

Interactions entre facteurs biotiques et fonctionnement des associations végétales

Corre-Hellou G.¹, Baranger A.², Bedoussac L.³, Cassagne N.¹, Cannavacciuolo M.¹, Joëlle J.¹, Pelzer E.⁴, Piva G.¹

¹ LUNAM Université, Groupe ESA, 55 rue Rabelais, F-49007 Angers Cedex 01

² UMR INRA Agrocampus Ouest Université Rennes 1, IGEPP, BP 35327, F-35653 Le Rheu Cedex

³ ENFA, INRA UMR 1248 AGIR, 2 route de Narbonne, F-31326 Castanet-Tolosan

⁴ INRA-AgroParisTech, UMR 211 Agronomie, Avenue Lucien Brétignières, F-78850 Thiverval-Grignon

Correspondance : g.hellou@groupe-esa.com

Résumé

Les associations végétales, par la complexité du couvert végétal qu'elles créent, sont le siège d'interactions biotiques particulières avec les ravageurs, les prédateurs, les champignons pathogènes, les adventices ou encore les organismes non pathogènes du sol. Cet article traite de la diversité des mécanismes en jeu (modification de paramètres tels que la disponibilité, la compétition et la complémentarité temporelle et spatiale pour les ressources, le microclimat, les stimuli variés, l'allélopathie) permettant de mieux comprendre leurs effets potentiels sur ces interactions pour diverses combinaisons d'espèces. De nombreux exemples mettent en avant l'intérêt des associations végétales pour lutter contre les bioagresseurs. Par ailleurs de nouveaux mécanismes sont aujourd'hui explorés notamment au niveau de la biologie des sols, qui semblent avoir un effet important sur le fonctionnement des associations végétales. Cependant, même si les travaux de recherche se développent sur l'analyse des facteurs biotiques pour une diversité de combinaisons d'espèces, ils restent encore rares en France et doivent se poursuivre tout en s'appuyant sur les observations (réussites et échecs) des agriculteurs et sur plusieurs essais en conditions agricoles avant leur déploiement pour un objectif donné bien identifié.

Mots-clés : associations végétales, facteurs biotiques, interactions, bioagresseurs, pédofaune

Abstract: Interactions between biotic factors and functioning of intercropping systems

Several particular biotic interactions including pests, predators, pathogens, weeds and non-pathogenic soil organisms occur in intercropping systems due to the diversity of the canopy. This paper deals with the range of mechanisms (modification of different parameters such as availability of resources, competition and temporal and spatial complementarity for resources, microclimate, various stimuli, allelopathy) involved in order to better understand the potential effects in various intercropping systems. Several examples illustrate the positive effects of intercropping on pests, diseases and weeds. Moreover new mechanisms including soil organisms have also been recently investigated and may have major effects on the functioning of intercrops. There is an increase in published papers recently concerning biotic factors for a wide range of intercropping systems. However studies remain scarce in France and should be further developed while involving farmers (observations of success and failures) and testing new practices in agricultural conditions before their implementation for a well-defined objective.

Keywords: intercropping, biotic factors, interactions, pests, diseases, weeds, soil organisms

1. Découvrir ou redécouvrir les interactions entre les facteurs biotiques et les associations végétales

Les associations végétales sont connues pour avoir des effets intéressants en terme de productivité, en particulier en situations contraignantes d'un point de vue du niveau de ressources disponibles dans le milieu ou d'aléas climatiques. Ces avantages des cultures associées par rapport aux cultures pures sont surtout expliqués par des relations bénéfiques de complémentarité et de facilitation entre espèces pour les ressources (Louarn et al., 2010 ; Justes et al., 2014, ce numéro). Néanmoins, ces associations végétales, par la complexité du couvert végétal qu'elles créent, sont aussi le siège d'interactions biotiques particulières avec les ravageurs, les auxiliaires, les champignons pathogènes, les adventices ou encore les organismes non pathogènes du sol.

La gestion des adventices et des ravageurs est une des premières motivations évoquées par des agriculteurs pour la pratique des associations d'espèces (INTERCROP, 2006 ; Pelzer et al., 2014, ce numéro). La réduction des dommages causés par les insectes ravageurs dans des associations végétales en comparaison de cultures pures est mentionnée depuis longtemps dans la littérature (Langer et al., 2007). Par exemple, Raros (1973) mentionne un effet positif de l'association de l'arachide avec du maïs pour limiter les attaques de pyrale.

L'implantation d'une légumineuse à graines avec des céréales peut aussi permettre de limiter les dommages liés aux ravageurs et pathogènes des protéagineux. Ces effets positifs de l'association sur les ravageurs et pathogènes ont également été rapportés pour des cultures légumières de concombre (Bach, 1981) et de brassicacées (Altieri et Liebman, 1986) associées à d'autres cultures comme des vesces.

Par ailleurs, Liebman et Dyck (1993) ont montré à partir d'une analyse bibliographique que l'usage des associations d'espèces réduisait la densité et la biomasse d'adventices dans de très nombreuses situations par rapport aux cultures pures. Des travaux plus récents pointent aussi des interactions avec les organismes du sol qui ont des effets importants sur le fonctionnement de l'association végétale (Mantelin et Touraine, 2004 ; Coulis et al., 2014).

Après avoir été menés surtout dans les pays tropicaux, les travaux de recherche sur les associations se sont développés en Europe depuis une dizaine d'années, particulièrement dans le cas de systèmes biologiques ou à faible niveau d'intrants pour lesquels la gestion des bioagresseurs est plus complexe. En agriculture conventionnelle, la gestion des bioagresseurs devient aussi délicate (volonté politique de réduction de l'usage des phytosanitaires, suppression d'autorisation de mise sur le marché de matières actives jugées toxiques, apparition de résistance aux herbicides, réduction du nombre de produits phytosanitaires homologués pour des espèces dites mineures...) tout en maintenant la productivité et la rentabilité économique des productions.

Diversifier les cultures dans le temps et dans l'espace a été mis en avant comme le levier phare pour répondre aux objectifs de diminution d'intrants dans le cadre de l'étude Ecophyto R&D de l'INRA (Butault et al., 2010). Ainsi, des systèmes innovants reposant sur des associations végétales voient le jour pour accroître la durabilité et, peut-être aussi, la résilience des systèmes actuels. Plusieurs études et témoignages (Malézieux et al., 2009 ; Thomas, 2010 ; Pelzer et al., 2014, ce numéro) sur des systèmes diversifiés font part d'effets positifs d'associations sur la gestion des bioagresseurs par rapport aux cultures pures. Toutefois, les mécanismes en jeu ne sont pas toujours identifiés. Un état des lieux de ces processus pour diverses formes d'associations est essentiel pour mieux comprendre les résultats d'associations déjà testées mais également pour aider à la conception de nouvelles associations pour différents objectifs.

2. Un couvert végétal complexe, qui modifie les conditions de vie des insectes et des parasites des cultures.

2.1 Conséquence de l'association d'espèces sur les ravageurs et parasites

La diversité des plantes cultivées dans une parcelle peut influencer significativement l'abondance des maladies (champignons, bactéries et virus), des adventices et des phytophages ravageurs des cultures, en comparaison d'une culture monospécifique (Siemann et al., 1998 ; Elliot et al., 1998 ; Honek, 1986 ; Risch et al., 1983 ; Altieri et Letourneau, 1982). En premier lieu, le mélange d'espèces végétales modifie bon nombre de facteurs pouvant avoir un effet sur les insectes et microorganismes selon leurs exigences écologiques (radiations lumineuses, microclimat au sein de la communauté végétale, ressources trophiques, possibilités de déplacement...) (Tableau 1).

2.2 Ravageurs et contrôle biologique

Concernant les ravageurs, Tahvanainen et Root (1972) ont décrit l'existence d'une résistance des associations aux insectes (« *associational resistance* ») liée à la complexité des interactions entre facteurs biologiques, physiques et climatiques qu'on rencontre dans les associations d'espèces végétales en comparaison des cultures monospécifiques. Pour expliquer ce phénomène, ces auteurs ont proposé i) l'hypothèse des ennemis naturels (« *natural enemy* » hypothesis) et ii) l'hypothèse de la concentration en ressources (« *resource concentration* » hypothesis) (Root, 1973). Ainsi, en raison de la diversité végétale au sein de la même parcelle, les populations d'insectes prédateurs et de parasitoïdes de phytophages seraient plus importantes que dans les cultures monospécifiques, d'où une meilleure régulation naturelle des populations de ravageurs. Altieri et Liebman (1986) ont montré que la diversité des micro-habitats au sein des couverts plurispécifiques est souvent favorable à la persistance des prédateurs. *A contrario*, l'uniformité des cultures monospécifiques offre une zone de concentration d'une même ressource trophique pour les insectes, ce qui aura tendance à favoriser une espèce de phytophage en particulier. *In fine*, dans les associations de culture, non seulement les ressources sont plus diversifiées, mais les stimuli visuels et chimiques potentiellement attractifs pour les phytophages sont masqués ; ainsi, un ravageur pourra avoir plus de difficultés à repérer sa plante hôte (Finch et Collier, 2000) mais il peut en être de même pour les auxiliaires vis-à-vis de leurs proies ou insectes-hôtes.

La complexité de la structure de l'association d'espèces dépend de l'architecture des espèces et variétés en présence et de la productivité des plantes (biomasse aérienne, Figure 1). En plus d'avoir une influence sur le microclimat régnant au sein de la communauté végétale, ces facteurs ont des répercussions directes sur les ressources trophiques dont dépendent non seulement les phytophages (Tilman et al., 1997 ; Southwood et al., 1979 ; Winkler et al., 2009), mais aussi les auxiliaires. Dans certains cas, l'introduction d'une espèce associée non-hôte peut même offrir des ressources nutritives aux auxiliaires de culture dans la parcelle et ainsi, favoriser le contrôle biologique, les femelles de certaines espèces de parasitoïdes ayant besoin de glucides pour leur reproduction (Röse et al., 2006 ; Tylianakis et al., 2004). Ainsi, Jamont et al. (2014) ont montré que l'association d'une variété de féverole, dont les stipules produisent du nectar extrafloral, avec un colza, pouvait fournir au sein de la parcelle, des ressources sucrées augmentant la longévité et la période d'oviposition des femelles d'un parasitoïde du puceron cendré colonisant le colza (*Diaretella rapae*, parasitoïde de *Brevicoryne brassicae*). Les résultats expérimentaux montrent un nombre de momies de pucerons cendrés significativement plus élevé dans les associations de colza avec des féveroles productrices de nectar extrafloral que dans les microparcelles de colza pur ou de colza associé à une féverole ne produisant pas de nectar extrafloral.

La structure du couvert associé varie aussi en fonction de la date et de la densité de semis, des conditions pédoclimatiques, des complémentarités pour l'utilisation des ressources existant entre espèces végétales et variétés, du pilotage de l'association (Naudin et al., 2010), ainsi que de l'agencement des espèces au sein de la parcelle (rang alternés, bandes, mélange....Malézieux et al.,

2009). Ndzana et al. (2014) ont montré que les associations pois-blé dur sont efficaces pour réduire les infestations de pucerons verts du pois en comparaison à une culture pure de légumineuse, avec cependant, de meilleurs résultats concernant les systèmes de type substitutif (semis en demie densité du peuplement monospécifique) en comparaison des systèmes additifs. De plus, dans leurs essais, les pois des arrangements substitutifs semés en rangs étaient moins colonisés par les pucerons que dans les arrangements substitutifs semés en mélange.

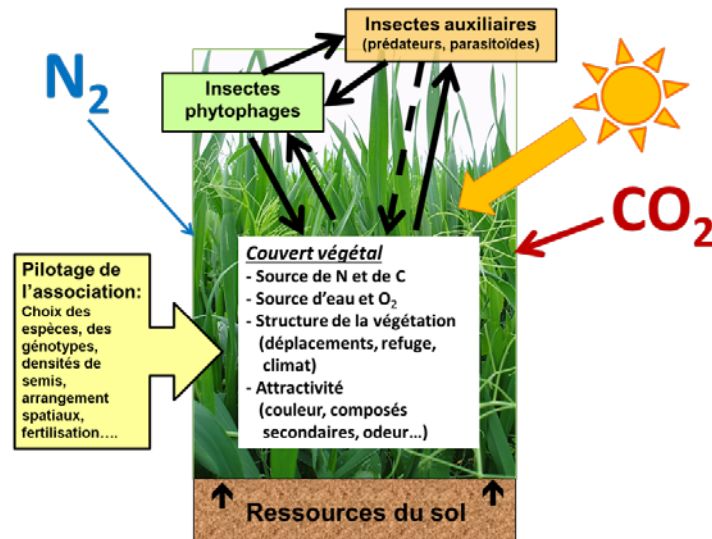


Figure 1: Liens entre caractéristiques du couvert végétal et diversité fonctionnelle des insectes

Les modifications du climat et de l'architecture du couvert végétal dans une association par rapport aux cultures pures correspondantes peuvent altérer la capacité des insectes à trouver leur plante hôte et à se développer dans ces mélanges (Tableau 1). Cela est plus particulièrement le cas pour les insectes spécialistes se nourrissant à partir d'une gamme d'espèces végétales restreinte, les insectes généralistes étant moins affectés par la diversité des espèces. Elles jouent aussi un rôle sur la reproduction des insectes et leur survie dans la parcelle (Hasse et Litsinger 1981).

Les plantes non-hôtes peuvent masquer les plantes hôtes, limitant leur reconnaissance par les insectes. Cette perturbation peut être liée à la couleur des plantes non-hôtes. Par exemple, le jaune-vert et le jaune, couleurs attractives pour les pucerons, peuvent être plus difficiles à repérer dans une association comprenant des plantes compagnes modifiant le profil colorimétrique du couvert (Chittka et Doring, 2007). De même, la mouche du chou femelle peut avoir plus de mal à trouver la brassicacée dont se nourrit sa larve dans un couvert végétal associé du fait de la modification de forme, et de la couleur du feuillage par rapport à une culture pure de chou, de chou-fleur ou de colza (Altieri et Liebman, 1986 ; Finch et Collier, 2000 ; Langer et al., 2007, Theunissen et al., 1995). L'architecture des plantes associées peut également agir comme une barrière mécanique, empêchant ou limitant la progression des insectes indésirables vers leur plante hôte.

D'autres mécanismes plus complexes à mettre en évidence peuvent se superposer aux précédents. Lorsqu'un insecte spécialiste est attiré par l'odeur d'un ou plusieurs composés volatils émis par sa plante hôte, la présence d'une ou de plusieurs espèces associées peut modifier le profil olfactif du couvert et compliquer le repérage de la plante hôte. Ces mécanismes complexes s'expriment à des échelles différentes en fonction des insectes concernés et des exemples peuvent être trouvés chez les brassicacées cultivées avec certains trèfles (Finch et Collier, 2000 ; Hooks et Johnson, 2001, Bjorkman et al., 2010) ou encore dans l'exemple des associations oignon-carotte pour limiter les attaques des mouches parasites de l'une et de l'autre de ces deux espèces. Notons que l'état physiologique des

plantes, et par conséquent l'état sanitaire et la conduite de la culture, influe également sur la qualité des odeurs qu'elles émettent (Awmack et Leather, 2002 ; Karban et Myers, 1989).

Les données expérimentales sur les effets des associations sur les ravageurs sont néanmoins encore rares et les effets mis en évidence ne sont pas toujours positifs. En effet, Corre-Hellou et al. (2004) ont observé que le niveau des symptômes occasionnés par les sitones sur les légumineuses était plus important en association avec une céréale. Ceci serait dû à un effet de concentration des ravageurs à savoir que les sitones, particulièrement mobiles, se concentrent sur un nombre de plantes réduit du fait d'une moindre densité en association, ce qui entraîne d'autant plus de dégâts pour l'espèce végétale attaquée.

2.3. Associations d'espèces et maladies

A l'échelle de la parcelle, les associations d'espèces permettraient également de réduire par rapport à des cultures pures, les maladies liées à des champignons pathogènes, des bactéries ou des virus. Ce contrôle serait efficace vis-à-vis des champignons phytopathogènes dans trois quart des situations abordées par la littérature (Boudreau, 2013), ce chiffre cachant une grande variabilité de situations, l'intensité et les effets liés à certaines maladies étant parfois accentués, et les échecs figurant probablement moins souvent dans la littérature que les succès. De nombreuses situations d'associations céréale/céréale, céréale/légumineuse, légumineuse/ légumineuse, ou intégrant des espèces légumières ou maraichères ont montré des réductions d'intensités épidémiques de maladies foliaires ou racinaires, de l'une, l'autre ou des deux composantes de l'association (revue dans Boudreau, 2013). L'efficacité de ce contrôle dépend en grande partie des espèces associées, des systèmes de culture dans lesquels ces associations sont menées, des dispositifs expérimentaux (en particulier les proportions de chacune des composantes et les types d'alternances entre espèces), de l'intensité des épidémies et plus largement des conditions environnementales. L'intensité de l'ascochytose (dénommée antérieurement anthracnose) est par exemple plus fortement réduite lorsque le pois est cultivé en association avec de la féverole ou du triticale que lorsqu'il est cultivé en association avec de l'orge, de l'avoine ou du blé (Fernandez-Aparicio et al., 2010b). Une diminution du niveau d'infestation de plusieurs maladies (oidium, septoriose, rouilles) a également été observée sur des céréales associées à des légumineuses par rapport à celui d'un peuplement pur de céréales, aussi bien pour des associations fourragères (triticale, avoine / vesce par exemple), que pour des associations à vocation de production de graines (blé, orge / pois) (Corre-Hellou et al., 2004 ; Biarnès et al., 2008). D'autres situations ont au contraire permis de constater une intensité accrue des épidémies en association, par exemple un accroissement des symptômes d'oidium sur blé dur associé à une féverole par rapport à la culture pure, du fait d'une biomasse de féverole très élevée ayant conduit à un couvert très humide favorable au développement de la maladie (Bedoussac, 2009).

La complexité de ces interactions rend indispensable une meilleure connaissance des mécanismes sous-jacents aux effets des associations sur le contrôle des maladies, qui permettrait de réaliser des choix éclairés sur les modalités d'associations en culture. Comme ce qui a été décrit concernant les insectes, ces mécanismes peuvent intégrer plusieurs phénomènes, liés à la modification de la densité de l'espèce hôte et/ou à l'association d'une nouvelle espèce (Tableau 1) :

- Certains sont directement liés à la nouvelle architecture du couvert, comme la réduction de la densité des tissus sensibles de l'hôte (notamment en système substitutif), l'effet barrière physique à la dispersion des spores lié à la présence d'une espèce non hôte au sein du couvert, ou l'inhibition directe du pathogène par l'espèce associée (effets allélopathiques).
- D'autres agissent de manière indirecte, via une modification du microclimat du couvert (température, durée d'humectation des organes, vent et turbulences), ou via une modification de l'état physiologique et de la réceptivité des organes (photosynthèse, sénescence) liée par exemple à une modification de l'ombrage.

Une réduction de l'infestation du pois par l'ascochytose à *Didymella pinodes* (antérieurement dénommé *Mycosphaerella pinodes*) dans des associations pois-céréale, en particulier sur tiges et gousses, a par exemple été expliquée par l'effet combiné d'une modification du microclimat à l'intérieur du couvert végétal (notamment une diminution de la durée d'humectation des organes sensibles), et de la réduction de la projection des spores d'une feuille à une autre (effet splashing) de 39% à 78%, liée à une diminution de la densité des feuilles des plantes hôtes et à un effet barrière des plantes non hôtes (Schoeny et al., 2010). Le même effet d'une association féverole-céréale (orge, avoine, blé ou triticale) a été observé, pendant plusieurs années et dans différents lieux, sur la réduction de la sévérité du botrytis (*Botrytis fabae*) sur féverole (Fernandez-Aparicio et al., 2011).

D'une manière générale, les mécanismes ci-dessus se combinent et leurs effets peuvent dépendre des stades de développement de l'association, voire de l'alternance jour/nuit. L'efficacité de ces effets dépend donc largement de leur durée, de leur amplitude, et de la période de la saison culturale concernée.

D'autres mécanismes peuvent être impliqués dans le cas de maladies du sol. Ainsi des effets allélopathiques ont été mis en évidence sur certains modèles de cultures associées. Une étude réalisée en conditions contrôlées démontre l'intérêt d'une association riz-pastèque pour lutter contre un champignon du type *Fusarium oxysporum* problématique sur la pastèque. Si les exudats racinaires de la pastèque ont un effet activateur sur certaines phases du cycle du champignon (germination des spores et sporulation), il s'avère que les exsudats racinaires du riz (contenant de l'acide coumarique) inhibent ces mêmes phases (Hao et al., 2010). Une expérimentation en conditions contrôlées démontre par ailleurs que le taux de mortalité des plantules de pastèque est de 46% en situation de monoculture et 0% en association. (Ren, Su et al. 2008). D'autres travaux récents montrent une réduction des dégâts occasionnés par *Cylindrocladium parasiticum* (« red crown rot ») sur le soja (maladie du sol occasionnant une réduction de 50% des rendements dans les régions du sud de la Chine) lorsqu'il est associé au maïs. Les résultats montrent une diminution significative des symptômes entre 43 et 59% ; une plus forte concentration d'acide cinnamique est relarguée par les racines dans l'association ce qui limiterait fortement la croissance de *C. parasiticum*. Dans le cas de ces interactions racinaires, l'arrangement spatial est déterminant. Dans l'exemple ci-dessus, l'efficacité de l'association diminue quand la distance entre plantes de maïs et soja augmente (Gao et al., 2014).

A l'échelle du système de culture, l'insertion des associations céréale-légumineuse dans les successions de culture et l'impact sur les maladies telluriques a été étudiée dans le cadre d'une expérimentation conduite à l'INRA de Grignon pendant six ans. Plusieurs rotations ont été comparées afin d'analyser ces effets : monoculture de blé d'hiver, monoculture de pois d'hiver, monoculture d'association pois-blé, rotation pois-blé-blé, et rotation association-blé-blé. Les incidences du piétin verse et du piétin échaudage du blé de l'association sont systématiquement plus faibles que celles du blé en monoculture, et du blé suivant du blé dans les deux rotations. Le blé suivant un pois présente les incidences les plus faibles, équivalentes aux associations certaines années. Le blé suivant une association est systématiquement moins touché que le blé en monoculture pour les deux piétins, et le plus souvent moins touché que le blé de blé dans les deux rotations. Par contre, les incidences du blé de blé dans la rotation pois-blé-blé sont souvent plus faibles que les incidences du blé dans la rotation association-blé-blé. Ces résultats montrent que l'association a tendance à augmenter les risques de piétins par rapport à une culture non-hôte (le pois) dans les successions, mais que le risque est plus faible que pour un blé suivant un blé. Cette expérimentation n'a malheureusement pas permis d'acquiescer de référence du même type sur l'Aphanomyces du pois, puisque la maladie n'est pas apparue au cours des six années d'expérimentation, même dans la monoculture de pois.

Tableau 1 : Mécanismes en jeu dans les associations végétales et leurs interactions avec les ravageurs et les maladies. R fait référence aux mécanismes concernant les ravageurs et M ceux concernant les maladies.

Facteurs	Mécanismes
Confusion visuelle (R)	<ul style="list-style-type: none"> ◆ Protection de la plante hôte par des plantes compagnes qui la recouvrent ◆ Certains phytophages sont plus attirés par une couleur particulière ou une texture de végétation uniforme
Dilution des stimuli (R)	<ul style="list-style-type: none"> ◆ La présence de plantes non-hôtes peut masquer ou diluer les stimuli attractifs émis par la plante hôte. ◆ Cela peut provoquer chez le phytophage des perturbations altérant l'orientation de l'insecte et nuisant aux processus de recherche de nourriture et de reproduction. ◆ Les insectes se trouvant sur une plante non-hôte pourront quitter la parcelle plus rapidement.
Confusion (R)	<ul style="list-style-type: none"> ◆ Des composés aromatiques de certaines plantes compagnes peuvent altérer les capacités des phytophages à trouver leur plante-hôte.
Barrière mécanique (R)(M)	<ul style="list-style-type: none"> ◆ Des plantes compagnes peuvent bloquer ou ralentir la dispersion des phytophages et la propagation des champignons parasites; cela peut aussi être dû au fait que les plantes compagnes sont non-hôtes. ◆ La nouvelle architecture de l'association peut modifier les modalités de dispersion entre organes d'une plante hôte (par exemple la projection des spores de champignon d'une feuille à l'autre).
Microclimat (R)(M)	<ul style="list-style-type: none"> ◆ Dans les associations végétales, les microhabitats sont plus diversifiés et les insectes peuvent avoir des difficultés pour localiser les endroits où les conditions leurs sont favorables. ◆ Les couverts associés peuvent modifier les conditions de température et d'humidité impactant le processus d'infection et le développement de champignons pathogènes.
Facteurs biotiques (R)	<ul style="list-style-type: none"> ◆ Les associations peuvent favoriser la présence de prédateurs et parasitoïdes.
Etat physiologique des tissus (M)	<ul style="list-style-type: none"> ◆ L'architecture des couverts associés et la nouvelle allocation des ressources peuvent modifier l'état physiologique des tissus et leur réceptivité à la maladie (résistance ontogénique).
Effets allélopathiques (M)	<ul style="list-style-type: none"> ◆ Les exsudats racinaires d'une espèce peuvent inhiber la germination des spores et la sporulation de champignons pathogènes du sol.

3. Adventices : un couvert végétal complexe plus compétitif vis-à-vis des adventices dans le temps et dans l'espace

La diversification des espèces cultivées dans les systèmes de culture est un levier important pour la gestion des adventices (Liebman et Dick, 1993). La diversification dans le temps (rotation) est bien connue du fait qu'elle peut rompre le cycle des adventices, induire une modification de la flore (éventuellement moins nuisible) et limiter le risque d'apparition de résistance. La rotation des cultures est bien intégrée dans les processus de décision des agriculteurs concernant la gestion des adventices (Macé et al., 2007).

Les effets de la diversification des espèces dans l'espace sur les adventices a été moins étudiée et est aujourd'hui peu utilisée en France, exceptée en agriculture biologique. Différents modes de gestion des adventices via les associations végétales peuvent être néanmoins distingués (Figure 2). Un premier cas concerne l'addition d'un couvert (le plus souvent non récolté) dans une culture principale rendant les conditions plus défavorables aux adventices. Un deuxième cas concerne l'association d'espèces

complémentaires pour l'utilisation des ressources. La meilleure capture des ressources limite ainsi leur disponibilité pour les adventices. Il s'agit ici le plus souvent d'associations substitutives avec un objectif de récolte des deux espèces cultivées. Un troisième cas correspond à l'utilisation d'associations en relais pour réduire les périodes de sol nu ou à faible couverture dans les successions culturales. Enfin, un dernier cas concerne les associations d'espèces utilisées pour réduire les infestations de plantes parasites. Ces différents cas peuvent affecter la densité, la biomasse des adventices mais aussi la nature des adventices en interaction avec la conduite des associations et les traits des espèces (cultures et adventices).

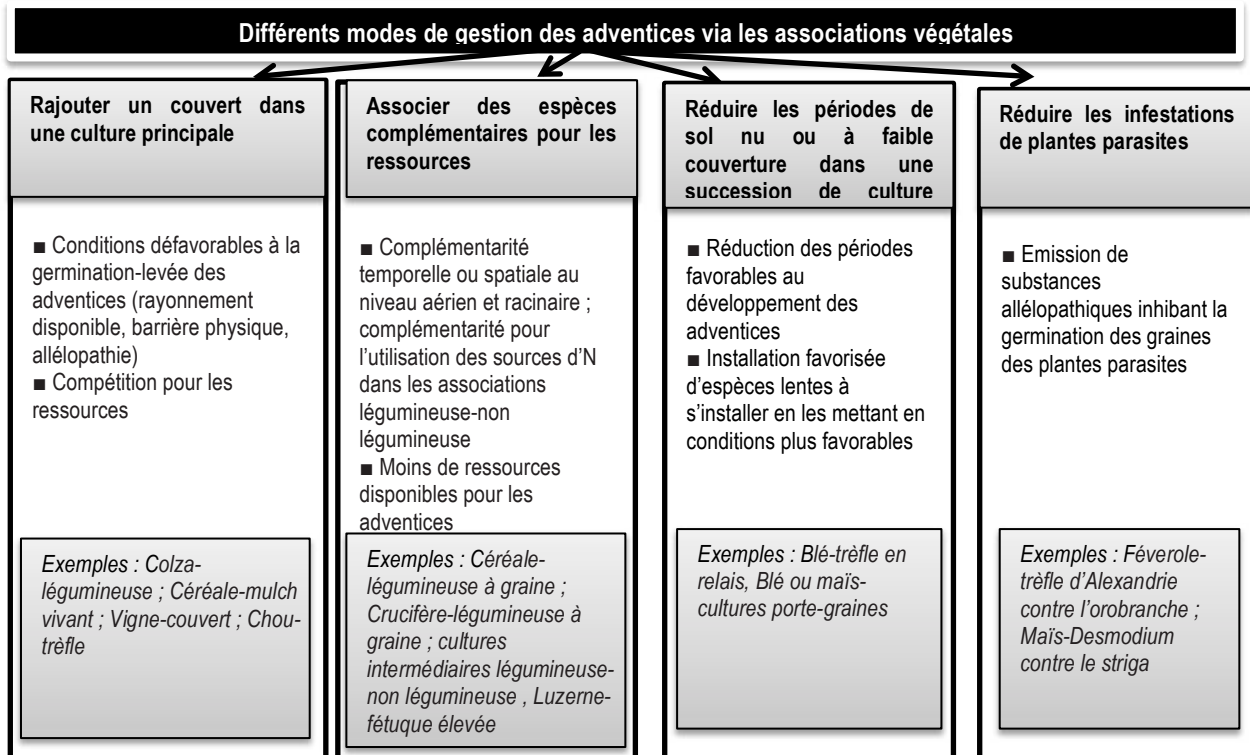


Figure 2 : Différents modes de gestion des adventices via les associations végétales, mécanismes en jeu et exemples de combinaisons d'espèces.

3.1 Rajouter un couvert pour créer des conditions défavorables à l'installation et la croissance des adventices dans des cultures principales

Rajouter une plante de couverture implantée avant (mulch vivant), en même temps ou après le semis de la culture principale peut potentiellement réduire l'infestation par les adventices (Tourdonnet et al., 2008). Si la plante de couverture se développe avant les adventices, la présence d'un couvert végétal crée des conditions défavorables à la germination. En effet, plusieurs facteurs importants pour la germination des adventices (lumière, proportion d'infra-rouge, amplitude thermique) seront moins favorables sous un couvert vivant (Teasdale et Daughtry, 1993). Plusieurs travaux ont montré que certains couverts sécrétaient des substances allélopathiques inhibant la germination des adventices (Bhowmik, 2003 ; Xuan et al., 2003). De plus, si le couvert est développé, il peut aussi constituer une barrière physique à la levée des adventices. Enfin, la présence d'un couvert peut aussi favoriser la prédation des semences d'adventices par la faune (Meiss et al., 2010).

Par une occupation de l'espace habituellement laissé libre entre les rangs de la culture principale, le couvert accroît la compétition pour la lumière mais aussi pour les nutriments au détriment de la croissance des adventices. Plusieurs travaux montrent que l'effet bénéfique sur la réduction de la

biomasse d'adventices est corrélé à la biomasse du couvert (Hiltbrunner et al., 2007). Toutefois, le développement de la plante de service doit être contrôlé afin de ne pas trop impacter la croissance de la culture principale.

L'utilisation de ces couverts est plus particulièrement intéressante dans le cas des espèces principales lentes à s'installer. C'est notamment le cas des espèces à petites graines et/ou des espèces à feuilles érigées ayant des caractéristiques ne favorisant pas une occupation rapide de l'espace (Liebman et Staver, 2004). En grandes cultures, le colza par sa graine de petite taille entre bien dans les espèces candidates à l'association pour la période automnale, peu favorable à l'installation rapide du couvert (Valantin-Morison et al., 2014). En cultures légumières, Baumann et al. (2000) citent l'oignon et le poireau, comme des espèces intéressantes à associer à un couvert en raison de la faible taille de leurs semences et du port érigé de leurs feuilles. En cultures pérennes, en vigne par exemple, les écartements importants entre rangs sont favorables à la croissance des adventices et l'ajout d'un couvert dans les inter-rangs contribue à perturber la croissance des adventices (Steinmaus et al., 2008).

Dans les cultures annuelles, la principale difficulté dans l'usage de ces couverts pour maîtriser les adventices est leur manque de sélectivité. En effet, un bon contrôle des adventices par des couverts vivants induit souvent des pertes de rendement de la culture principale (Tourdonnet et al., 2008 ; Carof et al., 2007 ; Hiltbrunner et al., 2007). Il est donc difficile d'exercer une compétition sur les adventices tout en évitant une compétition trop forte sur la culture principale. Des critères de choix de la plante de couverture doivent donc s'orienter vers (1) des espèces n'entrant pas en compétition avec les adventices pendant la même période que l'espèce principale, (2) des espèces exerçant peu de compétition avec la culture principale pour l'azote (légumineuses) ou réduisant la compétition pour la lumière ou l'eau (espèces plus courtes que l'espèce principale, l'ombrage réduisant la transpiration du couvert), et (3) des espèces ayant une croissance précoce rapide pour une compétition efficace vis à vis des adventices (Liebman et Starver, 2004). Un semis du couvert en même temps que la culture principale ou en décalé (quelques semaines après le semis de la culture principale) permet de réduire la compétition exercée sur la culture commerciale. Le semis décalé peut permettre aussi un contrôle initial (chimique ou physique) des adventices pour faciliter la gestion ultérieure du couvert. Les plantes à courte durée de vie qui sont efficaces vis-à-vis des adventices au tout début du cycle, puis qui entrent en sénescence (par rapport à leur cycle ou à l'effet de conditions climatiques défavorables telles le gel) avant d'entrer en compétition avec la culture principale sont également recherchées.

3.2. Accroître la compétitivité vis-à-vis des adventices via une complémentarité des espèces associées pour les ressources

La complémentarité des espèces associées peut mener à une meilleure capture des ressources (lumière, nutriments) (Louarn et al., 2010 ; Justes et al., 2014). Ainsi, les associations peuvent être plus efficaces que les cultures pures pour piéger des ressources qui se retrouvent non utilisables par les adventices, affectant ainsi leur croissance. Cette meilleure utilisation des ressources peut se produire si les composantes de l'association ont des pics de demande asynchrones, s'exerçant dans des espaces différents (aérien et souterrain), ou utilisent différentes formes d'une même ressource. Ainsi, des différences phénologiques entre espèces peuvent leur permettre d'utiliser les ressources à des périodes différentes (Ofori et Stern, 1987; Willey, 1979). Des différences d'architecture aérienne entre plantes peuvent permettre aux espèces d'occuper l'espace plus efficacement et ainsi augmenter l'interception du rayonnement. Plusieurs travaux soulignent l'importance de la complémentarité pour l'utilisation de la lumière pour expliquer l'effet positif des cultures associées pour la lutte contre les adventices. Les mélanges d'espèces les plus efficaces sont ceux qui interceptent le plus de rayonnement au début du cycle (Liebman et Dick, 1993). Par ailleurs, des espèces qui ont des systèmes racinaires complémentaires (plus ou moins profonds) (Berendse, 1979) peuvent exploiter plus efficacement les ressources.

Dans le cas particulier de l'association légumineuse-non légumineuse, la complémentarité principale se situe dans l'utilisation de deux sources d'azote : l'azote du sol et l'azote atmosphérique. Bien que les légumineuses et non légumineuses utilisent l'azote minéral du sol, la légumineuse a aussi la possibilité de fixer l'azote atmosphérique permettant aux deux espèces de se compléter pour une acquisition optimale de l'azote. Ainsi, des études ont montré une augmentation de 30% de l'acquisition de l'N par l'association orge-pois par rapport aux cultures monospécifiques dans des conditions variées de croissance (Hauggaard-Nielsen et al., 2009). Cette performance relative s'explique à la fois par l'augmentation de l'acquisition d'azote du sol et par l'augmentation de la fixation symbiotique par rapport aux cultures pures. Une meilleure exploitation de l'azote du sol par l'association expliquerait sa plus forte compétitivité vis-à-vis des adventices par rapport à une légumineuse seule en laissant moins d'azote disponible pour leur croissance. Une meilleure maîtrise des adventices est ainsi observée chez les associations d'espèces graminée-légumineuse par rapport à une culture de légumineuse pure, notamment en agriculture biologique (Corre-Hellou et al., 2011). L'infestation, réduite d'un facteur 2 à 5 par rapport à la culture pure de légumineuse, n'est en revanche pas différente de celle observée chez la céréale pure. L'association est très efficace pour réduire la biomasse d'adventices même lorsque la part de céréale dans le mélange est faible (Corre-Hellou et al., 2011). La complémentarité de la céréale et de la légumineuse pour la capture de l'azote entraîne *in fine* une compétition asymétrique sur les adventices quelle que soit la disponibilité en azote (Poggio, 2005 ; Corre-Hellou et al., 2011).

3.3 Réduire les périodes de sol nu ou à faible couverture de sol dans une succession

Semer une culture au sein de la culture précédente plutôt qu'après la récolte de celle-ci permet de réduire la période de sol nu favorable au développement des adventices. Dans ces associations en relais, les cultures sont ensemble une partie du cycle et l'une d'elles reste en place après la récolte ou la destruction de la première. L'espèce restant en place peut être une plante de couverture ou une plante commerciale. C'est le cas par exemple des associations blé-trèfle blanc en relais où le trèfle est semé au printemps dans le blé et reste en place après la récolte. Le trèfle blanc a alors un effet sur les adventices dès la période d'association en réduisant leur densité sans toutefois affecter ni la biomasse des adventices, ni celle du blé du fait de la faible couverture du trèfle blanc. En revanche, le trèfle blanc devient vite efficace pour contrôler la biomasse des adventices après la récolte du blé par une couverture plus rapide que s'il avait été semé après la récolte du blé (Amosse et al., 2013).

En production de semences, ces techniques sont aussi testées. Des espèces telles que la fétuque ou le dactyle (des cultures porte-graines pluriannuelles) sont lentes à s'installer et ont un port peu couvrant qui rend ces couverts peu compétitifs vis-à-vis des adventices. Ces cultures peuvent être semées en même temps qu'un pois, une céréale ou un maïs ce qui leur permet d'être bien implantées à la récolte du couvert ; elles nécessitent ensuite moins de désherbage au cours de leur croissance. Avec la réduction actuelle des solutions herbicides sur ces espèces « mineures », la technique de semis sous couvert apporte de nouvelles opportunités dans le secteur de la production des semences (Deneufbourg, 2010). Par ailleurs, le décalage de semis plus tôt dans la saison, permet d'avoir des conditions pour la germination et la levée plus favorables en évitant des implantations estivales en conditions difficiles (sécheresse notamment).

3.4 Réduire les infestations de plantes parasites

Pour lutter contre une espèce végétale parasite des légumineuses, *Orobanche crenata*, l'association avec le trèfle d'Alexandrie peut être efficace. En effet, des composés allélopathiques exsudés par le trèfle induisent une inhibition de la germination des graines de cette espèce d'orobanche (Fernandez-Aparicio et al., 2010a). De même, en régions tropicales, l'association de céréales hôtes du striga (maïs, sorgho, millet) avec une Fabacée, le *Desmodium*, permet de réduire le développement de l'espèce parasite (Midega et al., 2010). Des isoflavones exsudées par les racines de *Desmodium* entraînent un

phénomène de « germination suicide » des graines du striga : dans un premier temps, leur germination est stimulée, puis inhibent la croissance de la racine (effet « *push-pull* ») (Hooper et al., 2010).

3.5 Modification de la flore adventice par l'association d'espèces cultivées

Les associations d'espèces cultivées peuvent aussi modifier la composition de la communauté d'adventices même si les références sur ce sujet sont encore rares. La hiérarchie des espèces présentes peut être modifiée. Mohler et Liebman (2007) observent dans des associations orge-pois que la suppression d'espèces dominantes est plus forte quand la biomasse du couvert végétal cultivé augmente même si l'effet est davantage dépendant de la compétitivité du couvert dans son ensemble que du nombre d'espèces cultivées présentes. Par ailleurs, l'association modifie les conditions du milieu qui peuvent devenir plus favorables à certaines espèces et défavorables à d'autres. Dans des associations en relais composé de trèfle blanc semé au printemps dans du blé, le couvert perturbe la germination des adventices printanières dans l'association blé-trèfle blanc (Amosse et al., 2013). Dans les cultures associées, l'utilisation des ressources étant souvent différente de celle en cultures pures, les ressources restantes pour les adventices sont aussi différentes. Si la disponibilité en azote du milieu est par exemple modifiée, la composition en espèces faiblement ou fortement nitrophiles peut être impactée. La dynamique de croissance du couvert associé est souvent différente de celle en culture pure. Dans des associations céréale-pois, un démarrage plus rapide du couvert associé aurait un impact sur les adventices hivernales s'installant en même temps que le couvert cultivé. Les adventices hivernales étant davantage réduites, la part des espèces printanières apparaît plus importante dans ces associations (Poggio, 2005). La modification de la communauté d'adventices peut être aussi en lien avec la taille des semences, trait déterminant pour la croissance précoce et la compétition avec le couvert cultivé au départ, mais aussi pour la résistance à l'inhibition de substances allélopathiques pouvant être émises par une plante de l'association (Liebmann et Davis, 1999 ; Körner et al., 2008).

3.6 Des difficultés à prendre en compte

Même si les agriculteurs pratiquant des associations (surtout en agriculture biologique) le font prioritairement pour mieux limiter le développement des adventices, paradoxalement, la question de la gestion des adventices est un des principaux freins en agriculture conventionnelle pour l'adoption de cette pratique. Pour les associations où les deux espèces sont récoltées, dans le cas de parcelles sales, se pose souvent le problème de trouver un herbicide homologué sur les deux espèces. De plus, les associations d'espèces en fonction de leur arrangement spatial peuvent rendre souvent difficile le désherbage mécanique. Certains agriculteurs adaptent néanmoins les dates de semis, l'arrangement spatial pour pouvoir mettre en œuvre le désherbage (Pelzer et al., 2014, ce numéro). Par ailleurs, peu de travaux ont étudié les effets des associations sur la gestion des adventices dans les cultures suivantes de la rotation. Dans les essais pluriannuels cités plus haut menés à l'INRA de Grignon, après plusieurs années d'expérimentation, les successions avec association ont montré des niveaux d'infestation par les adventices plus importants que les successions de cultures seules, du fait qu'aucun herbicide n'est homologué pour les associations pois-blé d'hiver.

4. Des interactions bilatérales entre associations végétales et organismes du sol

Les interactions avec les organismes du sol sont susceptibles de modifier les équilibres entre espèces végétales d'une association, notamment en modifiant les rapports de compétition, de complémentarité et/ou de facilitation qui s'établissent entre elles.

Un exemple souvent évoqué dans les associations à base de légumineuses est l'importance de la symbiose avec les bactéries du sol de la famille des Rhizobiacées, et l'efficacité de la fixation biologique de l'azote atmosphérique. En culture associée, la contribution de la fixation symbiotique est plus forte qu'en culture pure ; par ailleurs plus la fixation symbiotique est élevée, plus l'association est

productive par rapport aux cultures pures, ceci est encore plus vrai quand le milieu est pauvre en azote (Corre-Hellou et al., 2006 ; Naudin et al., 2010). On peut encore citer le cas de certaines bactéries, comme les *Azospirillum*, pouvant avoir des effets stimulants sur le développement des racines et modifiant leur architecture et par conséquent, les interactions entre systèmes souterrains puis aériens des espèces de l'association (Mantelin et Touraine, 2004). En facilitant la croissance d'une espèce végétale dans des situations de stress hydrique ou de faible disponibilité en phosphore, les mycorhizes peuvent parfois favoriser une espèce au détriment de l'autre (Smith et al., 2011).

Par ailleurs, il semble que l'association d'espèces végétales puisse conduire à une augmentation de la biomasse microbienne au sein de la rhizosphère favorable à la nutrition du couvert végétal, par comparaison aux cultures pures. Par exemple, Sheng et al. (2012) ont mis en évidence une augmentation de la taille des populations microbiennes dans la rhizosphère des associations pastèque-poivron en comparaison des cultures pures de pastèques, s'accompagnant d'une meilleure alimentation en magnésium des plantes et d'un meilleur rendement. L'entremêlement des racines des espèces associées conduit aussi à une modification de la structure des communautés rhizosphériques pouvant avoir un impact sur l'évolution de l'association d'espèces (Hinsinger et al., 2011).

La faune du sol (en particulier les vers de terre et les collemboles) est largement reconnue pour son action sur la décomposition de la matière organique. Ces décomposeurs influencent indirectement la croissance des plantes en augmentant la disponibilité des nutriments et en modifiant les communautés de microorganismes au sein de la rhizosphère (e.g. Kreuzer et al., 2004). Les vers de terre sont connus pour augmenter la disponibilité en azote minéral du sol pour les plantes (Scheu, 2003) et leur activité de fouissage structure l'environnement racinaire des plantes. Plus récemment, des travaux réalisés avec des espèces de vers de terre dont l'activité se situe autour des systèmes racinaires (vers de terre dits endogés), montrent que ces derniers peuvent modifier le rapport de biomasse entre partie aérienne et partie souterraine des plantes, avec des conséquences sur les rapports de compétition / facilitation et de complémentarités dans les associations végétales. Par exemple, dans l'association pois-chiche - blé dur, Coulis et al. (2014) rapportent que le ver de terre endogé *Apporectodea caliginosa* induit une augmentation de ce rapport partie aérienne sur partie souterraine des plantes associées en comparaison de témoins sans vers de terre. Un autre exemple d'effets des vers de terre endogés est la modification du cycle du phosphore avec pour conséquence une réduction de la compétition pour les ressources du sol entre les espèces associées (en particulier P et N). En outre, ces espèces qui exploitent largement le sol rhizosphérique, peuvent induire des modifications du développement racinaire. Ainsi, Puga-Freitas et al. (2012) ont pu mettre en évidence que la présence de vers de terre endogés stimule la croissance des systèmes racinaires d'*Arabidopsis thaliana* mutants dont le transport des auxines, molécules essentielles pour le développement racinaire, est altéré. De tels résultats peuvent être mis en relation avec la présence de composés auxiniques identifiés dans les fécès d'*A. caliginosa*. Par ailleurs, des expérimentations menées au sein de l'Unité de Recherche 'Légumineuses, Ecophysiologie Végétale, Agroécologie' (LEVA) de l'ESA d'Angers ont montré que, dans les associations pois-blé dur, *A. caliginosa* peut induire une réduction significative de la longueur du système racinaire du pois (de l'ordre de 25%) par rapport à une situation sans vers de terre, et ce, sans impact significatif sur la quantité d'azote atmosphérique fixé (Fustec et al., 2014). Le nombre de racines latérales du système racinaire du pois se trouve aussi significativement réduit en présence des vers de terre. Là encore, ces effets sont de nature à modifier les interactions entre espèces au sein de l'association, d'autant que la longueur et le nombre de racines latérales du système racinaire du blé dur associé au pois n'ont pas été modifiés de manière significative. D'autres Invertébrés du sol comme les collemboles, sont à même de modifier le développement des organes végétaux (Scheu et al., 1999). Kreuzer et al. (2004) ont ainsi montré que l'interaction entre collemboles et vers de terre endogés peut modifier les relations de compétitions entre *Poa annua* et *Trifolium repens*.

Conclusions et perspectives

De nombreuses interactions biotiques sont en jeu dans les associations végétales. Les mécanismes les plus étudiés sont ceux impliqués dans la régulation des bioagresseurs. Certains mécanismes sont communs à la fois aux maladies, aux ravageurs et aux adventices tels que l'effet de barrière physique ou l'effet du couvert sur le microclimat même si les caractéristiques, l'intensité et la période où ces facteurs interviennent ne sont pas les mêmes en fonction des organismes impliqués. Il paraît intéressant de souligner les liens qu'il peut y avoir entre le fonctionnement de l'association en terme de partage des ressources et en terme d'interactions avec les facteurs biotiques. En revanche, il serait nécessaire d'explorer davantage les interactions entre différents facteurs biotiques.

Les effets observés ne sont pas seulement liés à l'augmentation de la diversité d'espèces mais aussi à des combinaisons de pratiques (choix des espèces, des génotypes, dates et densités de semis, fertilisation, arrangements spatiaux...). Ces associations sont cultivées pour des objectifs très variés et parfois la gestion des bioagresseurs peut amener à des choix de conduite différents d'une gestion strictement orientée sur la production du mélange. Il est donc essentiel de clarifier les objectifs et de faire des compromis dans le choix des leviers pour les atteindre. En fonction des types d'associations (récolte des deux espèces, associations en relais, intégration de couverts vivants...), les processus en jeu peuvent différer et le rôle de chaque espèce par rapport à la gestion des facteurs biotiques peut varier. Enfin, les effets peuvent varier suivant les échelles temporelles et spatiales considérées. Des effets positifs peuvent être observés à l'échelle annuelle mais l'inverse peut s'observer à l'échelle pluriannuelle. Plusieurs essais montrent des effets positifs sur les bioagresseurs ; en revanche, peu de travaux ont quantifié la réduction de l'usage de produits phytosanitaires que les associations peuvent permettre, alors que la réduction de l'usage des intrants azotés a été beaucoup plus documentée (cas des associations légumineuse-non légumineuse).

Cet article met aussi en avant des résultats nouveaux sur les interactions avec les organismes du sol. Les interactions sont complexes et beaucoup d'éléments restent à éclaircir mais l'analyse des organismes du sol en interaction avec la diversité cultivée apparaît une voie de recherche prometteuse ; les premiers résultats montrant des impacts forts sur le fonctionnement des associations végétales. Certains microorganismes du sol ne peuvent être cultivés en laboratoire, limitant l'acquisition de connaissances nouvelles pour mieux maîtriser les écosystèmes microbiens du sol. Les nouvelles approches méta-omiques permettent de s'affranchir de cette étape et devraient permettre de mieux appréhender ces systèmes complexes (méta-programme MEM de l'INRA).

Même si les travaux de recherche sur les facteurs biotiques se développent sur une diversité de combinaisons d'espèces, ils restent encore rares et doivent se poursuivre tout en s'appuyant sur les observations (réussites et échecs) des agriculteurs testant déjà diverses associations et sur plusieurs essais dans les conditions agricoles locales avant leur déploiement pour un objectif donné bien identifié.

Références bibliographiques

Altieri M.A., Letourneau D.K., 1982. Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Protection* 1, 405-430.

Altieri M.A., Liebman M., 1986. Insect, Weed and Plant Disease Management in Multiple Cropping Systems. In: C.A. Francis (Ed). *Multiple Cropping Systems*. MacMillan Publ. Co., New York USA., pp. 183-218

Amossé C., Jeuffroy M.H., Celette F., David C., 2013. Relay-intercropped forage legumes help to control weeds in organic grain production. *European Journal of Agronomy* 49, 158-167.

Awmack C.S., Leather R.-S., 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* 47, 817-844.

- Bach C.E., 1981. Host plant growth form and diversity; effects on abundance and feeding preference of a specialist herbivore, *Acalymma vittata* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia* 50, 370-375.
- Baker E.F.I., Norman D.W., 1975. Cropping systems in Northern Nigeria. In International Rice Research Institute International Rice Research Institute, Symposium on Cropping Systems Research and Development for the Asian Rice Farmer. Los Baños, Philippines. pp. 334-361
- Baumann D.T., Kropf M.J., Bastiaans L., 2000. Intercropping leeks to suppress weeds. *Weed Research* 40, 361-376.
- Bedoussac L., 2009. Analyse du fonctionnement des performances des associations blé dur-pois d'hiver et blé dur-féverole d'hiver pour la conception d'itinéraires techniques adaptés à différents objectifs de production en systèmes bas-intrants. Thèse de doctorat, Université de Toulouse, 211 p.
- Berendse F., 1979. Competition between plant populations with different rooting depths. *Oecologia* 43, 19-26.
- Bhowmik P.C., 2003. Challenges and opportunities in implementing allelopathy for natural weed management. *Crop Protection* 22, 661-671.
- Biarnès V., Gaillard B., Jeuffroy M.H., Guichard L., Hellou G., 2008. Céréales et légumineuses: une association pour produire du blé avec peu d'intrants ? *Perspectives Agricoles* 347, 52-55.
- Bjorkman M., Hamback P.A., Hopkins R.J., Ramert B., 2010. Evaluating the enemies hypothesis in a clover-cabbage intercrop: effects of generalist and specialist natural enemies on the turnip root fly (*Delia floralis*). *Agricultural and Forest Entomology* 12, 123-132.
- Boudreau M.A., 2013. Diseases in intercropping systems. *Annual Review of Phytopathology* 51, 499-519.
- Butault J.P., Dedryver C.A., Gary C., Guichard L., Jacquet F., Meynard J.M., Nicot P., Pitrat M., Reau R., Sauphanor B., Savini I., Volay T., 2010. Ecophyto R&D. Quelles voies pour réduire l'usage des pesticides ? 90 p.
- Carof M., de Tourdonnet S., Saulas P., Le Floch D., Roger-Estrade J., 2007. Undersowing wheat with different living mulches in a no-till system. I. Yield analysis. *Agronomy for Sustainable Development* 27 (4), 347-356.
- Chittka L., Döring T.F., 2007. Are autumn foliage colour red signals to aphids? *PLoS Biology* 5, 1640-1644.
- Corre-Hellou G., Dibet A., Aveline A., Crozat Y., 2004. Le pois dans des systèmes à faibles intrants: cultures pures ou associées? *Perspectives Agricoles* 306, 8-10.
- Corre-Hellou G., Fustec J., Crozat Y., 2006. Interspecific competition for soil N and its interaction with N₂ fixation, leaf expansion and crop growth in pea-barley intercrops. *Plant and Soil* 282, 195-208.
- Corre-Hellou G., Dibet A., Hauggaard-Nielsen H., Crozat Y., Gooding M., Ambus P., Dahlmann C., von Fragstein P., Pristeri A., Monti M., Jensen E.S., 2011. The competitive ability of pea-barley intercrops against weeds and the interactions with crop productivity and soil N availability. *Field Crops Research* 122, 264-272.
- Coulis M., Bernard L., Gérard F., Hinsinger P., Plassard C., Villeneuve M., Blanchart E., 2014. Endogeic earthworms modify soil phosphorus, plant growth and interactions in a legume-cereal intercrop. *Plant and Soil* 379, 149-160.
- Deneufbourg F., 2010. Implantation des légumineuses. Vers de nouvelles solutions à moindre coût. *Bulletin semences* 213, 20-23.
- Elliot N., Onstad D.W., Brewer M.J., 1998. History and Ecological basis for areawide pest management. In: Opendor Koul, Gerrit W. Cuperus, and Norman Elliot (Eds), *Areawide Pest Management: Theory and Implementation*. CAB International, Oxfordshire, UK, Cambridge, USA. pp. 15-33.
- Fernández-Aparicio M., Emeran A.A., Rubiales D., 2010a. Inter-cropping with berseem clover (*Trifolium alexandrinum*) reduces infection by *Orobanche crenata* in legumes. *Crop Protection* 29, 867-871.

- Fernandez-Aparicio M., Amri M., Kharrat M., Rubiales D., 2010b. Intercropping reduces *Mycosphaerella pinodes* severity and delays upward progress on the pea plant. *Crop protection* 29, 744-750.
- Fernandez-Aparicio M., Amri M., Kharrat M., Rubiales D., 2011. Effect of crop mixtures on chocolate spot development on faba bean grown in mediterranean climates. *Crop protection* 30, 1015-1023.
- Finch S., Collier R.H., 2000. Host-plant selection by insects - a theory based on 'appropriate/inappropriate landings' by pest insects of cruciferous plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 96, 91-102.
- Fustec J., Jamont M., Joly F.-X., Piva G., Cannavacciuolo M., Cassagne N., 2014. Measuring nitrogen transfer in annual intercrops. In proceedings of the European Society for Agronomy Congress. ESA2014 25-29 August 2014, Debrecen, Hungary, 2 p.
- Gao X, Wu M, Xu R, Wang X, Pan R, et al. (2014) Root Interactions in a Maize/Soybean Intercropping System Control Soybean Soil-Borne Disease, Red Crown Rot. *PLoS ONE* 9(5).
- Hao W.Y., Ren L.X., Ran W., Shen Q.R., 2010. Allelopathic effects of root exudates from watermelon and rice plants on *Fusarium oxysporum* f.sp. *niveum*. *Plant and Soil* 336, 485-497.
- Hasse V., Litsinger J.A., 1981. The influence of vegetational diversity on host finding and larval survivorship of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis*. IRR Seminar, Los Baños, Philippines.
- Hauggaard-Nielsen H., Gooding M., Ambus P., Corre-Hellou G., Crozat Y., Dahlmann C., Dibet A., Von Fragstein P., Pristeri A., Monti M., Jensen E.S., 2009. Pea-barley intercropping for efficient symbiotic N₂-fixation, soil N acquisition and use of other nutrients in European organic cropping systems. *Field Crops Research* 113 (1), 64-71
- Hiltbrunner J., Liedgens M., Bloch L., Stamp P., Streit B., 2007. Legume cover crops as living mulches for winter wheat: Components of biomass and the control of weeds. *European Journal of Agronomy* 26 (1), 21-29
- Hinsinger P., Betencourt E., Bernard L., Brauman A., Plassard C., Shen J., Tang X., Zhang F., 2011. P for Two, Sharing a Scarce Resource: Soil Phosphorus Acquisition in the Rhizosphere of Intercropped Species. *Plant Physiology*, 156, 1078-1086.
- Honek A., 1986. Habitat studies of aphid predators. In: I. Hodek (Ed.), *Ecology of Aphidophaga*. Academia, Prague, Czechoslovakia. pp. 263-272
- Hooks C.R.R., Johnson M.W. 2001. Broccoli growth parameters and level of head infestations in simple and mixed plantings: Impact of increased flora diversification. *Annals of Applied Biology* 138, 269-280.
- Hooper A.M., Tsanuo M.K., Chamberlain K., Tittcomb K., Scholes J., Hassanali A., Khan Z.R., Pickett J.A., 2010. Isoschaftoside, a C-glycosylflavonoid from *Desmodium uncinatum* root exudate, is an allelochemical against the development of *Striga*. *Phytochemistry* 71, 904-908.
- INTERCROP, 2006. Intercropping of cereals and grain legumes for increased production, weed control, improved product quality and prevention of N-losses in European organic farming systems - Final report.
- Jamont M., Dubois-Pot C., Jaloux B., 2014. Nectar provisioning close to host patches increases parasitoid recruitment, retention and host parasitism. *Basic and Applied Ecology* 15, 151-160.
- Justes E., Bedoussac L., Corre-Hellou G., Fustec J., Hinsinger P., Jeuffroy M.H., Journet E.P., Louarn G., Naudin C., Pelzer E., 2014. *Innovations Agronomiques* 40, 1-24
- Karban R., Myers J.H., 1989. Induced plant responses to herbivory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 20, 331-348.
- Körner C., Stöcklin J., Reuther-Thiébaud L., Pelaez-Riedl S., 2008. Small differences in arrival time influence composition and productivity of plant communities. *New Phytologist* 177 (3); 698-705.
- Kreuzer K., Bonkowski M., Langel R., Scheu S., 2004. Decomposer animals (Lumbricidae, Collembola) and organic matter distribution affect the performance of *Lolium perenne* (Poaceae) and *Trifolium repens* (Fabaceae). *Soil Biology & Biochemistry* 36, 2005-2011.

- Langer V., Kinane J., Lyngkjær M., 2007. Intercropping for pest management: the ecological concept. In Koul O, Cuperus GW, editors, Ecologically based integrated pest management. Wallingford: CABI Publishing, pp. 74-109.
- Liebman M., Davis A.S., 2000. Integration of soil, crop and weed management in low-external-input farming systems. *Weed Research* 40, 27-47.
- Liebman M., Dyck E., 1993. Crop Rotation and Intercropping Strategies for Weed Management. *Ecological Applications* 3, 92-122.
- Liebman M., Staver C.P., 2004. Crop diversification for weed management. In: M. Liebman, C.L Mohler, C.P Staver (Eds), *Ecological management of agricultural weeds*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp.322-374.
- Louarn G., Corre-Hellou G., Fustec J., Lô-Pelzer E., Julier B., Litrico I., Hinsinger P., Lecomte C., 2010. Déterminants écologiques et physiologiques de la productivité et de la stabilité des associations graminées-légumineuses. *Innovations Agronomiques* 11, 79-99.
- Macé K., Morlon P., Munier-Jolain N., Quéré L., 2007. Time scales as a factor in decision-making by French farmers on weed management in annual crops. *Agricultural Systems* 93 (1-3),115-142.
- Malézieux E., Crozat Y., Dupraz C., Laurans M., Makowski D., Ozier-Lafontaine H., Rapidel B., de Tourdonnet S., Valantin-Morison M., 2009. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 29, 43-62.
- Mantelin S., Touraine B., 2004. Plant growth-promoting bacteria and nitrate availability: impacts on root development and nitrate uptake. *Journal of Experimental Botany* 55, 27-34.
- Meiss H., Le Lagadec L., Munier-Jolain N., Waldhardt R., Petit S., 2010. Weed seed predation increases with vegetation cover in perennial forage crops. *Agronomy, Ecosystem, Environment* 138, 10-16.
- Midega C.A.O, Khan Z.R., Amudavi D.A., Pittchar J., Pickett J.A. 2010. Integrated management of *Striga hermonthica* and cereal stemborers in finger millet (*Eleusine coracana* (L.) Gaertn), through intercropping with *Desmodium intortum*. *International Journal Pest Management* 56, 145-151.
- Mohler C.L., Liebman M., 1987. Weed productivity and composition in sole crops and intercrops of barley and field pea. *Journal of Applied Ecology* 24, 685-699.
- Naudin C., Corre-Hellou G., Pineau S., Crozat Y. Jeuffroy M.H., 2010. The effect of various dynamics of N availability on winter pea-wheat intercrops: crop growth, N partitioning and symbiotic N₂ fixation. *Field Crops Research* 119, 2-11.
- Ndzana R.A., Magro A., Bedoussac L., Justes E., Hemptinne J.L., 2014. Is there an associational resistance of winter pea - durum wheat intercrops towards *Acyrtosiphon pisum* Harris? *Journal of Applied Entomology* 138, 577-585.
- Ofori F., Stern W.R., 1987. Cereal-legume intercropping systems. *Advances in Agronomy* 41, 41-90.
- Pelzer E., Bedoussac L., Hellou G., Jeuffroy M.-H., Métivier T., Naudin C., 2014. Association de cultures annuelles combinant une légumineuse et une céréale : retours d'expériences d'agriculteurs et analyse. *Innovations Agronomiques* 40,
- Perfecto I., Vet L.E.M., 2003. Effect of a nonhost plant on the location behavior of two parasitoids: The tritrophic system of *Cotesia* spp. (Hymenoptera : Braconidae), *Pieris rapae* (Lepidoptera : Pieridae), and *Brassica oleraceae*. *Environmental Entomology* 32, 163-174.
- Poggio S.L., 2005. Structure of weed communities occurring in monoculture and intercropping of field pea and barley. *Agriculture, Ecosystem, Environment* 109, 48-58.
- Puga-Freitas R., Barot S., Taconnat L., Renou J.P., Blouin M., 2012. Signal Molecules Mediate the Impact of the Earthworm *Aporrectodea caliginosa* on Growth, Development and Defence of the Plant *Arabidopsis thaliana*. *PloS one*. DOI: 10.1371/journal.pone.0049504
- Raros R.S., 1973. Prospects and problems of integrated pest control in multiple cropping. IRRRI Seminar. Los Baños, Philippines, 15 pp.
- Ren L., Su S., Yang X., Xu Y., Huang Q., Shen Q., 2008. Intercropping with aerobic rice suppressed Fusarium wilt in watermelon. *Soil Biology and Biochemistry* 40 (3), 834-844.

- Risch S.J., Andow D., Altieri M.A., 1983. Agroecosystem diversity and pest control: data, tentative conclusions, and new research directions. *Environmental Entomology* 12, 625–629.
- Root R.B., 1973. The organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards, *Brassica oleracea*. *Ecological Monographs* 43, 95-124.
- Röse U.S.R., Lewis J., Tumlinson J.H., 2006. Extrafloral nectar from cotton (*Gossypium hirsutum*) as a food source for parasitic wasps. *Functional Ecology* 20, 67-74.
- Scheu S., Theenhaus A., Jones T.H., 1999. Links between the detritivore system: effects of earthworms and collembola on plant growth and aphid development. *Oecologia* 119, 541-551.
- Scheu S., 2003. Effects of earthworms on plant growth: patterns and perspectives. *Pedobiologia* 47, 846-856.
- Schoeny A., Jumel S., Rouault F., Lemarchand E., Tivoli B., 2010. Effect and underlying mechanisms of pea-cereal intercropping on the epidemic development of ascochyta blight. *European Journal of Plant Pathology* 126 (3):317-331.
- Sheng P.P., Liu R.J., Li M., 2012. Inoculation with an Arbuscular Mycorrhizal Fungus and Intercropping with Pepper Can Improve Soil Quality and Watermelon Crop Performance in a System Previously Managed by Monoculture. *American-Eurasian Journal of Agriculture and Environmental Science* 12, 1462-1468.
- Siemann E., Tilman D., Haarstad J., Ritchie M., 1998. Experimental Tests of the Dependence of Arthropod Diversity on Plant Diversity. *The American Naturalist* 152, 738-750.
- Smith S.E., Jakobsen I., Grønlund M., Smith F.A., 2011. Roles of Arbuscular Mycorrhizas in Plant Phosphorus Nutrition: Interactions between Pathways of Phosphorus Uptake in Arbuscular Mycorrhizal Roots Have Important Implications for Understanding and Manipulating Plant Phosphorus Acquisition *Plant Physiology* 156, 1050-1057.
- Southwood T.R.E., Brown V.K., Reader P.M., 1979. The relationships of plant and insect diversity in succession. *Biological Journal of the Linnean Society* 12, 327-348.
- Steinmaus S., Elmore C.L., Smith R.J., Donaldson D., Weber E.A., Roncoroni J.A., Miller P.R.M., 2008. Mulched cover crops as an alternative to conventional weed management systems in vineyards. *Weed Research* 48 (3), 273-281.
- Tahvanainen J.C., Root R.B., 1972. The influence of vegetational diversity on the population ecology and a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Crysomelidae). *Oecologia* 10, 321-346.
- Teasdale J.R., Daughtry C.S.T., 1993. Weed suppression by live and desiccated hairy vetch. *Weed Science* 41, 207-212.
- Tenhumberg B., Siekmann G., Keller M.A., 2006. Optimal time allocation in parasitic wasps searching for hosts and food. *Oikos* 113, 121-131.
- Theunissen J., Booij C.J., Lotz L.A.P., 1995. Effects of intercropping white cabbage with clovers on pest infestation and yield. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 74, 7-16.
- Thomas F., 2010. Associations d'espèces. Doper la diversité intraparcellaire pour peser sur les coûts de production. *TCS* 59, 18-28.
- Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M., Siemann E., 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* 277, 1300-1302.
- Tourdonnet S., Shili I., Scorpel E., 2008. Utilisation des mulchs vivants pour la maîtrise des flores adventices. *Innovations Agronomiques* 3, 43-48.
- Tylianakis J.M., Didham R., Wratten S.D., 2004. Improved fitness of aphid parasitoids receiving resource subsidies. *Ecology* 85, 658-666.
- Valantin-Morison M., David C., Cadoux S., Lorin M., Celette F., Amossé C., Basset A., 2014. *Innovations Agronomiques* 40, 93-112
- Willey R.W., 1979. Intercropping - Its importance and Research Needs. Part 1. Competition and Yield advantages. *Field Crop Abstracts* 32, 1-10.

Winkler K., Wackers F.L., Kaufman L.V., Larraz V., van Lenteren J.C., 2009. Nectar exploitation by herbivores and their parasitoids is a function of flower species and relative humidity. *Biological Control* 50, 299-306.

Xuan T.D., Tsuzuki E., Terao H., Matsuo M., Khanh T.D., 2003. Correlation between growth inhibitory exhibition and suspected allelochemicals (phenolic compounds) in the extract of alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Plant Production Science* 6, 165-171.