microbial properties and nematodes. *Plant Soil* 339, 299-315.
- Topoliantz, S., Ponge, J.F., Viaux, P., 2000. Earthworm and enchytraeid activity under different arable farming systems, as exemplified by biogenic structures. *Plant Soil* 225, 39-51.
- Traugott, M., 2002. Dispersal power, home range and habitat preference of cantharid larvae (Coleoptera : Cantharidae) in arable land. *European Journal of Soil Biology* 38, 79-83.
- Trdan, S., Znidarcic, D., Kac, M., Vidrih, M., 2008. Yield of early white cabbage grown under mulch and non-mulch conditions with low populations of onion thrips (*Thrips tabaci* Lindeman). *International Journal of Pest Management* 54, 309-318.
- Treonis, A.M., Austin, E.E., Buyer, J.S., Maul, J.E., Spicer, L., Zasada, I.A., 2010. Effects of organic amendment and tillage on soil microorganisms and microfauna. *Applied Soil Ecology* 46, 103-110.
- Van Der Beek, J.G., Mugniery, D., 2008. Variation in host status of *Brassica* spp. for isolates of the Columbia root-knot nematode, *Meloidogyne chitwoodi*, and potential mechanisms. *Nematology* 10, 767-775.

- vanEngelsdorp, D., Evans, J.D., Saegerman, C., Mullin, C., Haubruge, E., Nguyen, B.K., Frazier, M., Frazier, J., Cox-Foster, D., Chen, Y., Underwood, R., Tarpy, D.R., Pettis, J.S., 2009. Colony Collapse Disorder: A Descriptive Study. *PLoS ONE* 4, e6481 doi:6410.1371/journal.pone.0006481.
- Vatovec, C., Jordan, N., Huerd, S., 2005. Responsiveness of certain agronomic weed species to arbuscular mycorrhizal fungi. *Renewable Agriculture and Food Systems* 20, 181-189.
- Vernava, M.N., Phillips-Aalten, P.M., Hughes, L.A., Rowcliffe, H., Wiltshire, C.W., Glen, D.M., 2004. Influences of preceding cover crops on slug damage and biological control using *Phasmarhabditis hermaphrodita*. *Annals of Applied Biology* 145, 279-284.
- Vertucci, C.W., Vertucci, F.A., Leopold, C.A., 1987. Water content and the conversion of phytochrome regulation of lettuce dormancy. *Plant Physiology* 84, 887-890.
- Vickery, J.A., Feber, R.E., Fuller, R.J., 2009. Arable field margins managed for biodiversity conservation: a review of food resource provision for farmland birds. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 133, 1-13.
- Walter, U., Hermann, D., Hurle, K., 1993. Set-aside: effects of rotational fallow on slugs, nematodes and cereal foot rot diseases. *Gesunde Pflanzen* 45, 207-216.
- Wang, D., Rosen, C., Kinkel, L., Cao, A., Tharayil, N., Gerik, J., 2009. Production of methyl sulfide and dimethyl disulfide from soil-incorporated plant materials and implications for controlling soilborne pathogens. *Plant Soil* 324, 185-197.
- Wang, G.Y., Ngouajio, M., 2008. Integration of cover crop, conservation tillage, and low herbicide rate for machine-harvested pickling cucumbers. *Hortscience* 43, 1770-1774.
- Wang, G.Y., Ngouajio, M., Charles, K.S., 2010. Brassica Biofumigants Improve Onion (*Allium cepa* L.) and Celery (*Apium graveolens*) Production Systems. *Journal of Sustainable Agriculture* 34, 2-14.
- Wang, K.H., McSorley, R., Gallaher, R.N., Kokalis-Burelle, N., 2008a. Cover crops and organic mulches for nematode, weed and plant health management. *Nematology* 10, 231-242.
- Wang, K.H., McSorley, R., Gallaher, R.N., Kokalis-Burelle, N., 2008b. Cover crops and organic mulches for nematode, weed and plant health management. *Nematology* 10, 231-242.
- Wang, K.H., McSorley, R., Kokalis-Burelle, N., 2006a. Effects of cover cropping, solarization, and soil fumigation on nematode communities. *Plant Soil* 286, 229-243.
- Wang, K.H., McSorley, R., Marshall, A., Gallaher, R.N., 2006b. Influence of organic *Crotalaria juncea* hay and ammonium nitrate fertilizers on soil nematode communities. *Applied Soil Ecology* 31, 186-198.
- Wang, K.H., Sipes, B.S., Schmitt, D.P., 2003. Intercropping cover crops with pineapple for the management of *Rotylenchulus reniformis*. *Journal of Nematology* 35, 39-47.
- Wang, Q., Li, Y., Handoo, Z., Klassen, W., 2007. Influence of cover crops on populations of soil nematodes. *Nematologica* 37, 79-92.
- Ward, M.J., Ryan, M.R., Curran, W.S., Barbercheck, M.E., Mortensen, D.A., 2011. Cover Crops and Disturbance Influence Activity-Density of Weed Seed Predators *Amara aenea* and *Harpalus pensylvanicus* (Coleoptera: Carabidae). *Weed Science* 59, 76-81.
- Wartelle, R., 2002. Impact de la Jachère Environnement Faune Sauvage sur la biodiversité : le volet arthropodes. *Faune Sauvage* 256, 74-77.
- Wells, M.L., 2011. Response of Pecan Orchard Soil Chemical and Biological Quality Indicators to Poultry Litter Application and Clover Cover Crops. *Hortscience* 46, 306-310.
- Wenneker, M., Visser, J., Korthals, G., 2009. Alternative methods for chemical soil disinfection. *Fruittel (Den Haag)* 99, 12-13.
- Weston, L.A., 1996. Utilization of allelopathy for weed management in agroecosystems. *Agronomy Journal* 88, 860-866.
- Wiggins, B.E., Kinkel, L.L., 2005a. Green manures and crop sequences influence potato diseases and pathogen inhibitory activity of indigenous streptomycetes. *Phytopathology* 95, 178-185.
- Wiggins, E., Kinkel, L.L., 2005b. Green manures and crop sequences influence alfalfa root rot and pathogen inhibitory activity among soil-borne streptomycetes. *Plant Soil* 268, 271-283.
- Williams, I.H., Christian, D.G., 1991. Observations on *Phacelia tanacetifolia* Bentham (Hydrophyllaceae) as a food plant for honeybees and bumble bees. *J. Apic. Res.* 30, 3-12.
- WilliamsWoodward, J.L., Pflieger, F.L., Fritz, V.A., Allmaras, R.R., 1997. Green manures of oat, rape and sweet corn for reducing common root rot in pea (*Pisum sativum*) caused by *Aphanomyces euteiches*. *Plant Soil* 188, 43-48.
- Wiman, M.R., Kirby, E.M., Granatstein, D.M., Sullivan, T.P., 2009. Cover Crops Influence Meadow Vole Presence in Organic Orchards. *Horttechnology* 19, 558-562.
- Woolwine, A.E., Reagan, T.E., 2001. Potential of winter cover crops to increase abundance of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera : Formicidae) and other arthropods in sugarcane. *Environmental Entomology* 30, 1017-1020.
- Yulianti, T., Sivasithamparam, K., Turner, D.W., 2006a. Response of different forms of propagules of *Rhizoctonia solani* AG2-1 (ZG5) exposed to the volatiles produced in soil amended with green manures. *Annals of Applied Biology* 148, 105-111.
- Yulianti, T., Sivasithamparam, K., Turner, D.W., 2006b. Saprophytic growth of *Rhizoctonia solani* Kuhn AG2-1 (ZG5) in soil amended with fresh green manures affects the severity of damping-off in canola. *Soil Biology & Biochemistry* 38, 923-930.

- Zanic, K., Ban, D., Ban, S.G., Culjak, T.G., Dumicic, G., 2009. Response of alate aphid species to mulch colour in watermelon. *J. Food Agric. Environ.* 7, 496-502.
- Zasada, I.A., Masler, E.P., Rogers, S.T., Halbrendt, J.M., 2009. Behavioural response of *Meloidogyne incognita* to benzyl isothiocyanate. *Nematology* 11, 603-610.
- Zasada, I.A., Meyer, S.L.F., Halbrendt, J.M., Rice, C., 2005. Activity of hydroxamic acids from *Secale cereale* against the plant-parasitic nematodes *Meloidogyne incognita* and *Xiphinema americanum*. *Phytopathology* 95, 1116-1121.