



HAL
open science

Régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture : identification des déterminants et quantification des effets à différentes échelles temporelles

Alicia Rouge

► To cite this version:

Alicia Rouge. Régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture : identification des déterminants et quantification des effets à différentes échelles temporelles. Sciences du Vivant [q-bio]. Université Bourgogne Franche-Comté, 2023. Français. NNT : 2023UBFCK048 . tel-04551435

HAL Id: tel-04551435

<https://theses.hal.science/tel-04551435>

Submitted on 18 Apr 2024

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

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



THESE DE DOCTORAT DE L'ETABLISSEMENT UNIVERSITE BOURGOGNE FRANCHE-COMTE

PREPAREE A L'UMR AGROECOLOGIE, INRAE BOURGOGNE FRANCHE-COMTE

Ecole doctorale n°554

« Environnements-Santé »

Doctorat de Sciences agronomiques

Par

Alicia ROUGE

**Régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture :
identification des déterminants et quantification des effets
à différentes échelles temporelles**

Thèse présentée et soutenue à Dijon, le 9 novembre 2023

Composition du Jury :

M., Redecker, Dirk	Professeur, Université de Bourgogne, Dijon	Président
Mme, Valantin-Morison, Muriel	Directrice de recherche, INRAE, Paris-Saclay	Rapporteur
M., Alletto, Lionel	Directeur de recherche, INRAE, Toulouse	Rapporteur
Mme, Wirth, Judith	Directrice de recherche, Agroscope, Changins	Examinatrice
M., de Tourdonnet, Stéphane	Professeur, l'Institut Agro Montpellier	Examineur
M., Guillemin, Jean-Philippe	Professeur, l'Institut Agro Dijon	Directeur de thèse
M., Cordeau, Stéphane	Chargé de recherche, INRAE, Dijon	Codirecteur de thèse
Mme, Moreau, Delphine	Directrice de recherche, INRAE, Dijon	Co-encadrante, Invitée

Cette thèse a bénéficié d'un financement par le Ministère en charge de l'agriculture et a été menée au sein de l'UMR Agroécologie, INRAE Bourgogne Franche-Comté à Dijon.

Ce travail a été financé par INRAE, le projet FABER Couv'Herbi de la région Bourgogne Franche-Comté, les projets Casdar VANCOUVER, RAID et ENGAGED financés par le Ministère en charge de l'agriculture, les projets ANR COSAC (ANR-14-CE18-0007) et ANR PPR SPECIFICS (ANR-20-PCPA-0008), les projets Horizon 2020 (no. 727321-IWMPRAISE) et Horizon 2020 ReMIX (N. 727217), le projet COPRAA (avec le soutien financier de l'OFB), la commission Franco-américaine Fulbright et les projets USDA Hatch Appropriations No. PEN04759 et No. 1009362 PEN04600.

REMERCIEMENTS

Le temps est venu de clôturer ce beau chapitre qu'ont été mes trois années de thèse.

L'occasion alors de remercier encore une fois celles et ceux qui ont participé, au plus près ou de plus loin, à cet accomplissement.

A mes collègues en France (et en Espagne)

Je tiens à remercier en premier lieu mes encadrants de thèse, **Jean-Philippe Guillemain**, **Stéphane Cordeau** et **Delphine Moreau** : vous remercier pour votre confiance d'abord, et pour la transmission de vos connaissances et l'enseignement du travail de chercheur. Merci pour votre disponibilité tout au long de ces trois ans de thèse et pour votre enthousiasme lors de nos réguliers « Point thèse Alicia ». Evoluer à vos côtés dans ce marathon intellectuel restera sans doute parmi mes plus belles expériences professionnelles. Je mesure la chance d'avoir pu bénéficier pendant trois ans de votre complémentarité dans l'encadrement de ma thèse. Merci **Jean-Philippe** d'avoir accepté de diriger ma thèse, de m'avoir aidée pour les tâches administratives liées à la thèse (*e.g.* construction du dossier de candidature FCPR, recrutement des stagiaires, impression de la thèse), d'avoir mobilisé les équipes et le matériel nécessaire à la réussite de notre expérimentation au champ et pour tout le temps passé à prélever de la biomasse ou du sol dans cette expérimentation. Merci **Stéphane** pour la codirection de ma thèse, pour la cogestion de notre expérimentation au champ, pour tout le temps passé sur les parcelles à prélever de la biomasse ou faire des relevés de flore, pour toutes tes relectures de nos articles scientifiques et ton aide dans la communication de mes travaux de thèse (*e.g.* colloque, soumission du premier article). Enfin merci à **Delphine**, co-encadrante de ma thèse, pour toutes tes relectures attentives de mes productions écrites (*e.g.* dossier de candidature FCPR, articles, posters, manuscrit), merci pour ta bienveillance et ton écoute, l'équipe a de la chance de t'avoir comme responsable. Enfin, à tous les trois un immense merci pour votre soutien dans tous les projets et étapes liés à ma thèse et merci de ne m'avoir jamais freinée dans mes initiatives. C'était un bonheur et un honneur de travailler avec vous.

Mention spéciale à **Guillaume Adeux**, INRAE a de la chance de te compter parmi ses chercheurs aujourd'hui. Je mesure la chance d'avoir bénéficié de ton aide et ton exemplarité dans les analyses de données et la rédaction de mes deux premiers articles scientifiques, merci.

Un grand merci à **Muriel Valantin-Morison** et **Lionel Alletto** pour avoir accepté d'évaluer mon travail de thèse en tant que rapporteurs, à **Judith Wirth** et **Stéphane de Tourdonnet** pour avoir accepté d'en être les examinateurs et à **Dirk Redecker** pour avoir présidé le jury.

Je remercie le Ministère en charge de l'agriculture pour avoir financé ma thèse. Merci à **Pierre Saï** et l'ensemble des membres du jury de la commission FCPR du CGAAER de m'avoir fait confiance pour la réalisation de cette thèse et merci à **Grégoire Thomas** et **Françoise Lavarde** d'en avoir assuré le suivi.

Je tiens aussi à remercier **Aurélie Gfeller**, **Elena Kazakou**, **Guénaëlle Hellou** et **Sébastien Minette** pour avoir accepté de suivre l'évolution de mes travaux en tant que membres du comité scientifique du suivi de ma thèse. Vos expertises et votre disponibilité m'ont permis de réfléchir et prendre des décisions pour avancer dans mes travaux de thèse.

Merci ensuite à tous ceux qui ont contribué à l'expérimentation au champ menée dans ma thèse, de sa réflexion à sa mise en œuvre. Je remercie plus particulièrement **Hugues Busset**, collègue de choix pour la cogestion de notre expérimentation au champ, **Carole Reibel** pour tous les échantillons de terre analysés, graines pesées, tests de germination des adventices et prélèvements de biomasse sur le terrain et **Annick Matejicek** pour les pas moins de 1 536 échantillons de plantes passés aux analyses CHN. Un grand merci à **Chantal Ducourtieux** pour ton aide au champ et aux analyses de terre, **Eric Pimet** pour les prélèvements de terre et les pique-niques du midi (ton bœuf bourguignon était délicieux), **Frédéric Lombard** pour les prélèvements de terre tout au long de l'expérimentation, **Eric Vieren** pour m'avoir appris à reconnaître les adventices lors de nos relevés de flore sur les parcelles, **Anna Busset** pour tous ces échantillons de plantes pesés et broyés, **Bernard Nicolardot** pour ton aide au champ et les goûters, **Erwan**, **Elodie**, **Romain**, **Pierre** et **Ugo** pour votre aide au champ. Merci aussi à **Valérie Dufayet** et **Maé Guinet** pour votre expertise sur la réflexion de cette expérimentation et **Annick Basset** pour nous avoir conseillé et fourni de super semences de couverts. Enfin et non des moindres, un grand merci à mes deux super stagiaires **Jordane Erhrt** et **Edgar Guenin**, pour votre travail formidable et votre enthousiasme dans la réalisation de vos missions.

Je tiens aussi à remercier toutes celles et ceux qui m'ont donné l'envie de démarrer cette thèse. Merci **Aude Jarabo** et **Alessandra Kirsh**, mes collègues IAE étant passées par la FCPR, pour m'avoir fait découvrir la possibilité de faire une thèse après l'école d'ingénieur. *Muchísimas gracias José Luis González Andújar, Verónica Pedraza Jiménez y María Eva Hernández Plaza por mi estancia en el IAS-CSIC, me disteis el gusto por la investigación en el manejo agroecológico de las malas hierbas. Muchas gracias también José Luis por tu apoyo en mi proyecto de tesis y la obtención de la beca Fulbright.* Enfin, un grand merci à **Sandrine Petit-Michaut** pour m'avoir orienté vers les bons chercheurs de l'UMR Agroécologie quand j'ai pointé le bout de mon nez à INRAE en demandant un stage de fin d'études d'ingénieur et une thèse si affinité.

Je n'oublie pas bien évidemment mes collègues du bâtiment Coste, en 3 ans de thèse j'en ai vu défiler. Merci **Solègne**, ma collègue de bureau préférée, pour toutes nos discussions sur la thèse, l'écologie, nous, etc., souvent autour de bons petits plats. Merci pour ta relecture de dernière minute de ma discussion et bon courage pour ta dernière année de thèse, tu vas la réussir avec brio c'est certain ! Merci **Romain** et **Pierre**, pour vos débats endiablés des pauses déj. Plus sérieusement, merci pour votre soutien dans la réalisation de ma thèse, tant au champ que dans mes phases de doutes à la fin. Merci à tous les potes du beer-time, partis ou encore présents : **Emeric**, **Caroline**, **Alice**, **Béranger**, **Thomas**, **Thibaut**, **Paul**, **Michael**, **Felipe**, **Maël**, **Didac**, **Audrey**, etc., on aura bien rigolé ! On se souviendra notamment de notre victoire

écrasante avec Caro aux fléchettes au pot de thèse d'Emeric, de toutes mes victoires au président, des soirées ou projets de soirées à la jam, des pizzas, kebabs ou burgers bien réconfortants en fin de semaines. Merci aussi aux collègues des pauses café, **Nicolas** (NMJ), **Mathieu** (S), **Mélinda**, **Maé**, **Romain**, **Pierre**, **Solègne**, **Fatallah**, **Nicolas** (C), **Mathieu** (C), **Emilien** et **Emeline** pour les débats et discussions toutes plus intéressantes les unes que les autres. Merci aussi à **Bruno**, pour ta patate, tes extrêmes bienveillance et simplicité font de toi un collègue de choix. Notre séjour à Athènes pour le colloque de l'EWRS, et plus particulièrement au cap Sounion, restera parmi les plus beaux souvenirs de mes années de thèse. Enfin, un merci tout particulier à **Mélinda** et **Emeline**, pour votre gentillesse et votre bienveillance, vous êtes des piliers de la vie en communauté dans notre bâtiment. Je pense notamment à toutes les activités organisées en dehors du travail, les nombreux gâteaux apportés en pauses café, la gestion du compost, etc., merci pour tout ça parce que c'est important.

Enfin, je remercie **Caroline Laval** et **Sandrine Petit** pour nos séances de codéveloppement professionnel avec les Doc' girls qui m'ont permis de prendre du recul et relativiser bien souvent face aux aléas de la thèse ou de la prise de poste, et d'évoluer personnellement. Un merci aussi tout particulier à **Delphine Annocque**, ma prof de fitness préférée, pour m'avoir permis de me vider la tête tout au long de ma thèse. Enfin, merci aux **agents d'INRAE** pour la gestion des missions ou projets liés à ma thèse, je pense notamment à **Samuel Vauchet** pour les missions et **Arnaud Bartet** pour la gestion des soucis informatiques.

For my colleagues in the US

Dear colleagues from Penn State University, I would like to thank you again for your wonderful welcoming in State college. My four months as a visiting scholar in PSU have been one the best experience of my life. I learnt a lot by your side, in agronomy of course, but also about the US cultural habits and history. I would like to thank first my US supervisors, **Carolyn Lowry** and **John Wallace**, for sharing your knowledge and allowing our study to succeed. **Carolyn**, you've been amazing, thank you so much for finding me a home, hosting me in your house (such a beautiful house and family btw), lending me your bike (soooooo useful), finding me an office (not so bad finally), leading our greenhouse experiment, being the photograph for my Fulbright and CV photo, hosting the party for Andrew and Ashley master's graduation and welcoming my parents (such a good memory for us), and riding me back to the airport with a lovely present chosen by Eva. **John**, super head of the weed science team, thanks for leading all our weed cluster meetings and planning some of them outside of the office, it was always really instructive for me. Thank you too for allowing me to attend two of the Organic grower twilight meetings, I was so nice to meet US farmers! Last, but not least, thank you John for the baseball game, my first US great experience, it was such a good way to start building relationships with the weed science team colleagues.

Talking about my colleagues, I'd like to give a special thank you to **Dwight**, for the hat of course, I love it! But above all for the bowling, I couldn't have dreamt about a better departure, thank you so much! You're welcome anytime with Katya to visit the Burgundy vineyards; sure you'll love it! And I definitively have to come back in PSU to tailgate with you! **Brosi, Nasib, Kat**, thank you very much for your help in the greenhouse. A big thank you to **Brosi** for sending me all the data I needed on the CCC experiment, **Katya** for allowing me running all my samples in your new Unicube and **Charlie White** for sharing your knowledge and answering me so quickly when I reached with you for a collaboration at PSU. I also thank **Tosh** who tried to help me with my phone that did not work in the US, and **Caio** for joining the discussions at lunch.

Last but not least, I'd like to thank all my friends, from the US and all over the world that I had the chance to meet at PSU! Particularly **Emma, Andrew** and **Ashley**. Thank you, Emma and Ashley again, for lending me your flats, even without knowing me, when I arrived at State college, it was so kind. Thank you, **Emma**, for everything you shared with me, the GPOC activities, the good places to eat around State college, the bike tour, etc. Thank you, **Andrew**, for helping me integrating quickly in the US, teaching me a lot about your home country/county, Lancaster, riding me all over the county to see the Amish and cultural habits of the citizens. A big thank you to **Raul, Anais, Nasib, Evan, Gabriel, Julian, Guto**, for everything we shared at State college and around, you made my stay unforgettable too.

Many thanks to the **Fulbright** committee which founded this project in the US, **Adam Vanbergen** who helped me preparing the Fulbright grant application, and my English teachers **Leanne Featherstone** and **Nicholas Winn** who helped me improving my English before going to the US.

A mes proches

Merci d'abord à **mes parents**, pour votre soutien dans tous mes projets de vie. Vous qui avez toujours été présents et à l'écoute de mes aventures pendant ces trois ans, jusqu'à partager l'une d'entre elle avec moi en Pennsylvanie. Vous qui m'avez transmis l'amour de la nature et du vivant, que nous avons partagé bien souvent en rando au cours de ces trois dernières années. Vous qui m'avez transmis toutes ces potentiels qui m'ont pendant longtemps perturbée mais qui m'ont permis et me permettent d'accomplir tellement de choses dont je suis fière aujourd'hui. **Papa**, ton organisation, ta rigueur et ta prise de décision me servent d'exemple. Tu as toujours su m'écouter attentivement et trouver les bons mots, toujours raisonnables, dans mes périodes de doute. Merci de m'accompagner dans les prises de décisions essentielles. **Maman**, j'admire ta générosité, ta persévérance et ta passion. Tu es pour moi un exemple d'épanouissement personnel et professionnel. Merci, ma confidente, de me donner les clés pour être imparfaite, mais libre et heureuse ! **A mon frère**, je n'aurai pu rêver d'un meilleur allié dans la vie, merci de m'y accompagner chaque jour. Je suis très fière de toi, de ta personne et ce que tu accomplis. Les instants partagés avec toi et les parents sont essentiels pour moi et m'ont permis de tenir le marathon qu'a été ma thèse.

Ma petite **mamie**, ma meilleure amie de toujours. Merci d'avoir été là toi aussi pendant ces trois ans et de suivre toutes mes aventures. Je suis fière de te voir profiter de la vie à 100%. Merci pour tous les bons moments partagés en famille grâce à toi.

Oncles, tantes, cousins, cousines, merci pour tous les moments que l'on partage ensemble et qui me comblent de joie chaque fois. Je suis fière de vous et vos trajectoires de vie toutes plus différentes et enrichissantes les unes que les autres. Les valeurs de la famille nous lient malgré nos chemins de vie différents et cela est pour moi essentiel.

A **mes amis**, ceux de toujours d'abord, vous qui m'avez vu grandir autant que ma famille, merci de faire partie de ma vie depuis tout ce temps. **Elia**, malgré nos vies à 100 à l'heure, la distance géographique, rien ne nous a jamais délié d'amitié. Toi et ta famille êtes comme ma deuxième famille et je vous remercie pour tout ce qu'on partage. **Popo, Mel, Sosso, Steph**, mes 4 autres doigts de la main, je suis tellement reconnaissante de vous avoir à mes côtés depuis si longtemps. Notre amitié m'a été essentielle pendant ces trois ans comme elle l'est depuis la maternelle et me remplit de fierté !

Pour finir, un grand merci aussi à ma grande famille des **prépa Bio de Carnot ! Mathias, Fabien, Maëlis, François, Sarahlynn, Julia** et **Célia**, la base, merci pour les bons restos, après-midi et vacances passées ensemble qui m'ont permis de m'évader de mon travail de thèse pendant ces trois ans. **Anto, Youyou, Mathilde, Romain, Elie, Julien, Paul, Julia, Lucas, Léa, Marie, Fabrice, Pierre**, mes tchouins préférés, la prépa a été dure mais rien que pour vous ça en valait 1000 fois la peine ! Je suis tellement heureuse de vous avoir dans ma vie pour tout : nos vacances, nos débats, nos discussions plus ou moins profondes... Démarrer chaque nouvelle année avec vous me remplit de joie !

Alors merci à mes proches, famille et amis, pour votre soutien sans faille. L'admiration que vous m'avez portée pendant mes trois années de thèse me remplit de gratitude car jamais toute ma détermination et mon enthousiasme dans mon travail n'auraient existé sans vous. Vous avez aussi grandement contribué à mon évolution personnelle, je vous aime profondément, merci.

En conclusion

Merci mille fois à tous ceux qui ont participé à mon épanouissement total dans mes trois années de thèse car comme j'aime le souligner, pour moi une thèse réussie c'est un bon encadrement, un sujet qui fait sens, un bon environnement de travail, humain et matériel, et un bon équilibre vie pro / vie perso. Je suis extrêmement reconnaissante d'avoir pu bénéficier de tout cela dans ma thèse et d'avoir vécu en accord avec une citation que j'aime beaucoup : « Vis comme si tu devais mourir demain. Apprends comme si tu devais vivre toujours », Ghandi.

TABLE DES MATIERES

Remerciements	1
Valorisations scientifiques	10
Liste des tableaux	12
Liste des figures	15
Liste des annexes	19
Introduction générale	20
Contexte et problématique	24
1 Gestion des adventices en grandes cultures	25
1.1 Les adventices	25
1.1.1 Définition et caractéristiques biologiques	25
1.1.2 Leur assemblage en communauté	27
1.1.3 Services et disservices associés aux adventices	28
1.2 Vers une gestion agroécologique des adventices	30
1.2.1 La nécessité de réduire l'utilisation d'herbicides	30
1.2.2 De la gestion intégrée à la gestion agroécologique des adventices	31
1.2.3 Des difficultés à la mise en œuvre d'une gestion agroécologique des adventices	32
2 Les couverts d'interculture comme levier de gestion agroécologique des adventices en grandes cultures ?	34
2.1 Les couverts d'interculture	34
2.1.1 Définition	34
2.1.2 Services et disservices associés aux couverts d'interculture	35
2.1.3 Utilisation par les agriculteurs	37
2.2 La régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture	39
2.2.1 L'intérêt des scientifiques pour le sujet	39
2.2.2 Connaissances sur les mécanismes de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture	40
2.2.3 Connaissances et fronts de science sur les déterminants et les effets de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture	43
3 Objectifs et questions de recherche	50
Matériel et méthodes : des expérimentations au champ et en serre	52
1 Localisation et dates des expérimentations	53
2 Description des expérimentations	54
2.1 De nombreuses compositions de couverts d'interculture testées	54
2.2 Différentes échelles temporelles étudiées	55
2.3 Des expérimentations factorielles maximisant l'observation d'effets liés aux couverts d'interculture sur les adventices	57
3 Données collectées	59

Résultats	61
Chapitre 1 : Identification des déterminants et quantification des effets de la régulation biologique des adventices par les couverts en interculture	62
Résumé de l'article et messages clés du chapitre 1	63
Abstract	65
1 Introduction	66
2 Material and methods	68
2.1 Site characteristics	68
2.2 Experimental set-up	68
2.3 Biomass sampling and nitrogen quantity	70
2.4 Nitrogen nutrition index	70
2.5 Statistical analysis	71
3 Results	73
3.1 Cover crop biomass, nitrogen quantity and nitrogen nutrition index	73
3.2 Weed biomass, nitrogen quantity and community composition	75
3.3 Weed - cover crop biomass relationship	75
4 Discussion	77
4.1 Increasing resource availability does not ensure a higher weed suppressive effect of cover crop mixtures	77
4.2 Trait complementarity within cover crop mixtures	77
4.3 Influence of cover crop mixtures and soil resources on individual weed species biomass	79
4.4 Practical avenues for improving weed suppression by cover crops	80
5 Conclusion	81
Chapitre 2 : Identification des déterminants et quantification des effets de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture dans deux cultures suivantes	90
Résumé de l'article et messages clés du chapitre 2	91
Abstract	93
1 Introduction	94
2 Material and methods	96
2.1 Site characteristics	96
2.2 Experimental set-up	96
2.3 Cover crop, crop and weed sampling	98
2.4 Data analysis	98
3 Results	99
3.1 First subsequent crop: spring barley	102
3.2 Second subsequent crop: winter linseed	106
3.3 Agronomic pathways for enhanced multiple carry-over effects of cover crops	107
4 Discussion	109
4.1 Are cover crops a suitable tool to suppress weeds in subsequent crops in no-till systems?	109
4.2 Did cover crops improve subsequent crop productivity? How so?	111

4.3	Insights for cover crop-based weed management and crop productivity in no-till systems	112
5	Conclusion	114
Chapitre 3 : Identification et quantification des processus sous-jacents à la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture dans une culture suivante		132
Résumé de l'article et messages clés du chapitre 3		133
	Graphical abstract	135
	Abstract	135
1	Introduction	136
2	Material and methods	137
2.1	Site characteristics	137
2.2	Study set-up	137
2.3	Plant and soil measurements	139
2.4	Statistical analysis	141
3	Results	143
3.1	Quantification of cover crop carry-over effects in the subsequent crop	143
3.2	Disentangling the processes underlying cover crop carry-over effects	146
4	Discussion	149
4.1	A weak cover crop carry-over effects on weeds in the subsequent crop	149
4.2	Cover crop nitrogen supply was the main driver of the subsequent crop productivity	149
4.3	Are cover crops a good option for weed suppression and nitrogen supply in the subsequent crop?	150
5	Conclusion	151
Chapitre 4 : Quantification des effets long terme et médiés par le sol des couverts d'interculture sur la compétition culture-adventices		166
Résumé de l'article et messages clés du chapitre 4		167
	Abstract	169
1	Introduction	170
2	Material and methods	173
2.1	Long-term cover crop field experiment	173
2.2	Greenhouse experiment	173
2.3	Plants and soil assessments	176
2.4	Statistical analysis	177
3	Results	178
3.1	Cover crop legacy effects on weed-maize competition intensity	178
3.2	Cover crop legacy and weed species effects on maize growth	179
3.3	Soil resource availability effects on weed-crop competition	180
4	Discussion	182
4.1	Does cover crop diversity increase soil resource pool diversity?	182
4.2	Can the effects of soil resource pool diversity on crop-weed competition be tested in the greenhouse?	183

4.3	Was the magnitude of weed-crop competition intensity sufficient to test the RPDH?	183
4.4	Potential alternative drivers of weed-crop competition	184
Discussion générale : les couverts d'interculture, un levier de gestion agroécologique des adventices intéressant à mobiliser ?		192
1	Originalités des approches mobilisées dans la thèse	193
1.1	Une étude à différentes échelles temporelles	193
1.2	Des expérimentations innovantes pour maximiser l'observation d'effets liés aux couverts d'interculture sur les adventices	194
1.3	Des approches complémentaires au champ et en serre	194
2	Les nouvelles connaissances apportées	196
2.1	Synthèse des messages clés de la thèse	196
2.2	Un faible effet des couverts d'interculture sur les adventices au-delà de la période d'interculture	198
2.3	Un effet des couverts d'interculture dans la culture suivante lié à la fourniture d'azote	199
3	Faut-il utiliser les couverts d'interculture pour réguler les adventices en grandes cultures ?	201
3.1	Les avantages et inconvénients des couverts d'interculture comparé à un sol nu désherbé	201
3.2	Augmenter la biomasse des couverts d'interculture pour favoriser la régulation biologique des adventices au-delà de l'interculture	202
3.3	Utiliser les couverts d'interculture en combinaison avec d'autres leviers pour gérer durablement les adventices	203
4	Limites et perspectives	205
4.1	Des résultats valables dans les conditions de nos expérimentations	205
4.2	Un besoin de combiner davantage d'approches et de scénarios pédoclimatiques pour augmenter la généralité des résultats	205
Conclusion générale		207
Annexes		208
Références bibliographiques		211

VALORISATIONS SCIENTIFIQUES

Articles scientifiques publiés dans des revues internationales à comité de lecture :

Rouge, A., Adeux, G., Busset, H., Hugard, R., Martin, J., Matejcek, A., Moreau, D., Guillemain, J.-P., Cordeau, S., 2022. Weed suppression in cover crop mixtures under contrasted levels of resource availability. *European Journal of Agronomy* 136, 126499. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2022.126499>.

Rouge, A., Adeux, G., Busset, H., Hugard, R., Martin, J., Matejcek, A., Moreau, D., Guillemain, J.-P., Cordeau, S., 2023. Carry-over effects of cover crops on weeds and crop productivity in no-till systems. *Field Crops Research* 295, 108899. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2023.108899>.

Articles scientifiques en préparation pour des revues internationales à comité de lecture :

Rouge, A., Busset, H., Matejcek, A., Reibel, C., Lombard, F., Pimet, E., Vieren, E., Moreau, D., Guillemain, J.-P., Cordeau, S., In prep. Disentangle the mechanisms underlying cover crop carry-over effects on weed-crop interaction.

Rouge, A., Wallace, J.M., Cordeau, S., Moreau, D., Guillemain, J.-P., Lowry, C., In prep. Soil-mediated effects of cover crops on weed-crop competition.

Articles scientifiques publiés dans des revues nationales :

Adeux, G., Moreau, D., **Rouge, A.**, Guillemain, J.-P., Cordeau, S., 2022. Effets court terme et long terme de l'introduction de couverts végétaux d'interculture et des pratiques associées sur les adventices. *Agronomie, environnement & sociétés*, 12 (1), 26-33. <https://agronomie.asso.fr/aes-12-1-5>.

Cordeau, S., Moreau, D., **Rouge, A.**, Guillemain, J.-P., Adeux, G., 2022. Optimiser la régulation biologique des adventices par l'utilisation de couverts végétaux à l'échelle du système de culture. *Agronomie, environnement & sociétés*, 12 (1), 34-42. <https://agronomie.asso.fr/aes-12-1-6>.

Moreau, D., Adeux, G., **Rouge, A.**, Guillemain, J.-P., Cordeau, S., 2022. Mécanismes de régulation biologique des adventices par les couverts végétaux. *Agronomie, environnement & sociétés*, 12 (1), 18-25. <https://agronomie.asso.fr/aes-12-1-4>.

Communications orales et affichées dans des congrès internationaux :

Rouge, A., Adeux, G., Busset, H., Hugard, R., Martin, J., Matejicek, A., Moreau, D., Guillemain, J.-P., Cordeau, S., 2022. Weed suppression in cover crop mixtures under contrasted levels of resource availability. *19th European Weed Research Society Symposium*, Athens, Greece. (Poster – 1st award)

Rouge, A., Adeux, G., Busset, H., Hugard, R., Martin, J., Matejicek, A., Moreau, D., Guillemain, J.-P., Cordeau, S., 2022. Carry over effects of cover crop mixtures and management practices on subsequent crops and weeds in no-till systems. *19th European Weed Research Society Symposium*, Athens, Greece. (Oral)

Rouge, A., Adeux, G., Busset, H., Hugard, R., Martin, J., Matejicek, A., Moreau, D., Guillemain, J.-P., Cordeau, S., 2022. Weed suppression in cover crop mixtures under contrasted levels of resource availability. *XVII European Society for Agronomy congress*, Potsdam, Germany. (Poster)

Rouge, A., Adeux, G., Busset, H., Hugard, R., Martin, J., Matejicek, A., Moreau, D., Guillemain, J.-P., Cordeau, S., 2022. Carry over effects of cover crop mixtures and management practices on subsequent crops and weeds in no-till. *XVII European Society for Agronomy congress*, Potsdam, Germany. (Poster)

Communications orales et affichées dans des réunions/rencontres nationales :

Rouge, A., Adeux, G., Busset, H., Hugard, R., Martin, J., Matejicek, A., Moreau, D., Guillemain, J.-P., Cordeau, S., Soumis. Régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture dans les cultures suivantes : mythe ou réalité ? *Végéphyll – 25^{ème} conférence du COLUMA*, Orléans, France. (Oral et article)

Rouge, A., 2023. Régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture dans les cultures suivantes : mythe ou réalité ? *AG – COPRAA*, Dijon, France. (Oral)

Rouge, A., 2021. Régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture en fonction du niveau de ressources. *Colloque de restitution du projet RAID*, Dijon, France. (Oral)

Rouge, A., 2021. Effets des couverts d'interculture sur la flore adventice et les performances de deux cultures suivantes en conditions de semis direct. *Colloque de restitution du projet RAID*, Dijon, France. (Oral)

Rouge, A., 2021. Services écosystémiques fournis par les couverts d'interculture pour des systèmes de culture durables : régulation biologique des adventices et performances agronomiques des cultures suivantes. *Forum des jeunes chercheurs*, Université de Bourgogne Franche-Comté, France. (Poster)

Rouge, A., 2021. *Concours national AFAÏA*, 1^{ère} édition, France. (Oral – 3^e prix)

LISTE DES TABLEAUX

Contexte et problématique

Tableau 1. Caractéristiques biologiques de quelques adventices d'après Sicard et al. (2012). 26

Matériel et méthodes

Tableau 2. Espèces choisies pour composer les couverts d'interculture des expérimentations. 54

Résultats

Chapitre 1

Tableaux

Table 1.1. Cover crop (CC) species and seeding rates, used in 2 or 8 CC species mixtures including (leg+) or not (leg-) legumes in year 1 (2016) and 2 (2017). 69

Table 1.2. ANOVA table (type III Wald Chi-Square tests) highlighting the effect of year (as factor), fertilisation (N), irrigation (irr), cover crop mixture (CCm), and all possible interactions between these four factors on cover crop biomass, cover crop nitrogen uptake, cover crop nitrogen nutrition index (NNI), weed biomass and weed nitrogen uptake. 72

Table 1.3. ANOVA table (type III Wald Chi-Square tests) highlighting the effect of year (as factor), cover crop mixture (CCm), cover crop biomass (CC_biomass) and all possible interactions between these three factors on weed biomass. 76

Tableaux supplémentaires

Supp. Table 1.1. Estimation of the residual mineral soil nitrogen (kg N ha^{-1}) after winter wheat harvest, in both fields used for the experiments in year 1 and 2, using the nitrogen balance method (Sainju, 2017). 84

Supp. Table 1.2. Comparisons of five possible random structures (described from #1 to #5) for the six models analysing cover crop biomass, cover crop nitrogen quantity, cover crop nitrogen nutrition index (NNI), weed biomass, weed nitrogen quantity and the relationship between cover crop and weed biomass using Akaike's Information Criterion (AIC). 86

Chapitre 2

Tableau

Table 2.1. ANOVA table (type III Wald Chi-Square tests) highlighting the effect of experiment (exp, as factor), fertilisation (N), irrigation (W), cover crop mixture (CCm), cover crop termination method (term), and all possible interactions between these five factors on weed biomass in crops, crop grain yield and crop grain yield residuals (i.e. after the removal of weed biomass effects). 101

Tableaux supplémentaires

Supp. Table 2.1. Cover crop species and seeding rates, used in 2 or 8 cover crop species mixtures including (leg+) or not (leg-) legumes in experiment 1 (2016-2018) and 2 (2017-2019). 118

Supp. Table 2.2. Identification of the most parsimonious random effect structure for the analysis of weed biomass in crops, crop grain yields, and crop grain yield residuals regressed against cover crop mixture, fertilisation, irrigation, cover crop termination method, experiment and all the interactions between the five latter. 121

Supp. Table 2.3. Identification of the most parsimonious random effect structure for the analysis of weed biomass regressed against total autumn cover crop and weed biomass, cover crop termination method, experiment and all the interaction between the three latter, and crop grain yields regressed against total autumn cover crop and weed nitrogen content, cover crop termination method, experiment and all the interactions between the three latter..... 122

Supp. Table 2.4. ANOVA table (type III Wald Chi-Square tests) highlighting the effect of experiment (exp, as factor), cover crop termination method (term), total autumn cover crop and weed biomass (total_bio) and all possible interactions between these three factors on weed biomass in crops..... 124

Supp. Table 2.5. ANOVA table (type III Wald Chi-Square tests) highlighting the effect of experiment (exp, as factor), cover crop termination method (term), total autumn cover crop and weed nitrogen content (total_N) and all possible interactions between these three factors on crop grain yields. 126

Chapitre 3

Tableaux

Table 3.1. ANOVA table (type III Wald Chi-Square tests) highlighting the effect of site, cover crop treatment (CC), nitrogen fertilisation (N), and all possible interactions between these three factors on weed density at crop vegetative stage, weed biomass, weed nitrogen (N) quantity and weed density at crop flowering, crop biomass, crop nitrogen (N) quantity, crop nitrogen nutrition index (NNI) at crop flowering, and crop yield and crop grain protein rate at crop maturity. 142

Table 3.2. Average (and standard error) weed density at crop vegetative stage and crop flowering, crop biomass (g of dry matter (DM) m⁻²), crop nitrogen quantity (g of nitrogen (N) m⁻²) and crop NNI at crop flowering, and crop yield at crop maturity in each cover crop treatment and sites. 144

Table 3.3. Effect of (i) cover crop and nitrogen fertilisation treatments in each site on average (and standard error) mulch biomass (g of dry matter (DM) m⁻²), mulch nitrogen (N) quantity (g of nitrogen (N) m⁻²) and mulch C/N ratio before cover crop termination, and (ii) cover crop treatment in each site of the study on soil mineral nitrogen (N) (g N m⁻²) before crop sowing. 146

Tableaux supplémentaires

Supp. Table 3.1. Main soil characteristics of the three fields of the study located at Corbigny (47°14'51.8"N 3°37'21.4"E, Site 1), Gemeaux (47°27'35.4"N 5°07'46.5"E, Site 2) and Simandre (46°36'25.8"N 5°00'51.8"E, Site 3), eastern France..... 153

Supp. Table 3.2. Main field operation and sampling dates implemented in each site of the study. 155

Supp. Table 3.3. Cover crop species and seeding rates used in cover crop mixtures in all sites. 156

Supp. Table 3.4. Model selection using the dredge function on the regression of crop biomass against weed biomass, site, cover crop treatment, nitrogen fertilisation, and all the interactions between the four latter..... 158

Supp. Table 3.5. Models used to compose structural equation modeling..... 160

Supp. Table 3.6. Distribution families chosen for each generalised mixed effect models regressing either crop biomass, nitrogen quantity, Nitrogen Nutrition Index (NNI), yield and grain protein rate, weed biomass, weed nitrogen quantity and weed density, mulch biomass, mulch nitrogen quantity and C/N ratio, and soil mineral nitrogen measured before crop sowing and at crop flowering against cover crop mixtures, nitrogen fertilisation and site.	161
Supp. Table 3.7. ANOVA table (type III Wald Chi-Square tests) highlighting the effect of site, cover crop treatment, nitrogen fertilisation, weed biomass, and the interactions between site and either cover crop or weed biomass on crop biomass sampled at crop flowering.	162
Supp. Table 3.8. ANOVA table (type III Wald Chi-Square tests) highlighting the effect of site, cover crop treatment (CC), nitrogen fertilisation (N), and all possible interactions between these three factors on mulch biomass, nitrogen (N) quantity and C/N ratio before cover crop termination, and soil mineral nitrogen measured before crop sowing and at crop flowering.	163
Supp. Table 3.9. Pearson correlation coefficients between mulch biomass, mulch C/N ratio, mulch nitrogen quantity and soil mineral nitrogen measured before crop sowing.	164
Supp. Table 3.10. Summary of structural equation modelling in each site of the study.	165

Chapitre 4

Tableaux

Table 4.1. Main characteristics of the cover crop species chosen for the experiment.	175
Table 4.2. Average (and standard error) of maize biomass (mg) and nitrogen quantity (mg N) measured at biomass sampling in every pot of the greenhouse experiment.	181
Table 4.3. Average (and standard error) of soil nitrogen concentration (%) and carbon/nitrogen (C:N) ratio measured before the greenhouse experiment set-up in every cover crop treatment.	181

Tableaux supplémentaires

Supp. Table 4.1. Cover crop species and seeding rates (kg ha ⁻¹), used in the long-term cover crop field experiment.	186
Supp. Table 4.2. Main field operations for each crop (in yellow) and cover crop (in green) period of the field experiment.	188
Supp. Table 4.3. ANOVA table (type III Wald Chi-Square tests) highlighting the effect of cover crop treatment (CC_treatment, as factor), weed species competitor (weed, as factor), and their interaction on maize and weed biomass and nitrogen (N) quantity, and relative competition intensity (RCI).	190

LISTE DES FIGURES

Introduction générale

Figure 1. Evolution mondiale de a) la production végétale entre 1961 et 2021, b) l'utilisation de produits phytopharmaceutiques entre 1990 et 2021 et c) l'utilisation d'engrais de synthèse entre 1961 et 2020 (FAOSTATS, 2023). 20

Contexte et problématique

Figure 2. Principales étapes du cycle de vie d'une adventice annuelle..... 25

Figure 3. Processus d'assemblage des adventices en communauté d'après Fried (2019). 27

Figure 4. Nuisibilités des adventices dans les agroécosystèmes d'après Cordeau et al. (2018a). 29

Figure 5. Impacts négatifs liés à l'utilisation d'herbicides en grandes cultures..... 30

Figure 6. Exemples de leviers de gestion intégrée des adventices..... 31

Figure 7. Composantes et interactions entre composantes d'un système de gestion agroécologique des adventices d'après Petit et al. (2018). 33

Figure 8. Différents mode d'insertion des couverts d'interculture dans une succession de cultures d'hiver et de printemps d'après Petit et al. (2018). 34

Figure 9. Exemples de services écosystémiques fournis par les couverts d'interculture..... 35

Figure 10. Potentiels services et disservices écosystémiques associés aux plantes de couverts d'interculture selon leur famille botanique. 36

Figure 11. Evolution des modes de gestion de l'interculture en France de 2001 à 2017 d'après Ballot et al. (2022). 37

Figure 12. Évolution du nombre d'articles scientifiques et revues de la littérature traitant à la fois de la régulation biologique, des adventices et des couverts d'interculture au regard de l'intérêt porté à la publication (i.e. nombre total d'articles et revues disponible chaque année, toutes disciplines confondues) entre 1987 et 2022..... 39

Figure 13. Mécanismes de régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture identifiés en interculture et dans la culture suivante. 41

Figure 14. Relations entre a) la biomasse adventice et b) la densité adventice en interculture, en fonction de la biomasse des couverts d'interculture selon la méta-analyse d'Osipitan et al. (2019). 43

Figure 15. Connaissances sur la capacité des couverts d'interculture de graminées à réguler les adventices et potentiels impacts sur la culture suivante 44

Figure 16. Fronts de science sur la capacité des couverts d'interculture multifonctionnels à réguler les adventices sans compromettre la productivité de la culture suivante..... 45

Figure 17. Fronts de science sur la capacité des couverts d'interculture plurispécifiques à réguler biologiquement les adventices en interculture et dans la culture suivante en fonction du niveau de ressources du sol au semis des couverts. 47

Figure 18. La destruction des couverts d'interculture par un labour enfouit la végétation et masque potentiellement les effets des couverts d'interculture sur les adventices de la culture suivante..... 48

Figure 19. Fronts de science sur les effets de méthodes de destruction des couverts d'interculture alternatives au labour et aux herbicides pour la régulation biologique des adventices dans la culture suivante. 49

Figure 20. Schéma général de la thèse : déterminants et effets de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture à différentes échelles temporelles..... 51

Matériel et méthodes

Figure 21. Localisation des expérimentations menées dans la thèse. 53

Figure 22. Échelles temporelles étudiées dans la thèse..... 56

Figure 23. Dispositif expérimental de l'expérimentation au champ de 2016-2019. 57

Figure 24. Dispositif expérimental de l'expérimentation au champ de 2021-2022. 57

Figure 25. Dispositif expérimental de l'expérimentation au champ utilisée pour l'expérimentation en serre de 2022. 58

Figure 26. Dispositif expérimental de l'expérimentation en serre. 58

Figure 27. Mesures effectuées dans chaque expérimentation de la thèse. 60

Résultats

Figure 28. Effets des couverts d'interculture sur les adventices en fonction de leur composition et du niveau de ressources du sol. 63

Chapitre 1

Figures

Figure 1.1. Effect of cover crop mixtures on a) cover crop (CC) biomass (g of dry matter (DM)/m², N=288) and b) weed biomass (N=360). 73

Figure 1.2. Effect of nitrogen fertilisation rate on a) cover crop (CC) biomass (g of dry matter (DM)/m², N=288) and b) weed biomass (N=360) for each combination of CC mixture and year. 74

Figure 1.3. Effect of nitrogen fertilisation rate on cover crop (CC) nitrogen nutrition index (NNI, unitless) (N=288) for each combination of CC mixture and year. 74

Figure 1.4. Interaction between cover crop (CC) mixture biomass (g of dry matter (DM)/m²) and CC mixture identity on weed biomass in year 1 and 2..... 76

Figures supplémentaires

Supp. Fig. 1.1. Distribution of daily rainfall (mm, blue) and average daily temperatures (°C, orange) over the experiments carried out in a) year 1 and b) year 2..... 83

Supp. Fig. 1.2. Experimental design replicated in year 1 and 2 in different fields. 85

Supp. Fig. 1.3. Variations of a) yield of the preceding winter wheat and b) soil resistivity of the top 50 cm soil layer in 1) year 1 and 2) year 2..... 87

Supp. Fig. 1.4. Effect of irrigation rate on a) cover crop (CC) biomass (N=288) and b) weed biomass (N=360) for each combination of CC mixture and year. 88

Supp. Fig. 1.5. Effect of nitrogen fertilisation rate on a) cover crop (CC) nitrogen quantity (N=288) and b) weed nitrogen quantity (N=360) for each combination of CC mixture and year. 88

Supp. Fig. 1.6. Partial redundancy analyses highlighting a) the interaction between irrigation and cover crop (CC) mixture in year 1 and b) the interaction between nitrogen fertilisation and CC mixture in year 2, on the response of individual weed species (named by the EPPO codes, <https://qd.eppo.int/>), after removal of the block effect..... 89

Chapitre 2

Figure 29. Effets des couverts d'interculture sur les adventices et la productivité de deux cultures suivantes en fonction de la composition des couverts, du niveau de ressources disponible au semis des couverts et de la méthode de destruction des couverts..... 91

Figures

Figure 2.1. Relationship between a) spring barley grain yield (at 0% grain moisture) and weed biomass in spring barley (g of dry matter (DM) m⁻², sampled at crop flowering) and b) winter linseed grain yield (at 0% grain moisture) and weed biomass in winter linseed (g DM m⁻², sampled at crop flowering), for both experiment 1 (2016-2018) and 2 (2017-2019). 100

Figure 2.2. Effect of cover crop mixtures, nitrogen and water resources at cover crop sowing and cover crop termination methods on weed biomass in spring barley (g of dry matter (DM) m⁻²). 102

Figure 2.3. Total weed biomass (g of dry matter (DM) m⁻², averaged by plot) and by weed species in the cover crop (CC), spring barley (SB) and winter linseed (WL) succession depending on the cover crop termination method (winter-kill, rolling, herbicide-use) for experiment 1 and 2. 103

Figure 2.4. Effect of cover crop mixtures, nitrogen and water resources at cover crop sowing and cover crop termination methods on spring barley grain yield (at 0% grain moisture)... 104

Figure 2.5. Effect of cover crop mixtures, nitrogen and water resources at cover crop sowing and cover crop termination methods on spring barley grain yield residuals..... 105

Figure 2.6. Synthesis of the effect of cover crop (CC) mixture, soil resource availability and cover crop termination method on weed biomass (at crop flowering) and crop grain yields (at maturity) in a) spring barley and b) winter linseed, for both experiments 1) in 2016-2018 and 2) in 2017-2019. 108

Figures supplémentaires

Supp. Fig. 2.1. Cover crop mixture, soil resource availability, cover crop termination method and their interactive effects on crop productivity and weed biomass in a subsequent two-year crop sequence (in orange)..... 116

Supp. Fig. 2.2. Distribution of monthly rainfall (mm, blue) and average monthly temperatures (°C, orange) over both experiment 1 (2016-2018) and 2 (2017-2019) time periods. 117

Supp. Fig. 2.3. Experimental design replicated in experiment 1 and 2 in two different fields. 119

Supp. Fig. 2.4. Relationship between crop grain yield at maturity and crop biomass at flowering in a) spring barley and b) winter linseed for both experiment 1 (2016-2018) and 2 (2017-2019). 120

Supp. Fig. 2.5. Variations of a) yield of the preceding winter wheat and b) soil resistivity of the top 50 cm soil layer in 1) experiment 1 and 2) experiment 2..... 123

Supp. Fig. 2.6. Relationships between total autumn cover crop and weed biomass measured at cover crop sampling (Total fall biomass (CC+weeds)) and a) weed biomass in spring barley (g of dry matter (DM)/m ²) and b) weed biomass in winter linseed (g DM/m ²).	125
Supp. Fig. 2.7. Relationships between total autumn cover crop and weed nitrogen content measured at cover crop sampling and spring barley grain yield (g/m ² , at 0% grain moisture) in experiment 1 and 2.	127
Supp. Fig. 2.8. Effect of cover crop mixtures, nitrogen and water resources at cover crop sowing and cover crop termination methods on weed biomass in winter linseed (g of dry matter (DM) m ⁻²).	128
Supp. Fig. 2.9. Effect of cover crop mixtures, nitrogen and water resources at cover crop sowing and cover crop termination methods on winter linseed grain yield (at 0% grain moisture). .	129
Supp. Fig. 2.10. Effect of cover crop mixtures, nitrogen and water resources at cover crop sowing and cover crop termination methods on winter linseed grain yield residuals.....	130
Supp. Fig. 2.11. Relationships between total autumn cover crop and weed nitrogen content measured at cover crop sampling and winter linseed grain yield (g/m ² , at 0% grain moisture) for each cover crop termination method.	131

Chapitre 3

Figure 30. Identification et quantification des processus à l'origine de la régulation biologique des adventices dans la culture suivante.	133
---	-----

Figures

Figure 3.1. Objectives of the study.	138
Figure 3.2. Relationship between crop and weed biomass for each combination of cover crop treatment and nitrogen fertilisation in each site of the experiment.	145
Figure 3.3. Identification of the relationships between mulch biomass, mulch C/N ratio and nitrogen quantity, soil mineral nitrogen measured before crop sowing and at crop flowering, weed density at crop vegetative and flowering stages, weed biomass and nitrogen quantity, crop biomass, crop nitrogen quantity and NNI at crop flowering, and crop yield and grain protein rate at crop maturity.	148

Figures supplémentaires

Supp. Fig. 3.1. Distribution of daily rainfall (mm, blue) and average daily temperature (°C, orange) over the course of the experiment in each site of the study.	154
Supp. Fig. 3.2. Experimental design repeated four times in each of the three sites.....	157
Supp. Fig. 3.3. Hypothetical causal relationships between mulch biomass, C/N ratio and nitrogen quantity, soil mineral nitrogen before crop sowing and at crop flowering, weed density at crop vegetative and flowering stages, weed biomass and nitrogen quantity, crop biomass, nitrogen quantity and NNI at crop flowering, and crop yield and grain protein rate at crop maturity.	159

Chapitre 4

Figure 31. Quantification des effets long terme et médiés par le sol des couverts d'interculture sur la compétition culture-adventices.....	167
---	-----

Figures

Figure 4.1. Resource pool diversity hypothesis developed by Smith et al. (2010) adapted to cover crop diversity: a higher cover crop diversity during the fallow period is expected to decrease weed-crop competition intensity in the subsequent crop through soil-mediated effects (*i.e.* an increase of soil resource pool diversity)..... 172

Figure 4.2. Greenhouse experimental set-up..... 174

Figure 4.3. Effect of cover crop diversity on the relative competition intensity (RCI, unitless) between maize and each weed species competitor (*i.e.* *Setaria faberi* and *Amaranthus hybridus*)..... 178

Figure 4.4. Variation of the relative competition intensity (RCI, %) between maize and each weed species competitor (*i.e.* *Setaria faberi* and *Amaranthus hybridus*) for every cover crop treatment..... 179

Figures supplémentaires

Supp. Fig. 4.1. Experimental design of the long-term cover crop experiment located at the Pennsylvania State University Russell E. Larson Agricultural Research Center, Rock Springs, Pennsylvania..... 187

Supp. Fig. 4.2. Daily precipitation (mm) and average daily temperature (°C) during the cover cropping period in 2021-2022..... 189

Supp. Fig. 4.3. Average proportion of cover crop (per species) and weeds in the fall and spring dry aboveground biomass, for each cover crop treatment of the study..... 191

Discussion générale

Figure 32. Synthèse des résultats de la thèse. 197

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1. Poster scientifique présenté au 19^e colloque de l'European Weed Research Society et au XVII^e congrès de l'European Society for Agronomy. 209

Annexe 2. Poster scientifique présenté au XVII^e congrès de l'European Society for Agronomy. 210

INTRODUCTION GENERALE

La production végétale mondiale a augmenté conjointement avec la mécanisation et l'utilisation de produits phytopharmaceutiques et engrais de synthèse depuis les années 1960 (Fig. 1). La mécanisation permet aux agriculteurs de travailler le sol pour gérer les adventices et préparer le lit de semences des cultures. Les produits phytopharmaceutiques (*e.g.* herbicides, insecticides, fongicides) permettent de contrôler les bioagresseurs (*e.g.* adventices, insectes, pathogènes) susceptibles d'impacter la productivité et la qualité des cultures (Oerke, 2006). Les engrais de synthèse (*e.g.* ammonitrates, engrais à base de phosphate et de potasse) apportent au plus proche des besoins des cultures, les éléments minéraux essentiels à leur croissance et développement.

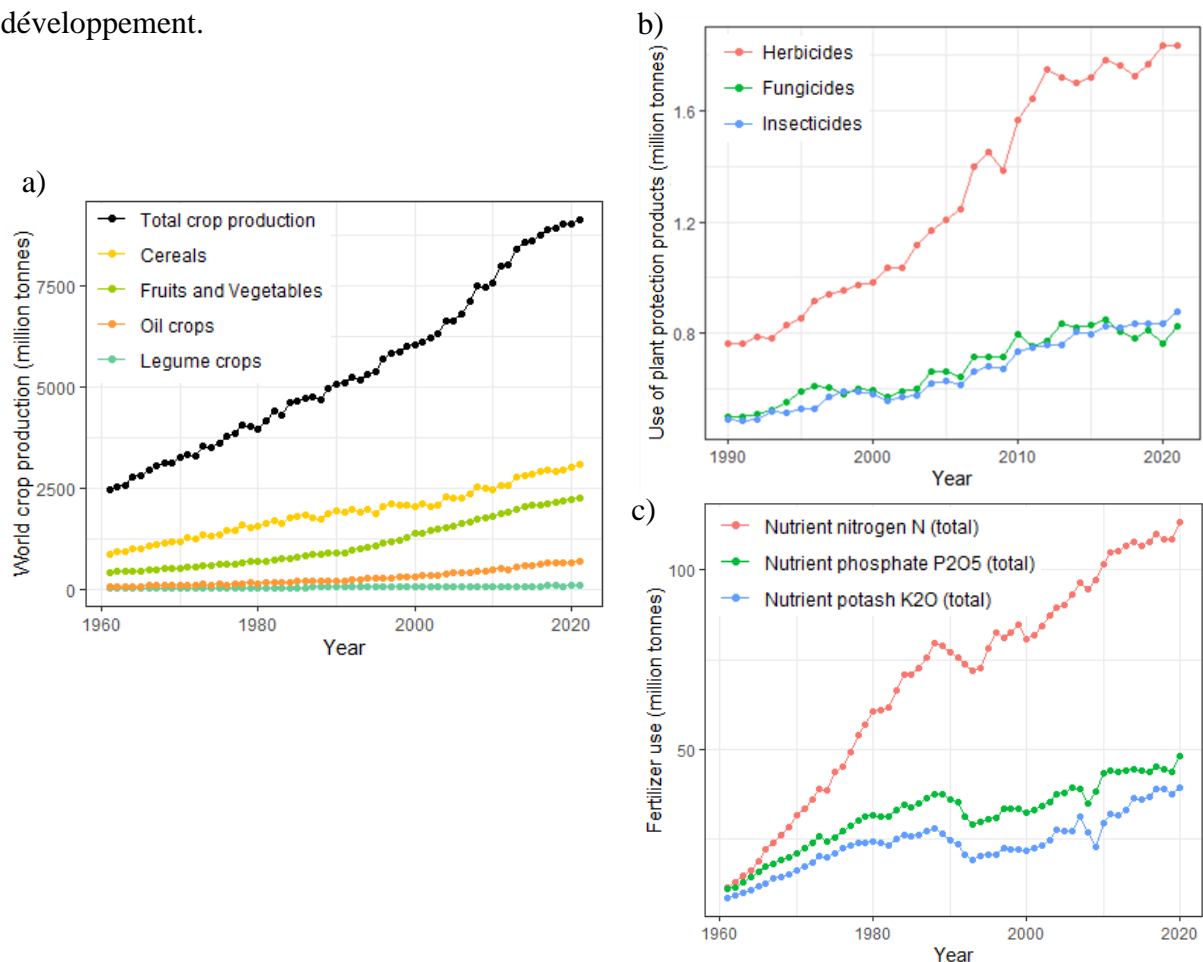


Figure 1. Evolution mondiale de a) la production végétale entre 1961 et 2021, b) l'utilisation de produits phytopharmaceutiques entre 1990 et 2021 et c) l'utilisation d'engrais de synthèse entre 1961 et 2020 (FAOSTATS, 2023).

Cependant, le travail du sol et l'augmentation massive de l'utilisation des produits de synthèse entre 1990 et 2020 (+1 et +63 millions de tonne au total pour les produits phytopharmaceutiques et engrais respectivement, Fig. 1b et 1c) engendrent de nombreux impacts négatifs tels que la contribution au réchauffement climatique (IPCC, 2023), la contamination de l'environnement et par conséquent la perte de biodiversité (IPBES, 2019) et de services écosystémiques (Mamy et al., 2022) ou encore l'augmentation des problèmes de santé publique (Inserm, 2021).

Pour réduire les impacts négatifs liés à cette intensification de l'agriculture, des directives et accords internationaux ont été promulgués et conclus (Directive, 2009/128/EC ; ONU, 2022). La transition vers une agriculture durable, *i.e.* capable de nourrir la population, économiquement rentable et peu impactante sur l'environnement, et ce sur le long terme, est un objectif déjà énoncé il y a plusieurs décennies (Landais, 1998). Cependant, le niveau d'utilisation de produits phytopharmaceutiques et engrais de synthèse a continué d'augmenter de 1990 à 2020 (Fig. 1b et 1c). Récemment, l'observation d'impacts négatifs liés au changement climatique, a renforcé la nécessité de se tourner vers une agriculture durable. L'Union européenne a lancé en 2020 la stratégie de la ferme à la fourchette, pour un système alimentaire plus équitable, sain et respectueux de l'environnement (European Union, 2020). Cette stratégie s'inscrit dans le pacte vert européen, un pacte visant la neutralité climatique en Europe à horizon 2050 (European Commission, 2019). Néanmoins, la transition vers une production agricole durable, moins dépendante des produits de synthèse, prend du temps (European Parliament, 2018) et n'est pas encore suffisamment avancée pour atteindre les objectifs fixés par le pacte vert selon certains scientifiques (Guyomard et al., 2020).

Les herbicides sont la catégorie de produits phytopharmaceutiques la plus utilisée en agriculture dans le monde (Fig. 1b). Réduire leur utilisation est donc un enjeu majeur, notamment en grandes cultures (*i.e.* céréales, oléagineux et protéagineux) qui représentent la majorité des cultures produites dans le monde (Fig. 1a). Les grandes cultures fournissent les produits de base de l'alimentation humaine et sont essentielles pour atteindre l'objectif de nourrir 9,7 milliards d'êtres humains à horizon 2050 (United Nations, 2019). Les herbicides sont utilisés dans ces cultures pour contrôler les adventices, le bioagresseur majeur des cultures. En effet, les adventices sont potentiellement responsables des plus grandes pertes de productivité (en moyenne 34 %), devant les ravageurs et agents phytopathogènes (18 et 16 %, respectivement) (Oerke, 2006). Bien que les herbicides soient une solution efficace, économique et simple d'utilisation pour gérer les adventices, les nombreux impacts négatifs qui leur sont associés et l'augmentation du nombre d'adventices résistantes à ces produits de synthèse (Heap, 2023), nécessitent de recourir à des alternatives. Cependant, il n'existe pas de levier unique de gestion des adventices alternatif aux herbicides aussi efficace que ces derniers. Pour gérer les adventices en grandes cultures tout en réduisant l'utilisation d'herbicides, reconcevoir les systèmes de culture est nécessaire (MacLaren et al., 2020 ; Riemens et al., 2022). Les systèmes de culture, *i.e.* systèmes gérés de manière identique sur des parcelles cultivées et caractérisés par les cultures, leur ordre de succession et l'ensemble des techniques qui leur sont associées pour produire (Sebillotte, 1990), doivent miser sur une gestion agroécologique des adventices, *i.e.* minimiser les impacts négatifs des adventices sur la production agricole tout en maximisant les services qui leurs sont associés et en réduisant le recours aux herbicides (MacLaren et al., 2020).

Le concept de gestion agroécologique des adventices intègre celui de gestion intégrée des adventices selon lequel il faut mobiliser et combiner de multiples leviers de gestion des adventices alternatifs aux herbicides pour limiter les impacts négatifs des adventices sur les cultures et réduire l'utilisation d'herbicides (Liebman et Gallandt, 1997 ; Munier-Jolain, 2018). De nombreux leviers de gestion intégrée des adventices ont été identifiés (Riemens et al., 2022) mais leur mise en œuvre est faible, en raison notamment des pertes potentielles de production agricole. Seule une gestion agroécologique des adventices, misant principalement sur la biodiversité pour réguler les adventices, pourra augmenter la durabilité de l'agriculture (MacLaren et al., 2020). Pour appuyer cette idée, une récente expertise scientifique collective (ESCo) réalisée par INRAE (Tibi et al., 2022), a montré qu'augmenter la diversité végétale dans les agroécosystèmes (*e.g.* associer les cultures, augmenter la diversité des cultures à l'échelle de la succession) favorise la régulation biologique des bioagresseurs des cultures (*i.e.* les interactions biologiques dans l'agroécosystème favorisant la régulation des bioagresseurs [Sagorin et al., 2018]), notamment les adventices. Cette ESCo souligne aussi le fait que miser sur la diversité végétale dans les agroécosystèmes représente un fort potentiel pour assurer la sécurité alimentaire (Tibi et al., 2022). Cependant, des limites organisationnelles (*e.g.* développement de filières pour des cultures inhabituelles, mise en œuvre des politiques et actions publiques en faveur de la transition agroécologique) et de connaissances limitent l'adoption de la gestion agroécologique des adventices par les agriculteurs (Munier-Jolain, 2018 ; MacLaren et al., 2020). Davantage de recherches doivent être menées sur une grande diversité de leviers et de combinaisons de leviers de gestion des adventices pour évaluer leur efficacité dans des contextes de production variés (MacLaren et al., 2020; Riemens et al., 2022).

Un des potentiels leviers de gestion agroécologique des adventices pourrait être les couverts d'interculture (Fernando et Shrestha, 2023). Les couverts d'interculture, plantes cultivées entre la récolte d'une culture de rente et le semis de la culture suivante (*i.e.* pendant la période d'interculture), sont une manière de réintroduire de la diversité cultivée dans les agroécosystèmes. Des revues (Snapp et al., 2005 ; Blanco-Canqui et al., 2015) et analyses quantitatives (Daryanto et al., 2018 ; Shackelford et al., 2019) de la littérature scientifique sur les services écosystémiques fournis par les couverts d'interculture montrent que les couverts d'interculture sont source de nombreux services, dont la régulation biologique des adventices. Des méta-analyses récentes montrent qu'en moyenne, les couverts d'interculture réduisent les adventices en interculture et dans la culture suivante (Osipitan et al., 2018 ; Osipitan et al., 2019). Cependant, les effets des couverts d'interculture sur les adventices sont variables et incertains, en fonction notamment des espèces choisies pour composer les couverts et du contexte de production des agriculteurs (*e.g.* pédoclimat, flore, pratiques agricoles) (Nichols et al., 2020b ; Fernando et Shrestha, 2023). Pour aller plus loin que l'observation de simples effets des couverts d'interculture sur les adventices dans les études, il serait intéressant d'identifier et de quantifier l'importance des processus sous-jacents à ces effets pour améliorer l'utilisation du levier couvert d'interculture pour la régulation biologique des adventices.

Aussi, les études sur la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture à plus long-terme que la culture suivante sont rares. Pourtant, la gestion agroécologique des adventices intègre une vision à long-terme de la régulation des adventices dans les systèmes de culture en raison de la présence de nombreuses semences adventices dans les sols pouvant masquer les effets des couverts d'interculture à court terme. Cette incertitude quant à la capacité des couverts d'interculture à fournir des services tels que la régulation biologique des adventices participe à la faible utilisation des couverts d'interculture par les agriculteurs (Wallander et al., 2021 ; Ballot et al., 2022).

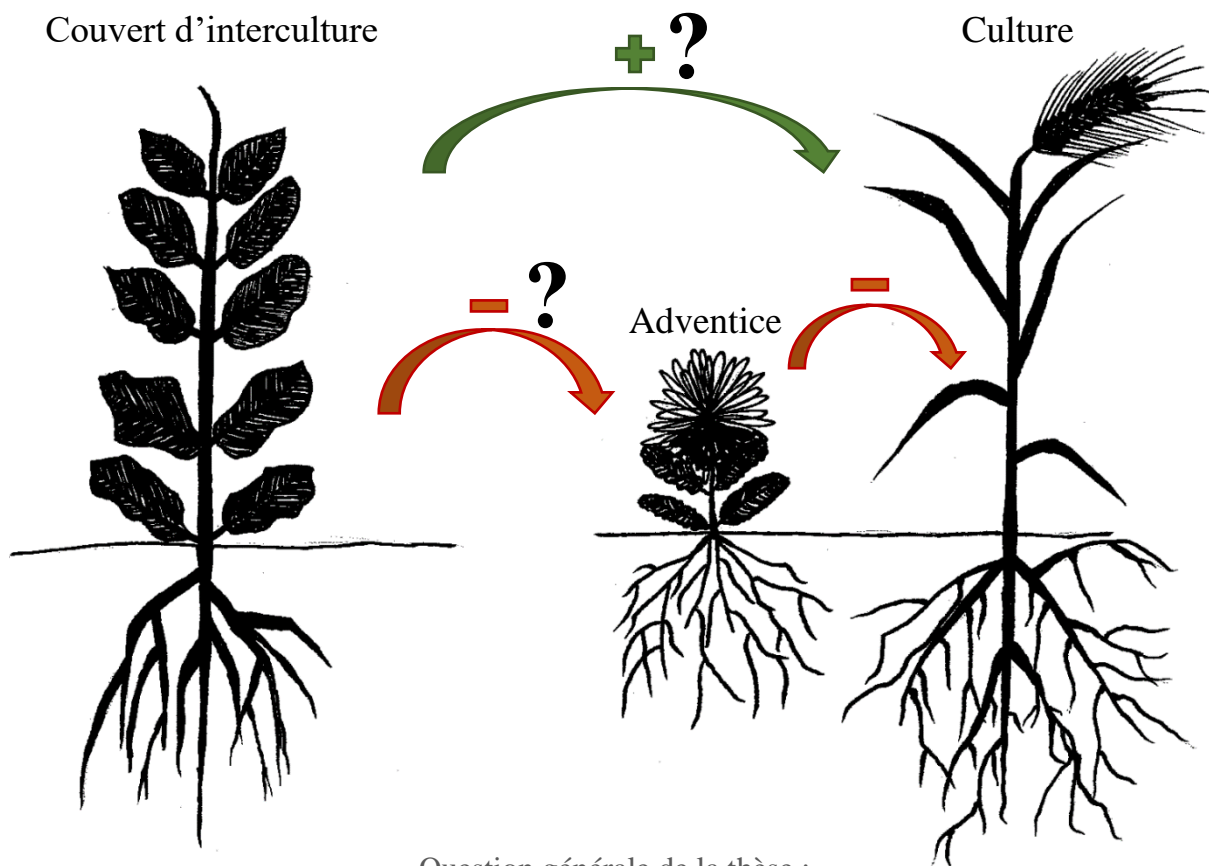
Pour utiliser le levier couvert d'interculture pour la régulation biologique des adventices en grandes cultures, davantage de recherches sont nécessaires pour (1) identifier les déterminants de cette régulation (*e.g.* composition des couverts, méthode de destruction) et quantifier leurs effets seuls et en interaction dans différentes situations de production et échelles temporelles et (2) identifier et quantifier les processus sous-jacents à cette régulation.

L'objectif général de cette thèse sera de fournir des éléments de réponse à ces fronts de science pour alimenter la question de l'efficacité du levier couvert d'interculture pour la régulation biologique des adventices en grandes cultures.

CONTEXTE ET PROBLEMATIQUE

Cette partie introduit la nécessité de gérer agroécologiquement les adventices en grandes cultures et l'intérêt d'étudier le levier couvert d'interculture pour contribuer à cette gestion.

Les connaissances et fronts de science sur les déterminants et effets de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture sont ensuite exposés pour introduire les objectifs et questions de recherche de cette thèse.



Question générale de la thèse :

Les couverts d'interculture sont-ils un levier de régulation biologique des adventices efficace en grandes cultures ?

Illustration : Alicia Rouge

1 GESTION DES ADVENTICES EN GRANDES CULTURES

1.1 LES ADVENTICES

1.1.1 Définition et caractéristiques biologiques

Aucune définition du terme adventice ne fait consensus à ce jour (Bourgeois et al., 2019 ; Zimdahl, 2018). **Dans cette thèse, toute plante qui ne sera pas cultivée intentionnellement au moment où elle sera observée sur une parcelle sera considérée comme adventice.** Une définition basée sur ce que les agriculteurs considèrent comme « mauvaise herbe » d'après Duhamel Du Monceau (1762), sans connotation négative du terme.

En France, environ 1 200 espèces adventices sont répertoriées dans les parcelles cultivées (Jauzein, 1995) et 220 espèces sont jugées comme fréquentes, nuisibles ou préoccupantes (Mamarot et Rodriguez, 2014). Ces adventices sont généralement fréquemment perturbées en raison des nombreuses opérations agricoles qui ont lieu chaque année sur les parcelles (*e.g.* travail du sol, herbicides). Par conséquent, la majeure partie des 220 espèces adventices sont annuelles, *i.e.* elles doivent produire des semences pour se reproduire et effectuent leur cycle de vie (de la germination à la production de semences, Fig. 2) en moins d'un an.

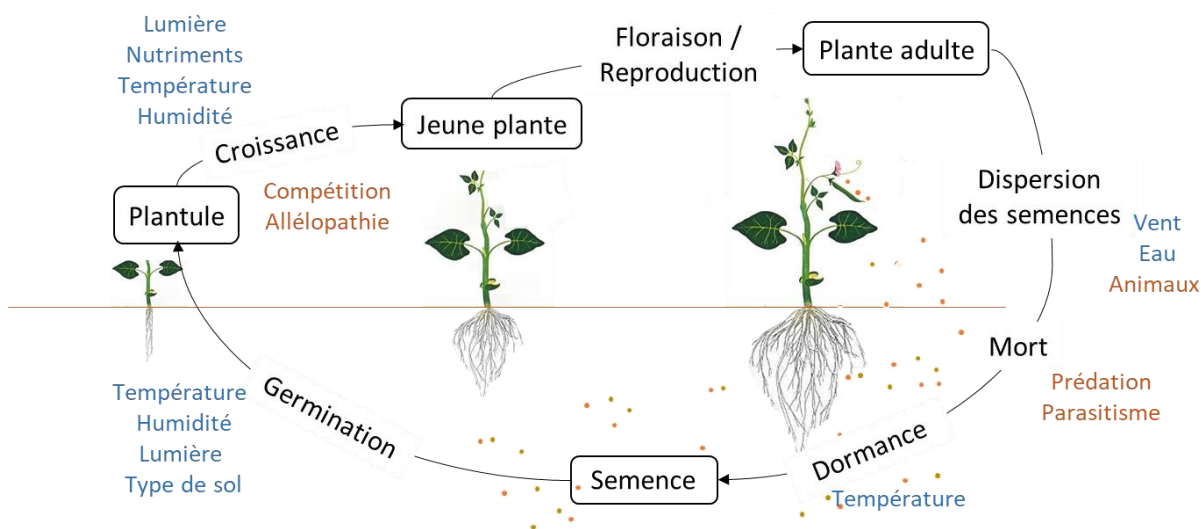


Figure 2. Principales étapes du cycle de vie d'une adventice annuelle.

Ce cycle de vie est influencé par des facteurs **biotiques (en orange)** et **abiotiques (en bleu)**.

Les autres adventices régulièrement trouvées sur les parcelles cultivées sont des espèces vivaces, qui peuvent se maintenir sur les parcelles en se propageant grâce à des organes de réserve souterrains (*e.g.* rhizomes, tubercules, bulbes). Ces adventices peuvent alors se reproduire, non seulement en produisant des semences, mais aussi et pour beaucoup d'entre elles surtout, en renformant de nouveaux individus (clones) à partir d'un fragment de leurs organes souterrains.

Enfin et plus rarement, sont rencontrées des espèces adventices pluriannuelles, qui se comportent généralement comme des vivaces plusieurs années mais doivent produire des semences pour se reproduire et donc se maintenir sur la parcelle.

Sur une parcelle cultivée, les adventices sont majoritairement présentes sous forme de semences dans le sol, *i.e.* dans le stock semencier. Ce stock semencier est souvent alimenté par l'enfouissement dans le sol des semences adventices produites une année, à des profondeurs variables selon le type de travail du sol réalisé sur la parcelle. Dans le sol, les semences peuvent être dormantes (*i.e.* une forme de vie ralentie qui leur permet de passer une période défavorable à l'accomplissement de leur cycle de vie), germer ou mourir. La présence d'une plante adventice sur une parcelle cultivée dépend de sa présence dans le stock semencier, des conditions biotiques et abiotiques de la parcelle (Fig. 2), des opérations agricoles réalisées chaque année et des caractéristiques biologiques propres à chaque espèce adventice (Tab. 1).

Tableau 1. Caractéristiques biologiques de quelques adventices d'après Sicard et al. (2012).

Adventices Nom commun (<i>Nom scientifique</i>)	Profondeur de germination	Période de germination /levée préférentielle	Période de grenaison	Durée de vie des semences dans le sol	Nombre de semences produites par plante
Annuelles					
Vulpin (<i>Alopecurus myosuroides</i>)	4-5 cm	Automne-Hiver, Parfois printemps	Juin à Juillet	3 à 4 ans	1 000 à 10 000
Géranium disséqué (<i>Geranium dissectum</i>)	< 1 cm	Toute l'année	Juillet à Octobre	1 à 4 ans	1 000 à 10 000
Bleuet (<i>Cyanus segetum</i>)	5-6 cm	Automne-Hiver, Parfois printemps	Juillet à Septembre	3 à 4 ans	1 000 à 10 000
Chénopode blanc (<i>Chenopodium album</i>)	2-5 cm	Printemps-Eté	Août à Novembre	6 à 8 ans	1 000 à 10 000
Morelle noire (<i>Solanum nigrum</i>)	2-3 cm	Eté	Août à Novembre	> 10 ans	1 000 à 10 000
Vivaces					
Chardon des champs (<i>Cirsium arvense</i>)	1 à 2 cm	Printemps-Eté	Juillet à Novembre	2 à 3 ans	1 000 à 10 000
Liseron des champs (<i>Convolvulus arvensis</i>)	< 3 cm	Printemps-Eté	Août à Novembre	> 5 ans	< 1 000
Pluriannuelles					
Rumex à feuilles obtuses (<i>Rumex obtusifolius</i>)	< 5 cm	Toute l'année avec pic au printemps et à l'automne	Septembre à Novembre	> 10 ans	1 000 à 10 000
Rumex crépu (<i>Rumex crispus</i>)	< 5 cm			> 10 ans	1 000 à 10 000

1.1.2 Leur assemblage en communauté

Plusieurs plantes adventices de la même espèce forment une population (Begon et Townsend, 2020). L'assemblage de populations vivant dans un même espace et au même moment forme une communauté adventice (Begon et Townsend, 2020). Selon leurs caractéristiques biologiques, les adventices peuvent composer une communauté en franchissant trois processus d'assemblages, ou filtres selon Keddy (1992), qui interagissent entre eux : un filtre de dispersion, un filtre biotique et un filtre abiotique (Fig. 3).

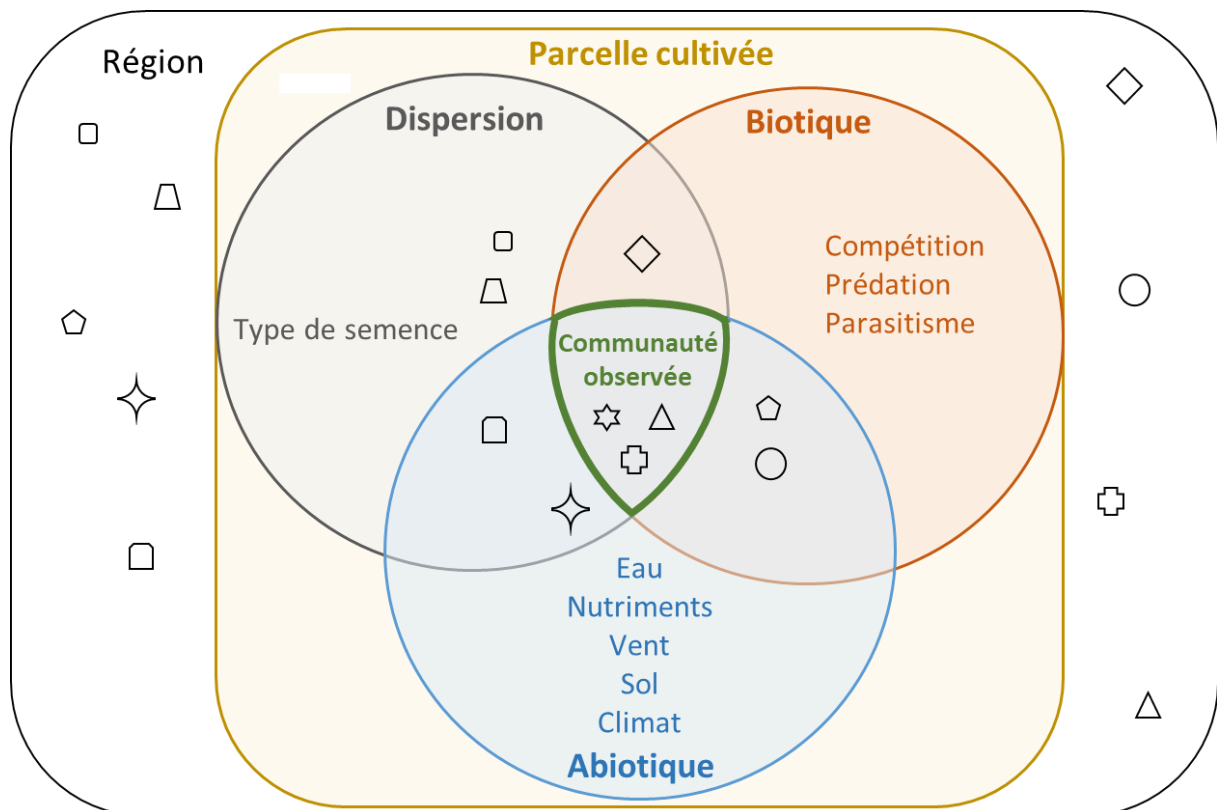


Figure 3. Processus d'assemblage des adventices en communauté d'après Fried (2019).

Les populations d'adventices (symbolisées par différents figurés) présentes au niveau régional doivent passer les filtres **biotique**, **abiotique** et de dispersion pour faire partie de la communauté adventice d'une parcelle.

Par exemple, une adventice présente au niveau régional ne sera pas observée dans la communauté si sa semence n'est pas dispersée sur la parcelle, ce qui va dépendre des caractéristiques biologiques de cette semence (*e.g.* taille, poids) et de la présence ou non d'un agent de transport de la semence (*e.g.* animal [facteur biotique], vent ou eau [facteurs abiotiques]). Aussi, une semence ayant été dispersée sur une parcelle pourra ne pas être observée dans la communauté adventice si les conditions abiotiques (*e.g.* température, humidité, type de sol) ne sont pas favorables à sa germination/croissance et/ou si les conditions biotiques (*e.g.* prédation des semences, compétition avec d'autres plantes) empêchent sa présence.

Les opérations agricoles exercées chaque année sur les parcelles, qui dépendent généralement des pratiques agricoles des agriculteurs (*e.g.* agriculture biologique, de conservation des sols, raisonnée, conventionnelle), affectent les communautés adventices en modifiant les filtres d'assemblage. Par exemples, l'apport fréquent d'engrais azotés modifie les relations de compétition entre plantes présentes sur la parcelle en favorisant les espèces adventices nitrophiles (*i.e.* des espèces favorisées dans les milieux riches en azote et potentiellement très compétitives) (Fried et al., 2009a) ou le choix de cultiver que des cultures d'hiver semées à l'automne favorise des espèces adventices à germination automnale (Fried et al., 2008).

1.1.3 Services et disservices associés aux adventices

Majoritairement considérées comme nuisibles en raison des impacts négatifs observés sur la production agricole (Oerke, 2006), les adventices peuvent aussi apporter des services aux écosystèmes. Les services écosystémiques sont définis par le Millennium-Ecosystem-Assessment (2005) comme étant les avantages que les humains peuvent tirer des écosystèmes pour leur bien-être. Ainsi, dans les agroécosystèmes, les adventices peuvent contribuer par exemple aux services de pollinisation et de contrôle biologique, en attirant des organismes pollinisateurs (Bretagnolle et Gaba, 2015) et prédateurs de semences (Sarabi, 2019), respectivement.

A l'inverse, les disservices écosystémiques sont des fonctions ou propriétés des écosystèmes perçues négativement pour le bien-être des humains (Lyytimäki et Sipilä, 2009). Pour les adventices, trois types de nuisibilités (ou disservices) ont été définies par Caussanel (1989). La nuisibilité primaire directe (Fig. 4), lorsque les adventices réduisent le développement et la croissance d'une culture par compétition pour les ressources (*i.e.* lumière, eau, nutriments) (van Heemst, 1985; Zimdahl, 2004) ou en libérant des composés chimiques dans l'environnement (*i.e.* allélopathie) (Rice, 1984). La nuisibilité primaire indirecte (Fig. 4), lorsque les adventices impactent l'état sanitaire des cultures en constituant un réservoir pour d'autres bioagresseurs des cultures (*e.g.* insectes, agents phytopathogènes) (Gutteridge et al., 2005 ; Smith et al., 2018), en gênant physiquement la récolte (Mézière et al., 2015) ou encore en contaminant la récolte par des fragments de plantes ou semences d'adventices (Walsh et al., 2013). Enfin, la nuisibilité secondaire (Fig. 4), lorsque les adventices impactent les cultures d'une parcelle ou de l'exploitation en atteignant l'étape de production de semences dans leur cycle de vie et réalimentant le stock semencier de la parcelle où elles se trouvent et/ou celui des parcelles avoisinantes.

La compétition pour les ressources est identifiée comme un mécanisme majeur de nuisibilité des adventices sur les cultures (Zimdahl, 2004). La simplification des pratiques agricoles avec le retour fréquent des mêmes cultures dans la rotation, le travail du sol récurrent et l'utilisation de produits phytopharmaceutiques et engrais de synthèse (*i.e.* piliers de l'agriculture dite conventionnelle) a favorisé la présence d'adventices très adaptées aux conditions dans lesquelles les cultures sont cultivées et potentiellement très compétitives.

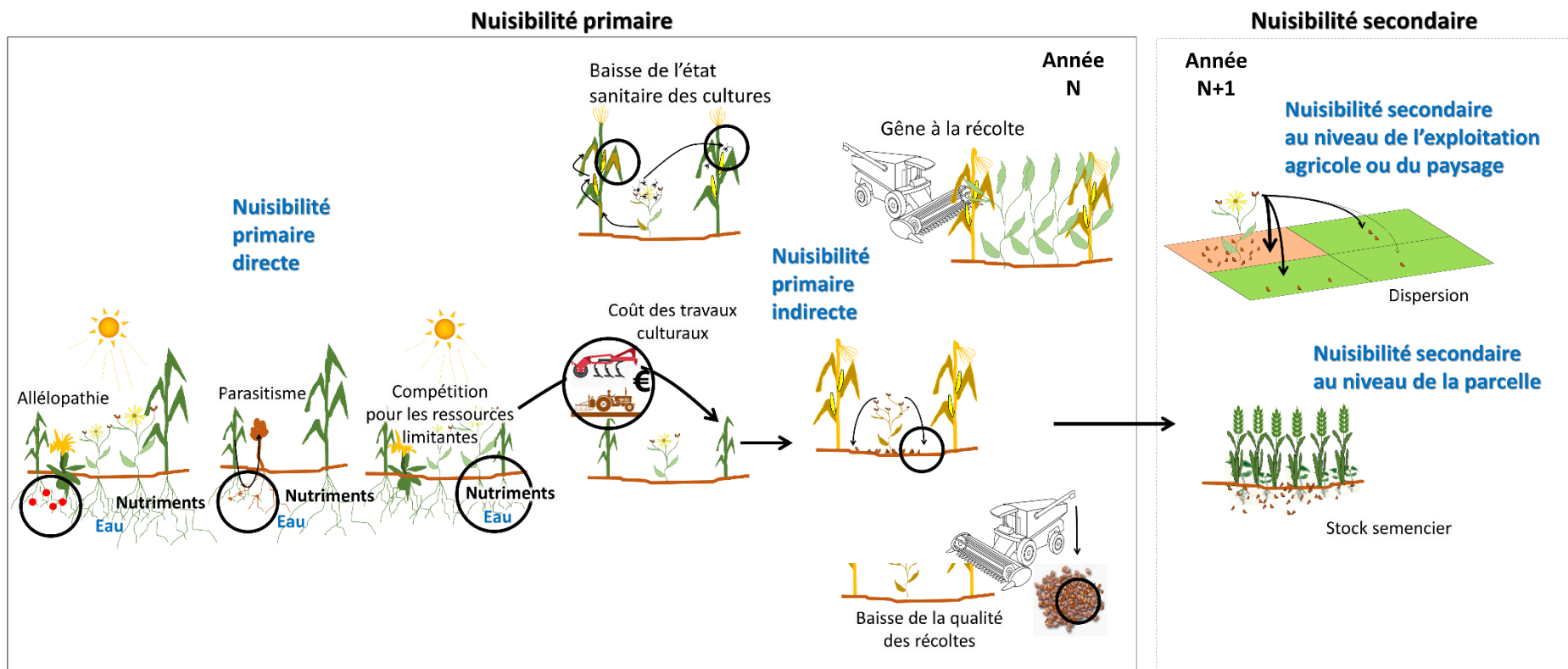


Figure 4. Nuisibilités des adventices dans les agroécosystèmes d'après Cordeau et al. (2018a).

1.2 VERS UNE GESTION AGROECOLOGIQUE DES ADVENTICES

1.2.1 La nécessité de réduire l'utilisation d'herbicides

Les herbicides perturbent ou inhibent des mécanismes biologiques essentiels à la vie des adventices (*e.g.* photosynthèse, synthèse de lipides ou d'acides aminés), entraînant souvent leur mort. Ils sont une solution efficace, peu coûteuse et simple d'utilisation pour désherber les parcelles cultivées. En revanche, l'utilisation répétée d'herbicides depuis des décennies a contaminé chaque compartiment de l'environnement (*i.e.* l'eau, les sols et l'air) (Leenhardt et al., 2023) et cette contamination a des impacts négatifs sur les organismes vivant dans ces milieux (Relyea, 2005 ; Suzawa et Ingraham, 2008). Aussi, les herbicides sont un des facteurs d'augmentation de la prévalence de certaines maladies humaines (*e.g.* cancers, Parkinson) (Kogevinas et al., 1997 ; McCormack et al., 2002 ; Guyton et al., 2015). En raison des multiples impacts négatifs engendrés par l'utilisation d'herbicides (Fig. 5), le nombre de substances actives herbicides disponibles sur le marché européen ne cesse d'être réduit depuis 2003 (Chauvel et al., 2012 ; Chauvel et al., 2022). Cette réduction du nombre de substances actives disponibles sur le marché conduit à l'utilisation répétée de substances herbicides ayant les mêmes modes d'action et par conséquent les risques d'augmenter le nombre d'individus résistants aux herbicides dans les parcelles (Chauvel et al., 2012).

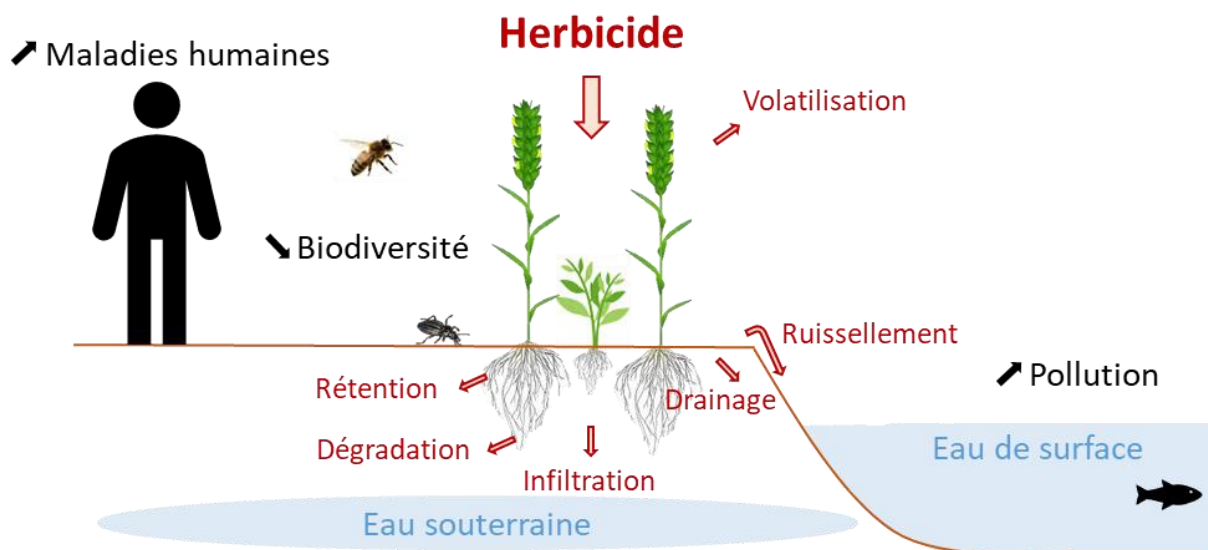


Figure 5. Impacts négatifs liés à l'utilisation d'herbicides en grandes cultures.

Aujourd'hui en Europe, le retrait potentiel du glyphosate du marché pose question agronomiquement car cette substance active est le seul herbicide total (*i.e.* qui élimine toutes les adventices) encore disponible pour maîtriser des adventices résistantes à d'autres herbicides (Chauvel et al., 2022). Le glyphosate représente 33 % des herbicides vendus en Europe et est largement utilisé en grandes cultures pour contrôler les adventices en période d'interculture (*i.e.* après récolte d'une culture et avant semis de la suivante) (Antier et al., 2020a).

1.2.2 De la gestion intégrée à la gestion agroécologique des adventices

Pour réduire les impacts négatifs liés à l'utilisation d'herbicides, l'amélioration de leur efficacité et leur substitution (*e.g.* désherbage mécanique) ont été les premières stratégies développées dans la grille de stratégies ESR (Efficacité, Substitution, Reconception), proposée par Hill et MacRae (1995) pour le développement d'une agriculture durable. Cependant, ces techniques de désherbage, bien qu'optimisées, ne peuvent satisfaire l'objectif de gestion agroécologique des adventices. **La gestion agroécologique des adventices mise sur la biodiversité pour minimiser les impacts négatifs des adventices sur la production agricole tout en maximisant les services qui leur sont associés et en réduisant le recours aux herbicides.** Ainsi, ce mode de gestion nécessite une reconception des systèmes de culture pour favoriser les régulations biologiques (MacLaren et al., 2020), *i.e.* les interactions biologiques dans l'agroécosystème favorisant la régulation des bioagresseurs (Sagorin et al., 2018). La gestion agroécologique des adventices intègre le concept de gestion intégrée des adventices qui lui précède et qui consiste à utiliser et combiner plusieurs leviers de gestion des adventices alternatifs aux herbicides pour minimiser les impacts négatifs des adventices sur les cultures et réduire l'utilisation d'herbicides (Liebman et Gallandt, 1997 ; Munier-Jolain, 2018). Plusieurs leviers de gestion intégrée des adventices, intervenant à différentes étapes du cycle de vie des adventices ont été identifiés dans la littérature scientifique (Riemens et al., 2022). Ils sont classés en trois catégories selon Attoumani-Ronceux et al. (2011) : leviers de prévention, d'évitement et d'atténuation (Fig. 6).

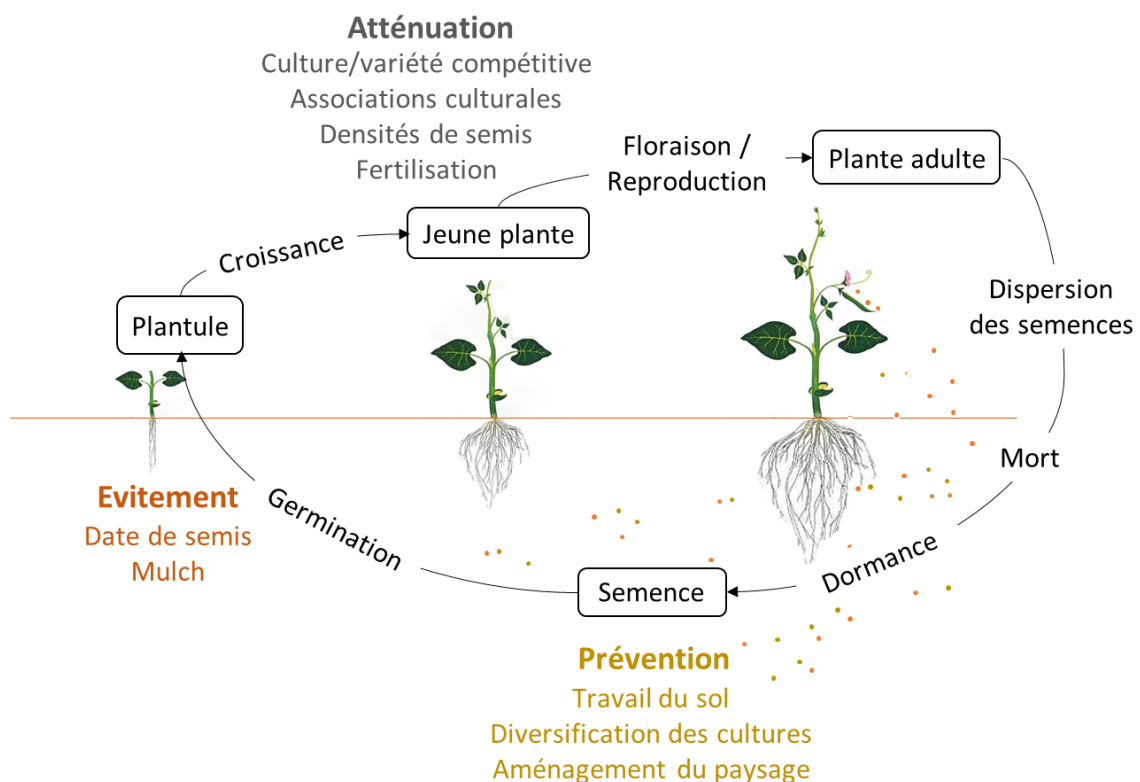


Figure 6. Exemples de leviers de gestion intégrée des adventices.

Les **leviers de prévention** ont pour objectif de réduire le stock semencier des parcelles cultivées. Diversifier des rotations culturales et travailler le sol (*e.g.* labour, faux-semis) sont des leviers majeurs de prévention des adventices (Fig. 6). Cultiver différentes espèces permet de diversifier les opérations culturales associées à ces différentes cultures et donc ne plus favoriser des adventices bien adaptées à une culture en particulier (Weisberger et al., 2019). Le labour (*i.e.* retournement de terre) peut enfouir des semences adventices à des profondeurs où elles ne peuvent plus germer et lever mais aussi favoriser de nouvelles germinations en faisant remonter d'autres semences vers la surface. La technique de faux-semis permet de placer les semences d'adventices dans des conditions optimales de germination par un travail du sol superficiel (*i.e.* préparation du lit de semences) et de les détruire une fois germées par un second travail du sol superficiel (De Cauwer et al., 2019). Cette opération peut être répétée plusieurs fois pour réduire au maximum la présence d'adventices avant semis d'une culture.

Les **leviers d'évitement** consistent à empêcher les adventices de germer avant ou en même temps que la culture, pour réduire la compétition vis-à-vis de cette dernière (Swanton et al., 2015). Décaler les dates de semis des cultures ou couvrir le sol avec un mulch sont des moyens d'éviter les germinations/levées d'adventices en culture (Fig. 6). Les adventices ayant pour la plupart des périodes de germination préférentielle, décaler la date de semis de la culture avant ou après cette période pourrait donner un avantage compétitif à la culture (Lutman et al., 2013). En revanche, selon l'étude de Rasmussen (2004), si retarder la date de semis d'une culture pour faire du faux-semis avant permet de réduire les adventices, cela n'améliore pas la productivité de la culture, voire peut la réduire. Enfin, la présence d'un couvert à la surface du sol (mort ou vivant) peut réduire les germinations d'adventices (Cordeau et al., 2015 ; Ficks et al., 2022).

Pour finir, les **leviers d'atténuation** visent à réduire la compétition entre culture et adventices. Pour cela, l'agriculteur peut utiliser des espèces ou variétés cultivées compétitives, associer des cultures, augmenter leurs densités de semis ou encore piloter les ressources (*e.g.* fertilisation, irrigation) (Fig. 6). La méta-analyse de Gu et al. (2021) révèle que la biomasse adventice peut être réduite jusqu'à 58% dans une association de cultures par rapport à une culture seule et que la compétitivité de l'association vis-à-vis des adventices augmente avec la densité de semis. Associer des espèces cultivées occupant des niches écologiques distinctes permet de réduire la compétition entre cultures en captant un maximum de ressources au détriment des adventices (Finn et al., 2013). Le niveau de ressources étant un déterminant de la compétition entre culture et adventices, apporter les ressources nécessaires à la culture au moment où elle en a besoin permettrait de limiter l'accès aux ressources aux adventices (MacLaren et al., 2020 ; Riemens et al., 2022), sans compromettre la productivité de la culture (Diacono et al., 2013).

1.2.3 Des difficultés à la mise en œuvre d'une gestion agroécologique des adventices

Tous les leviers de gestion intégrée des adventices montrent des efficacités variables, en lien avec la diversité de réponses des adventices selon les contextes et années de production.

Cette variabilité augmente le risque de pertes de production pour les agriculteurs et limite par conséquent l'utilisation des leviers de gestion intégrée des adventices (Lutman et al., 2013).

Selon la récente Expertise Scientifique Collective (ESCo) menée par INRAE (Tibi et al., 2022), augmenter la diversité végétale dans les agroécosystèmes favorise les régulations biologiques des bioagresseurs, notamment les adventices. Pour assurer une gestion agroécologique des adventices, leviers de gestion intégrée des adventices et leviers basés sur la biodiversité doivent être combinés (Fig. 7).

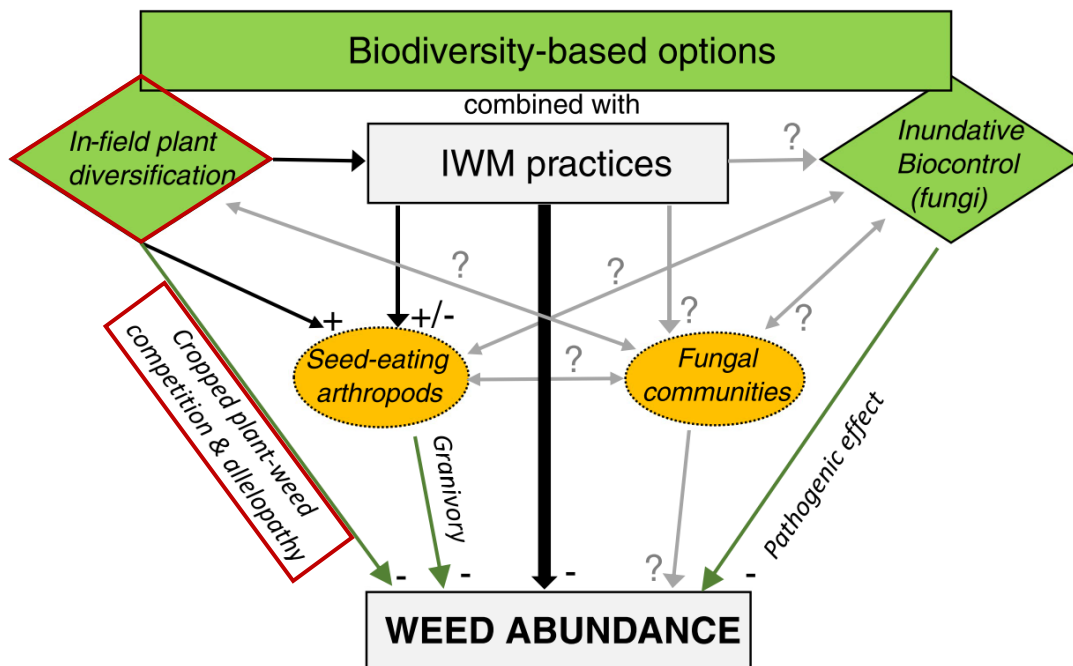


Figure 7. Composantes et interactions entre composantes d'un système de gestion agroécologique des adventices d'après Petit et al. (2018).

Deux leviers de gestion des adventices basés sur la biodiversité (losanges verts : diversification végétale intra-parcellaire à gauche et biocontrôle à droite) se superposent aux leviers de gestion intégrée des adventices (IWM practices) et tous affectent négativement les adventices. Les flèches noires et vertes sont documentées dans la littérature scientifique et les flèches grises pas documentées. En encadré rouge figure le chemin étudié dans la thèse.

La gestion agroécologique des adventices sera probablement une solution durable pour réguler les adventices sans compromettre la production agricole, tout en réduisant l'utilisation d'herbicides (Adeux et al., 2019). Cependant, ce mode de gestion des adventices intègre une vision à long terme en raison du temps, potentiellement long, nécessaire à la diversification végétale des agroécosystèmes et la mise en place des régulations biologiques. Cette vision long terme n'est pas compatible avec celle des agriculteurs qui pour nombre d'entre eux doivent produire une année donnée pour avoir des revenus et vivre. Pour favoriser l'adoption d'une gestion agroécologique des adventices par les agriculteurs, davantage de recherches sont nécessaires pour évaluer la capacité de différents leviers de diversification végétale seuls et en interaction à réguler les adventices, à court et long terme et dans des contextes de production variés au plus proche de ceux des agriculteurs (MacLaren et al., 2020 ; Riemens et al., 2022).

2 LES COUVERTS D'INTERCULTURE COMME LEVIER DE GESTION AGROECOLOGIQUE DES ADVENTICES EN GRANDES CULTURES ?

2.1 LES COUVERTS D'INTERCULTURE

2.1.1 Définition

Les couverts d'interculture font partie des plantes de service : l'ensemble des plantes cultivées pour améliorer les fonctions de l'agroécosystème sans vocation première à être récoltées ou pâturées (Jouhet et al., 2022). Un couvert d'interculture peut être composé de plantes semées en interculture ou de repousses de la culture précédente, qui croissent pendant la période d'interculture, *i.e.* entre deux cultures de rente (Fig. 8). Les plantes de couvert d'interculture sont généralement semées après la récolte de la culture précédente et détruites avant le semis de la suivante mais peuvent aussi être cultivées en relais : semées avant récolte de la culture précédente (ce qui permet de profiter de l'humidité de la culture pour des couverts d'interculture semés en été) et/ou détruites après semis de la culture suivante (Fig. 8). Principalement implantés en été dans les régions au climat tempéré, les couverts d'interculture peuvent être cultivés sur des périodes d'interculture courtes, *i.e.* avant semis d'une culture d'hiver à l'automne, ou longues, *i.e.* avant semis d'une culture de printemps à la sortie de l'hiver (Fig. 8) ou d'une culture d'été au printemps. Avant le semis de la culture suivante, les couverts d'interculture peuvent être détruits et laissés à la surface du sol sous forme de mulch ou incorporés dans le sol avec un travail du sol (Fig. 8).

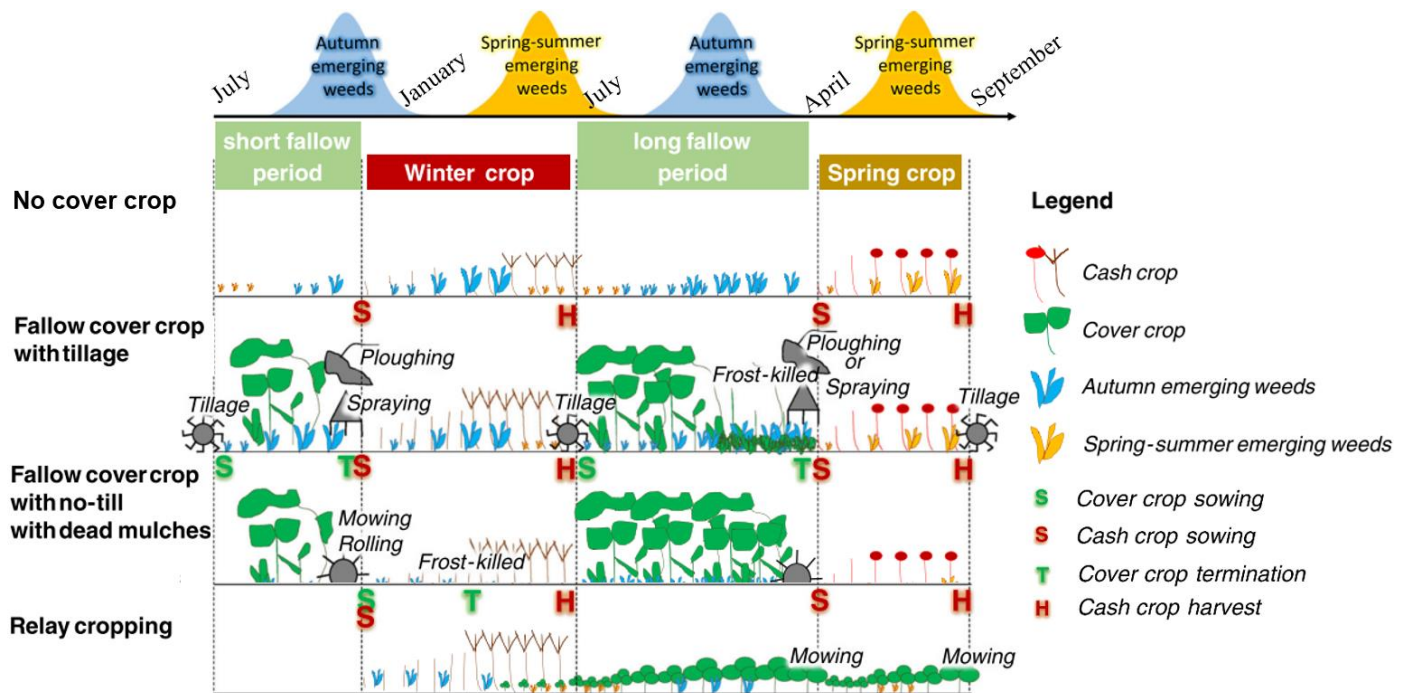


Figure 8. Différents mode d'insertion des couverts d'interculture dans une succession de cultures d'hiver et de printemps d'après Petit et al. (2018).

2.1.2 Services et disservices associés aux couverts d'interculture

De nombreuses études, ainsi que des revues (Snapp et al., 2005 ; Blanco-Canqui et al., 2015) et analyses quantitatives (Daryanto et al., 2018 ; Shackelford et al., 2019) de la littérature scientifique, ont identifié des services écosystémiques liés à l'utilisation de couverts d'interculture (Fig. 9). Celles-ci montrent généralement que les couverts d'interculture réduisent l'érosion des sols (Blanco-Canqui et al., 2015 ; Daryanto et al., 2018), améliorent la structure du sol par leurs racines (Jabro et al., 2021), stockent du carbone (Poeplau et Don, 2015 ; Pellerin et al., 2020) et réduisent la lixiviation des nitrates (Nouri et al., 2022 ; Thapa et al., 2018a). Les couverts d'interculture sont aussi associés à une amélioration de la fertilité du sol grâce à la capture et restitution des nutriments (Daryanto et al., 2018) et la favorisation de micro-organismes du sol bénéfiques (*e.g.* champignons mycorhiziens) (Somenahally et al., 2018 ; Kim et al., 2020). Enfin, les couverts d'interculture peuvent parfois fournir de l'azote à la culture suivante (Marcillo et Miguez, 2017), sont source de biodiversité et un refuge pour des auxiliaires des cultures (*e.g.* attraction de pollinisateurs et prédateurs de semences) (Mallinger et al., 2019 ; Inveninato Carmona et al., 2021) ou encore participent à la régulation biologique des adventices (Petit et al., 2018 ; Fernando et Shrestha, 2023).

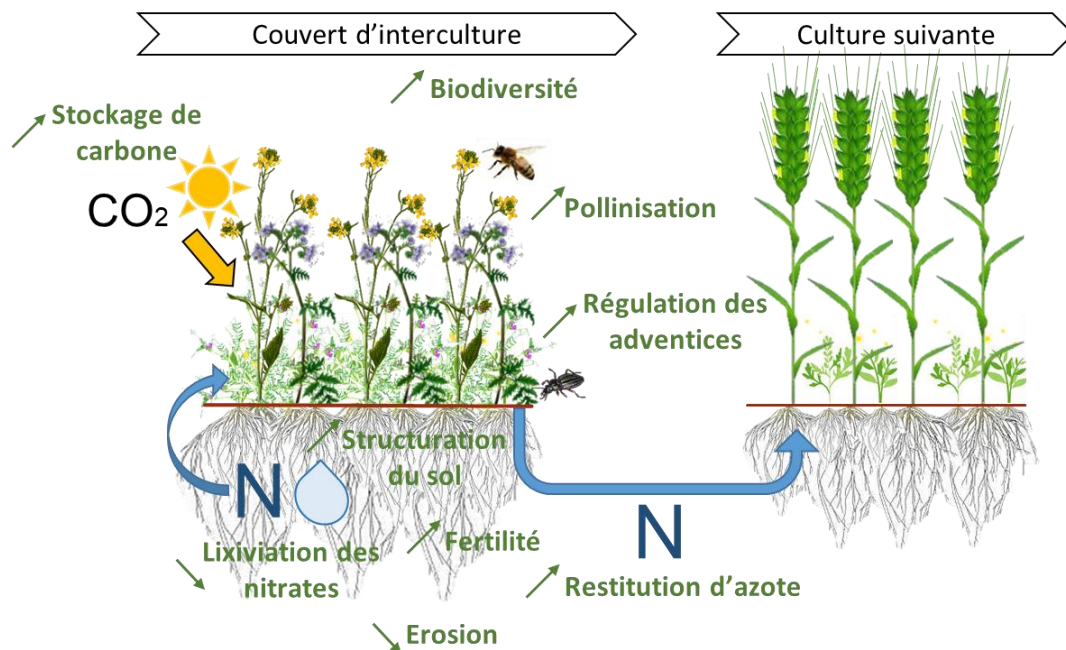


Figure 9. Exemples de **services écosystémiques** fournis par les couverts d'interculture.

Cependant, la fourniture de ces services n'est pas assurée par le simple fait de cultiver des couverts d'interculture mais dépend de multiples facteurs en interaction tels que le choix des espèces de couvert selon leurs caractéristiques biologiques et leur production de biomasse et le contexte de production des agriculteurs (*e.g.* pédoclimat, flore, pratiques agricoles) (Lamichhane et Alletto, 2022). Ainsi, des études ont montré que les couverts d'interculture ne fournissaient pas toujours les services attendus et pouvaient même être à l'origine de disservices selon les espèces choisies pour composer les couverts et les contextes de production.

Selon leur famille botanique et leurs caractéristiques biologiques, les plantes utilisées pour composer les couverts d'interculture assurent différentes fonctions et sont associées à différents services ou disservices écosystémiques (Fig. 10). Les crucifères (*Brassicaceae*) et graminées (*Poaceae*) possèdent généralement des systèmes racinaires denses et profonds (Kristensen et Thorup-Kristensen, 2004 ; Chen et Weil, 2010), leur permettant de capter les éléments nutritifs dans de grands volumes de sol. Ces espèces sont notamment associées aux services de structuration du sol et de réduction de la lixiviation des nitrates (Nouri et al., 2022) ou encore de régulation biologique des adventices par la compétition qu'elles occasionnent vis-à-vis des ressources (Kruidhof et al., 2008 ; Baraibar et al., 2018a). Cependant, ces espèces peuvent avoir des effets indésirables sur la productivité de la culture suivante en immobilisant de l'azote pour la minéralisation de leurs résidus (Wells et al., 2013), en libérant des substances allélopathiques (Jabran et al., 2015) ou encore en attirant des bioagresseurs des cultures comme des champignons phytopathogènes (Bakker et al., 2016). Les légumineuses (*Fabaceae*), capables de fixer l'azote atmosphérique en symbiose avec une bactérie du sol (Mazzoncini et al., 2011) sont souvent associées au service de fourniture d'azote à la culture suivante (Marcillo et Miguez, 2017). Cela est d'autant plus vrai que la quantité d'eau dans le sol n'est pas limitante (Garba et al., 2022), que la quantité d'azote apportée par fertilisation minérale dans la culture suivante est faible (Miguez et Bollero, 2005 ; Bourgeois et al., 2022) et que le sol n'est pas travaillé (Marcillo et Miguez, 2017).

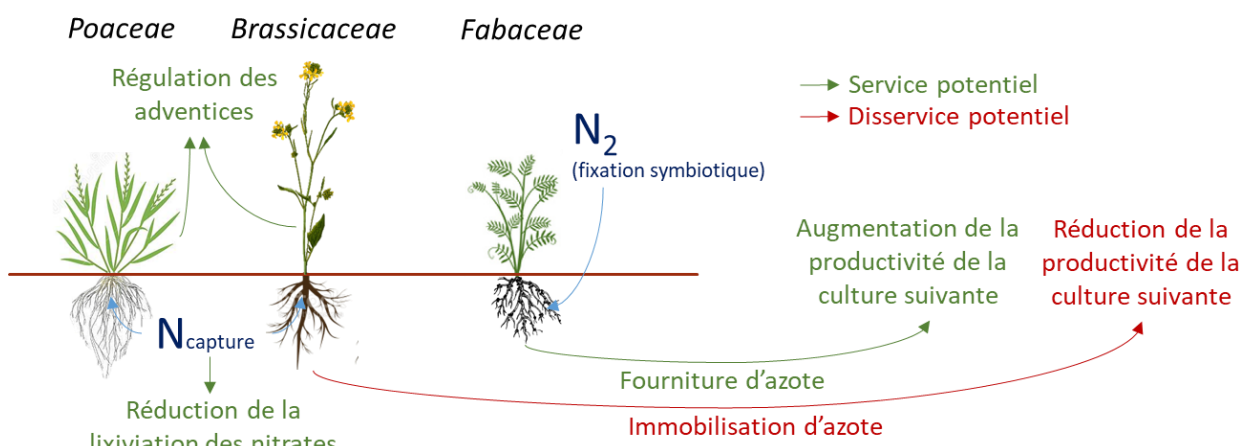


Figure 10. Potentiels **services** et **disservices** écosystémiques associés aux plantes de couverts d'interculture selon leur famille botanique.

Plus généralement, les couverts d'interculture peuvent devenir adventices dans la culture suivante s'ils sont mal détruits (Keene et al., 2017), ces adventices pouvant potentiellement bénéficier de la fourniture d'azote par les légumineuses si elles ne sont pas gérées avant semis de la culture suivante. Enfin, dans des climats où la disponibilité en eau est faible, l'utilisation des couverts d'interculture peut avoir des effets négatifs sur la levée de la culture suivante, impactant sa productivité (Garba et al., 2022).

Des recherches récentes montrent qu'associer des plantes aux caractéristiques fonctionnelles variées fournit de multiples services écosystémiques tout en réduisant les disservices associés aux espèces cultivées seules (Finney et al., 2017). Selon la revue de Florence et McGuire (2020), une association d'au moins trois espèces de couvert d'interculture fournit des services de façon équivalente à ce que peut fournir l'espèce la plus performante de l'association dans 88 % des cas. Cependant, davantage de recherches sont nécessaires pour identifier les mélanges d'espèces les plus intéressants au regard des services attendus dans différents contextes de production (Chapagain et al., 2020 ; Lavergne et al., 2021 ; Lamichhane et Alletto, 2022).

2.1.3 Utilisation par les agriculteurs

L'utilisation de couverts d'interculture n'est pas une pratique courante en grandes cultures mais elle s'amplifie depuis le début du XXI^e siècle (CTIC, 2020 ; Wallander et al., 2021 ; Ballot et al., 2022). Cette augmentation est majoritairement due aux obligations ou incitations politiques et financières, elles-mêmes poussées par la nécessité d'augmenter la durabilité de l'agriculture. En France par exemple, la surface couverte en interculture a augmenté jusqu'à 45 % de la surface totale en grandes cultures en 2017 (Fig. 11). Une augmentation favorisée par les obligations de la Directive Nitrates, visant à réduire la lixiviation des nitrates en interculture, et le verdissement de la PAC notamment (Kathage et al., 2022). Entre 2001 et 2017, la couverture des sols a alors augmenté pour les périodes d'interculture longue mais pas pour les périodes d'interculture courte (Fig. 11). Aussi, sur la majorité de la surface couverte en interculture en 2017 étaient observées des repousses de culture (25 %) et pas des couverts d'interculture semés pour l'interculture (20 %).

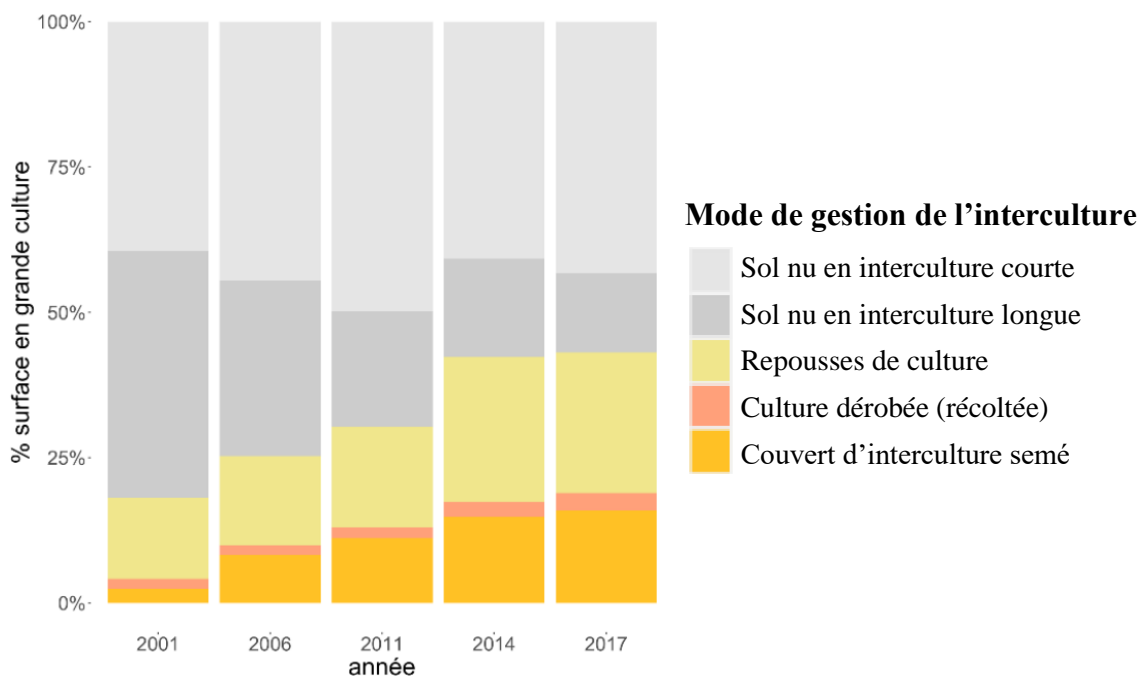


Figure 11. Evolution des modes de gestion de l'interculture en France de 2001 à 2017 d'après Ballot et al. (2022).

Des études sur les freins à l'utilisation des couverts d'interculture aux États-Unis et en Europe pointent des contraintes à la fois agronomiques et organisationnelles (Roesch-McNally et al., 2018 ; Van Eerd et al., 2023). Intégrer des couverts d'interculture dans les successions culturales nécessite des changements de pratiques, des investissements financiers (*e.g.* achat de semences et de matériel) et de temps de travail (*e.g.* semis, destruction) qui représentent potentiellement un risque de pertes de temps et d'argent pour les agriculteurs si les couverts ne fournissent pas les services attendus. Des incitations politiques et financières ou une amélioration de l'apprentissage par les pairs permettraient de lever certaines barrières à l'utilisation des couverts d'interculture. Toutefois, certaines formes d'agriculture agroécologiques, *i.e.* misant sur les fonctionnalités offertes par les agroécosystèmes pour la production agricole, utilisent les couverts d'interculture pour certains services. C'est le cas par exemple de l'agriculture biologique, *i.e.* qui se passe de produits phytopharmaceutiques et engrais de synthèse et utilise les couverts d'interculture principalement pour améliorer la fertilité du sol (Wayman et al., 2017), et de l'agriculture de conservation des sols, *i.e.* qui mise sur un faible travail du sol, une couverture quasi-permanente des sols et une diversification des cultures (FAO, 2023) et qui utilise les couverts d'interculture notamment pour structurer le sol et améliorer sa fertilité (Soane et al., 2012 ; Giller et al., 2015). En revanche, l'agriculture biologique et celle de conservation des sols sont encore très dépendantes du travail du sol et des herbicides (notamment le glyphosate), respectivement, pour contrôler les adventices dans leurs systèmes. Pour réduire le recours au désherbage mécanique et/ou chimique en grandes cultures, davantage de recherches sur l'intérêt des couverts d'interculture pour la régulation biologique des adventices doivent être menées.

2.2. LA REGULATION BIOLOGIQUE DES ADVENTICES PAR LES COUVERTS D'INTERCULTURE

2.2.1 L'intérêt des scientifiques pour le sujet

L'intérêt des scientifiques pour les couverts d'interculture et la régulation biologique des adventices évolue à la hausse depuis la fin du XX^e siècle (Fig. 12).

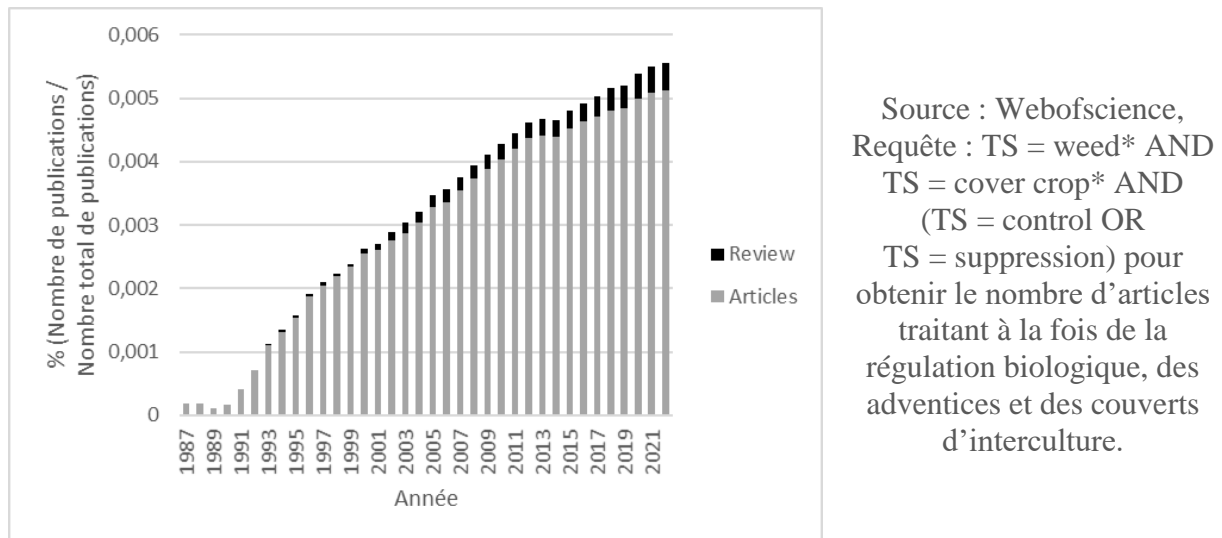


Figure 12. Évolution du nombre d'articles scientifiques et revues de la littérature traitant à la fois de la régulation biologique, des adventices et des couverts d'interculture au regard de l'intérêt porté à la publication (i.e. nombre total d'articles et revues disponible chaque année, toutes disciplines confondues) entre 1987 et 2022.

Cette évolution n'est pas sans lien avec le développement du concept de gestion intégrée puis agroécologique des adventices. Selon l'ESCo de Tibi et al. (2022), les couverts d'interculture pourraient être un outil de diversification végétale prometteur pour réguler biologiquement les adventices. Des méta-analyses récentes montrent que globalement les couverts d'interculture répriment les adventices en interculture (Osipitan et al., 2019) et dans la culture suivante (Osipitan et al., 2018). Des études sur le sujet ont d'ailleurs permis d'identifier les mécanismes à l'origine de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture (section 2.2.2). En revanche, l'efficacité de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture est variable et incertaine en fonction notamment des espèces choisies pour composer les couverts et du contexte de production des agriculteurs (*e.g.* pédoclimat, flore, pratiques agricoles) (Nichols et al., 2020b ; Fernando et Shrestha, 2023). De plus, des études sur la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture à plus long terme que la culture suivante sont rares. Pourtant, étudier les effets à long terme des couverts d'interculture sur les adventices est essentiel, les effets à court terme pouvant être masqués par la grande quantité de semences adventices présentes dans le sol. Davantage de recherches sont alors nécessaires **pour identifier les déterminants de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture et quantifier leurs effets dans différents contextes de production et à l'échelle des systèmes de culture.**

2.2.2 Connaissances sur les mécanismes de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture

2.2.2.1 La compétition pour les ressources

La compétition pour les ressources (Fig. 13) est considérée comme le mécanisme prépondérant de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture et est par conséquent le mécanisme le plus étudié (Moreau et al., 2022 ; Fernando et Shrestha, 2023). La lumière est une ressource essentielle pour la photosynthèse, *i.e.* le mécanisme par lequel les plantes synthétisent les glucides nécessaires à leur croissance. L'azote minéral est un élément essentiel à la synthèse d'acides aminés et de protéines. Enfin, l'eau est essentielle pour la germination/levée des plantes, la photosynthèse et l'absorption des nutriments (*e.g.* azote) dans le sol. Sur une parcelle agricole, les plantes cultivées (*e.g.* couverts d'interculture ou cultures) sont en compétition avec les adventices lorsqu'elles ont besoin d'une ressource, disponible en quantité limitée (Clements et al., 1929), en même temps et dans un même espace (Silvertown, 2004 ; Garnier et Navas, 2012). La compétition pour la lumière prédomine souvent sur la compétition pour les ressources du sol dans des systèmes misant sur les engrais de synthèse et l'irrigation. En revanche, dans des systèmes économes en intrants, la compétition pour l'eau et l'azote pourrait s'avérer d'autant plus importante que la compétition pour la lumière.

A l'implantation des couverts d'interculture en été dans les régions au climat tempéré, le rayonnement lumineux est maximal. Cependant, la disponibilité en eau et en azote peut être limitée, notamment lorsque la fertilisation azotée de la culture précédente a été bien pilotée et en contexte de réchauffement climatique (IPCC, 2023). Un faible niveau de ressources en eau et en azote dans le sol au semis des couverts d'interculture limite potentiellement leur croissance (Tribouillois et al., 2016) et par conséquent leur compétitivité vis-à-vis des adventices.

Dans la culture suivante, souvent implantée au printemps ou à l'été après une interculture longue, les couverts d'interculture détruits et laissés à la surface du sol sous forme de mulch peuvent réduire les germinations et levées d'adventices en modifiant l'humidité à la surface du sol et limitant leur accès à la lumière (Teasdale et Mohler, 2000). Selon leur composition et le contexte pédoclimatique des parcelles, les résidus de couverts d'interculture à la surface du sol peuvent aussi modifier la disponibilité des ressources en eau et en azote dans la culture suivante (Unger et Vigil, 1998 ; Möller et al., 2008 ; White et al., 2017), impactant potentiellement la compétition entre culture et adventices (Mirsky et al., 2013), et modifiant la productivité et la qualité de la culture (Marcillo et Miguez, 2017). Récemment, McKenzie-Gopsill et Farooque (2023) ont montré que les résidus de couverts d'interculture pouvaient affecter les adventices de la culture suivante via le niveau de ressources du sol même lorsque les couverts étaient détruits et incorporés dans le sol par un travail du sol.

A plus long terme, les couverts d'interculture intégrés dans une rotation culturale peuvent affecter la disponibilité en ressources du sol (Basche et al., 2016). Cependant, les impacts sur la compétition entre culture et adventices pour ces ressources n'ont jamais été étudiés.

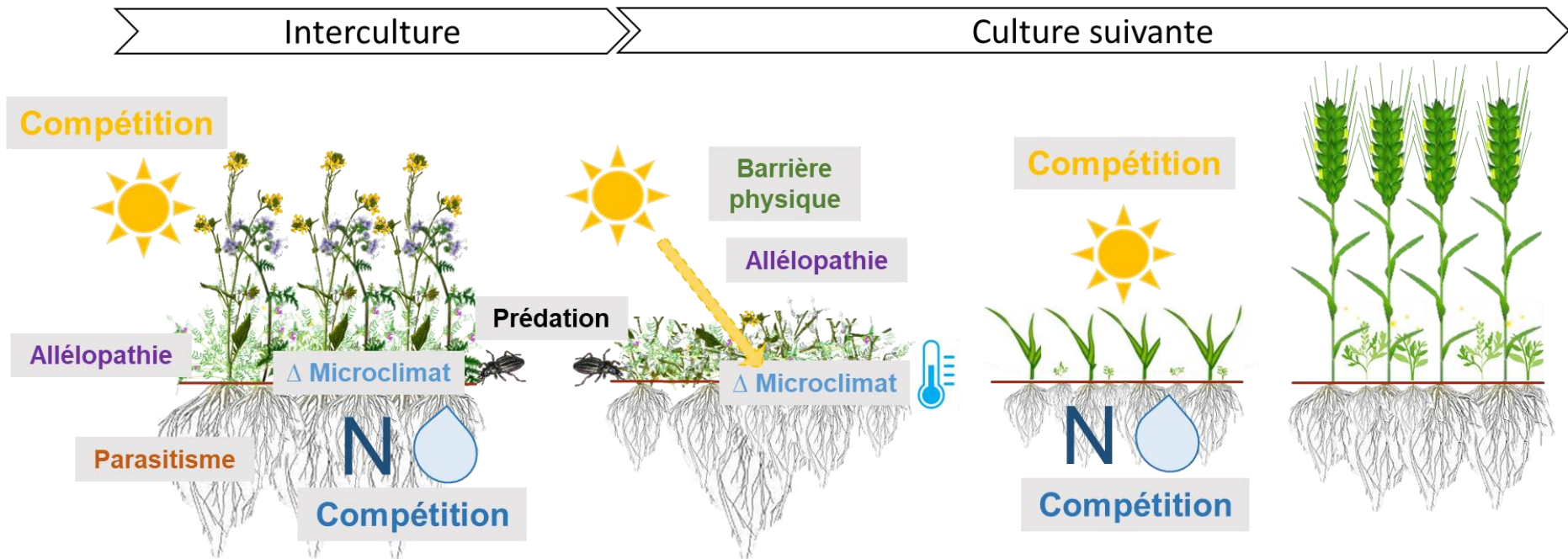


Figure 13. Mécanismes de régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture identifiés en interculture et dans la culture suivante.

L'objectif en interculture et en culture est de donner l'avantage compétitif aux plantes cultivées, au détriment des adventices. Il faudra alors veiller à ce que les plantes cultivées lèvent en premier pour prendre cet avantage sur les adventices (Thomas et Archambeaud, 2013). L'intensité de la compétition entre plantes dépendra ensuite de la nature, la diversité et la disponibilité des ressources (Bleasdale, 1960), des besoins des plantes (Lemaire et al., 2007), de leur capacité à prélever les ressources (Hodge et al., 2009) et à s'adapter à une limitation des ressources (Perthame et al., 2022), complexifiant le pilotage de la compétition entre plantes.

2.2.2.2 *Autres mécanismes*

D'autres mécanismes peuvent contribuer à la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture (Fig. 13). Cependant, ces mécanismes peuvent parfois être difficiles à décorrélérer entre eux et de la compétition.

En interculture, des recherches ont montré que certaines espèces de couvert pouvaient modifier la croissance d'une adventice par allélopathie (Rice, 1984) et que cela jouerait un rôle dans la régulation biologique des adventices (Jabran et al., 2015). Cependant, il est difficile de décorrélérer compétition et allélopathie au champ (Mahé et al., 2022). Les couverts d'interculture peuvent aussi modifier le microclimat à la surface du sol en changeant la température, la lumière et l'humidité, conditions influençant la germination et l'émergence des adventices. Ainsi, Cordeau et al. (2015) ont montré une réduction de 9,5 % du taux moyen d'émergence d'adventices dans un couvert d'interculture par rapport à un témoin sans couvert. Plus indirectement, les couverts d'interculture peuvent servir d'habitat pour des insectes prédateurs de semences (*e.g.* carabes) (Blubaugh et al., 2016 ; Sarabi, 2019) et de réservoir pour des champignons phytopathogènes, réduisant potentiellement les adventices en interculture (Conklin et al., 2002 ; Mohler et al., 2012).

Dans la culture suivante, les couverts d'interculture peuvent libérer des substances allélopathiques lors de leur décomposition et impacter la germination des adventices (Liebman et Sundberg, 2006). Le mulch de couvert laissé à la surface du sol peut réduire la germination d'espèces adventices en modifiant le microclimat à la surface du sol et/ou en empêchant des levées d'adventices en créant une barrière physique à la surface du sol (Teasdale et Mohler, 2000). Ficks et al. (2022) ont montré que cet effet mulch était d'autant plus efficace sur les adventices à faible poids de semence, *i.e.* des adventices possédant peu de réserves dans leur semences. Les mécanismes de régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture dans la culture suivante étant difficiles à décorrélérer au champ, ils sont souvent regroupés sous un « effet mulch » dans les études (Vincent-Caboud et al., 2019).

A plus long terme, les couverts d'interculture peuvent affecter le stock semencier des parcelles cultivées, potentiellement via les mécanismes précédemment identifiés (Moonen et Bàrberi, 2004 ; Nichols et al., 2020a), mais les études sur cet aspect sont rares et montrent des effets très variables (Nichols et al., 2020a).

2.2.3 Connaissances et fronts de science sur les déterminants et les effets de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture

La biomasse aérienne produite par les couverts d'interculture est identifiée comme un indicateur majeur de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture dans les études. En effet, la biomasse aérienne produite par une plante est la résultante de sa croissance potentielle et des interactions ayant eu lieu entre elle et son environnement (*e.g.* autres plantes, pédoclimat, pratiques agricoles) qui ont potentiellement modifié sa dynamique de croissance (Trinder et al., 2021).

En interculture, sur 53 études menées au champ entre 1990 et 2018, la méta-analyse d'Osipitan et al. (2019) montre une relation négative entre la biomasse aérienne produite par les couverts d'interculture et la biomasse aérienne et la densité des adventices en interculture (Fig. 14a et 14b, respectivement). Toutefois, de la variabilité est observée entre les études.

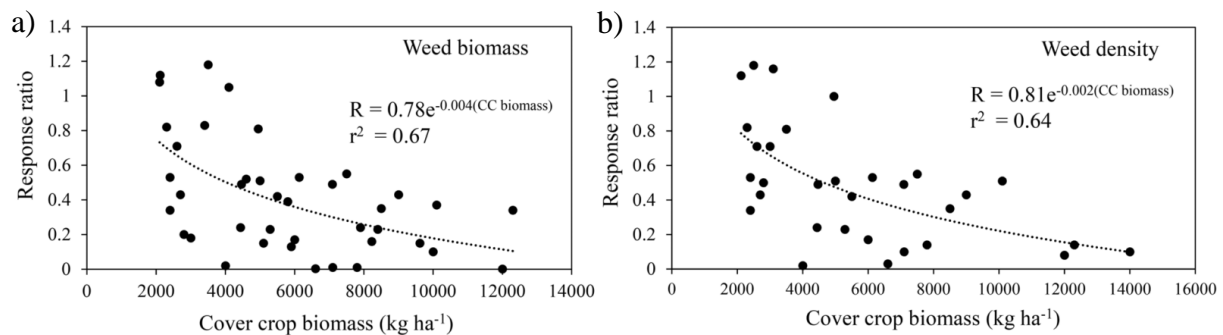


Figure 14. Relations entre a) la biomasse adventice et b) la densité adventice en interculture, en fonction de la biomasse des couverts d'interculture selon la méta-analyse d'Osipitan et al. (2019).

Dans la culture suivante, sur 46 études menées au champ entre 1990 et 2017, la méta-analyse d'Osipitan et al. (2018) montre globalement une légère réduction de la biomasse aérienne et de la densité adventice sept semaines après semis de la culture suivante mais surtout, une grande hétérogénéité dans les études. La biomasse et la persistance des résidus de couvert d'interculture seraient néanmoins des caractéristiques importantes pour la régulation biologique des adventices par les couverts selon la méta-analyse.

Pour produire de la biomasse de couvert en interculture, les recherches ont tenté d'identifier les déterminants. La composition des couverts (*e.g.* caractéristiques biologiques des espèces, nombre d'espèces associées), leur date et densité de semis, les caractéristiques pédoclimatiques des parcelles ou encore la date et le mode de destruction des couverts ont été identifiés comme déterminants potentiels de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture (Baraibar et al., 2018b ; Osipitan et al., 2019 ; Ruis et al., 2019).

2.2.3.1 La composition des couverts

Connaissances

Généralement, les graminées et crucifères sont associées à de fortes productions de biomasse et des ratio C/N élevés, grâce à leur capacité élevée à capter les éléments nutritifs dans le sol (Tribouillois et al., 2015), leur permettant de réguler les adventices en interculture (Kruidhof et al., 2008 ; Smith et al., 2020) et dans la culture suivante (Kruidhof et al., 2009 ; Mischler et al., 2010 ; Lawley et al., 2012). De nombreuses études montrent notamment que le seigle (*Secale cereale* L.) produit des niveaux de biomasse élevés et réprime efficacement les adventices en interculture (Boyd et al., 2009 ; Finney et al., 2016 ; Baraibar et al., 2018a) et dans la culture suivante (Ryan et al., 2011 ; Grint et al., 2022b ; Menalled et al., 2022). En revanche, les couverts d'interculture composés uniquement de céréales et/ou crucifères peuvent être à l'origine de disservices dans la culture suivante (Fig. 15), e.g. immobilisation d'azote en raison du ratio C/N élevé, entraînant une diminution de la productivité des cultures (Wells et al., 2013).

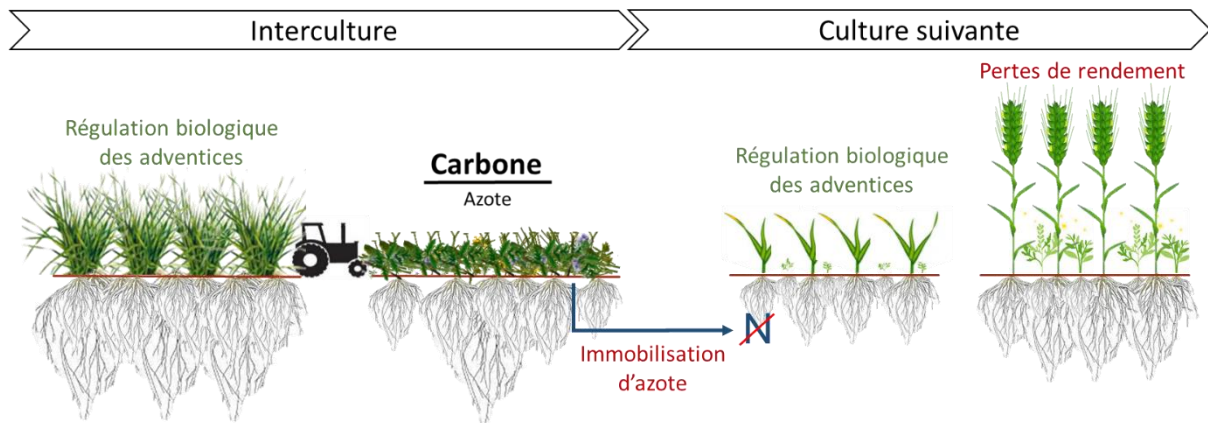


Figure 15. Connaissances sur la capacité des couverts d'interculture de graminées à réguler les adventices et potentiels impacts sur la culture suivante

En vert sont représentés les services écosystémiques, en rouge les disservices potentiellement associés à l'utilisation de couverts d'interculture composés de céréales ou crucifères.

Les légumineuses, contrairement aux graminées et crucifères, ont un ratio C/N faible et fournissent rapidement de l'azote à la culture suivante, permettant parfois d'améliorer sa productivité (Marcillo et Miguez, 2017). En revanche, malgré la croissance rapide de certaines espèces de légumineuses (Tribouillois et al., 2015), ces-dernières sont souvent identifiées comme de moins bonnes compétitrices vis-à-vis des adventices que les graminées et/ou crucifères en interculture (Kruidhof et al., 2008 ; Hayden et al., 2012 ; Baraibar et al., 2018a) et répriment moins les adventices dans la culture suivante en raison de la dégradation rapide de leurs résidus (Teasdale et Mohler, 1993).

Plus généralement, les espèces de couverts d'interculture doivent être choisies pour favoriser leur implantation et production de biomasse. Celles-ci doivent notamment être adaptées aux conditions sèches de l'été et à la rotation culturale en place sur la parcelle (e.g. éviter des couverts de céréales entre deux cultures de céréales) (Thomas et Archambeaud, 2013).

Fronts de science

Associer des légumineuses et des graminées et/ou crucifères dans les couverts d'interculture permettrait de réguler biologiquement les adventices sans impacter la productivité de la culture suivante (Couëdel et al., 2019). Sur 21 études menées aux États-Unis entre 1988 et 2015, la méta-analyse de Thapa et al. (2018b) montre qu'un couvert d'interculture associant du seigle et une vesce velue (*Vicia villosa* Roth) produit autant voire plus de biomasse que le seigle cultivé seul et fixe autant d'azote que la vesce velue cultivée seule. L'étude de Baraibar et al. (2018a) précise que les couverts d'interculture ne nécessitent le semis que d'une céréale compétitive telle que le seigle pour efficacement réguler les adventices en interculture, laissant la possibilité d'associer d'autres espèces au couvert de seigle pour bénéficier d'autres services écosystémiques. Utiliser un couvert d'interculture plurispécifique permet par ailleurs d'assurer la levée d'au moins une espèce dans le couvert (Thomas et Archambeaud, 2013). En revanche, Smith et al. (2020) montrent qu'il ne suffit pas d'ajouter des espèces dans un couvert d'interculture pour améliorer la répression des adventices. Une attention particulière doit être portée au choix des espèces composant les couverts d'interculture, selon leurs caractéristiques fonctionnelles, pour maximiser la régulation biologique des adventices (Finney et Kaye, 2017 ; Blesh, 2018 ; Ranaldo et al., 2020).

Couëdel et al. (2019) soulignent alors un manque de connaissances sur la capacité des couverts d'interculture multifonctionnels à réguler les adventices et/ou améliorer la fourniture d'azote à la culture suivante (ou au moins réduire les disservices associés aux couverts monospécifiques de crucifères, *e.g.* immobilisation d'azote) au champ. Davantage de recherches sont nécessaires pour **identifier des compositions de couverts d'interculture optimales pour la régulation biologique des adventices, sans compromettre la productivité des cultures suivantes** (Fig. 16), et ce dans différents contextes de production au plus proche de ceux des agriculteurs.

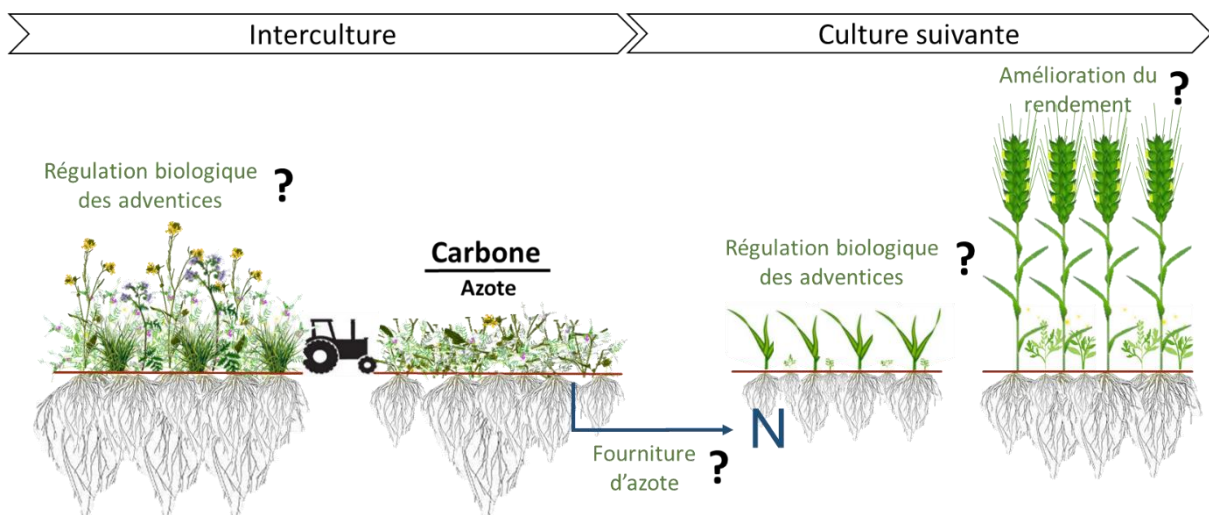


Figure 16. Fronts de science sur la capacité des couverts d'interculture multifonctionnels à réguler les adventices sans compromettre la productivité de la culture suivante.

En vert sont représentés les services écosystémiques attendus par des couverts d'interculture multifonctionnels.

2.2.3.2 *L'implantation des couverts*

Connaissances

La date et la densité de semis des couverts d'interculture sont identifiées dans quelques études comme des déterminants de la biomasse produite par les couverts et par conséquent de la régulation des adventices en interculture (Uchino et al., 2011 ; Baraibar et al., 2018b ; Nichols et al., 2020b) et dans la culture suivante (Mirsky et al., 2013). Semer des couverts d'interculture tôt allonge leur période de croissance (estimée en degré-jours) et par conséquent augmente potentiellement leur production de biomasse et la régulation biologique des adventices en interculture (Baraibar et al., 2018b ; Nichols et al., 2020b).

La méthode de semis des couverts d'interculture est déterminante pour leur germination, cette dernière étant favorisée par un bon contact terre-graine. Les couverts d'interculture peuvent être semés à la volée dans les résidus de la culture précédente, après un travail superficiel comme le déchaumage ou encore en semis direct (Thomas et Archambeaud, 2013). La méthode de semis des couverts d'interculture dépend des pratiques des agriculteurs, le travail du sol étant favorisé en agriculture biologique et le semis direct en agriculture de conservation des sols. Après semis, le contact terre-graine peut être favorisé par un roulage (Brennan et Smith, 2005).

La température et le niveau de ressource en eau à l'implantation des couverts d'interculture déterminent leur germination (Tribouillois et al., 2016). Certaines espèces, notamment des légumineuses, germent moins que d'autres lorsque les températures sur la parcelle sont élevées et que le niveau de ressource en eau dans le sol est faible (Tribouillois et al., 2016). Ainsi, la revue scientifique de Ruis et al. (2019) montre qu'une augmentation de la quantité d'eau dans le sol au semis des couverts d'interculture augmente leur biomasse quelle que soit l'espèce en climat sec, et plus particulièrement celle des légumineuses en climat humide. Pour bénéficier d'un sol suffisamment humide en été pour assurer la germination et la levée des couverts, ces derniers peuvent être implantés dans les chaumes de la culture précédente laissés debout ou détruits et laissés à la surface du sol sous forme de mulch, ou en période de précipitations (Thomas et Archambeaud, 2013).

Une fois les semences de couvert d'interculture germées et levées, la croissance des plantes va dépendre du niveau de ressource azotée dans le sol. Un niveau de ressource azotée élevé dans le sol favorisera la croissance des espèces nitrophiles (Ellenberg, 1979). Une augmentation de la disponibilité en azote dans le sol peut favoriser la production de biomasse de céréales et crucifères (Mirsky et al., 2013 ; Sturm et al., 2017) mais ne réduit pas toujours les adventices dans la culture suivante (Ryan et al., 2011 ; Mirsky et al., 2013 ; Sturm et al., 2017). A l'inverse, une faible disponibilité en azote au semis des couverts d'interculture peut limiter la croissance des plantes non-légumineuses et favoriser les légumineuses qui ont la capacité de fixer l'azote atmosphérique lorsque sa disponibilité dans le sol est limitante (Baraibar et al., 2020).

Fronts de science

Lorsque plusieurs espèces composent les couverts d'interculture, la densité de semis de chaque espèce sera déterminante de la proportion de chaque espèce retrouvée dans le couvert (Murrell et al., 2017). En revanche, il existe un manque de connaissances sur les densités de semis optimales de chacune des espèces composant les couverts d'interculture plurispécifiques et l'arrangement de ces espèces dans l'espace pour assurer une bonne compétition vis-à-vis des adventices (Swanton et al., 2015). Associer des espèces de couvert aux caractéristiques fonctionnelles variées, telles que la stratégie d'acquisition de l'azote (Wendling et al., 2016), permettrait de bénéficier d'une complémentarité entre espèces et d'occuper un maximum de niches écologiques, au détriment des adventices (Snapp et al., 2005). Cependant, la complémentarité escomptée entre espèces de couverts n'est pas toujours observée (Florence et al., 2019). Selon sa densité de semis dans le couvert d'interculture plurispécifique, une espèce agressive comme le seigle pourra dominer les autres espèces du couvert (Murrell et al., 2017). Le contexte de production (Wendling et al., 2019) et le niveau d'azote (Baraibar et al., 2020) au semis des couverts d'interculture sont identifiés comme des déterminants de l'expression de chaque espèce dans un couvert plurispécifique. Davantage de recherches sont nécessaires pour **identifier les compositions de couverts d'interculture optimales pour la régulation biologique des adventices en fonction du niveau de ressources disponible au semis des couverts** en interculture et dans la culture suivante (Fig. 17).

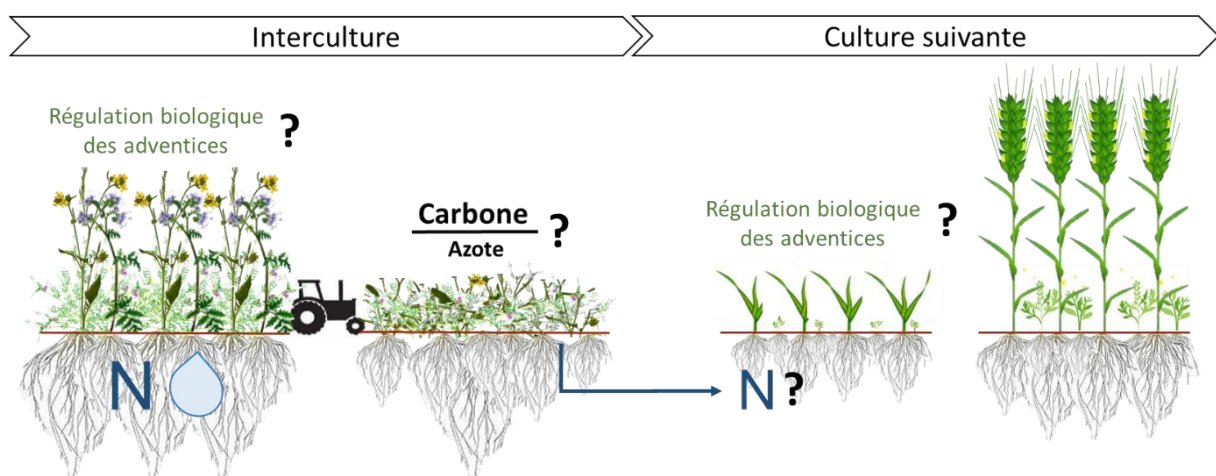


Figure 17. Fronts de science sur la capacité des couverts d'interculture plurispécifiques à réguler biologiquement les adventices en interculture et dans la culture suivante en fonction du niveau de ressources du sol au semis des couverts.

Aussi, **identifier et quantifier l'importance des processus sous-jacents** à la régulation biologique des adventices permettrait de gérer au mieux les couverts d'interculture pour favoriser la régulation biologique des adventices, notamment dans la culture suivante. En effet, dans la culture suivante, les couverts d'interculture peuvent réduire directement les adventices par effet mulch mais aussi indirectement via la compétition engendrée entre les adventices et la culture pour les ressources du sol. Selon l'importance de chacun de ces deux processus, le choix de la composition des couverts ou de leur méthode de destruction pourrait être déterminant.

2.2.3.3 La destruction des couverts

Connaissances

La destruction des couverts d'interculture doit être efficace pour éviter les adventices dans les cultures suivantes (Keene et al., 2017), *e.g.* repousses de couverts d'interculture, adventices mal détruites, production de semences en interculture. La date et la méthode de destruction des couverts d'interculture sont identifiés comme des déterminants de la régulation des adventices dans la culture suivante dans certaines études (Wortman et al., 2013 ; Keene et al., 2017 ; Antichi et al., 2022). Une destruction tardive des couverts d'interculture peut maximiser leur biomasse (Mirsky et al., 2009), notamment si les couverts continuent de croître après l'hiver (Baraibar et al., 2018a). En revanche, une attention doit être portée au stade de développement des couverts pour ne pas les laisser produire de nouvelles semences et réinfester la parcelle (Keene et al., 2017). Le labour est un moyen de destruction efficace des couverts d'interculture qui permet d'enfouir la végétation dans le sol (Fig. 18). En revanche, cette méthode de destruction des couverts d'interculture peut faire remonter des semences adventices du stock semencier et masquer les potentiels effets des couverts d'interculture sur les adventices de la culture suivante (Wittwer et al., 2017 ; Adeux et al., 2021).

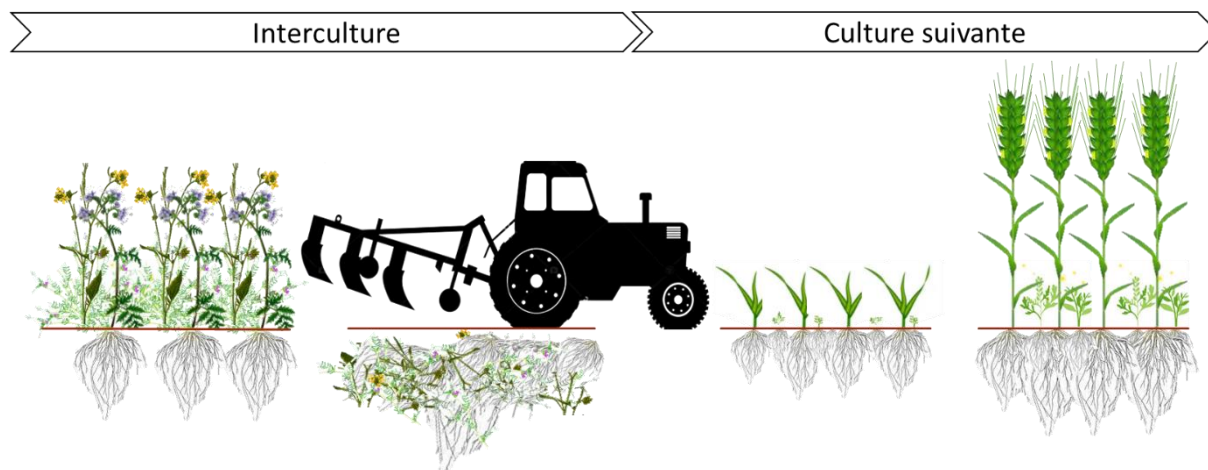


Figure 18. La destruction des couverts d'interculture par un labour enfouit la végétation et masque potentiellement les effets des couverts d'interculture sur les adventices de la culture suivante.

Sans labour, la méthode de destruction des couverts d'interculture la plus efficace est l'utilisation d'herbicides non-sélectifs comme le glyphosate ou le paraquat (Cornelius et Bradley, 2017 ; Kumar et al., 2023). En Europe, le glyphosate est le seul herbicide non-sélectif encore disponible sur le marché (Chauvel et al., 2022) et est très utilisé en agriculture (Antier et al., 2020a). Une interdiction de la vente de glyphosate en Europe, telle que discutée actuellement (Chauvel et al., 2022) mènerait les agriculteurs, notamment en agriculture de conservation des sols, dans une impasse. En conséquence, davantage de recherches doivent être menées pour identifier des méthodes de destruction des couverts d'interculture alternatives aux herbicides dans les systèmes sans travail du sol.

Fronts de science

Pour réduire l'utilisation d'herbicides et du labour, les couverts d'interculture pourraient être détruits par broyage, fauchage, travail du sol superficiel, roulage ou encore tout simplement le gel. En revanche, très peu d'études se sont intéressées à ces méthodes de destruction et leurs effets sur les adventices de la culture suivante. L'efficacité du roulage pour la destruction des couverts d'interculture a été la méthode la plus étudiée mais montre généralement une efficacité moindre que celle des herbicides (Wallace et al., 2017 ; Price et al., 2019 ; Alonso-Ayuso et al., 2020 ; Antichi et al., 2022). La méta-analyse d'Osipitan et al. (2018) montre que les couverts d'interculture réduisent les adventices dans la culture suivante à un niveau équivalent à une interculture sans couvert désherbée par labour ou herbicides mais les couverts d'interculture sont détruits par labour ou herbicides dans toutes les études de la méta-analyse. Davantage de recherches sont nécessaires pour **quantifier les effets de méthodes de destruction des couverts d'interculture alternatives aux herbicides et au labour sur les adventices de la culture suivante** (Fig. 19).

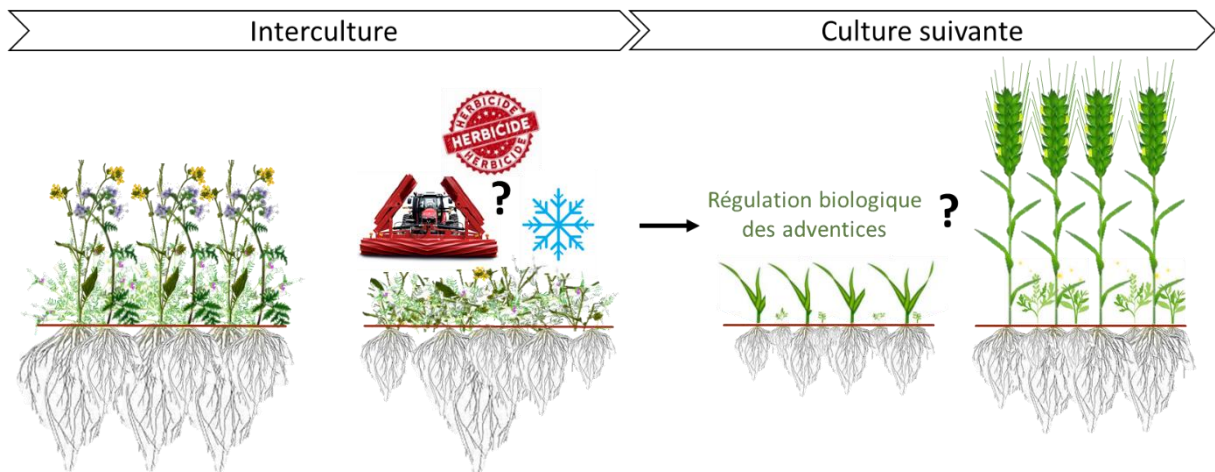


Figure 19. Fronts de science sur les effets de méthodes de destruction des couverts d'interculture alternatives au labour et aux herbicides pour la régulation biologique des adventices dans la culture suivante.

3 OBJECTIFS ET QUESTIONS DE RECHERCHE

L'analyse de la littérature scientifique sur la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture révèle un manque de connaissances sur les déterminants de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture et leurs effets dans des contextes de production variés et à l'échelle des systèmes de culture. Aussi, identifier et quantifier l'importance des processus sous-jacents aux effets des couverts d'interculture sur les adventices est nécessaire pour gérer les couverts au regard de la régulation des adventices. Dans ce contexte, les objectifs de ma thèse seront : (1) d'**identifier les déterminants et quantifier les effets de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture** en interculture et dans deux **cultures suivantes** (Chapitres 1 et 2, Fig. 20) et (2) d'**identifier et quantifier les processus sous-jacents** aux effets des couverts d'interculture sur la régulation biologique des adventices dans la culture suivante à **court et long** terme, *e.g.* effet mulch, compétition culture-adventices pour les ressources du sol (Chapitres 3 et 4, Fig. 20).

Ma thèse répondra alors aux questions de recherche suivantes :

1) **Quels sont les déterminants de la régulation biologique des adventices par les couverts en interculture ?**

→ **Chapitre 1** : il s'agira d'identifier si la composition des couverts d'interculture et le niveau de ressources disponible dans le sol au semis des couverts (eau et azote) déterminent seuls et/ou en interaction la régulation biologique des adventices par les couverts en interculture et de quantifier leurs effets (Fig. 20).

2) **Quels sont les déterminants de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture dans les cultures suivantes ?**

→ **Chapitre 2** : il s'agira d'identifier si la composition des couverts d'interculture, le niveau de ressources disponible dans le sol au semis des couverts et la méthode de destruction des couverts déterminent seuls et/ou en interaction la régulation biologique des adventices par les couverts dans deux cultures suivantes et de quantifier leurs effets sur les adventices et les performances (*i.e.* productivité et qualité) des cultures (Fig. 20).

3) **Quels sont les processus sous-jacents à la régulation biologique des adventices dans la culture suivante et quelles sont leurs importances relatives ?**

→ **Chapitre 3** : il s'agira d'identifier et de quantifier l'importance des processus sous-jacents à la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture dans une culture suivante, *e.g.* effet mulch, fourniture d'azote (Fig. 20).

4) **Quels sont les effets à long terme et médiés par le sol des couverts d'interculture sur la compétition culture-adventices ?**

→ **Chapitre 4** : il s'agira de quantifier les effets médiés par le sol de différentes compositions de couverts d'interculture sur la compétition entre une culture et ses adventices, après 10 ans d'utilisation des couverts dans une rotation culturale (Fig. 20).

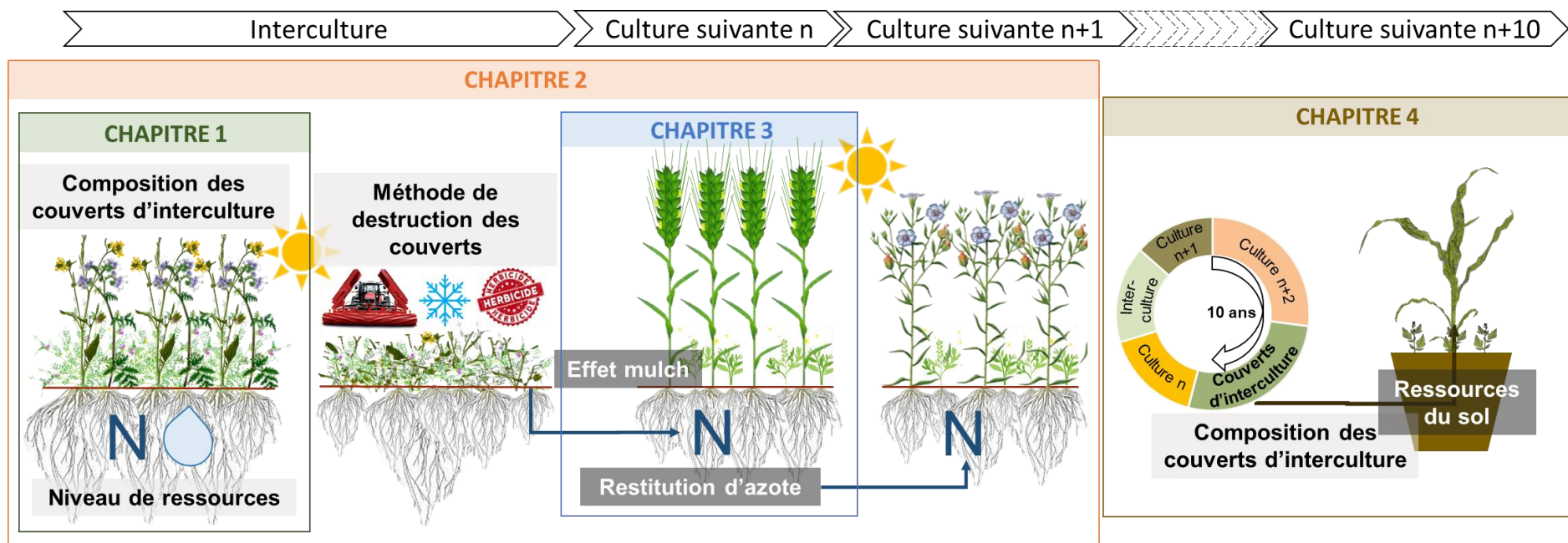


Figure 20. Schéma général de la thèse : déterminants et effets de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture à différentes échelles temporelles.

En encadré gris clair figurent les déterminants potentiels de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture.
 En encadré gris foncé figurent les potentiels processus à l'origine des effets des couverts d'interculture sur les adventices.

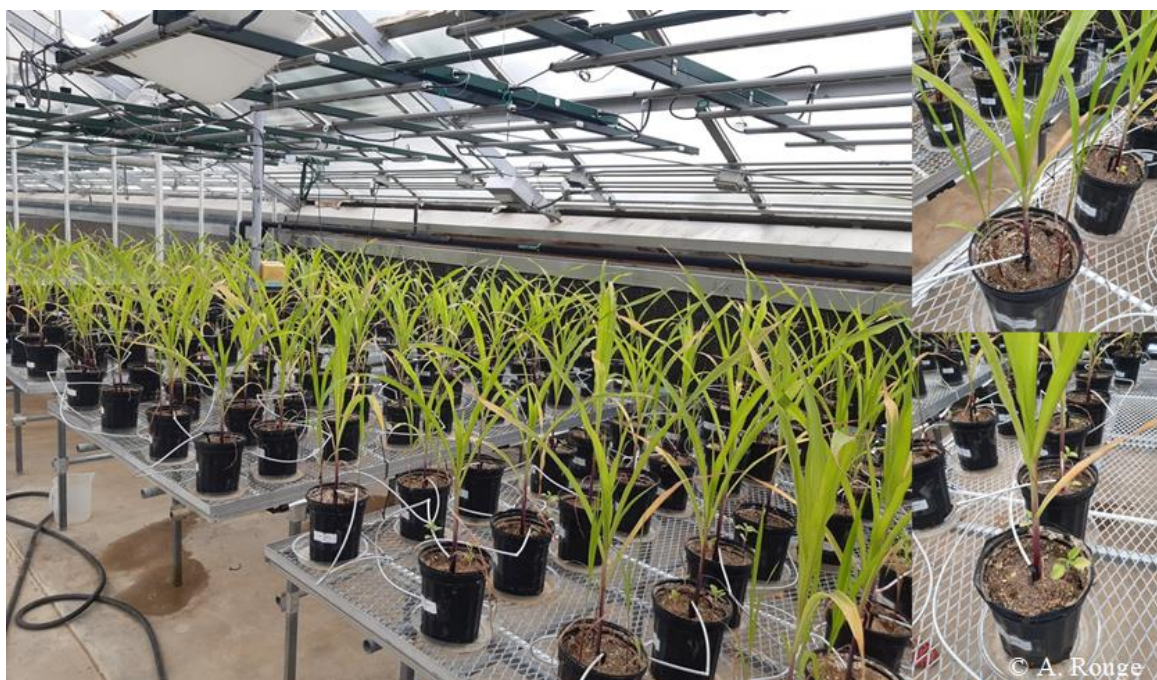
MATERIEL ET METHODES :

DES EXPERIMENTATIONS AU CHAMP ET EN SERRE

Pour répondre aux objectifs et questions de recherche de cette thèse, deux expérimentations au champ et une expérimentation en serre à partir d'une expérimentation long-terme au champ ont été menées. Cette partie justifie les choix expérimentaux et décrit les expérimentations utilisées et menées dans la thèse. Davantage de détails sur le matériel et les méthodes des expérimentations sont fournis dans les différents chapitres de la thèse (partie résultats).



Photos issues de l'expérimentation au champ menée dans la thèse.



Photos issues de l'expérimentation en serre menée dans la thèse.

1 LOCALISATION ET DATES DES EXPERIMENTATIONS

Les expérimentations menées pour cette thèse ont été réalisées dans la région Bourgogne en France et dans l'État de Pennsylvanie aux Etats-Unis (Fig. 21).



Figure 21. Localisation des expérimentations menées dans la thèse.

En rouge figurent les localisations des expérimentations en France et aux Etats-Unis.

Pour identifier les déterminants et quantifier les effets de la régulation biologique des adventices par les couverts en interculture (Chapitre 1) et dans deux cultures suivantes (Chapitre 2), une première expérimentation a été menée au champ entre 2016 et 2019 sur deux parcelles du Domaine expérimental d'INRAE, à 15 km au sud-est de Dijon en Bourgogne. Cette expérimentation menée avant le début de la thèse, a permis de bénéficier d'un jeu de données permettant de répondre aux deux premières questions de recherche de la thèse et de commencer l'analyse des données dès le début de la thèse en vue de rédiger un premier article scientifique.

Cette première expérimentation a soulevé une question sur l'importance de l'effet mulch et de la fourniture d'azote par les couverts d'interculture pour réguler les adventices de la culture suivante. Cet aspect pas encore étudié nous a paru essentiel pour comprendre comment les couverts d'interculture régulent les adventices. Une seconde expérimentation a alors été menée au champ de 2021 à 2022 (pendant la thèse) sur trois sites en Bourgogne (Fig. 21), pour identifier et quantifier les processus à l'origine de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture dans la culture suivante (Chapitre 3).

Enfin, pour étudier les effets à long terme de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture, un aspect peu étudié, une dernière expérimentation a été menée en serre en 2022 (pendant la thèse) à partir d'une expérimentation unique au champ menée depuis 2012 au Centre de recherche de Russell E. Larson en Pennsylvanie (Fig. 21). Cette expérimentation est la première à identifier et quantifier les effets à long terme et médiés par le sol des couverts d'interculture sur la compétition entre une culture et ses adventices (Chapitre 4).

2 DESCRIPTION DES EXPERIMENTATIONS

2.1 DE NOMBREUSES COMPOSITIONS DE COUVERTS D'INTERCULTURE TESTEES

La composition des couverts d'interculture est identifiée comme un déterminant important de leur capacité à réguler les adventices d'après les études sur le sujet. En revanche, les connaissances sont limitées quant au choix de la composition des couverts d'interculture plurispécifiques pour assurer la régulation biologique des adventices en interculture et dans les cultures suivantes. De nombreuses compositions de couverts d'interculture, variant en termes de richesse spécifique et de diversité fonctionnelle, ont alors été testées dans nos expérimentations (Tab. 2).

Tableau 2. Espèces choisies pour composer les couverts d'interculture des expérimentations.

Famille botanique	Expérimentation au champ 2016-2019								Expérimentation au champ 2021-2022			Expérimentation en serre 2022								
	Année 1				Année 2				NL	L	NL/L	O	T	CC	FP	FR	C	3SppN	3SppM	6Spp
	2leg-	2leg+	8leg-	8leg+	2leg-	2leg+	8leg-	8leg+												
	Espèce de couvert																			
<i>Poaceae</i>	<i>Avena strigosa</i>		x	x																
	<i>Avena sativa</i>											x							x	x
	<i>Triticosecale</i>												x						x	x
	<i>Secale cereale</i>	x		x	x															
	<i>Sorghum bicolor</i>						x		x											
	<i>Setaria italica</i>								x	x	x									
<i>Fabaceae</i>	<i>Vicia sativa</i>		x		x	x		x												
	<i>Trifolium alexandrinum</i>					x														
	<i>Trifolium incarnatum</i>												x					x	x	x
	<i>Vicia faba</i>					x													x	
	<i>Pisum sativum</i>													x					x	x
	<i>Crotalaria juncea</i>						x													x
	<i>Vicia villosa</i>									x										x
	<i>Vicia benghalensis</i>										x									x
<i>Brassicaceae</i>	<i>Brassica juncea</i>				x	x		x	x											
	<i>Brassica rapa</i>				x	x		x	x											
	<i>Raphanus sativus</i>														x				x	x
	<i>Brassica napus</i>																x			x
	<i>Sinapis alba</i>									x										x
Others	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	x		x		x		x		x										
	<i>Guizotia abyssinica</i>			x	x			x	x											
	<i>Fagopyrum esculentum</i>			x				x												
	<i>Linum usitatissimum</i>			x				x												

2.2 DIFFERENTES ECHELLES TEMPORELLES ETUDIEES

En **interculture** (Fig. 22), les connaissances sur la capacité de couverts d'interculture plurispécifiques et multifonctionnels à réguler biologiquement les adventices sont limitées. Selon le niveau de ressources disponibles dans le sol et la composition des couverts d'interculture, l'intensité de la compétition entre plantes de couvert et adventices peut varier. La première expérimentation de la thèse menée au champ entre 2016 et 2019 apporte des connaissances sur les effets de différentes compositions de couverts d'interculture sur les adventices selon le niveau de ressources disponibles dans le sol au semis des couverts.

Dans la **culture suivante** (Fig. 22), la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture dépend de la biomasse produite par les couverts et la persistance de leurs résidus. Les couverts d'interculture peuvent réguler les adventices de la culture suivante par effet mulch et via la fourniture de ressources (*e.g.* azote) qui impactera potentiellement la compétition entre culture et adventices. En revanche, les connaissances sur l'importance relative de chaque déterminant et processus à l'origine de la régulation biologique des adventices dans la culture suivante sont limitées. La première expérimentation de la thèse menée au champ entre 2016 et 2019 apporte des connaissances sur l'importance de la composition des couverts d'interculture, du niveau de ressources disponible au semis des couverts et de la méthode de destruction des couverts seuls et en interaction dans la régulation biologique des adventices. La deuxième expérimentation de la thèse menée au champ entre 2021 et 2022 apporte des connaissances sur l'importance relative de l'effet mulch et la fourniture d'azote par les couverts sur les adventices de la culture suivante.

Dans une **deuxième culture suivante** (Fig. 22), les effets des couverts d'interculture sur les adventices n'ont jamais été étudiés. Pourtant, si les couverts d'interculture réduisent les adventices en interculture d'automne-hiver et dans la culture de printemps/été suivante, les adventices dans la culture de l'année suivante devraient être réduites si aucun travail du sol n'est effectué (pour éviter de faire remonter des adventices du stock semencier à la surface du sol). La première expérimentation de la thèse menée au champ entre 2016 et 2019 a observé les effets de la composition des couverts d'interculture, du niveau de ressources disponible au semis des couverts et de la méthode de destruction des couverts sur les adventices dans une deuxième culture suivante et les impacts sur les performances de cette culture.

A plus **long terme** (Fig. 22), la régulation biologique des adventices par les couverts est très peu étudiée. Quelques études se sont focalisées sur les effets des couverts d'interculture sur le stock semencier et montrent des effets variables. Malgré les connaissances sur la capacité des couverts d'interculture à modifier la disponibilité en ressources du sol sur le long terme, aucune étude n'a testé leurs effets sur la compétition entre culture et adventices. L'expérimentation en serre de 2022, à partir d'une expérimentation de 10 ans intégrant différentes compositions de couverts d'interculture dans une rotation de trois cultures, apporte des connaissances sur la capacité des couverts à modifier la compétition entre une culture et ses adventices.

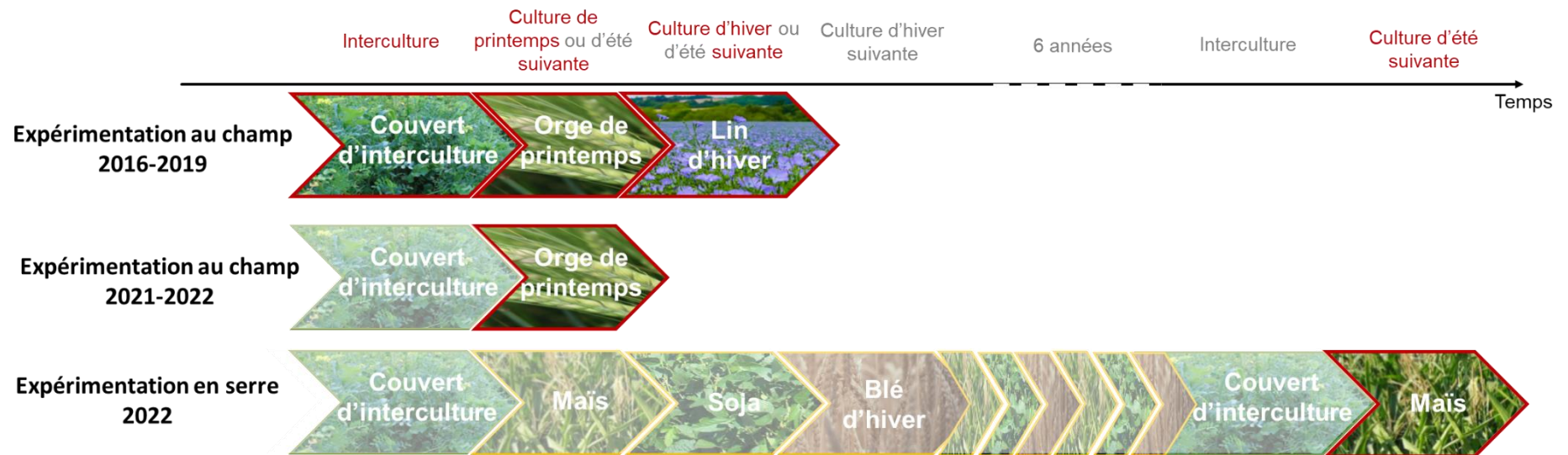


Figure 22. Échelles temporelles étudiées dans la thèse.

En rouge sont encadrées les échelles temporelles étudiées dans chacune des trois expérimentations de la thèse.

2.3 DES EXPERIMENTATIONS FACTORIELLES MAXIMISANT L'OBSERVATION D'EFFETS LIES AUX COUVERTS D'INTERCULTURE SUR LES ADVENTICES

La première **expérimentation menée au champ entre 2016 et 2019** a été répliquée deux fois (en 2016-2018 sur une parcelle puis 2017-2019 sur une autre). Quatre compositions de couverts d'interculture (2leg- : 2 espèces sans légumineuses, 2leg+ : 2 espèces avec une légumineuse, 8leg- : 8 espèces sans légumineuses, 8leg+ : 8 espèces avec légumineuses, Tab. 2) et un témoin sol nu ont été mis en place à l'été 2016 puis 2017 (Fig. 23). Deux niveaux de fertilisation azotée (0 et 30 kg d'azote ha⁻¹) et d'irrigation (0 et 40 mm d'eau) ont été mis en place au semis des couverts d'interculture (Fig. 23) pour mimer des niveaux de ressources du sol variables au semis des couverts telles qu'elles pourraient exister chez les agriculteurs. Enfin, trois modalités de destruction des couverts d'interculture (gel, roulage et herbicides) ont été mises en œuvre avant semis de la culture suivante (Fig. 23). Une orge de printemps a été semée après destruction des couverts d'interculture en 2017 et 2018, puis un lin d'hiver a été produit l'année suivant la récolte de l'orge de printemps en 2017-2018 et 2018-2019 (Fig. 23).



Figure 23. Dispositif expérimental de l'expérimentation au champ de 2016-2019.

Les deux cultures suivantes ont été conduites en semis direct, sans désherbage, ni fertilisation, ni irrigation pour maximiser les effets des couverts d'interculture sur les adventices. Les facteurs composition des couverts d'interculture, fertilisation, irrigation et destruction des couverts ont été croisés et répétés trois fois (3 blocs) par année/parcelle d'expérimentation, pour un total de 180 micro-parcelles étudiées chaque année.

Dans la deuxième **expérimentation menée au champ entre 2021 et 2022**, trois compositions de couverts d'interculture (NL : 2 espèces non-légumineuses, L : 2 espèces légumineuses et NL/L : 4 espèces non-légumineuses et légumineuses, Tab. 2), un témoin sol nu et deux niveaux de fertilisation azotée (0 et 50 kg d'azote ha⁻¹) ont été mis en place à l'été 2021 (Fig. 24). Les facteurs composition des couverts et fertilisation azotée ont été mis en place pour créer un gradient de biomasse et de persistance du mulch de couvert à destruction. Les couverts d'interculture ont été détruits par broyage et herbicides, laissés à la surface du sol sous forme de mulch et une orge de printemps a été semée après destruction des couverts (Fig. 24).



Figure 24. Dispositif expérimental de l'expérimentation au champ de 2021-2022.

L'orge de printemps a été conduite en semis direct, sans désherbage, ni fertilisation, ni irrigation pour maximiser les effets des couverts d'interculture dans la culture suivante. Les facteurs composition des couverts et fertilisation azotée ont été croisés et répétés huit fois (2 x 4 blocs) sur chacun des quatre sites de l'expérimentation, pour un total de 60 micro-parcelles étudiées par site.

Enfin, l'**expérimentation en serre de 2022** a été menée à partir d'une expérimentation au champ initiée en 2012 (Fig. 25). Cette expérimentation unique dans le monde a testé neuf compositions de couverts d'interculture (O, T, CC, FP, FR, C, 3SppM, 3SppN et 6Spp, Tab. 2) incluses dans une rotation de grandes cultures : blé d'hiver-maïs-soja (Fig. 25). Les couverts d'interculture ont été semés pour la quatrième fois à l'été 2021 et détruits par labour en 2022 avant le semis du maïs (Fig. 25).

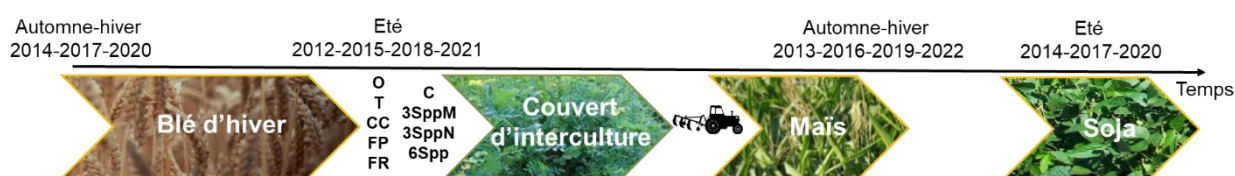


Figure 25. Dispositif expérimental de l'expérimentation au champ utilisée pour l'expérimentation en serre de 2022.

Deux semaines après incorporation des résidus de couverts d'interculture dans le sol par labour, le sol a été prélevé sur chaque parcelle où étaient implantées les neuf compositions de couverts. Ce sol a été mis en pot en serre avec un plant de maïs seul ou un plant de maïs avec trois plants d'adventices (Fig. 26). Les espèces adventices testées, *Setaria faberi* et *Amaranthus hybridus*, ont été choisies en raison de leur compétitivité vis-à-vis du maïs dans les parcelles cultivées de Pennsylvanie. L'expérimentation en serre a été choisie de manière à contrôler des événements aléatoires au champ (flore adventice, météo) susceptibles d'interférer dans l'analyse des effets médiés par le sol des couverts d'interculture sur la compétition maïs-adventices. Chaque combinaison de précédent couvert et de maïs seul ou avec adventices a été répété six fois dans la serre, pour un total de 162 pots étudiés.

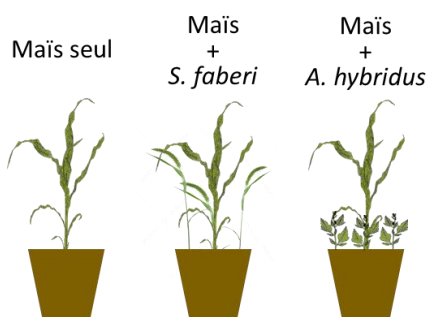


Figure 26. Dispositif expérimental de l'expérimentation en serre.

3 DONNEES COLLECTEES

La **biomasse aérienne** des plantes est identifiée comme un bon indicateur de leur croissance : elle résulte de la croissance potentielle des plantes et des interactions ayant eu lieu entre elles et leur environnement (*e.g.* autres plantes, pédoclimat, pratiques agricoles) qui ont potentiellement modifié sa dynamique de croissance (Trinder et al., 2021). Pour étudier les relations de compétition entre plantes cultivées (couverts d'interculture et cultures) et adventices, la biomasse aérienne des couverts d'interculture, adventices et cultures a été mesurée dans chaque expérimentation de la thèse. Les parties aériennes des plantes ont été prélevées, séchées à l'étuve et leurs poids secs ont été mesurés.

L'azote est identifié comme un élément essentiel pour la croissance des plantes. Sur la parcelle cultivée, la compétition entre plantes pour l'azote peut être intense, surtout dans des systèmes économes en intrants. Pour quantifier la compétition entre plantes cultivées et adventices pour cette ressource, les **quantités d'azote contenues dans la biomasse aérienne** des plantes et les ratios carbone/azote (C/N) des couverts d'interculture ont été déterminés en interculture dans l'expérimentation au champ de 2016-2019, en interculture et dans la culture suivante dans l'expérimentation au champ de 2021-2022 et dans l'expérimentation en serre de 2022. Les quantités d'azote ont été calculées en multipliant la biomasse aérienne des plantes par leur concentration en azote. Les concentrations en azote et en carbone des plantes ont été mesurées par la méthode de Dumas, après broyage des plantes séchées.

Les **rendements** des cultures sont un élément déterminant du revenu des agriculteurs une année donnée. Ils ont alors été mesurés dans chacune des deux expérimentations menées au champ.

Dans l'expérimentation au champ de 2021-2022 et l'expérimentation en serre de 2022, des mesures supplémentaires ont été effectuées pour identifier et quantifier les processus à l'origine de régulation biologique des adventices dans la culture suivante. Dans l'expérimentation au champ, les **quantités d'azote minéral du sol** (ions NO_3^-) ont été mesurées et des suivis de **densité adventices** ont été effectués en interculture et dans la culture suivante. Les quantités d'azote minéral du sol (nitrates) ont été mesurées avec un Nitrachek (Challenge-Agriculture, 1999) et les densités d'adventices relevées selon la méthode de Barralis (1976). Dans l'expérimentation en serre, les **quantités totales d'azote et de carbone du sol** ont été mesurées par la méthode de Dumas.

Les prélèvements de sol, de plantes ou les relevés de flore adventice réalisés dans les expérimentations ont été effectués à des stades clés de croissance des plantes (Fig. 27), permettant de quantifier au mieux les effets des couverts d'interculture sur les adventices en interculture et dans les cultures suivantes.

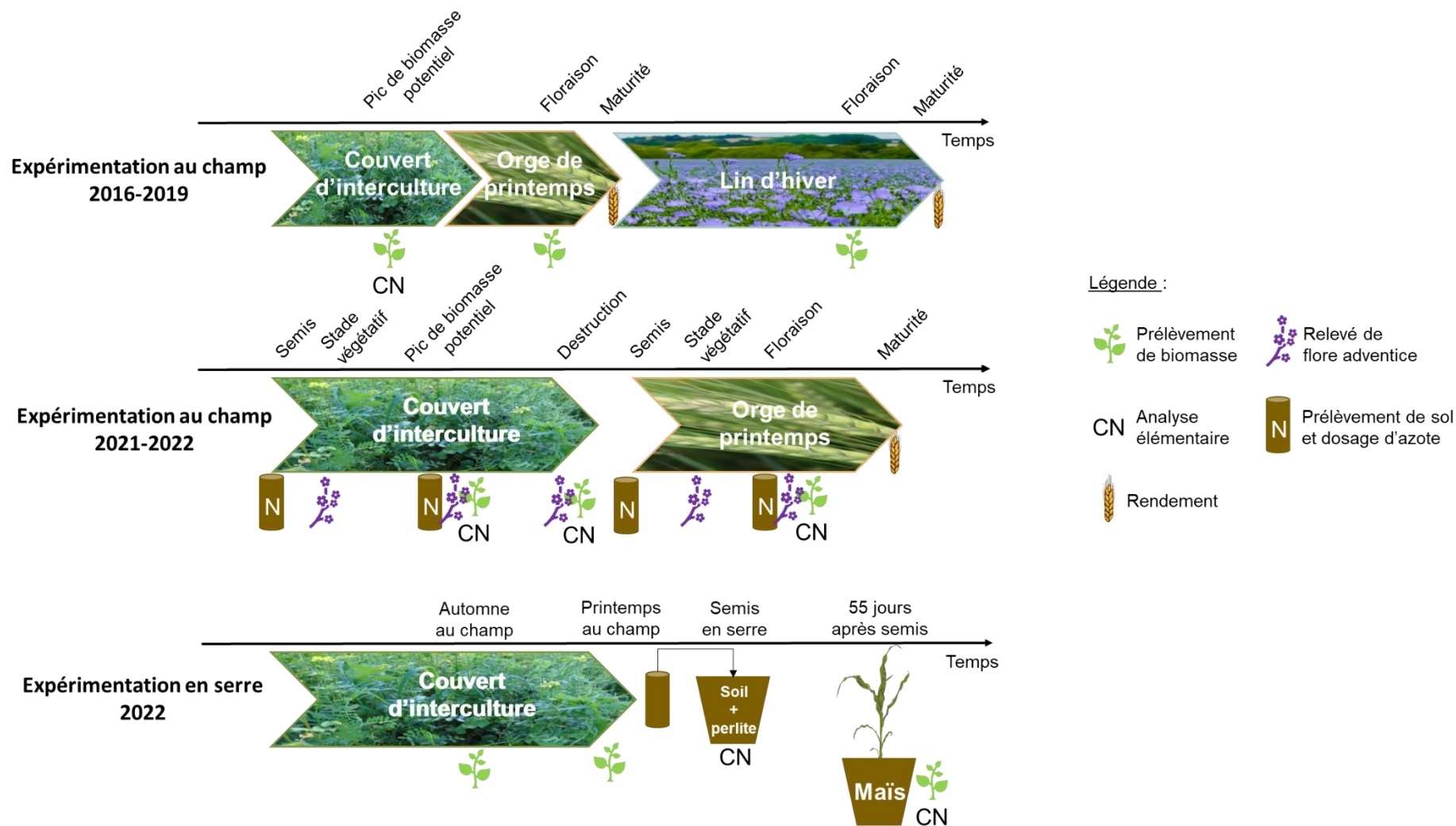


Figure 27. Mesures effectuées dans chaque expérimentation de la thèse.

RESULTATS

Les résultats de la thèse sont compilés en quatre chapitres, qui correspondent chacun à un article scientifique publié (Chapitres 1 et 2) ou en préparation (Chapitres 3 et 4).

Les deux premiers chapitres apportent des connaissances sur les déterminants et les effets de la régulation biologique des adventices en interculture (**Chapitre 1**) et dans deux cultures suivantes (**Chapitre 2**). Les deux derniers chapitres apportent des connaissances sur les processus à l'origine de la régulation biologique des adventices dans la culture suivante à court (**Chapitre 3**) et long terme (**Chapitre 4**).

Le **chapitre 1** répond à la première question de recherche de la thèse : quels sont les **déterminants** de la régulation biologique des adventices par les couverts **en interculture** ? Pour ce faire, les effets de différentes compositions de couvert d'interculture et du niveau de ressources en eau et en azote disponible dans le sol au semis des couverts, seuls et en interaction, sur la compétition entre couverts d'interculture et adventices ont été quantifiés.

Le **chapitre 2** répond à la deuxième question de recherche de la thèse : quels sont les **déterminants** de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture dans les **cultures suivantes** ? Pour ce faire, les effets de différentes compositions de couvert d'interculture, du niveau de ressources en eau et en azote disponible dans le sol au semis des couverts et de différentes méthodes de destruction des couverts, seuls et en interaction, sur la compétition entre deux cultures suivantes et leurs adventices ont été quantifiés.

Le **chapitre 3** répond à la troisième question de recherche de la thèse : quels sont les **processus** sous-jacents à la régulation biologique des adventices dans la **culture suivante** et quelles sont leurs importances relatives ? Pour ce faire, les effets mulch et fourniture d'azote des couverts d'interculture sur la compétition entre culture suivante et adventices ont été quantifiés.

Enfin, le **chapitre 4** répond à la quatrième question de recherche de la thèse : quels sont les **effets à long terme** et **médiés par le sol** des couverts d'interculture sur la compétition culture-adventices ? Pour ce faire, les effets médiés par le sol (*e.g.* modification de la disponibilité en ressources) des couverts d'interculture sur la compétition entre une culture et ses adventices ont été quantifiés.

En préambule de chaque chapitre, ma contribution à la création et la transmission des connaissances est précisée et un résumé de l'article scientifique permettant d'extraire les messages clés du chapitre est fourni.

CHAPITRE 1 : IDENTIFICATION DES DETERMINANTS ET QUANTIFICATION DES EFFETS DE LA REGULATION BIOLOGIQUE DES ADVENTICES PAR LES COUVERTS EN INTERCULTURE

Une expérimentation a été menée au champ avant le début de ma thèse pour acquérir les données utilisées dans ce chapitre. J'ai mené l'analyse des données du chapitre et la rédaction de l'article scientifique correspondant durant la première année de ma thèse.

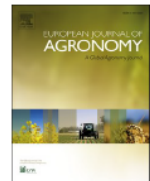
Ce chapitre a été publié sous forme d'article scientifique dans la revue European Journal of Agronomy (Rouge et al., 2022).



Contents lists available at [ScienceDirect](https://www.sciencedirect.com)

European Journal of Agronomy

journal homepage: www.elsevier.com/locate/eja



Weed suppression in cover crop mixtures under contrasted levels of resource availability

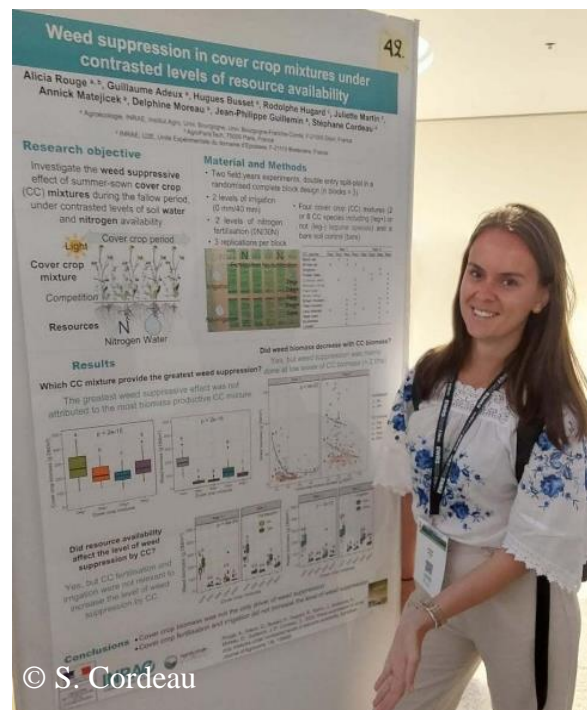
Alicia Rouge^{a,b}, Guillaume Adeux^a, Hugues Busset^a, Rodolphe Hugard^c, Juliette Martin^c, Annick Matejicek^a, Delphine Moreau^a, Jean-Philippe Guillemain^a, Stéphane Cordeau^{a,*}

^a Agroécologie, INRAE, Institut Agro, Univ. Bourgogne, Univ. Bourgogne-Franche-Comté, F-21000 Dijon, France

^b AgroParisTech, 75005 Paris, France

^c INRAE, UZE, Unité Expérimentale du domaine d'Épisses, F-21110 Bretenière, France

Un poster scientifique de cet article (Annexe 1) a été présenté au 19^e colloque de l'European Weed Research Society (EWRS - 2023) et au XVII^e colloque de l'European Society for Agronomy (ESA - 2023). Ce poster a été récompensé du 1^{er} prix au 19^e colloque de l'European Weed Research Society.



© S. Cordeau

Poster présenté à l'EWRS 2023 – 1^{er} prix.

RESUME DE L'ARTICLE ET MESSAGES CLES DU CHAPITRE 1

Contexte

Les couverts d'interculture plurispécifiques et multifonctionnels fournissent potentiellement de multiples services écosystémiques et leur utilisation est encouragée. Cependant, les connaissances sur la capacité de tels couverts d'interculture à réguler les adventices sont limitées. Semés à l'été, les couverts réduisent les adventices en interculture principalement par compétition pour les ressources, en particulier l'eau et l'azote du sol. En revanche, aucune étude n'a quantifié la compétition entre couverts et adventices pour l'azote en mesurant les quantités d'azote prélevées par les plantes. Aussi, étudier la composition des communautés adventices permettrait de mieux comprendre les interactions entre les adventices, les couverts d'interculture et le niveau de ressources.

Question de recherche et hypothèses

Quels sont les effets des couverts sur les adventices en interculture en fonction de la composition des couverts et du niveau de ressources du sol ?

- (1) La biomasse des couverts d'interculture et des adventices dépend d'interactions entre la composition des couverts et le niveau de ressources du sol.
- (2) Une biomasse de couvert élevée réduit celle des adventices mais à faible niveau de biomasse de couvert, la répression des adventices dépend de la composition des couverts.
- (3) La composition des communautés adventices dépend de la composition des couverts et du niveau de ressources du sol.

Matériel et méthodes

Dans la première expérimentation de la thèse, initiée au champ en 2016 puis 2017, quatre compositions de couverts d'interculture (2leg-, 2leg+, 8leg-, 8leg+, Tab. 2) et un sol nu ont été implantés sous deux niveaux contrastés de ressources en eau (0 et 40 mm d'eau) et en azote (0 et 30 kg d'azote ha⁻¹). Les effets seuls et en interaction de la composition des couverts d'interculture et du niveau de ressources en eau et en azote sur la biomasse produite par les couverts d'interculture et les adventices, leurs quantités d'azote et la composition des communautés adventices ont été analysés (Fig. 28).

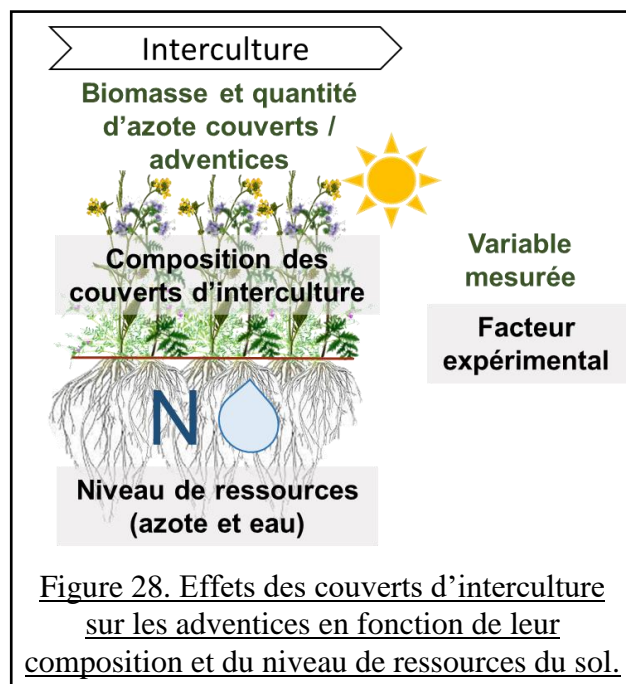


Figure 28. Effets des couverts d'interculture sur les adventices en fonction de leur composition et du niveau de ressources du sol.

Résultats et discussion

Comme de nombreuses études l'ont précédemment montré, toutes les compositions de couvert d'interculture testées dans notre expérimentation ont réduit la biomasse des adventices en interculture comparé au sol nu. Cependant, nos résultats montrent que la biomasse des adventices et celle des couverts ont varié selon la composition des couverts en interaction avec le niveau de ressources du sol, validant notre première hypothèse. Augmenter la disponibilité en azote du sol au semis des couverts d'interculture a augmenté la biomasse des espèces de couvert non-légumineuses mais n'a pas impacté la biomasse adventice. Une faible disponibilité en azote du sol au semis des couverts a augmenté la biomasse des espèces de couvert légumineuses mais aussi celle des adventices. Augmenter la disponibilité en eau dans le sol au semis des couverts n'a globalement pas modifié leur production de biomasse mais a augmenté celle des adventices. La majorité des couverts d'interculture ont significativement réduit la biomasse des adventices à partir de 2 t ha⁻¹ de biomasse produite. En deçà des 2 t ha⁻¹ de biomasse de couvert, la répression des adventices était plus dépendante de la composition des couverts, validant notre deuxième hypothèse. Le couvert d'interculture le plus productif n'a pas été le plus répressif vis-à-vis des adventices, ce qui suggère que la biomasse des couverts n'est pas le seul facteur à considérer dans la régulation biologique des adventices par les couverts. Les caractéristiques fonctionnelles des espèces de couverts telles qu'une croissance rapide et une couverture rapide du sol sont importantes à considérer. Enfin, les communautés adventices ont été dominées par quelques espèces chaque année qui ont modifié leur biomasse en fonction de la composition des couverts et du niveau de ressources du sol, validant notre troisième hypothèse. Nos résultats montrent que la compétition entre adventices et couverts en interculture résulte d'interactions complexes entre les plantes présentes sur la parcelle et leur environnement. Une attention doit être portée au niveau de ressources du sol pour composer les couverts d'interculture afin de réguler les adventices en interculture.

Messages clés

- Toutes les compositions de couverts ont réduit la biomasse adventice en interculture.
- Fertiliser et irriguer les couverts d'interculture n'a pas amélioré la répression des adventices.
- Un faible niveau de biomasse de couverts (2 t ha⁻¹) a suffi à réduire la biomasse adventice.
- La biomasse des couverts n'explique pas à elle seule la répression des adventices en interculture.
- La régulation biologique des adventices par les couverts en interculture dépend d'interactions complexes entre les caractéristiques fonctionnelles des espèces et le niveau de ressources de la parcelle.

ABSTRACT

Cover crop (CC) mixtures appear as a promising agroecological tool for weed management. Although CC suppress weed growth by competing for resources, their suppressive effect under contrasting levels of soil resource availability remains poorly documented. A two field:year experiment was conducted to investigate the weed suppressive effect of four CC mixtures. They were composed of 2 or 8 species including or not legume species and compared to a bare soil control. The experiment included two levels of irrigation and nitrogen fertilisation at CC sowing. The objectives were to assess (i) weed and CC aboveground biomass response to CC mixtures and resource availability, (ii) the weed suppressive effect of CC mixtures across a gradient of CC biomass and (iii) weed community response to CC mixtures and resource availability. CC and weed biomass were mainly influenced by interactions between CC mixtures and fertilisation and between CC mixtures and irrigation, with contrasted effects between field:years. Nitrogen fertilisation increased biomass of non-legume based CC mixtures but this only resulted into a further reduction of weed biomass of little biological relevance. Legume-based CC mixtures suppressed weeds to a greater extent without nitrogen fertilisation in year 2 but not in year 1, possibly due to contrasted initial soil nitrogen availability (lower in year 2). Weed biomass generally benefited more from irrigation than CC mixtures. Among the 33 weed species recorded, weed communities in each plot were dominated by wheat volunteers, *Geranium dissectum*, *Veronica persica* and *Echinochloa crus-galli*, whose biomass varied depending on the interaction between year, CC mixture and resource availability. Our results revealed that competitive outcomes between CC mixtures and weed species were driven by a complex interaction between resource availability and species traits. Further experiments focusing on plant traits should improve our understanding of weed:CC competitive outcomes under various levels of resource availability.

Keywords: cover crop mixtures, weed community, biomass, competition, nitrogen, water

1 INTRODUCTION

Weeds are a major concern in agriculture due to important potential crop yield losses (Oerke, 2006) and their management currently often relies on herbicide use. However, the over-reliance on chemical weed control is now questioned for its impact on the environment (Kamrin, 1997), biodiversity (McLaughlin and Mineau, 1995) and human health (Alavanja et al., 2004). The number of active herbicide substances on the market is decreasing (Chauvel et al., 2012), thereby increasing the probability of weed resistance through recurrent use of a reduced number of herbicides at the crop rotation scale (Powles and Yu, 2010). Biodiversity-based options are sought in order to diversify the selection pressures at the crop rotation scale (Petit et al., 2018). Cover crops (CC) are plant species cultivated between two main cash crops which can provide multiple ecosystem services (*e.g.* reducing soil erosion, improving soil properties or crop yields), including weed suppression (Cordeau et al., 2015; Mirsky et al., 2011; Teasdale et al., 2007). The weed suppressive effect of CC can be defined as the capacity of CC to reduce weed biomass (Christensen, 1995). However, mechanisms underlying the weed suppressive effect of CC remains unclear, especially in CC mixtures (Nichols et al., 2020a).

Farmers and extension services are promoting and implementing CC as species-diverse mixtures (CTIC, 2017). However, the systematic review by Florence and McGuire (2020) reported that weed suppression was not greater in CC mixtures than the most suppressive species of the mixture (grown in monoculture) in 98% of cases. The relationship between CC mixtures, CC biomass production and weed suppression remains unclear. On the one hand, numerous studies have reported enhanced weed suppression through the use of key CC functional groups producing high biomass, such as grasses and *Brassicaceae* (Bybee-Finley et al., 2017; Smith et al., 2020). On the other hand, other studies have reported higher CC biomass production when combining species with complementary traits (*e.g.* legumes and non-legumes) (Suter et al., 2017), with no direct consequence on weed suppression (Ranaldo et al., 2020). Biomass is commonly used indicator to quantify competition between CC and weeds because it results from resource availability and competitive outcome with neighbouring plants (ability to tolerate or suppress) (Trinder et al., 2021). Thus, most authors reporting a weed suppressive effect of CC showed a negative relationship between CC and weed biomass (Finney et al., 2017; Osipitan et al., 2019; Wittwer et al., 2017), probably because of a greater ability of CC to uptake soil resources, produce biomass and shade competing weeds. Nevertheless, a recent study from Adeux et al. (2021) showed that the relationship between weed and CC biomass was dependent on CC species, with *Brassica juncea* being more weed suppressive than *Vicia villosa* at low levels of CC biomass. Such results suggest that for a given level of CC biomass, certain CC species traits (*e.g.* nitrogen uptake ability or early ground cover) could provide a competitive advantage.

CC and weed biomass depends on soil nutrient availability (Ryan et al., 2011), water availability (Ruis et al., 2019), light availability (MacLaren et al., 2019), plant density (Bybee-Finley et al., 2022) and plant traits such as the ability to acquire and transform these resources into biomass (Blesh, 2018; Tribouillois et al., 2016; Tribouillois et al., 2015). Thus, competition is expected to be more intense when resource availability is low and when CC and weeds share the same pool of resources in the same time and space (Garnier and Navas, 2012). Light is often considered as the main driver of competition between crops and weeds on agricultural lands (Perry et al., 2003). But in summer-sown CC, competition for soil resources can be as important as competition for light because soil water and nitrogen can be scarce (Kiær et al., 2013). Therefore, competition between CC and weeds under contrasted levels of water and nitrogen availability needs to be explored to improve the weed suppressive effect of CC mixtures. However, we found no study which explored nitrogen competition between weeds and CC mixtures by quantifying plant nitrogen uptake.

Focusing on weed community composition could shed light on specific interactions between weed species, CC mixtures and/or resource availability (Navas, 2012; Smith and Gross, 2007). Weed community composition, diversity and abundance are mainly driven by the expression of the weed seed bank (Smith et al., 2015), but could be influenced directly by soil nitrogen availability or indirectly by variations in CC nitrogen acquisition (Pyšek and Lepš, 1991). Smith et al. (2015) reported a general negative relationship between CC biomass and weed species richness across all CC species, but lacked to identify a filtering effect of certain CC mixtures on specific weed species. However, this study only tested CC monocultures and one CC mixture composed of five species. Testing a greater diversity of CC mixtures under contrasted levels of water and nitrogen availability could help to further investigate the filtering effect of CC mixtures on weed communities.

The objective of this study was to investigate the weed suppressive effect of summer-sown CC mixtures during the fallow period, under contrasted levels of soil water and nitrogen availability. To our knowledge, our study is the first to manipulate contrasted levels of soil resource availability (nitrogen, water) and CC mixtures and investigate their effect on (i) weed and CC aboveground biomass, (ii) the relationship between the latter and (iii) weed community composition. We hypothesised that (1) weed and CC biomass depend on interactions between CC mixture and resource availability, (2) higher CC biomass generally ensures higher weed suppression but that some CC mixtures are more weed suppressive than others at low levels of CC biomass, and (3) weeds show species-specific response to contrasted levels of CC mixtures and resource availability. The present study is based on a factorial experiment repeated on two field:years, which compared four CC mixtures to a bare soil control, under different levels of nitrogen and water availability. A total of 360 weed and CC biomass samples and their nitrogen quantities were analysed.

2 MATERIAL AND METHODS

2.1 Site characteristics

The experiment was replicated on two field:years (one field in 2016 and another in 2017, further denoted year 1 and year 2, respectively) at the INRAE experimental site in Bretenière (47°14'11.2" N, 5°05' 56.1" E), 15 km south-east of Dijon, France. Both fields were characterised by a clay (40%) - silt (50%) soil texture and a calcareous bedrock. The site is subject to a semi-continental climate, characterised by mean annual precipitation of 765 mm and an average daily temperature of 10.5°C, with strong variations between winter and summer. Average daily temperature and daily rainfall over the course of the two years can be found in Supp. Fig. 1.1. The environmental conditions were quite similar in both years with an average of 25 mm of rainfall around CC sowing and moderate temperatures in summer. A winter wheat crop preceded CC sowing in both field:years. Straw were exported and stubble was superficially tilled after winter wheat harvest. Unfortunately, post-harvest soil inorganic nitrogen was not measured at the field but rather estimated for each year (Supp. Table 1.1) using the nitrogen balance method (Sainju, 2017). Residual nitrogen was higher in year 1 (~74 kg N ha⁻¹) than in year 2 (~0 kg N ha⁻¹), mostly due to a combination of high mineral nitrogen fertilisation and low winter wheat uptake in year 1.

2.2 Experimental set-up

Four CC mixtures (2leg-: 2 CC species without legumes, 2leg+: 2 CC species with legume, 8leg-: 8 CC species without legumes and 8leg+: 8 CC species with four legumes) including a wide range of species commonly used by French farmers (Table 1.1, black oat, winter rye, sorghum, foxtail millet, common vetch, berseem clover, faba bean, brown hemp, brown mustard, field mustard, lacy phacelia, niger seed, buckwheat, linseed) were compared to a bare soil control. CC were sown in summer (August 10th and July 28th year 1 and 2, respectively) at their recommended pure stand seeding rate divided by the number of species in the mixture and majored by 15% (Table 1.1).

CC mixtures were created to occupy distinct spaces along a species richness and biomass productivity gradient, determined by their ability to respond to resource availability. *Poaceae* and *Brassicaceae* species were expected to quickly pre-empt nitrogen and produce high biomass while *Fabaceae* species could avoid nitrogen competition through dinitrogen fixation. Moreover, CC species were likely to differ in their root and aerial architecture, thereby modifying competition for light and/or soil resources. CC mixtures were composed of two or 8 species, as two is the minimum to obtain a mixture and because 8 represents the end of the species richness gradient commonly used by farmers in CC mixtures. Further increasing CC species richness would have either induced functional redundancy or the inclusion of less relevant species. Two levels of irrigation (0 mm or 40 mm) and nitrogen fertilisation (0N: 0 kg N ha⁻¹ or 30N: 30 kg N ha⁻¹ of ammonium nitrate 33.5%) were applied around CC sowing to mimic contrasted levels of soil resources.

The experiment was set-up as a double entry split-plot in a randomised complete block design (Supp. Fig. 1.2, n blocks = 3). Main plots were characterised by the intersection of the two irrigation and nitrogen fertilisation strips for practical reasons. CC mixtures and bare soil control were replicated 3 times within each main plot due to a forthcoming CC termination factor (not studied here). As a result, each combination of CC mixture (N=5), nitrogen level (N=2) and irrigation level (N=2) was replicated 9 times, resulting in a total of 180 plots (10 m² each). Since weeds are known to be patchily distributed within a field (Hughes, 1990), fourweed species (*Echinochloa crus-galli*, *Veronica persica*, *Geranium dissectum*, *Chenopodium album*) with contrasted functional attributes (e.g. height, leaf area) were sown at 60 seeds m⁻² per species across all plots at CC sowing to homogenise weed pressure within each experiment.

Table 1.1. Cover crop (CC) species and seeding rates, used in 2 or 8 CC species mixtures including (leg+) or not (leg-) legumes in year 1 (2016) and 2 (2017).

Seeding rates were computed as number of seeds m⁻² = [seeding rate in pure stand / number of species in the mixture * (1000/Thousand-seed weight)] majored by 15%. Winter grasses in year 1 were replaced by summer grasses in year 2 to avoid grass volunteers in the subsequent cereal crop.

Botanical family	CC species (latin name)	Seeding rate (number of seeds m ⁻²)								Recommended pure stand (g m ⁻²)‡	Thousand-seed weight (g 1000 seeds ⁻¹)
		Year 1				Year 2					
		2leg-	2leg+	8leg-	8leg+	2leg-	2leg+	8leg-	8leg+		
<i>Poaceae</i>	Black oat (<i>Avena strigosa</i>)		68	17						2	16.9
	Winter rye cv. Multicaule (<i>Secale cereale</i>)	286		71	71					8	16.1
	Sorghum (<i>Sorghum bicolor</i>)					33		8		1.5	26.3
	Foxtail millet cv. Early bird (<i>Setaria italica</i>)						351	88	88	2.5	4.1
<i>Fabaceae</i>	Common vetch cv. Nacre (<i>Vicia sativa</i>)		43		11		43		11	4	54
	Berseem clover cv. Tabor (<i>Trifolium alexandrinum</i>)				90				90	2.5	4
	Faba bean cv. Irena (<i>Vicia faba</i>)				3				3	10	490
	Brown hemp (<i>Crotalaria juncea</i>)				14				14	3.5	36.8
<i>Brassicaceae</i>	Brown mustard cv. Vitamine (<i>Brassica juncea</i>)			25	25			25	25	0.5	2.9
	Field mustard cv. Chicon (<i>Brassica rapa</i>)			45	45			45	45	1	3.2
Others	Lacy phacelia (<i>Phacelia tanacetifolia</i>)	288		72		288		72		1	2
	Niger seed cv. Regyne (<i>Guizotia abyssinica</i>)			42	42			42	42	1	3.4
	Buckwheat cv. Harpe (<i>Fagopyrum esculentum</i>)			22				22		3	20
	Linseed cv. Omegalin (<i>Linum usitatissimum</i>)			38				38		2	7.5

‡ (Thomas and Archambeaud, 2016)

2.3 Biomass sampling and nitrogen quantity

CC (all species combined) and weed (per species) aboveground biomass were sampled 90 days after CC sowing in each experiment, in all 180 plots, in one 1 m² and two 0.25 m² quadrats per plot in year 1 and 2, respectively. This type of sampling was chosen because competition occurs in a close environment and two quadrats were used year 2 to improve the technical feasibility during biomass sampling. All biomass samples were oven dried at 80°C for 72 hours and weighed.

In order to partition nitrogen uptake between CC and weeds, plant nitrogen was quantified. The nitrogen concentration (g N / g aboveground biomass) in CC (all species summed) and weed (per species) was measured using the Dumas method (ThermoScientific™ FLASH 2000 CHNS/O Analyzer). The two quadrats were summed in year 2 so as to quantify one value of nitrogen concentration per plot for both CC (all species summed) and weeds (per species). The quantity of nitrogen in plants (g N m⁻¹) was calculated by multiplying the nitrogen concentration (g N / g biomass) by biomass (g m⁻¹) at the plot:year scale.

The two CC and weed biomass samples per plot in year 2 were averaged at the plot level to avoid an additional hierarchical level (pseudo-replication) and obtain a balanced design between years. Weed biomass and nitrogen quantity per species were summed at the plot level to obtain total weed biomass and total weed nitrogen quantity.

2.4 Nitrogen nutrition index

The nitrogen nutrition index (NNI) of CC mixtures was calculated at the plot:year scale to quantify their nitrogen status, following Eq. 1 provided by Lemaire and Gastal (1997):

$$NNI = \frac{\%N_{\text{measured}}}{\%N_c} \quad (\text{Eq. 1})$$

where, %N_{measured} (g N / g biomass) is the nitrogen concentration measured at the plot:year scale in CC mixtures (all species summed) and %N_c (g N / g biomass) is computed as Eq. 2:

$$\%N_c = 5.1 * (\text{DM})^{-0.34} \quad (\text{Eq. 2})$$
 where, DM is the total (CC mixture+weeds) biomass (t ha⁻¹).

This equation shows the critical nitrogen dilution curve (*i.e.* relationship between nitrogen and biomass accumulation at optimal canopy nutrition). Initially developed for monospecies canopies (Lemaire and Gastal, 1997), it was adapted to multispecies canopies (Louarn et al., 2021). The parameters of Eq. 2 are valid for legume as well as non-legume C3 plants (Munier-Jolain et al., 2010), *i.e.* the vast majority of CC and weed species in the experiment.

When NNI = 1, nitrogen nutrition is considered optimal, while NNI > 1 and < 1 indicate excess and deficient nitrogen nutrition, respectively. In our study, a NNI < 1 would indicate nitrogen deficiency in CC mixtures, either as a result of below optimal initial soil nitrogen availability or as a result of nitrogen uptake from weeds. To investigate whether fertilisation enhanced the weed suppressive effect of CC mixtures through enhanced nitrogen nutrition, NNI of CC mixtures were compared between fertilised and non-fertilised plots.

2.5 Statistical analysis

Statistical analysis were performed with the R software version 4.0.2 (R Core Team 2020). CC and weed biomass, nitrogen quantities and CC NNI were analysed at the plot scale (*i.e.* average of the two pseudo replicates for year 2) with tweedie generalised mixed effect models using a log link function, available in the R package glmmTMB (Brooks et al., 2017). All response variables were modelled as a function of year (as factor, confounded with field), CC mixture, fertilisation (as factor), irrigation (as factor) and all possible interactions between these four factors. Bare soil controls were removed from the analysis when focusing only on CC mixtures (*i.e.* CC biomass and nitrogen quantity, and CC NNI). To identify whether the relationship between CC and weed biomass was dependent on CC mixtures, weed biomass was also modelled as a function of year, CC mixture, CC biomass and all possible interactions between the three latter.

For all six models an *a priori* set of five plausible random effect structures were defined and compared using Akaike's Information Criterion (AIC), in order to best capture the structure of the experimental design (Supp. Table 1.2). The model with the lowest AIC was retained for analysis. The absence of confounding factors with the non-randomised nitrogen strip was confirmed through an investigation of within-field yield variability of the preceding winter wheat crop and soil resistivity (Supp. Fig. 1.3). The split-split-plot model with irrigation as main plot factor, fertilisation as subplot factor and CC mixture completely randomised within was retained for the analysis of CC NNI, weed biomass, weed nitrogen quantity and the relationship between weed and CC biomass, while a spatial exponential model was chosen to analyse CC biomass and CC nitrogen quantity. Significance of effects was determined through Type III Wald Chi-Square tests using the function Anova of the R package car (Fox et al., 2020). Contrasts were adjusted using the R package emmeans (Lenth, 2021).

Partial Redundancy Analysis (*i.e.* pRDA) was performed at the plot scale (*i.e.* average of the two pseudo replicates for year 2) for each experiment so as to investigate individual weed species response to experimental factors, after the removal of block effect, using the rda function of the R package vegan (Oksanen et al., 2020). The choice of a linear method was confirmed by assessing the length of the first axis of a detrended correspondence analysis (< 3 SD unit). The response matrix consisted of 144 row (one for each plot sown with a CC mixture) and 19 (one for each weed species observed in year 1) or 20 columns (year 2). Weed species biomass were ln-transformed to reduce the influence of dominants. Significance of effects were determined through restricted permutation tests ($n=999$) taking into account blocks and main plots (combinations of irrigation and fertilisation), using the R function permute of R package permute (Simpson, 2019). Significant effects were graphically represented using the CANOCO Software.

Table 1.2. ANOVA table (type III Wald Chi-Square tests) highlighting the effect of year (as factor), fertilisation (N), irrigation (irr), cover crop mixture (CCm), and all possible interactions between these four factors on cover crop biomass, cover crop nitrogen uptake, cover crop nitrogen nutrition index (NNI), weed biomass and weed nitrogen uptake.

Results were obtained with generalised mixed effect models using a tweedie distribution and a log link.

Significant p-values at $p < 0.05$ are highlighted in bold.

Factors	Cover crop									Weeds					
	Biomass			N quantity			NNI			Biomass			N quantity		
	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value
year	0.12	1	0.72	7.74	1	5e-03	8.09	1	4e-03	105	1	< 2e-16	230	1	< 2e-16
N	121	1	< 2e-16	64.4	1	1e-15	11.1	1	9e-04	1.72	1	0.19	1.37	1	0.24
irr	3.70	1	0.05	0.00	1	0.95	0.60	1	0.44	74.9	1	< 2e-16	55.4	1	1e-13
CCm	265	3	< 2e-16	145	3	< 2e-16	389	3	< 2e-16	2281	4	< 2e-16	2412	4	< 2e-16
year:N	1.69	1	0.19	10.6	1	1e-03	16.1	1	6e-05	23.7	1	1e-06	6.79	1	0.01
year:irr	0.23	1	0.63	0.21	1	0.65	0.12	1	0.73	3.97	1	0.05	0.86	1	0.35
N:irr	0.31	1	0.58	2.59	1	0.11	6.69	1	0.01	0.64	1	0.42	1.29	1	0.26
year:CCm	29.3	3	2e-06	106	3	< 2e-16	122	3	< 2e-16	180	4	< 2e-16	297	4	< 2e-16
N:CCm	31.6	3	6e-07	36.8	3	5e-08	19.6	3	2e-04	31.1	4	3e-06	27.2	4	2e-05
irr:CCm	15.7	3	1e-03	9.31	3	0.03	3.07	3	0.38	29.3	4	7e-06	40.4	4	4e-08
year:N:irr	3.72	1	0.05	0.06	1	0.81	2.37	1	0.12	0.11	1	0.74	0.24	1	0.62
year:N:CCm	11.4	3	0.01	18.1	3	4e-04	15.9	3	1e-03	19.7	4	6e-04	10.1	4	0.04
year:irr:CCm	10.6	3	0.01	2.92	3	0.40	0.45	3	0.93	16.6	4	2e-03	17.4	4	1e-03
N:irr:CCm	6.34	3	0.10	3.66	3	0.30	4.61	3	0.20	5.92	4	0.21	1.38	4	0.85
year:N:irr:CCm	3.47	3	0.32	2.38	3	0.50	3.50	3	0.32	3.01	4	0.56	1.07	4	0.90

3 RESULTS

3.1 Cover crop biomass, nitrogen quantity and nitrogen nutrition index

CC biomass was driven by the interactions between year, fertilisation and CC mixture and between year, irrigation and CC mixture (Table 1.2). Across all other factors, CC biomass was greatest in 2leg-, intermediate in 8leg- and 8leg+ and lowest in 2leg+ (Fig. 1.1a). All CC mixtures (except 2leg+ in year 2) responded significantly and positively to nitrogen fertilisation (+80 to 121 g DM m⁻²), but to a lower extent for 2leg+ in year 1 (+42 g DM m⁻²) and 8leg+ in year 2 (+32 g DM m⁻²) (Fig. 1.2a). Only 8leg+ in year 2 responded significantly and positively (+61 g DM m⁻²) to irrigation while biomass of other CC mixtures remained unchanged (Supp. Fig. 1.4a).

CC nitrogen quantity was driven by the interaction between year, fertilisation and CC mixture (Table 1.2). All CC mixtures (except legume-based CC in year 2) showed a significant increase in nitrogen quantity (+0.95 to 1.93 g N m⁻²) with nitrogen fertilisation (Supp. Fig. 5a), potentially corresponding to one to two-thirds of the 30 kg N ha⁻¹ (= 3 g N m⁻²) supplied by fertilisation at CC sowing. Nitrogen nutrition was suboptimal for all CC mixtures (NNI<1) each year of the experiment (Fig. 1.3). NNI of CC mixtures was driven by the interaction between year, fertilisation and CC mixture (Table 1.2). All NNI values of CC were higher with nitrogen fertilisation in year 1, except 8leg+ (Fig. 1.3). In year 2, nitrogen fertilisation increased NNI of non-legume-based CC mixtures (not significantly for 8leg-) whereas NNI of legume-based CC mixtures decreased (Fig. 1.3).

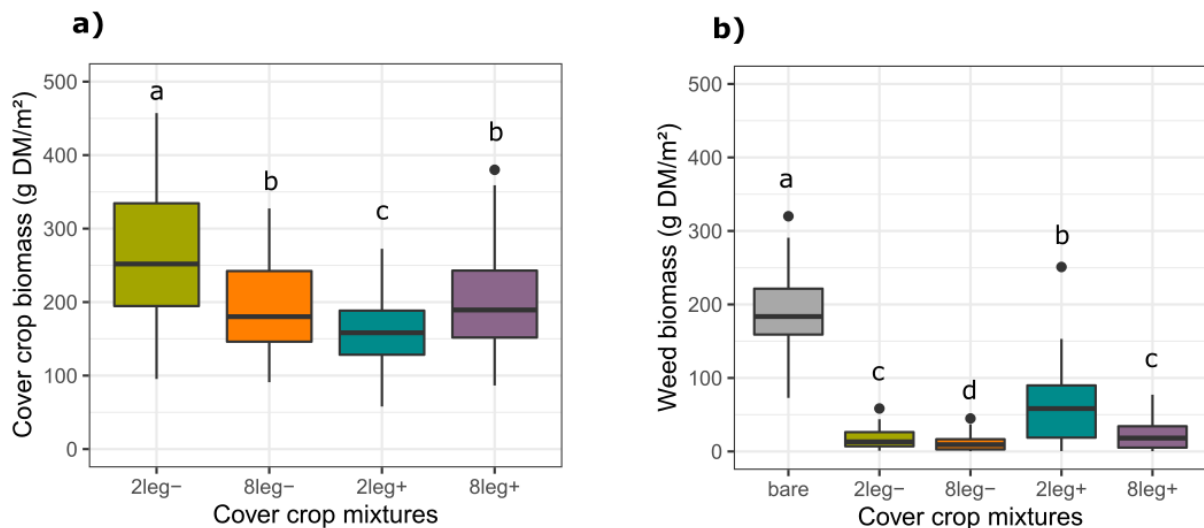


Figure 1.1. Effect of cover crop mixtures on a) cover crop (CC) biomass (g of dry matter (DM)/m², N=288) and b) weed biomass (N=360).

Data from year 1 and 2 were pooled. Boxplots sharing the same letter are not significantly different at $p < 0.05$. bare: bare soil control; 2leg-: 2 CC species without legumes; 8leg-: 8 CC species without legumes; 2leg+: 2 CC species with legumes; 8leg+: 8 CC species with legumes.

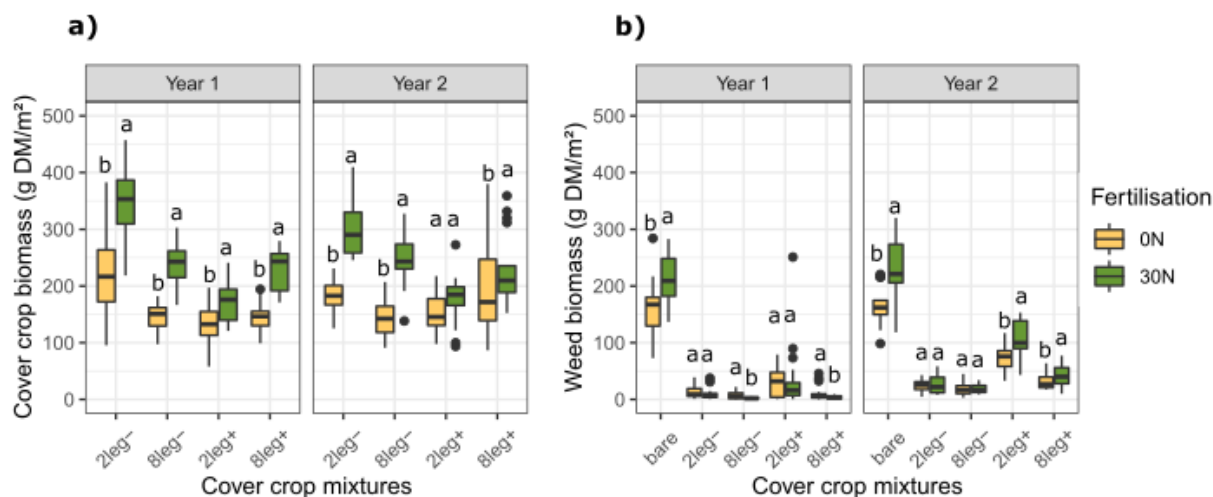


Figure 1.2. Effect of nitrogen fertilisation rate on a) cover crop (CC) biomass (g of dry matter (DM)/m², N=288) and b) weed biomass (N=360) for each combination of CC mixture and year.

Comparisons are made between 0N to 30N for each combination of CC mixture and year, boxplots sharing the same letter are not significantly different at $p < 0.05$. 0N: no nitrogen fertilisation, 30N: 30 kg N ha⁻¹ of ammonium nitrate at CC/weeds sowing; bare: bare soil control; 2leg-: 2 CC species without legumes; 8leg-: 8 CC species without legumes; 2leg+: 2 CC species with legumes; 8leg+: 8 CC species with legumes.

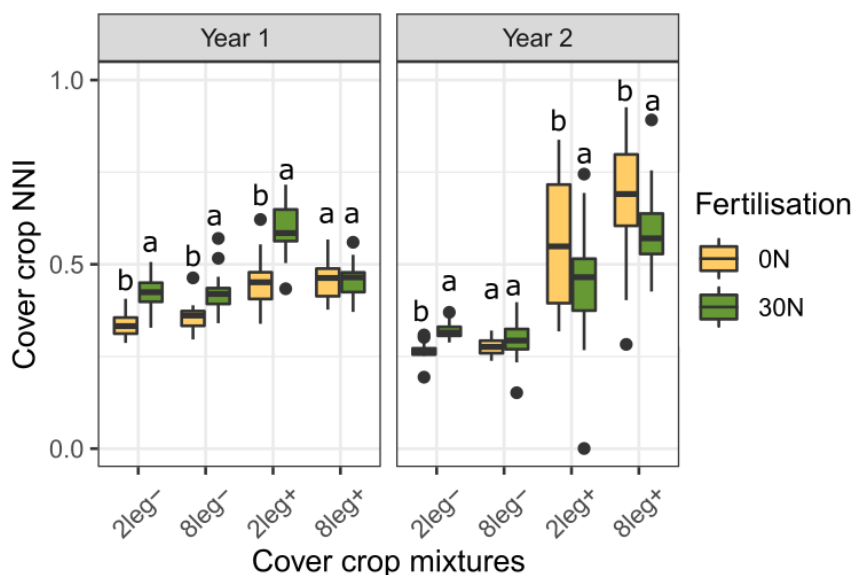


Figure 1.3. Effect of nitrogen fertilisation rate on cover crop (CC) nitrogen nutrition index (NNI, unitless) (N=288) for each combination of CC mixture and year.

Comparisons are made from 0N to 30N for each combination of CC mixture and year, boxplots sharing the same letter are not significantly different at $p < 0.05$. 0N: no nitrogen fertilisation, 30N: 30kg N ha⁻¹ of ammonium nitrate at CC/weeds sowing; 2leg-: 2 CC species without legumes; 8leg-: 8 CC species without legumes; 2leg+: 2 CC species with legumes; 8leg+: 8 CC species with legumes.

3.2 Weed biomass, nitrogen quantity and community composition

Weed biomass was driven by the interactions between year, fertilisation and CC mixture and between year, irrigation and CC mixture (Table 1.2). Across all other factors, 2leg+ reduced weed biomass by 68% (-130 g DM m⁻²) whereas all other CC mixtures reduced weed biomass by 90 to 94% (-170 to -180 g DM m⁻²), with respect to the bare soil control (Fig. 1.1b). Weed biomass was generally unaffected or slightly reduced (-5 and -7 g DM m⁻² for 8leg- and 8leg+, respectively, in year 1) with nitrogen fertilisation for all CC mixtures (Fig. 1.2b). The only exception was for legume-based CC mixtures in year 2 where weed biomass increased with nitrogen fertilisation (+12 and 34 g DM m⁻² for 8leg+ and 2leg+, respectively). Irrigation increased weed biomass in 6 out of 8 CC mixtures:year combinations (+7 to 30 g DM m⁻²) (Supp. Fig. 1.4b).

Weed nitrogen quantity was driven by the interaction between year, fertilisation and CC mixture (Table 1.2). Nitrogen fertilisation increased weed biomass in two combinations of CC mixture:year out of eight (+0.17 and 0.75 g N m⁻² for 2leg+ in year 1 and 2, respectively), decreased weed biomass in one (-0.03 g N m⁻² for 8leg- in year 1) and had no effect for the five others (Supp. Fig. 1.5b).

Among the 33 weed species recorded, total weed biomass was dominated by wheat volunteers (61 and 12% in year 1 and 2, respectively) and two of the sown weed species each year, *i.e.* *Geranium dissectum* and *Veronica persica* in year 1 (21 and 9%, respectively) and *Geranium dissectum* and *Echinochloa crus-galli* in year 2 (64 and 10%, respectively). Wheat volunteers were homogeneous among plots whereas the two sown weed species varied across CC mixtures and resource availability each year. Multivariate analysis showed that irrigation increased biomass of *Geranium dissectum* and *Veronica persica* in year 1, especially in 2leg- and 2leg+ (Supp. Fig. 1.6a). Irrigation and nitrogen fertilisation increased biomass of *Geranium dissectum* and *Echinochloa crus-galli* in year 2, especially in 2leg+ and 8leg+ (Supp. Fig. 1.6b).

3.3 Weed - cover crop biomass relationship

Weed biomass was driven by year, CC biomass, CC mixture and all possible interactions between these three latter (Table 1.3). The relationship between weed and CC biomass was negative in all CC mixtures in year 1 but only in 8leg+ in year 2 (Fig. 1.4). Increasing CC biomass from 100 to 400 g DM m⁻² had little effect on weed biomass in all CC mixtures (-10 to -15 g DM m⁻²), except for 2leg+ in year 1 (-45 g DM m⁻²) and 8leg+ in year 2 (-33 g DM m⁻²).

Table 1.3. ANOVA table (type III Wald Chi-Square tests) highlighting the effect of year (as factor), cover crop mixture (CCm), cover crop biomass (CC biomass) and all possible interactions between these three factors on weed biomass.

Results were obtained with generalised mixed effect models using a tweedie distribution and a log link. Significant p-values at $p < 0.05$ are highlighted in bold.

Variables	Weed biomass		
	χ^2	df	p-value
year	38.9	1	5e-10
CCm	135	3	< 2e-16
CC_biomass	50.1	1	1e-12
year:CCm	37.0	3	5e-08
year:CC_biomass	27.4	1	2e-07
CCm:CC_biomass	15.9	3	1e-03
year:CCm:CC_biomass	13.5	3	4e-03

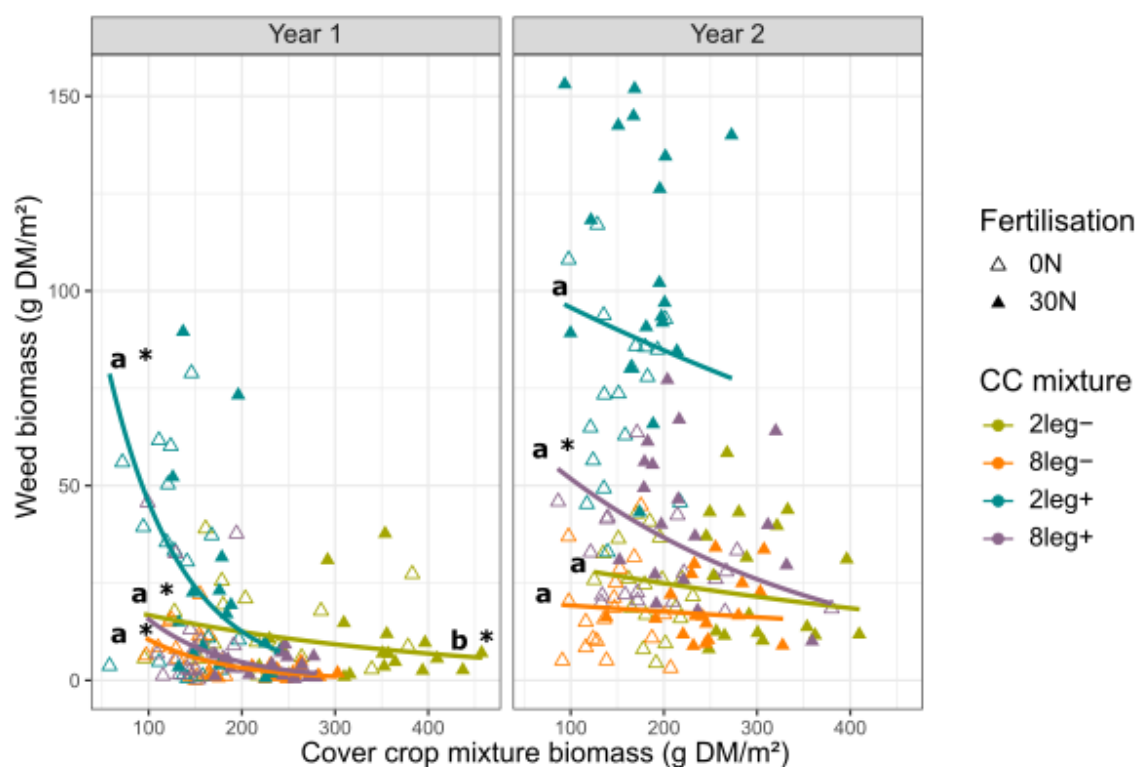


Figure 1.4. Interaction between cover crop (CC) mixture biomass (g of dry matter (DM)/m²) and CC mixture identity on weed biomass in year 1 and 2.

Effect of nitrogen fertilisation was partially redundant with cover crop mixture biomass so nitrogen fertilisation levels were simply distinguished graphically. Predictions were based on generalised linear mixed model considering random effect (Supp. Table 2). The regression lines show an average value (i.e. population level slope). Slopes sharing the same letter are not significantly different at $p < 0.05$. Slopes significantly different from zero are indicated with an asterisk. 0N: no fertilisation; 30N: 30kg N ha⁻¹ of ammonium nitrate at CC/weeds sowing; 2leg-: 2 CC species without legumes; 8leg-: 8 CC species without legumes; 2leg+: 2 CC species with legumes; 8leg+: 8 CC species with legumes.

4 DISCUSSION

4.1 Increasing resource availability does not ensure a higher weed suppressive effect of cover crop mixtures

Our study confirmed that CC could suppress weed biomass, with respect to the bare soil control, as previously reported in numerous studies (Adeux et al., 2021; Baraibar et al., 2018a; Florence and McGuire, 2020; Teasdale et al., 2007). However, CC biomass was highly variable depending on CC mixture and resource availability, and weed biomass mainly varied depending on CC mixture, which partly validates our first hypothesis of an interaction effect between CC mixture and resource availability on CC and weed biomass. Weed suppression was higher in the 8-species non-legume based CC mixtures although the 2-species non-legume based CC mixtures produced the highest CC biomass, suggesting that CC biomass alone does not fully explain weed suppression. In both years, when nitrogen fertilisation increased biomass of CC mixtures, no repercussions on weed biomass of biological relevance were observed. In contrast, irrigation increased weed biomass whereas biomass of CC mixtures remained stable. Besides, in 5 out of 8 CC mixture:year combinations, the relationship between weed and CC biomass was negative as previously observed many times (Finney et al., 2017; Osipitan et al., 2019; Wittwer et al., 2017), but the major part of weed suppression was done at low levels of CC biomass ($< 200 \text{ g DM m}^{-2}$). In the other 3 out of 8 CC mixture:year combinations, no relationship between weed and CC biomass was found, suggesting that nitrogen fertilisation did not hastened CC canopy close, which did not limited weed growth. The interaction between CC mixture and CC biomass partly confirmed our second hypothesis that a higher CC biomass generally ensure higher weed suppression but that some CC mixtures are more weed suppressive than others at low CC biomass levels. All these observations suggest that CC biomass is not the only factor of weed suppression contrary to conclusions of many studies (Bybee-Finley et al., 2017; Florence and McGuire, 2020; MacLaren et al., 2019; Mirsky et al., 2013).

4.2 Trait complementarity within cover crop mixtures

Our results showed that weed suppression was mainly driven by CC mixtures and to a less extent by its interaction with nitrogen fertilisation. In our study, non-legume based CC mixtures were mainly composed of *Poaceae*, *Brassicaceae* and/or other species (*e.g.* lacy phacelia) that generally produce high biomass through high nitrogen uptake (Tribouillois et al., 2015). However, these CC mixtures were nitrogen deficient in both years of the experiment ($\text{NNI} < 1$), despite the high level of soil mineral nitrogen estimated after wheat harvest in year 1. Such discrepancies could arise from either the loss of a part of soil mineral nitrogen between wheat harvest and CC sowing (*e.g.* through nitrate leaching), or a limitation in nitrogen absorption by plants due to water stress. Nitrogen fertilisation increased biomass, nitrogen quantity and nitrogen nutrition level in non-legume based CC mixtures but did not lead to reduced weed biomass or weed nitrogen uptake. It suggests that competition for nitrogen was

not the major driver of weed biomass. Rather, we hypothesise that light was the limiting factor for weed growth in non-legume based CC mixtures. Higher weed suppression in 8-species non-legume based CC mixtures than in 2-species non-legume based CC mixtures (in both years) could be related to trait complementarity between CC species (*e.g.* early growth rate, leaf area establishment, root architecture), leading to a more efficient use of light (Ranaldo et al., 2020), and a suppressive effect of weeds of short stature (Cressman et al., 2011). Tribouillois et al. (2015) showed that the species composing the 8-species CC mixtures, such as buckwheat, niger or brassica species, had a higher potential growth rate than phacelia or the *Poaceae* species (either winter or summer species) composing the 2-species CC mixtures, thereby supporting our hypothesis of greater weed suppression through a more efficient use of light in highly diversified CC mixtures (Suter et al., 2017).

The effect of nitrogen fertilisation on weed suppression by legume-based CC mixtures (either 2- or 8-species) was inconsistent across the two field:years (*i.e.* experiments). Nitrogen fertilisation had no (or slightly positive) effect on the weed suppressive effect of legume-based CC mixtures in year 1 (*i.e.* when soil mineral nitrogen at crop harvest was estimated high), whereas it reduced their weed suppressive effect in year 2 (*i.e.* when soil mineral nitrogen at crop harvest was estimated low). Legume species are favoured in nitrogen-poor environment due to their ability to symbiotically fix atmospheric dinitrogen (Clark et al., 2007), and disfavoured in nitrogen-rich environment because of their low initial growth (Möller et al., 2008; Voisin et al., 2002). Hence, the differences in weed suppression between fertilised and non-fertilised plots of legume-based CC mixture could be related to a modification of the relative contribution of each CC species present in the mixture. We hypothesise that the estimated high level of available soil nitrogen in year 1 at crop harvest did not promote the competitive ability of legumes (Andersen et al., 2005), while non-legumes were favoured in the mixtures (albeit at a reduced density than if legumes were not present), resulting in a similar weed suppressive effect of legume-based CC than of non-legume based CC mixtures during that year. Under limited soil nitrogen availability (*i.e.* soil mineral nitrogen was estimated low in year 2), fertilisation probably favoured the growth of non-legume species while limited the growth of the legumes in the legume-based CC mixture, resulting in stable CC biomass across both fertilised and non-fertilised plots (*i.e.* only a change in the relative composition). In addition, non-legume species used to exhibit a lower nitrogen rate (%) in their biomass than legume species (Guinet et al., 2020). Thus, the reduction of legume biomass relatively to the increase of non-legume biomass (*i.e.* change in the relative composition of the biomass), combined with the lower nitrogen rate of non-legume species compared to legume species, decreased the N percent in the total biomass, decreasing NNI. Weed suppression was then enhanced in non-fertilised plots through a direct effect of lower soil nitrogen availability and a better complementarity between legume and non-legume CC species to outcompete weeds for light and nitrogen (Ranaldo et al., 2020; Suter et al., 2017).

Finally, weed biomass depended also on water availability because weed biomass increased with irrigation whereas CC biomass did not (except in one combination of year:CC mixture out of 8). We hypothesise that weed germination/emergence and early growth was enhanced by irrigation (Evans and Etherington, 1990), resulting in higher weed biomass at sampling. Indeed, weed seed imbibition is related to seed traits (Gardarin et al., 2011) such as seed weight, with smaller seeds at a competitive advantage on the soil surface because of improved seed:soil contact. Hence, the legume species in CC mixtures could have showed greater sensitivity to water availability than the *Poaceae* and *Brassicaceae* species we selected because of their large seeds (Tribouillois et al., 2016). In addition, weed seeds were placed in ideal position to germinate, *i.e.* superficially incorporated in the soil (Cordeau et al., 2015), since they were sown with CC seeds to ensure within plot homogeneity of their distribution. Differences in base water potential for germination between weeds (Guillemin et al., 2013) and CC species (Tribouillois et al., 2016) could explain the positive effect of irrigation on weeds and the absence on CC species. Even if weed:CC competition is intense after canopy closure, it could be determined at early stage by the relative growth differences (Cordeau et al., 2015), particularly when soil water availability varies (Cordeau et al., 2018b).

4.3 Influence of cover crop mixtures and soil resources on individual weed species biomass

Weed biomass was mostly represented by two annual and sown species each year, (*i.e.* *Geranium dissectum* and *Veronica persica* in year 1 and *Geranium dissectum* and *Echinochloa crus-galli* in year 2), although homogeneous wheat volunteers across plot:years. Individual weed species did not respond to the same manner across year, reflected by the interaction between CC mixture and resource availability, confirming our third hypothesis of a CC mixture and resource availability effect on the biomass of some weed species (Bàrberi and Mazzoncini, 2001; Smith et al., 2015). Irrigation increased biomass of *Geranium dissectum* and *Veronica persica* in year 1 probably because of increased weed seed germination (Cordeau et al., 2018b) and absence of CC response. Nitrogen fertilisation increased biomass of *Geranium dissectum* and *Echinochloa crus-galli* in year 2, especially in legume-based CC mixtures because of a lower competitive ability of legume-based CC mixtures at higher levels of soil nitrogen (Ellenberg, 1979; Moreau et al., 2014). Such results revealed that competitive outcomes between CC mixtures and weed species were driven by a complex interaction between resource availability and species traits. Thus, we assume that the selection of CC mixtures to control specific weed species seems difficultly practicable due to the interaction between resource availability and species traits, which govern competitive outcomes (Funk and Wolf, 2016; Goldberg, 1990).

4.4 Practical avenues for improving weed suppression by cover crops

In our experiment, all CC mixtures significantly reduced weed biomass, with respect to the bare soil control, and most of this reduction was done at low levels of CC biomass ($< 200 \text{ g DM m}^{-2}$). From a practical point of view, it is difficult to forecast CC biomass in a given year and pedo-climatic context because it will depend on the choice of CC species, sowing date/rate (Mirsky et al., 2017), resource availability, and in the case of CC mixtures, on the relative seeding rate between species (Bybee-Finley et al., 2022), which will affect intra- and interspecific competition. Moreover, we argue that identifying a CC biomass threshold, above which the weed suppression objective is reached, is of little relevance. Firstly, weed suppression is never complete and thus the relative risk of residual community will be a matter of farmer perception (Wilson et al., 2009) and relative to the forthcoming management practices such as CC termination or tillage practices associated to the subsequent cash crop (Adeux et al., 2021). Unfortunately, little is known about weed phenology in CC mixtures and further investigation on weed communities in subsequent crops remains primordial. Secondly and most importantly, biomass production (whether weed or CC) is a matter of resource availability and relative uptake ability, illustrated by the fact that our threshold of 2 t ha^{-1} ($= 200 \text{ g DM m}^{-2}$) is lower than the 3 t ha^{-1} threshold often relayed by studies under temperate European climates (e.g. Gfeller et al. (2018)) and clearly lower than the 8 t ha^{-1} threshold identified as consistent across Northeastern US (Mirsky et al., 2013). Along these lines, Björkman et al. (2015) identified that weed suppression was irrespective of pure-stand mustard biomass.

High weed suppression observed at low CC biomass in our experiment could be partly attributed to high seeding rates (+15% with respect to a pure stand and the number of species in the mixture). Previous studies on pure stands of legumes (Mirsky et al., 2017) or grasses (Boyd et al., 2009) or on grass-legume mixtures (Bybee-Finley et al., 2022; Uchino et al., 2011) showed that increasing seeding rates increased CC biomass and thus, their weed suppressive effect (at a given level of resource availability). This high suppressive effect could also be attributed to certain species traits such as leaf area, growth rate or nitrogen acquisition rate, with CC mixtures being more competitive at low levels of biomass due to a higher capacity to preempt resources through diverse strategies (Tribouillois et al., 2015). These findings suggest that farmers require knowledge on CC species traits (Tribouillois et al., 2016; Tribouillois et al., 2015) to guide their selection for composing CC mixtures. The development of a decision tool to compose CC mixtures, based on trait hierarchies between CC and weed species (e.g. base temperature, water base potential for germination, relative growth rate, etc.) should improve the predictability of CC:weed competitive outcomes between weeds and CC mixtures.

Temperature and water availability are major drivers of seed emergence (Baskin and Baskin, 1988), which influence CC establishment (Tribouillois et al., 2016), especially when CC are sown in summer when temperatures are high and water availability low. We showed that irrigation increased weed biomass but not CC biomass. In the context of restricted use of irrigation, as is often the case in the summer, we argue that irrigation may not be a suitable lever

to increase weed suppression. However, in some cases, irrigation could ensure the minimal CC establishment and development required to deliver ecosystem services. Selecting CC species tolerant to dry conditions could thus be a lever to ensure ecosystem services associated to CC, with water limited conditions expected to become more and more frequent in the coming years (Allen et al., 2018). In addition, broadcasting CC seeds earlier, *e.g.* before the preceding crop harvest, could enhance their establishment, and procure them a competitive advantage over weeds germinating later in the season (Baraibar et al., 2018a; Dorn et al., 2015; Osipitan et al., 2018).

We showed that increased soil nitrogen availability increased biomass, nitrogen quantity and nitrogen nutrition level in CC mixtures but this did not lead to a biologically meaningful decrease in weed biomass or weed nitrogen uptake. It suggests that CC fertilisation may not be a suitable mean to increase weed suppression. In certain cases (*e.g.* legume-based CC mixtures in year 2), nitrogen fertilisation even increased weed biomass, potentially resulting in higher weed seed set, albeit weeds completed their life cycle. Unfortunately, weed phenology was not recorded, and this information is currently lacking in the scientific literature.

In our study, CC biomass was not the only driver of weed suppression contrary to what is commonly affirmed (Bybee-Finley et al., 2017; Florence and McGuire, 2020; MacLaren et al., 2019). However, we did not relate greater weed suppression observed in 8-species non-legume CC mixtures to a better use of water, as observed by (Nielsen et al., 2015), nor nitrogen, but to species characteristics such as rapid growth rate (Tribouillois et al., 2015) and early soil coverage (Brennan and Smith, 2005). When composing CC mixtures, attention should be paid to species characteristics and their response to contrasted levels of water and nitrogen availability.

5 CONCLUSION

The weed suppressive effect of CC was analysed during a 2-year experiment combining four CC mixtures and a bare soil under various manipulated levels of soil resources (nitrogen and water). Our study showed that CC biomass was not the only factor responsible for weed suppression and that CC and weed biomass were mainly influenced by interactions between CC mixtures and fertilisation, and between CC mixtures and irrigation. Nitrogen fertilisation increased biomass of non-legume based CC mixtures but this only resulted into a further reduction of weed biomass of little biological relevance. Legume-based CC mixture showed differences in weed suppression between fertilised and non-fertilised plots when nitrogen availability before CC sowing was estimated low, which was probably related to a modification of the relative contribution of each CC species present in the mixture. Nitrogen fertilisation may have favoured non-legume CC species, which in turn reduced legume growth and weed suppression, whereas non-fertilisation of legume-based CC mixtures enhanced weed suppression due to complementarity between non-legume and legume species. Weed biomass

generally benefited more from irrigation than CC mixtures, which could be attributed to a higher probability of weed seed germination. Among the 33 weed species recorded, weed communities in each plot were dominated by homogeneous densities of wheat volunteers and *Geranium dissectum*, *Veronica persica* and *Echinochloa crus-galli*, whose species biomass varied depending on the interaction between year, CC mixture and resource availability. Results revealed that competitive outcomes between CC mixtures and weed species were driven by a complex interaction between resource availability and species traits. Thus, we assume that selecting CC mixtures to reduce one problematic weed species would be difficultly practicable, considering the interaction between the environment and species traits, which govern competitive outcomes. The development of a CC mixture composition decision tool based on trait hierarchies between CC and weed species (*e.g.* base temperature, water base potential for germination, relative growth rate, etc.) could improve the predictability of CC mixture:weed competitive outcomes for given levels of resource availability. Experiments focusing on plant traits could further improve our understanding of weed:CC competitive outcomes under various levels of resource availability.

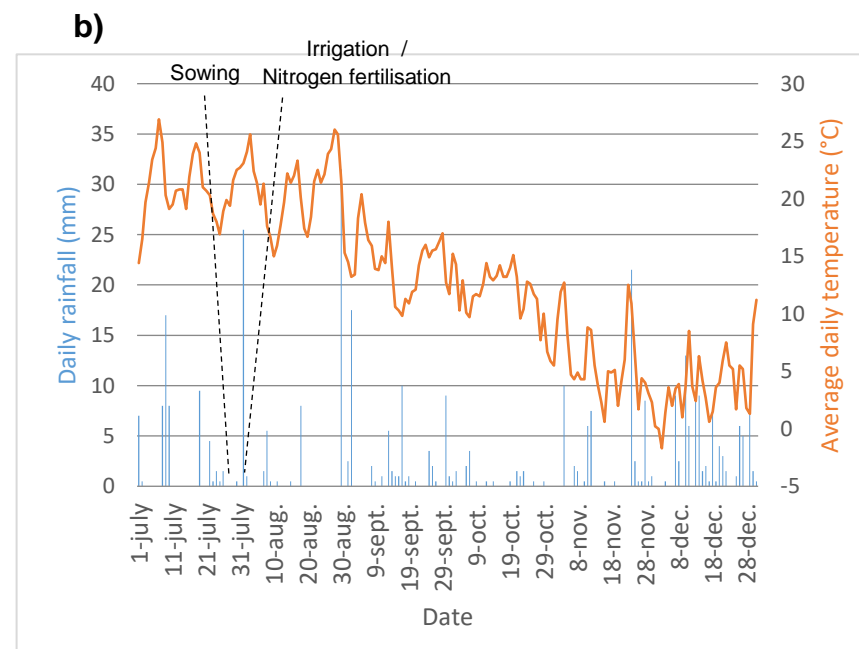
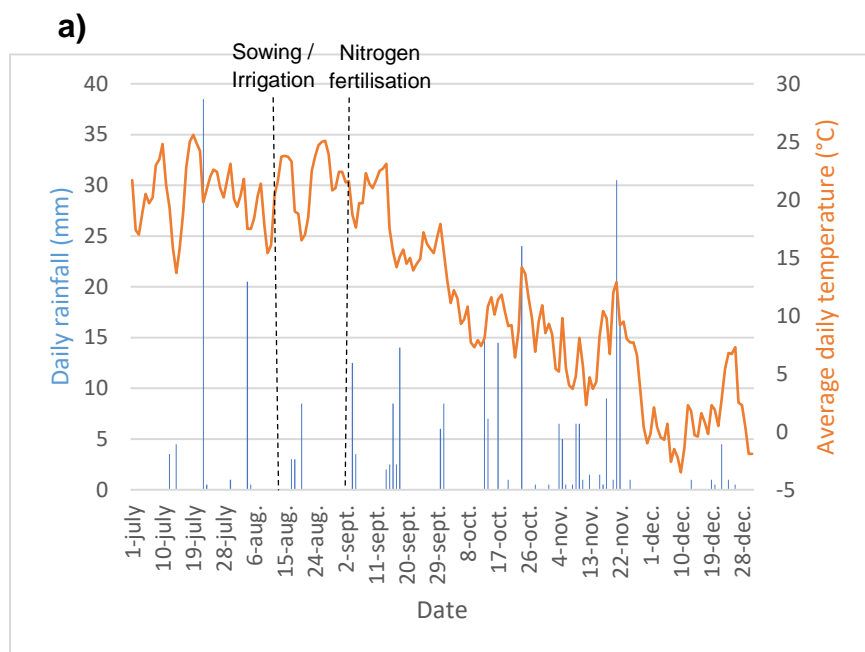
Acknowledgments

Acknowledgments are expressed to the French Ministry of Agriculture which funded the PhD thesis of Alicia Rouge. We thank Léa Grall, Alexandre Lachmann, Florence Strbik, Eric Vieren, Emeline Felten, Claude Sarrasin, Séverin Yvoz, Marion Schwartz, Auxence Baudron (UMR Agroécologie – INRAE Dijon) and Benjamin Pouilly, Pascal Farcy, Jeremy Gervais, Philippe Chamoy, Loïc Dumont, Valérie Dufayet, Laurent Falchetto (U2E Domaine d’Epoisses – INRAE Bretenière) for their assistance in the field. The last year of the experiment was implemented under the principles of the CA-SYS platform (co-designed agroecological system experiment). The project was funded by INRAE, the French Burgundy region (FABER Couv’Herbi project), the Casdar VANCOUVER, RAID and ENGAGED projects funded by the French Ministry in charge of Agriculture and Food (Ministère de l’Agriculture et de l’Alimentation, avec la contribution financière du compte d’affectation spéciale ‘Développement agricole et rural’), ANR COSAC project (ANR-14-CE18-0007) and ANR PPR SPECIFICS project (ANR-20-PCPA-0008), and the European Union’s Horizon 2020 research and innovation program under grant agreement (no. 727321- IWM PRAISE).

Supplementary material

Supp. Fig. 1.1. Distribution of daily rainfall (mm, blue) and average daily temperatures (°C, orange) over the experiments carried out in a) year 1 and b) year 2.

Timing of cover crop and weed sowing, nitrogen fertilisation and irrigation are indicated with dashed arrows.



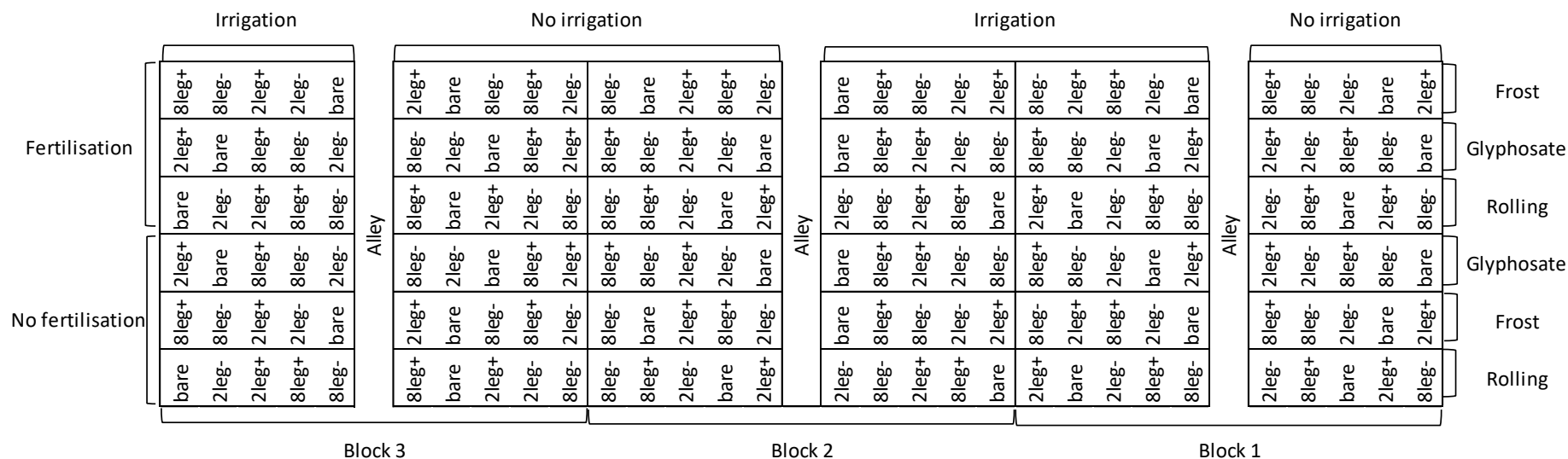
Supp. Table 1.1. Estimation of the residual mineral soil nitrogen (kg N ha⁻¹) after winter wheat harvest, in both fields used for the experiments in year 1 and 2, using the nitrogen balance method (Sainju, 2017).

Figures were estimated using tables established for the region of Burgundy, France (GREN, 2015). The method did not estimate potential nitrate leaching or volatilisation between wheat harvest and cover crop sowing.

Year	N requirement			N supply			Estimated post-harvest residual N (kg N ha ⁻¹)	
	Category	N content (kg N ha ⁻¹)	Notes	Category	N content (kg N ha ⁻¹)	Notes		
Year 1 Experiment	Crop N requirement per unit of grain yield	30	Wheat variety: Rubisko (30kg N/t)	N mineral fertilisation in wheat	160	Total N brought by mineral fertilisation		
	Realized grain yield	5.5	Measured wheat yield (t/ha) in 2016	Post-winter residual N	44	Data measured at the field		
	Total crop N requirement	165	Crop N requirement per unit of grain yield * Realized grain yield	N mineralised from soil humus	30	Data for a superficial clay limestone soil and residues returned to the soil every year		
				Residual N after preceding crop	-10	Preceding crop: sunflower		
				Preceding cover crop effect	0	No cover crop before the winter wheat		
				Preceding meadow reversal effect	0	No meadow before the winter wheat		
				Absorbed N in the winter	15	Forecast estimate using tables		
				N brought by irrigation	0	No irrigation in wheat		
				Total N requirements	165	Total N supply	239	74
	Year 2 Experiment	Crop N requirement per unit of grain yield	30	Wheat variety: Rubisko (30kg N/t)	N mineral fertilisation in wheat	83	Total N brought by mineral fertilisation	
Realized grain yield		8.2	Measured wheat yield (t/ha) in 2017	Post-winter residual N	98	Forecast estimate using tables		
Total crop N requirement		246	Crop N requirement per unit of grain yield * Realized grain yield	N mineralised from soil humus	30	Data for a superficial clay limestone soil and residues returned to the soil every year		
				Residual N after preceding crop	10	Preceding crop: mustard		
				Preceding cover crop effect	0	No cover crop before the winter wheat		
				Preceding meadow reversal effect	0	No meadow before the winter wheat		
				Absorbed N in the winter	15	Forecast estimate using tables		
				N brought by irrigation	0	No irrigation in wheat		
				Total N requirements	246	Total N supply	236	0

Supp. Fig. 1.2. Experimental design replicated in year 1 and 2 in different fields.

Double entry split-plot in a randomised complete block design (n blocks = 3). Main plots were characterised by the intersection between irrigation (Irrigation = 40 mm and No irrigation = 0 mm) and fertilisation (Fertilisation = 30 kg N ha⁻¹ of ammonium nitrate 33.5% and No fertilisation = 0 kg N ha⁻¹). Cover crop mixtures and their bare soil control were replicated 3 times within each main plot due to a forthcoming cover crop termination factor (frost, glyphosate and rolling, not analysed in this paper), resulting in a total of 180 plots.



Supp. Table 1.2. Comparisons of five possible random structures (described from #1 to #5) for the six models analysing cover crop biomass, cover crop nitrogen quantity, cover crop nitrogen nutrition index (NNI), weed biomass, weed nitrogen quantity and the relationship between cover crop and weed biomass using Akaike's Information Criterion (AIC).

The lowest AIC for each response variable is highlighted in bold and corresponds to the random structure retained for the analysis.

Random structures	Cover crop			Weed		Weed - cover crop biomass relationship
	Biomass	Nitrogen quantity	NNI	Biomass	Nitrogen quantity	
#1	3018	781	-559	2969	-38	2159
#2	3019	781	-559	2969	-38	2163
#3	3020	783	-557	2971	-36	NA
#4	3003	775	NA	2970	NA	2164
#5	3001	777	-559	NA	NA	2178

random structure #1. split-split-plot model with main factor = irrigation, subplot factor = fertilisation and CC completely randomised with block:irrigation:fertilisation: (1|year:block)+(1|year:block:irrigation)+(1|year:block:irrigation:fertilisation).

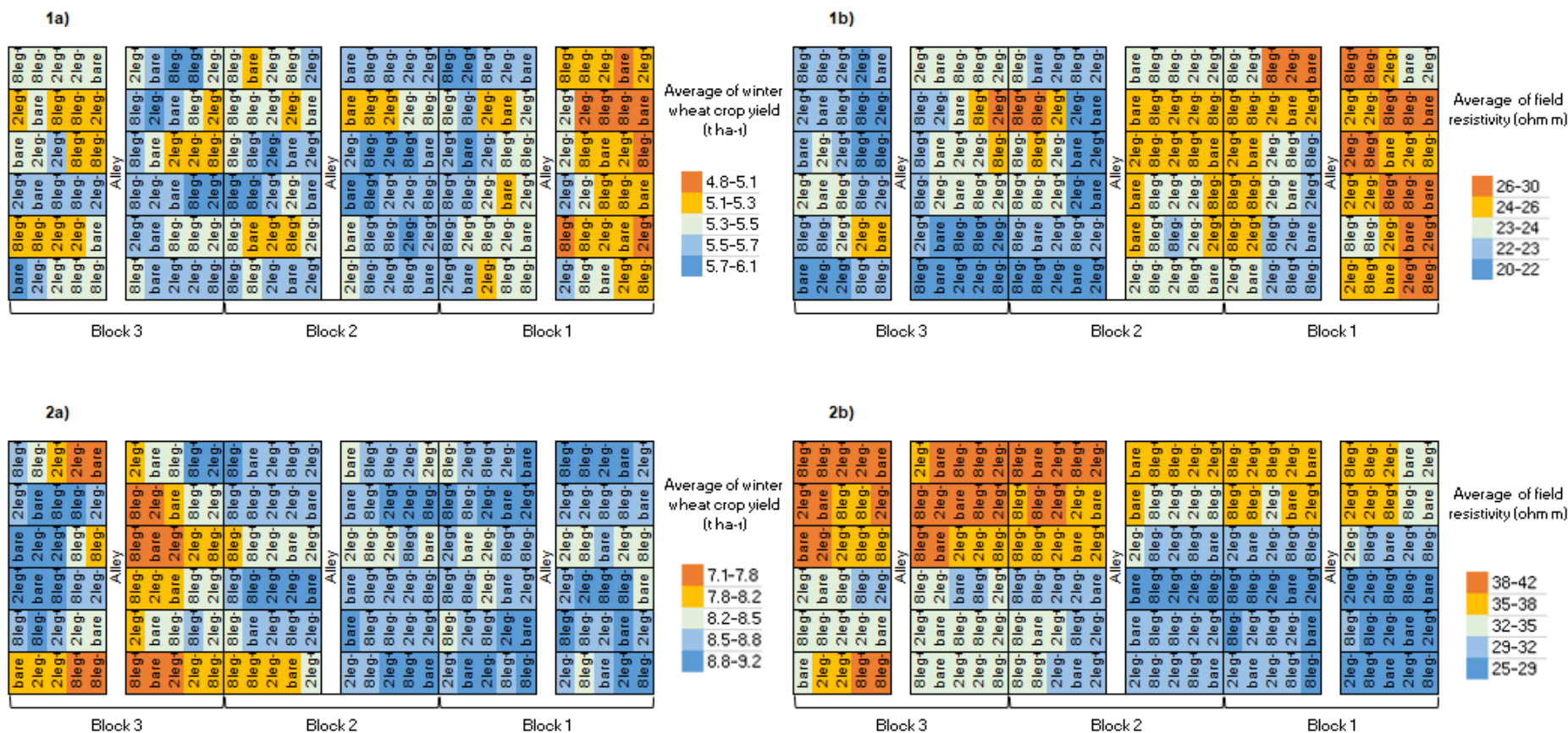
random structure #2. split-split-plot model with main factor = fertilisation, subplot factor = irrigation and CC completely randomised with block:irrigation:fertilisation: (1|year:block)+(1|year:block:fertilisation)+(1|year:block:irrigation:fertilisation).

random structure #3. double entry split-plot model with both fertilisation and irrigation strips specified, and CC completely randomised with block:irrigation:fertilisation: (1|year:block)+(1|year:block:irrigation)+(1|year:block:fertilisation)+(1|year:block:irrigation:fertilisation).

random structure #4. spatial exponential autocorrelation structure for each experiment: exp(pos+0|year).

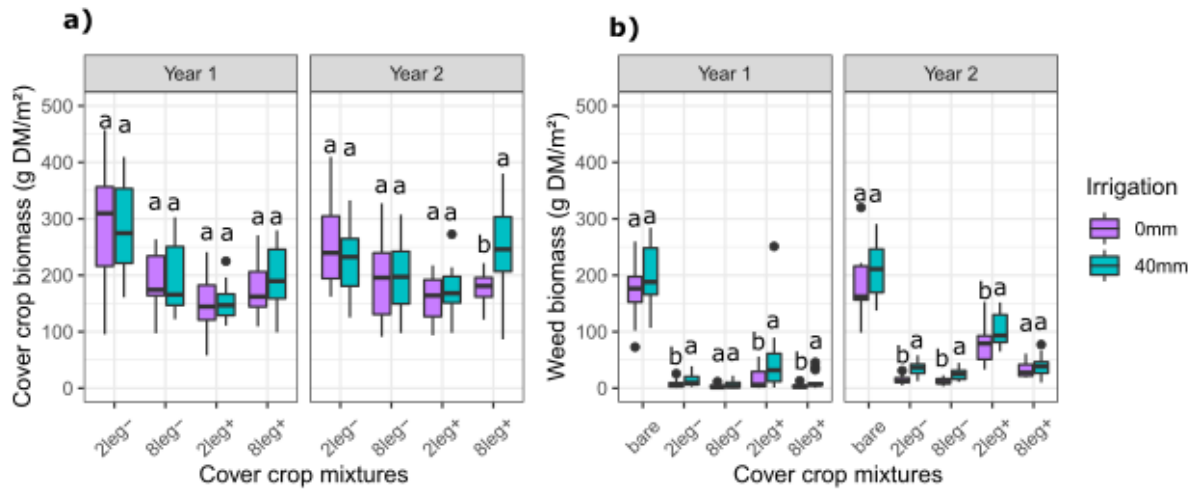
random structure #5. spatial exponential autocorrelation structure for each block of each experiment: exp(pos+0|year:block)+(1|year:block).

Supp. Fig. 1.3. Variations of a) yield of the preceding winter wheat and b) soil resistivity of the top 50 cm soil layer in 1) year 1 and 2) year 2. The map covers the 180 experimented plots. The electrical resistivity measurements were made with an ARP (Automatic Resistivity Profiler, ©Geocarta).



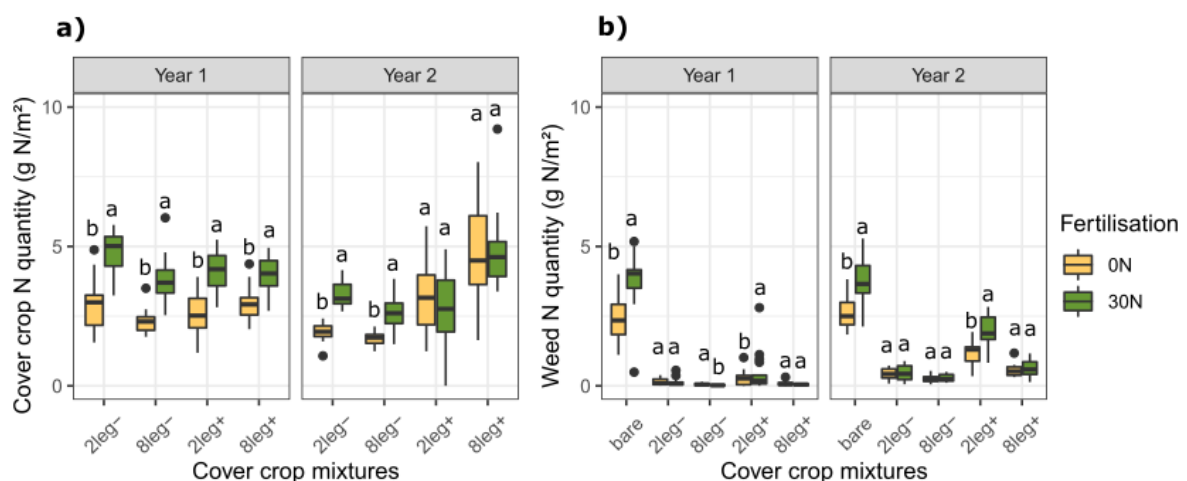
Supp. Fig. 1.4. Effect of irrigation rate on a) cover crop (CC) biomass (N=288) and b) weed biomass (N=360) for each combination of CC mixture and year.

Comparisons are made between 0mm and 40mm for each combination of CC mixture and year, boxplots sharing the same letter are not significantly different at $p < 0.05$. 0mm: no irrigation, 40mm: 40mm of irrigation at CC/weeds sowing; bare: bare soil control; 2leg-: 2 CC species without legumes; 8leg-: 8 CC species without legumes; 2leg+: 2 CC species with legumes; 8leg+: 8 CC species with legumes.



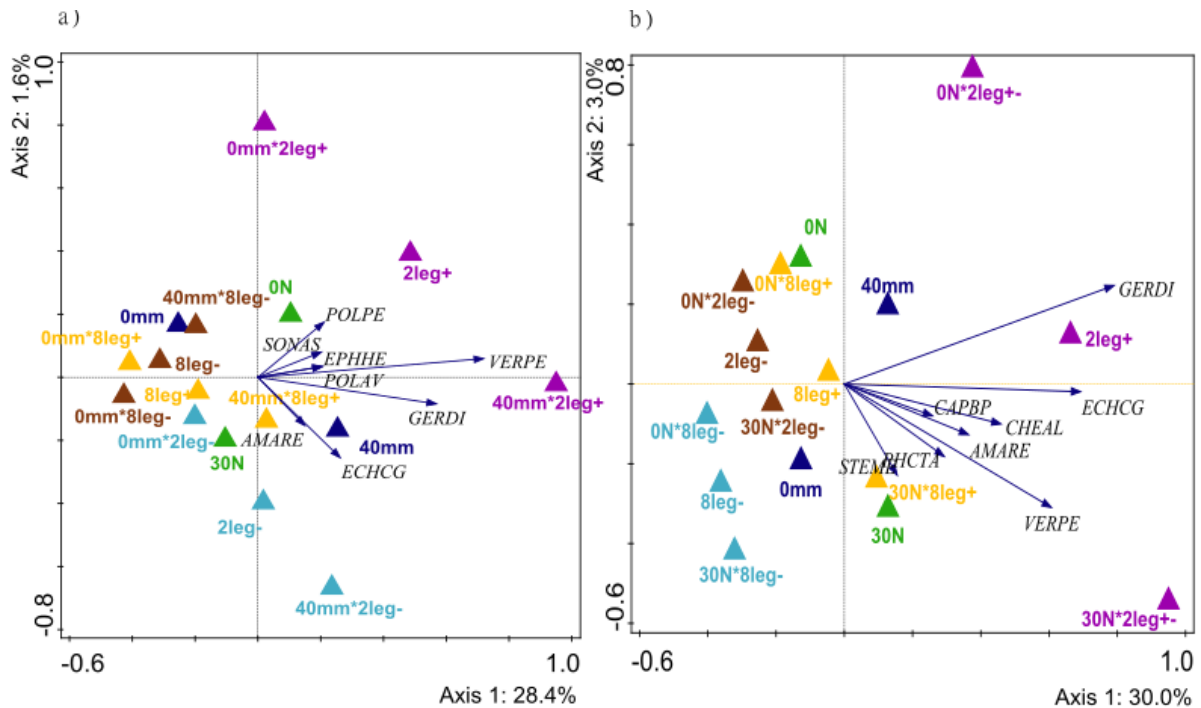
Supp. Fig. 1.5. Effect of nitrogen fertilisation rate on a) cover crop (CC) nitrogen quantity (N=288) and b) weed nitrogen quantity (N=360) for each combination of CC mixture and year.

Comparisons are made between 0N and 30N for each combination of CC mixture and year, boxplots sharing the same letter are not significantly different at $p < 0.05$. 0N: no fertilisation, 30N: 30 kg N ha⁻¹ of ammonium nitrate at CC/weeds sowing; bare: bare soil control; 2leg-: 2 CC species without legumes; 8leg-: 8 CC species without legumes; 2leg+: 2 CC species with legumes; 8leg+: 8 CC species with legumes.



Supp. Fig. 1.6. Partial redundancy analyses highlighting a) the interaction between irrigation and cover crop (CC) mixture in year 1 and b) the interaction between nitrogen fertilisation and CC mixture in year 2, on the response of individual weed species (named by the EPPO codes, <https://qd.eppo.int/>), after removal of the block effect.

0N: no fertilisation; 30N: 30 kg N ha⁻¹ of ammonium nitrate at CC/weeds sowing; 0mm: no irrigation; 40mm: 40mm of irrigation at CC/weeds sowing; 2leg-: 2 CC species without legumes; 8leg-: 8 CC species without legumes; 2leg+: 2 CC species with legumes; 8leg+: 8 CC species with legumes.



CHAPITRE 2 : IDENTIFICATION DES DETERMINANTS ET QUANTIFICATION DES EFFETS DE LA REGULATION BIOLOGIQUE DES ADVENTICES PAR LES COUVERTS D'INTERCULTURE DANS DEUX CULTURES SUIVANTES

Une expérimentation a été menée au champ avant le début de ma thèse pour acquérir les données utilisées dans ce chapitre. J'ai mené l'analyse des données de ce chapitre et rédigé l'article scientifique correspondant durant la deuxième année de ma thèse.

Ce chapitre a été publié sous forme d'article scientifique dans la revue Field Crops Research (Rouge et al., 2023).



Carry-over effects of cover crops on weeds and crop productivity in no-till systems

Alicia Rouge^{a,b}, Guillaume Adeux^a, Hugues Busset^a, Rodolphe Hugard^c, Juliette Martin^c, Annick Matejicek^a, Delphine Moreau^a, Jean-Philippe Guillemain^a, Stéphane Cordeau^{a,*}

^a Agroécologie, INRAE, Institut Agro, Univ. Bourgogne, Univ. Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France

^b AgroParisTech, F-75005 Paris, France

^c INRAE, U2E, Unité Expérimentale du domaine d'Epoisses, F-21110 Bretenière, France

Les résultats issus de cet article ont été présentés à l'oral au 19^e colloque de l'European Weed Research Society (EWRS - 2023).



Enfin, un poster scientifique (Annexe 2) a été présenté au XVII^e colloque de l'European Society for Agronomy (ESA – 2023).

RESUME DE L'ARTICLE ET MESSAGES CLES DU CHAPITRE 2

Contexte

Des études montrent que les couverts d'interculture réduisent les adventices de la culture suivante lorsqu'ils sont détruits et laissés à la surface du sol sous forme de mulch. Cet effet dépend de la biomasse produite par les couverts et la persistance des résidus, pouvant elles-mêmes être déterminées par la composition des couverts et le niveau de ressources disponible au semis des couverts (chapitre 1) ou encore par la méthode de destruction des couverts. Les effets de ces facteurs seuls et en interaction sur la régulation biologique des adventices dans la culture suivante nécessitent d'être quantifiés ainsi que les processus à l'origine de la régulation pour améliorer la gestion des couverts d'interculture. Aussi, aucune étude n'a révélé les effets des couverts d'interculture sur les adventices de l'année suivante. Pourtant, si les couverts réduisent les adventices en interculture et dans la culture de printemps ou d'été suivante une année donnée, la pression adventice dans la culture de l'année suivante pourrait être réduite si aucun travail du sol n'est effectué (cette pratique pouvant masquer les effets des couverts).

Question de recherche et hypothèse

Quels sont les effets des couverts d'interculture dans les cultures suivantes en fonction de la composition des couverts, du niveau de ressources du sol et de la méthode de destruction des couverts ? Nous faisons l'hypothèse que la productivité des cultures suivantes sera améliorée par les couverts d'interculture via à la fois leur effet répressif sur les adventices et la fourniture d'azote.

Matériel et méthodes

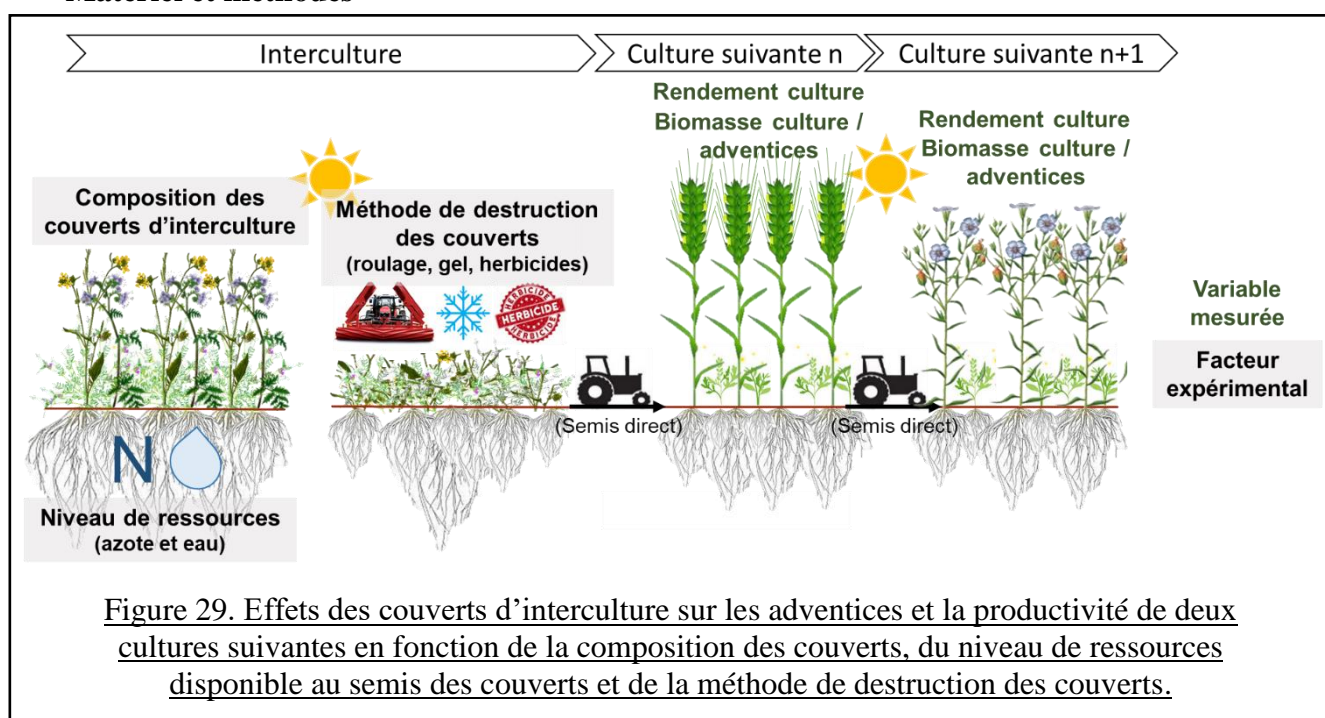


Figure 29. Effets des couverts d'interculture sur les adventices et la productivité de deux cultures suivantes en fonction de la composition des couverts, du niveau de ressources disponible au semis des couverts et de la méthode de destruction des couverts.

Dans la première expérimentation de la thèse, initiée au champ en 2016 puis 2017, les quatre compositions de couverts d'interculture (2leg-, 2leg+, 8leg-, 8leg+, Tab. 2) et le sol nu, implantés sous deux niveaux contrastés de ressources en eau (0 et 40 mm d'eau) et en azote (0 et 30 kg d'azote ha⁻¹), ont été détruits selon trois méthodes différentes (gel, roulage, herbicides). Les effets seuls et en interaction de la composition des couverts d'interculture, du niveau de ressources en eau et en azote et de la méthode de destruction des couverts ont été révélés dans une succession de deux cultures suivantes (une orge de printemps suivie d'un lin d'hiver) en mesurant la biomasse adventice et la productivité des cultures (Fig. 29). Pour la première fois dans une étude, les cultures ont été conduites en semis direct, sans désherbage, ni fertilisation, ni irrigation, ces facteurs pouvant masquer les effets des couverts d'interculture dans les cultures suivantes.

Résultats et discussion

Malgré l'absence de travail du sol, de désherbage, de fertilisation ou encore d'irrigation en culture, l'effet répressif des couverts d'interculture observé sur les adventices en interculture (chapitre 1) n'a globalement pas été observé dans les cultures suivantes ou était faible et très variable selon les années d'expérimentation. La biomasse adventice a principalement été réduite grâce à la destruction des couverts par l'application d'herbicides. Le gel et le roulage se sont avérés souvent inefficaces pour réduire les adventices présentes sous les couverts d'interculture, leur permettant alors de continuer leur croissance dans la culture suivante. La productivité des cultures quant à elle a principalement été impactée par les adventices mais aussi et dans une moindre mesure par les couverts via la fourniture d'azote, validant notre hypothèse. L'azote fourni par les couverts a probablement affecté la compétition entre culture et adventices pour cette ressource mais davantage de recherches sont nécessaires pour quantifier dans quelle mesure la productivité d'une culture est affectée par des couverts d'interculture via la répression des adventices et/ou la fourniture d'azote. Davantage de réplifications de notre expérimentation, dans différents contextes pédoclimatiques sont nécessaires pour confirmer nos résultats.

Messages clés

- La méthode de destruction des couverts est le principal déterminant de la biomasse adventice dans les cultures suivantes.
- Les effets de la composition des couverts d'interculture et du niveau de ressources disponibles au semis des couverts sur les adventices des cultures suivantes sont très faibles.
- La productivité des cultures est principalement impactée par les adventices et dans une moindre mesure améliorée via la fourniture d'azote par les couverts.
- Des adventices mal détruites à destruction des couverts peuvent continuer leur croissance dans la culture suivante, créer de la compétition pour les ressources et ré-infester la parcelle en produisant de nouvelles semences.
- Les effets des couverts d'interculture diminuent au cours de la succession culturale.
- L'efficacité des couverts d'interculture pour la gestion des adventices dans des systèmes en transition vers un non-travail du sol et une réduction de l'utilisation d'herbicides est faible.

ABSTRACT

The carry-over effect of cover crops on weeds and crop productivity in the subsequent crops has been related to cover crop composition and cover crop termination methods but their interaction with soil resource availability remains poorly documented, as well as the relative importance of each of these factors. This study investigated the effect of cover crop management (*i.e.* cover crop mixture, fertilisation, irrigation, termination method and their combinations) on weed biomass and crop productivity in two subsequent crops (spring barley followed by winter linseed). We hypothesised that cover crop management could affect productivity of the subsequent crops through both weed suppression and nitrogen supply. Two experiments spanning a duration of two years were set-up, on two different fields in two different years, to investigate the effect of cover crop mixture (2 or 8 species including or not legume species, plus a bare soil control), water and nitrogen availability at cover crop sowing and cover crop termination methods (rolling, herbicide-use and winter-kill control) on weed biomass and crop productivity of the two subsequent unweeded, unfertilised and directly seeded crops. Weed biomass and crop productivity in both subsequent crops were affected by multiple interactions between cover crop mixture, soil resource availability, cover crop termination method and experiment. In experiment 1, combinations of cover crop management alternative to the reference (*i.e.* bare soil, without fertilisation and irrigation, winter-killed) mainly showed beneficial carry-over effects (*i.e.* lower weed biomass and higher crop productivity) in the subsequent spring barley while having no effect in winter linseed. In experiment 2, alternative combinations of cover crop management mainly showed no effects or detrimental carry-over effects (*i.e.* higher weed biomass and lower crop productivity) in spring barley while having some positive effects in winter linseed (*i.e.* only when cover crops were terminated with herbicide-use). Crop productivity was mainly affected by weed biomass which was significantly reduced almost only when cover crops were terminated with herbicide-use. Crop productivity was also affected but to a lesser extent by cover crop soil-mediated effects (*e.g.* nitrogen supply). These results highlight complex interactions between cover crop management and environmental conditions on the carry-over effects of cover crops in the subsequent crops. Cover crops may not play an essential role for weed management in no-till and herbicide-free systems, particularly at low levels of cover crop biomass production.

Keywords: cover crop termination, nitrogen, weed-crop competition, spring barley, winter linseed, yield

1 INTRODUCTION

Agriculture has heavily relied on pesticides and fertilisers to enhance crop production over the last decades. However, the oversimplification of crop rotations and the over-reliance on pesticides, is questioned due to their negative impacts on the environment and human health (Liu et al., 2015). Cover crops can be established during the fallow period separating two main cash crops and increase cropping sustainability through multiple ecosystem services (*e.g.* reducing soil erosion, improving soil properties). Cover crops can suppress weeds (Osipitan et al., 2018), the pests susceptible of generating the highest potential yield losses (Oerke, 2006), and can further improve subsequent crop yield through nitrogen release (Blanco-Canqui et al., 2015). The carry-over effect of cover crops on weeds and crop productivity in the subsequent crops has been related to cover crop composition and cover crop termination methods (Nichols et al., 2020b) but their interaction with soil resource availability remains poorly documented, as well as the relative importance of each of these factors.

In no-till systems, optimising cover crop management (*i.e.* cover crop composition, fertilisation, irrigation and termination) for weed suppression is essential to maintain crop yields because weeds can compete with the crop if they are not well terminated before the subsequent crop is sown (Vincent-Caboud et al., 2019), the outcome of weed-crop competition being largely driven by who is established first (Horvath et al., 2023). Cover crops can reduce weed establishment and growth during the fallow period (Teasdale et al., 2007), with varying efficacy depending on cover crop composition and soil resource availability (Rouge et al., 2022). However, in a recent meta-analysis of cover crop experiments, Nichols et al. (2020b) concluded that the effect of cover crop management on weeds in the subsequent crops remained variable and uncertain. Cover crop carry-over effects on weeds have been mostly related to cover crop biomass (*i.e.* through mulch effects) (Osipitan et al., 2018) and cover crop termination method (Alonso-Ayuso et al., 2020; Creamer and Dabney, 2002). Adeux et al. (2021) showed that cover crops had no effect on weeds in the subsequent crops when cover crops were terminated by tillage and/or when in-crop weed management relied on herbicides, and concluded that intensive weed management could override the potential effect of cover crops on weeds in the subsequent crops. Alternative cover crop termination methods such as mowing or rolling have been investigated (Büchi et al., 2020; Carrera et al., 2004; Wayman et al., 2014) and are reported to be as efficient in reducing weed biomass in the subsequent crop as herbicide-use or tillage (Osipitan et al., 2018). In no-till systems, mulch resulting from unburied cover crop biomass can limit germination of weed species and act as a physical barrier against early weed establishment (Teasdale and Mohler, 2000). Indeed, numerous studies have reported a positive relationship between cover crop biomass and weed suppression in the subsequent crops established under no-till systems, namely through increased mulch thickness and persistence (Bàrberi and Mazzoncini, 2001; Grint et al., 2022b; Menalled et al., 2022; Osipitan et al., 2018). Ranaivoson et al. (2018) highlighted that weeds were effectively suppressed when cover crop mulch biomass exceeded 10 t ha⁻¹. Reaching such levels of cover crop biomass depends on

many factors such as cover crop composition and seeding rate (Mirsky et al., 2012), cover crop sowing and termination dates (Mirsky et al., 2017; Mirsky et al., 2009), and soil resource availability (Rouge et al., 2022). Therefore, understanding the interactions between cover crop management practices and their relative importance in determining weed and crop productivity in less-disturbed and low-input systems remains at stake.

Poaceae (e.g. rye, oat) or *Brassicaceae* (e.g. mustard) cover crop monocultures are usually associated to higher biomass productivity than *Fabaceae* cover crops, especially when soil nitrogen availability is high (Adeux et al., 2021; Bybee-Finley et al., 2017; Smith et al., 2020). Such highly productive cover crop species are expected to generate high quantities of mulch once terminated and hence limit weed emergence and yield losses due to weeds in the subsequent crops. However, *Poaceae* and *Brassicaceae* usually show high C/N ratios, which may reduce the subsequent crop yields (Finney et al., 2016) due to mineral nitrogen immobilisation (Wells et al., 2013). Including productive legume species in a cover crop mixture can reduce the C/N ratio and may increase both soil nitrogen availability and subsequent crop yield (Adeux et al., 2021; Hunter et al., 2019; Marcillo and Miguez, 2017; Snapp et al., 2005). Cover crop mixtures comprising legumes and non-legumes have been reported to be as effective in releasing nitrogen and improving crop yield as legume monocultures (Finney et al., 2016). Therefore, cover crop mixtures of legume and non-legume species could represent a promising option to increase crop yield through both weed suppression and nitrogen release (Couëdel et al., 2019). Nevertheless, the relative importance of these two underlying processes remains to be quantified.

Finally, numerous studies have focused on the carry-over effect of autumn sown cover crops on weeds in the subsequent spring/summer crop (Almoussawi et al., 2020; Campiglia et al., 2010; Pittman et al., 2020) but the longer effects remain poorly documented. Nichols et al. (2020a) recently analysed five long-term (> 10 years) no-till rye cover crop experiments and reported that no clear conclusion could be drawn concerning the effect of the rye cover crop on weed seedbank density: rye had a negative effect on seedbank density in 2 out of 5 cases, no effect in 2 out of 5 cases and slightly positive effect in 1 out of 5 cases. Cover crops could exhibit longer term effects on weeds through mulch persistence (Osipitan et al., 2018), allelopathy or simply by favouring the weed suppressive effect of the subsequent crop. Besides, most weeds are annuals and have different emergence periodicity (Grundy, 2003). Hence, the suppressive effect of autumn sown cover crops on weed seed shed during the winter fallow period is expected to be more visible in the subsequent autumn sown crop than in the subsequent spring sown crop (Adeux et al., 2023).

The present study aimed to investigate the effect of cover crop management (*i.e.* cover crop mixture, fertilisation, irrigation, termination method and their combinations) on weed biomass and crop productivity in a subsequent two-year crop sequence composed of one spring and one winter crop, and relate these carry-over effects to cover crop and weed biomass and nitrogen content quantified during the cover crop period (Rouge et al., 2022).

Considering tillage, herbicides and fertilisers may override cover crop carry-over effects, our study was the first to assess these effects in direct-seeded (*i.e.* no-till), unweeded and unfertilised crops. We hypothesised that cover crop management could affect productivity of the subsequent crops through both weed suppression and nitrogen supply (Supp. Fig. 2.1).

2 MATERIAL AND METHODS

2.1 Site characteristics

Two experiments spanning a duration of two years were set-up, on two different fields in two different years, one field experiment in 2016-2018 and another in 2017-2019 (further denoted experiment 1 and experiment 2, respectively), both at the INRAE experimental site in Bretenière (47°14'11.2" N, 5°05' 56.1" E), 15 km south-east of Dijon, France. Both fields were characterised by a clay (40%) - silt (50%) soil texture, a soil pH of 7, a percentage of organic matter of 2%, and a calcareous bedrock. The site is flat and subject to a semi-continental climate, with a mean annual precipitation of 765 mm and an average daily temperature of 10.5°C, with strong variations between winter and summer (see average monthly temperature and rainfall over the course of the two experiments in Supp. Fig. 2.2).

2.2 Experimental set-up

Following winter wheat, a cover crop / spring barley / summer bare soil fallow period / winter linseed succession was replicated over the course of experiment 1 (2016-2018) and 2 (2017-2019). Four cover crop mixtures (2leg-: 2 species without legumes, 2leg+: 2 species including a legume, 8leg-: 8 species without legumes and 8leg+: 8 species including legumes) including a wide range of species commonly used by French farmers (Supp. Table 2.1, black oat, winter rye, sorghum, foxtail millet, common vetch, berseem clover, faba bean, brown hemp, brown mustard, field mustard, lacy phacelia, niger seed, buckwheat, linseed), plus a bare soil control were tested. Cover crops were sown in summer (on the 10th of August 2016 and 28th of July 2017 in experiment 1 and 2, respectively) at their recommended pure stand seeding rate divided by the number of species in the mixture and majored by 15% (Supp. Table 2.1). Cover crop mixtures were designed to generate a gradient of biomass productivity and nitrogen content, based on the ability of each cover crop species to respond to soil resource availability in pure stands. *Poaceae* and *Brassicaceae* species were expected to quickly pre-empt nitrogen and produce high biomass while *Fabaceae* species could avoid nitrogen competition through symbiotic nitrogen fixation and exhibit high nitrogen concentration in their biomass. Cover crop mixtures were composed of 2 or 8 species, as two is the minimum richness for a mixture and eight the maximum species richness commonly used by French farmers when selecting cover crop species able to grow in a given season (here winter fallow). A further increase in cover crop species richness would have either induced functional redundancy or the inclusion of less relevant species in terms of biomass productivity or weed suppression (Smith et al., 2020).

Two levels of irrigation (W-: 0 mm or W+: 40 mm) and nitrogen fertilisation (N-: 0 kg N ha⁻¹ or N+: 30 kg N ha⁻¹ through the application of 90 kg ha⁻¹ of ammonium nitrate 33.5%) were applied once, at cover crop sowing, to mimic contrasted levels of soil resource availability. Three cover crop termination methods were implemented (winter-kill control, rolling [done on the 15th of December 2016 and 3rd of December 2017 in experiment 1 and 2, respectively] or herbicide-use [*i.e.* glyphosate 3 L ha⁻¹ + 2,4 dichlorophenoxyacetic acid 0.3 L ha⁻¹, applied on the 28th of February 2017 and 8th of March 2018 in experiment 1 and 2, respectively]). Cover crop termination was timed to maximise its efficacy, *i.e.* cover crops were rolled early in the morning on the first day of frost of the season or sprayed with herbicides two weeks before the sowing of the subsequent spring barley.

The experiments were set-up following a split-split-split plot design with cover crop mixture as the only completely randomised factor for practical machinery reasons (Supp. Fig. 2.3). All three blocks were first divided in half with the upper part being fertilised and the lower part being unfertilised. Blocks were then divided perpendicularly to introduce the irrigation factor. The irrigation ramp covered the width of a whole block so was positioned in between two blocks, resulting in an alternating irrigation pattern across the experiments. The two nitrogen strips spanning the whole experiment were divided into three, one for each cover crop termination method. Finally, the four cover crop mixtures and bare soils were randomly allocated to five 10 m² plots within each combination of block, fertilisation, irrigation and cover crop termination method, resulting in 60 combinations repeated 3 times across a total of 180 plots. Since weeds are known to be patchily distributed within a field (Hughes, 1990), four weed species commonly found in Burgundy fields and able to germinate in summer (*i.e.* at cover crop sowing) (*Echinochloa crus-galli*, *Veronica persica*, *Geranium dissectum* and *Chenopodium album*) were sown at 60 seeds m⁻² each across all plots at cover crop sowing to homogenise weed pressure within each experiment.

Spring barley was sown (cv. Sebastian at 140 kg ha⁻¹ and cv. Planet at 171 kg ha⁻¹ for experiment 1 and 2, respectively) after cover crop termination (on the 13th of March 2017 and 21st of March 2018 in experiment 1 and 2, respectively) and harvested at maturity (on the 15th of July 2017 and 19th of July 2018 in experiment 1 and 2, respectively, Supp. Fig. 2.2). Before the sowing of winter linseed, weeds were terminated with herbicide-use (*i.e.* glyphosate 3 L ha⁻¹, on the 26th of July 2017 and 29th of September 2017) in experiment 1 and with waterproof silage tarp (placed during the whole fallow period) in experiment 2. Winter linseed was sown (cv. Angora at 25 kg ha⁻¹ and 23 kg ha⁻¹ in experiment 1 and 2, respectively) on the 22nd of September 2017 and 11th of September 2018 in experiment 1 and 2, respectively, and harvested on the 13th of July 2018 and 5th of August 2019 in experiment 1 and 2, respectively (Supp. Fig. 2.2). Both subsequent crops were direct seeded with a JD 750A direct driller, and conducted without fertilisation, irrigation nor in-crop weeding until harvest.

2.3 Cover crop, crop and weed sampling

Weed (per species) and crop (spring barley, winter linseed) aboveground biomass were sampled at crop flowering in both experiments, in all 180 plots, with two randomly positioned 0.25 m² quadrats per plot. All biomass samples were oven dried at 80°C for 72 hours and weighed. Total dry weed biomass was computed as the sum of weed biomass per species in each quadrat. As crop grain yields were assessed at the plot level, weed and crop dry biomass were averaged at the plot level for data analysis.

Spring barley and winter linseed grain yields were measured at maturity by harvesting the whole plot with an experimental combine harvester. As crop biomass at crop flowering and crop grain yield at crop maturity were highly and positively correlated in 3 out of 4 cases (Supp. Fig. 2.4), only crop grain yields are presented.

To explain to which extent cover crop carry-over effects were related to cover crop weed suppression or cover crop nitrogen supply, total autumn cover crop and weed biomass and total autumn cover crop and weed nitrogen content were computed at the plot level as the sum of cover crop and weed aboveground biomass and nitrogen content measured as described in Rouge et al. (2022), 90 days after cover crop sowing (*i.e.* at cover crop mixtures peak biomass and before early frost, as shown in Supp. Fig. 2.2). We considered that total autumn cover crop and weed biomass and nitrogen content were representative of the amount of biomass and nitrogen returned to the soil at cover crop termination because cold temperatures restrained cover crop and weed growth between biomass sampling and cover crop termination.

2.4 Data analysis

Statistical analyses were performed with the R software version 4.0.2 (R Core Team 2020). Weed biomass and crop grain yield (in both subsequent spring barley and winter linseed) were analysed at the plot level. To identify whether cover crop management could have an effect on crop grain yield through mechanisms independent of weed-crop competition, (i) crop grain yield for each crop and experiment was first regressed against weed biomass with a generalised linear model with a gaussian distribution and a log link, available in the R ‘stats’ package, and (ii) the response residuals (*i.e.* predicted minus observed data) from these regressions were extracted. These response residuals are then called crop grain yield residuals throughout the manuscript. Weed biomass, crop grain yield and crop grain yield residuals were all modelled as a function of cover crop mixture, fertilisation, irrigation, cover crop termination method, experiment (confounded with field), and all possible interactions between these five factors with generalised linear mixed effect models, available in the R ‘glmmTMB’ package (Brooks et al., 2017), with tweedie distributions and log links for weed biomass and crop grain yield, and gaussian distributions without link for crop grain yield residuals.

To explain to which extent crop grain yields were affected by cover crop management through weed suppression (*i.e.* mulching) and/or nitrogen supply, (i) weed biomass in the subsequent

crops was modelled as a function of experiment, cover crop termination method, total autumn cover crop and weed biomass and all possible interactions between the three latter, and (ii) spring and winter crop grain yields were modelled as a function of experiment, cover crop termination method, total autumn cover crop and weed nitrogen content and all possible interactions between the three latter with generalised linear mixed effect models with a tweedie distribution and a log link. Cover crop mixture, fertilisation and irrigation factors were not considered in these regressions due to collinearity with total autumn cover crop and weed biomass and total autumn cover crop and weed nitrogen content. Root mean square errors were calculated for each generalised linear mixed effect model using the function `rmse` of the R ‘Metrics’ package (Hamner et al., 2018).

For all generalised linear mixed effect models an *a priori* set of five plausible random effect structures were defined and compared using Akaike’s Information Criterion (AIC), in order to better capture the structure of the experimental design (Supp. Table 2.2 and 2.3). The model with the lowest AIC was retained for analysis. The absence of confounding factors with the non-randomised nitrogen, irrigation and cover crop termination method strips was confirmed through an investigation of within-field yield variability of the preceding winter wheat crop and soil electrical resistivity (Supp. Fig. 2.5). Significance of effects was determined through Type III Wald Chi-Square tests using the function `Anova` of the R ‘car’ package (Fox et al., 2020).

For all response variables (*i.e.* weed biomass, crop grain yields and crop grain yield residuals), combinations of cover crop mixture, fertilisation, irrigation and cover crop termination method were compared to a reference (*i.e.* bare soil, without fertilisation and irrigation and winter-kill), in order to assess the benefit of implementing cover crops, manipulating soil resource availability and/or applying mechanical or chemical cover crop termination. Control-versus-alternative combination contrasts were adjusted using the R ‘emmeans’ package (Lenth, 2021).

3 RESULTS

Crop grain yields decreased when weed biomass at crop flowering increased in both experiments 1 and 2 (Fig. 2.1). Weed biomass response to cover crop management was then investigated to determine to which extent the 59 combinations of cover crop mixture, soil resource availability and cover crop termination method alternative to the reference (*i.e.* bare soil, without fertilisation and irrigation, winter-killed) affected in-crop weed biomass. Then, crop grain yields and crop grain yield residuals (*i.e.* after the removal of weed biomass effects, see section 2.4.) response to cover crop management were investigated by comparing the 59 alternative combinations of cover crop mixture, soil resource availability and cover crop termination method to the reference. Finally, beneficial cover crop management combinations, *i.e.* improving crop yield and reducing weed biomass, were identified. These combinations were considered as beneficial at the cropping system level since a lower weed biomass in crops will potentially decrease crop yield losses and weed seed shed, thereby reducing weed infestation and crop yield losses in the subsequent crops.

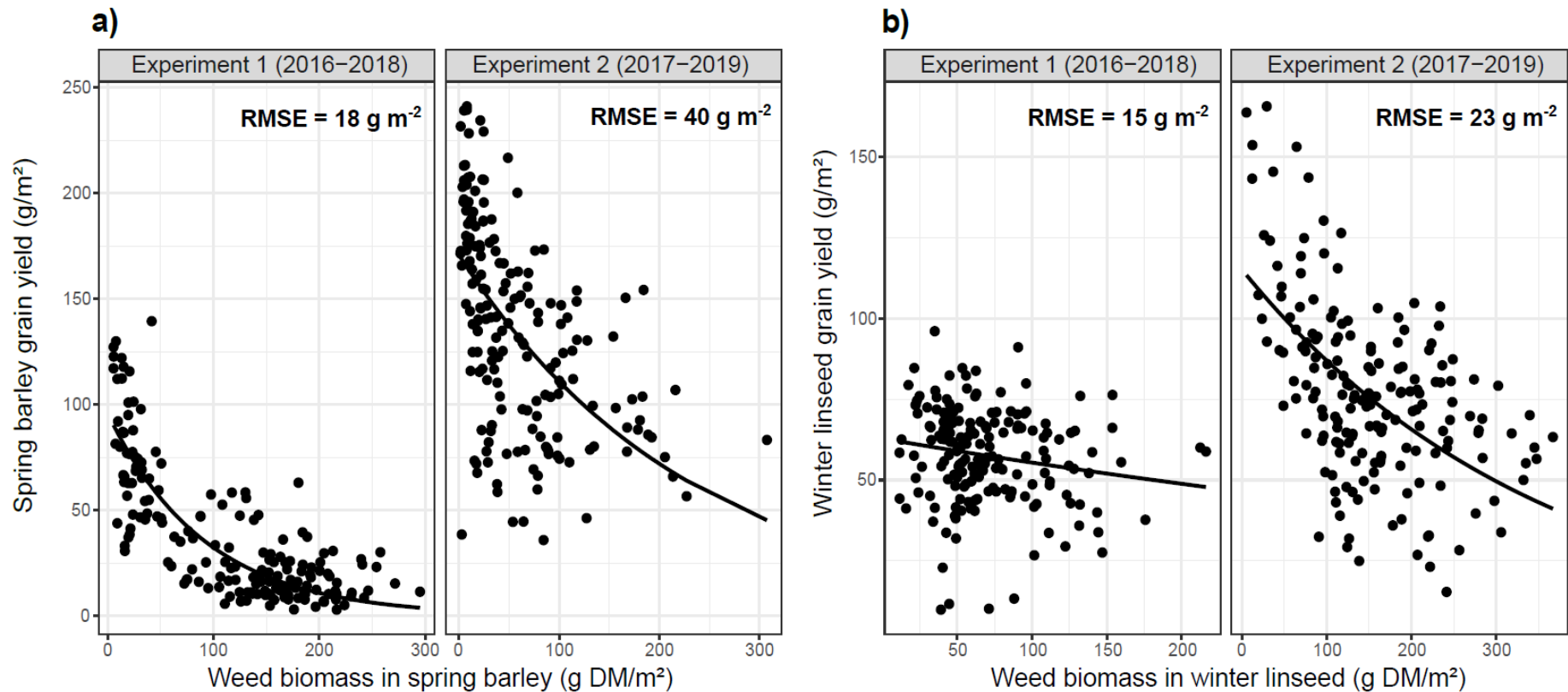


Figure 2.1. Relationship between a) spring barley grain yield (at 0% grain moisture) and weed biomass in spring barley (g of dry matter (DM) m⁻², sampled at crop flowering) and b) winter linseed grain yield (at 0% grain moisture) and weed biomass in winter linseed (g DM m⁻², sampled at crop flowering), for both experiment 1 (2016-2018) and 2 (2017-2019).

Predictions were based on generalised linear models. The regression lines show an average value (i.e. population level slope). Root mean square error (RMSE) are indicated in bold for each regression line.

Table 2.1. ANOVA table (type III Wald Chi-Square tests) highlighting the effect of experiment (exp, as factor), fertilisation (N), irrigation (W), cover crop mixture (CCm), cover crop termination method (term), and all possible interactions between these five factors on weed biomass in crops, crop grain yield and crop grain yield residuals (i.e. after the removal of weed biomass effects). Results were obtained with generalised linear mixed effect models. Significant p-values at $p < 0.05$ are highlighted in bold.

Factors	Spring barley									Winter linseed								
	Weed biomass			Crop grain yield			Crop grain yield residuals			Weed biomass			Crop grain yield			Crop grain yield residuals		
	X ²	Df	p-value	X ²	Df	p-value	X ²	Df	p-value	X ²	Df	p-value	X ²	Df	p-value	X ²	Df	p-value
exp	11.9	1	5e-04	180	1	< 2e-16	0.03	1	0.86	106	1	< 2e-16	8.03	1	5e-03	0.44	1	0.51
N	18.3	1	2e-05	28.2	1	1e-07	10.3	1	1e-03	0.41	1	0.52	0.90	1	0.34	1.03	1	0.31
W	0.21	1	0.64	31.9	1	2e-08	8.59	1	3e-03	1.14	1	0.29	0.23	1	0.63	0.31	1	0.58
CCm	4.89	4	0.30	80.0	4	< 2e-16	68.3	4	5e-14	8.50	4	0.07	8.66	4	0.07	11.3	4	0.02
term	762	2	< 2e-16	689	2	< 2e-16	24.7	2	4e-06	83.0	2	< 2e-16	63.3	2	2e-14	13.4	2	1e-03
exp:N	3.89	1	0.05	11.6	1	7e-04	0.76	1	0.38	2.50	1	0.11	0.01	1	0.93	1.28	1	0.26
exp:W	0.05	1	0.82	16.9	1	4e-05	5.47	1	0.02	1.13	1	0.29	1.70	1	0.19	2.04	1	0.15
N:W	0.55	1	0.46	0.04	1	0.84	0.13	1	0.72	1.01	1	0.32	6.10	1	0.01	2.67	1	0.10
exp:CCm	37.5	4	1e-07	332	4	< 2e-16	70.4	4	2e-14	3.15	4	0.53	6.40	4	0.17	7.80	4	0.10
N:CCm	19.3	4	7e-04	117	4	< 2e-16	41.6	4	2e-08	4.83	4	0.30	14.1	4	0.01	18.4	4	1e-03
W:CCm	8.88	4	0.06	5.89	4	0.21	36.8	4	2e-07	3.59	4	0.46	4.21	4	0.35	5.10	4	0.28
exp:term	4.27	2	0.12	171	2	< 2e-16	27.4	2	1e-06	28.6	2	6e-07	35.0	2	3e-08	5.45	2	0.07
N:term	19.4	2	6e-05	1.46	2	0.48	10.6	2	0.01	5.90	2	0.05	1.63	2	0.44	3.94	2	0.14
W:term	6.47	2	0.04	6.34	2	0.04	4.83	2	0.09	1.08	2	0.58	3.66	2	0.16	2.15	2	0.34
CCm:term	7.17	8	0.52	89.3	8	7e-16	48.5	8	8e-08	11.6	8	0.17	9.40	8	0.31	8.96	8	0.35
exp:N:W	1.16	1	0.28	11.2	1	8e-04	2.59	1	0.11	0.12	1	0.73	3.35	1	0.07	3.15	1	0.08
exp:N:CCm	28.7	4	9e-06	22.0	4	2e-04	30.5	4	4e-06	10.0	4	0.04	3.88	4	0.42	6.86	4	0.14
exp:W:CCm	2.31	4	0.68	8.60	4	0.07	26.4	4	3e-05	14.0	4	0.01	6.95	4	0.14	8.87	4	0.06
N:W:CCm	5.97	4	0.20	3.04	4	0.55	1.64	4	0.80	2.62	4	0.62	5.42	4	0.25	2.92	4	0.57
exp:N:term	2.33	2	0.31	3.95	2	0.14	8.36	1	0.02	5.94	2	0.05	2.85	2	0.24	5.92	2	0.05
exp:W:term	3.86	2	0.15	6.47	2	0.04	2.13	2	0.34	4.65	2	0.10	6.93	2	0.03	3.58	2	0.17
N:W:term	0.89	2	0.64	1.02	2	0.60	2.41	2	0.30	3.00	2	0.22	5.57	2	0.06	2.08	2	0.35
exp:CCm:term	6.64	8	0.58	69.1	8	7e-12	31.3	8	1e-04	36.4	8	1e-05	11.2	8	0.19	15.5	8	0.05
N:CCm:term	7.14	8	0.52	46.8	8	2e-07	12.6	8	0.13	17.2	8	0.03	8.33	8	0.40	12.4	8	0.13
W:CCm:term	17.1	8	0.03	14.8	8	0.06	23.7	8	3e-03	20.6	8	0.01	15.0	8	0.06	36.0	8	2e-05
exp:N:W:CCm	8.07	4	0.09	2.82	4	0.59	2.85	4	0.58	10.2	4	0.04	1.84	4	0.76	5.07	4	0.28
exp:N:W:term	2.84	2	0.24	4.43	2	0.11	1.79	2	0.41	4.07	2	0.13	2.82	2	0.24	1.32	2	0.52
exp:N:CCm:term	10.9	8	0.21	39.0	8	5e-06	17.3	8	0.03	28.5	8	3e-04	12.6	8	0.13	18.9	8	0.02
exp:W:CCm:term	4.85	8	0.77	17.6	8	0.02	21.6	8	6e-03	13.3	8	0.10	4.56	8	0.80	20.1	8	0.01
N:W:CCm:term	11.3	8	0.19	18.8	8	0.02	25.5	8	1e-03	9.13	8	0.33	4.04	8	0.85	6.38	8	0.60
exp:N:W:CCm:term	16.8	8	0.03	9.32	8	0.32	21.5	8	6e-03	3.73	8	0.88	8.56	8	0.38	5.97	8	0.65

3.1 First subsequent crop: spring barley

3.1.1 Cover crop management effects on weeds

Weed biomass in spring barley was affected by a five-way interaction between cover crop mixture, fertilisation, irrigation, cover crop termination method and experiment (Table 2.1). In experiment 1, alternative combinations of cover crop management showed either similar (in 34 combinations) or lower (in 25 combinations) weed biomass than the reference (Fig. 2.2). Lower weed biomass was observed in all the combinations terminated with herbicide-use (*i.e.* in 20 out of the 25 combinations), as well as in 2 combinations terminated with winter-kill and 3 terminated with rolling, regardless of cover crop mixture and soil resource availability. In experiment 2, alternative combinations of cover crop management showed either higher (in 20 combinations), similar (in 30 combinations) or lower (in 9 combinations) weed biomass than the reference (Fig. 2.2). Lower weed biomass was mostly observed in the combinations of fertilised cover crop mixtures and a bare soil terminated with herbicide-use (*i.e.* in 8 out of the 9 combinations). Higher weed biomass was mainly observed in the combinations of unfertilised cover crop mixtures terminated with winter-kill or rolling (*i.e.* in 14 out of the 20 combinations).

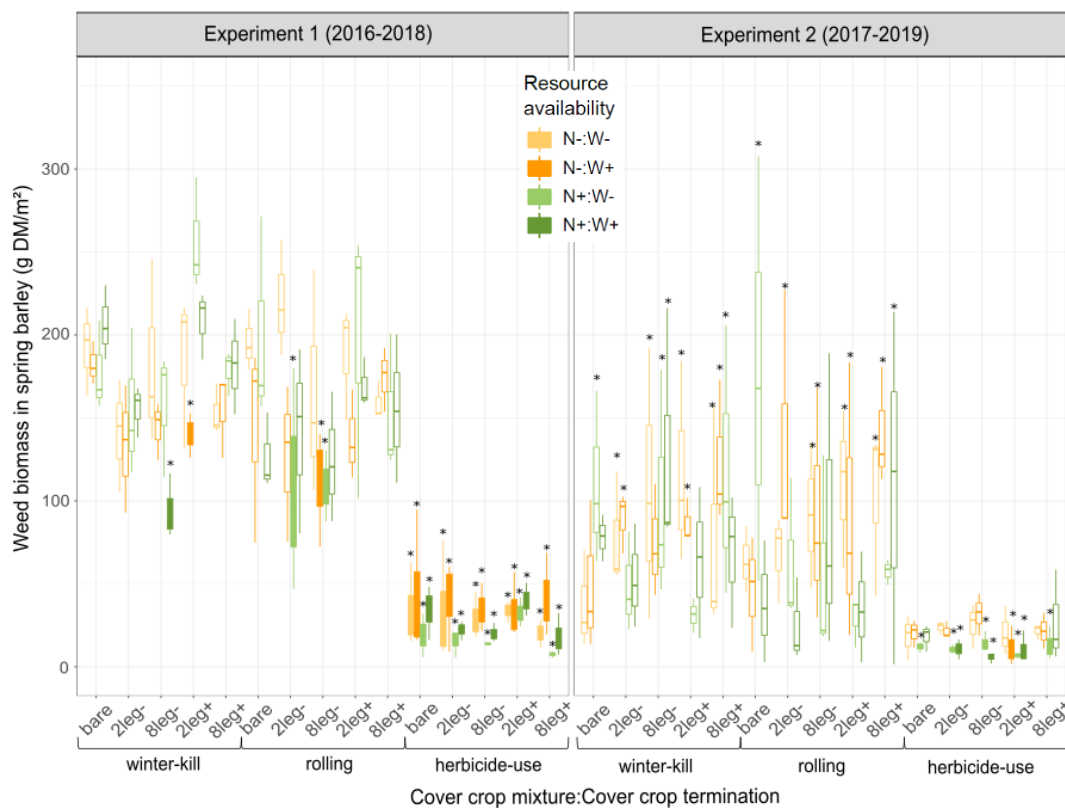


Figure 2.2. Effect of cover crop mixtures, nitrogen and water resources at cover crop sowing and cover crop termination methods on weed biomass in spring barley (g of dry matter (DM) m⁻²).

N-: no nitrogen fertilisation, N+: 30 kg N ha⁻¹ at cover crop sowing; W-: no irrigation, W+: 40 mm at cover crop sowing; bare: bare soil; 2leg-: 2 cover crop species without legumes; 8leg-: 8 cover crop species without legumes; 2leg+: 2 cover crop species including a legume; 8leg+: 8 cover crop species including legumes. Each combination of cover crop mixture, nitrogen, water and cover crop termination method was statistically compared to the reference (*i.e.* bare soil, N-:W-, winter-kill).

Boxplots highlighted with an asterisk differed from the reference (p -value < 0.05).

Filled boxplots highlight lower values than the reference.

In both experiments, when cover crop mixtures and bare soils were terminated with rolling or winter-kill, weed biomass in spring barley was mainly composed of winter wheat volunteers and *Geranium dissectum*, the two main weed species present during the cover crop period (Fig. 2.3). In experiment 1, the biomass of these two weed species increased between cover crop and spring barley biomass sampling times whereas in experiment 2, weed biomass of *Geranium dissectum* decreased between the cover crop and spring barley biomass sampling times (Fig. 2.3). Herbicide-use termination changed the dominant weed species in the subsequent spring barley compared to the cover crop period. In these treatments, weed communities were mainly composed of spring/summer weed species such as *Convolvulus arvensis* or *Lysimachia arvensis* and *Polygonum aviculare*, in experiment 1 and 2, respectively.

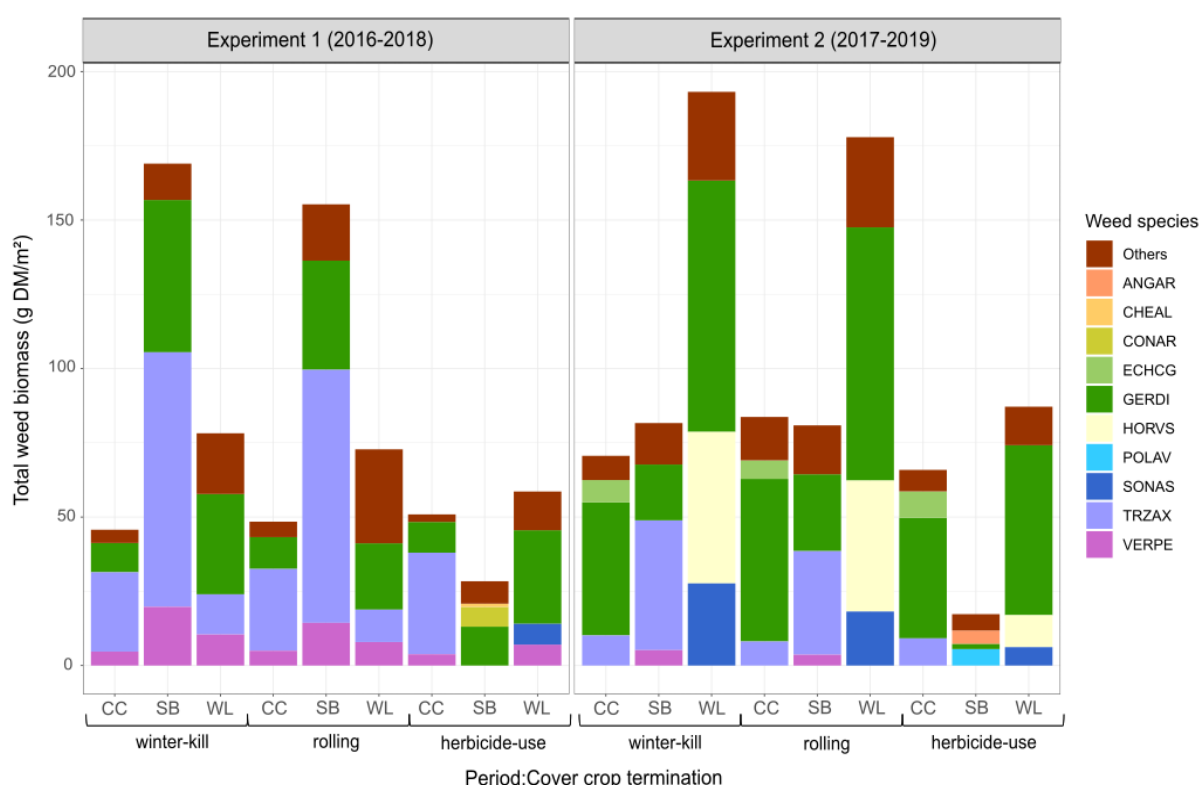


Figure 2.3. Total weed biomass (g of dry matter (DM) m⁻², averaged by plot) and by weed species in the cover crop (CC), spring barley (SB) and winter linseed (WL) succession depending on the cover crop termination method (winter-kill, rolling, herbicide-use) for experiment 1 and 2.

ANGAR: *Lysimachia arvensis*; CHEAL: *Chenopodium album*; CONAR: *Convolvulus arvensis*; ECHCG: *Echinochloa crus-galli*; GERDI: *Geranium dissectum*; HORVS: *Hordeum vulgare* (spring barley volunteers); POLAV: *Polygonum aviculare*; SONAS: *Sonchus asper*; TRZAX: *Triticum aestivum* (winter wheat volunteers); VERPE: *Veronica persica*.

Finally, weed biomass in spring barley was affected by total autumn cover crop and weed biomass, regardless of experiment and cover crop termination method (p-value = 0.01, Supp. Table 2.4; RMSE = 42 g DM m⁻²). However, the relationship between weed biomass in spring barley and total autumn cover crop and weed biomass was very weak (Supp. Fig. 2.6a).

3.1.2 Cover crop management effects on crop grain yields

Spring barley grain yield was driven by three four-way interactions involving cover crop mixture and termination as well as either experiment and fertilisation, experiment and irrigation or fertilisation and irrigation (Table 2.1). In experiment 1, alternative combinations of cover crop management showed either higher (in 48 combinations) or similar (in 11 combinations) spring barley grain yield than the reference (Fig. 2.4). Similar spring barley grain yields were observed in the combinations of bare soils (*i.e.* in 5 out of the 11 combinations) or 2-species legume-based cover crop mixtures (*i.e.* in 4 out of the 11 combinations), terminated with winter-kill or rolling. In experiment 2, alternative combinations of cover crop management showed either higher (in 7 combinations), similar (in 32 combinations) or lower (in 20 combinations) spring barley grain yields than the reference (Fig. 2.4). Higher spring barley grain yields were observed in the combinations of cover crop mixtures and bare soils terminated with herbicide-use only, regardless of soil resource availability. Lower spring barley grain yields were mainly observed in the combinations of unfertilised cover crop mixtures terminated with winter-kill or rolling (*i.e.* in 12 out of the 20 combinations).

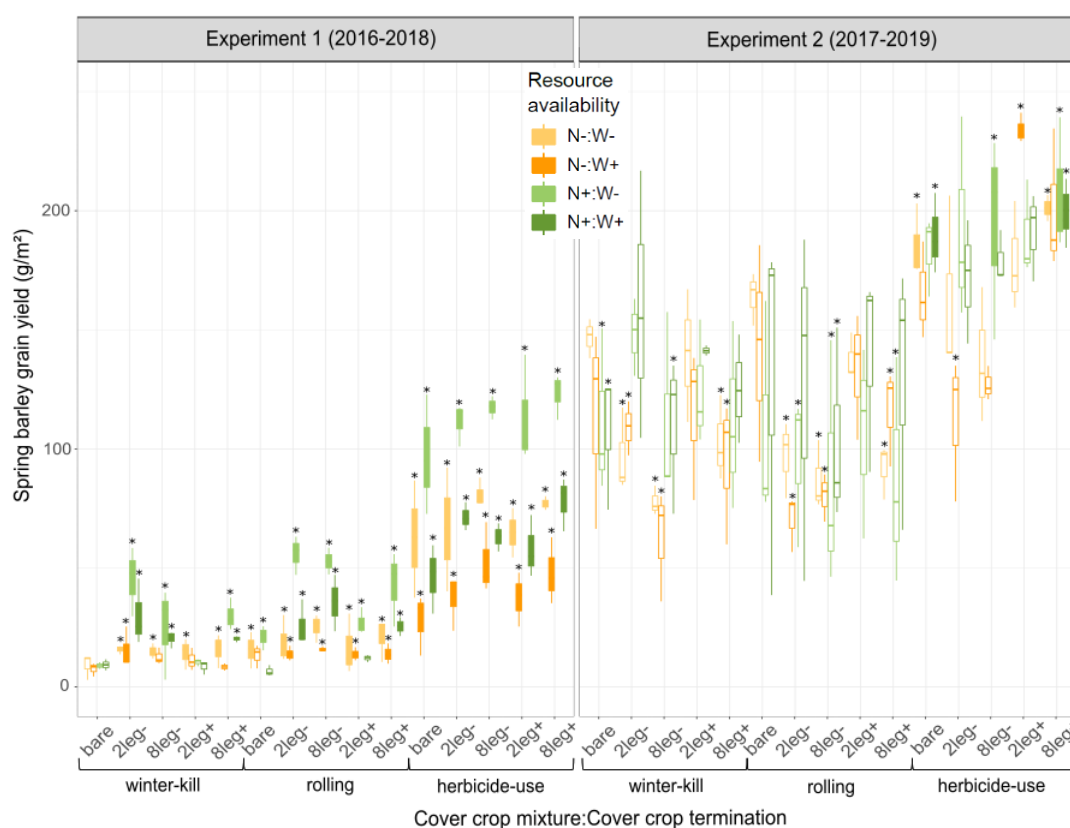


Figure 2.4. Effect of cover crop mixtures, nitrogen and water resources at cover crop sowing and cover crop termination methods on spring barley grain yield (at 0% grain moisture).

N-: no nitrogen fertilisation, N+: 30 kg N ha⁻¹ at cover crop sowing; W-: no irrigation, W+: 40 mm at cover crop sowing; bare: bare soil; 2leg-: 2 cover crop species without legumes; 8leg-: 8 cover crop species without legumes; 2leg+: 2 cover crop species including a legume; 8leg+: 8 cover crop species including legumes. Each combination of cover crop mixture, nitrogen, water and cover crop termination method was statistically compared to the reference (*i.e.* bare soil, N-:W-, winter-kill).

Boxplots highlighted with an asterisk differed from the reference (p -value < 0.05).

Filled boxplots highlight higher values than the reference.

Analysis of spring barley grain yield residuals (*i.e.* after the removal of weed biomass effects) highlighted a significant five-way interaction between experiment, cover crop mixture, fertilisation, irrigation and cover crop termination method (Table 2.1). This highlights a possible soil-mediated effect of cover crops on subsequent spring barley grain yield (*e.g.* through nitrogen supply or immobilisation). In experiment 1, alternative combinations of cover crop management showed either higher (in 4 combinations), similar (in 54 combinations) or lower (in 1 combination) spring barley grain yield residuals than the reference (Fig. 2.5). Higher spring barley grain yield residuals were observed only in the combinations of fertilised and non-irrigated cover crop mixtures, terminated with herbicide-use. In experiment 2, alternative combinations of cover crop management showed either higher (in 27 combinations), similar (in 29 combinations) or lower (in 3 combinations) spring barley grain yield residuals than the reference (Fig. 2.5). Higher spring barley grain yield residuals were observed in the combinations of fertilised and winter-killed 2-species cover crop mixtures (*i.e.* in 4 out of the 27 combinations), and in the combinations of herbicide-terminated legume-based cover crop mixtures or fertilised non-legume-based cover crop mixtures (*i.e.* in 12 out of the 27 combinations).

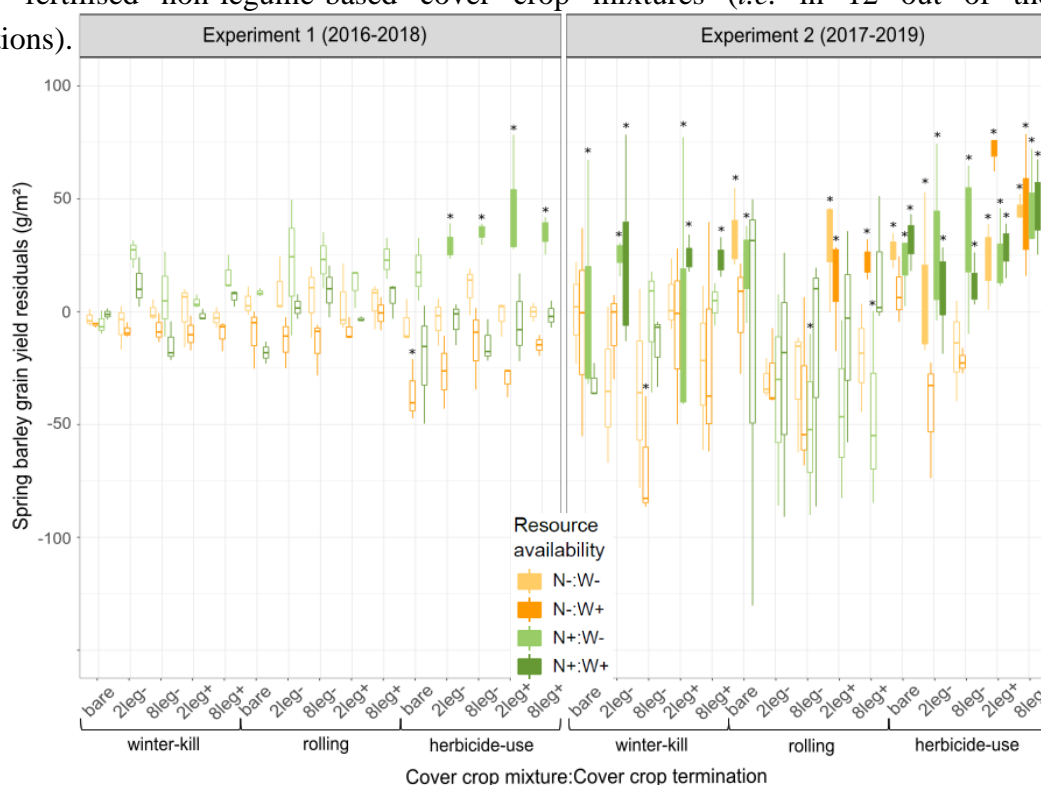


Figure 2.5. Effect of cover crop mixtures, nitrogen and water resources at cover crop sowing and cover crop termination methods on spring barley grain yield residuals.

Spring barley grain yield residuals were extracted from the regression of spring barley grain yield against weed biomass in spring barley. Spring barley grain yield residuals show the spring barley grain yield after the removal of weed biomass effects. N-: no nitrogen fertilisation, N+: 30 kg N ha⁻¹ at cover crop sowing; W-: no irrigation, W+: 40mm at cover crop sowing; bare: bare soil; 2leg-: 2 cover crop species without legumes; 8leg-: 8 cover crop species without legumes; 2leg+: 2 cover crop species including a legume; 8leg+: 8 cover crop species including legumes. Each combination of cover crop mixture, nitrogen, water and cover crop termination method was statistically compared to the reference (*i.e.* bare soil, N-:W-, winter-kill). Boxplots highlighted with an asterisk differed from the reference (*p*-value < 0.05). Filled boxplots highlight higher values than the reference.

Finally, spring barley grain yield was affected by total autumn cover crop and weed nitrogen content, regardless of cover crop termination method in both experiments (p-value = 0.0004, Supp. Table 2.5; RMSE = 28 g m⁻²). The relationship between spring barley grain yield and total autumn cover crop and weed nitrogen content was positive in each experiment but to a greater extent in experiment 2 than experiment 1 (Supp. Fig. 2.7).

3.2 Second subsequent crop: winter linseed

3.2.1 Cover crop management effects on weeds

Weed biomass in winter linseed was driven by a four-way interaction between experiment, cover crop mixture, fertilisation and cover crop termination method (Table 2.1). In experiment 1, alternative combinations of cover crop management showed either higher (in 3 combinations), similar (in 55 combinations) or lower (in 1 combination) weed biomass than the reference (Supp. Fig. 2.8). Lower weed biomass was observed in the combination of unfertilised and non-irrigated 2-species legume-based cover crop mixture terminated with rolling. In experiment 2, alternative combinations of cover crop management showed either similar (in 43 combinations) or lower (in 16 combinations) weed biomass than the reference (Supp. Fig. 2.8). Lower weed biomass was observed in the combinations of cover crop mixtures and bare soils terminated with herbicide-use only, regardless of soil resource availability.

Weed biomass in winter linseed was mainly composed of *Geranium dissectum* in experiment 1, and *Geranium dissectum* and spring barley volunteers in experiment 2 (Fig. 2.3). In both experiments, dominant weed species in winter linseed did not differ between cover crop termination methods as they did in spring barley.

Finally, weed biomass in winter linseed was affected by total autumn cover crop and weed biomass, regardless of experiment and cover crop termination method (p-value = 0.04, Supp. Table 2.4; RMSE = 50 g DM m⁻²). However, the relationship between weed biomass in winter linseed and total autumn cover crop and weed biomass was weak and positive (Supp. Fig. 2.6b).

3.2.2 Cover crop management effects on crop grain yields

Winter linseed grain yield was influenced by a three-way interaction between experiment, cover crop termination method and irrigation (Table 2.1). In experiment 1, alternative combinations of cover crop management showed either similar (in 55 combinations) or lower (in 4 combinations) winter linseed grain yield than the reference (Supp. Fig. 2.9). In experiment 2, alternative combinations of cover crop management showed either higher (in 16 combinations), similar (in 41 combinations) or lower (in 2 combinations) winter linseed grain yield than the reference (Supp. Fig. 2.9). Higher winter linseed grain yields were mainly observed in the combinations of cover crop mixtures and bare soils terminated with herbicide-use (*i.e.* in 14 out of the 16 combinations).

Analysis of winter linseed grain yield residuals (*i.e.* after the removal of weed biomass effects) highlighted two significant four-way interactions between experiment, cover crop mixture, cover crop termination method and either fertilisation or irrigation (Table 2.1). In experiment 1, alternative combinations of cover crop management showed either similar (in 56 combinations) or lower (in 3 combinations) winter linseed grain yield residuals than the reference (Supp. Fig. 2.10). In experiment 2, alternative combinations of cover crop management showed either higher (in 9 combinations) or similar (in 50 combinations) winter linseed grain yield residuals than the reference (Supp. Fig. 2.10). Higher winter linseed grain yield residuals were observed in the combinations of herbicide-terminated fertilised and irrigated cover crop mixtures and bare soil (*i.e.* in 5 out of the 9 combinations).

Finally, winter linseed grain yield was slightly affected by total autumn cover crop and weed nitrogen content in interaction with cover crop termination method (p-value = 0.05, Supp. Table 2.5; RMSE = 19 g m⁻²). The relationship between winter linseed grain yield and total autumn cover crop and weed nitrogen content was significantly different between winter-kill and herbicide-use termination methods but any slope was significantly different from zero (Supp. Fig. 2.11).

3.3 Agronomic pathways for enhanced multiple carry-over effects of cover crops

Carry-over effects of cover crop management combinations were considered as beneficial when they both enhanced subsequent crop yield and reduced weed biomass in the subsequent crops (Fig. 2.6).

In experiment 1, cover crop management showed beneficial carry-over effect in spring barley in 24 out of the 59 combinations of cover crop mixture, soil resource availability and cover crop termination method alternative to the reference (Fig. 2.6. 1a). These combinations corresponded to all the cover crop mixtures and bare soils terminated with herbicide-use (*i.e.* 20 combinations), one cover crop mixture terminated with winter-kill and three cover crop mixtures terminated with rolling, regardless of soil resource availability. The 8-species non-legume-based cover crop mixture was the most frequent cover crop mixture in these beneficial agronomic pathways. Cover crop management mainly showed no carry-over effect, either positive or negative, in the subsequent winter linseed (*i.e.* same level of crop grain yield and weed biomass in 51 out of the 59 combinations) (Fig. 2.6. 1b).

In experiment 2, cover crop management mainly showed no (in 18 combinations) or a detrimental (*i.e.* lower level of crop grain yield and higher weed biomass, in 12 combinations) carry-over effect in the subsequent spring barley. Only 3 out of the 59 combinations of cover crop mixture, soil resource availability and cover crop termination method alternative to the reference showed beneficial carry-over effect in spring barley (Fig. 2.6. 2a). These combinations corresponded to cover crop mixtures terminated with herbicide-use, regardless of soil resource availability. Cover crop management mainly showed no carry-over effect in the subsequent winter linseed (in 37 combinations).

Beneficial carry-over effects in winter linseed were observed in 12 out of the 59 combinations of cover crop mixture, soil resource availability and cover crop termination method alternative to the reference (Fig. 2.6. 2b), but again, only when cover crops or bare soils were terminated with herbicide-use.

Among the 59 alternative combinations tested in each experiment, only one (and in experiment 2 only), showed beneficial carry-over effect in both subsequent spring and winter crops, *i.e.* unfertilised and irrigated 2-species legume-based cover crop mixture, terminated with herbicide-use (written in green in Fig. 2.6, 2a and 2b).

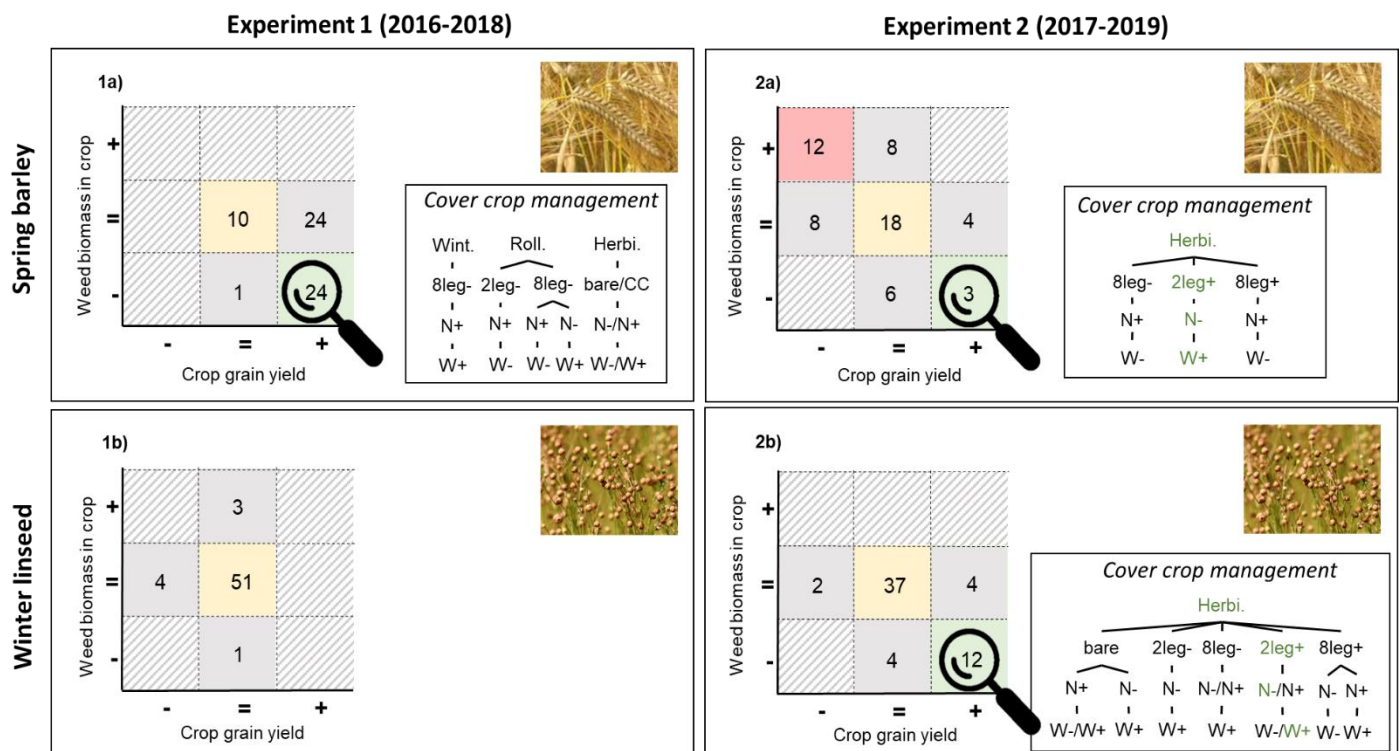


Figure 2.6. Synthesis of the effect of cover crop (CC) mixture, soil resource availability and cover crop termination method on weed biomass (at crop flowering) and crop grain yields (at maturity) in a) spring barley and b) winter linseed, for both experiments 1) in 2016-2018 and 2) in 2017-2019.

bare: bare soil; 2leg-: 2 CC species without legumes; 8leg-: 8 CC species without legumes; 2leg+: 2 CC species including a legume; 8leg+: 8 CC species including legumes; N-: no nitrogen fertilisation; N+: 30 kg N ha⁻¹ at cover crop sowing; W-: no irrigation; W+: 40 mm at cover crop sowing; Wint.: winter-kill; Roll.: rolling; Herbi.: herbicide-use.

Alternative treatments (N=59) were compared to the reference (*i.e.* bare soil, N-:W-, winter-kill). **Green cells** highlight beneficial carry-over effect of cover crops, *i.e.* higher (+) crop grain yields and lower (-) weed biomass in crops compared to the reference; **yellow cells** correspond to no cover crop carry-over effects, *i.e.* similar (=) crop grain yields and similar weed biomass; **red cells** correspond to detrimental cover crop carry-over effects, *i.e.* lower crop grain yields and higher weed biomass. Figures in cells are the number of treatments out of 59. The cover crop management treatment written in green (2a and 2b) is the only one which provided beneficial cover crop carry-over effect in the two subsequent crops.

4 DISCUSSION

Overall, even though the experiment was set-up in absence of tillage, in-crop chemical weeding and fertilisers, *i.e.* factors known to override the carry-over effect of cover crops (Adeux et al., 2021), our study showed that sowing cover crops (in comparison to bare soil) even with optimised management (irrigation, fertilisation and termination tool) had a weak effect on weeds and crop productivity through mulch and nitrogen supply effects. Secondly, our results showed that spring and winter crop yields generally decreased with increased weed biomass in crops, a well-known relationship (Oerke, 2006). Finally, the carry-over effects of cover crop management on weeds and crop productivity decreased over the crop succession, with winter linseed grain yield being improved through both a lower weed biomass and cover crop nitrogen supply effects only when cover crops were terminated with herbicide-use and only in experiment 2. These observations validate our hypothesis that cover crops could affect the productivity of both subsequent spring and winter crops through their ability to suppress weeds and supply nitrogen. However, these effects were weak and variable (*i.e.* positive or negative). Thus, we discuss the importance of cover crop management for weed suppression in the subsequent crops and its impact on crop productivity, and provide insights for cover crop-based weed management and crop productivity in no-till systems.

4.1 Are cover crops a suitable tool to suppress weeds in subsequent crops in no-till systems?

Weed biomass in the subsequent crops was mainly driven by cover crop termination method, with herbicide-use being generally the only way to reduce in-crop weed biomass compared to the reference. In spring barley (*i.e.* the first subsequent crop), cover crop termination with herbicide-use reduced weed biomass in all combinations of cover crop mixture and soil resource availability in experiment 1, but not in experiment 2. In experiment 2, cover crop termination with herbicide-use reduced weed biomass in spring barley in only half of the alternative combinations. Differences in herbicide efficacy to terminate weeds between experiments could be related to contrasted weed development stages at cover crop termination (Janska et al., 2010). We argue that the development stage of the dominant weed species *Geranium dissectum* at cover crop termination was more advanced in experiment 2 than in experiment 1 (the biomass of *Geranium dissectum* being higher in experiment 2 than experiment 1, Fig. 2.3). The advanced phenological stage of *Geranium dissectum* in experiment 2 could have favoured its susceptibility to frost and reduced its biomass in the subsequent spring barley, whereas in experiment 1, *Geranium dissectum* was not winter-killed and continued its growth in the subsequent spring crop. In winter linseed (*i.e.* the second subsequent crop), cover crop termination with herbicide-use was the only method that reduced weed biomass compared to the reference for almost all cover crop mixtures and soil resource availability combinations, but only in experiment 2.

In experiment 1, the application of herbicides between spring barley and winter linseed probably overrode the potential cover crop carry-over effects on weeds, whereas in experiment 2, the waterproof silage tarp did not seem to alter cover crop carry-over effects. We argue that the dominant weed species in winter linseed *Geranium dissectum* was less abundant in herbicide-terminated plots in experiment 2 because it shed less seeds at spring barley harvest (*Geranium dissectum* biomass being lower in spring barley after herbicide-terminated plots than winter-killed or rolled plots, Fig. 2.3). Moreover, the biomass of spring barley volunteers (*i.e.* the second dominant weed species in winter linseed) was also lower in herbicide-terminated plots than in winter-killed or rolled plots (Fig. 2.3), suggesting that the combine harvest machine was more efficient in harvesting more grains in herbicide-terminated plots as weeds are known to increase harvest difficulties and seed losses (Burnside et al., 1969; Yvoz et al., 2021). Unfortunately, no phenological weed survey was done in this study to confirm our hypotheses and studies focusing on cover crop termination efficacy at different development stages of weeds remain absent from the literature.

In both subsequent crops and experiments, rolling did not improve weed management compared to the winter-kill reference. Autumn-emerging grasses, either weeds or crop volunteers such as wheat in our experiment, are known to be less sensitive to rolling at early stages (probably tillering in our experiment) than at flowering (Mirsky et al., 2009). These non-terminated weeds continued their growth in the subsequent spring barley in plots where cover crops were not terminated with herbicide-use (Fig. 2.3). In the actual context of potential glyphosate ban in Europe, it is important to note that, even if cover crop mixture can be designed to improve weed suppression (Bybee-Finley et al., 2022) and be frost-terminated with or without being rolled, these methods do not terminate most weed species emerging in cover crops and especially not the most troublesome grasses.

Implementing cover crops and managing soil resource availability was generally of little use for improving weed suppression in the subsequent crops. The weed suppressive effect of cover crops highlighted by Rouge et al. (2022) during the cover crop period did not effectively carry-over to the subsequent crops. In spring barley, most of the combinations of cover crop mixture and soil resource availability had no effect on weed biomass when terminated with winter-kill or rolling in experiment 1 and half of these combinations showed higher weed biomass in experiment 2. Thus, instead of showing a weed suppressive effect in the subsequent spring crop through mulching, we hypothesise that cover crops may have favoured weeds in the subsequent spring barley in experiment 2 by protecting them from frost or promoting new germinations, as soil temperature under the cover crops is usually higher than in bare soils during the winter (Blanco-Canqui et al., 2015). The dominant weed species (*i.e.* *Geranium dissectum* and winter wheat volunteers), which showed lower levels of biomass in cover crop mixtures than in bare soil during the cover crop period (Rouge et al., 2022), were probably at earlier development stages under cover crop mixtures than they were in the bare soil reference and thus less sensitive to winter-kill (Janska et al., 2010) or rolling (Mirsky et al., 2009).

Irrigation and nitrogen fertilisation did not significantly enhance the weed suppressive effect of cover crops during the autumn-winter cover cropping period (Rouge et al., 2022) or during the subsequent two-year crop sequence, at least from a biological standpoint. However, fertilised cover crop mixtures appeared to limit weed pressure in the subsequent spring barley of experiment 2. Fertilisation enhanced cover crop biomass productivity during the autumn-winter cover cropping period (Rouge et al., 2022), and higher mulch quantity, thickness and cover possibly enhanced weed suppression in the subsequent spring barley crop. However, this effect was weak compared to the effect of cover crop termination method. Therefore, this study highlights that cover crops may not play an essential role for weed suppression in the subsequent crop, unlike suggested by many studies (Almoussawi et al., 2020; Osipitan et al., 2018; Pinto et al., 2021; Pittman et al., 2020; Tadiello et al., 2022), probably due to the moderate level of cover crop productivity achieved in this study (*i.e.* mostly under 4 t ha⁻¹, Supp. Fig. 2.6). A further increase of cover crop nitrogen fertilisation (30 kg N ha⁻¹ in our study) may have increased cover crop biomass and weed suppression in the subsequent crop through and increased mulch thickness and persistence effect as high soil nitrogen availability favours non-legume species in a cover crop mixture (Baraibar et al., 2020; Rouge et al., 2022). See section 4.3 for further discussion on the role of cover crops for weed management in no-till systems.

4.2 Did cover crops improve subsequent crop productivity? How so?

Crop productivity was largely driven by weed biomass in both subsequent crops, with crop productivity being higher and weed biomass being lower than the reference mostly when cover crops were terminated with herbicide-use. However, cover crops also affected subsequent crop productivity after statistically removing the effect of weed biomass (*i.e.* crop grain yield residuals), potentially revealing a soil-mediated cover crop carry-over effect. Spring barley productivity (*i.e.* the first subsequent crop) was improved in experiment 1 after almost all the combinations of cover crop management alternative to the reference whereas only 7 combinations, all terminated with herbicide-use, improved spring barley productivity in experiment 2. In both experiments, cover crop mixtures showing the highest nitrogen content during the autumn period (Rouge et al., 2022) generally resulted in higher spring barley productivity in absence of weeds (*i.e.* after removal of weed biomass effects). Thus, we argue that cover crops supplied nitrogen to the subsequent spring barley, as shown in previous studies (Adeux et al., 2021; Hunter et al., 2019; Marcillo and Miguez, 2017; Snapp et al., 2005). The effect of cover crop nitrogen supply was even more visible when cover crops were terminated with herbicides, which are known to enhance nitrogen mineralisation (Gaupp-Berghausen et al., 2015; Snapp and Borden, 2005). Nevertheless, spring barley productivity was affected differently by the combinations of cover crop mixtures, soil resource availability and cover crop termination methods when considering or not the effect of weeds. Thus, weeds may have competed with the crop for resources (*e.g.* the nitrogen released by cover crops) or cover crops may have favoured nitrogen immobilisation in some combinations as microbial communities enrolled in nitrogen cycling can be affected by cover crop mixtures (Romdhane

et al., 2019). Moreover, cover crop nitrogen release generally did not enhance spring barley productivity when cover crops were winter-killed, even though winter-kill has been shown to result in net nitrogen mineralisation (White et al., 2016), increasing nitrogen quantity in the soil (Romdhane et al., 2019). This observation suggests a mismatch between cover crop nitrogen release and spring barley nitrogen uptake in time. Finally, no notable beneficial soil-mediated effect was observed on spring barley productivity when cover crops were terminated with rolling, either because rolling favoured nitrogen immobilisation, as previously shown by Wells et al. (2013) and Clark et al. (2017), or because rolling favoured microbial denitrifiers responsible for nitrogen losses to the atmosphere, as shown by Romdhane et al. (2019) in our experiment 1. Hence, we conclude that optimising cover crop management to optimise cover crop nitrogen release in the subsequent crops is of little use, especially when weeds are not well managed at cover crop termination.

Finally, while most of the studies focused on one subsequent spring crop only, our study revealed that cover crop management can have an effect in the longer-term. However, this longer-term effect (*i.e.* higher subsequent winter linseed grain yield) was observed only in experiment 2 when fertilised and irrigated cover crop mixtures terminated with herbicide-use were implemented. Again, weeds may have blurred the relationship between cover crop nitrogen supply and crop productivity. As previously mentioned, weeds generated harvesting difficulties during harvest of spring barley in experiment 2, resulting in more abundant spring barley volunteers in the winter linseed crop in non-herbicide-terminated combinations, which reduced linseed productivity (Marshall et al., 1995). Considering the cost of sowing cover crop mixtures at high seeding rates, applying 30 kg of nitrogen ha⁻¹, irrigating with 40 mm of water, and spraying herbicides, in comparison to the reference (*i.e.* bare soil, without fertilisation and irrigation, winter-killed), we advocate that return on investment is low and carry-over effects of cover crops are not economically affordable (Bergtold et al., 2019). We discuss this issue in the next section.

4.3 Insights for cover crop-based weed management and crop productivity in no-till systems

First of all, our study showed that herbicide use generally remained the best cover crop termination method to maximise the beneficial carry-over effect of cover crops in the subsequent crops, albeit weak and variable. Herbicide-use remains the most common method to terminate cover crops in no-till systems, partly because cover crop mixtures are usually not designed to be terminated by other methods such as rolling. However, even when cover crop mixtures are composed of cover crop species that are easily terminated at flowering (*e.g.* niger, phacelia, faba bean), herbicides are still applied to terminate the weeds growing below the cover crop canopy. Indeed, our results confirmed that rolling is not a weeding technique susceptible of substituting herbicide application, since most weeds at their early stage of development are not sensible to rolling. However, the number of active herbicide substances is decreasing on the

market and the European Union is discussing the ban of glyphosate (Antier et al., 2020b). Therefore, if glyphosate is banned, no other herbicide-based options will be available on the market in France to effectively terminate weeds and cover crops.

Cover crop termination relying on non-chemical methods question the role of cover crops in no-till systems to suppress weeds. Indeed, our experiments showed that only 4 combinations of cover crop mixture and soil resource availability terminated with winter-kill or rolling provided beneficial effects, and these effects were observed in only spring barley of experiment 1. Among these 4 combinations, 3 corresponded to 8-species non-legume-based cover crop mixtures, *i.e.* the most weed suppressive cover crop mixtures observed by Rouge et al. (2022) during the fallow period. Considering climate change will most likely decrease the amount and/or evenness of precipitation during the summer period, decrease the number of frost days and their intensity during the winter, and increase uncertainties in weather forecasting, we argue that weed management in glyphosate-free no-till systems cannot only rely on cover crops as concluded by other authors (Dorn et al., 2013; Grint et al., 2022a; Mischler et al., 2010), even when cover crop management (cover crop composition, fertilisation, irrigation) aims to optimise cover crop development. As a matter of fact, over the two experiments, we observed only one combination of cover crop management providing a beneficial carry-over effect in both subsequent spring and winter crops, and this combination was terminated with herbicide-use. Besides, this combination was neither the most weed suppressive nor the most productive cover crop mixture in terms of cover crop biomass during the fallow period (Rouge et al., 2022).

Our results also question the importance of cover crops for weed management in the subsequent crops. According to some studies, cover crops have to reach at least 8 t ha⁻¹ (Ashford and Reeves, 2003; Mirsky et al., 2013; Wallace et al., 2017) to 10 t ha⁻¹ (Ranaivoson et al., 2018) of dry matter to provide a significant weed suppressive mulch effect. In most pedoclimatic conditions, such levels of cover crop biomass can only be reached by highly competitive and tall cover crop species which over-winter and continue their growth in early spring (Baraibar et al., 2018a). Reaching such a high level of cover crop biomass is nearly impossible with existing species and cultivars, particularly considering the short time frame available for cover crop growth during the autumn period, as it was the case in our study. To enlarge the cover crop growing time period, enhance cover crop biomass and limit nitrate leaching (Thomsen and Hansen, 2014), farmers could consider relay cropping by broadcasting cover crop seeds before harvest of the preceding crops (St Aime et al., 2021). However, attention should be paid to cover crop species to avoid cover crop-crop competition (Evans et al., 2016).

As previously mentioned, weed management in no-till systems cannot only rely on the weed suppressive effect of cover crops observed during the autumn period, and we argue that the return on investment of implementing cover crop and enhancing its growth with optimised management could be low in no-till and herbicide-free systems. Cover crops have to be combined with other weeding strategies to effectively reduce in-crop weed pressure in no-till and herbicide-free systems (Colbach and Cordeau, 2022; Fogliatto et al., 2020).

Using waterproof silage tarp in experiment 2 between the subsequent spring and winter crops was not a suitable weeding strategy, contrary to the conclusions drawn by Lounsbury et al. (2022), since weed biomass in linseed significantly increased compared to weed biomass in the previous spring barley. In addition, this tool is restricted to small plots and high value cash crops, such as vegetables. Further studies on different crops, pedoclimates, and rotations are required to confirm the generalisability of our conclusions. For instance, the weed suppressive effect of cover crops could be more important in diversified crop rotations, showing effects on both spring and winter crops, and with long fallow periods which favour the ability of cover crops to produce large amounts of biomass (Anderson, 2015). In addition to field experiments, simulations with mechanistic models (Colbach et al., 2021) of various crop successions integrating or not cover crops over many years and across diverse environmental conditions (*e.g.* soil, climate, weed flora) could be explored. These simulations could provide additional clues on the relative importance of cover crops for weed management and their impacts on crop productivity, particularly in no-till and herbicide-free cropping systems (Colbach and Cordeau, 2022).

5 CONCLUSION

The carry-over effects of cover crop management were investigated on two different fields in two different years by manipulating cover crop mixtures, soil resource availability at cover crop sowing (irrigation and nitrogen fertilisation) and cover crop termination methods. Our study showed that weeds in the subsequent crops and crop productivity were affected by multiple interactions between cover crop mixture, soil resource availability, cover crop termination method and experiment. The weed suppressive effect of cover crops observed during the cover crop period did not effectively carry-over to the subsequent crops, or was weak and unstable across crop succession. Cover crop termination method was the main driver of weed biomass in the subsequent crops, and weed biomass the main driver of reduced crop productivity. Herbicide-terminated cover crops generally achieved lower weed biomass in crops and higher crop productivity. Nevertheless, implementing cover crop and enhancing its growth with nitrogen fertilisation at cover crop sowing did not generally decrease weed biomass and increase crop productivity to a greater extent than leaving an unfertilised, non-irrigated bare soil terminated with winter-kill. This study highlights that cover crops may not play an essential role for weed management in no-till and herbicide-free systems, particularly at low levels of cover crop biomass production. Further replications over a broader range of pedoclimatic conditions should allow us to confirm this conclusion. Finally, while some cover crop mixtures could supply nitrogen to the subsequent crops, inefficient termination of weeds at cover crop termination allowed them to compete with the crop for this resource, and potentially mitigate the positive effect of cover crops. For this reason, studies focusing on cover crop carry-over effects on the subsequent crop should focus on disentangling the mechanisms responsible for beneficial and/or detrimental cover crop carry-over effects, such as weed suppression, nitrogen supply or nitrogen immobilisation.

Acknowledgements

Acknowledgments are expressed to the French Ministry of Agriculture which funded the PhD thesis of Alicia Rouge.

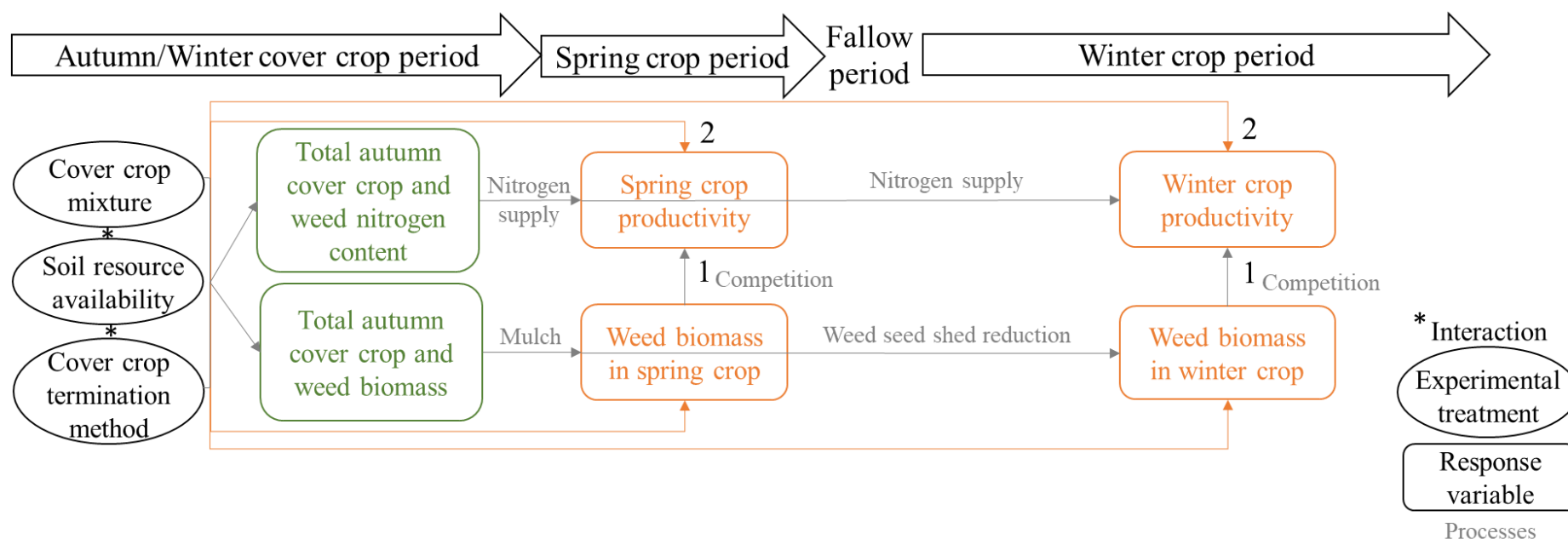
We thank Léa Grall, Alexandre Lachmann, Florence Strbik, Eric Vieren, Emeline Felten, Claude Sarrasin, Séverin Yvoz, Marion Schwartz, Auxence Baudron (UMR Agroécologie – INRAE Dijon) and Benjamin Pouilly, Pascal Farcy, Jeremy Gervais, Philippe Chamoy, Loïc Dumont, Valérie Dufayet, Laurent Falchetto (U2E Domaine d’Epoisses – INRAE Bretenière) for their assistance in the field.

The project was funded by INRAE, the French Burgundy region (FABER Couv’Herbi project), the Casdar VANCOUVER, RAID and ENGAGED projects funded by the French Ministry in charge of Agriculture and Food (Ministère de l’Agriculture et de l’Alimentation, avec la contribution financière du compte d’affectation spéciale ‘Développement agricole et rural’), ANR COSAC project (ANR-14-CE18-0007) and ANR PPR SPECIFICS project (ANR-20-PCPA-0008), and the European Union’s Horizon 2020 research and innovation program under grant agreement (no. 727321- IWM PRAISE).

Supplementary materials

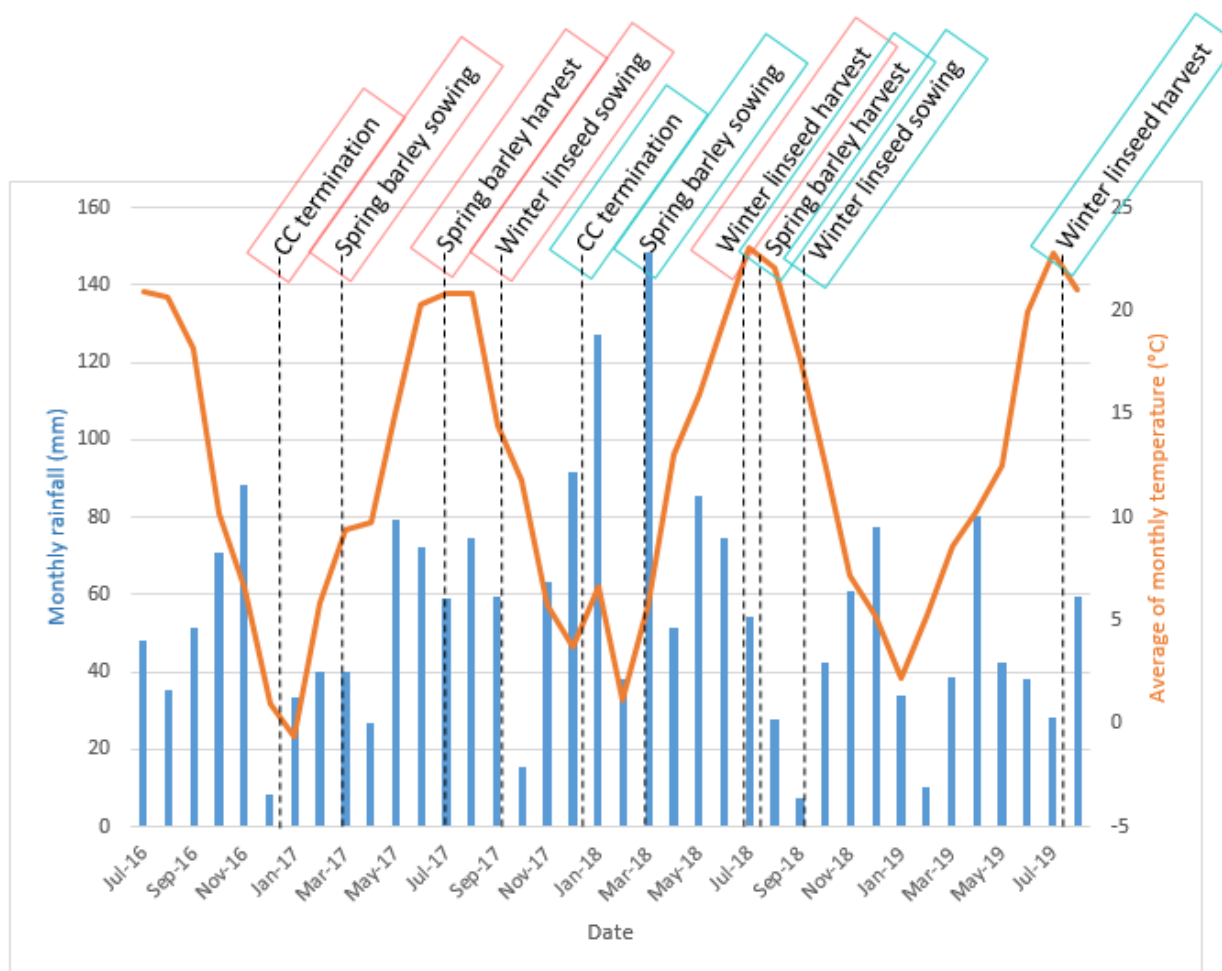
Supp. Fig. 2.1. Cover crop mixture, soil resource availability, cover crop termination method and their interactive effects on crop productivity and weed biomass in a subsequent two-year crop sequence (in orange).

Cover crops were followed by spring and winter crops conducted without fertilisation nor weeding in no-till. We hypothesised that cover crop management could affect the productivity of the subsequent crops through both weed suppression (*i.e.* which affects weed-crop competition (1)) and cover crop nitrogen supply (2). Cover crop management effects on crop productivity and weeds in the subsequent crops were related to cover crop and weed biomass and nitrogen content measured in autumn (in green).



Supp. Fig. 2.2. Distribution of monthly rainfall (mm, blue) and average monthly temperatures (°C, orange) over both experiment 1 (2016-2018) and 2 (2017-2019) time periods.

Timing of cover crop termination, crop sowing and crop harvest are indicated with dashed arrows for experiment 1 (framed in red) and 2 (framed in turquoise). Experiment 1 and 2 were conducted in different fields of the same experimental station equipped by a unique weather station.



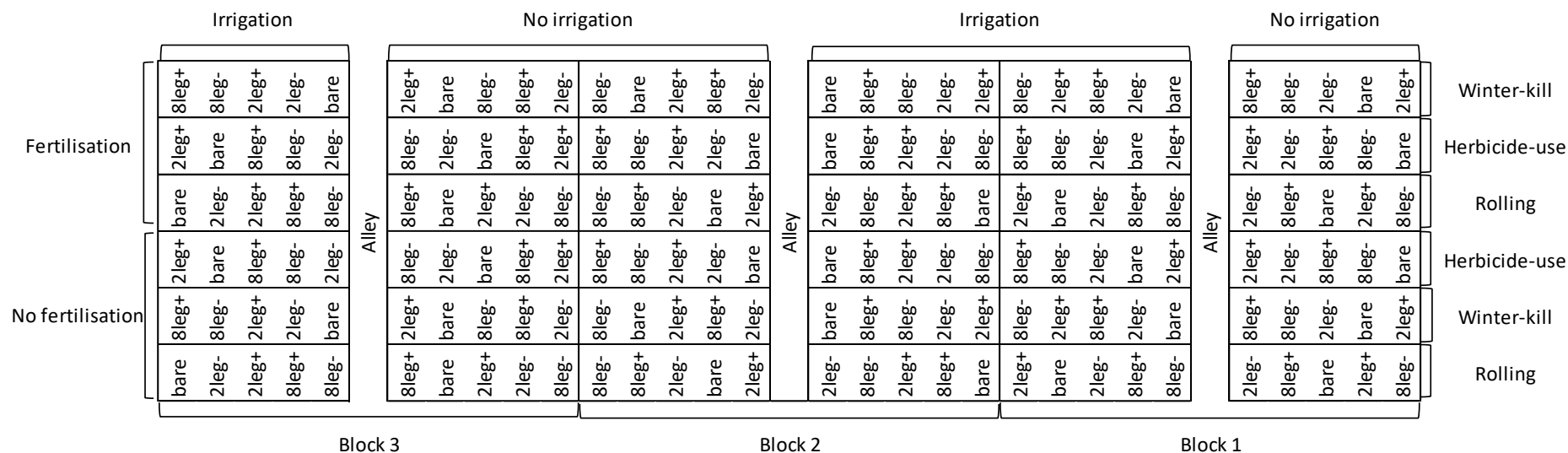
Supp. Table 2.1. Cover crop species and seeding rates, used in 2 or 8 cover crop species mixtures including (leg+) or not (leg-) legumes in experiment 1 (2016-2018) and 2 (2017-2019). Seeding rates were computed as number of seeds m^{-2} = [seeding rate in pure stand / number of species in the mixture * (1000/Thousand-seed weight)] majored by 15%. Winter grasses in experiment 1 were replaced by summer grasses in experiment 2 to avoid grass volunteers in the subsequent crop.

Botanical family	Cover crop species (latin name)	Seeding rate (number of seeds m^{-2})								Recommended seeding rate in pure stand (g m^{-2}) [‡]	Thousand-seed weight (g 1000 seeds ⁻¹)
		Experiment 1				Experiment 2					
		2leg-	2leg+	8leg-	8leg+	2leg-	2leg+	8leg-	8leg+		
<i>Poaceae</i>	Black oat (<i>Avena strigosa</i>)		68	17						2	16.9
	Winter rye cv. Multicaule (<i>Secale cereale</i>)	286		71	71					8	16.1
	Sorghum (<i>Sorghum bicolor</i>)					33		8		1.5	26.3
	Foxtail millet cv. Early bird (<i>Setaria italica</i>)						351	88	88	2.5	4.1
<i>Fabaceae</i>	Common vetch cv. Nacre (<i>Vicia sativa</i>)		43		11		43		11	4	54
	Berseem clover cv. Tabor (<i>Trifolium alexandrinum</i>)				90				90	2.5	4
	Faba bean cv. Irena (<i>Vicia faba</i>)				3				3	10	490
	Brown hemp (<i>Crotalaria juncea</i>)				14				14	3.5	36.8
<i>Brassicaceae</i>	Brown mustard cv. Vitamine (<i>Brassica juncea</i>)			25	25			25	25	0.5	2.9
	Field mustard cv. Chicon (<i>Brassica rapa</i>)			45	45			45	45	1	3.2
Others	Lacy phacelia (<i>Phacelia tanacetifolia</i>)	288		72		288		72		1	2
	Niger seed cv. Regyne (<i>Guizotia abyssinica</i>)			42	42			42	42	1	3.4
	Buckwheat cv. Harpe (<i>Fagopyrum esculentum</i>)			22				22		3	20
	Linseed cv. Omegalin (<i>Linum usitatissimum</i>)			38				38		2	7.5

[‡] (Thomas and Archambeaud, 2016)

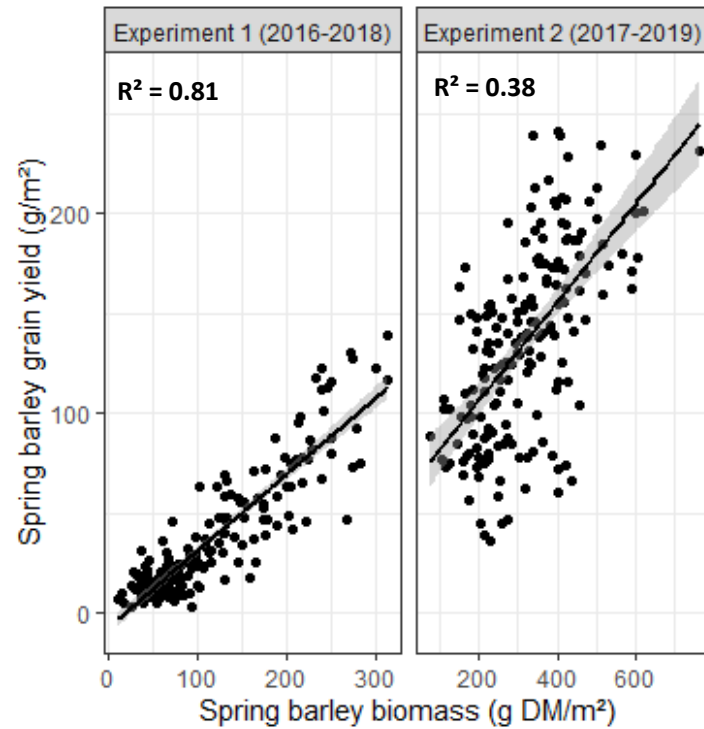
Supp. Fig. 2.3. Experimental design replicated in experiment 1 and 2 in two different fields.

The experiments were set-up following a split-split-split plot design with cover crop mixtures as the only randomised factor (bare: bare soil; 2leg- : 2 cover crop species without legumes; 8leg-: 8 cover crop species without legumes; 2leg+: 2 cover crop species including a legume; 8leg+: 8 cover crop species including legumes). All three blocks were first divided in half with the upper part being fertilised (Fertilisation = 30 kg N ha⁻¹) and the lower part being unfertilised (No fertilisation = 0 kg N ha⁻¹) at cover crop sowing. Blocks were then divided perpendicularly to introduce the irrigation factor (Irrigation = 40 mm at cover crop sowing and No irrigation = 0 mm). The irrigation ramp covered the width of a whole block so was positioned in between two blocks, resulting in an alternating irrigation pattern across the experiments. The two nitrogen strips spanning the whole experiment were divided into three, one for each cover crop termination method (winter-kill control, rolling and herbicide-use). Finally, the four cover crop mixtures and bare soils were randomly allocated to five 10 m² plots within each combination of block, fertilisation, irrigation and cover crop termination method, resulting in 60 combinations repeated 3 times across a total of 180 plots.

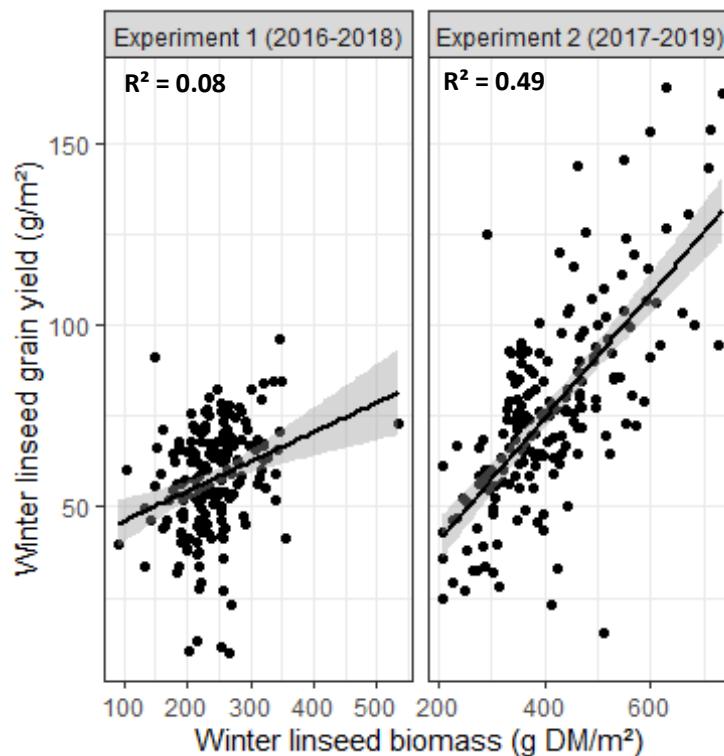


Supp. Fig. 2.4. Relationship between crop grain yield at maturity and crop biomass at flowering in a) spring barley and b) winter linseed for both experiment 1 (2016-2018) and 2 (2017-2019). Regression lines were obtained with the linear model method of the function `geom_smooth` available in the R 'ggplot2' package (Wickham et al., 2023). R-squared (R^2) calculated with the function `stat_poly_eq` of the R 'ggplot2' package are indicated in bold.

a)



b)



Supp. Table 2.2. Identification of the most parsimonious random effect structure for the analysis of weed biomass in crops, crop grain yields, and crop grain yield residuals regressed against cover crop mixture, fertilisation, irrigation, cover crop termination method, experiment and all the interactions between the five latter.

For each response variable, five plausible random effect structures (described from #1 to #5) were compared based on the Akaike's Information Criterion (AIC) and the model with the lowest AIC (in bold) was retained for analysis.

Random structures	Spring barley			Winter linseed		
	Weed biomass	Crop grain yield	Crop grain yield residuals	Weed biomass	Crop grain yield	Crop grain yield residuals
#1	3589	3007	3356	3803	3115	3115
#2	3592	3003	3357	3804	3121	3121
#3	3593	3000	3356	3803	3119	3119
#4	3585	3006	3350	3799	3101	3101
#5	3588	2982	3306	3801	3099	3099

random structure #1. split-split-plot model with main factor = irrigation, subplot factor = fertilisation, subplot factor = termination and cover crop completely randomised with block:irrigation:fertilisation:termination: (1|year:block)+(1|year:block:irrigation)+(1|year:block:irrigation:fertilisation) +(1|year:block:irrigation:fertilisation:termination).

random structure #2. split-split-plot model with main factor = fertilisation, subplot factor = irrigation subplot factor = termination and cover crop completely randomised with block:irrigation:fertilisation:termination: (1|year:block)+(1|year:block:fertilisation)+(1|year:block:fertilisation:irrigation) +(1|year:block:fertilisation:irrigation:termination).

random structure #3. triple entry split-plot model with all fertilisation, irrigation and termination strips specified, and cover crop completely randomised with block:irrigation:fertilisation:termination: (1|year:block)+(1|year:block:irrigation)+(1|year:block:fertilisation)+(1|year:block:irrigation:fertilisation)+(1|year:block:fertilisation:termination)+(1|year:block:irrigation:fertilisation:termination).

random structure #4. spatial exponential autocorrelation structure for each experiment: exp(pos+0|year).

random structure #5. spatial exponential autocorrelation structure for each block of each experiment: exp(pos+0|year:block)+(1|year:block).

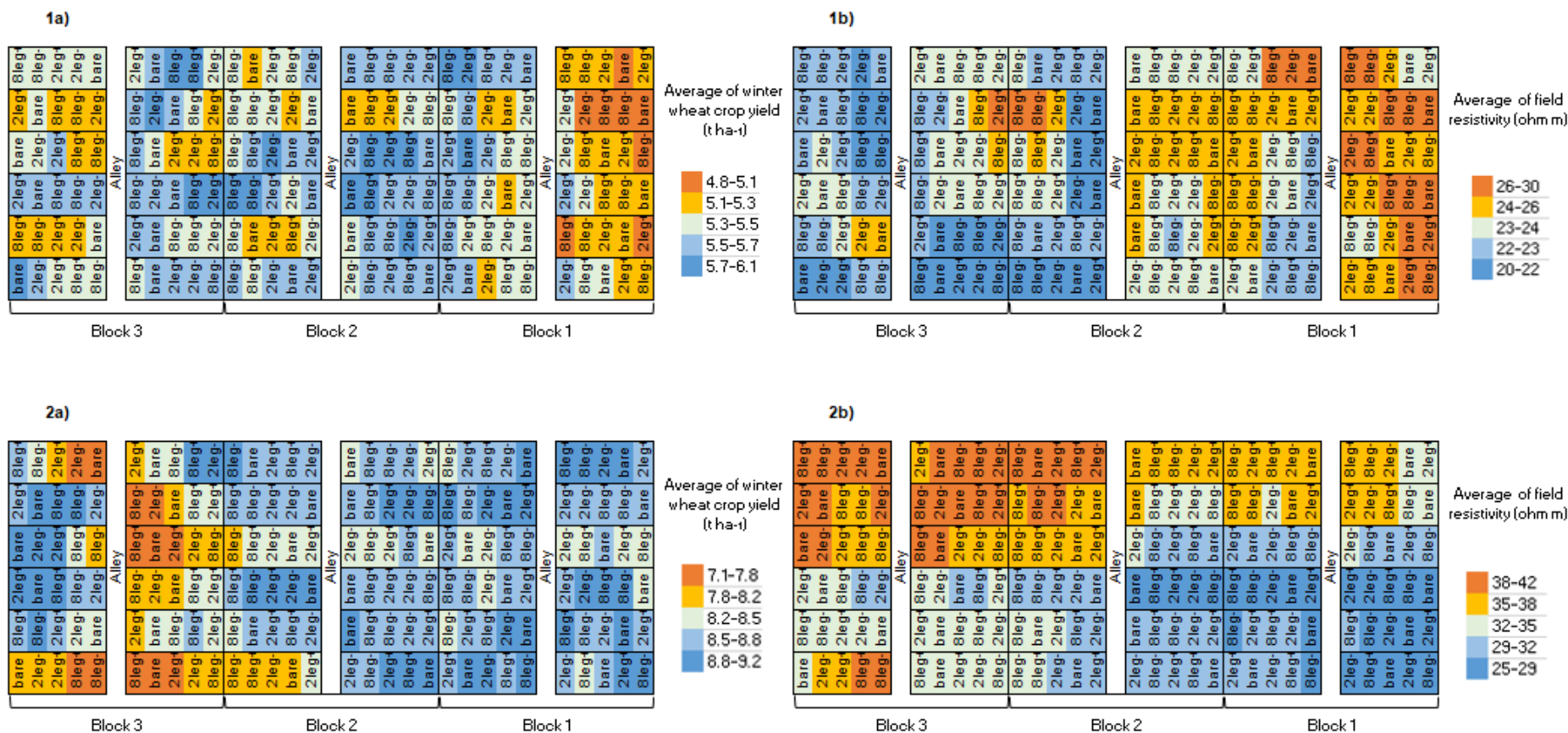
Supp. Table 2.3. Identification of the most parsimonious random effect structure for the analysis of weed biomass regressed against total autumn cover crop and weed biomass, cover crop termination method, experiment and all the interaction between the three latter, and crop grain yields regressed against total autumn cover crop and weed nitrogen content, cover crop termination method, experiment and all the interactions between the three latter.

For each response variable, five plausible random effect structures (described from #1 to #5, see Supp. Table 2) were compared based on the Akaike's Information Criterion (AIC) and the model with the lowest AIC (in bold) was retained for analysis.

	Spring barley		Winter linseed	
	Weed biomass	Crop grain yield	Weed biomass	Crop grain yield
#1	3564	3181	3743	3034
#2	NA	3183	3742	3035
#3	3567	3179	3744	3038
#4	3557	3184	3737	3002
#5	3562	3184	3741	3008

Supp. Fig. 2.5. Variations of a) yield of the preceding winter wheat and b) soil resistivity of the top 50 cm soil layer in 1) experiment 1 and 2) experiment 2.

The map covers the 180 experimented plots. The electrical resistivity measurements were made with an ARP (Automatic Resistivity Profiler, ©Geocarta).



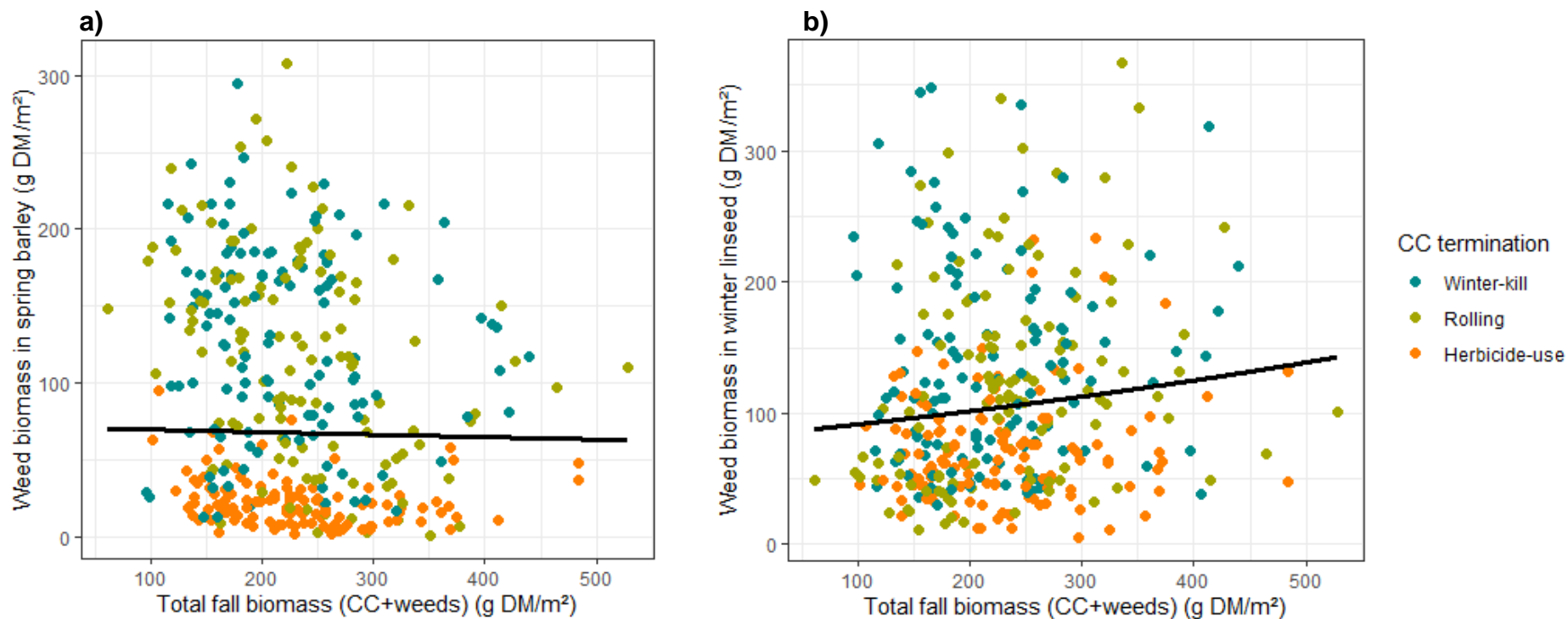
Supp. Table 2.4. ANOVA table (type III Wald Chi-Square tests) highlighting the effect of experiment (exp, as factor), cover crop termination method (term), total autumn cover crop and weed biomass (total bio) and all possible interactions between these three factors on weed biomass in crops.

Results were obtained with generalised linear mixed effect models. Significant p-values at $p < 0.05$ are highlighted in bold.

Factors	Spring barley			Winter linseed		
	Weed biomass			Weed biomass		
	X ²	Df	p-value	X ²	Df	p-value
exp	20.5	1	<0.0001	76.2	1	<0.0001
term	528	2	<0.0001	64.0	2	<0.0001
total_bio	6.08	1	0.01	4.06	1	0.04
exp:term	2.62	2	0.27	13.7	2	0.001
exp:total_bio	1e-04	1	0.99	0.30	1	0.59
term:total_bio	3.35	2	0.19	0.06	2	0.97
exp:term:total_bio	2.87	2	0.24	3.22	2	0.20

Supp. Fig. 2.6. Relationships between total autumn cover crop and weed biomass measured at cover crop sampling (Total fall biomass (CC+weeds)) and a) weed biomass in spring barley (g of dry matter (DM)/m²) and b) weed biomass in winter linseed (g DM/m²).

The effect of the cover crop (CC) termination method was simply distinguished graphically. Predictions were based on the regression of in-crop weed biomass against total autumn cover crop and weed biomass with generalised linear mixed effect models with tweedie families and log links. The regression lines show an average value (*i.e.* population level slope).



Supp. Table 2.5. ANOVA table (type III Wald Chi-Square tests) highlighting the effect of experiment (exp, as factor), cover crop termination method (term), total autumn cover crop and weed nitrogen content (total N) and all possible interactions between these three factors on crop grain yields.

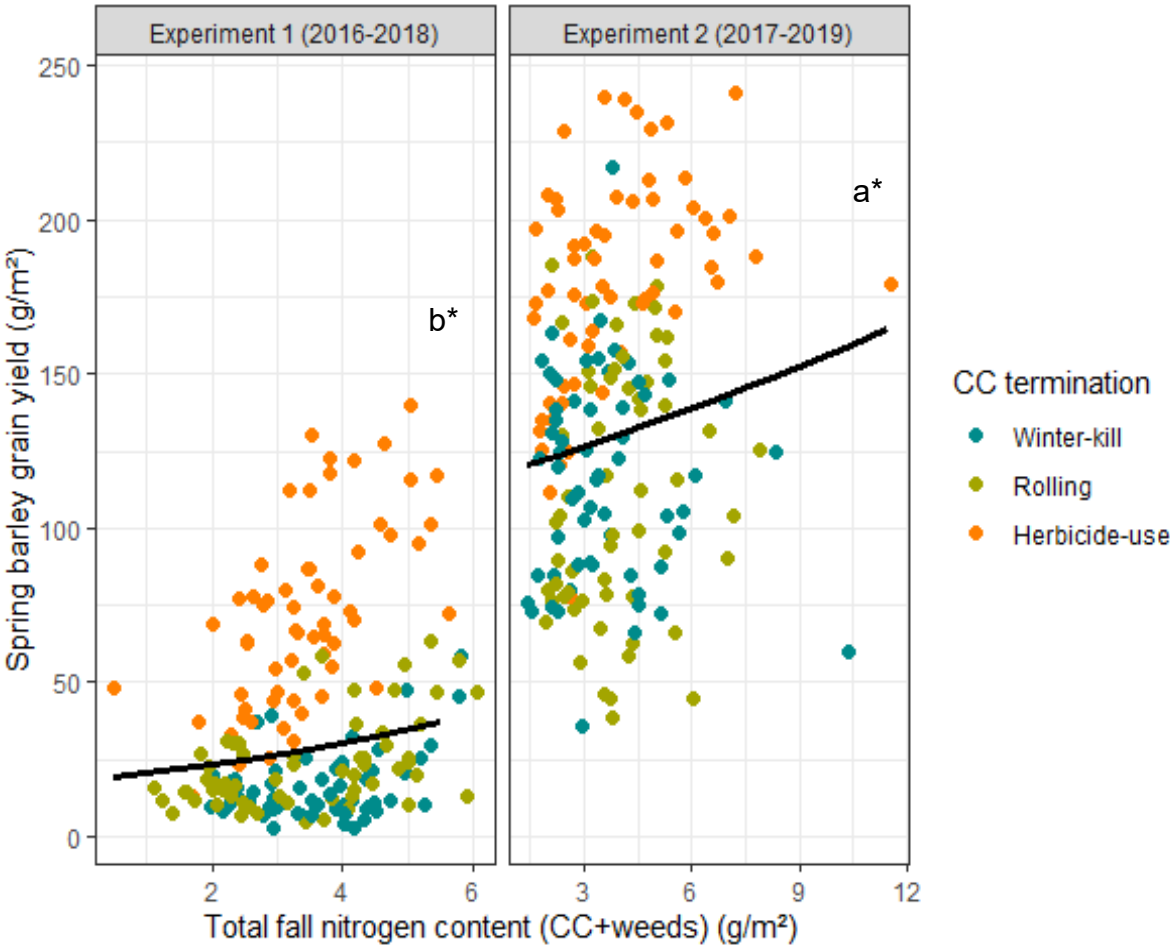
Results were obtained with generalised linear mixed effect models.

Significant p-values at $p < 0.05$ are highlighted in bold.

Factors	Spring barley			Winter linseed		
	Crop grain yield			Crop grain yield		
	X ²	Df	p-value	X ²	Df	p-value
exp	106	1	<0.0001	5.23	1	0.02
term	367	2	<0.0001	40.2	2	<0.0001
total_N	23.9	1	<0.0001	0.10	1	0.75
exp:term	89.7	2	<0.0001	23.5	2	<0.0001
exp:total_N	12.5	1	0.0004	1.71	1	0.19
term:total_N	0.77	2	0.68	5.97	2	0.05
exp:term:total_N	3.69	2	0.16	2.47	2	0.29

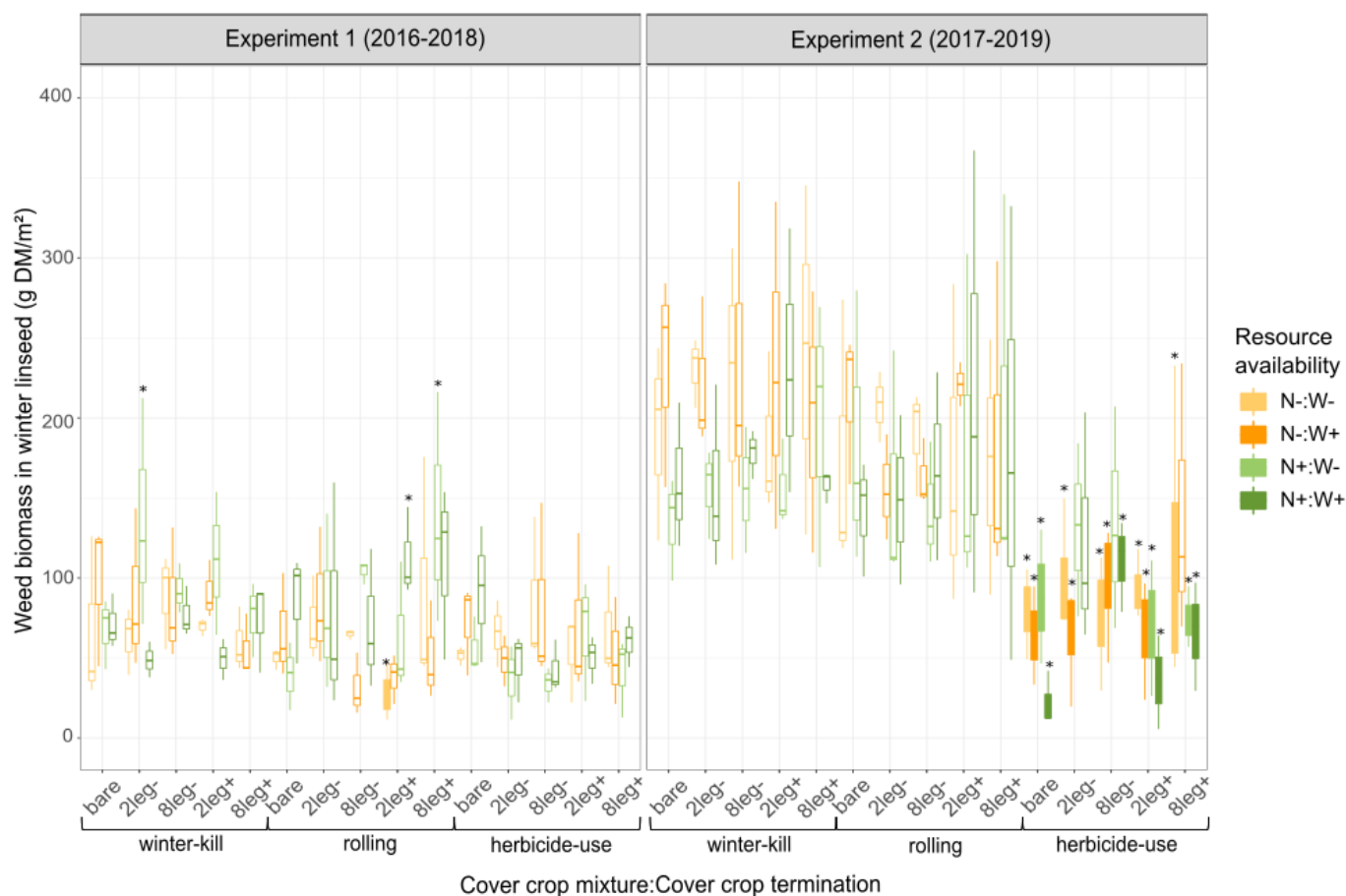
Supp. Fig. 2.7. Relationships between total autumn cover crop and weed nitrogen content measured at cover crop sampling and spring barley grain yield (g/m², at 0% grain moisture) in experiment 1 and 2.

The effect of the cover crop (CC) termination method was simply distinguished graphically. Predictions were based on the regression of spring barley grain yield against total autumn cover crop and weed nitrogen content (Total fall nitrogen content (CC+weeds)), experiment and the interaction between the two latter with a generalised linear mixed effect model with a tweedie family and a log link. The regression lines show an average value (*i.e.* population level slope). Slopes sharing the same letter are not significantly different at $p < 0.05$. Slopes significantly different from zero are indicated with an asterisk.



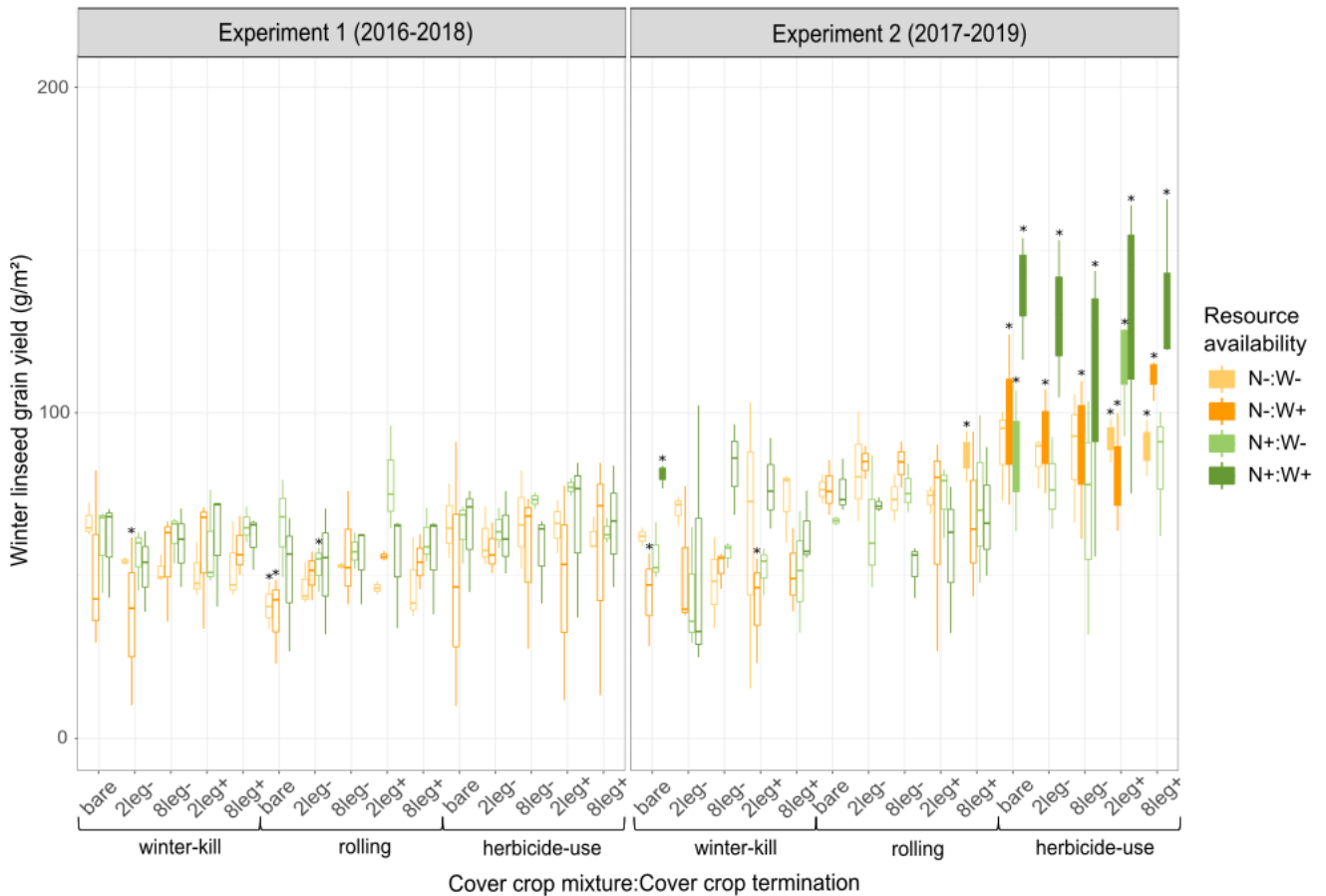
Supp. Fig. 2.8. Effect of cover crop mixtures, nitrogen and water resources at cover crop sowing and cover crop termination methods on weed biomass in winter linseed (g of dry matter (DM) m⁻²).

N-: no nitrogen fertilisation, N+: 30 kg N ha⁻¹ at cover crop sowing; W-: no irrigation, W+: 40 mm at cover crop sowing; bare: bare soil; 2leg-: 2 cover crop species without legumes; 8leg-: 8 cover crop species without legumes; 2leg+: 2 cover crop species including a legume; 8leg+: 8 cover crop species including legumes. Each combination of cover crop mixture, nitrogen, water and cover crop termination method was statistically compared to the reference (*i.e.* bare soil, N-:W-, winter-kill). Boxplots highlighted with an asterisk differed from the reference (p-value < 0.05). Filled boxplots highlight lower values than the reference.



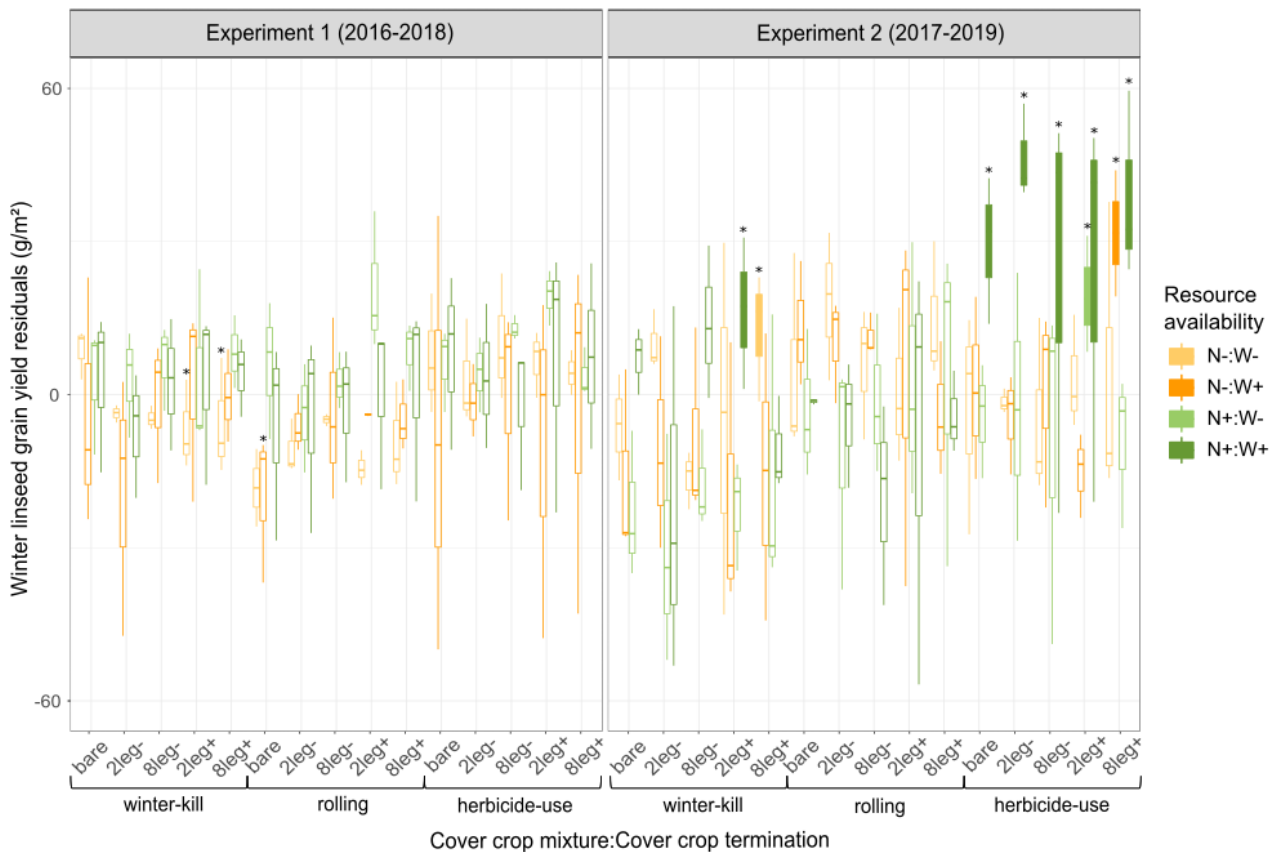
Supp. Fig. 2.9. Effect of cover crop mixtures, nitrogen and water resources at cover crop sowing and cover crop termination methods on winter linseed grain yield (at 0% grain moisture).

N-: no nitrogen fertilisation, N+: 30 kg N ha⁻¹ at cover crop sowing; W-: no irrigation, W+: 40 mm at cover crop sowing; bare: bare soil; 2leg-: 2 cover crop species without legumes; 8leg-: 8 cover crop species without legumes; 2leg+: 2 cover crop species including a legume; 8leg+: 8 cover crop species including legumes. Each combination of cover crop mixture, nitrogen, water and cover crop termination method was statistically compared to the reference (*i.e.* bare soil, N-:W-, winter-kill). Boxplots highlighted with an asterisk differed from the reference (p-value < 0.05). Filled boxplots highlight higher values than the reference.



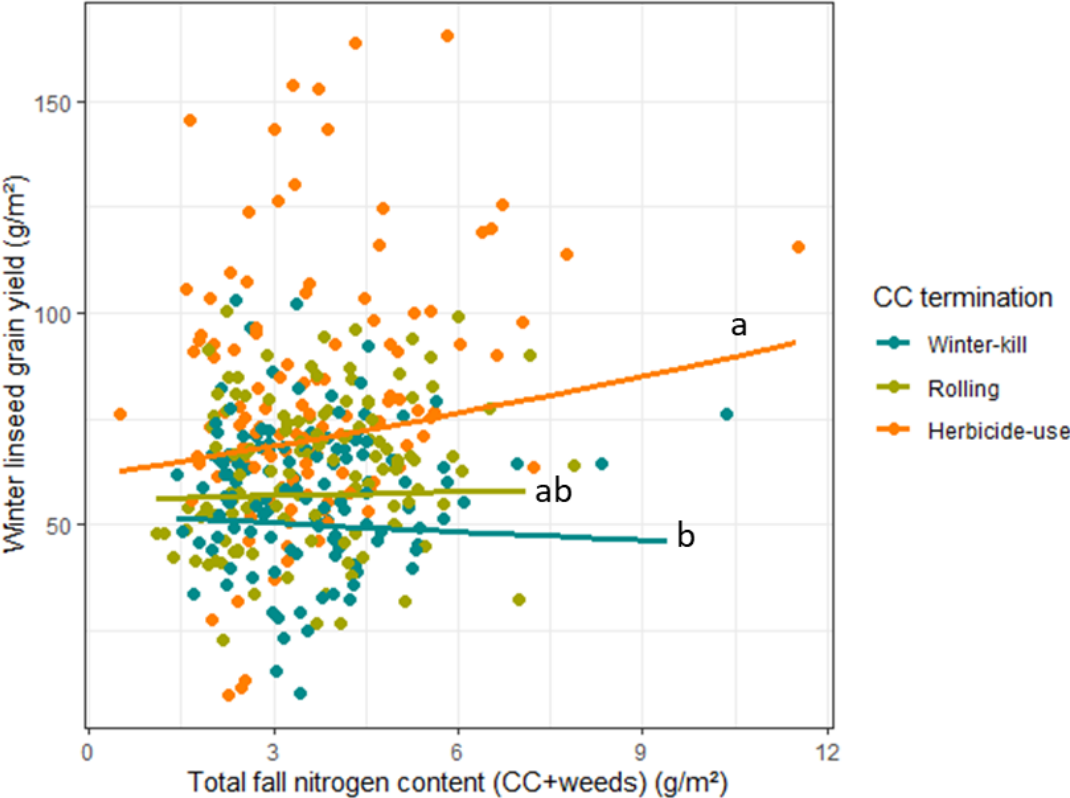
Supp. Fig. 2.10. Effect of cover crop mixtures, nitrogen and water resources at cover crop sowing and cover crop termination methods on winter linseed grain yield residuals.

Winter linseed grain yield residuals were extracted from the regression of winter linseed grain yield against weed biomass in winter linseed. N-: no nitrogen fertilisation, N+: 30 kg N ha⁻¹ at cover crop sowing; W-: no irrigation, W+: 40 mm at cover crop sowing; bare: bare soil; 2leg-: 2 cover crop species without legumes; 8leg-: 8 cover crop species without legumes; 2leg+: 2 cover crop species including a legume; 8leg+: 8 cover crop species including legumes. Each combination of cover crop mixture, nitrogen, water and cover crop termination method was statistically compared to the reference (*i.e.* bare soil, N-W-, winter-kill). Boxplots highlighted with an asterisk differed from the reference (p-value < 0.05). Filled boxplots highlight higher values than the reference.



Supp. Fig. 2.11. Relationships between total autumn cover crop and weed nitrogen content measured at cover crop sampling and winter linseed grain yield (g/m², at 0% grain moisture) for each cover crop termination method.

Predictions were based on the regression of winter linseed grain yield against total autumn cover crop and weed nitrogen content (Total fall nitrogen content (CC+weeds)), cover crop (CC) termination method and the interaction between the two latter with a generalised linear mixed effect model with a tweedie family and a log link. The regression lines show an average value (*i.e.* population level slope). Slopes sharing the same letter are not significantly different at $p < 0.05$. No slope was significantly different from zero.



CHAPITRE 3 : IDENTIFICATION ET QUANTIFICATION DES PROCESSUS SOUS-JACENTS A LA REGULATION BIOLOGIQUE DES ADVENTICES PAR LES COUVERTS D'INTERCULTURE DANS UNE CULTURE SUIVANTE

Pour ce chapitre, j'ai mené une expérimentation au champ en collaboration avec le prestataire de services Antedis durant la deuxième année de ma thèse.

J'ai ensuite mené l'analyse des données de ce chapitre et rédigé l'article scientifique correspondant durant la troisième année de ma thèse.



© E. Gaujour & J.-P. Guillemain

Photo aérienne des couverts d'interculture prise sur l'un des trois sites de l'expérimentation menée dans la thèse.

Un article correspondant à ce chapitre est en préparation pour une soumission prochaine dans le journal *Field Crops Research*.

Disentangle the mechanisms underlying cover crop carry-over effects on weed-crop interaction

Alicia Rouge ^{a, b}, Hugues Busset ^b, Annick Matejcek ^b, Carole Reibel ^b, Frédéric Lombard ^b, Eric Pimet ^b, Eric Vieren ^b, Delphine Moreau ^b, Jean-Philippe Guillemain ^b, Stéphane Cordeau ^b

^a AgroParisTech, F-75005 Paris, France

^b Agroécologie, INRAE, Institut Agro, Univ. Bourgogne, Univ. Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France

RESUME DE L'ARTICLE ET MESSAGES CLES DU CHAPITRE 3

Contexte

Les couverts d'interculture peuvent réguler les adventices dans une culture suivante directement par effet mulch dans des systèmes sans travail du sol et indirectement par la fourniture d'azote, qui peut affecter la compétition entre la culture et les adventices. En revanche, les effets de ces processus n'ont jamais été démêlés dans les études. Comprendre et quantifier les mécanismes de régulation biologique des adventices dans la culture suivante est essentiel pour gérer au mieux les couverts d'interculture en fonction des services attendus.

Question de recherche et hypothèses

Quels sont les processus à l'origine de la régulation biologique des adventices dans la culture suivante et dans quelle mesure affectent-ils la productivité de la culture ?

- (1) Les couverts d'interculture composés uniquement de non-légumineuses favorisent l'effet mulch des couverts sur les adventices de la culture suivante mais peuvent réduire la disponibilité en azote pour la minéralisation de leurs résidus.
- (2) Les couverts d'interculture composés uniquement de légumineuses favorisent la fourniture d'azote à la culture suivante.
- (3) Les couverts d'interculture associant légumineuses et non-légumineuses ont des niveaux de production de biomasse plus élevés, des ratio C/N intermédiaires et une quantité d'azote plus élevée que les couverts d'interculture composés uniquement de légumineuses ou de non-légumineuses, favorisant à la fois la répression des adventices par effet mulch et la fourniture d'azote dans la culture suivante.
- (4) L'importance de chacun des deux processus de régulation biologique des adventices dans la culture suivante varie en fonction de la composition des couverts.

Matériel et méthodes

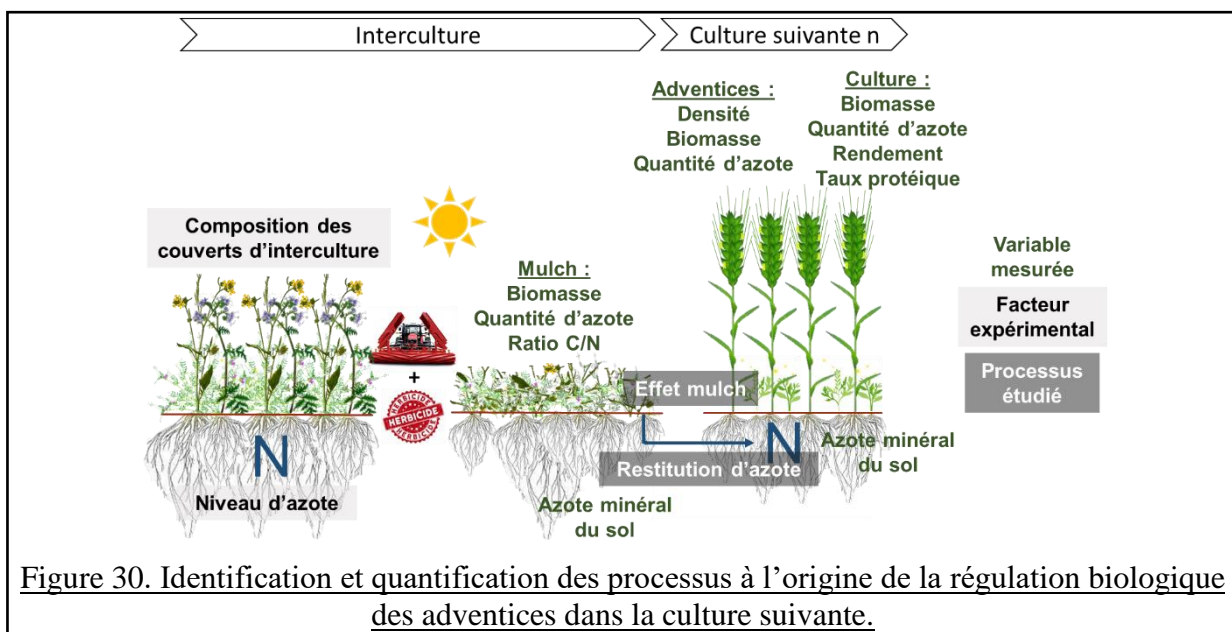


Figure 30. Identification et quantification des processus à l'origine de la régulation biologique des adventices dans la culture suivante.

Dans la deuxième expérimentation au champ de la thèse, trois compositions de couvert d'interculture (NL, L, NL/L, Tab. 2) et un sol nu ont été implantés à l'été 2021 sous deux niveaux contrastés de ressources en azote (0 et 50 kg d'azote ha⁻¹) et sur trois sites différents. Les effets seuls et en interaction du site, de la composition des couverts d'interculture et du niveau de ressources en azote sur le mulch restitué à destruction des couverts, les adventices de la culture d'orge de printemps suivante et la productivité de cette culture ont été analysés (Fig. 30). Puis des liens entre les variables de mulch, de quantité d'azote minéral du sol, des adventices et de la culture suivante ont été identifiés et quantifiés pour analyser l'importance des processus de régulation biologique des adventices (*i.e.* effet mulch et fourniture d'azote) dans chaque composition de couvert (Fig. 30). L'orge de printemps a été conduite en semis direct, sans désherbage, ni fertilisation, ni irrigation pour maximiser l'observation d'effets liés aux couverts d'interculture.

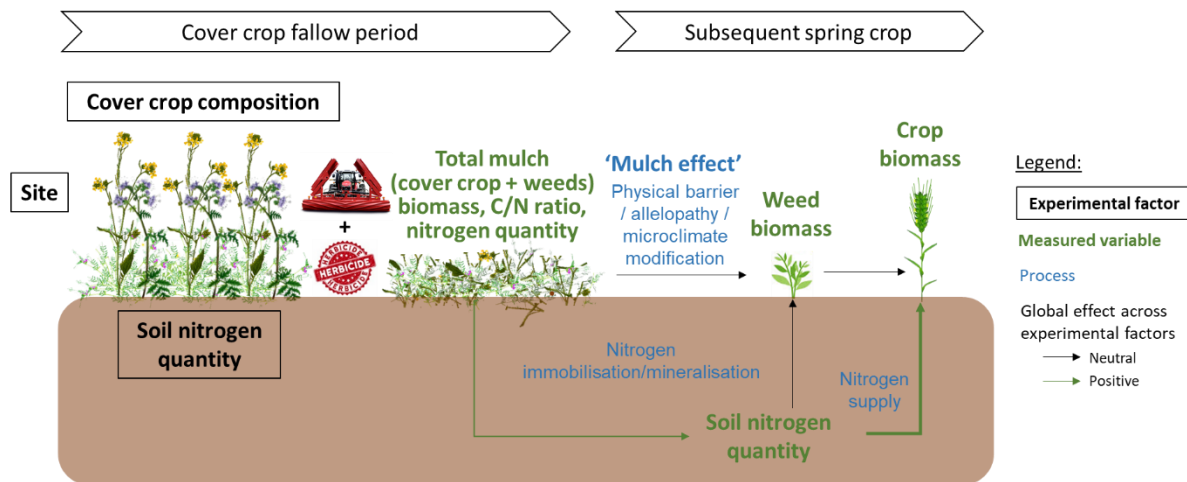
Résultats et discussion

Malgré l'absence de travail du sol, de désherbage, de fertilisation ou encore d'irrigation dans l'orge de printemps, les effets des couverts d'interculture dans la culture suivante se sont encore une fois avérés très faibles (chapitre 2). Les couverts d'interculture ont principalement affecté la productivité de la culture suivante via la fourniture d'azote (sur deux sites). La biomasse produite par les couverts en interculture n'était probablement pas suffisante et la persistance des résidus détruits par broyage et herbicides probablement trop faible pour observer un effet mulch sur la biomasse adventice. La fourniture d'azote a été favorisée par les légumineuses sur un site et par les non-légumineuses sur un autre. Ainsi, aucune de nos hypothèses ne peut être complètement validée. En raison des réponses contrastées des couverts de légumineuses et de non-légumineuses aux différentes conditions pédoclimatiques des sites, associer les deux types fonctionnels dans un couvert a permis d'améliorer la productivité de la culture suivante et réduire la pression adventice sur chacun des trois sites. Davantage de répliques de cette expérimentation dans une plus grande diversité de contextes pédoclimatiques sont nécessaires pour augmenter la généralité des résultats.

Messages clés

- Le mulch de couvert d'interculture a réduit la densité mais pas la biomasse adventice de la culture suivante que sur un site.
- Les couverts d'interculture ont amélioré la productivité de la culture suivante via la fourniture d'azote sur deux sites.
- L'azote a été fourni par les légumineuses sur un site et par les non-légumineuses sur l'autre.
- Associer des légumineuses et non-légumineuses dans le couvert a donné la meilleure productivité de la culture et la plus faible pression adventice sur chaque site.
- Davantage de répétitions dans différents contextes pédoclimatiques sont nécessaires pour confirmer les résultats.

GRAPHICAL ABSTRACT



ABSTRACT

Cover crops have been shown to either suppress weeds or supply nitrogen in the subsequent crop in no-till systems with positive effects on crop productivity. However, the relative importance of these effects on crop productivity remains a knowledge gap. The objectives of this study were to quantify the effects of cover crops on a subsequent crop, weeds and their interaction, and disentangle the main underlying mechanisms of cover crop carry-over effects, *i.e.* weed suppression and/or nitrogen supply. A field study was conducted in three sites differing in soil characteristics and weather conditions in eastern France. Three cover crop mixtures, *i.e.* either legume cover crop mixture (hairy vetch and purple vetch), non-legume cover crop mixtures (white mustard and lacy phacelia) or cover crop mixtures of legume and non-legume species (association of the four latter species), and a bare soil control were implemented in summer 2021 under contrasted levels of soil nitrogen availability at cover crop sowing (0 and 50 kg N ha⁻¹ of ammonium nitrate). Cover crop and nitrogen fertilisation treatments were implemented to create gradients of mulch biomass, nitrogen quantity and C/N ratio at cover crop termination. The cover crop carry-over effects were revealed in a subsequent spring barley, no-till sown after cover crop termination with mowing and glyphosate. Weed density at crop vegetative and flowering stages, crop biomass, crop nitrogen quantity and crop nitrogen nutrition index at flowering and crop yield at maturity mainly varied by site and cover crop treatments but weed biomass and weed nitrogen quantity at crop flowering did not. Cover crop generally did not suppress weeds in the subsequent crop but improved crop productivity through nitrogen supply. Cover crop mixtures of legume and non-legume species gave the best income in each site of the study, *i.e.* higher crop productivity and lower weed pressure. Further studies investigating cover crop carry-over effects in the subsequent crop should focus on disentangling the mechanisms affecting crop productivity in various pedoclimatic conditions to test the genericity of our results.

Keywords: competition, nitrogen supply, weed suppression, mulch, structural equation modelling

1 INTRODUCTION

Herbicides and fertilisers are used in arable cropping systems to control weeds and favour crop growth, but their usage need to be reduced for environmental, biodiversity or human health issues. Cover crops, *i.e.* plants cultivated during the period between two main cash crops, could be an interesting tool to reduce the reliance of herbicides (through enhanced weed suppression) and nitrogen fertilisers (through nitrogen supply) in arable cropping systems, as synthesised in many recent literature reviews (Blanco-Canqui et al., 2015; Lavergne et al., 2021; Quintarelli et al., 2022; Shackelford et al., 2019). However, these effects remain highly variable depending on cover crop composition (number of species, and functional characteristics), sowing and termination dates and methods, or soil resource availability (Nichols et al., 2020b; Rouge et al., 2023).

In the vast majority of studies, cover crops have been shown to suppress weeds during the cover cropping period (Baraibar et al., 2018a; Rouge et al., 2022; Teasdale et al., 2007), but their effects in the subsequent crop are more variable (Nichols et al., 2020b). Cover crops left as dead mulches on the soil surface have been shown to reduce weed biomass or density in a subsequent crop (Campiglia et al., 2010; Osipitan et al., 2018; Wayman et al., 2014). This effect can be due to the ability of cover crop mulch to reduce weed germination in the subsequent crop through a reduction of light quantity and quality and modified temperature and humidity on the soil surface (Teasdale and Mohler, 2000), and/or the release of allelopathic compounds (Scavo and Mauromicale, 2021). Cover crop mulch can then reduce weed emergence if the cover crop mulch is thick enough to create a physical barrier (Teasdale and Mohler, 2000). Previous studies have shown that the higher mulch biomass and persistence, the higher weed suppression in the subsequent crop (Mirsky et al., 2013; Osipitan et al., 2018).

Depending on the species chosen to compose the cover crop, cover crop residues could affect differently soil mineral nitrogen quantity through mineralisation and/or immobilisation (Chen et al., 2014). Previous studies have shown that cover crops can improve the subsequent crop yield (Blanco-Canqui et al., 2015), especially with legume-based cover crops (Adeux et al., 2021; Marcillo and Miguez, 2017). Legume species are able to symbiotically fix atmospheric dinitrogen during their growth, thereby increasing soil mineral nitrogen quantity at cover crop termination due to the low C/N ratio and high nitrogen quantity in their residues (Möller et al., 2008) which enhance nitrogen mineralisation (Vigil and Kissel, 1991). However, the rapid degradation of legume-based cover crops can reduce the potential cover crop mulch effect on weeds. Grass and brassica cover crop species are usually related to higher mulch biomass and persistence than legume species, due to their ability to uptake soil nutrients and grow quickly and high C/N ratio (Osipitan et al., 2019). However, grass and brassica cover crop species, can therefore be less efficient to rapidly supply nitrogen for the subsequent crop (Finney et al., 2016) or can reduce crop yield due to nitrogen immobilisation (Wells et al., 2013).

Mixing grass or brassica species with legumes in a cover crop mixture is expected to provide both weed suppression and nitrogen supply in the subsequent crop (Couédel et al., 2019; Finney et al., 2017). Depending on the proportion of legume and non-legume biomass at cover crop termination, C/N ratio and nitrogen quantity could vary, and alter differently soil nitrogen mineralisation (Justes et al., 2009; Shelton et al., 2018) as well as weed suppression. However, mechanisms underlying cover crop carry-over effects on the subsequent crop productivity, namely weed suppression and nitrogen supply, were never disentangled in previous studies. A better quantification of each mechanism could help farmers in their choice when composing cover crops regarding the ecosystem services expected by cultivating cover crops.

The objective of this study was to quantify the effects of cover crops on a subsequent crop, weeds and their interaction, and disentangle the main mechanisms underlying cover crop carry-over effects (Fig. 3.1). We first hypothesised that (i) non-legume cover crops will favour weed suppression in the subsequent crop, but could negatively affect soil nitrogen availability through nitrogen immobilisation. The consequences on crop productivity may vary depending on the balance between both effects. We also hypothesised that (ii) legume cover crops will promote nitrogen supply in the subsequent crop. The positive consequences on crop productivity and quality may depend on weed biomass. Finally, we hypothesised that (iii) mixing legume and non-legume cover crop species result in higher mulch biomass, intermediate C/N ratio and higher nitrogen quantity in residues (compared to legume-only or non-legume-only cover crops). Such mixtures may therefore combine positive effects on the subsequent crop productivity and quality, through both weed suppression and nitrogen supply.

2 MATERIAL AND METHODS

2.1 Site characteristics

The study was conducted in three different sites of the Burgundy region, France, from the summer of 2021 until the summer of 2022. The fields were located at Corbigny (47°14'51.8"N 3°37'21.4"E), Gemeaux (47°27'35.4"N 5°07'46.5"E) and Simandre (46°36'25.8"N 5°00'51.8"E), and are further denoted site 1, site 2 and site 3, respectively. The sites were selected to explore different soil characteristics (Supp. Table 3.1) and weather conditions (Supp. Fig. 3.1).

2.2 Study set-up

The experimental set-up was the same in all three sites. Following the harvest of a winter wheat, three cover crop mixtures and a bare soil control were implemented during the fallow period, and their effects were revealed in a subsequent spring barley. The cover crop mixtures were either legume cover crop mixtures (L) composed of hairy vetch (*Vicia villosa* Roth) and purple vetch (*Vicia benghalensis* L.), non-legume cover crop mixtures (NL) composed of white mustard (*Sinapis alba* L.) and lacy phacelia (*Phacelia tanacetifolia* Benth.) or cover crop mixtures of legume and non-legume species (NL/L) composed of the four latter species.

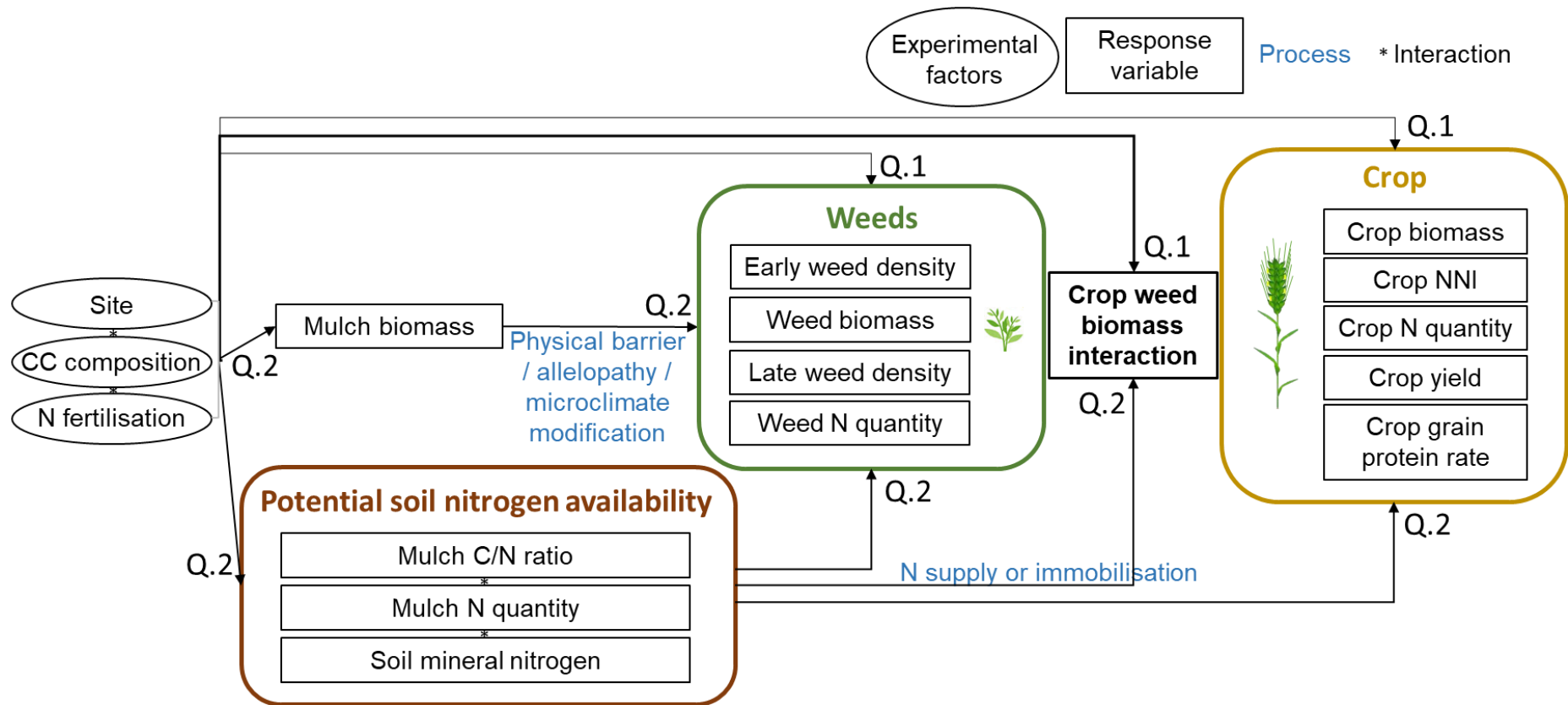


Figure 3.1. Objectives of the study.

(Q.1) quantify the effects of cover crop (CC) composition, nitrogen (N) fertilisation and their interaction in contrasted pedoclimatic conditions (Site) on the subsequent crop productivity and quality (biomass, nitrogen (N) quantity and nitrogen nutrition index (NNI) at crop flowering, and yield and grain protein rate at crop maturity), weed density at crop vegetative stage (early weed density), weed biomass, nitrogen (N) quantity and density at crop flowering (late weed density), and crop-weed interaction (relationship between crop and weed biomass), and (Q. 2) disentangle the main underlying mechanisms of these effects, *i.e.* the effect of mulch biomass (total cover crop and weed biomass) on weeds, and the effect of potential soil nitrogen availability (mulch C/N ratio, nitrogen (N) quantity and soil mineral nitrogen measured before crop sowing) on crop, weeds, and their interaction.

Cover crops were sown in summer 2021 (see the dates for each site in Supp. Table 3.2), at their pure stand densities divided by the number of species in the cover crop mixture and majored by 50% (Supp. Table 3.3). Two levels of nitrogen fertilisation (0N: 0 kg N ha⁻¹; 50N: 50 kg N ha⁻¹ of ammonium nitrate) were applied once, at cover crop sowing, to contrast soil nitrogen availability.

Cover crop composition and nitrogen fertilisation were used to create a gradient of cover crop biomass at cover crop termination and nitrogen release in the subsequent crop. Non-legume species are expected to increase their biomass with increased soil nitrogen availability, pre-empting soil resources quickly. The high biomass and C/N ratio of non-legume cover crop mixtures is expected to reduce weed density and biomass in the subsequent crop through a mulch effect (*i.e.* physical barrier and/or nitrogen immobilisation). Legume species are expected to increase their biomass and nitrogen quantity in their tissues by symbiotically fixing atmospheric dinitrogen during their growth when soil nitrogen availability is low. The high nitrogen quantity in legume cover crop mixtures is expected to increase soil nitrogen availability after cover crop termination, thereby increasing the subsequent crop productivity and quality through a nitrogen supply effect. Mixing legume and non-legume species is expected to improve both weed suppression and nitrogen supply in the subsequent crop, thereby enhancing crop productivity and quality.

The study was set-up following a completely randomised design repeated four times in each site (Supp. Fig. 3.2). Each of the eight combinations of cover crop and nitrogen fertilisation treatment was allocated to a 15 m² plot and replicated two times per experiment, resulting in 64 plots per site (Supp. Fig. 3.2).

Herbicide (*i.e.* cycloxydime (200 g L⁻¹) at 1.6 L ha⁻¹) was sprayed once at early cover crop stage to kill the winter wheat volunteers, and ensure cover crop establishment. Cover crop were terminated with a mower and herbicides (*i.e.* glyphosate (360 g L⁻¹) at 2 L ha⁻¹) to ensure termination of all plants before spring barley sowing. Spring barley (*Hordeum vulgare* L., cv. Planet, at 180 kg ha⁻¹) was direct seeded and conducted without fertilisation, irrigation and in-crop weeding until harvest. All dates of herbicide application, cover crop termination, spring barley sowing and harvest are reported in Supp. Table 3.2 for each site.

2.3 Plant and soil measurements

Before cover crop termination, the mulch biomass (*i.e.* total cover crop and weed aboveground biomass) was sampled. At crop flowering, crop and weed aboveground biomass were sampled separately. All the samples were collected with two 0.25 m² quadrats per plot, in all the 64 plots of each of the three sites. Biomass samples were then oven-dried at 80°C for 72 hours and weighed.

Plant nitrogen concentration (g N / g aboveground biomass) was measured (1) in the mulch biomass (cover crops and weeds pooled) at cover crop termination, and (2) separately in the crop and weed biomass at crop flowering, using the Dumas method (ThermoScientific™ FLASH 2000 CHNS/O Analyzer) at the plot level (*i.e.* using the pooled biomass from both quadrats). Mulch, crop and weed nitrogen quantity were calculated by multiplying nitrogen concentration (%) by aboveground dry biomass (g DM m⁻²) at the plot level.

In order to assess the level of fulfilment of crop nitrogen requirement, crop nitrogen nutrition index (NNI) was calculated at the plot level following Eq. 1 provided by (Lemaire and Gastal, 1997):

$$NNI = \frac{\%N_{\text{measured}}}{\%N_c} \text{ (Eq. 1)}$$

where, %N_{measured} (g N / g biomass) is the nitrogen concentration measured at the plot level in crop and %N_c (g N / g biomass) is computed as Eq. 2:

$$\%N_c = 4.76 * (DM)^{-0.39} \text{ (Eq. 2)}$$

where, DM is the total (crop and weeds) aboveground dry matter (t ha⁻¹).

Eq. 2 shows the critical nitrogen dilution curve, *i.e.* the relationship between nitrogen and biomass accumulation at optimal canopy nitrogen nutrition. Initially developed by Lemaire and Gastal (1997), the equation was adapted to barley (Zhao, 2014) and to multispecies canopies (Louarn et al., 2021). Eq. 2 was used when DM values ranged between 1.79 and 13.69 t ha⁻¹, while %N_c = 3.77 when DM values were under 1.79 t ha⁻¹ (Zhao, 2014).

NNI = 1 indicates optimal crop nitrogen nutrition, while NNI > 1 and < 1 show excess and deficient nitrogen nutrition, respectively. In our study, a high crop NNI could be due to a high cover crop nitrogen release and/or a low weed-crop competition for this resource.

The quantity of mineral nitrogen available for plants into the soil was measured before crop sowing and at crop flowering by foraging the 0-30 and 30-60 cm soil horizons when possible with three soil cores in every 64 plots in each of the three sites. Soil samples were pooled at the plot level in each soil horizon and NO₃⁻ concentrations (ppm) were measured two times per soil sample with a Nitracheck 404 (Fertinnowa, 2017). Soil mineral nitrogen quantity per soil sample was converted to kg N ha⁻¹ with the appropriate coefficients found in a reference grid adapted to soil texture and depth (Challenge-Agriculture, 1999). Soil mineral nitrogen quantity on the 0-60 cm depth was finally computed as the sum of soil mineral nitrogen quantity measured in the two horizons (0-30 cm + 30-60 cm).

Weed surveys were done twice in the spring barley, early at crop vegetative stage and later at crop flowering. Weed density (plants m⁻²) was visually estimated per species following the methodology developed by Barralis (1976) and summed at the plot level (total weed density) using the centre of each density class as implemented in many studies since then (Fried et al., 2009b; Yvoz et al., 2020).

At crop harvest, crop yield (at 15% humidity) and grain protein rate (%) were measured.

Dates of plant and soil sampling are reported in Supp. Table 3.2 for each site.

2.4 Statistical analysis

Statistical analyses were performed with the R software version 4.0.2 (R Core Team 2020).

The first objective of the study was to quantify in which extent weeds, crop and their interaction were affected by cover crop and nitrogen fertilisation treatments in the three sites. Thus, weed and crop response variables (*i.e.* weed density at crop vegetative stage, weed biomass, weed nitrogen quantity, and weed density at crop flowering, crop biomass, crop nitrogen quantity and crop NNI at crop flowering, crop yield and crop grain protein rate at crop maturity) were regressed against site, cover crop and nitrogen fertilisation treatments, and all the possible interactions between the three latter. Then, the interaction between crop and weeds was investigated through the regression of crop biomass against weed biomass, site, cover crop, nitrogen fertilisation, and all the possible interactions between the four latter. To select the most parsimonious and converging model that includes at least weed biomass and site, we used the dredge function available in the R ‘MuMIn’ package (Barton, 2020). The model including weed biomass, site, cover crop, nitrogen fertilisation, and the two-way interactions between site and either cover crop or weed biomass showed the lowest AIC and was retained for the analysis (Supp. Table 3.4).

The second objective of the study was to disentangle the processes underlying cover crop carry-over effects on weeds, crop, and their interaction. To do so, we first verified that cover crop composition and nitrogen fertilisation created the expected gradients of mulch biomass and potential soil nitrogen availability by regressing mulch biomass, nitrogen quantity and C/N ratio before cover crop termination, and soil mineral nitrogen before crop sowing and at crop flowering against site, cover crop and nitrogen fertilisation treatments, and all the possible interactions between the three latter. Then, the hypothetical relationships between mulch biomass, potential soil nitrogen availability, weeds and crop variables were identified (Supp. Fig. 3.3). The relative importance of each link between variables was quantified with structural equation modelling (SEM). To do so, correlations between mulch biomass, nitrogen quantity and C/N ratio, and soil mineral nitrogen before crop sowing were identified. Then, 11 models were fit (Supp. Table 3.5), according to our hypothesis of causal effects identified in Supp. Fig. 3.3. All models were fit with the lmer function available in the R ‘lme4’ package (Bates et al., 2015), and response variables were log transformed to meet homoscedasticity and normality criteria. The 11 models were compiled with the psem function available in the R ‘piecewiseSEM’ package (Lefcheck, 2016). We informed the marginal and conditional R^2 coefficients of determination (R^2_m and R^2_c respectively) for each response variable to identify the proportion of variation explained by fixed and fixed + random effects, respectively. Potential result inconsistency across sites were explored by doing the same SEM analysis per site removing site effects from the random structure (Supp. Table 3.5).

Table 3.1. ANOVA table (type III Wald Chi-Square tests) highlighting the effect of site, cover crop treatment (CC), nitrogen fertilisation (N), and all possible interactions between these three factors on weed density at crop vegetative stage, weed biomass, weed nitrogen (N) quantity and weed density at crop flowering, crop biomass, crop nitrogen (N) quantity, crop nitrogen nutrition index (NNI) at crop flowering, and crop yield and crop grain protein rate at crop maturity.

Results were obtained with generalised linear mixed effect models. P-values < 0.05 are highlighted in bold.

Experimental factors	At crop vegetative stage			At crop flowering												At crop maturity											
	Weed density			Weed density			Weed biomass			Weed N quantity			Crop biomass			Crop N quantity			Crop NNI			Crop yield			Crop grain protein rate		
	χ^2	Df	p-value	χ^2	Df	p-value	χ^2	Df	p-value	χ^2	Df	p-value	χ^2	Df	p-value	χ^2	Df	p-value	χ^2	Df	p-value	χ^2	Df	p-value			
site	23.6	2	<0.0001	57.9	2	<0.0001	13.4	2	0.001	5.90	2	0.05	214	2	<0.0001	82.5	2	<0.0001	73.2	2	<0.0001	301	2	<0.0001	11.2	2	0.004
CC	5.88	3	0.12	5.61	3	0.13	2.29	3	0.51	5.07	3	0.17	22.3	3	<0.0001	17.4	3	0.0006	54.1	3	<0.0001	180	3	<0.0001	30.1	3	<0.0001
N	3.14	1	0.08	1.78	1	0.18	4.69	1	0.03	2.35	1	0.12	9.87	1	0.002	8.49	1	0.004	9.30	1	0.002	5.82	1	0.02	8.70	1	0.003
site:CC	26.0	6	0.0002	15.1	6	0.02	5.41	6	0.49	5.48	6	0.48	54.0	6	<0.0001	30.4	6	<0.0001	21.6	6	0.001	214	6	<0.0001	12.5	6	0.05
site:N	7.24	2	0.03	2.48	2	0.29	1.98	2	0.37	1.14	2	0.57	1.75	2	0.42	1.08	2	0.58	2.33	2	0.31	8.93	2	0.01	1.44	2	0.49
CC:N	1.55	3	0.67	9.04	3	0.03	1.06	3	0.79	0.53	3	0.91	1.01	3	0.80	0.70	3	0.87	2.20	3	0.53	4.35	3	0.23	0.27	3	0.97
site:CC:N	12.0	6	0.06	6.18	6	0.40	11.1	6	0.08	9.90	6	0.13	6.80	6	0.34	2.20	6	0.90	1.37	6	0.97	8.81	6	0.18	4.49	6	0.61

All the regressions (except for SEM) were done with generalised mixed effect models available in the R ‘glmmTMB’ package (Brooks et al., 2017), with the family adapted to data distributions (Supp. Table 3.6) and log links. All linear mixed effect models (*i.e.* both glmmTMB and lmer) were performed with a random structure considering the experimental design of the study: (1|Site) + (1|Site:experiment) + (1|Site:experiment:N) + (1|Site:experiment:CC) + (1|Site:experiment:N:CC).

3 RESULTS

3.1 Quantification of cover crop carry-over effects in the subsequent crop

Overall, crop and weed variables were highly affected by site (Table 3.1). Crop and weed biomass were significantly higher in site 1 than sites 2 and 3. Crop biomass was on average 48 and 147% higher in site 1 than sites 2 and 3, respectively, and weed biomass was on average 186% higher in site 1 than sites 2 and 3.

3.1.1 Weed pressure

Weed density at crop vegetative and flowering stage was affected by the interaction between site and cover crop treatment, whereas weed biomass was only slightly affected by nitrogen fertilisation, and weed nitrogen quantity by none of the experimental factors (Table 3.1).

Weed density at crop vegetative stage varied by cover crop treatments only in site 2, and was the lowest following bare soils and non-legume cover crop mixtures, and the highest following legume cover crop mixtures (Table 3.2). Weed density at crop flowering varied by cover crop treatments only in site 3, and was the lowest following cover crop mixtures of legume and non-legume species, and the highest following bare soils (Table 3.2). Finally, across all sites and cover crop treatments, weed biomass at crop flowering was lower following fertilised plots compared to non-fertilised ones (28 and 35 g of dry matter (DM) m⁻² on average, respectively).

3.1.2 Crop performance

Crop biomass, crop nitrogen quantity and crop nitrogen nutrition index (NNI) at crop flowering, and crop yield at maturity were all affected by the interaction between site and cover crop treatment, and to a lower extent by nitrogen fertilisation (in interaction with site for crop yield), whereas crop grain protein rate was only affected by our treatments as sole factors (Table 3.1).

Crop biomass, nitrogen quantity, NNI and yield varied by cover crop treatments mostly in sites 2 and 3 (Table 3.2). In all sites and cover crop treatments, crop NNI was very low (much lower than the threshold of 1 corresponding to an optimal nitrogen nutrition) (Table 3.2), meaning that spring barley experienced a strong nitrogen deficiency following all the cover crop treatments in each site. Nevertheless, legume cover crop mixtures led to significantly higher crop NNI than the other cover crop treatments in sites 2 and 3 (Table 3.2).

Table 3.2. Average (and standard error) weed density at crop vegetative stage and crop flowering, crop biomass (g of dry matter (DM) m⁻²), crop nitrogen quantity (g of nitrogen (N) m⁻²) and crop NNI at crop flowering, and crop yield at crop maturity in each cover crop treatment and sites. Cover crop treatments sharing the same letter in a site are not significantly different at p-value < 0.05. bare: bare soil control (in brown); L: legume cover crop mixture (in light green); NL: non-legume cover crop mixture (in yellow); NL/L: cover crop mixture of legume and non-legume species (in dark green).

		At crop vegetative stage	At crop flowering				At crop maturity
Experimental factors		Weed density (plant m ⁻²)	Weed density (plant m ⁻²)	Crop biomass (g DM m ⁻²)	Crop nitrogen quantity (g N m ⁻²)	Crop NNI	Crop yield (g m ⁻²)
Site 1	bare	41 (11) a	56 (14) a	663 (39) a	7.6 (0.4) a	0.51 (0.02) a	266 (14) a
	L	38 (10) a	62 (15) a	637 (38) a	7.2 (0.4) ab	0.50 (0.02) a	256 (13) ab
	NL	50 (13) a	67 (16) a	621 (37) a	6.5 (0.4) b	0.47 (0.02) a	236 (12) b
	NL/L	44 (12) a	62 (15) a	613 (36) a	6.5 (0.4) b	0.47 (0.02) a	248 (13) ab
Site 2	bare	9 (3) c	13 (4) a	390 (24) b	5.8 (0.4) b	0.55 (0.02) c	176 (9) c
	L	24 (7) a	16 (4) a	478 (29) a	7.9 (0.5) a	0.65 (0.02) a	248 (13) a
	NL	9 (2) c	17 (4) a	391 (24) b	5.5 (0.4) b	0.52 (0.02) c	203 (10) b
	NL/L	15 (4) b	12 (3) a	455 (28) a	7.1 (0.4) a	0.60 (0.02) b	249 (13) a
Site 3	bare	8 (2) a	159 (41) a	189 (12) c	2.9 (0.3) b	0.45 (0.02) b	60 (3) d
	L	8 (2) a	111 (30) ab	234 (15) b	4.1 (0.3) a	0.55 (0.02) a	89 (5) c
	NL	8 (2) a	64 (17) bc	300 (19) a	4.1 (0.3) a	0.45 (0.02) b	107 (6) b
	NL/L	9 (3) a	44 (13) c	299 (19) a	4.2 (0.4) a	0.46 (0.02) b	119 (6) a

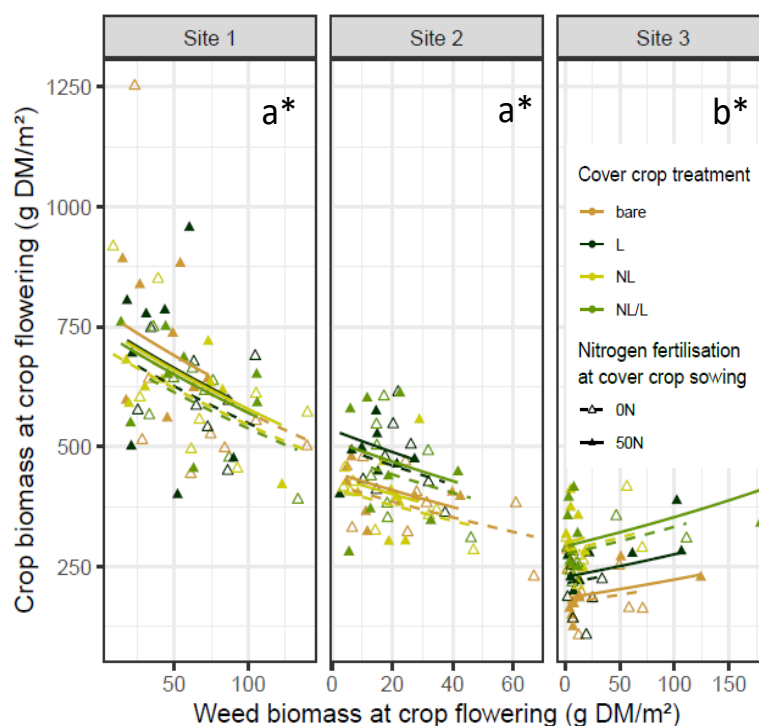
Despite the highest crop NNI following legume cover crop mixtures in sites 2 and 3, crop biomass, nitrogen quantity and yield were not higher following this cover crop treatment than following cover crop mixtures of legume and non-legume species (Table 3.2). In site 2, crop biomass, nitrogen quantity and yield were the highest following cover crop mixtures that included legume species (*i.e.* legume cover crop mixtures and cover crop mixtures of legume and non-legume species) (Table 3.2). In site 3, crop biomass, nitrogen quantity and yield were the highest following cover crop mixtures that included non-legume species (*i.e.* non-legume cover crop mixtures and cover crop mixtures of legume and non-legume species) (Table 3.2). Nitrogen fertilisation at cover crop sowing slightly increased crop biomass, nitrogen quantity and NNI in all sites and cover crop treatments, whereas crop yield increased only in site 1. Finally, crop grain protein rate was 6% higher following legume cover crop mixtures in all sites (13%) and slightly increased (+0.4%) with nitrogen fertilisation at cover crop sowing.

3.1.3 Cover crop carry-over effects on weed-crop interaction

Crop biomass was mainly affected by interactions between site as well as either weed biomass or cover crop treatment (Supp. Table 3.7). Weed biomass negatively affected crop biomass in sites 1 and 2 and slightly positively affected crop biomass in site 3 (Fig. 3.2). The increase of crop biomass with weed biomass in site 3 was only due to a few combinations of cover crop treatment and nitrogen fertilisation, the vast majority of the data exhibiting low levels of weed biomass. Cover crop and nitrogen fertilisation treatments did not affect the slopes of the relationships between crop and weed biomass within each site. Only intercepts were affected by cover crop and nitrogen fertilisation treatments in sites 2 and 3. Cover crop mixtures including legume species showed the highest intercepts in site 2, and cover crop mixtures including non-legume species showed the highest intercepts in site 3 (Fig. 3.2).

Figure 3.2. Relationship between crop and weed biomass for each combination of cover crop treatment and nitrogen fertilisation in each site of the experiment.

Cover crop and nitrogen fertilisation treatments within a site are presented with different colours and line type, respectively for enhanced visualisation. Slopes sharing the same letter between sites are not significantly different at p -value < 0.05. Slopes significantly different from zero are indicated with an asterisk.



3.2 Disentangling the processes underlying cover crop carry-over effects

Overall, mulch variables and soil mineral nitrogen before crop sowing were highly affected by site (Supp. Table 3.8). Mulch biomass was 27 and 120% higher in site 2 than sites 3 and 1, respectively, and soil mineral nitrogen 38 and 180% higher in site 2 than sites 1 and 3, respectively.

3.2.1 Cover crop effects on mulch biomass and soil mineral nitrogen

Mulch biomass, mulch nitrogen quantity, mulch C/N ratio and soil mineral nitrogen before crop sowing were all affected by the interaction between site and cover crop treatment, whereas none of the experimental factors affected soil mineral nitrogen at crop flowering (Supp. Table 3.8). Besides, mulch biomass and nitrogen quantity were affected by the interaction between site and nitrogen fertilisation, and mulch C/N ratio by the interaction between the three experimental factors (Supp. Table 3.8). Overall, mulch biomass and mulch nitrogen quantity were the highest in fertilised cover crop mixtures of legume and non-legume species, and the lowest in bare soils in each site (Table 3.3).

Table 3.3. Effect of (i) cover crop and nitrogen fertilisation treatments in each site on average (and standard error) mulch biomass (g of dry matter (DM) m⁻²), mulch nitrogen (N) quantity (g of nitrogen (N) m⁻²) and mulch C/N ratio before cover crop termination, and (ii) cover crop treatment in each site of the study on soil mineral nitrogen (N) (g N m⁻²) before crop sowing. Treatments sharing the same letter within a site are not significantly different at p-value < 0.05.

Experimental factors			Mulch biomass (g DM m ⁻²)	Mulch N quantity (g N m ⁻²)	Mulch C/N ratio	Soil mineral N before crop sowing (g N m ⁻²)
Site 1	bare	0N	14 (4) e	0.36 (0.09) d	10 (0.4) c	3.5 (3) a
		50N	24 (6) de	0.64 (0.13) d	11 (0.4) c	
	L	0N	39 (8) d	1.28 (0.21) c	11 (0.4) c	3.2 (3) a
		50N	66 (11) c	1.92 (0.28) c	10 (0.4) c	
	NL	0N	146 (19) b	4.21 (0.49) b	13 (0.5) b	2.9 (3) a
		50N	266 (30) a	6.88 (0.71) a	15 (0.6) a	
	NL/L	0N	129 (18) b	3.91 (0.47) b	13 (0.5) b	3.2 (3) a
		50N	255 (29) a	7.87 (0.78) a	13 (0.5) b	
Site 2	bare	0N	99 (15) e	1.61 (0.25) e	18 (0.7) c	2.4 (2) c
		50N	143 (19) d	2.55 (0.34) d	17 (0.7) cd	
	L	0N	279 (31) bc	8.57 (0.83) b	13 (0.5) e	7.7 (7) a
		50N	351 (37) b	11.0 (1.01) a	14 (0.5) e	
	NL	0N	126 (17) de	1.46 (0.23) e	37 (1.5) a	3.0 (3) c
		50N	350 (37) b	3.98 (0.47) c	40 (1.6) a	
	NL/L	0N	248 (28) c	6.85 (0.71) b	16 (0.6) d	4.6 (4) b
		50N	461 (45) a	8.32 (0.82) b	25 (1.0) b	
Site 3	bare	0N	115 (17) d	1.37 (0.22) c	13 (0.5) c	1.0 (1) c
		50N	74 (12) e	1.22 (0.20) c	12 (0.5) c	
	L	0N	209 (25) c	6.70 (0.69) a	12 (0.5) c	2.4 (2) a
		50N	214 (25) bc	6.43 (0.67) a	12 (0.5) c	
	NL	0N	190 (23) c	3.80 (0.46) b	21 (0.8) a	1.3 (1) bc
		50N	283 (31) ab	6.16 (0.65) a	19 (0.8) a	
	NL/L	0N	246 (28) abc	6.92 (0.71) a	15 (0.6) b	1.6 (2) b
		50N	285 (32) a	7.88 (0.78) a	15 (0.6) b	

Mulch C/N ratio was generally the highest in non-legume cover crop mixtures, and the lowest in bare soils and legume cover crop mixtures (Table 3.3). Cover crop mixtures that included non-legume species resulted in higher mulch biomass and nitrogen quantity than legume cover crop mixtures in site 1, especially when fertilised (Table 3.3). On the opposite, cover crop mixtures that included legume species in site 2, resulted in higher mulch biomass and nitrogen quantity than non-legume cover crop mixtures, especially when not fertilised (Table 3.3). In site 3, differences among cover crop mixtures were less pronounced (Table 3.3). Finally, soil mineral nitrogen varied by cover crop treatments only in sites 2 and 3, and showed the highest values in legume cover crop mixtures, and the lowest in bare soils and non-legume cover crop mixtures (Table 3.3).

3.2.2 *Effects of mulch features and soil mineral nitrogen on weed and crop growth*

Correlation analyses between mulch biomass, mulch nitrogen quantity, mulch C/N ratio and soil mineral nitrogen before crop sowing revealed only one positive correlation between mulch biomass and mulch nitrogen quantity (Supp. Table 3.9).

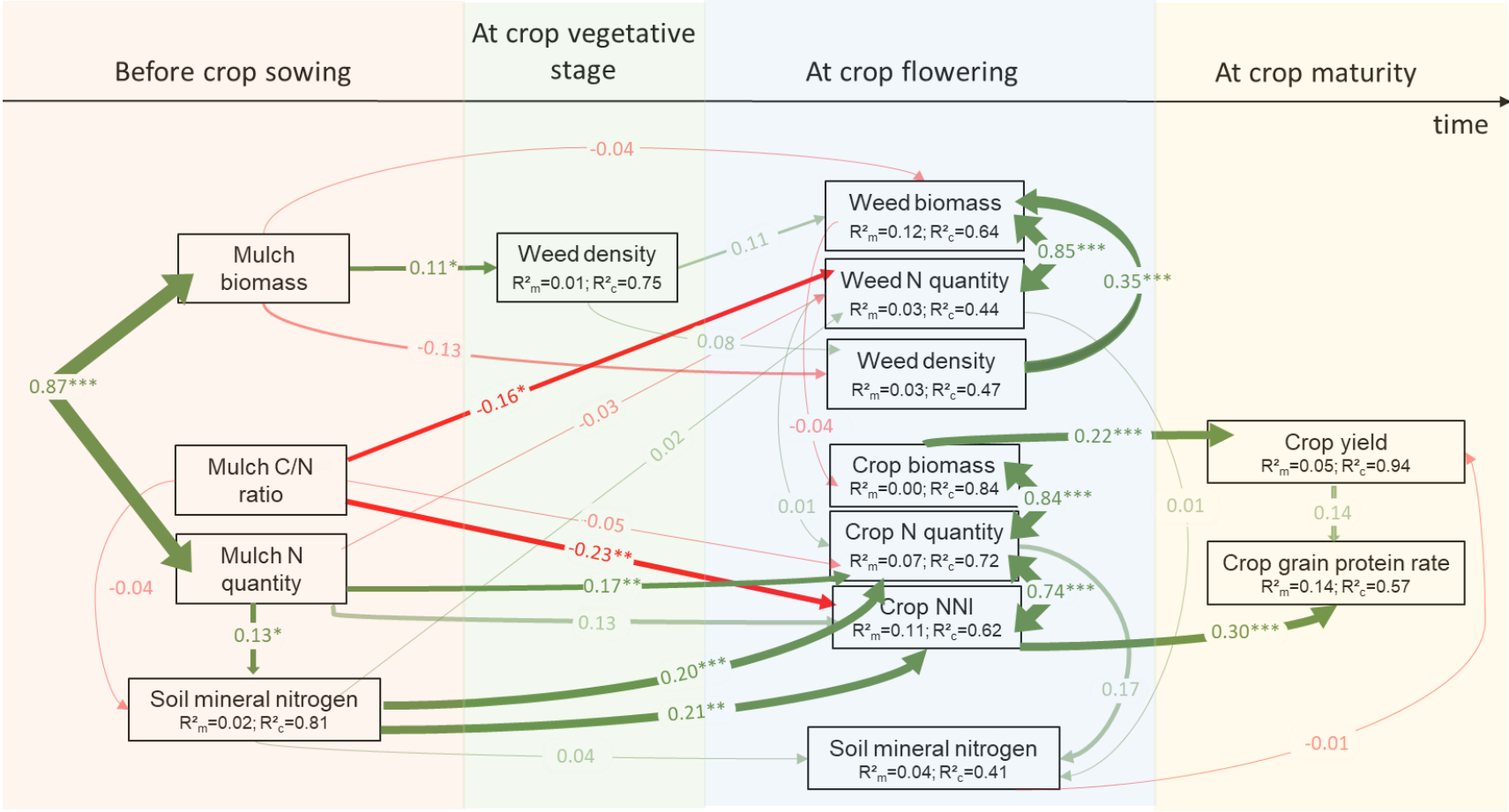
Across all sites and treatments, the effects of mulch biomass, mulch nitrogen quantity, mulch C/N ratio and soil nitrogen availability on crop and weeds were very weak (Fig. 3.3), the majority of response variables being explained by random factors, *i.e.* most likely accounting for differences between sites. Nevertheless, it appeared that weed density at crop vegetative stage was positively affected by mulch biomass, while mulch biomass did not have any effects on weeds at crop flowering. Weed nitrogen quantity at crop flowering was negatively affected by mulch C/N ratio, and strongly positively correlated to weed biomass (Fig. 3.3).

Crop nitrogen quantity and NNI were positively affected by the soil mineral nitrogen measured before crop sowing, and the two response variables were positively correlated. In addition, crop NNI was negatively affected by mulch C/N ratio (Fig. 3.3). Finally, at crop maturity, crop yield was positively affected by crop biomass and crop grain protein rate by crop NNI (Fig. 3.3).

The effects of fixed factors on response variables (R^2_m) increased when structural equation modelling was done per site, and contrasted results among sites were observed (Supp. Table 3.10). In site 1, no cover crop carry-over effect was observed, neither through weed suppression nor nitrogen supply. The only significant effect observed in this site was the negative effect of weed biomass on crop biomass (Supp. Table 3.10). In site 2, weed density at crop vegetative stage increased when mulch biomass increased but this was not the case at crop flowering. Crop nitrogen quantity and NNI were positively affected by mulch nitrogen quantity and soil mineral nitrogen measured before crop sowing in this site, and crop biomass was negatively affected by weed biomass (Supp. Table 3.10). In site 3, weed density at crop flowering was reduced when mulch biomass increased, but not weed biomass. Crop nitrogen quantity was positively affected by mulch nitrogen quantity and soil mineral nitrogen, and crop NNI was positively affected by soil mineral nitrogen measured before crop sowing and negatively affected by mulch C/N ratio (Supp. Table 3.10).

Figure 3.3. Identification of the relationships between mulch biomass, mulch C/N ratio and nitrogen quantity, soil mineral nitrogen measured before crop sowing and at crop flowering, weed density at crop vegetative and flowering stages, weed biomass and nitrogen quantity, crop biomass, crop nitrogen quantity and NNI at crop flowering, and crop yield and grain protein rate at crop maturity.

Quantification of the relative importance of each relationship with standard estimates are indicated on each arrow. Green, red and transparent arrows represented positive, negative or non-significant effects (at p-value < 0.05), respectively. The thickness of the arrows showed the importance of effects. Marginal and conditional R² (R²_m and R²_c, respectively) representing the effects of fixed and fixed + random factors, respectively, were given for each response variable.



4 DISCUSSION

In our study, cover crop and nitrogen fertilisation treatments created the expected gradients of mulch biomass, mulch nitrogen quantity and mulch C/N ratio in all the three sites, which allowed us to test cover crop carry-over effects on the subsequent crop and weed productivity.

4.1 A weak cover crop carry-over effects on weeds in the subsequent crop

In the subsequent crop, we overall did not observed a negative cover crop mulch effect on weeds, neither on weed biomass nor density, contrary to previous studies (Osipitan et al., 2018). Only weed density at crop flowering in site 3 was negatively affected by mulch biomass, the cover crop mixtures that included non-legume species resulted in the highest mulch biomass and lowest weed density at crop flowering. However, this effect did not translate into lower weed biomass. In site 1, no cover crop carry-over effect was observed either on weed density or biomass, probably due to the low mulch biomass production. In site 2, weed density at crop vegetative stage was slightly and positively affected by mulch biomass, with no effect later at crop flowering on weed density and biomass.

The overall lack of cover crop mulch carry-over effect on weeds in our study could be due to low cover crop biomass production (thin mulch) and persistence (low C/N ratio), which were identified as important factors of weed suppression in previous studies (Baraibar et al., 2018a; Osipitan et al., 2018; Ranaivoson et al., 2018). Indeed, even if the cover crop mixtures of our study were composed of fast growing species (*i.e.* white mustard, lacy phacelia, hairy vetch and purple vetch) (Tribouillois et al., 2015), mulch biomass generally did not exceed 3 to 4 t ha⁻¹ which was probably not enough to ensure a thick dead mulch on the soil surface. In fact, the studies showing cover crop weed suppressive effects in the subsequent crop reported 8 to 10 t ha⁻¹ of cover crop biomass (Baraibar et al., 2018a; Ranaivoson et al., 2018). Besides in our study, cover crop termination with mowing and glyphosate probably enhanced cover crop mulch degradation (Snapp and Borden, 2005), and overrode potential cover crop mulch effects on weeds.

4.2 Cover crop nitrogen supply was the main driver of the subsequent crop productivity

Across all sites and cover crop treatments, crop productivity was mostly affected by cover crop nitrogen supply, not weed pressure. However, cover crop carry-over effects on crop productivity differed among sites. In site 1, no cover crop carry-over effect was observed on crop productivity. Crop productivity was only affected by weed biomass, regardless of the previous cover crop and nitrogen fertilisation treatments. This result could be explained by the level of soil mineral nitrogen measured at crop sowing which was the same in all the cover crop treatments, and the low mulch biomass. Besides, legume growth was limited in this site during the fallow period, which could have limited cover crop nitrogen supply to the subsequent crop.

In site 2, weeds negatively affected crop productivity to the same extent that cover crop enhanced crop productivity through nitrogen supply. In this site, legume cover crop species favoured cover crop nitrogen supply to the subsequent crop as observed by previous studies (Adeux et al., 2021; Marcillo and Miguez, 2017). In site 3, crop productivity was only and positively affected by cover crop nitrogen supply. Crop productivity was higher after cover crop mixtures that included non-legume species contrary to site 2. This suggests that the synchrony between cover crop nitrogen release and crop nitrogen needs is important to consider as previously mentioned in other studies (Rouge et al., 2023; Wallace et al., 2017).

4.3 Are cover crops a good option for weed suppression and nitrogen supply in the subsequent crop?

Non-legume cover crops reduced only weed density, in only one out of the three sites, with no impact on crop productivity, which fails to support our first hypothesis of an enhanced weed suppression using non-legume cover crops, and a negative effect on crop productivity through nitrogen immobilisation. Legume cover crops improved the subsequent crop productivity through nitrogen supply only in one out of the three sites, and crop productivity was also negatively affected by weed biomass in this site, which partially validate our second hypothesis of an enhanced subsequent crop productivity through nitrogen supply using legume cover crops, and a potential effect in interaction with weed biomass. Last, cover crop mixtures of legume and non-legume species gave the highest crop productivity in all the three sites mostly through nitrogen supply, which partially support our hypothesis that these mixtures improve the subsequent crop productivity through both weed suppression and nitrogen supply.

While we removed the farming practices that may override the possibility to observe cover crop carry-over effects on the subsequent crop productivity and weeds, such as fertilisation, irrigation, or in-crop weeding, our results conclude that the cover crop carry-over effect on crop, either through weed suppression or nitrogen supply, is very weak. This observation questioned the role of cover crops as a provider of ecosystem services such as enhanced weed suppression and nitrogen supply as mentioned in many studies (Blanco-Canqui et al., 2015; Daryanto et al., 2018; Schipanski et al., 2014).

As previously highlighted by Rouge et al. (2023), our results suggest that cover crop may not play an essential role for weed suppression in the subsequent crop at low levels of cover crop biomass production ($< 4 \text{ t ha}^{-1}$). Increasing the length of the cover crop growing period, by sowing cover crops earlier, could have hastened cover crop growth and biomass in our study as shown by Baraibar et al. (2018b). However, cover crop sowing date is dictated by the previous crop harvest date and is usually critical in the summer of regions with a semi-continental climate. Cover crop germination and early growth is limited when soil moisture is lacking, which may have been the case in our study.

In our study, nitrogen fertilisation at cover crop sowing generally increased mulch biomass at cover crop termination, especially when cultivating non-legume species. However, fertilising cover crops with 50 kg N ha⁻¹ at sowing did not translate into enhanced weed suppression or nitrogen supply in the subsequent crop as previously showed by Rouge et al. (2023) with 30 kg N ha⁻¹. This observation suggests that cover crop nitrogen fertilisation is of little use to improve the ecosystem services of weed suppression and nitrogen supply, probably because it remains difficult to fully benefit from the organic nitrogen that cover crop dead mulch can deliver to the soil. The nitrogen mineralisation of the biomass and nitrate leaching which occurs during spring rains are rarely properly synchronised with the subsequent crop needs, limiting the nitrogen availability to crop.

Despite weak cover crop carry-over effects in our study, we argue that mixing legume and non-legume species is the best option to potentially provide both weed suppression and nitrogen supply ecosystem services in the subsequent crop as previously mentioned by Finney et al. (2017). In fact, the cover crop mixture of legume and non-legume species gave the best income in all sites, *i.e.* higher crop productivity and/or lower weed pressure. Thus, as the behaviour of legume and non-legume species depend on site characteristics such as weather, soil type, or soil mineral nitrogen quantity, we argue that mixing both functional types is safer for farmers to benefit from cover crop ecosystem services.

5 CONCLUSION

To our knowledge, our study is the first which intended to disentangle cover crop weed suppression and nitrogen supply effects on a subsequent crop productivity. Cover crop carry-over effects were revealed in a spring barley, conducted in no-till, without fertilisation, irrigation and in-crop weeding, factors known to potentially override cover crop carry-over effects. The study was conducted in three sites, varying in soil characteristics and weather conditions to test the genericity of cover crop carry-over effects in different sites. Cover crop generally did not suppress weeds in the subsequent crop, the only negative effect of cover crop mulch biomass being observed in only one site on weed density at crop flowering, not weed biomass. Cover crops supplied nitrogen and enhanced the subsequent crop productivity in two out of the three sites. However, nitrogen supply was favoured by non-legume cover crop species in one site and legume cover crop species in the other. Cover crop mixtures of legume and non-legume species resulted in the highest crop productivity and lowest weed biomass in all sites. Considering that cover crop species growth is variable from one site to another, mixing functionally diverse cover crop species is more likely to give the best income. Further studies investigating the role of cover crop for weed suppression and nitrogen supply should focus on disentangling the effects of both mechanisms on crop productivity in various pedoclimatic conditions to test the genericity of our results.

Acknowledgments

Acknowledgments are expressed to the French Ministry of Agriculture which funded the PhD thesis of Alicia Rouge.

We also thank the three farmers, Benoit Vernillat, Sébastien Poinson and Stéphane Galopin, for making a part of their fields available for our experiment, and the service provider Antedis for the contact with the farmers and the lead of the field operations.

We then thank Annick Basset (Cérence) for the supply of cover crop seeds and the advices in the selection of cover crop species.

Acknowledgements are expressed to Valérie Dufayet, Guillaume Adeux, Maé Guinet, Guénaëlle Hellou, Elena Kazakou, Aurélie Gfeller and Sébastien Minette who gave their expertise in the reflexion of the protocol of the experiment.

Last, but not least, we would like to give many thanks to Jordane Ehrhart, Edgar Guenin, Anna Busset, Chantal Ducourtieux, Bernard Nicolardot, Erwan Coutier, Elodie Vouaux, Ugo Krawczyk, Romain Escassut-Nandillon and Pierre Lebreton for their assistance in the field.

The project was funded by the Horizon 2020 ReMIX project (N. 727217) and the ANR PPR SPCIFICS project (ANR-20-PCPA-0008).

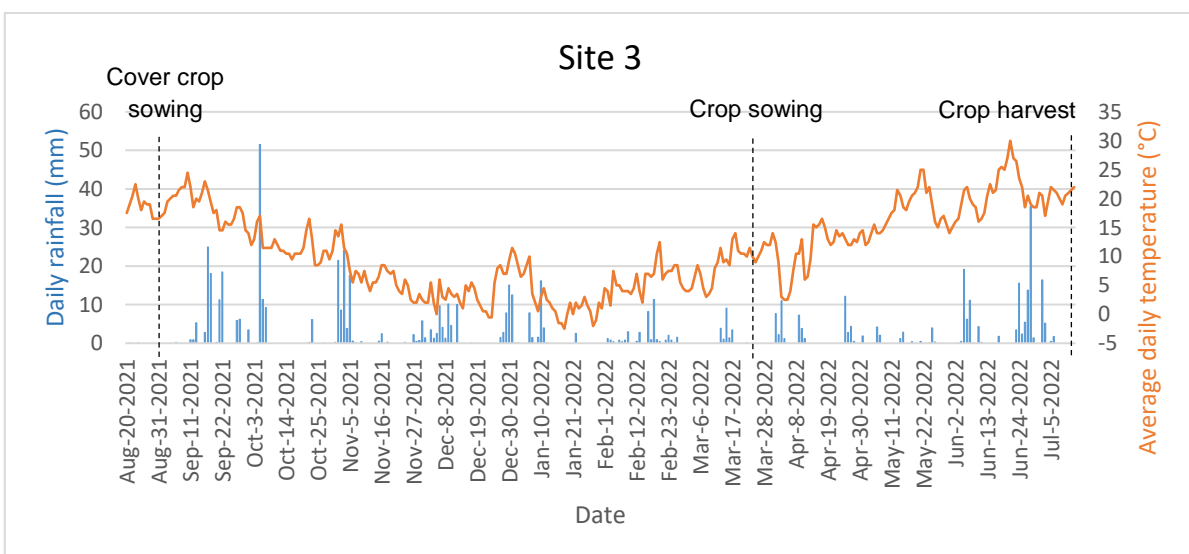
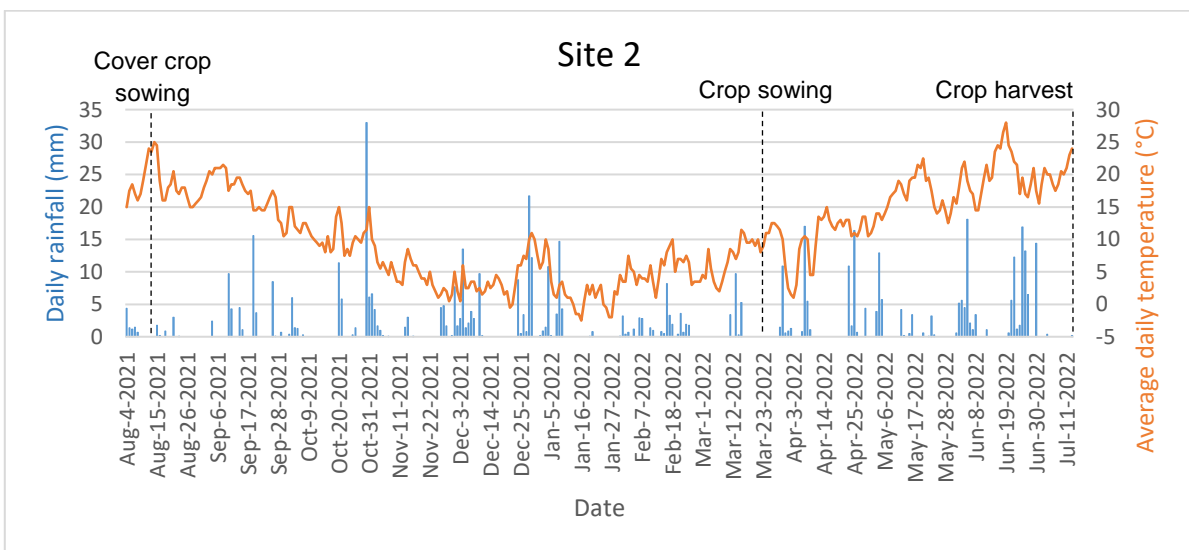
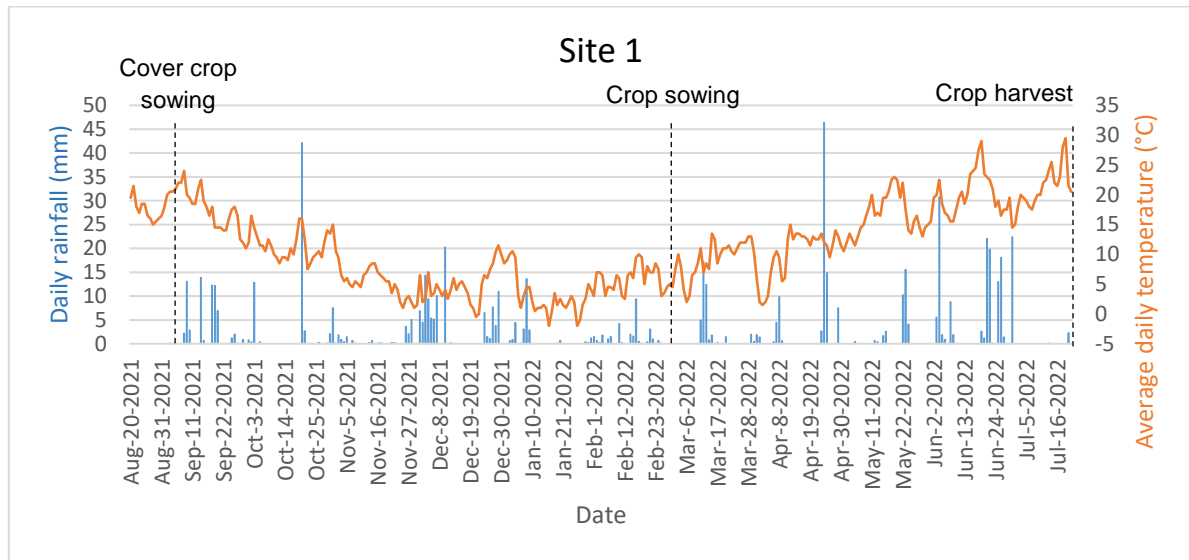
Supplementary materials

Supp. Table 3.1. Main soil characteristics of the three fields of the study located at Corbigny (47°14'51.8"N 3°37'21.4"E, Site 1), Gemeaux (47°27'35.4"N 5°07'46.5"E, Site 2) and Simandre (46°36'25.8"N 5°00'51.8"E, Site 3), eastern France.

	Site 1	Site 2	Site 3
Soil type	Silty-Clay	Calcareous-clay	Sand
Slope (%)	5	2	0
Clay (%)	36.4	24.4	6.3
Silt (%)	51.1	24.3	22.9
Sand (%)	12.5	24.8	69.1
pH	7.9	8	6.1
Organic matter (%)	2.66	4.42	1.75
Carbon (%)	1.54	2.56	1.01
Total nitrogen (%)	0.14	0.22	0.11
Cation Exchange Capacity (CEC, meq/kg)	189.6	182.3	39.4
Soil mineral nitrogen quantity at cover crop sowing (kg/ha)	35	32	19

Supp. Fig. 3.1. Distribution of daily rainfall (mm, blue) and average daily temperature (°C, orange) over the course of the experiment in each site of the study.

Cover crop and crop sowing, as well as crop harvest are indicated with dashed vertical lines.



Supp. Table 3.2. Main field operation and sampling dates implemented in each site of the study.

Field operations are highlighted in orange, soil sampling for mineral nitrogen (N) measurements in blue, weed survey for the estimation of weed density in light green and plant biomass samplings in dark green.

	Site 1	Site 2	Site 3
Soil sampling	July 30, 2021	July 28, 2021	July 28, 2021
Cover crop sowing	September 3, 2021	August 11, 2021	August 25, 2021
Cover crop nitrogen fertilisation	September 4, 2021	August 11, 2021	August 25, 2021
Weed survey	October 5, 2021	September 10, 2021	September 24, 2021
Herbicide (cycloxydime)	October 28, 2021	October 18, 2021	October 18, 2021
Weed survey	October 28, 2021	October 25, 2021	October 26, 2021
Cover crop and weed biomass sampling	October 28, 2021	October 25, 2021	October 26, 2021
Soil sampling	October 28, 2021	October 25, 2021	October 26, 2021
Mulch biomass sampling	January 12, 2022	January 11, 2022	January 13, 2022
Weed survey	February 8, 2022	February 10, 2022	February 9, 2022
Soil sampling	February 23, 2022	February 21, 2022	February 22, 2022
Cover crop grinding	February 24, 2022	February 24, 2022	February 24, 2022
Spring barley sowing	February 27, 2022	March 23, 2022	March 23, 2022
Herbicide (glyphosate)	February 28, 2022	March 22, 2022	March 23, 2022
Weed survey	April 29, 2022	April 28, 2022	April 28, 2022
Crop and weed biomass sampling	June 1, 2022	May 30, 2022	May 31, 2022
Soil sampling	June 1, 2022	May 30, 2022	May 31, 2022
Weed survey	June 9, 2022	June 8, 2022	June 7, 2022
Spring barley harvest	July 21, 2022	July 13, 2022	July 11, 2022

Supp. Table 3.3. Cover crop species and seeding rates used in cover crop mixtures in all sites. Seeding rates were computed as number of seeds m^{-2} = [seeding rate in pure stand / number of species in the mixture * (1000/Thousand-seed weight)] majored by 50%. L: legume cover crop mixture; NL: non-legume cover crop mixture; NL/L: cover crop mixture of legume and non-legume species.

Cover crop species (<i>scientific name</i>)	Seeding rate (number of seeds m^{-2})			Recommended seeding rate in pure stand ($g\ m^{-2}$) [‡]	Thousand-seed weight (g 1000 seeds ⁻¹) [‡]
	NL	L	NL/L		
White mustard cv. Abraham (<i>Sinapis alba</i>)	120		60	0.8	5
Lacy phacelia cv. Stalla (<i>Phacelia tanacetifolia</i>)	265		132	0.6	1.7
Hairy vetch cv. Massa (<i>Vicia villosa</i>)		75	37.5	3	30
Purple vetch cv. Titane (<i>Vicia benghalensis</i>)		75	37.5	4	40

[‡] Cérience (<https://www.cerience.fr/en>)

Supp. Fig. 3.2. Experimental design repeated four times in each of the three sites.

Cover crop and nitrogen fertilisation treatments were completely randomised and replicated two times in each of the four experiments per site. Bare: bare soil control; L: legume cover crop mixture (*i.e.* hairy vetch and purple vetch); NL: non-legume cover crop mixture (*i.e.* white mustard and lacy phacelia); NL/L: cover crop mixture of legume and non-legume species (*i.e.* the four latter species); 0N: 0 kg N ha⁻¹; 50 kg N ha⁻¹ of ammonium nitrate at cover crop sowing.

Bare 0N	Alley	NL 0N	Alley	L 0N	Alley	NL/L 0N
NL/L 50N		Bare 50N		NL 50N		L 0N
L 50N		NL/L 0N		Bare 50N		NL/L 50N
NL 0N		L 50N		NL/L 50N		Bare 0N
NL/L 0N		L 50N		Bare 50N		NL 0N
NL 50N		Bare 0N		NL/L 50N		L 0N
Bare 0N		NL 50N		L 0N		NL/L 0N
L 50N		NL/L 50N		NL 0N		Bare 50N
NL 50N		NL/L 0N		Bare 0N		L 50N
L 0N		Bare 0N		NL 0N		NL/L 50N
Bare 50N		L 0N		NL/L 0N		NL 0N
NL/L 50N		NL 50N		L 50N		Bare 50N
Bare 50N		L 0N		NL/L 0N		NL 50N
NL/L 0N		NL 0N		L 50N		Bare 0N
NL 0N		NL/L 50N		Bare 0N		L 50N
L 0N		Bare 50N		NL 50N		NL/L 50N
Experiment 4	Experiment 3	Experiment 2	Experiment 1			

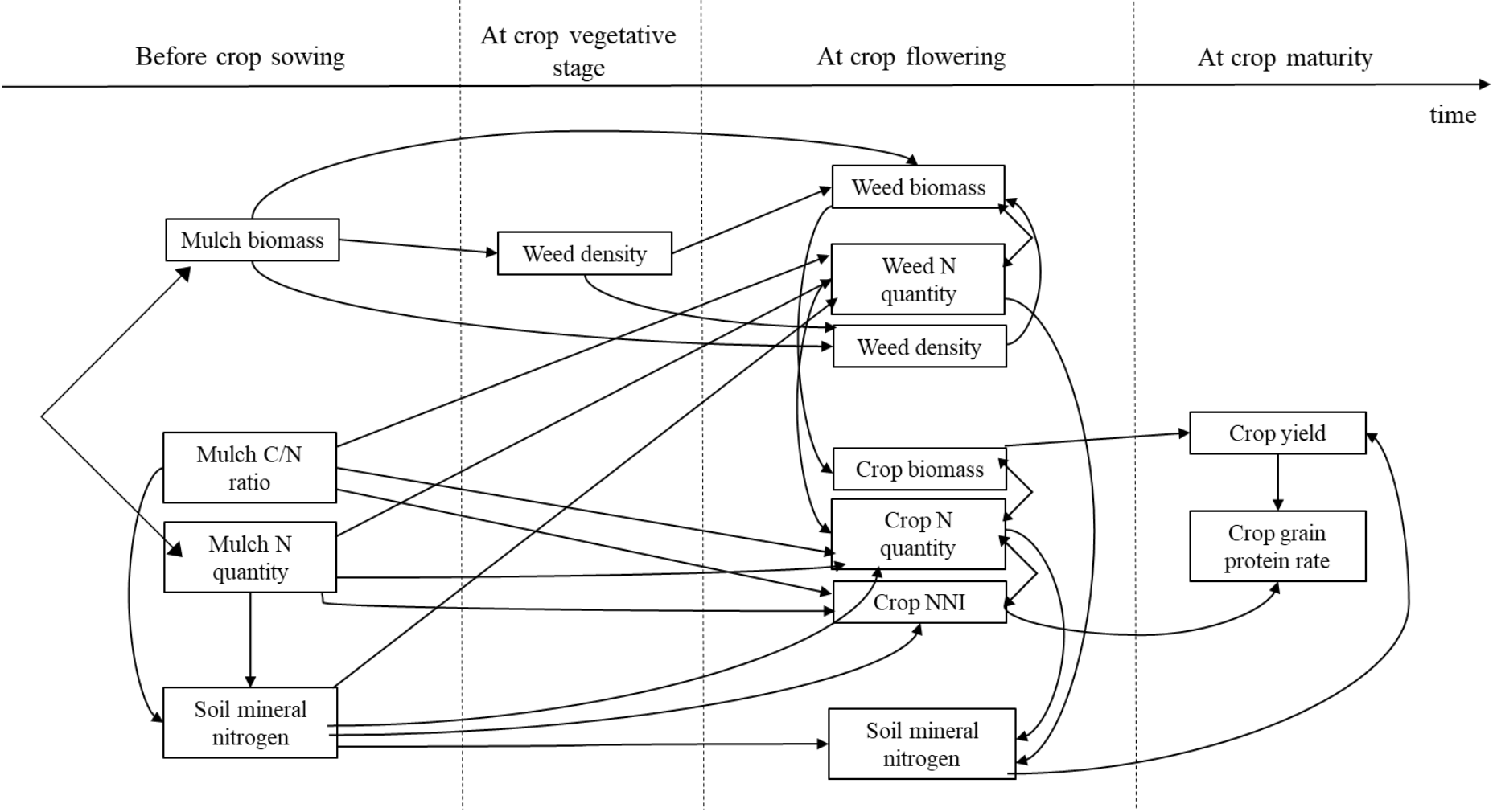
Supp. Table 3.4. Model selection using the dredge function on the regression of crop biomass against weed biomass, site, cover crop treatment, nitrogen fertilisation, and all the interactions between the four latter.

Site and weed biomass were at least included in the model. The model with the lowest AIC was highlighted in bold and retained for the analysis. CC: cover crop treatment; N: nitrogen fertilisation at cover crop sowing; weed_bio: weed biomass (as continuous variable). As the delta AIC between the first and the second most parsimonious models found by the dredge function was almost 2, the first model was retained for the analysis.

Site	CC	N	weed_bio	site:CC	weed_bio:N	site:weed_bio	AIC	delta_AIC
+	+	+	-0.05884	+		+	2270	0
+	+		-0.06693	+		+	2271.7	1.78
+	+	+	-0.05851	+	+	+	2272.1	2.14

Supp. Fig. 3.3. Hypothetical causal relationships between mulch biomass, C/N ratio and nitrogen quantity, soil mineral nitrogen before crop sowing and at crop flowering, weed density at crop vegetative and flowering stages, weed biomass and nitrogen quantity, crop biomass, nitrogen quantity and NNI at crop flowering, and crop yield and grain protein rate at crop maturity.

Direct arrows represented a direct causal relationship and double-headed arrows represented correlations between variables.



Supp. Table 3.5. Models used to compose structural equation modeling.

All response variables were log transformed, and all explanatory variables were scaled to avoid overdispersion issues. Every model was regressed with a random structure considering the experimental design of the study: (1|Site) + (1|Site:experiment) + (1|Site:experiment:N) + (1|Site:experiment:CC) + (1|Site:experiment:N:CC). The same models were performed per site by using a subset of data per site and removing site from the random structure: (1|experiment) + (1|experiment:N) + (1|experiment:CC) + (1|experiment:N:CC).

Crop development stage	Response variables	Explanatory variables
Before crop sowing	soil_mineral_N_sowing	mulch_N_quantity + mulch_CN_ratio
Crop vegetative stage	weed_density_v	mulch_biomass
Crop flowering	Crop_biomass	weed_biomass
	Crop_N_quantity	weed_N_quantity + mulch_N_quantity + mulch_CN_ratio + soil_mineral_N_sowing
	Crop_NNI	mulch_N_quantity + mulch_CN_ratio + soil_mineral_N_sowing
	weed_biomass	weed_density_v + weed_density_fl + mulch_biomass
	weed_N_quantity	mulch_N_quantity + mulch_CN_ratio + soil_mineral_N_sowing
	weed_density_fl	weed_density_v + mulch_biomass
Crop maturity	soil_mineral_N_flowering	soil_mineral_N_sowing + Crop_N_quantity + weed_N_quantity
	Crop_yield	Crop_biomass + soil_mineral_N_flowering
	Crop_protein_rate	Crop_yield + Crop_NNI

Supp. Table 3.6. Distribution families chosen for each generalised mixed effect models regressing either crop biomass, nitrogen quantity, Nitrogen Nutrition Index (NNI), yield and grain protein rate, weed biomass, weed nitrogen quantity and weed density, mulch biomass, mulch nitrogen quantity and C/N ratio, and soil mineral nitrogen measured before crop sowing and at crop flowering against cover crop mixtures, nitrogen fertilisation and site.

Families were chosen to best represent data type.

Variable	Distribution family
Crop biomass	tweedie
Weed biomass	
Weed nitrogen quantity	
Crop yield	
Mulch biomass	
Mulch nitrogen quantity	
Mulch C/N ratio	
Crop nitrogen quantity	gaussian
Crop NNI	
Crop grain protein rate	
Weed density at crop vegetative stage	nbinom2
Weed density at crop flowering	
Soil mineral nitrogen before crop sowing	
Soil mineral nitrogen at crop flowering	

Supp. Table 3.7. ANOVA table (type III Wald Chi-Square tests) highlighting the effect of site, cover crop treatment, nitrogen fertilisation, weed biomass, and the interactions between site and either cover crop or weed biomass on crop biomass sampled at crop flowering.

Results were obtained with a generalised linear mixed effect model.

P-values < 0.05 are highlighted in bold.

Factors	Spring barley biomass		
	χ^2	Df	p-value
Site	317	2	< 0.0001
Cover crop	22.9	3	< 0.0001
Nitrogen fertilisation	4.39	1	0.04
Weed biomass	5.67	1	0.02
Site:Cover crop	55.7	6	< 0.0001
Site:Weed biomass	20.0	2	< 0.0001

Supp. Table 3.8. ANOVA table (type III Wald Chi-Square tests) highlighting the effect of site, cover crop treatment (CC), nitrogen fertilisation (N), and all possible interactions between these three factors on mulch biomass, nitrogen (N) quantity and C/N ratio before cover crop termination, and soil mineral nitrogen measured before crop sowing and at crop flowering.

Results were obtained with generalised linear mixed effect models. P-values < 0.05 are highlighted in bold.

Factors	Mulch biomass			Mulch N quantity			Mulch C/N ratio			Soil mineral nitrogen before crop sowing			Soil mineral nitrogen at crop flowering		
	χ^2	Df	p-value	χ^2	Df	p-value	χ^2	Df	p-value	χ^2	Df	p-value	χ^2	Df	p-value
site	112	2	< 0.0001	81.8	2	< 0.0001	632	2	< 0.0001	106	2	< 0.0001	5	2	0.07
CC	292	3	< 0.0001	522	3	< 0.0001	888	3	< 0.0001	112	3	< 0.0001	2	3	0.50
N	49.9	1	< 0.0001	45.2	1	< 0.0001	10.0	1	0.002	5	1	0.03	2	1	0.21
site:CC	124	6	< 0.0001	269	6	< 0.0001	219	6	< 0.0001	71	6	< 0.0001	5	6	0.56
site:N	26.5	2	< 0.0001	11.8	2	0.003	9.35	2	< 0.0001	1	2	0.51	2	2	0.43
CC:N	13.8	3	0.003	12.9	3	0.005	18.6	3	< 0.0001	6	3	0.12	5	3	0.16
site:CC:N	9.02	6	0.17	12.9	6	0.05	41.6	6	< 0.0001	6	6	0.43	5	6	0.56

Supp. Table 3.9. Pearson correlation coefficients between mulch biomass, mulch C/N ratio, mulch nitrogen quantity and soil mineral nitrogen measured before crop sowing.

	Mulch biomass	Mulch nitrogen quantity	Mulch C/N ratio	Soil mineral nitrogen before crop sowing
Mulch biomass	1	0.87	0.34	0.18
Mulch nitrogen quantity	0.87	1	-0.04	0.23
Mulch C/N ratio	0.34	-0.04	1	-0.002
Soil mineral nitrogen before crop sowing	0.18	0.23	-0.002	1

Supp. Table 3.10. Summary of structural equation modelling in each site of the study.

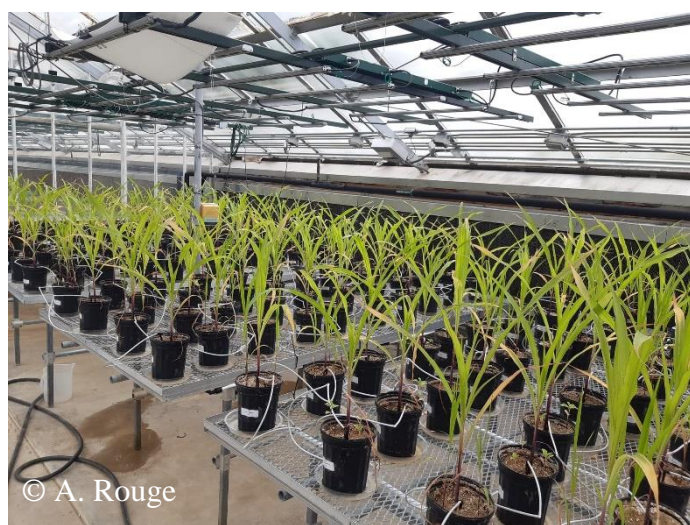
Correlated variables were represented with $\sim\sim$. Standard estimates with asterisks indicate significant effects of explanatory variable on response variable at p-value < 0.05. Green and orange cells indicate positive and negative effects of explanatory variable on response variable.

Crop development stage	Response variable	Explanatory variable	Standard estimate			R ² _m			R ² _c			
			Site 1	Site 2	Site 3	Site 1	Site 2	Site 3	Site 1	Site 2	Site 3	
Before crop sowing	$\sim\sim$ mulch_biomass	$\sim\sim$ mulch_N_quantity	0.98 ***	0.79 ***	0.91 ***							
	soil_mineral_N_sowing	mulch_N_quantity mulch_CN_ratio	-0.15 -0.06	0.32 -0.05	0.29 * -0.02	0.03	0.13	0.09	0.59	0.47	0.60	
At crop vegetative stage	weed_density_v	mulch_biomass	-0.04	0.43 **	-0.05	0.00	0.16	0.00	0.53	0.40	0.55	
At crop flowering	Crop_biomass	weed_biomass	-0.41 *	-0.35 **	0.21	0.17	0.12	0.04	0.28	0.32	0.49	
	$\sim\sim$ Crop_biomass	$\sim\sim$ Crop_N_quantity	0.89 ***	0.71 ***	0.79 ***							
	Crop_N_quantity	weed_N_quantity		-0.22	-0.15	0.20	0.10	0.44	0.29	0.26	0.47	0.40
		mulch_N_quantity		-0.01	0.39 **	0.32 *						
		mulch_CN_ratio		-0.11	-0.15	0.23						
		soil_mineral_N_sowing		0.13	0.33 **	0.28 *						
	$\sim\sim$ Crop_N_quantity	$\sim\sim$ Crop_NNI		0.90 ***	0.82 ***	0.58 ***						
	Crop_NNI	mulch_N_quantity		0.08	0.38 **	-0.07	0.04	0.43	0.38	0.43	0.45	0.68
		mulch_CN_ratio		-0.24	-0.21	-0.40 **						
		soil_mineral_N_sowing		0.03	0.27 *	0.51 ***						
	weed_biomass	weed_density_v		0.23	0.11	0.002	0.05	0.12	0.24	0.42	0.16	0.49
		weed_density_fl		-0.05	0.31 *	0.49 ***						
mulch_biomass			-0.01	-0.003	-0.06							
$\sim\sim$ weed_biomass	$\sim\sim$ weed_N_quantity		0.93 ***	0.90 ***	0.80 ***							
weed_N_quantity	mulch_N_quantity		-0.09	0.07	-0.18	0.01	0.07	0.07	0.46	0.13	0.36	
	mulch_CN_ratio		0.13	-0.24	-0.14							
	soil_mineral_N_sowing		-0.05	-0.03	0.20							
weed_density_fl	weed_density_v		0.13	0.20	0.04	0.04	0.04	0.13	0.42	0.21	0.21	
	mulch_biomass		0.16	-0.06	-0.36 *							
soil_mineral_N_flowering	soil_mineral_N_sowing		-0.18	0.05	0.07	0.06	0.02	0.07	0.53	0.45	0.28	
	weed_N_quantity		-0.01	0.12	-0.10							
	Crop_N_quantity		0.22	0.08	0.23							
At crop maturity	Crop_yield	Crop_biomass	0.47 ***	0.08	0.15	0.24	0.01	0.04	0.63	0.80	0.75	
		N_residue_flowering	0.18	0.01	-0.10							
	Crop_protein_rate	Crop_NNI Crop_yield		0.04 0.33	0.56 *** -0.29 *	0.18 0.22	0.11	0.28	0.07	0.42	0.65	0.52

CHAPITRE 4 : QUANTIFICATION DES EFFETS LONG TERME ET MEDIÉS PAR LE SOL DES COUVERTS D'INTERCULTURE SUR LA COMPETITION CULTURE-ADVENTICES

Pour ce chapitre, j'ai mené une expérimentation en serre en collaboration avec deux chercheurs de Pennsylvania State University durant la troisième année de ma thèse.

J'ai candidaté et obtenu une bourse Fulbright (promotion 2022-2023) pour financer ce projet.



© A. Rouge

J'ai ensuite mené l'analyse des données de ce chapitre et rédigé l'article scientifique correspondant durant la troisième année de ma thèse.

L'article correspondant à ce chapitre est en préparation pour une soumission prochaine dans le journal *Weed Research*.



Alicia Rouge

AWARD CATEGORY

Programme doctorant national

HOME INSTITUTION

INRAE

HOST INSTITUTION

Pennsylvania State University

Soil-mediated effects of cover crops on weed-crop competition

Alicia Rouge ^{a, b}, John M. Wallace ^c, Stéphane Cordeau ^b, Delphine Moreau ^b, Jean-Philippe Guillemin ^b, Carolyn J. Lowry ^c

^a AgroParisTech, F-75005 Paris, France

^b Agroécologie, INRAE, Institut Agro, Univ. Bourgogne, Univ. Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France

^c Plant Science Department, The Pennsylvania State University, University Park, Pennsylvania, USA

RESUME DE L'ARTICLE ET MESSAGES CLES DU CHAPITRE 4

Contexte

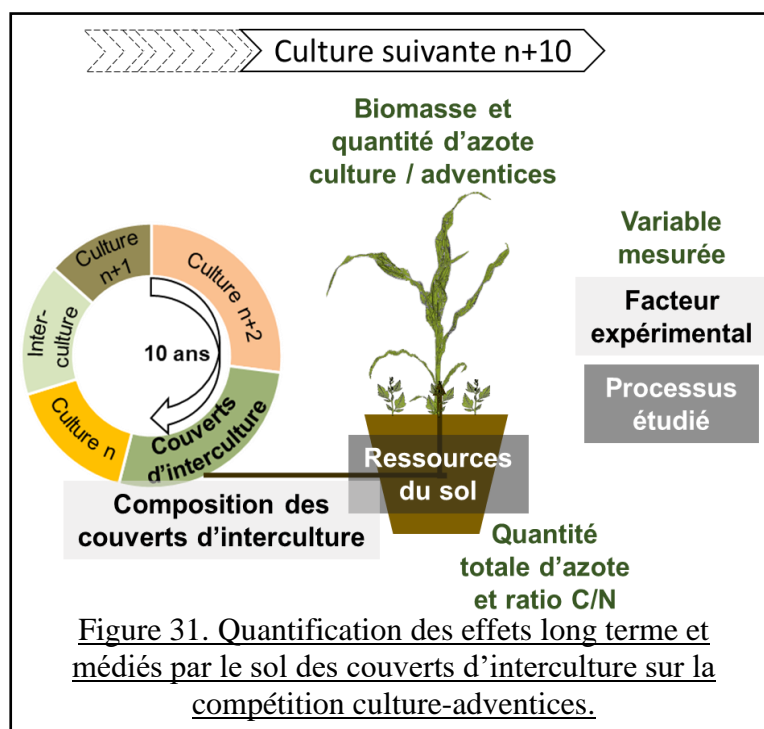
Les couverts d'interculture peuvent affecter les adventices de la culture suivante dans des systèmes de culture sans travail du sol par un effet mulch ou la fourniture d'azote (chapitres 2 et 3). Les effets des couverts d'interculture sur les adventices dans des systèmes labourés sont moins étudiés en raison de l'enfouissement des résidus masquant l'effet mulch. Pourtant, selon la composition des couverts, leur incorporation et la dégradation de leurs résidus dans le sol peuvent modifier la disponibilité en ressources du sol (formes et quantité, définis comme des pools de ressources). La compétition entre culture suivante et adventices étant dépendante de la disponibilité en ressources du sol et de la capacité des plantes à prélever les ressources, augmenter la diversité spécifique et fonctionnelle des couverts d'interculture pourrait diminuer l'intensité de la compétition entre culture suivante et adventices via une augmentation du pool de ressources du sol. Cela serait d'autant plus visible que les espèces diffèrent dans leurs stratégies d'acquisition des ressources (*e.g.* prélèvement d'une forme différente d'azote). Enfin, l'évolution des pools de ressources dans le sol étant potentiellement un processus de longue durée, les couverts pourraient ne l'affecter qu'après plusieurs années d'utilisation.

Question de recherche et hypothèse

Dans quelle mesure les couverts d'interculture impactent-ils la compétition entre culture suivante et adventices via les ressources du sol ? Nous faisons l'hypothèse qu'augmenter la diversité spécifique et fonctionnelle des couverts d'interculture diminue l'intensité de la compétition entre la culture suivante et ses adventices.

Matériel et méthodes

Dans la dernière expérimentation de la thèse, la compétition entre une culture et ses adventices a été étudiée en serre pour observer les effets médiés par le sol de neuf compositions de couvert d'interculture (O, T, CC, FP, FR, C, 3SppN, 3SppM et 6Spp, Tab. 2). La biomasse et la quantité d'azote dans la culture et les adventices ont été mesurées ainsi que la quantité d'azote totale et le ratio C/N du sol dans chaque pot de l'expérimentation en serre (Fig. 31).



Résultats et discussion

L'intensité de la compétition entre culture et adventices n'a pas été réduite par l'augmentation de la diversité spécifique et fonctionnelle des couverts d'interculture testés, invalidant notre hypothèse. La compétition entre culture et adventices a néanmoins varié selon la composition du précédent couvert. Le couvert à 3 espèces incluant deux légumineuses et une céréale a réduit la compétition entre culture et adventice en faveur de la culture, possiblement via la fourniture d'azote. Les processus à l'origine des effets des couverts d'interculture médiés par le sol sur la compétition entre la culture et les adventices n'ont pas été identifiés dans cette expérimentation mais pourraient provenir d'une variation de la vitesse de minéralisation de l'azote en fonction de la composition des couverts et/ou d'une variation de la diversité des pools de ressources. Le traitement des échantillons de sol et le volume des pots utilisés en serre ont potentiellement masqué les effets d'une diversité du pool de ressources en contraignant les plantes à explorer un faible volume de sol et limitant leurs possibilités d'explorer des pools de ressources différents. Nous encourageons les prochaines recherches à tester notre hypothèse au champ, sur une flore adventice diversifiée et dans différents contextes de production pour généraliser les résultats.

Messages clés

- Augmenter la diversité spécifique et fonctionnelle des couverts d'interculture n'a pas diminué l'intensité de la compétition entre culture suivante et adventices.
- Le couvert associant deux légumineuses et une céréale a réduit la compétition entre culture et adventices en faveur de la culture.
- Davantage de recherches sont nécessaires pour identifier les processus à l'origine des effets des couverts sur la compétition entre culture et adventices.
- Tester notre hypothèse en serre, en cultivant les plantes dans un faible volume de sol a peut-être limité les effets des couverts d'interculture sur la compétition entre culture et adventices.
- Tester notre hypothèse au champ, avec des communautés adventices diversifiées et dans différents contextes de production permettrait d'augmenter la généralité des résultats.

ABSTRACT

A better understanding of how farm management practices affect weed-crop competition is needed to reduce crop yield loss to weeds and the negative impacts of herbicides in arable fields. Weed-crop competition is driven by the availability of soil resources (both forms and quantity, which are referred as soil resource pools), and the ability of plants to uptake and use these resources. According to the Resource Pool Diversity Hypothesis (RPDH), increasing the diversity of farm management practices in cropping systems is supposed to increase soil resource pools diversity, and in turn, mitigate weed-crop competition intensity. Despite the growing interest in cover crop mixtures to provide multiple ecosystem services over the past years, our study is the first to test the effect of an increase in cover crop species and functional diversity on weed-crop competition intensity. We hypothesised that according to the RPDH, increasing cover crop species and functional diversity will mitigate weed-crop competition intensity. Using soils collected from a long-term experiment comparing diverse cover crop mixtures (3 or 6 species) to their mono-species cover crop counterparts, we investigated whether the legacy of cover crops into the soil would alter the intensity of competition that two competitive weeds can exert on maize in a greenhouse pot experiment. No relationship between the relative weed-maize competition intensity and cover crop diversity was found, which failed to support our hypothesis. Nevertheless, the cover crop treatments varied in their effects on weed-crop competition intensity, with the cover crop mixture of triticale, Austrian winter pea and crimson clover resulted in the lowest weed-crop competition intensity and highest maize biomass, regardless of the weed species competitor. We did not identify the processes underlying cover crop soil mediated effects on weed-crop competition, but there was some evidence that soil nitrogen mineralisation rate and soil resource pool diversity drove weed-crop competition. Identifying the drivers of weed-crop competition may be complex and we suggest further studies to investigate the RPDH in the field, with diversified weed communities and under various farm management practices.

Keywords: nitrogen, diversity, competition, greenhouse, long-term experiment

1 INTRODUCTION

Weeds are a significant agricultural pest because they compete with the crop for vital resources (*i.e.* light, water, nutrients), thereby decreasing crop yields (Oerke, 2006). Herbicides are the primary method used to control or reduce weed abundance early in a crop growing season. However, the over-reliance on herbicides has led to negative environmental impacts, including a reduction in biodiversity (Wilson et al., 1999), as well as increases in weed biotypes evolving resistance to herbicides every year (Heap, 2023). A better understanding of how farm management practices affect weed-crop competition is needed to reduce crop yield loss to weeds and the negative impacts of herbicides.

Weed-crop competition is driven by the availability of soil resources (forms, quantity), and the ability of plants to uptake and use these resources (*e.g.* resource acquisition strategy, growth rate) (Zimdahl, 2004). Competition intensity between crops and weeds is greater when they are competing for limited soil resources at the same time and in the same space (Violle et al., 2009). Competition intensity between crops and weeds is reduced when they can utilise different forms of nutrients, when timing of resource uptake varies between species, or when species spatially differ in the volume of soil their roots occupy (Violle et al., 2009). The quantity and various forms of resources in the soil (*e.g.* forms of nitrogen include various pools of organic nitrogen, nitrate, nitrite, ammonium, etc), hereafter referred to as ‘soil resource pools’, are dynamic in both space and time, and diversity within soil resource pools are driven by farm management practices such as crop rotation, fertilisation type and quantity, and weed management tactics, which mediate nutrient cycling in the soil.

According to the Resource Pool Diversity Hypothesis (RPDH), increasing cropping system diversity (*e.g.* crop rotation, source of fertility, weed management) will decrease weed-crop competition (*i.e.* the impact of weeds on crop productivity) for soil resources, through an increase of soil resource pool diversity (Smith et al., 2010). Despite no direct test of the RPDH, Smith et al. (2010) found some support for the hypothesis in the agricultural literature by comparing weed-crop competition intensity along a gradient of cropping system diversity with the higher diversified cropping systems being organic cropping systems, characterised by high cash and cover crop diversity and use of green and animal manures, and lower diversified cropping systems being conventional cropping systems, characterised by low crop diversity and synthetic inputs. The authors found that increasing cropping system diversity decreased weed-crop competition intensity presumably through an increased soil resource pool diversity. Similarly, Ryan et al. (2010) reported similar maize yields in organic and conventional cropping systems despite four- to seven-fold greater weed biomass in organic cropping systems. This was attributed by the authors to a higher soil resource availability and crop growth rate in the organic cropping systems. More recently, Menalled et al. (2020) found some evidence that soil nutrient availability and soil microbial diversity drove weed-crop competition but failed to support the RPDH in annual cropping systems.

Looking forward, further studies are needed to test the relative effects of biodiversity-based weed management practices in mitigating weed-crop competition intensity (Petit et al., 2018).

Cover crops, when cultivated during the fallow period between two main cash crops, can provide multiple ecosystem services in agricultural systems, such as increasing soil fertility, reducing nitrate leaching, and suppressing weeds (Blanco-Canqui et al., 2015; Daryanto et al., 2018; Shackelford et al., 2019). However, while many studies showed that cover crops suppress weeds during the cover cropping period (Baraibar et al., 2018a; Rouge et al., 2022; Teasdale et al., 2007), their effects on weeds in the subsequent crop are more variable (Rouge et al., 2023). Previous studies have demonstrated that cover crops limit weed emergence in the subsequent crop in no-till systems, when cover crops are terminated and left on the soil surface as dead mulches (Fisk et al., 2001; Mirsky et al., 2013; Moore et al., 1994). Less is known about cover crop soil-mediated effects on weed-crop competition in tillage-based cropping systems.

Cover crop species contain variable quantities of nutrients and release these nutrients at varying rates (Amsili and Kaye, 2021). For example, *Poaceae* (e.g. rye, oat) and *Brassicaceae* (e.g. canola, forage radish) cover crop species usually show high C/N ratios and low nitrogen concentration in their tissues, resulting in a slower rate of nitrogen mineralisation (Wells et al., 2013). On the opposite, *Fabaceae* cover crop species (e.g. pea, clover), which can symbiotically fix atmospheric nitrogen, usually show low C/N ratios and high nitrogen concentration in their tissues, increasing nitrogen mineralisation into the soil (Marcillo and Miguez, 2017). Recently, Zhang et al. (2022) found that mixing non-legume and legume cover crop species increased soil organic carbon pool diversity compared to their mono-species counterparts. Thus, mixing functionally diverse cover crop species could mitigate weed competitiveness in the subsequent crop through an increase in soil resource pool diversity according to the RPDH (Smith et al., 2010). However, as it has been shown for the increase of soil organic carbon (Poeplau and Don, 2015), soil total nitrogen (Sainju et al., 2003), or the improvement of soil water dynamics (Basche et al., 2016), cover crops may mediate soil resource pools only after several years of implementation in crop rotations.

Despite the growing interest in cover crop mixtures, few studies have examined whether the soil legacy effects that result from cultivating diverse cover crop mixtures over the long term can reduce the intensity of subsequent weed-crop competition, presumably through greater resource pool diversity in the soil. Using soils collected from a long-term annual cropping system experiment comparing diverse cover crop mixtures to their mono-species cover crop counterparts, we investigated whether the soil legacy of cover crops would mediate the intensity of competition that two competitive weeds, can exert on maize in a greenhouse experiment. We hypothesised that increasing cover crop species and functional diversity will mitigate competition exerted by weeds on the subsequent crop according to the RPDH (Fig. 4.1).

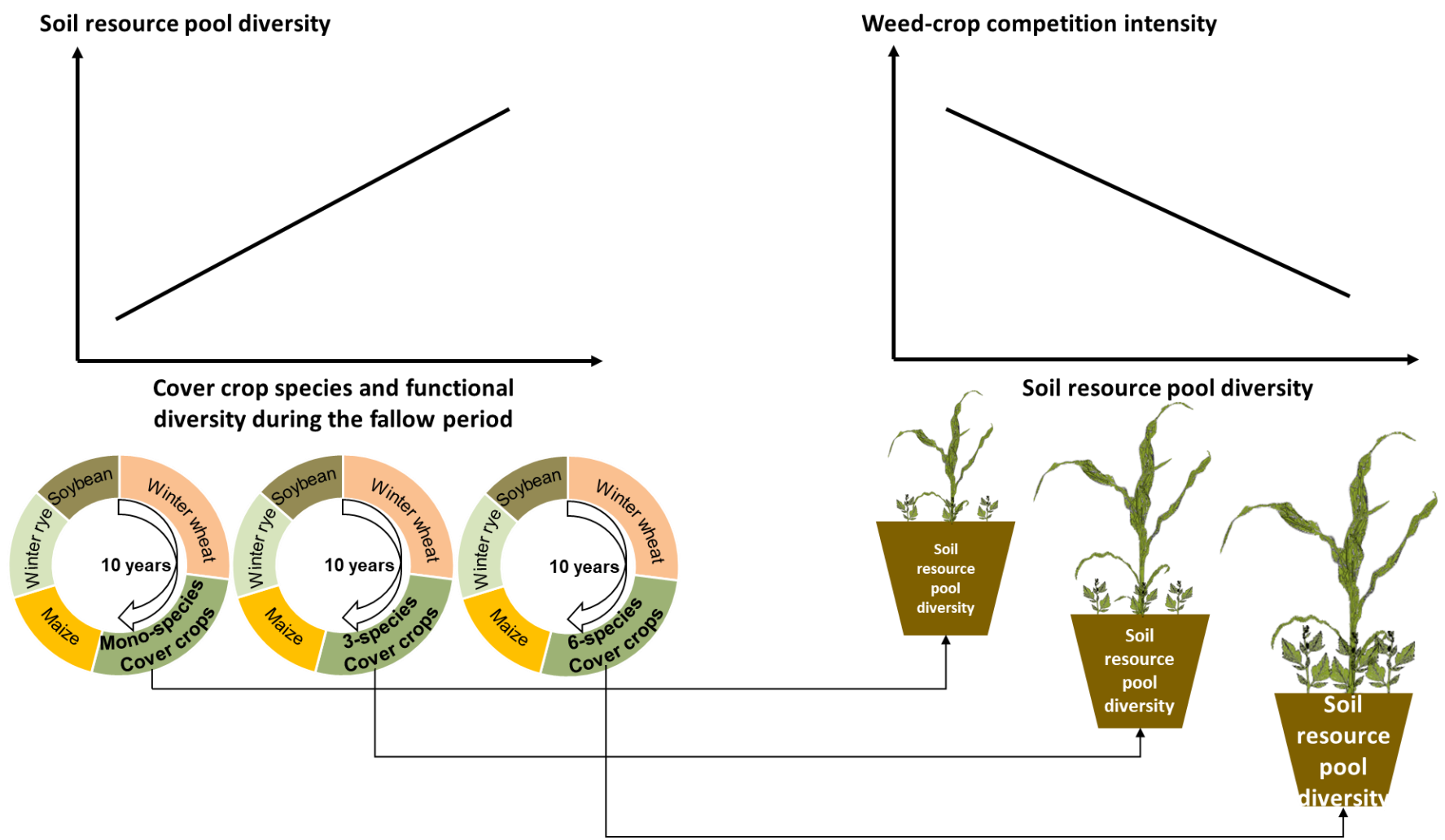


Figure 4.1. Resource pool diversity hypothesis developed by Smith et al. (2010) adapted to cover crop diversity: a higher cover crop diversity during the fallow period is expected to decrease weed-crop competition intensity in the subsequent crop through soil-mediated effects (i.e. an increase of soil resource pool diversity).

2 MATERIAL AND METHODS

2.1 Long-term cover crop field experiment

To examine cover crop soil-mediated effects on weed-crop competition, we utilised a long-term (10 years) organic field experiment testing different cover crop treatments, varying in cover crop species richness and functional diversity (6 mono-species cover crops and 5 cover crop mixtures described in Supp. Table 4.1, and bare soil). Cover crops are sown after winter wheat, and incorporated into soil before maize in a three-year wheat-maize-soybean rotation (Fig. 4.2). This rotation experiment has been established in 2012 at the Pennsylvania State University Russell E. Larson Agricultural Research Center, Rock Springs, Pennsylvania (40°43'N, 77°55'W). Soils at the experimental location are a Murrill channery silt loam (fine-loamy, mixed, semiactive, mesic Typic Hapludult) with a 0-3% slope. The average annual precipitation is 975 mm and mean monthly temperatures range from -3°C in January to 22°C in July.

Every cover crop treatment is established in a randomized, full-entry complete block design (4 blocks) (Supp. Fig. 4.1). Cover crops were implemented four times in the rotation from 2012 (start of the experiment) and our experiment (2021-2022). Cover crop diversity is the only manipulated factor affecting soil resource pool diversity because the crops and cover crops are managed the same in every other factor throughout the crop rotation (Supp. Table 4.2). Daily precipitation and average daily temperature during the 2021-2022 cover cropping period, *i.e.* before the beginning of the greenhouse experiment, can be found in Supp. Fig. 4.2.

2.2 Greenhouse experiment

Six days after cover crop ploughing in 2022, soil samples (0-15 cm depth) were randomly collected within each of the 9 cover crop treatments chosen for our greenhouse experiment, in three of the four blocks of the field experiment (Fig. 4.2). The fourth block of the field experiment was excluded because of substantial cover crop winter injury. The 9 cover crop treatments were selected to explore species richness and functional diversity gradients (Table 4.1). Two grass, two brassica and two legume mono-species cover crops were compared to three cover crop mixtures: one was composed of three species, *i.e.* two legumes and a grass, the second was composed of three species, *i.e.* one of each botanical family, and the last one was composed of six species, *i.e.* every species cultivated in mono-species cover crop. Both species richness and functional diversity increased in mono-species cover crops, 3-species cover crop mixtures, and 6-species cover crop mixture. Soil samples were kept at 4°C in the shade approximately one month until the greenhouse experiment was initiated (Fig. 4.2).

Soils collected from individual plots were passed through a 4 mm sieve, combined with perlite (3:1 v/v ratio of soil:perlite), and then used to fill six pots (3.785 L) per field plot (Fig. 4.2). We used maize (cv. Master Choice 3890) and two common and problematic annual weed species in maize to evaluate cover crop legacy effects on weed-crop competition: a grass, *Setaria faberi* Herrm. (giant foxtail) and a broadleaf, *Amaranthus hybridus* L. (smooth pigweed).

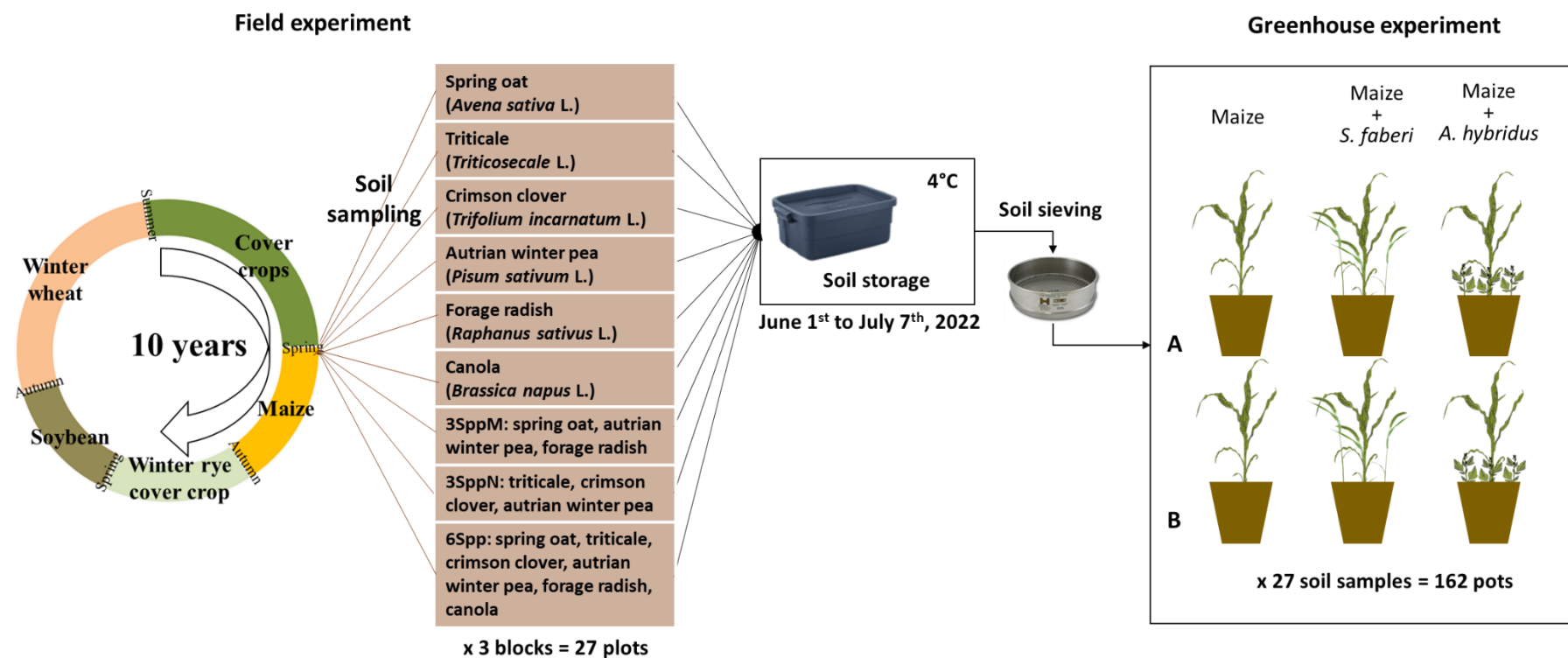


Figure 4.2. Greenhouse experimental set-up.

Soil samples (n=27) were randomly collected in each cover crop treatment (n=9) and block (n=3) of the long-term field experiment. Each soil sample was kept at 4°C and then used to fill 6 pots after soil sieving. Each pot was either planted with an individual maize alone, maize + *Setaria faberi* or maize + *Amaranthus hybridus*. These latter treatments were repeated 2 times (A and B) per soil sample for a total of 162 pots in the greenhouse.

Table 4.1. Main characteristics of the cover crop species chosen for the experiment.

Cover crop treatments were ranked according to diversity gradients. Biological and functional characteristics of cover crops were found in papers characterising cover crop species (Amsili and Kaye, 2021; Hudek et al., 2022; Tribouillois et al., 2015).

	Cover crop treatment (<i>scientific name</i>)	Botanical family	Species richness	Number of functional groups	Biological and functional characteristics
Cover crop diversity gradient	Spring oat (<i>Avena sativa</i> L.)	<i>Poaceae</i>	1	1	Fibrous, dense and deep root system / allelopathic plant / high C/N ratio / slow residue decomposition / highly productive / erect stem / 50 to 150 cm high / fine leaves / winter kill
	Triticale (<i>Triticosecale</i> L.)	<i>Poaceae</i>	1	1	Fibrous, dense and deep root system / high C/N ratio / slow residue decomposition / highly productive / erect stem / tillering capacity / winter-hardy
	Canola (<i>Brassica napus</i> L.)	<i>Brassicaceae</i>	1	1	Taproot / erect stem / 1 m high / high C/N ratio / slow residue decomposition / winter-hardy
	Forage radish (<i>Raphanus sativus</i> L.)	<i>Brassicaceae</i>	1	1	Taproot / erect stem / 50-80 cm high / large leaves / high C/N ratio / slow residue decomposition / winter kill
	Crimson clover (<i>Trifolium incarnatum</i> L.)	<i>Fabaceae</i>	1	1	Taproot / erect stem / 20-50 cm high / large leaves / symbiotic N fixation / low C/N ratio / fast residue decomposition / winter-hardy
	Austrian winter pea (<i>Pisum sativum</i> L.)	<i>Fabaceae</i>	1	1	Shallow taproot / climbing / symbiotic N fixation / low C/N ratio / fast residue decomposition / winter kill
	3SppN	<i>Poaceae and Fabaceae</i>	3	2	Mix of crimson clover, Austrian winter pea and Triticale characteristics
	3SppM	<i>Poaceae, Brassicaceae and Fabaceae</i>	3	3	Mix of spring oat, Austrian winter pea and forage radish characteristics
	6Spp	<i>Poaceae, Brassicaceae and Fabaceae</i>	6	3	Mix of all species characteristics

Seeds for both weed species were collected in the fall of 2021 in fields adjacent to the long-term cover crop field experiment described in section 2.1. Seeds were then separated from chaff, stratified at 4°C in moist and dark conditions to break dormancy. Each pot of the greenhouse experiment was composed of either one maize plant, one maize plant + three *S. faberi* plants or one maize plant + three *A. hybridus* plants (Fig. 4.2). These latter treatments were replicated 6 times (2 replications per soil sampled in each of the 3 blocks of the field experiment) for a total of 162 pots. To ensure we had at least one maize plant per pot, we sow two maize seeds per pot in the centre, and thinned to one plant immediately upon maize emergence. Weed seeds were planted in three locations around the central maize plant, with 10 seeds per location and weed seedlings were thinned so that pots had three weed plants each.

Pots were irrigated daily throughout the experiment with automatic irrigation, which was programmed to minimize hydric stress and leaching from the pot. The greenhouse was lightened with LED lights, providing 6 mols of photosynthetically active radiation per day during 16 hours, to minimize competition for light.

2.3 Plants and soil assessments

Maize and weed aboveground dry biomass were used as an indicator of relative competition (Trinder et al., 2021). It was measured by sampling and separating maize and weed shoots 55 days after the greenhouse experiment was initiated, oven-drying at 60°C for 7 days and weighing dry matter biomass.

Crop and weed competition intensity was assessed by calculating a competition index (Weigelt and Jolliffe, 2003) based on the measured aboveground dry biomass of maize grown alone and with each weed species. Relative competition intensity (RCI) (Grace, 1995) was calculated at the pot level as follows:

$RCI = \frac{(P_{mono} - P_{mix})}{P_{mono}}$, where P_{mono} is the aboveground biomass (g) of maize grown alone and P_{mix} the biomass (g) of maize grown with *S. faberi* or *A. hybridus*.

$RCI = 0$ means that maize biomass was the same whether grown alone or with weeds. $RCI > 0$ and < 0 indicate higher and lower maize biomass when maize was grown alone rather than with weeds, respectively. The higher RCI, the higher the competitive effect of weeds on maize.

To identify whether weeds competed with maize for soil nitrogen in each cover crop treatment, total carbon and nitrogen concentrations into the soil used to fill the pots, and nitrogen quantity in plants were assessed. Soil, maize and weed total carbon and nitrogen concentrations were measured using the elemental organic combustion UNICUBE Analyzer (Elementar, Germany), after grinding the samples to 1 mm fineness. Plant nitrogen quantity was then calculated by multiplying plant aboveground biomass by plant nitrogen concentration.

Finally, to explain potential soil-mediated effects of cover crops on weed-crop competition intensity, we measured cover crop (per species) and weed (all species) fall (November 11, 2021) and spring (May 11, 2022) aboveground biomass in the field, with three 0.25 m² quadrats per plot. Cover crop (per species) and weed (all species) biomass were oven-dried at 60°C for 7 days, and the dry matter biomass was weighed and averaged at the cover crop treatment level in both the fall and spring periods.

2.4 Statistical analysis

Statistical analyses were performed with the R software version 4.2.1 (R Core Team 2020).

To test our hypothesis that increasing cover crop species and functional diversity will mitigate competition exerted by weeds on the subsequent crop according to the RPDH, we first regressed the relative competition intensity (RCI), between maize and each weed species competitor, against cover crop diversity (1, 3 or 6 cover crop species), weed species competitor (factor accounting for 2 levels: *S. faberi* and *A. hybridus*), and their interaction. Then, the relative competition intensity between maize and each weed species competitor was analysed in every cover crop treatment by regressing RCI against cover crop treatment, weed species competitor, and their interaction.

To identify in which extent each weed species competitor affected maize growth in our cover crop treatments, (1) maize biomass and nitrogen quantity were regressed against weed species competitor (factor accounting for 3 levels: maize grown alone, maize grown with *S. faberi* and maize grown with *A. hybridus*), cover crop treatment, and their interaction, and (2) weed biomass and nitrogen quantity were against weed species competitor (factor accounting for 2 levels: maize grown with *S. faberi* and maize grown with *A. hybridus*), cover crop treatment, and their interaction.

Finally, to identify whether weed-crop competition was affected by cover crop treatments through varying soil resource availability, (1) the proportion of each cover crop species and weeds in each cover crop treatment, both in the fall and in the spring, was determined, (2) total nitrogen concentration and C/N ratio of soils samples used for the greenhouse experiment were regressed against cover crop treatment, and (3) RCI was regressed against soil nitrogen concentration, C/N ratio, weed species competitor, and the interaction between the three latter.

All the regressions were done with generalised linear mixed effect models, available in the R 'glmmTMB' package (Brooks et al., 2017) with cover crop treatment nested in block as a random structure (1|block:covercrop_treatment). Maize biomass and weed biomass and nitrogen quantity, were regressed with a tweedie family and a log link function, and maize nitrogen quantity and RCI with a gaussian family without identity link according to the data distributions. Significance of effects were determined through Type III Wald Chi-Square tests using the function Anova of the R 'car' package (Fox et al., 2020). Contrasts were adjusted using the R 'emmeans' package (Lenth, 2021).

3 RESULTS

3.1 Cover crop legacy effects on weed-maize competition intensity

The relative competition intensity (RCI) between maize and weeds was not affected by cover crop diversity ($\chi^2 = 0.01$; p-value = 0.93), nor the interaction between cover crop diversity and weed species competitor ($\chi^2 = 0.01$; p-value = 0.94). Thus, no relationship between cover crop diversity and RCI was found, neither when maize was grown with *S. faberi* nor with *A. hybridus* (Fig. 4.3).

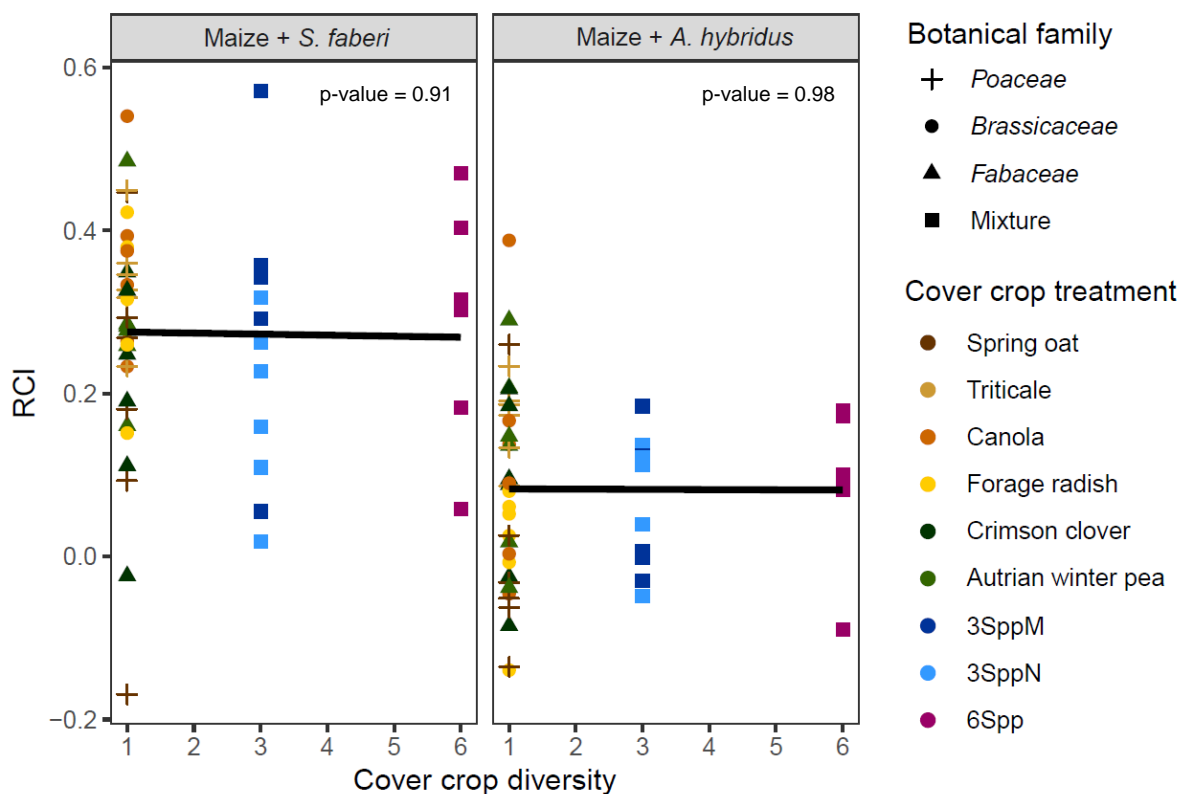


Figure 4.3. Effect of cover crop diversity on the relative competition intensity (RCI, unitless) between maize and each weed species competitor (*i.e. Setaria faberi* and *Amaranthus hybridus*).

Botanical families and cover crop treatments are graphically distinguished with different shapes and colors, respectively. P-value < 0.05 indicates a slope different from zero.

3SpM: cover crop mixture of Spring oat, Austrian winter pea and Forage radish;
 3SpN: cover crop mixture of Crimson clover, Austrian winter pea and Triticale; 6Spp: cover crop mixture of all species tested.

RCI between maize and weeds was affected by cover crop treatment and weed species competitor, but not their interaction (Supp. Table 4.3). On average across cover crop treatments, RCI was higher when maize was grown with *S. faberi* (27%) than with *A. hybridus* (8%). When maize was grown with *S. faberi*, RCI was the highest in triticale and canola cover crop treatments (36 and 34%, respectively), and the lowest in 3SppN, spring oat, and crimson clover cover crop treatments (18, 19 and 20%, respectively) (Fig. 4.4). Despite very low RCI when maize was grown with *A. hybridus*, RCI was the highest in triticale (17%) and the lowest in forage radish and spring oat (1 and 0.1%, respectively) (Fig. 4.4).

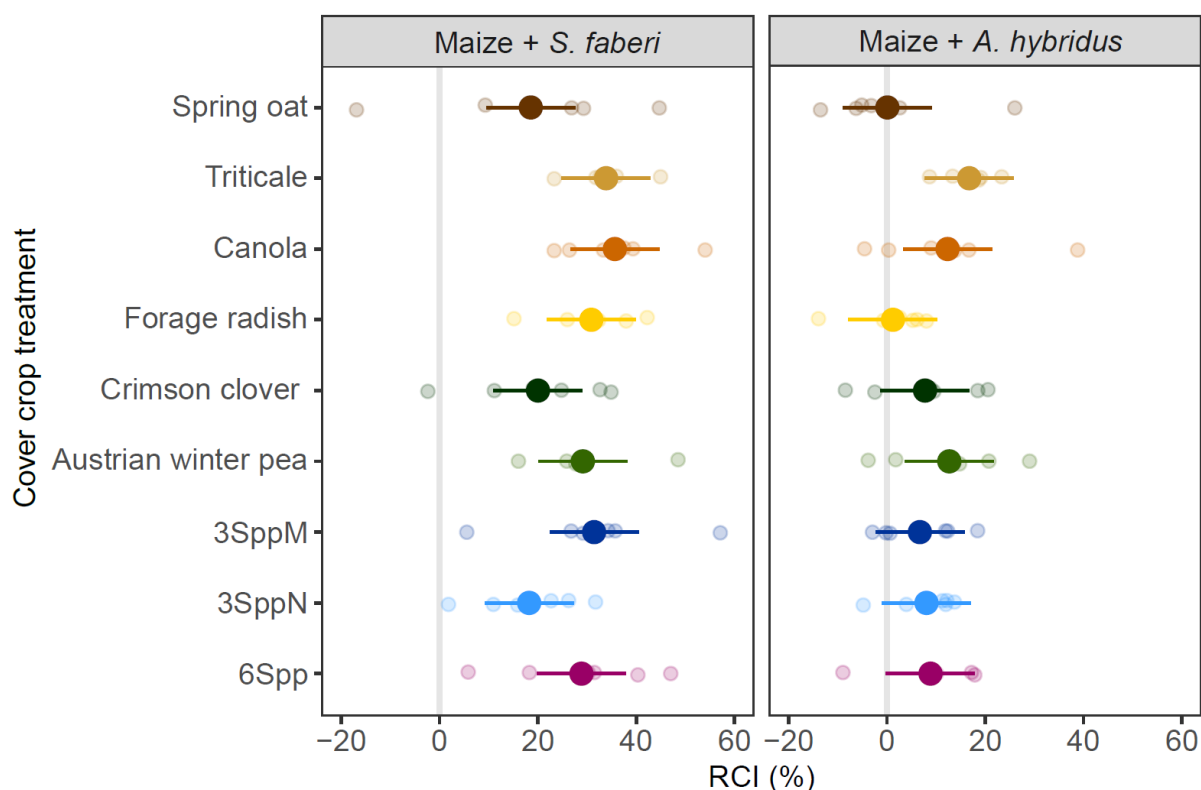


Figure 4.4. Variation of the relative competition intensity (RCI, %) between maize and each weed species competitor (i.e. *Setaria faberi* and *Amaranthus hybridus*) for every cover crop treatment.

Means RCI are indicated with bold dots, confidence intervals with bars, and row data with clear little dots. 3SppM: cover crop mixture of Spring oat, Austrian winter pea and Forage radish; 3SppN: cover crop mixture of Crimson clover, Austrian winter pea and Triticale; 6Spp: cover crop mixture of all species tested.

3.2 Cover crop legacy and weed species effects on maize growth

Biomass and nitrogen quantity of *S. faberi* and *A. hybridus* grown with maize differed, but it did not differ by crop treatments (Supp. Table 4.3). On average across cover crop treatments, *S. faberi* biomass and nitrogen quantity (84 mg and 0.7 mg N) were higher compared to *A. hybridus* (12 mg and 0.3 mg N).

Maize biomass and nitrogen quantity varied by cover crop treatment and weed species competitor as sole factors, and only maize biomass was affected by the interaction between both factors (Supp. Table 4.3). *S. faberi* reduced maize biomass and nitrogen quantity in all the cover crop treatments, on average from 28 to 31% (Table 4.2). *A. hybridus* significantly reduced maize biomass only in triticale (-17%), canola (-13%) and Austrian winter pea (-15%) cover crop treatments, and did not affect maize nitrogen quantity (Table 4.2). Maize biomass and nitrogen quantity showed the highest values in the 3-species legume-based cover crop treatment (3SppN), either when maize was grown alone or with the weed species competitors (Table 4.2).

Grown alone, maize biomass was significantly lower in grass cover crop treatments (spring oat and triticale) than in 3SppN, and maize nitrogen quantity significantly lower in grass, brassica (forage radish and canola) and the 3-species cover crop treatment (3SppM) than in 3SppN (Table 4.2). Grown with *S. faberi*, maize biomass and nitrogen quantity were significantly lower in all the cover crop treatments, except legume mono-species cover crops (crimson clover and Austrian winter pea), than in 3SppN (Table 4.2). Grown with *A. hybridus*, maize biomass and nitrogen quantity were significantly lower in grass and canola cover crop treatments than in 3SppN (Table 4.2).

3.3 Soil resource availability effects on weed-crop competition

Total biomass (cover crop and weeds) in the field varied among cover crop treatments, and between fall and spring in each cover crop treatment (Supp. Fig. 4.3). Crimson clover and Austrian winter pea were the most productive cover crop species in the fall (2.9 and 2.4 t ha⁻¹, respectively, when grown alone). Spring oat, forage radish, Austrian winter pea and to a lower extent crimson clover biomass were drastically reduced between fall and spring (-1.7, -1.6, -2.4 and -1.6 t ha⁻¹, respectively, when grown alone). However, triticale and canola biomass increased between fall and spring (+0.8 and +0.7 t ha⁻¹, respectively, when grown alone). The 3SppN cover crop treatment resulted in the higher total biomass in the spring (> 4 t ha⁻¹), with a high proportion of triticale (~ 2.5 t ha⁻¹) and crimson clover (~ 1.2 t ha⁻¹).

Total nitrogen concentration measured in soils before starting the greenhouse experiment varied by cover crop treatment ($\chi^2 = 24$; p-value = 0.002), but soil C/N ratio did not ($\chi^2 = 8$; p-value = 0.41). Soil total nitrogen concentration was the highest in 3SppN and Austrian winter pea cover crop treatments, and was significantly lower than these cover crop treatments only in triticale (Table 4.3).

Finally, RCI between maize and weeds was not affected by soil nitrogen concentration nor C/N ratio as sole factors ($\chi^2 = 2$; p-value = 0.16 and $\chi^2 = 0.002$; p-value = 0.96, respectively), nor by their interaction ($\chi^2 = 0.08$; p-value = 0.78), nor by their interaction with weed species competitor ($\chi^2 = 0.69$; p-value = 0.41).

Table 4.2. Average (and standard error) of maize biomass (mg) and nitrogen quantity (mg N) measured at biomass sampling in every pot of the greenhouse experiment.

Uppercases (in red) compare maize biomass and nitrogen quantity by weed crop combination (*i.e.* maize alone, maize + *Setaria faberi* and maize + *Amaranthus hybridus*) in each cover crop treatment. Lowercases (in green) compare maize biomass and nitrogen quantity by cover crop treatment in each weed crop combination. Treatments sharing the same letter are not significantly different at p-value < 0.05. 3SppM: cover crop mixture of Spring oat, Austrian winter pea and Forage radish; 3SppN: cover crop mixture of Crimson clover, Austrian winter pea and Triticale; 6Spp: cover crop mixture of all species tested.

Cover crop treatment	Maize biomass			Maize nitrogen quantity		
	Maize	Maize + <i>S. faberi</i>	Maize + <i>A. hybridus</i>	Maize	Maize + <i>S. faberi</i>	Maize + <i>A. hybridus</i>
Spring oat	318 (36) A b	248 (28) B cd	308 (34) A bc	2.24 (0.17) A bc	1.46 (0.17) B c	2.27 (0.17) A bc
Triticale	333 (37) A b	218 (25) C d	277 (31) B c	2.15 (0.17) A c	1.38 (0.17) B c	1.96 (0.17) A c
Canola	356 (39) A ab	225 (26) C d	308 (34) B bc	2.15 (0.17) A c	1.42 (0.17) B c	2.30 (0.17) A bc
Forage radish	368 (41) A ab	249 (28) B bcd	362 (40) A abc	2.54 (0.17) A bc	1.47 (0.17) B c	2.44 (0.17) A ab
Crimson clover	426 (47) A ab	340 (38) B ab	393 (43) A ab	2.68 (0.17) A ab	2.02 (0.17) B ab	2.44 (0.17) A ab
Autrian winter pea	430 (47) A ab	311 (35) C abc	366 (41) B abc	2.70 (0.17) A ab	2.00 (0.17) B ab	2.59 (0.17) A ab
3SppM	384 (42) A ab	253 (29) B bcd	357 (39) A abc	2.54 (0.17) A bc	1.73 (0.17) B bc	2.60 (0.17) A ab
3SppN	472 (51) A a	385 (42) B a	430 (47) A a	3.07 (0.17) A a	2.35 (0.17) B a	2.90 (0.17) A a
6Spp	394 (43) A ab	281 (32) B bcd	357 (39) A abc	2.69 (0.17) A ab	1.84 (0.17) B bc	2.49 (0.17) A ab

Table 4.3. Average (and standard error) of soil nitrogen concentration (%) and carbon/nitrogen (C:N) ratio measured before the greenhouse experiment set-up in every cover crop treatment.

Letters compared either soil nitrogen concentration or soil C:N ratio among cover crop treatments. Treatments sharing the same letter are not significantly different at p-value < 0.05. 3SppM: cover crop mixture of Spring oat, Austrian winter pea and Forage radish; 3SppN: cover crop mixture of Crimson clover, Austrian winter pea and Triticale; 6Spp: cover crop mixture of all species tested.

Cover crop treatment	Soil nitrogen concentration (%)	Soil C/N ratio
Spring oat	0.09 (0.005) ab	15.1 (0.43) a
Triticale	0.07 (0.004) b	15.6 (0.45) a
Canola	0.08 (0.004) ab	15.6 (0.44) a
Forage radish	0.08 (0.004) ab	15.5 (0.44) a
Crimson clover	0.08 (0.004) ab	15.2 (0.43) a
Autrian winter pea	0.10 (0.005) a	14.9 (0.42) a
3SppM	0.09 (0.005) ab	15.0 (0.43) a
3SppN	0.10 (0.005) a	14.7 (0.42) a
6Spp	0.09 (0.005) ab	14.3 (0.41) a

4 DISCUSSION

No relationship between RCI and cover crop diversity was found in our experiment, neither when maize was grown with *S. faberi* nor with *A. hybridus*, which fails to support our hypothesis that increasing cover crop species and functional diversity will mitigate competition exerted by weeds on the subsequent crop according to the RPDH. Potential explanations of the lack of support for our hypothesis could be that: 1) increasing cover crop diversity did not increase soil resource pool diversity, or the magnitude of variation in soil resource pool diversity was not sufficient to affect weed-crop competition, 2) greenhouse experiments may be insufficient to test the RPDH, and 3) the magnitude of weed-crop competition within our study was not sufficient to detect an effect of resource pool diversity.

4.1 Does cover crop diversity increase soil resource pool diversity?

While we measured soil total nitrogen and carbon concentrations in our experiment, we did not test the diversity of these resources. Testing soil resource pool diversity would have included the evaluation of cover crop treatments for variation in soil microbial diversity, soil chemistry/chemical compounds in soil (*e.g.* forms of nitrogen, such as variation in amino acid or other compounds in the soil), or variation in soil physical structure such as stable aggregate size. Conducting these analyses on the field soil we used within our greenhouse pots was outside the scope of our experiment. However, previous research on the long-term cover crop field experiment showed that soils within our cover crop treatments can differ in microbial communities as well as soil composition of physiochemical pools of soil organic carbon, which suggest that the soil from the long-term cover crop diversity experiment do vary in soil resource pools. In fact, Cloutier et al. (2020) showed in 2014, four year after the beginning of the experiment that the 3SppN cover crop treatment, and in a lesser extent the 6Spp cover crop treatment, contained greater microbial diversity compared to their mono-species counterparts. Recently, Zhang et al. (2022) showed that the 3SppM cover crop treatment did not increase total soil organic carbon stocks compared to its mono-species counterparts. However, the proportion of plant-derived carbon in particulate organic matter was higher in triticale and canola cover crops, crimson clover resulted in higher accumulation of microbial-derived carbon in mineral-associated organic matter, and the cover crop mixture of the three latter species resulted in a higher concentration of plant-derived compounds in particulate organic matter and a greater accumulation of microbial-derived carbon in mineral-associated organic matter compared to mono-species cover crops. Therefore, while we did not directly measure the diversity of soil resources in our experiment, there is some evidence from previous studies that suggests increasing cover crop diversity increased soil resource diversity.

Previous studies reported that weed-crop competition can be driven by soil resource availability and microbial diversity (Menalled et al., 2020; Ryan et al., 2010). While there is some evidence suggesting that soil carbon pools (Zhang et al., 2022) and soil microbial composition were more diverse in cover crop mixtures than in mono-species cover crops, mixtures did not result in

lower weed-crop competition intensity than mono-species cover crops in our experiment. One explanation is that the magnitude of difference in soil resource pool diversity between mixtures and mono-species cover crops was not sufficient to measurably affect weed-crop competition intensity. Within the long-term cover crop experiment, the cover crop treatments only occur once in every three years of the crop rotation, and therefore the cover crop treatments were in place only four times over the course of the study thus far, which could be lower than the time needed to mediate processes that affect soil resource pools (Basche et al., 2016; Poeplau and Don, 2015). Additionally, intensive tillage was done every year and may have homogenised soil resource pools compared to if the study had occurred in a no-till system.

4.2 Can the effects of soil resource pool diversity on crop-weed competition be tested in the greenhouse?

Greenhouse experiments are valuable in that they enable one to control for more external factors compared to field experiments. However, to our knowledge, ours is the second experiment that used field soil collected from a crop diversity gradient in annual cropping systems to test the effect of soil resource pool diversity on weed-crop competition in a greenhouse. The previous study also failed to find support for the RPDH (Menalled et al., 2020). Perhaps the very nature of experimental conditions in the greenhouse may inhibit the detection of effects from soil resource pool diversity. For example, prior to setting-up our greenhouse experiment, the soil was sieved and combined with perlite, both of which were necessary to improve infiltration, drainage, and overall quality of the growing media within the greenhouse pots. However, soil processing may have lowered the cover crop legacy effects on diversity of resource pools within the soil, *e.g.* by altering soil structure and/or microbial communities. Additionally, greenhouse pots restricted both horizontal and vertical root growth. And according to the RPDH, for diverse resource pools to alleviate competition, soil not only must contain a diversity of soil resources, but the competing plant species must differ in resource acquisition or foraging strategies. Therefore, potential differences among plant species that enable them to occupy diverse niches in how they forage for soil resources may have been limited within pots.

4.3 Was the magnitude of weed-crop competition intensity sufficient to test the RPDH?

It is possible that to find support for the RPDH, one needs a higher level of weed-crop competition intensity than occurred within our experiment. Maize competed with two weed species: a grass, *S. faberi* which is likely to have similar resource acquisition strategies to maize, and a broadleaf, *A. hybridus*, which most likely differs from maize in its resource acquisition strategy. Thus, according to Smith et al. (2010), the slope of the relationship between weed-crop competition intensity and cover crop diversity was expected to be steeper when maize was with *A. hybridus* compared to *S. faberi*. However, *A. hybridus* did not grow well in the greenhouse experiment (*i.e.* low biomass and nitrogen quantity), resulting in lower competition intensity with maize than expected. Reduced light levels in the greenhouse likely reduced plant growth rates, while likely more negatively affected the small seeded *A. hybridus* which took a

long time to establish and did not compete with maize at the levels we expected. Maize, with larger seeds, probably established first and highly competed *A. hybridus* in our study (Moles and Westoby, 2004). *S. faberi* did suppress maize regardless of the cover crop treatment. But as *S. faberi* and maize are both grasses, they likely did not differ as much in resource acquisition strategies, which could have decreased the slope of the relationship between weed-crop competition intensity and cover crop diversity (Smith et al., 2010). Testing the RPDH with more competitive grass and broadleaf weed species that had more similar seed size to maize and at higher seedling density may have given more support for the hypothesis.

4.4 Potential alternative drivers of weed-crop competition

Despite finding no relationship between cover crop diversity and weed-crop competition in our study, weed-crop competition did vary across the cover crop treatments. While we only measured soil total nitrogen and carbon into our soil samples, and we did not find a relationship between weed-crop competition intensity and soil total nitrogen quantity nor C/N ratio, we suggest that weed-crop competition was driven by cover crop nitrogen release. In fact, cover crop treatments may have varied in nitrogen mineralisation rates and nitrogen release to crop and weeds. In our study, the 3SppN cover crop treatment (composed of triticale, Austrian winter pea and crimson clover) resulted in the lowest competition intensity between each weed and maize and the highest maize biomass whether maize grown alone or with *S. faberi* and *A. hybridus*. This could be attributed to the greater cover crop biomass in the spring and the higher total nitrogen concentration measured in soils where 3SppN were implanted. Similarly, Wells et al. (2013) observed that adding legume species to a grass cover crop decreased weed-crop competition in favour to the crop. However, the other cover crop mixtures of our experiment (3SppM and 6Spp) did not result in lower weed-crop competition and higher maize biomass than legume mono-species cover crops in our experiment. In addition, spring oat reduced weed-maize competition as well as maize biomass but affected maize growth. This suggests that cover crop soil-mediated effects on weed-crop competition may be complex and need further investigation.

While we did not find support for our hypothesis in our study, we suggest further experiments to test the RPDH in the field, with diverse weed communities and under various farm management practices such as tillage or no-till, or source of fertilisation. This could provide insights on the drivers of weed-crop competition in agricultural fields and help farmers designing the best cover crop mixtures to suppress weeds.

Acknowledgments

Acknowledgments are expressed to the French Ministry of Agriculture which funded the PhD thesis of Alicia Rouge, and the Fulbright Commission which funded her research project in the US.

The authors thank the entire team at Pennsylvania State University responsible for maintaining the long-term cover crop diversity experiment, including Brosi Bradley Jason Kaye, Hannah Wells, Charlie White, Corey Dillon, and others. We also thank Olivia Trase, who assisted in coordinating soil sampling at the site. Finally, we thank Christopher Stamplis, Megan Galvin, Christopher Orndorff, Nathaniel Briendel, Emma Rice, Nasib Koirala and Katherine Blocklove for their assistance in the greenhouse. The project was funded by the USDA Hatch Appropriations under Project No. PEN04759 and Hatch Appropriations, Grant/Award No. 1009362 PEN04600.

Supplementary materials

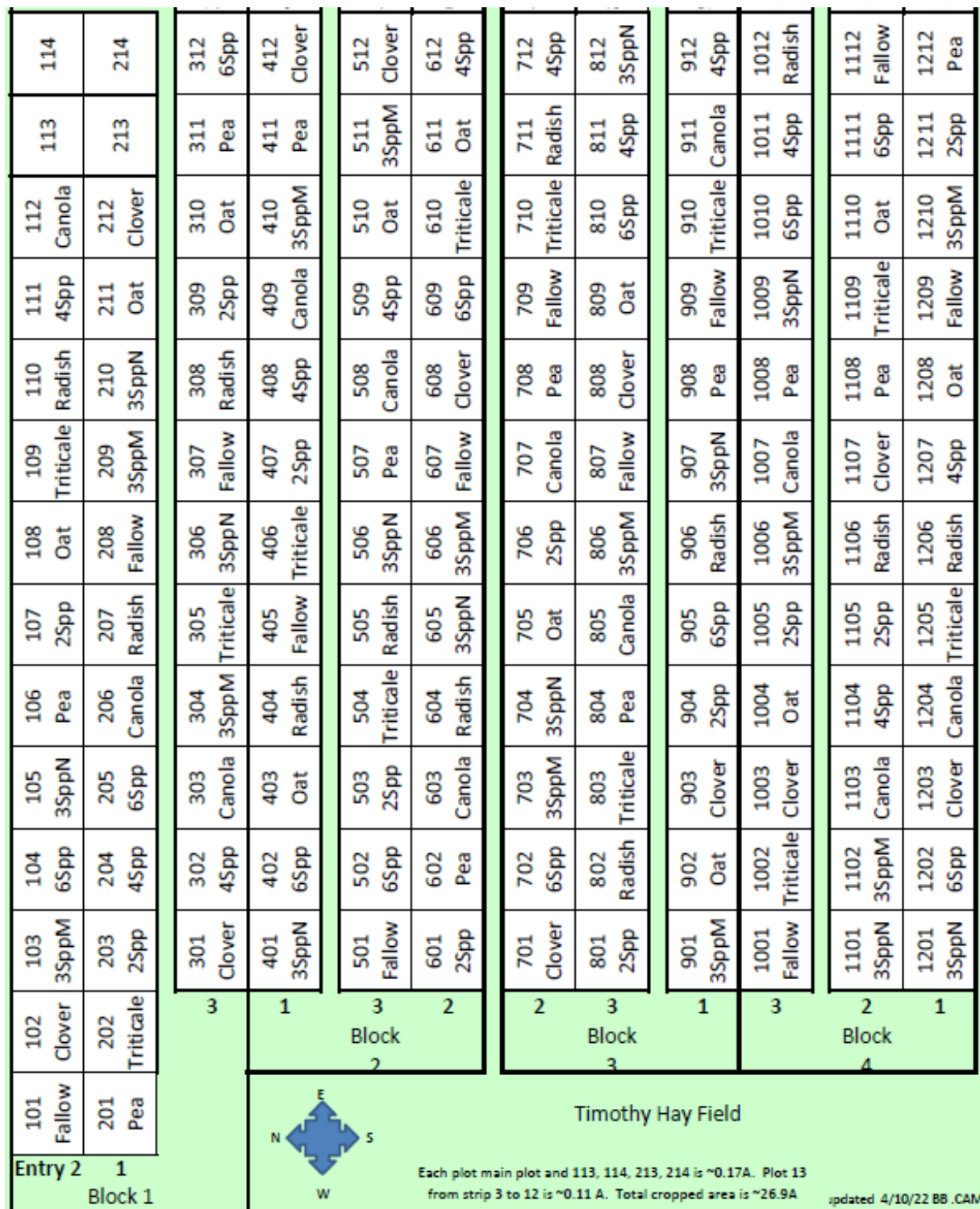
Supp. Table 4.1. Cover crop species and seeding rates (kg ha⁻¹), used in the long-term cover crop field experiment.

O: Spring oat (*Avena sativa*); T: Triticale (*Triticosecale*); CC: Crimson clover (*Trifolium incarnatum*); FP: Austrian winter pea (*Pisum sativum*); FR: Forage radish (*Raphanus sativus*); C: Canola (*Brassica napus*); 2Spp: 2-species cover crop mixture; 3SppN: 3-species cover crop mixture designed for nitrogen supply; 3SppM: 3-species cover crop mixture designed for weed management; 4Spp: 4-species cover crop mixture; 6Spp: 6-species cover crop mixture.

Botanical family	Cover crop species (scientific name)	Seeding rate (kg ha ⁻¹)										
		O	T	CC	FP	FR	C	2Spp	3SppN	3SppM	4Spp	6Spp
<i>Poaceae</i>	Spring oat (<i>Avena sativa</i>)	103								26		20
	Triticale (<i>Triticosecale</i>)		139					20	20		20	20
<i>Fabaceae</i>	Crimson clover (<i>Trifolium incarnatum</i>)			25					12		12	12
	Austrian winter pea (<i>Pisum sativum</i>)				87			80	44	44	44	44
<i>Brassicaceae</i>	Forage radish (<i>Raphanus sativus</i>)					11				3		3
	Canola (<i>Brassica napus</i>)						12				3	3

Supp. Fig. 4.1. Experimental design of the long-term cover crop experiment located at the Pennsylvania State University Russell E. Larson Agricultural Research Center, Rock Springs, Pennsylvania.

Each cover crop treatment is established in a randomized, full-entry complete block design (n Blocks = 4). Every crop of the rotation (*i.e.* winter wheat, maize and soybean) is cultivated every year in one entry (n Entry = 3). Cover crops were planted in Entry 3 in 2021 and the subsequent maize was harvested in 2022. Cover crop treatments are detailed in Supp. Table 4.1.

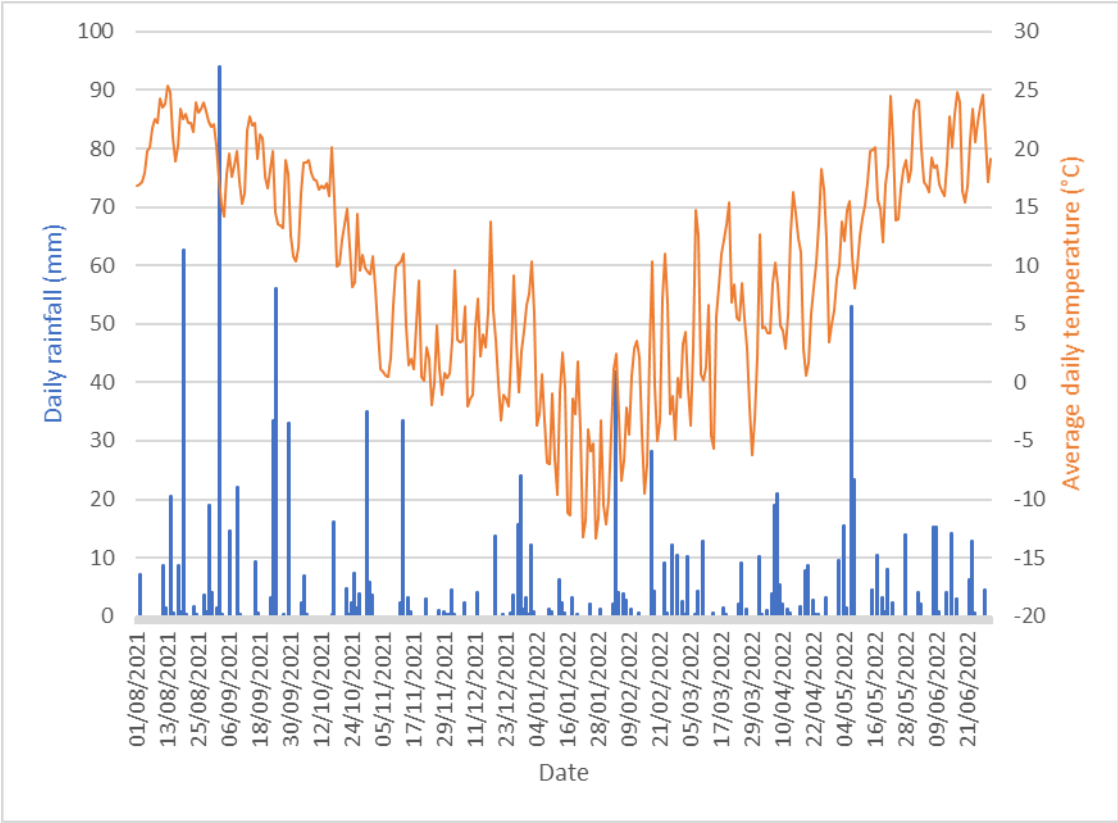


Supp. Table 4.2. Main field operations for each crop (in yellow) and cover crop (in green) period of the field experiment.

Cropping period	Field operation	Period
Winter wheat	Sowing Harvest Mowing, ploughing, disking and cultimulching	November July August
Cover crops	Sowing Mowing, manure spreading, ploughing, disking and cultimulching	August May
Maize	Sowing Tine weeding and cultivating Harvest	May / June June November / December
Winter rye cover crop	No-till sowing Mowing, ploughing, disking and cultimulching	March May / June
Soybean	Sowing Tine weeding and cultivating Harvest Poultry litter spreading and disking	June June / July October / November November

Supp. Fig. 4.2. Daily precipitation (mm) and average daily temperature (°C) during the cover cropping period in 2021-2022.

Source: <https://wcc.sc.gov.usda.gov/nwcc/site?sitenum=2036>



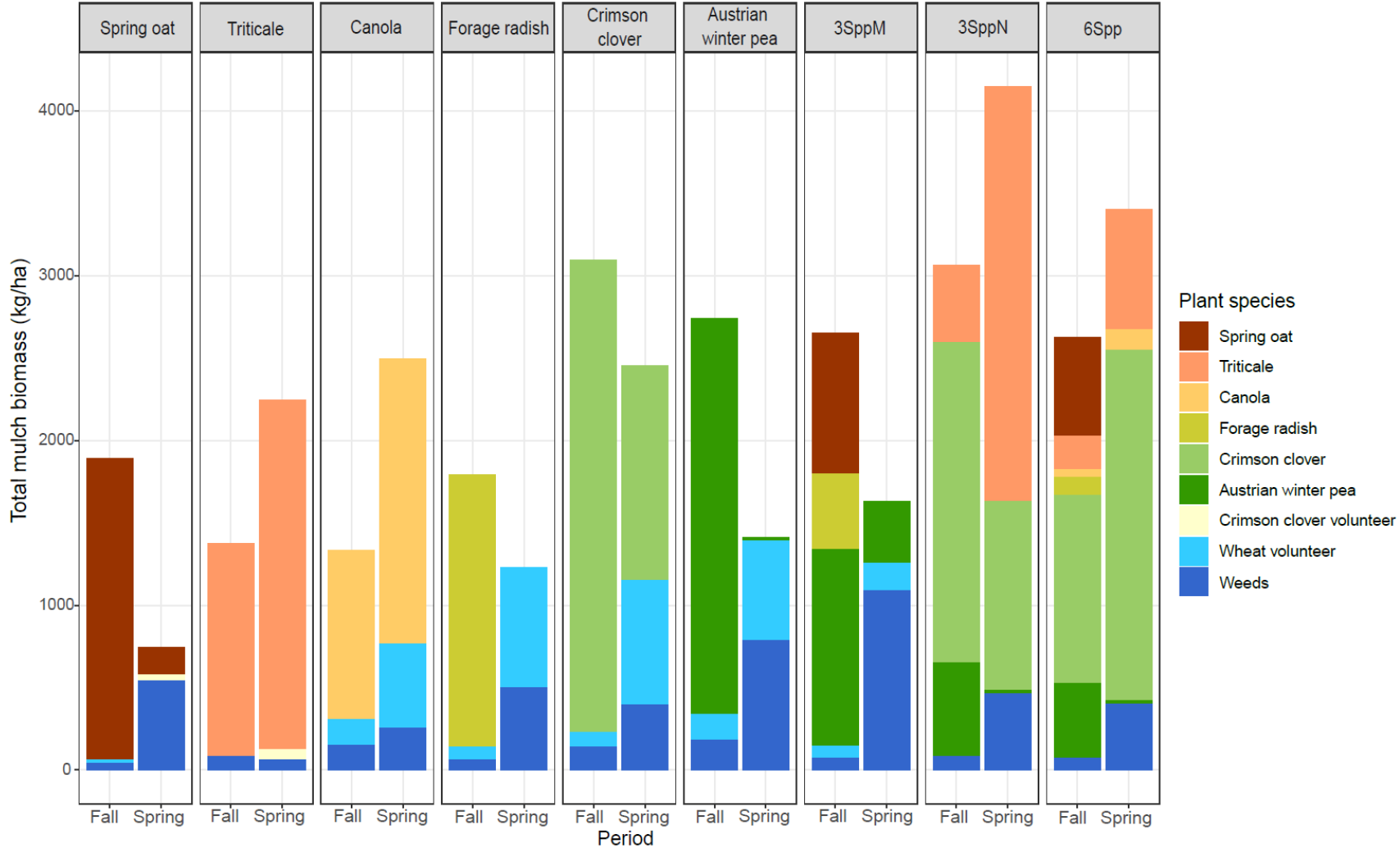
Supp. Table 4.3. ANOVA table (type III Wald Chi-Square tests) highlighting the effect of cover crop treatment (CC treatment, as factor), weed species competitor (weed, as factor), and their interaction on maize and weed biomass and nitrogen (N) quantity, and relative competition intensity (RCI).

Results were obtained with generalised linear mixed effect models. Significant p-values at $p < 0.05$ are highlighted in bold. Weed species competitor accounted for 3 levels for maize analyses (Maize alone, Maize grown with *S. faberi* and Maize grown with *A. hybridus*), and 2 levels for weed and RCI analyses (Maize grown with *S. faberi* and Maize grown with *A. hybridus*).

Factors	Maize						Weed						RCI		
	Biomass			N quantity			Biomass			N quantity			RCI		
	X ²	Df	p-value	X ²	Df	p-value	X ²	Df	p-value	X ²	Df	p-value	X ²	Df	p-value
CC_treatment	16	8	0.049	32	8	< 0.001	3	8	0.96	2	8	0.97	21	8	0.008
weed	277	2	< 0.001	304	2	< 0.001	666	1	< 0.001	408	1	< 0.001	82	1	< 0.001
CC_treatment:weed	28	16	0.028	16	16	0.46	11	8	0.20	9	8	0.38	7	8	0.49

Supp. Fig. 4.3. Average proportion of cover crop (per species) and weeds in the fall and spring dry aboveground biomass, for each cover crop treatment of the study.

Cover crop treatments are detailed in Supp. Table 4.1.



DISCUSSION GENERALE : LES COUVERTS D'INTERCULTURE, UN LEVIER DE GESTION AGROECOLOGIQUE DES ADVENTICES INTERESSANT A MOBILISER ?

Des leviers de gestion des adventices alternatifs aux herbicides doivent être identifiés et étudiés pour favoriser la gestion agroécologique des adventices.

Cette thèse a étudié l'intérêt des couverts d'interculture comme levier de régulation biologique des adventices en grandes cultures.

Des études précédentes ont montré que les couverts peuvent réduire la biomasse et/ou la densité des adventices en interculture et dans la culture suivante mais que leurs effets sont déterminés par de multiples facteurs (*e.g.* composition des couverts, conditions pédoclimatiques, méthode de destruction).

L'importance de ces facteurs seuls et en interaction les uns avec les autres doit être étudiée pour améliorer l'efficacité des couverts d'interculture à réguler biologiquement les adventices.

De la même manière, il est nécessaire de comprendre par quels processus et dans quelle mesure les couverts d'interculture régulent les adventices pour optimiser leurs effets.

Dans ce contexte, cette thèse avait deux objectifs : (1) **identifier les déterminants et quantifier les effets de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture** en interculture (Chapitre 1) et dans deux cultures suivantes (Chapitre 2), et (2) **identifier et quantifier les processus sous-jacents** aux effets des couverts d'interculture sur la régulation biologique des adventices dans la culture suivante à court (Chapitre 3) et à long terme (Chapitre 4).

Cette dernière partie du manuscrit dresse le bilan de l'originalité des approches mises en œuvre dans la thèse et des nouvelles connaissances apportées.

L'intérêt des couverts d'interculture pour la régulation biologique des adventices au regard de nos résultats et de ceux déjà existants est ensuite discuté.

Enfin, les limites et perspectives de ce travail sont explicitées pour ouvrir de nouvelles pistes de recherche.

1 ORIGINALITES DES APPROCHES MOBILISEES DANS LA THESE

1.1 UNE ETUDE A DIFFERENTES ECHELLES TEMPORELLES

Cette thèse est la première à avoir étudié l'intérêt des couverts d'interculture pour la régulation biologique des adventices en grandes cultures à différentes échelles temporelles. En effet, les recherches sur ce sujet ont principalement été menées à court terme, *i.e.* en interculture (Kruidhof et al., 2008 ; Baraibar et al., 2018a ; Osipitan et al., 2019) et dans une culture suivante (Kruidhof et al., 2009 ; Osipitan et al., 2018). Cette approche à court terme apporte des réponses essentielles aux agriculteurs sur les solutions de gestion des adventices alternatives aux herbicides, compatibles avec leurs objectifs de production. Cependant, les leviers de gestion agroécologique des adventices pris individuellement ne peuvent atteindre le niveau d'efficacité des herbicides et la présence de nombreuses adventices dans le stock semencier tamponne les effets de ces leviers à court terme. Il est donc essentiel d'étudier sur le long-terme l'efficacité des leviers de gestion agroécologique des adventices seuls et en combinaison les uns avec les autres.

Les études menées à plus long terme que la culture suivante sont rares car elles nécessitent davantage de temps et de moyens (*e.g.* financiers, main d'œuvre). Quelques études à long terme (> 10 ans) ont étudié les effets des couverts d'interculture sur le stock semencier des parcelles et montrent des effets variables (Nichols et al., 2020a ; Adeux et al., 2023). Ces études sont nécessaires pour évaluer les effets à long terme des couverts d'interculture sur la flore adventice des parcelles cultivées mais requièrent un travail fastidieux (*i.e.* en temps et en connaissances botaniques) empreint de questionnements méthodologiques (Mahé et al., 2020). La communauté adventice observée en culture étant dépendante du stock semencier mais aussi des conditions biotiques et abiotiques de la parcelle, il est important d'étudier les effets à long terme des couverts d'interculture sur les adventices présentes en culture et d'évaluer leurs effets sur la compétition culture-adventices. Ainsi, l'expérimentation en serre menée dans cette thèse est la première à analyser les effets à long terme de l'utilisation de couverts d'interculture sur la compétition entre une culture et ses adventices.

Enfin, cette thèse a étudié les effets des couverts d'interculture sur la régulation biologique des adventices à différentes échelles temporelles : à court terme, *i.e.* interculture (Chapitre 1) et culture suivante (Chapitres 2 et 3), et à plus long terme, *i.e.* dans une deuxième culture suivante (Chapitre 2) et après 10 ans d'utilisation des couverts d'interculture dans une rotation culturale (Chapitre 4). Ce couplage des échelles temporelles a permis d'apporter des réponses sur l'intérêt des couverts d'interculture pour la régulation biologique des adventices à l'échelle des systèmes de culture.

1.2 DES EXPERIMENTATIONS INNOVANTES POUR MAXIMISER L'OBSERVATION D'EFFETS LIES AUX COUVERTS D'INTERCULTURE SUR LES ADVENTICES

Les études sur la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture ont principalement observé les effets des couverts sur les adventices en fonction de quelques facteurs tels que la composition des couverts, leur date de semis ou encore le pédoclimat. La méta-analyse de Nichols et al. (2020b) montre que ces facteurs rendent les effets des couverts d'interculture sur les adventices variables et incertains. Il est donc important de comprendre dans quelle mesure et comment certains de ces facteurs affectent la régulation biologique des adventices pour améliorer la gestion des couverts d'interculture.

Dans cette thèse, les effets de la composition des couverts d'interculture, du niveau de ressources en eau et en azote et de la méthode de destruction des couverts, seuls et en interaction les uns avec les autres, ont été quantifiés. Une approche expérimentale factorielle a été conduite au champ pour quantifier les effets des facteurs seuls et en interaction sur la régulation des adventices. Aussi, des opérations culturales classiques telles que le travail du sol, le désherbage, la fertilisation et l'irrigation qui peuvent affecter les adventices ont été manipulées (*i.e.* amplifiées ou supprimées) dans nos expérimentations. Cette approche innovante a permis de supprimer les effets de pratiques connues pour masquer les effets des couverts d'interculture sur les adventices. Cependant, nos choix expérimentaux (*i.e.* laisser un sol nu non-désherbé, fertiliser et irriguer les couverts d'interculture et conduire les cultures en semis direct, sans désherbage, ni fertilisation, ni irrigation) étaient éloignés des pratiques des agriculteurs. Ainsi, nos systèmes de culture n'avaient pas pour objectif d'être comparés à ceux des agriculteurs mais bien de comparer les effets de nos facteurs seuls et en combinaison les uns avec les autres pour tester l'efficacité des couverts d'interculture à réguler les adventices dans différentes situations.

Cette étude est la première à avoir maximiser l'observation d'effets liés aux couverts d'interculture sur les adventices en supprimant des pratiques connues pour masquer les effets des couverts. Ces conditions expérimentales, bien qu'éloignées des conditions réelles de production des agriculteurs, étaient essentielles pour identifier les déterminants et processus de régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture et quantifier leurs effets.

1.3 DES APPROCHES COMPLEMENTAIRES AU CHAMP ET EN SERRE

Enfin, les connaissances sur l'importance relative des processus à l'origine de la régulation biologique des adventices dans la culture suivante sont limitées. Des études ont montré des effets des couverts d'interculture sur la biomasse et/ou la densité adventice dans la culture suivante par effet mulch (Osipitan et al., 2018) et sur le rendement de la culture suivante via la fourniture d'azote (Marcillo et Miguez, 2017). Cependant, les adventices de la culture suivante peuvent être affectées à la fois par l'effet mulch des couverts et par leur fourniture d'azote,

modifiant la compétition entre la culture et les adventices (Carrera et al., 2004) et aucune étude n'a démêlé et quantifié ces processus.

Dans cette thèse, les processus sous-jacents aux effets des couverts d'interculture sur les adventices ont été identifiés et quantifiés par des approches complémentaires au champ (Chapitre 3) et en serre (Chapitre 4) pour comprendre comment les couverts régulent les adventices (*i.e.* effet mulch et/ou modification des ressources). Les expérimentations menées au champ avaient pour objectif d'expérimenter dans des conditions proches de la réalité agricole (*i.e.* dépendantes de la météo, du pédoclimat ou encore de la flore) reflétant les multiples interactions qui existent dans l'agroécosystème. Ce type d'expérimentation a permis de tester l'efficacité de nos facteurs d'intérêt dans différents contextes pédoclimatiques et de quantifier l'effet mulch et la fourniture d'azote par les couverts dans la culture suivante. Une fois de plus, le travail du sol, le désherbage, la fertilisation et l'irrigation en culture ont été supprimés pour que leurs effets ne masquent pas ceux des couverts d'interculture.

Nos expérimentations au champ ont révélé des effets potentiellement liés à l'azote fourni par les couverts sur la compétition entre culture suivante et adventices (Chapitres 2 et 3). La dernière expérimentation de la thèse (Chapitre 4) a donc été menée en serre, *i.e.* en conditions contrôlées, pour quantifier les effets des couverts sur la compétition entre une culture et ses adventices uniquement médiés par le sol (*e.g.* niveau de ressources). En effet, expérimenter en serre permet de s'affranchir des facteurs aléatoires tels qu'ils existent au champ (*e.g.* météo, pédoclimat, interactions biotiques) et nous a permis de limiter la compétition pour l'eau grâce à une irrigation automatisée. L'expérimentation en serre nous a donc permis d'isoler les effets médiés par le sol des différentes compositions de couvert sur la compétition culture-adventices.

Ainsi, combiner expérimentations en serre et au champ a permis d'identifier et quantifier des processus complexes de régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture.

2 LES NOUVELLES CONNAISSANCES APPORTEES

2.1 SYNTHÈSE DES MESSAGES CLES DE LA THÈSE

Nos expérimentations ont montré que les couverts d'interculture réduisent efficacement la biomasse adventice en interculture quelle que soit leur composition (de 68 à 94%) mais que leurs effets au-delà de l'interculture sont faibles. La composition des couverts d'interculture et leur méthode de destruction ont été des déterminants majeurs de la régulation des adventices en interculture et dans les cultures suivantes, respectivement (Chapitres 1 et 2, Fig. 32). Une augmentation du niveau de ressources en eau par irrigation et en azote par fertilisation au semis des couverts d'interculture n'a pas amélioré la régulation biologique des adventices par les couverts en interculture (Chapitre 1), ni dans les cultures suivantes (Chapitre 2).

Les couverts ont réduit efficacement la biomasse adventice en interculture, même à faible niveau de biomasse de couvert (2 t ha^{-1} , Chapitre 1). En revanche, la biomasse adventice dans les cultures suivantes n'a pas été réduite par les couverts, probablement parce que la biomasse des couverts était insuffisante réprimer les adventices par effet mulch ($< 4 \text{ t ha}^{-1}$, Chapitres 2 et 3). Seule une destruction chimique des couverts d'interculture a permis de réduire efficacement les adventices dans les cultures suivantes (Chapitre 2).

Selon la composition des couverts d'interculture, ces derniers ont fourni de l'azote à la culture suivante (Chapitre 3, Fig. 32). Cet azote a été valorisé par la culture lorsque les adventices ont été détruites avec les couverts avant semis de la culture (*i.e.* destruction par herbicides Chapitres 2 et 3). En revanche, lorsque les adventices n'ont pas été détruites avec les couverts avant le semis de la culture suivante (*i.e.* dans les modalités gel et roulage du Chapitre 2) ou ont germé en même temps que la culture (Chapitre 4), adventices et culture ont été en compétition pour l'azote fourni par les couverts. Associer des légumineuses et non-légumineuses dans un couvert d'interculture semble être la meilleure composition pour améliorer la productivité de la culture suivante (Chapitre 3) et réduire l'intensité de la compétition culture-adventices via la fourniture d'azote (Chapitre 4).

Nos résultats montrent qu'à faible niveau de biomasse de couvert, ces derniers peuvent affecter les adventices via la fourniture d'azote plus que par effet mulch. Les couverts d'interculture doivent être composés selon les caractéristiques biologiques des espèces (*e.g.* espèces gélives, légumineuses) et en lien avec le contexte de production (*e.g.* pédoclimat, flore, pratiques agricoles, matériel disponible sur la ferme) pour optimiser la régulation biologique des adventices et favoriser la productivité de la culture suivante. Toutefois, cette thèse conclut que l'efficacité des couverts d'interculture pour la gestion des adventices, dans des systèmes sans travail du sol et à faible utilisation d'herbicides, est faible. Davantage de répétitions dans différentes situations de production (*i.e.* contextes pédoclimatiques, systèmes de culture) sont nécessaires pour confirmer cette conclusion.

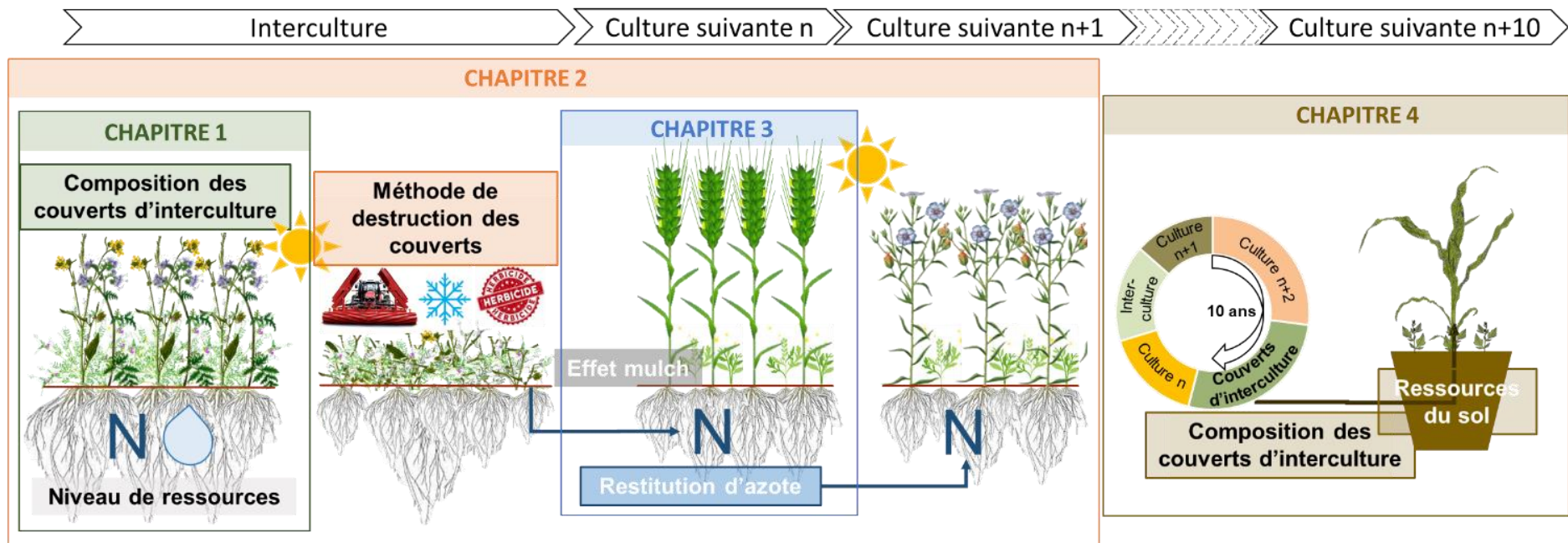


Figure 32. Synthèse des résultats de la thèse.

En encadré aux couleurs des chapitres figurent les principaux déterminants et processus de régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture identifiés dans chaque chapitre.

2.2 UN FAIBLE EFFET DES COUVERTS D'INTERCULTURE SUR LES ADVENTICES AU-DELA DE LA PERIODE D'INTERCULTURE

Comme l'ont observé des études précédentes (Osipitan et al., 2019), les couverts d'interculture testés dans cette thèse réduisent la biomasse adventice en interculture et l'efficacité de cette régulation dépend des espèces choisies pour composer les couverts (Adeux et al., 2021). Nos résultats montrent que les couverts réduisent les adventices même à faible niveau de biomasse en interculture (2 t ha^{-1}) et qu'au-delà de cette quantité de biomasse, la réduction de biomasse adventice est très faible. Ce résultat, déjà observé par Baraibar et al. (2018b), confirme qu'en plus de la biomasse des couverts d'interculture, leurs caractéristiques biologiques telles que la vitesse de croissance et la capacité de couverture du sol sont déterminantes pour la régulation biologique des adventices en interculture (Finney et Kaye, 2017 ; Blesh, 2018 ; Ranaldo et al., 2020 ; Christina et al., 2021). L'originalité de notre expérimentation en interculture (Chapitre 1) tenait à l'évaluation du niveau de ressources du sol (*i.e.* azote et eau) comme déterminant, seul ou en interaction avec la composition des couverts, de la régulation biologique des adventices. Nos résultats ont montré que l'augmentation des ressources en eau et en azote n'a pas réduit la biomasse adventice, même lorsque la biomasse des couverts augmentait.

Dans toutes nos expérimentations au champ, l'observation d'effets liés aux couverts d'interculture sur les adventices dans les cultures suivantes a été maximisée en supprimant des pratiques susceptibles de masquer leurs effets (*i.e.* travail du sol, désherbage, fertilisation, irrigation). Ces conditions, étaient nécessaires pour quantifier les effets des couverts d'interculture sur les adventices des cultures suivantes sans interaction avec d'autres pratiques de gestion des adventices (Adeux et al., 2021). Malgré ces conditions expérimentales, l'efficacité des couverts d'interculture pour la gestion des adventices dans les cultures suivantes s'est avérée très faible. La méthode de destruction des couverts d'interculture a été le principal déterminant de la biomasse adventice dans les cultures suivantes, loin devant la composition des couverts ou le niveau de ressources disponibles à leur semis. La destruction chimique des couverts (*i.e.* avec du glyphosate) a significativement réduit la biomasse adventice dans les cultures suivantes (Chapitres 2 et 3). Le gel et le roulage en revanche, n'ont pas réduit les adventices présentes sous les couverts dans notre expérimentation, particulièrement les graminées ou les adventices à des stades de développement peu avancés (Chapitre 2). Les adventices mal détruites ont alors pu continuer leur croissance dans la culture de printemps suivante, prenant un avantage compétitif sur la culture pour les ressources du sol (*i.e.* nuisibilité primaire directe), favorisant la perte de graines récoltées (*i.e.* nuisibilité primaire indirecte) et réinfestant la parcelle et la culture d'hiver suivante par la production de semences (*i.e.* nuisibilité secondaire). En effet, notre expérimentation était la première à révéler les effets des couverts d'interculture sur les adventices d'une culture de l'année suivante et a montré une réduction de la biomasse adventice dans cette culture que lorsque les couverts d'interculture ont été détruits par herbicides et qu'aucun désherbage chimique n'a été effectué entre les deux cultures.

Nos résultats questionnent l'intérêt des couverts d'interculture pour gérer les adventices dans les cultures suivantes dans des systèmes sans travail du sol, si le glyphosate, seul herbicide non-sélectif encore disponible à la vente sur le marché européen, venait à être retiré du marché (Chauvel et al., 2022). Identifier des méthodes de destruction alternatives au glyphosate pour détruire efficacement les couverts d'interculture dans les systèmes de culture sans travail du sol est essentiel, notamment pour les agriculteurs pratiquant l'agriculture de conservation des sols (Adeux et al., 2022; Cordeau, 2022). Cependant, nos résultats montrent que malgré une destruction efficace des couverts d'interculture par gel ou roulage, les adventices situées sous le couvert peuvent être problématiques dans la culture suivante. Davantage de recherches sont donc nécessaires pour identifier des méthodes de destruction des couverts alternatives aux herbicides contrôlant efficacement les couverts mais aussi les adventices.

Enfin, après 10 ans d'utilisation des couverts d'interculture dans une rotation, notre expérimentation en serre (Chapitre 4) a montré que la compétition culture-adventices variait en fonction de la composition du précédent couvert via les ressources du sol. En revanche, cette expérimentation n'a pas permis de décorrélérer l'effet lié à l'utilisation des couverts sur le long terme de l'effet précédent. Nous faisons l'hypothèse que l'effet des couverts observé dans notre expérimentation est lié à un effet précédent plutôt qu'à un effet long terme en raison de la dynamique des ressources (*e.g.* azote) dans le sol (Chen et al., 2014). Nos expérimentations questionnent donc l'intérêt des couverts d'interculture pour la régulation biologique des adventices au-delà de la période d'interculture (discuté dans la section 3).

2.3 UN EFFET DES COUVERTS D'INTERCULTURE DANS LA CULTURE SUIVANTE LIE A LA FOURNITURE D'AZOTE

Nos résultats confirment que les couverts d'interculture peuvent fournir de l'azote à la culture suivante (Chapitres 2, 3 et 4) et que cet azote peut être utilisé par la culture si les adventices sont détruites efficacement avant son semis (Chapitres 2 et 3). La quantification des processus de régulation biologique des adventices par les couverts (Chapitre 3) a montré une amélioration de la productivité de la culture suivante via la fourniture d'azote et pas d'effet mulch des couverts sur la biomasse adventice. Néanmoins, les couverts d'interculture pourraient avoir un effet indirect négatif sur les adventices via la fourniture d'azote qui améliore la compétitivité de la culture. Davantage d'études doivent être menées pour étudier cette question (Mirsky et al., 2013).

L'expérimentation en serre (Chapitre 4) a montré que selon leur composition, les couverts d'interculture modifient l'intensité de la compétition entre culture et adventices pour les ressources du sol. Le couvert associant du triticale à un trèfle et un pois a permis de réduire la compétition culture-adventices en faveur de la culture dans cette expérimentation. Au champ (Chapitre 3), les couverts d'interculture associant des légumineuses et non-légumineuses ont favorisé la fourniture d'azote en faveur de la culture sur chaque parcelle testée. Ainsi, associer légumineuses et non-légumineuses dans un couvert d'interculture semble être la meilleure

option pour réduire la compétition culture-adventices en faveur de la culture via la fourniture d'azote.

En revanche, une attention particulière doit être portée à la fois aux caractéristiques fonctionnelles des espèces légumineuses et non-légumineuses pour réduire l'intensité de la compétition culture-adventices en faveur de la culture et à la méthode de destruction des couverts. En effet, ces deux facteurs déterminent la vitesse de minéralisation de l'azote dans le sol et donc sa disponibilité (Snapp et Borden, 2005 ; Chen et al., 2014). La composition des couverts d'interculture et leur méthode de destruction doivent être réfléchis ensemble pour une coïncidence optimale entre la vitesse de minéralisation de l'azote et les besoins en azote de la culture suivante (Mirsky et al., 2013 ; White et al., 2016). Si nos résultats ont montré que l'azote fourni par les couverts d'interculture joue un rôle dans la compétition entre culture et adventices, suivre la disponibilité de l'azote dans le sol est nécessaire pour améliorer le service de fourniture d'azote à la culture au détriment des adventices. Ce suivi, fastidieux au champ, a été investigué par modélisation pour faire coïncider la minéralisation de l'azote avec les besoins de la culture (White et al., 2016). La simulation avec le modèle FLORSYS (Colbach et al., 2021) pourrait apporter davantage de connaissances sur l'azote libéré par les couverts d'interculture et son impact sur la compétition culture-adventices.

3 FAUT-IL UTILISER LES COUVERTS D'INTERCULTURE POUR REGULER LES ADVENTICES EN GRANDES CULTURES ?

3.1 LES AVANTAGES ET INCONVENIENTS DES COUVERTS D'INTERCULTURE COMPARE A UN SOL NU DESHERBE

Dans nos deux expérimentations au champ, les couverts d'interculture n'ont pas mieux régulé les adventices dans les cultures suivantes que le sol nu non désherbé (Chapitre 2 et 3), et ce même si la biomasse adventice était plus faible dans les couverts que sur les sols nus en interculture (Chapitre 1). Compte tenu de l'investissement nécessaire pour semer des couverts d'interculture et les conduire comme des cultures, laisser le sol nu en interculture pourrait être moins coûteux pour l'agriculteur. Cependant, laisser croître des adventices en interculture augmente le risque de production de nouvelles semences et de réalimentation du stock semencier. Ainsi, en interculture, les agriculteurs qui laissent le sol nu gèrent généralement les adventices avec un travail du sol ou des herbicides selon leurs pratiques (Ballot et al., 2022).

Nos expérimentations ont révélé de faibles effets des couverts d'interculture sur la biomasse et la densité des adventices dans les cultures suivantes. Cependant, il est possible que les couverts d'interculture réduisent le stock semencier des parcelles en limitant la production de semences adventices en interculture et que cette réduction ne soit visible qu'après plusieurs années d'utilisation des couverts, particulièrement dans des systèmes de culture qui réduisent le travail du sol. En effet, les travaux d'Adeux et al. (2021 et 2023) montrent que les couverts d'interculture ont des effets très faibles sur le stock semencier dans des systèmes de culture avec travail du sol tandis que ceux de Nichols et al. (2020a) montrent parfois une réduction significative du stock semencier par les couverts d'interculture dans des systèmes de culture sans travail du sol. Pour aller plus loin, il serait intéressant de savoir si la réduction du stock semencier par les couverts d'interculture réduit la pression adventice en culture. Dans notre première expérimentation au champ (Chapitre 2), nous faisons l'hypothèse que la pression adventice serait réduite dans la culture de l'année n+1 en raison d'un contrôle des adventices l'année n par les couverts en interculture et dans la culture suivante. Cependant, aucun effet des couverts d'interculture n'a été observé dans cette culture. Cette dernière était probablement trop proche dans le temps compte tenu de l'importance du stock semencier qui a probablement masqué les effets des couverts sur les adventices.

Davantage d'études sont donc nécessaires pour analyser l'efficacité des couverts d'interculture comme levier de gestion des adventices à l'échelle des systèmes de culture et notamment d'un point de vue économique et environnemental : l'utilisation des couverts d'interculture peut-elle permettre de réduire l'utilisation d'herbicides sans compromettre la production agricole ? D'après Adeux et al. (2022), les systèmes en agriculture de conservation des sols (*i.e.* systèmes sans travail du sol, avec une couverture végétale permanente du sol et une succession culturale

diversifiée), qui incluent donc des couverts d'interculture, ont davantage recours aux herbicides que les systèmes conventionnels (*i.e.* travaillant le sol). Ce résultat questionne la faisabilité de l'arrêt du travail du sol au regard de la nécessité de réduire l'utilisation d'herbicides puisque les systèmes de culture sans travail du sol ni herbicides ne semblent a priori pas compatibles avec les objectifs de production des agriculteurs (Colbach et Cordeau, 2022). Pour réduire l'utilisation d'herbicides en agriculture de conservation des sols, l'utilisation occasionnelle du travail du sol pourrait être envisagée (Adeux et al., 2022). En revanche, davantage d'études sont nécessaires pour quantifier l'impact d'un travail du sol occasionnel (selon le type de travail du sol) dans des systèmes sans travail du sol sur les adventices et l'utilisation d'herbicides (Peigné et al., 2016).

Enfin, même si les couverts d'interculture sont souvent perçus comme une contrainte réglementaire par les agriculteurs (*e.g.* Directive Nitrates en France [Thareau et al., 2008]), ils sont aussi considérés comme une nécessité agronomique en raison des nombreux services écosystémiques qu'ils fournissent (Thomas et Archambeaud, 2016). En effet, même si l'utilisation de couverts d'interculture ne permet pas, a priori, de réduire l'utilisation d'herbicides, des couverts implantés en interculture réduisent la lixiviation des nitrates (Thapa et al., 2018a ; Nouri et al., 2022), diminuent l'érosion du sol (Blanco-Canqui et al., 2015; Daryanto et al., 2018), augmentent la biodiversité (Mallinger et al., 2019 ; Inveninato Carmona et al., 2021) et stockent du carbone dans le sol (Poeplau et Don, 2015), autant de services qui ne sont pas fournis lorsque le sol est laissé nu. De plus, nos expérimentations confirment des études antérieures montrant que les couverts d'interculture peuvent fournir de l'azote à la culture suivante, ce qui lui permet d'améliorer son rendement (Marcillo et Miguez, 2017) voire d'augmenter sa compétitivité vis-à-vis des adventices. Ainsi, l'implantation de couverts d'interculture est un levier agroécologique prometteur pour assurer dans les prochaines années, une production suffisante en quantité, durable et saine (Lamichhane et Alletto, 2022 ; Tibi et al., 2022). Leur utilisation devrait donc être augmentée pour réduire les surfaces laissées en sol nu en période d'interculture (Ballot et al., 2022). Cependant, pour optimiser l'utilisation des couverts d'interculture en grandes cultures et réduire les risques pour les agriculteurs de semer des couverts qui ne fournissent pas les services attendus, de nombreux fronts de science doivent être éclairés (*e.g.* la sélection d'espèces ou variétés adaptées à l'interculture, la composition des couverts en fonction du contexte de production, l'évaluation des coûts et bénéfices associés à l'utilisation des couverts d'interculture, doivent être éclairés) (Lamichhane et Alletto, 2022).

3.2 AUGMENTER LA BIOMASSE DES COUVERTS D'INTERCULTURE POUR FAVORISER LA REGULATION BIOLOGIQUE DES ADVENTICES AU-DELA DE L'INTERCULTURE

Nos résultats confirment ceux d'études précédentes (Nichols et al., 2020b), et montrent que les couverts d'interculture ne sont pas efficaces pour réguler les adventices dans les cultures suivantes. La période d'interculture n'était probablement pas suffisamment longue pour

produire des biomasses de couvert élevées, un facteur identifié comme déterminant majeur de la régulation des adventices dans la culture suivante (Baraibar et al., 2018b ; Osipitan et al., 2018). En effet, selon les études, il faut atteindre a minima 5 t ha⁻¹ de biomasse de couvert (Nichols et al., 2020b) voire 8 t ha⁻¹ (Mirsky et al., 2013) pour réduire efficacement les adventices de la culture suivante. De tels niveaux de biomasse sont difficilement envisageables dans les systèmes de culture céréaliers en climat tempéré, même en allongeant la période de croissance des couverts en semant plus tôt. En effet, les dates de semis et de destruction des couverts sont déterminées par les dates de récolte et de semis des cultures précédentes et suivante, respectivement. Semer des couverts en relais dans la culture précédente, ou utiliser des couverts permanents pourraient être envisagé mais ces techniques nécessitent davantage de recherches pour une bonne maîtrise de la compétition entre la plante de service et la culture.

Nos expérimentations montrent par ailleurs qu'utiliser des espèces estivales (*e.g.* sorgho Chapitre 1) à forte production de biomasse potentielle (Tribouillois et al., 2015), et favoriser l'implantation, la levée et la croissance des couverts par irrigation et fertilisation azotée, ne permet pas d'obtenir des biomasses de couvert de plus de 4 t ha⁻¹. De même, l'utilisation de la moutarde blanche (spécialement choisie pour sa vitesse de croissance rapide et sa capacité à prélever rapidement l'azote du sol [Tribouillois et al., 2015]) en association avec la phacélie (Chapitre 3), n'a pas permis de produire plus de 3 t ha⁻¹ de biomasse de couvert. Cela même lorsque la disponibilité en azote au semis des couverts (*i.e.* fertilisation azotée) a été augmentée. Ces résultats montrent donc que fertiliser les couverts avec de l'azote minéral (forme d'azote directement accessible aux plantes) favorise leur production de biomasse (notamment celle des espèces non-légumineuses) mais que cette-dernière reste trop faible pour avoir des effets sur les adventices de la culture suivante.

Ainsi, nos résultats entre un blé d'hiver et une orge de printemps (Chapitres 2 et 3) confirment ceux de Nichols et al. (2020b) entre un maïs et un soja ou encore ceux de Tadiello et al. (2022) entre deux maïs : il semble difficile d'atteindre des productions de biomasse de 5 t ha⁻¹ dans ces systèmes de culture sous nos latitudes.

3.3 UTILISER LES COUVERTS D'INTERCULTURE EN COMBINAISON AVEC D'AUTRES LEVIERS POUR GERER DURABLEMENT LES ADVENTICES

Dans la recherche de solutions alternatives aux herbicides pour gérer les adventices en grandes cultures, toutes les pistes agroécologiques doivent être étudiées. Cette thèse s'est intéressée au seul levier couvert d'interculture pour tester son efficacité dans la régulation biologique des adventices, une étude nécessaire mais non suffisante pour atteindre l'objectif de gestion agroécologique des adventices. Comme le suggèrent d'autres études, il faut combiner l'implantation de couverts d'interculture avec d'autres leviers de gestion agroécologiques pour réduire la nuisibilité des adventices et réduire significativement l'utilisation d'herbicides (Fernando et Shrestha, 2023).

Cultiver des cultures compétitives vis-à-vis des adventices, semer des plantes compagnes avec la culture ou encore planter des bandes enherbées ou fleuries et des haies aux abords des parcelles, sont autant de leviers agroécologiques à étudier et mobiliser pour favoriser la régulation biologique des adventices et plus largement, des bioagresseurs des cultures (Tibi et al., 2022). Ce type d'agriculture est à même d'assurer la sécurité alimentaire des humains dans un contexte de changement climatique (IPCC, 2023). Cependant, utiliser et combiner ces leviers au champ nécessite une reconception des systèmes de culture actuels (MacLaren et al., 2020) et cela pose la question de la possibilité de ce changement dans un contexte de marché mondialisé.

Davantage de recherches doivent être menées pour identifier et optimiser les interactions biologiques bénéfiques au service de production dans les agroécosystèmes. L'agroécosystème est un champ d'investigation complexe à étudier et il est essentiel de comprendre les processus sous-jacents aux régulations biologiques. Dans cette thèse, des connaissances sur l'importance des processus sous-jacents aux effets des couverts d'interculture sur les adventices ont été apportées. Cette étude doit être reproduite en combinant davantage de compositions de couverts d'interculture et de méthodes de destruction des couverts d'interculture alternatives au glyphosate pour augmenter la généralité des résultats. De plus, en accord avec la littérature, nous avons fait l'hypothèse tout le long de ce travail que la compétition était le mécanisme prépondérant de la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture. Cependant, d'autres mécanismes de régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture existent et pourraient avoir des effets significativement bénéfiques (*e.g.* prédation et allélopathie). Dans nos expérimentations au champ, l'allélopathie a été évitée en ne choisissant pas des espèces connues pour avoir des effets allélopathiques. Bien qu'allélopathie et compétition soient difficiles à décorrélérer au champ (Mahé et al., 2022), il serait intéressant de tester l'efficacité de couverts allélopathiques et à forte production de biomasse à réguler les adventices comparé à des couverts a priori non-allélopathiques. La régulation biologique des adventices pourrait être améliorée grâce à l'allélopathie mais la biomasse produite par les couverts d'interculture (sous réserve qu'elle soit suffisante) est probablement le principal déterminant de leur capacité à réguler les adventices.

Enfin, même si la conception de systèmes de culture qui combinent des leviers de gestion agroécologiques des adventices semble être une solution efficace, il faut évaluer la capacité de tels systèmes à atteindre les objectifs de production des agriculteurs. En effet, des baisses de rendement sont difficilement acceptables dans le contexte actuel où la demande de produits alimentaires en quantité et à bas prix augmente. Cependant, le système agricole productiviste actuel n'est pas durable et montre ses limites (*e.g.* changement climatique, résistance des bioagresseurs aux produits phytopharmaceutiques). Pour inciter les agriculteurs à utiliser des leviers agroécologiques de gestion des adventices (tels que les couverts d'interculture) et réduire l'utilisation des herbicides et/ou du travail du sol, il est nécessaire de produire davantage de connaissances sur la gestion de tels systèmes agroécologiques pour notamment assurer la

rémunération des agriculteurs. Selon Lamichhane et Alletto (2022), la sélection d'espèces ou variétés de couverts adaptées à la période d'interculture, la rémunération des agriculteurs pour les services écosystémiques produits ou encore la recherche de méthodes de gestion des couverts optimisant leur production de biomasse (*e.g.* fertilisation, irrigation, destruction, etc.) sont essentielles pour augmenter l'utilisation des couverts d'interculture et optimiser la fourniture de services écosystémiques.

4 LIMITES ET PERSPECTIVES

4.1 DES RESULTATS VALABLES DANS LES CONDITIONS DE NOS EXPERIMENTATIONS

Nos expérimentations au champ ont permis de croiser de multiples facteurs et de tester leurs effets seuls et en interaction sur les adventices. Les expérimentations factorielles sont intéressantes pour étudier différents facteurs lors d'une même année. En revanche, le nombre de facteurs étudiés est techniquement limité au champ (nombre de parcelles, croisement des facteurs). Dans notre première expérimentation (Chapitres 1 et 2), le croisement des quatre facteurs a engendré des contraintes techniques sur le terrain en lien avec la dimension des engins agricoles (*e.g.* fertilisation, irrigation). De plus, lors de l'analyse des données, construire des modèles statistiques cohérents avec le dispositif expérimental était complexe. Dans notre deuxième expérimentation (Chapitre 3), afin de mieux comprendre les processus sous-jacents aux effets des couverts sur les adventices, le nombre de facteurs étudiés a été diminué et le nombre de points et de types de mesures a été augmenté. Les expérimentations au champ sont celles qui se rapprochent le plus de la réalité agricole et font face aux mêmes facteurs aléatoires (*e.g.* météo, sol, flore adventice), ce qui est essentiel dans la mesure où ces facteurs aléatoires interfèrent dans la régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture. Ainsi, les résultats obtenus dans cette thèse sont valables pour les conditions de nos expérimentations mais ne sont pas nécessairement extrapolables à d'autres situations de production. En effet, même au sein de nos expérimentations, de la variabilité interannuelle et spatiale a été observée. Augmenter le nombre de réplifications dans des situations de production variées est nécessaire pour augmenter la généralité de résultats obtenus au champ.

4.2 UN BESOIN DE COMBINER D'AVANTAGE D'APPROCHES ET DE SCENARIOS PEDOCLIMATIQUES POUR AUGMENTER LA GENERALITE DES RESULTATS

Plusieurs perspectives de recherche ont été évoquées au cours de cette discussion. En résumé, nous suggérons que l'efficacité des couverts d'interculture pour la régulation biologique des adventices soit étudiée à l'échelle du système de culture et dans des situations de production variées (*e.g.* variant en termes de contexte pédoclimatique, de flore adventice, etc.). De plus, cette efficacité doit être testée dans des systèmes réduisant l'utilisation des herbicides et du

travail du sol et intégrant de multiples leviers de gestion agroécologiques des adventices. Différents systèmes de culture, variant en termes de nombre et types de leviers de gestion agroécologiques des adventices pourraient alors être testés et comparés entre eux et à une référence sol nu désherbée chimiquement ou mécaniquement. Un tel plan expérimental serait très complexe à réaliser au champ et suggère l'utilisation des modèles de simulation mécanistes de systèmes de culture. Notamment, il est possible d'utiliser FLORSYS (Colbach et al., 2021), un modèle de simulation robuste spécialisé dans l'évaluation de l'efficacité des systèmes de culture pour la gestion des adventices. Ce modèle a fait ses preuves pour tester et comparer de multiples systèmes de culture limitant l'utilisation d'herbicides et du travail du sol (Colbach et Cordeau, 2022).

FLORSYS permet en effet de tester un grand nombre de systèmes de culture sur un pas de temps journalier et à long terme (*e.g.* 30 ans) et de les comparer entre eux selon des indicateurs de nuisibilité adventice. L'utilisation de ce modèle est une approche intéressante pour la conception de systèmes de culture durables (Queyrel et al., 2023). Les systèmes conçus pourraient ensuite être testés en réel, par expérimentation au champ pour valider les résultats, et/ou être confrontés à des experts lors d'ateliers de co-conception (Queyrel et al., 2023). La simulation pourrait aussi guider le choix d'espèces de couvert efficaces pour la régulation biologique des adventices (Colbach et al., 2022). De nombreuses compositions de couvert pourraient être testées par simulation dans un premier temps, puis les meilleures compositions seraient testées au champ. De plus, les différentes compositions de couverts pourraient être couplées à différents modes de destruction, ces deux facteurs ayant été révélés comme déterminants de la régulation biologique des adventices dans cette thèse.

Pour compléter ces approches, des enquêtes auprès des agriculteurs pourraient être menées pour recueillir leur expertise en matière de régulation biologique des adventices par les couverts. Bien que les agriculteurs n'utilisent généralement pas les couverts d'interculture dans le but de gérer les adventices, cet effet doit être considéré au même titre que la provision d'autres services écosystémiques (Bybee-Finley et al., 2022; Lamichhane et Alletto, 2022).

CONCLUSION GENERALE

Pour réduire l'utilisation des herbicides en grandes cultures, l'efficacité de multiples leviers de gestion agroécologiques des adventices, seuls ou combinés les uns avec les autres, doit être étudiée. Cette thèse s'est focalisée sur un type de levier : l'implantation de couverts d'interculture. Des études précédentes sur ce sujet ont montré que les couverts d'interculture réduisaient les adventices en interculture et dans la culture suivante mais que leur efficacité variait selon de multiples facteurs (*e.g.* composition des couverts, pédoclimat, niveau de ressources, pratiques agricoles). Les objectifs de cette thèse étaient donc d'identifier les déterminants majeurs de la régulation biologique des adventices par les couverts en interculture et dans les cultures suivantes à différentes échelles temporelles et de quantifier leurs effets.

Par des expérimentations complémentaires au champ et en serre, cette thèse a permis de mettre en évidence que la composition des couverts d'interculture et leur méthode de destruction sont des déterminants majeurs de la régulation des adventices en interculture et dans les cultures suivantes. Dans les expérimentations menées au champ, les couverts ont réduit les adventices en interculture (confirmant les observations d'études précédentes) mais les effets des couverts d'interculture sur les adventices au-delà de la période d'interculture se sont révélés très faibles, et ce malgré la suppression de pratiques connues pour masquer les effets des couverts (*e.g.* travail du sol, désherbage, fertilisation). Les couverts d'interculture ont principalement montré des effets dans la culture suivante via la fourniture d'azote. L'effet mulch des couverts d'interculture observé dans d'autres études n'a pas été observé dans cette thèse, questionnant la capacité des couverts d'interculture à réguler les adventices au-delà de la période d'interculture sous nos latitudes. Néanmoins, cette thèse montre que la fourniture d'azote par les couverts d'interculture pourrait être un processus déterminant de la compétition entre culture suivante et adventices.

Davantage de recherches sont nécessaires pour (i) identifier des systèmes de culture agroécologiques combinant couverts d'interculture et autres leviers de gestion agroécologiques des adventices et (ii) tester la capacité de ces systèmes à gérer les adventices tout en réduisant l'utilisation d'herbicides et du travail du sol. De multiples approches (*e.g.* simulations, expérimentations au champ et en conditions contrôlées, enquêtes) doivent alors être utilisées pour obtenir des résultats génériques et favoriser le développement de la gestion agroécologique des adventices.

ANNEXES

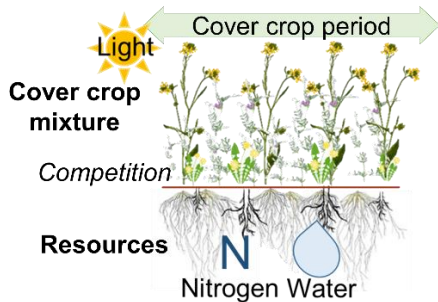
Weed suppression in cover crop mixtures under contrasted levels of resource availability

Alicia Rouge ^{a, b}, Guillaume Adeux ^a, Hugues Busset ^a, Rodolphe Hugard ^c, Juliette Martin ^c, Annick Matejicek ^a, Delphine Moreau ^a, Jean-Philippe Guillemain ^a, Stéphane Cordeau ^a

^a Agroécologie, INRAE, Institut Agro, Univ. Bourgogne, Univ. Bourgogne-Franche-Comté, F-21000 Dijon, France
^b AgroParisTech, 75005 Paris, France
^c INRAE, U2E, Unité Expérimentale du domaine d'Epoisses, F-21110 Bretenière, France

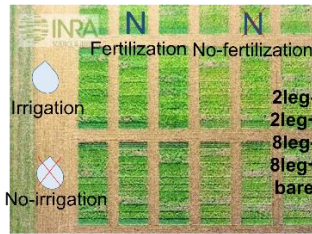
Research objective

Investigate the **weed suppressive effect** of summer-sown **cover crop (CC) mixtures** during the fallow period, under contrasted levels of soil **water** and **nitrogen** availability



Material and Methods

- Two field:years experiments, double entry split-plot in a randomised complete block design (n blocks = 3)
- 2 levels of irrigation (0 mm/40 mm)
- 2 levels of nitrogen fertilisation (0N/30N)
- 3 replications per block
- Four cover crop (CC) mixtures (2 or 8 CC species including (leg+) or not (leg-) legume species) and a bare soil control (bare)

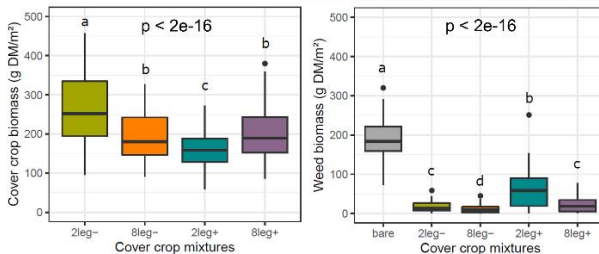


CC species	Year 1				Year 2			
	2leg-	2leg+	8leg-	8leg+	2leg-	2leg+	8leg-	8leg+
Black oat	x	x						
Winter rye	x		x	x				
Sorghum					x			x
Foxtail millet					x	x	x	
Common vetch	x		x					
Berseem clover			x					x
Faba bean			x					x
Brown hemp			x					x
Brown mustard			x		x		x	x
Field mustard			x		x		x	x
Lacy phacelia	x				x			x
Niger seed			x		x			x
Buckwheat			x					x
Linseed			x					x

Results

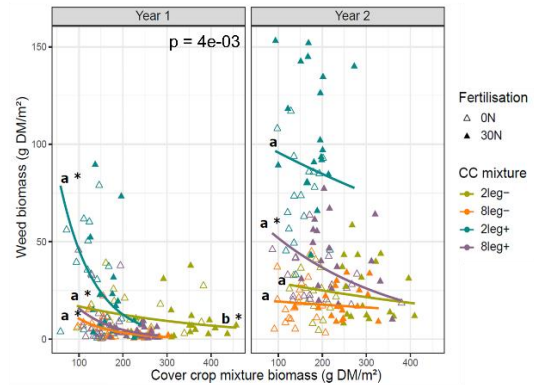
Which CC mixture provide the greatest weed suppression?

The greatest weed suppressive effect was not attributed to the most biomass productive CC mixture



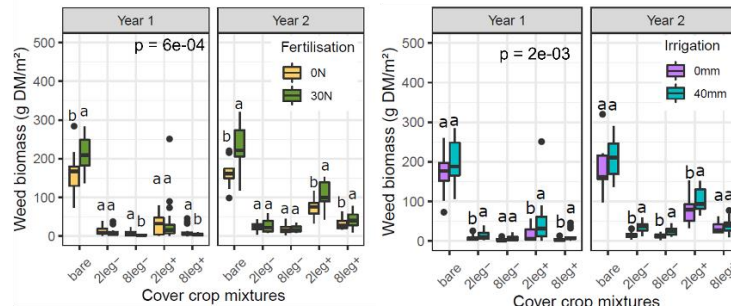
Did weed biomass decrease with CC biomass?

Yes, but weed suppression was mainly done at low levels of CC biomass (< 2 t/ha)



Did resource availability affect the level of weed suppression by CC?

Yes, but CC fertilisation and irrigation were not relevant to increase the level of weed suppression by CC



Conclusions

- Cover crop biomass was not the only driver of weed suppression
- Cover crop fertilisation and irrigation did not increase the level of weed suppression



Rouge, A., Adeux, G., Busset, H., Hugard, R., Martin, J., Matejicek, A., Moreau, D., Guillemain, J.-P., Cordeau, S., 2022. Weed suppression in cover crop mixtures under contrasted levels of resource availability. European Journal of Agronomy 136, 126499.



Carry over effects of cover crop mixtures and management practices on subsequent crops and weeds in no-till

Alicia Rouge ^{a, b}, Guillaume Adeux ^a, Hugues Busset ^a, Rodolphe Hugard ^c, Juliette Martin ^c, Annick Matejcek ^a, Delphine Moreau ^a, Jean-Philippe Guillemin ^a, Stéphane Cordeau ^a

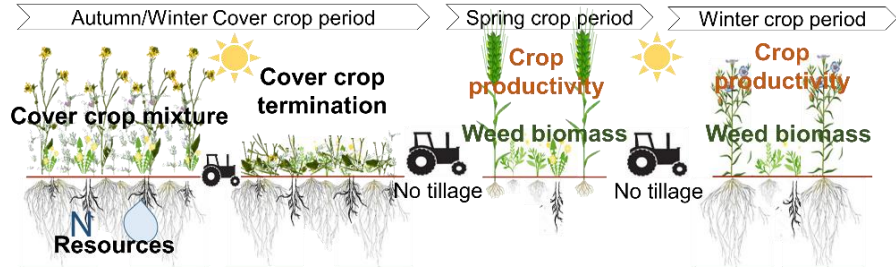
^a Agroécologie, INRAE, Institut Agro, Univ. Bourgogne, Univ. Bourgogne-Franche-Comté, F-21000 Dijon, France

^b AgroParisTech, 75005 Paris, France

^c INRAE, U2E, Unité Expérimentale du domaine d'Epoisses, F-21110 Bretenière, France

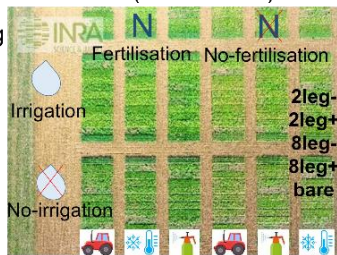
Research objective

Investigate the effect of cover crop (CC) mixture, resource availability and CC termination method on weed biomass and crop productivity of two subsequent crops in no-till



Material and Methods

- Two field:years experiments, split-split-split plot design with CC as the only completely randomised factor (n blocks = 3)
- 2 levels of irrigation at CC sowing (W-: 0 mm; W+: 40 mm)
- 2 levels of nitrogen fertilisation at CC sowing (N-: 0 kg N ha⁻¹; N+: 30 kg N ha⁻¹)
- 3 CC termination methods (rolling, herbicide-use, winter-kill)



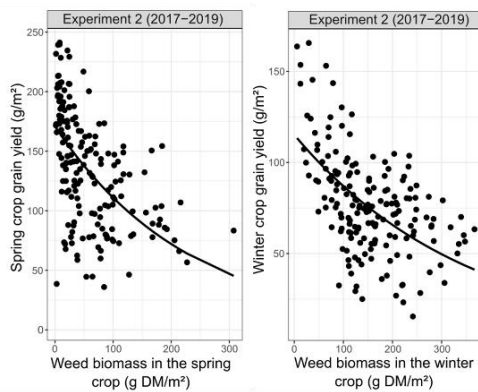
- Four cover crop (CC) mixtures (2 or 8 CC species including (leg+) or not (leg-) legume species) and a bare soil control (bare)

CC species	Year 1				Year 2			
	2leg-	2leg+	8leg-	8leg+	2leg-	2leg+	8leg-	8leg+
Black oat		x	x					
Winter rye	x		x					
Sorghum				x		x		
Foxtail millet					x	x	x	x
Common vetch	x		x		x		x	
Berseem clover			x				x	
Faba bean			x				x	
Brown hemp			x				x	
Brown mustard	x	x			x	x		
Field mustard		x	x			x	x	
Lacy phacelia	x			x		x		
Niger seed		x	x			x	x	
Buckwheat		x				x		
Linseed		x				x		

Results

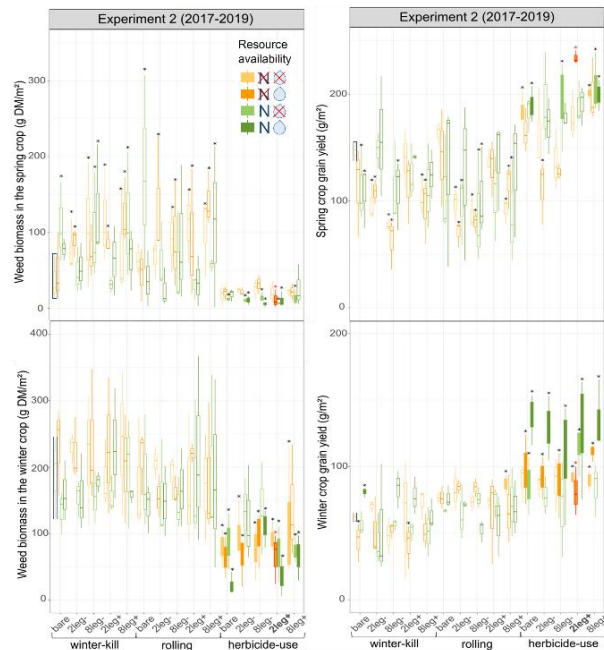
In the subsequent crops, did weed biomass affect the crop productivity?

Yes, weed biomass negatively affected the two subsequent crop yields



In the subsequent crops, which treatments decreased weed biomass and increased crop yields compared to the reference?

Only one treatment out of 59 decreased weed biomass and increased crop yield in the two subsequent crops: 2leg+:N-:W+:herbicide-use



Conclusions

- Results highly varied by experiments (i.e. soil type, weather)
- CC showed beneficial carry over effects in experiment 1 only in the following spring crop
- CC showed beneficial carry over effects in experiment 2 only in the subsequent winter crop and only when terminated with herbicide-use



REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adeux, G., Cordeau, S., Antichi, D., Carlesi, S., Mazzoncini, M., Munier-Jolain, N., and Bàrberi, P. (2021). Cover crops promote crop productivity but do not enhance weed management in tillage-based cropping systems. *European Journal of Agronomy* **123**, 126221.
- Adeux, G., Guinet, M., Courson, E., Lecaulle, S., Munier-Jolain, N., and Cordeau, S. (2022). Multicriteria assessment of conservation agriculture systems. *Frontiers in Agronomy* **4**.
- Adeux, G., Munier-Jolain, N., Meunier, D., Farcy, P., Carlesi, S., Barberi, P., and Cordeau, S. (2019). Diversified grain-based cropping systems provide long-term weed control while limiting herbicide use and yield losses. *Agronomy for Sustainable Development* **39**, 42.
- Adeux, G., Rodriguez, A., Penato, C., Antichi, D., Carlesi, S., Sbrana, M., Bàrberi, P., and Cordeau, S. (2023). Long-term cover cropping in tillage-based systems filters weed community phenology: A seedbank analysis. *Field Crops Research* **291**, 108769.
- Alavanja, M. C., Hoppin, J. A., and Kamel, F. (2004). Health effects of chronic pesticide exposure: cancer and neurotoxicity. *Annu Rev Public Health* **25**, 155-197.
- Allen, M. R., de Coninck, H., Dube, O. P., Hoegh-Guldberg, O., Jacob, D., Jiang, K., Revi, A., Rogelj, J., Roy, J., Shindell, D., Solecki, W., Taylor, M., Tschakert, P., Waisman, H., Abdul Halim, S., Antwi-Agyei, P., Aragón-Durand, F., Babiker, M., Bertoldi, P., Bindi, M., Brown, S., Buckeridge, M., Camilloni, I., Cartwright, A., Cramer, W., Dasgupta, P., Diedhiou, A., Djalante, R., Dong, W., Ebi, K. L., Engelbrecht, F., Fifita, S., Ford, J., Forster, P., Fuss, S., Hayward, B., Hourcade, J.-C., Ginzburg, V., Guiot, J., Handa, C., Hijioka, Y., Humphreys, S., Kainuma, M., Kala, J., Kanninen, M., Kheshgi, H., Kobayashi, S., Kriegler, E., Ley, D., Liverman, D., Mahowald, N., Mechler, R., Mehrotra, S., Mulugetta, Y., Mundaca, L., Newman, P., Okereke, C., Payne, A., Perez, R., Pinho, F. P., Revokatova, A., Riahi, K., Schultz, S., Sférian, R., Seneviratne, S. I., Steg, L., Suarez Rodriguez, A. G., Sugiyama, T., Thomas, A., Vilariño, M. V., Wairiu, M., Warren, R., Zhou, G., and Zickfeld, K. (2018). "Technical Summary. In: Global warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty."
- Almoussawi, A., Lenoir, J., Spicher, F., Dupont, F., Chabrierie, O., Closset-Kopp, D., Brasseur, B., Kobaissi, A., Dubois, F., and Decocq, G. (2020). Direct seeding associated with a mixture of winter cover crops decreases weed abundance while increasing cash-crop yields. *Soil and Tillage Research* **200**, 104622.
- Alonso-Ayuso, M., Gabriel, J. L., Hontoria, C., Ibáñez, M. Á., and Quemada, M. (2020). The cover crop termination choice to designing sustainable cropping systems. *European Journal of Agronomy* **114**, 126000.
- Amsili, J. P., and Kaye, J. P. (2021). Root traits of cover crops and carbon inputs in an organic grain rotation. *Renewable Agriculture and Food Systems* **36**, 182-191.
- Andersen, M. K., Hauggaard-Nielsen, H., Ambus, P., and Jensen, E. S. (2005). Biomass production, symbiotic nitrogen fixation and inorganic N use in dual and tri-component annual intercrops. *Plant and Soil* **266**, 273-287.
- Anderson, R. L. (2015). Integrating a complex rotation with no-till improves weed management in organic farming. A review. *Agronomy for Sustainable Development* **35**, 967-974.

- Antichi, D., Carlesi, S., Mazzoncini, M., and Bärberi, P. (2022). Targeted timing of hairy vetch cover crop termination with roller crimper can eliminate glyphosate requirements in no-till sunflower. *Agronomy for Sustainable Development* **42**, 87.
- Antier, C., Andersson, R., Auskalnien, O., Bari, K., Baret, P., Besenhofer, G., Calha, I., Carrola Dos Santos, S., De Cauwer, B., Chachalis, D., Dorner, Z., Follak, S., Forristal, D., Gaskov, S., Gonzalez Andujar, J. L., Hull, R., Jalli, H., Kierzek, R., Kiss, J., Kudsk, P., Leonhardt, C., Leskovšek, R., Mennan, H., Messéan, A., Nečajeva, J., Mullins, E., Neve, P., Pedraza, V., Pintar, A., Reboud, X., Redl, M., Riemens, M., Ringselle, B., Ruuttunen, P., Sattin, M., Simić, M., Soukup, J., Stefanic, E., Steinkellner, S., Storkey, J., Ulber, L., Weickmans, B., and Wirth, J. (2020a). "A survey on the uses of glyphosate in European countries."
- Antier, C., Kudsk, P., Reboud, X., Ulber, L., Baret, P. V., and Messéan, A. (2020b). Glyphosate Use in the European Agricultural Sector and a Framework for Its Further Monitoring. *Sustainability* **12**, 5682.
- Ashford, D. L., and Reeves, D. W. (2003). Use of a mechanical roller-crimper as an alternative kill method for cover crops. *American Journal of Alternative Agriculture* **18**, 37-45.
- Attoumani-Ronceux, A., Aubertot, J.-N., Guichard, L., Jouy, L., Mischler, P., Omon, B., Petit, M.-S., Pleyber, E., Reau, R., and Seiler, A. (2011). "Guide pratique pour la conception de systèmes de culture plus économes en produits phytosanitaires."
- Bakker, M. G., Acharya, J., Moorman, T. B., Robertson, A. E., and Kaspar, T. C. (2016). The Potential for Cereal Rye Cover Crops to Host Corn Seedling Pathogens. *Phytopathology* **106**, 591-601.
- Ballot, R., Cordeau, S., and Le Bail, M. (2022). Evolution des surfaces de couverts végétaux en France : état des lieux statistique. *Agronomie Environnement & Sociétés* **12**, 11-17.
- Baraibar, B., Hunter, M. C., Schipanski, M. E., Hamilton, A., and Mortensen, D. A. (2018a). Weed Suppression in Cover Crop Monocultures and Mixtures. *Weed Science* **66**, 121-133.
- Baraibar, B., Mortensen, D. A., Hunter, M. C., Barbercheck, M. E., Kaye, J. P., Finney, D. M., Curran, W. S., Bunck, J., and White, C. M. (2018b). Growing degree days and cover crop type explain weed biomass in winter cover crops. *Agronomy for Sustainable Development* **38**.
- Baraibar, B., Murrell, E., Bradley, B., Barbercheck, M. E., Mortensen, D. A., Kaye, J., and White, C. (2020). Cover crop mixture expression is influenced by nitrogen availability and growing degree days. *PLOS ONE* **15**, e0235868.
- Bärberi, P., and Mazzoncini, M. (2001). Changes in weed community composition as influenced by cover crop and management system in continuous corn. *Weed Science* **49**, 491-499.
- Barralis, G. (1976). Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles; Application à la Côte d'Or. In "5. Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaise Herbes". COLUMA, Paris, France.
- Barton, K. (2020). Multi-Model Inference. Version 1.43.17.
- Basche, A. D., Kaspar, T. C., Archontoulis, S. V., Jaynes, D. B., Sauer, T. J., Parkin, T. B., and Miguez, F. E. (2016). Soil water improvements with the long-term use of a winter rye cover crop. *Agricultural Water Management* **172**, 40-50.
- Baskin, C. C., and Baskin, J. M. (1988). Germination Ecophysiology of Herbaceous Plant Species in a Temperate Region. *American Journal of Botany* **75**, 286-305.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., and Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* **67**.
- Begon, M., and Townsend, C. R. (2020). "Ecology : from individuals to ecosystems."

- Bergtold, J. S., Ramsey, S., Maddy, L., and Williams, J. R. (2019). A review of economic considerations for cover crops as a conservation practice. *Renewable Agriculture and Food Systems* **34**, 62-76.
- Björkman, T., Lowry, C., Shail, J. W., Brainard, D. C., Anderson, D. S., and Masiunas, J. B. (2015). Mustard Cover Crops for Biomass Production and Weed Suppression in the Great Lakes Region. *Agronomy Journal* **107**, 1235-1249.
- Blanco-Canqui, H., Shaver, T., Lindquist, J., Shapiro, C., Elmore, R., Francis, C., and Hergert, G. (2015). Cover Crops and Ecosystem Services: Insights from Studies in Temperate Soils. *Agronomy Journal* **107**, 2449–2474.
- Bleasdale, J. K. A. (1960). Studies on plant competition. In "The biology of weeds", pp. 133–142, Oxford.
- Blesh, J. (2018). Functional traits in cover crop mixtures: Biological nitrogen fixation and multifunctionality. *Journal of Applied Ecology* **55**, 38-48.
- Blubaugh, C. K., Hagler, J. R., Machtley, S. A., and Kaplan, I. (2016). Cover crops increase foraging activity of omnivorous predators in seed patches and facilitate weed biological control. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **231**, 264-270.
- Bourgeois, B., Charles, A., Van Eerd, L. L., Tremblay, N., Lynch, D., Bourgeois, G., Bastien, M., Bélanger, V., Landry, C., and Vanasse, A. (2022). Interactive effects between cover crop management and the environment modulate benefits to cash crop yields: a meta-analysis. *Canadian Journal of Plant Science* **102**, 656-678.
- Bourgeois, B., Munoz, F., Fried, G., Mahaut, L., Armengot, L., Denelle, P., Storkey, J., Gaba, S., and Violle, C. (2019). What makes a weed a weed? A large-scale evaluation of arable weeds through a functional lens. *American Journal of Botany* **106**, 90-100.
- Boyd, N. S., Brennan, E. B., Smith, R. F., and Yokota, R. (2009). Effect of Seeding Rate and Planting Arrangement on Rye Cover Crop and Weed Growth. *Agronomy Journal* **101**, 47-51.
- Brennan, E. B., and Smith, R. F. (2005). Winter Cover Crop Growth and Weed Suppression on the Central Coast of California. *Weed Technology* **19**, 1017-1024.
- Bretagnolle, V., and Gaba, S. (2015). Weeds for bees? A review. *Agronomy for Sustainable Development* **35**, 891–909.
- Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Mächler, M., and Bolker, B. M. (2017). glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal* **9**, 378-400.
- Büchi, L., Wendling, M., Amossé, C., Jeangros, B., and Charles, R. (2020). Cover crops to secure weed control strategies in a maize crop with reduced tillage. *Field Crops Research* **247**, 107583.
- Burnside, O. C., Wicks, G. A., Warnes, D. D., Somerhalder, B. R., and Weeks, S. A. (1969). Effect of Weeds on Harvesting Efficiency in Corn, Sorghum, and Soybeans. *Weed Science* **17**, 438-441.
- Bybee-Finley, A. K., Cordeau, S., Yvoz, S., Mirsky, S. B., and Ryan, M. R. (2022). Finding the right mix: a framework for selecting seeding rates for cover crop mixtures. *Ecological Applications* **32**, e02484.
- Bybee-Finley, K. A., Mirsky, S. B., and Ryan, M. R. (2017). Crop Biomass Not Species Richness Drives Weed Suppression in Warm-Season Annual Grass–Legume Intercrops in the Northeast. *Weed Science* **65**, 669–680.
- Campiglia, E., Mancinelli, R., Radicetti, E., and Caporali, F. (2010). Effect of cover crops and mulches on weed control and nitrogen fertilization in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Crop Protection* **29**, 354-363.

- Carrera, L. M., Abdul-Baki, A. A., and Teasdale, J. R. (2004). Cover crop management and weed suppression in no-tillage sweet corn production. *Hortscience* **39**, 1262-1266.
- Caussanel, J. P. (1989). Nuisibilité et seuils de nuisibilité des mauvaises herbes dans une culture annuelle : situation de concurrence bispécifique. *Agronomie* **9**, 219–240.
- Challenge-Agriculture (1999). "NITRASOL® II - Cahier de savoir-faire."
- Chapagain, T., Lee, E. A., and Raizada, M. N. (2020). The Potential of Multi-Species Mixtures to Diversify Cover Crop Benefits. *Sustainability* **12**, 2058.
- Chauvel, B., Gauvrit, C., and Guillemain, J.-P. (2022). From sea salt to glyphosate salt: a history of herbicide use in France. **40**.
- Chauvel, B., Guillemain, J.-P., Gasquez, J., and Gauvrit, C. (2012). History of chemical weeding from 1944 to 2011 in France: Changes and evolution of herbicide molecules. *Crop Protection* **42**, 320–326.
- Chen, B., Liu, E., Tian, Q., Yan, C., and Zhang, Y. (2014). Soil nitrogen dynamics and crop residues. A review. *Agronomy for Sustainable Development* **34**, 429-442.
- Chen, G., and Weil, R. R. (2010). Penetration of cover crop roots through compacted soils. *Plant and Soil* **331**, 31-43.
- Christensen, S. (1995). Weed suppression ability of spring barley varieties. *Weed Research* **35**, 241-247.
- Christina, M., Negrier, A., Marnotte, P., Viaud, P., Mansuy, A., Auzoux, S., Techer, P., Hoarau, E., and Chabanne, A. (2021). A trait-based analysis to assess the ability of cover crops to control weeds in a tropical island. *European Journal of Agronomy* **128**, 126316.
- Clark, A. J., Meisinger, J. J., Decker, A. M., and Mulford, F. R. (2007). Effects of a Grass-Selective Herbicide in a Vetch–Rye Cover Crop System on Nitrogen Management. *Agronomy Journal* **99**, 36-42.
- Clark, K. M., Boardman, D. L., Staples, J. S., Easterby, S., Reinbott, T. M., Kremer, R. J., Kitchen, N. R., and Veum, K. S. (2017). Crop Yield and Soil Organic Carbon in Conventional and No-till Organic Systems on a Claypan Soil. *Agronomy Journal* **109**, 588-599.
- Clements, F. E., Weaver, J. E., and Hanson, H. C. (1929). "Plant Competition: An Analysis of Community Functions," Carnegie institution of Washington, United States of America.
- Cloutier, M. L., Murrell, E., Barbercheck, M., Kaye, J., Finney, D., Garcia-Gonzalez, I., and Bruns, M. A. (2020). Fungal community shifts in soils with varied cover crop treatments and edaphic properties. *Scientific Reports* **10**, 6198.
- Colbach, N., Colas, F., Cordeau, S., Maillot, T., Queyrel, W., Villerd, J., and Moreau, D. (2021). The FLORSYS crop-weed canopy model, a tool to investigate and promote agroecological weed management. *Field Crops Research* **261**, 108006.
- Colbach, N., and Cordeau, S. (2022). Are No-Till Herbicide-Free Systems Possible? A Simulation Study. *Frontiers in Agronomy* **4**.
- Colbach, N., Felten, E., Gee, C., Klein, A., Lannuzel, L., Lecomte, C., Maillot, T., Strbik, F., Villerd, J., and Moreau, D. (2022). Tracking Ideal Varieties and Cropping Techniques for Agroecological Weed Management: A Simulation-Based Study on Pea. *Front Plant Sci* **13**, 809056.
- Conklin, A. E., Susan Erich, M., Liebman, M., Lambert, D., Gallandt, E. R., and Halteman, W. A. (2002). Effects of red clover (*Trifolium pratense*) green manure and compost soil amendments on wild mustard (*Brassica kaber*) growth and incidence of disease. *Plant and Soil* **238**, 245-256.

- Cordeau, S. (2022). Conservation Agriculture and Agroecological Weed Management. In "Agronomy", Vol. 12.
- Cordeau, S., Chauvel, B., and Guillemain, J.-P. (2018a). Nuisibilité des plantes adventices : compétition pour les ressources, quantification des pertes de rendement et de qualité des récoltes. In "Gestion durable de la flore adventice des cultures", pp. 77–97, Versailles, France.
- Cordeau, S., Guillemain, J.-P., Reibel, C., and Chauvel, B. (2015). Weed species differ in their ability to emerge in no-till systems that include cover crops. *Annals of Applied Biology* **166**, 444-455.
- Cordeau, S., Wayman, S., Reibel, C., Strbik, F., Chauvel, B., and Guillemain, J.-P. (2018b). Effects of drought on weed emergence and growth vary with the seed burial depth and presence of a cover crop. *Weed Biology and Management* **18**, 12-25.
- Cornelius, C. D., and Bradley, K. W. (2017). Herbicide Programs for the Termination of Various Cover Crop Species. *Weed Technology* **31**, 514-522.
- Couëdel, A., Kirkegaard, J., Alletto, L., and Justes, É. (2019). Chapter Two - Crucifer-legume cover crop mixtures for biocontrol: Toward a new multi-service paradigm. In "Advances in Agronomy" (D. L. Sparks, ed.), Vol. 157, pp. 55-139. Academic Press.
- Creamer, N., and Dabney, S. (2002). Killing cover crops mechanically: Review of recent literature and assessment of new research results. *American Journal of Alternative Agriculture* **17**, 32-40.
- Cressman, S. T., Page, E. R., and Swanton, C. J. (2011). Weeds and the Red to Far-Red Ratio of Reflected Light: Characterizing the Influence of Herbicide Selection, Dose, and Weed Species. *Weed Science* **59**, 424-430.
- CTIC (2017). "Annual Report of the 2016-2017 Cover crop survey." Joint Publication of the Conservation Technology Information Center, the North Central Region Sustainable Agriculture Research and Education Program, and the American Seed Trade Association West Lafayette.
- CTIC (2020). "Annual Report of the 2019-2020 Cover crop survey." Joint Publication of the Conservation Technology Information Center, the North Central Region Sustainable Agriculture Research and Education Program, and the American Seed Trade Association West Lafayette.
- Daryanto, S., Fu, B., Wang, L., Jacinthe, P.-A., and Zhao, W. (2018). Quantitative synthesis on the ecosystem services of cover crops. *Earth-Science Reviews* **185**, 357-373.
- De Cauwer, B., De Cuyper, T., De Ryck, S., Delanote, L., DeWaele, K., Willekens, K., and Reheul, D. (2019). Reduction in field emergence and seedbank density of *Galinsoga quadriradiata* and other weeds after contrasting false seedbed strategies in organic vegetable fields. *Weed Research* **59**, 265-278.
- Diacono, M., Rubino, P., and Montemurro, F. (2013). Precision nitrogen management of wheat. A review. *Agronomy for Sustainable Development* **33**, 219-241.
- Directive (2009/128/EC). European Parliament and the Council Directive 2009/128/EC of the European Parliament and of the Council of 21 October 2009 Establishing a Framework for Community Action to Achieve the Sustainable Use of Pesticides. Vol. 2023. <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/ALL/?uri=celex%3A32009L0128>.
- Dorn, B., Jossi, W., van der Heijden, M. G. A., and Zwerger, P. (2015). Weed suppression by cover crops: comparative on-farm experiments under integrated and organic conservation tillage. *Weed Research* **55**, 586-597.

- Dorn, B., Stadler, M., van der Heijden, M., and Streit, B. (2013). Regulation of cover crops and weeds using a roll-chopper for herbicide reduction in no-tillage winter wheat. *Soil and Tillage Research* **134**, 121-132.
- Duhamel Du Monceau, H.-L. (1762). "Eléments d'agriculture," Paris, France.
- Ellenberg, H. (1979). Indicator values of vascular plants in central Europe. *Scripta Geobotanica* **9**, 7-122.
- European-Commission (2019). "Communication from the commission to the European parliament, the European council, the council, the European economic and social committee and the committee of the regions: The European Green Deal," Brussels.
- European-Parliament (2018). "Directorate-General for Parliamentary Research Services, Remáč, M., Directive 2009/128/EC on the sustainable use of pesticides," Publications Office.
- European-Union (2020). Farm to Fork Strategy: for a fair, healthy, and environmentally-friendly food system.
- Evans, C. E., and Etherington, J. R. (1990). The effect of soil water potential on seed germination of some British plants. *New Phytol.* **115**, 539-548.
- Evans, R., Lawley, Y., and Entz, M. H. (2016). Fall-seeded cereal cover crops differ in ability to facilitate low-till organic bean (*Phaseolus vulgaris*) production in a short-season growing environment. *Field Crops Research* **191**, 91-100.
- FAO (2023). L'agriculture de conservation.
- FAOSTATS (2023). Food and Agriculture Organization. Vol. 2023. <https://www.fao.org/faostat/en/#data>.
- Fernando, M., and Shrestha, A. (2023). The Potential of Cover Crops for Weed Management: A Sole Tool or Component of an Integrated Weed Management System? *Plants* **12**.
- Fertinnowa (2017). Nitrachek optical reader for N analysis in soil solution.
- Ficks, T. S., Lowry, C. J., and Wallace, J. M. (2022). Weed seed mass affects seedling establishment and resource allocation patterns across a cereal rye surface residue gradient. *Weed Research* **62**, 49-58.
- Finn, J. A., Kirwan, L., Connolly, J., Sebastia, M. T., Helgadottir, A., Baadshaug, O. H., Bélanger, G., Black, A., Brophy, C., Collins, R. P., Čop, J., Dalmannsdóttir, S., Delgado, I., Elgersma, A., Fothergill, M., Frankow-Lindberg, B. E., Ghesquiere, A., Golinska, B., Golinski, P., Grieu, P., Gustavsson, A.-M., Höglind, M., Huguenin-Elie, O., Jørgensen, M., Kadziuliene, Z., Kurki, P., Llurba, R., Lunnan, T., Porqueddu, C., Suter, M., Thumm, U., and Lüscher, A. (2013). Ecosystem function enhanced by combining four functional types of plant species in intensively managed grassland mixtures: a 3-year continental-scale field experiment. *Journal of Applied Ecology* **50**, 365-375.
- Finney, D., Murrell, E., Baraibar, B., Barbercheck, M., Bradley, B., Cornelisse, S., Hunter, M., Kaye, J., Mortensen, D., Mullen, C., and Schipanski, M. (2017). Ecosystem Services and Disservices Are Bundled in Simple and Diverse Cover Cropping Systems. *Agricultural & Environmental Letters* **2**, 1-5.
- Finney, D., White, C. M., and Kaye, J. P. (2016). Biomass Production and Carbon/Nitrogen Ratio Influence Ecosystem Services from Cover Crop Mixtures. *Agronomy Journal* **108**, 39-52.
- Finney, D. M., and Kaye, J. P. (2017). Functional diversity in cover crop polycultures increases multifunctionality of an agricultural system. *Journal of Applied Ecology* **54**, 509-517.

- Fisk, J. W., Hesterman, O. B., Shrestha, A., Kells, J. J., Harwood, R. R., Squire, J. M., and Sheaffer, C. C. (2001). Weed Suppression by Annual Legume Cover Crops in No-Tillage Corn. *Agronomy Journal* **93**, 319-325.
- Florence, A. M., Higley, L. G., Drijber, R. A., Francis, C. A., and Lindquist, J. L. (2019). Cover crop mixture diversity, biomass productivity, weed suppression, and stability. *PLoS One* **14**, e0206195.
- Florence, A. M., and McGuire, A. M. (2020). Do diverse cover crop mixtures perform better than monocultures? A systematic review. *Agronomy Journal* **112**, 3513-3534.
- Fogliatto, S., Ferrero, A., and Vidotto, F. (2020). Chapter Six - Current and future scenarios of glyphosate use in Europe: Are there alternatives? In "Advances in Agronomy" (D. L. Sparks, ed.), Vol. 163, pp. 219-278. Academic Press.
- Fox, J., Weisberg, S., and Price, B. (2020). Companion to Applied Regression. Version 3.0-8.
- Fried, G. (2019). "Apports des approches fonctionnelles pour l'évaluation des risques associés aux changements de végétation induits par les activités humaines." Université de Montpellier, école doctorale Gaïa.
- Fried, G., Chauvel, B., and Reboud, X. (2009a). A functional analysis of large-scale temporal shifts from 1970 to 2000 in weed assemblages of sunflower crops in France. *Journal of Vegetation Science* **20**, 49-58.
- Fried, G., Norton, L. R., and Reboud, X. (2008). Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **128**, 68-76.
- Fried, G., Petit, S., Dessaint, F., and Reboud, X. (2009b). Arable weed decline in Northern France: Crop edges as refugia for weed conservation? *Biological Conservation* **142**, 238-243.
- Funk, J. L., and Wolf, A. A. (2016). Testing the trait-based community framework: Do functional traits predict competitive outcomes? *Ecology* **97**, 2206-2211.
- Garba, I. I., Bell, L. W., and Williams, A. (2022). Cover crop legacy impacts on soil water and nitrogen dynamics, and on subsequent crop yields in drylands: a meta-analysis. *Agronomy for Sustainable Development* **42**, 34.
- Gardarin, A., Dürr, C., and Colbach, N. (2011). Prediction of germination rates of weed species: Relationships between germination speed parameters and species traits. *Ecological Modelling* **222**, 626-636.
- Garnier, E., and Navas, M.-L. (2012). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development* **32**, 365-399.
- Gaupp-Berghausen, M., Hofer, M., Rewald, B., and Zaller, J. G. (2015). Glyphosate-based herbicides reduce the activity and reproduction of earthworms and lead to increased soil nutrient concentrations. *Sci Rep* **5**, 12886.
- Gfeller, A., Herrera, J. M., Tschuy, F., and Wirth, J. (2018). Explanations for *Amaranthus retroflexus* growth suppression by cover crops. *Crop Protection* **104**, 11-20.
- Giller, K. E., Andersson, J. A., Corbeels, M., Kirkegaard, J., Mortensen, D., Erenstein, O., and Vanlauwe, B. (2015). Beyond conservation agriculture. *Front Plant Sci* **6**, 870.
- Goldberg, D. E. (1990). Components of resource competition in plant communities. In "Perspectives on plant competition" (J. B. Grace and D. Tilman, eds.), pp. 27-49. Academic Press, Inc., London, UK.
- Grace, J. B. (1995). On the Measurement of Plant Competition Intensity. *Ecology* **76**, 305-308.
- GREN (2015). Arrêté établissant le référentiel régional de mise en oeuvre de l'équilibre de la fertilisation azotée pour la région Bourgogne. (R. Bourgogne, ed.), pp. 45. Les Groupes Régionaux d'Expertise Nitrates, France.

- Grint, K. R., Arneson, N. J., Arriaga, F., DeWerff, R., Oliveira, M., Smith, D. H., Stoltenberg, D. E., and Werle, R. (2022a). Cover crops and preemergence herbicides: An integrated approach for weed management in corn-soybean systems in the US Midwest. *Frontiers in Agronomy* **4**.
- Grint, K. R., Arneson, N. J., Oliveira, M. C., Smith, D. H., and Werle, R. (2022b). Cereal rye cover crop terminated at crop planting reduces early-season weed density and biomass in Wisconsin corn–soybean production. *Agrosystems, Geosciences & Environment* **5**.
- Grundy, A. C. (2003). Predicting weed emergence: a review of approaches and future challenges. *Weed Research* **43**, 1-11.
- Gu, C., Bastiaans, L., Anten, N. P. R., Makowski, D., and van der Werf, W. (2021). Annual intercropping suppresses weeds: A meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **322**, 107658.
- Guillemin, J. P., Gardarin, A., Granger, S., Reibel, C., Munier-Jolain, N., and Colbach, N. (2013). Assessing potential germination period of weeds with base temperatures and base water potentials. *Weed Research* **53**, 76-87.
- Guinet, M., Nicolardot, B., and Voisin, A.-S. (2020). Nitrogen benefits of ten legume pre-crops for wheat assessed by field measurements and modelling. *European Journal of Agronomy* **120**, 126151.
- Gutteridge, R. J., Zhang, J. P., Jenkyn, J. F., and Bateman, G. L. (2005). Survival and multiplication of *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* (the wheat take-all fungus) and related fungi on different wild and cultivated grasses. *Applied Soil Ecology* **29**, 143-154.
- Guyomard, H., Bureau, J.-C., Chatellier, V., Detang-Dessendre, C., Dupraz, P., Jacquet, F., Reboud, X., Requillart, V., Soler, L.-G., and Tysebaert, M. (2020). "Research for AGRI Committee – The Green Deal and the CAP: policy implications to adapt farming practices and to preserve the EU's natural resources." European Parliament, Policy Department for Structural and Cohesion Policies, Brussels.
- Guyton, K. Z., Loomis, D., Grosse, Y., El Ghissassi, F., Benbrahim-Tallaa, L., Guha, N., Scoccianti, C., Mattock, H., and Straif, K. (2015). Carcinogenicity of tetrachlorvinphos, parathion, malathion, diazinon, and glyphosate. *The Lancet Oncology* **16**, 490–491.
- Hamner, B., Frasco, M., and LeDell, E. (2018). Evaluation Metrics for Machine Learning. *CRAN R package version 0.1.4*.
- Hayden, Z. D., Brainard, D. C., Henshaw, B., and Ngouajio, M. (2012). Winter Annual Weed Suppression in Rye–Vetch Cover Crop Mixtures. *Weed Technology* **26**, 818-825.
- Heap, I. (2023). The International Herbicide-Resistant Weed Database. Vol. March 16, 2023, pp. Available www.weedscience.org
- Hill, S. B., and MacRae, R. J. (1995). Conceptual Framework for the Transition from Conventional to Sustainable Agriculture. *Journal of Sustainable Agriculture* **7**, 81-87.
- Hodge, A., Berta, G., Doussan, C., Merchan, F., and Crespi, M. (2009). Plant root growth, architecture and function. *Plant and Soil* **321**, 153-187.
- Horvath, D. P., Clay, S. A., Swanton, C. J., Anderson, J. V., and Chao, W. S. (2023). Weed-induced crop yield loss: a new paradigm and new challenges. *Trends in Plant Science*.
- Hudek, C., Putinica, C., Otten, W., and De Baets, S. (2022). Functional root trait-based classification of cover crops to improve soil physical properties. *European Journal of Soil Science* **73**, e13147.

- Hughes, G. (1990). The problem of weed patchiness. *Weed Research* **30**, 223-224.
- Hunter, M. C., Schipanski, M. E., Burgess, M. H., LaChance, J. C., Bradley, B. A., Barbercheck, M. E., Kaye, J. P., and Mortensen, D. A. (2019). Cover Crop Mixture Effects on Maize, Soybean, and Wheat Yield in Rotation. *Agricultural & Environmental Letters* **4**, 180051.
- Inserm (2021). "Pesticides et effets sur la santé : Nouvelles données," Collection Expertise collective, Montrouge.
- Inveninato Carmona, G., Delserone, L. M., Nogueira Duarte Campos, J., Ferreira de Almeida, T., Vieira Branco Ozório, D., David Betancurt Cardona, J., Wright, R., and McMechan, A. J. (2021). Does Cover Crop Management Affect Arthropods in the Subsequent Corn and Soybean Crops in the United States? A Systematic Review. *Annals of the Entomological Society of America* **114**, 151-162.
- IPBES (2019). "Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services," IPBES secretariat, Bonn, Germany.
- IPCC (2023). "SIXTH ASSESSMENT REPORT (AR6)."
- Jabran, K., Mahajan, G., Sardana, V., and Chauhan, B. S. (2015). Allelopathy for weed control in agricultural systems. *Crop Protection* **72**, 57–65.
- Jabro, J. D., Allen, B. L., Rand, T., Dangi, S. R., and Campbell, J. W. (2021). Effect of Previous Crop Roots on Soil Compaction in 2 Yr Rotations under a No-Tillage System. *Land* **10**, 202.
- Janska, A., Marsik, P., Zelenkova, S., and Ovesna, J. (2010). Cold stress and acclimation - what is important for metabolic adjustment? *Plant Biology* **12**, 395-405.
- Jauzein, P. (1995). "Flore des champs cultivés," Sopra-Inra, Paris (France).
- Jouhet, E., Vincent, F., Lahens, M., Blomme, L., and Giuliano, S. (2022). Plantes de service : Définition. In "Dictionnaire d'agroécologie".
- Justes, E., Mary, B., and Nicolardot, B. (2009). Quantifying and modelling C and N mineralization kinetics of catch crop residues in soil: parameterization of the residue decomposition module of STICS model for mature and non mature residues. *Plant and Soil* **325**, 171-185.
- Kamrin, M. A. (1997). "Pesticide profiles: toxicity, environmental impact, and fate."
- Kathage, J., Smit, B., Janssens, B., Haagsma, W., and Adrados, J. L. (2022). How much is policy driving the adoption of cover crops? Evidence from four EU regions. *Land use policy* **116**, 106016.
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* **3**, 157–164.
- Keene, C. L., Curran, W. S., Wallace, J. M., Ryan, M. R., Mirsky, S. B., VanGessel, M. J., and Barbercheck, M. E. (2017). Cover Crop Termination Timing is Critical in Organic Rotational No-Till Systems. *Agronomy Journal* **109**, 272-282.
- Kiær, L. P., Weisbach, A. N., Weiner, J., and Gibson, D. (2013). Root and shoot competition: a meta-analysis. *Journal of Ecology* **101**, 1298-1312.
- Kim, N., Zabaloy, M. C., Guan, K., and Villamil, M. B. (2020). Do cover crops benefit soil microbiome? A meta-analysis of current research. *Soil Biology and Biochemistry* **142**, 107701.
- Kogevinas, M., Becher, H., Benn, T., Bertazzi, P. A., Boffetta, P., Bueno-de-Mesquita, H. B., Coggon, D., Colin, D., Flesch-Janys, D., Fingerhut, M., Green, L., Kauppinen, T., Littorin, M., Lynge, E., Mathews, J. D., Neuberger, M., Pearce, N., and Saracci, R. (1997). Cancer Mortality in Workers Exposed to Phenoxy Herbicides,

- Chlorophenols, and Dioxins An Expanded and Updated International Cohort Study. *American Journal of Epidemiology* **145**, 1061–1075.
- Kristensen, H. L., and Thorup-Kristensen, K. (2004). Root Growth and Nitrate Uptake of Three Different Catch Crops in Deep Soil Layers. *Soil Science Society of America Journal* **68**, 529-537.
- Kruidhof, H. M., Bastiaans, L., and Kropff, M. J. (2008). Ecological weed management by cover cropping: Effects on weed growth in autumn and weed establishment in spring. *Weed Research* **48**, 492-502.
- Kruidhof, M., Bastiaans, L., and Kropff, M. (2009). Cover crop residue management for optimizing weed control. *Plant and Soil* **318**, 169-184.
- Kumar, V., Singh, V., Flessner, M. L., Haymaker, J., Reiter, M. S., and Mirsky, S. B. (2023). Cover crop termination options and application of remote sensing for evaluating termination efficiency. *PLOS ONE* **18**, e0284529.
- Lamichhane, J. R., and Alletto, L. (2022). Ecosystem services of cover crops: a research roadmap. *Trends in Plant Science*.
- Landais, E. (1998). Agriculture durable : les fondements d'un nouveau contrat social ? *Le Courrier de l'environnement de l'INRA* **33**, 5-22.
- Lavergne, S., Vanasse, A., Thivierge, M. N., and Halde, C. (2021). Using fall-seeded cover crop mixtures to enhance agroecosystem services: A review. *Agrosystems, Geosciences & Environment* **4**.
- Lawley, Y. E., Teasdale, J. R., and Weil, R. R. (2012). The Mechanism for Weed Suppression by a Forage Radish Cover Crop. *Agronomy Journal* **104**, 205-214.
- Leenhardt, S., Mamy, L., Pesce, S., and Sanchez, W. (2023). "Impacts des produits phytopharmaceutiques sur la biodiversité et les services écosystémiques," Versailles, France.
- Lefcheck, J. (2016). Piecewise Structural Equation Modeling. *CRAN Version 1.2.1*.
- Lemaire, G., and Gastal, F. (1997). N uptake and distribution in plant canopies. In "Diagnosis of the nitrogen status in crops" (G. Lemaire, ed.), pp. 3-43. Springer-Verlag, Berlin.
- Lemaire, G., Oosterom, E. v., Sheehy, J., Jeuffroy, M. H., Massignam, A., and Rossato, L. (2007). Is crop N demand more closely related to dry matter accumulation or leaf area expansion during vegetative growth? *Field Crops Research* **100**, 91-106.
- Lenth, R. V. (2021). Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. *CRAN R package version 1.6.0*, 85.
- Liebman, M., and Gallandt, E. R. (1997). 9 - Many Little Hammers: Ecological Management of Crop-Weed Interactions. In "Ecology in Agriculture" (L. E. Jackson, ed.), pp. 291-343. Academic Press.
- Liebman, M., and Sundberg, D. N. (2006). Seed mass affects the susceptibility of weed and crop species to phytotoxins extracted from red clover shoots. *Weed Science* **54**, 340-345.
- Liu, Y., Pan, X., and Li, J. (2015). A 1961–2010 record of fertilizer use, pesticide application and cereal yields: a review. *Agronomy for Sustainable Development* **35**, 83-93.
- Louarn, G., Bedoussac, L., Gaudio, N., Journet, E.-P., Moreau, D., Steen Jensen, E., and Justes, E. (2021). Plant nitrogen nutrition status in intercrops– a review of concepts and methods. *European Journal of Agronomy* **124**, 126229.
- Lounsbury, N. P., Lounsbury, B. B., Warren, N. D., and Smith, R. G. (2022). Tarping Cover Crops Facilitates Organic No-till Cabbage Production and Suppresses Weeds. *HortScience* **57**, 508-515.

- Lutman, P. J. W., Moss, S. R., Cook, S., and Welham, S. J. (2013). A review of the effects of crop agronomy on the management of *Alopecurus myosuroides*. *Weed Research* **53**, 299-313.
- Lyytimäki, J., and Sipilä, M. (2009). Hopping on one leg – The challenge of ecosystem disservices for urban green management. *Urban Forestry & Urban Greening* **8**, 309-315.
- MacLaren, C., Storkey, J., Menegat, A., Metcalfe, H., and Dehnen-Schmutz, K. (2020). An ecological future for weed science to sustain crop production and the environment. A review. *Agronomy for Sustainable Development* **40**, 24.
- MacLaren, C., Swanepoel, P., Bennett, J., Julia, W., and Dehnen-Schmutz, K. (2019). Cover Crop Biomass Production Is More Important than Diversity for Weed Suppression. *Crop Science* **59**, 1-16.
- Mahé, I., Chauvel, B., Colbach, N., Cordeau, S., Gfeller, A., Reiss, A., and Moreau, D. (2022). Deciphering field-based evidences for crop allelopathy in weed regulation. A review. *Agronomy for Sustainable Development* **42**, 50.
- Mahé, I., Cordeau, S., Bohan, D., Derrouch, D., Dessaint, F., Millot, D., and Chauvel, B. (2020). Soil seedbank: Old methods for new challenges in agroecology? *Annals of Applied Biology* **178**.
- Mallinger, R. E., Franco, J. G., Prischmann-Voldseth, D. A., and Prasifka, J. R. (2019). Annual cover crops for managed and wild bees: Optimal plant mixtures depend on pollinator enhancement goals. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **273**, 107-116.
- Mamarot, J., and Rodriguez, A. (2014). "Mauvaises herbes des cultures," Paris, France.
- Mamy, L., Pesce, S., Sanchez, W., Amichot, M., Artigas, J., Aviron, S., Barthélémy, C., Beaudouin, R., Bedos, C., Bérard, A., Berny, P., Bertrand, C., Bertrand, C., Betoulle, S., Bureau-Point, È., Charles, S., Chaumot, A., Chauvel, B., Coeurdassier, M., Corio-Costet, M.-F., Coutellec, M.-A., Crouzet, O., Doussan, I., Douzals, J., Fabure, J., Fritsch, C., Gallai, N., Gonzalez, P., Gouy, V., Hedde, M., Langlais, A., Le Bellec, F., Leboulanger, C., Margoum, C., Martin-Laurent, F., Mongruel, R., Morin, S., Mougou, C., Munaron, D., Nelieu, S., Pélosi, C., Rault, M., Sabater, S., Stachowski-Haberkorn, S., Sucre, E., Thomas, M., Tournebize, J., Achard, A., Le Gall, M., Le Perchec, S., Delebarre, E., Larras, F., and Leenhardt, S. (2022). "Impacts des produits phytopharmaceutiques sur la biodiversité et les services écosystémiques. ," France
- Marcillo, G. S., and Miguez, F. E. (2017). Corn yield response to winter cover crops: An updated meta-analysis. *Journal of Soil and Water Conservation* **72**, 226-239.
- Marshall, G., Hack, C. M., and Kirkwood, R. C. (1995). Volunteer barley interference in fibre flax (*Linum usitatissimum* L.). *Weed Research* **35**, 51-56.
- Mazzoncini, M., Sapkota, T. B., Bàrberi, P., Antichi, D., and Risaliti, R. (2011). Long-term effect of tillage, nitrogen fertilization and cover crops on soil organic carbon and total nitrogen content. *Soil and Tillage Research* **114**, 165-174.
- McCormack, A. L., Thiruchelvam, M., Manning-Bog, A. B., Thiffault, C., Langston, J. W., Cory-Slechta, D. A., and Di Monte, D. A. (2002). Environmental Risk Factors and Parkinson's Disease: Selective Degeneration of Nigral Dopaminergic Neurons Caused by the Herbicide Paraquat. *Neurobiology of Disease* **10**, 119–127.
- McKenzie-Gopsill, A., and Farooque, A. (2023). Incorporated cover crop residue suppresses weed seed germination. *Weed Biology and Management* **23**, 48-57.
- McLaughlin, A., and Mineau, P. (1995). The impact of agricultural practices on biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **55**, 201-212.

- Menalled, U. D., Adeux, G., Cordeau, S., Smith, R. G., Mirsky, S. B., and Ryan, M. R. (2022). Cereal rye mulch biomass and crop density affect weed suppression and community assembly in no-till planted soybean. *Ecosphere* **13**, e4147.
- Menalled, U. D., Bybee-Finley, K. A., Smith, R. G., DiTommaso, A., Pethybridge, S. J., and Ryan, M. R. (2020). Soil-Mediated Effects on Weed-Crop Competition: Elucidating the Role of Annual and Perennial Intercrop Diversity Legacies. *Agronomy* **10**, 1373.
- Mézière, D., Petit, S., Granger, S., Biju-Duval, L., and Colbach, N. (2015). Developing a set of simulation-based indicators to assess harmfulness and contribution to biodiversity of weed communities in cropping systems. *Ecological Indicators* **48**, 157-170.
- Miguez, F., and Bollero, G. (2005). Review of Corn Yield Response under Winter Cover Cropping Systems Using Meta-Analytic Methods. *Crop Science - CROP SCI* **45**.
- Millennium-Ecosystem-Assessment (2005). "Ecosystems and Human Well-being: Synthesis.," Washington, DC.
- Mirsky, S., Curran, W., Mortenseny, D., Ryany, M., and Shumway, D. (2011). Timing of Cover-Crop Management Effects on Weed Suppression in No-Till Planted Soybean using a Roller-Crimper. *Weed Science* **59**, 380–389.
- Mirsky, S. B., Ackroyd, V. J., Cordeau, S., Curran, W. S., Hashemi, M., Reberg-Horton, S. C., Ryan, M. R., and Spargo, J. T. (2017). Hairy Vetch Biomass across the Eastern United States: Effects of Latitude, Seeding Rate and Date, and Termination Timing. *Agronomy Journal* **109**, 1510-1519.
- Mirsky, S. B., Curran, W. S., Mortensen, D. A., Ryan, M. R., and Shumway, D. L. (2009). Control of Cereal Rye with a Roller/Crimper as Influenced by Cover Crop Phenology. *Agronomy Journal* **101**, 1589–1596.
- Mirsky, S. B., Ryan, M. R., Curran, W. S., Teasdale, J. R., Maul, J., Spargo, J. T., Moyer, J., Grantham, A. M., Weber, D., Way, T. R., and Camargo, G. G. (2012). Conservation tillage issues: Cover crop-based organic rotational no-till grain production in the mid-Atlantic region, USA. *Renewable Agriculture and Food Systems* **27**, 31-40.
- Mirsky, S. B., Ryan, M. R., Teasdale, J. R., Curran, W. S., Reberg-Horton, C. S., Spargo, J. T., Wells, M. S., Keene, C. L., and Moyer, J. W. (2013). Overcoming Weed Management Challenges in Cover Crop–Based Organic Rotational No-Till Soybean Production in the Eastern United States. *Weed Technology* **27**, 193-203.
- Mischler, R. A., Curran, W. S., Duiker, S. W., and Hyde, J. A. (2010). Use of a Rolled-rye Cover Crop for Weed Suppression in No-Till Soybeans. *Weed Technology* **24**, 253-261.
- Mohler, C. L., Dykeman, C., Nelson, E. B., and DiTommaso, A. (2012). Reduction in weed seedling emergence by pathogens following the incorporation of green crop residue. *Weed Research* **52**, 467-477.
- Moles, A. T., and Westoby, M. (2004). Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology* **92**, 372-383.
- Möller, K., Stinner, W., and Leithold, G. (2008). Growth, composition, biological N₂ fixation and nutrient uptake of a leguminous cover crop mixture and the effect of their removal on field nitrogen balances and nitrate leaching risk. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* **82**, 233-249.
- Moonen, A. C., and Bàrberi, P. (2004). Size and composition of the weed seedbank after 7 years of different cover-crop-maize management systems. *Weed Research* **44**, 163-177.
- Moore, M. J., Gillespie, T. J., and Swanton, C. J. (1994). Effect of Cover Crop Mulches on Weed Emergence, Weed Biomass, and Soybean (*Glycine max*) Development. *Weed Technology* **8**, 512-518.

- Moreau, D., Adeux, G., Rouge, A., Guillemain, J.-P., and Cordeau, S. (2022). Mécanismes de régulation biologique des adventices par les couverts végétaux. *Agronomie Environnement & Sociétés* **12**, 18-25.
- Moreau, D., Busset, H., Matejcek, A., Munier-Jolain, N., and Liebman, M. (2014). The ecophysiological determinants of nitrophily in annual weed species. *Weed Research* **54**, 335-346.
- Munier-Jolain, N. (2018). Leviers de la protection intégrée en grandes cultures : principes, modes d'action, efficacité. In "Gestion durable de la flore adventice des cultures", pp. 111–132, Versailles, France.
- Munier-Jolain, N., Biarnès, V., Chaillet, I., Lecoeur, J., and Jeuffroy, M. H. (2010). "Physiology of the Pea Crop," Science Publishers, Enfield, New Hampshire, USA.
- Murrell, E. G., Schipanski, M. E., Finney, D. M., Hunter, M. C., Burgess, M., LaChance, J. C., Baraibar, B., White, C. M., Mortensen, D. A., and Kaye, J. P. (2017). Achieving Diverse Cover Crop Mixtures: Effects of Planting Date and Seeding Rate. *Agronomy Journal* **109**, 259-271.
- Navas, M.-L. (2012). Trait-based approaches to unravelling the assembly of weed communities and their impact on agro-ecosystem functioning. *Weed Research* **52**.
- Nichols, V., English, L., Carlson, S., Gailans, S., and Liebman, M. (2020a). Effects of Long-Term Cover Cropping on Weed Seedbanks. *Frontiers in Agronomy* **2**.
- Nichols, V., Martinez-Feria, R., Weisberger, D., Carlson, S., Basso, B., and Basche, A. (2020b). Cover crops and weed suppression in the U.S. Midwest: A meta-analysis and modeling study. *Agricultural & Environmental Letters* **5**.
- Nielsen, D. C., Lyon, D. J., Hergert, G. W., Higgins, R. K., Calderón, F. J., and Vigil, M. F. (2015). Cover Crop Mixtures Do Not Use Water Differently than Single-Species Plantings. *Agronomy Journal* **107**, 1025-1038.
- Nouri, A., Lukas, S., Singh, S., Singh, S., and Machado, S. (2022). When do cover crops reduce nitrate leaching? A global meta-analysis. *Global Change Biology* **28**, 4736-4749.
- Oerke, E.-C. (2006). Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science* **144**, 31–43.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., and Wagner, H. (2020). Community Ecology Package. *CRAN R package version 2.5-7*.
- ONU (2022). Cadre Mondial de la biodiversité de Kunming à Montréal. In "CONFÉRENCE DES PARTIES À LA CONVENTION SUR LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE", pp. 15. CBD/COP/15/L.25, Montréal, Canada.
- Osipitan, O. A., Dille, J. A., Assefa, Y., and Knezevic, S. Z. (2018). Cover Crop for Early Season Weed Suppression in Crops: Systematic Review and Meta-Analysis. *Agronomy Journal* **110**, 2211-2221.
- Osipitan, O. A., Dille, J. A., Assefa, Y., Radicetti, E., Ayeni, A., and Knezevic, S. Z. (2019). Impact of Cover Crop Management on Level of Weed Suppression: A Meta-Analysis. *Crop Science* **59**, 833–842.
- Peigné, J., Casagrande, M., Payet, V., David, C., Sans, F. X., Blanco-Moreno, J. M., Cooper, J., Gascoyne, K., Antichi, D., Bàrberi, P., Bigongiali, F., Surböck, A., Kranzler, A., Beeckman, A., Willekens, K., Luik, A., Matt, D., Grosse, M., Heß, J., Clerc, M., Dierauer, H., and Mäder, P. (2016). How organic farmers practice conservation agriculture in Europe. *Renewable Agriculture and Food Systems* **31**, 72-85.
- Pellerin, S., Bamière, L., (pilotes-scientifiques), Launay, C., Martin, R., Schiavo, M., Angers, D., Augusto, L., Balesdent, J., Basile-Doelsch, I., Bellassen, V., Cardinael, R., Cécillon, L., Ceschia, E., Chenu, C., Constantin, J., Darroussin, J., Delacote, P.,

- Delame, N., Gastal, F., Gilbert, D., Graux, A.-I., Guenet, B., Houot, S., Klumpp, K., Letort, E., Litrico, I., Martin, M., Menasseri, S., Mézière, D., Morvan, T., Mosnier, C., Roger-Estrade, J., Saint-André, L., Sierra, J., Théron, O., Viaud, V., Grateau, R., Le Perchec, S., and Réchauchère, O. (2020). "Stocker du carbone dans les sols français, Quel potentiel au regard de l'objectif 4 pour 1000 et à quel coût ?." Rapport scientifique de l'étude INRA (France).
- Perry, L. G., Neuhauser, C., and Galatowitsch, S. M. (2003). Founder control and coexistence in a simple model of asymmetric competition for light. *Journal of Theoretical Biology* **222**, 425-436.
- Perthame, L., Colbach, N., Busset, H., Matejcek, A., and Moreau, D. (2022). Morphological response of weed and crop species to nitrogen stress in interaction with shading. *Weed Research* **62**, 160-171.
- Petit, S., Cordeau, S., Chauvel, B., Bohan, D., Guillemin, J.-P., and Steinberg, C. (2018). Biodiversity-based options for arable weed management. A review. *Agronomy for Sustainable Development* **38**, 48.
- Pinto, P. H. G., Lima, S. F., Andrade, M. G. O., Contardi, L. M., Ávila, J., Reis, B. O., Bernardo, V. F., and Vendruscolo, E. P. (2021). Weeds in Soybean Cultivation with Different Predecessor Cover Crops. *Revista De Agricultura Neotropical* **8**, e5890.
- Pittman, K. B., Barney, J. N., and Flessner, M. L. (2020). Cover crop residue components and their effect on summer annual weed suppression in corn and soybean. *Weed Science* **68**, 301-310.
- Poeplau, C., and Don, A. (2015). Carbon sequestration in agricultural soils via cultivation of cover crops – A meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **200**, 33-41.
- Powles, S. B., and Yu, Q. (2010). Evolution in Action: Plants Resistant to Herbicides. *Annual Review of Plant Biology* **61**, 317-347.
- Price, Duzy, McElroy, and Li (2019). Evaluation of Organic Spring Cover Crop Termination Practices to Enhance Rolling/Crimping. *Agronomy* **9**, 519.
- Pyšek, P., and Lepš, J. (1991). Response of a weed community to nitrogen fertilization: a multivariate analysis. *Journal of Vegetation Science* **2**, 237-244.
- Queyrel, W., Van Inghelandt, B., Colas, F., Cavan, N., Granger, S., Guyot, B., Reau, R., Derrouch, D., Chauvel, B., Maillot, T., and Colbach, N. (2023). Combining expert knowledge and models in participatory workshops with farmers to design sustainable weed management strategies. *Agricultural Systems* **208**, 103645.
- Quintarelli, V., Radicetti, E., Allevato, E., Stazi, S. R., Haider, G., Abideen, Z., Bibi, S., Jamal, A., and Mancinelli, R. (2022). Cover Crops for Sustainable Cropping Systems: A Review. *Agriculture* **12**, 2076.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. (R. F. f. S. Computing, ed.), Vienna, Austria.
- Ranaivoson, L., Naudin, K., Ripoché, A., Rabeharisoa, L., and Corbeels, M. (2018). Is mulching an efficient way to control weeds? Effects of type and amount of crop residue in rainfed rice based cropping systems in Madagascar. *Field Crops Research* **217**, 20-31.
- Ranaldo, M., Carlesi, S., Costanzo, A., and Barberi, P. (2020). Functional diversity of cover crop mixtures enhances biomass yield and weed suppression in a Mediterranean agroecosystem. *Weed Research* **60**, 96-108.
- Rasmussen, I. A. (2004). The effect of sowing date, stale seedbed, row width and mechanical weed control on weeds and yields of organic winter wheat. *Weed Research* **44**, 12-20.

- Relyea, R. A. (2005). The lethal impact of roundup on aquatic and terrestrial amphibians. *Ecological Applications* **15**, 1118–1124.
- Rice, E. L. (1984). "Allelopathy (Second edition)," Academic Press, Orlando, FL.
- Riemens, M., Sønderskov, M., Moonen, A.-C., Storkey, J., and Kudsk, P. (2022). An Integrated Weed Management framework: A pan-European perspective. *European Journal of Agronomy* **133**, 126443.
- Roesch-McNally, G. E., Basche, A. D., Arbuckle, J. G., Tyndall, J. C., Miguez, F. E., Bowman, T., and Clay, R. (2018). The trouble with cover crops: Farmers' experiences with overcoming barriers to adoption. *Renewable Agriculture and Food Systems* **33**, 322-333.
- Romdhane, S., Spor, A., Busset, H., Falchetto, L., Martin, J., Bizouard, F., Bru, D., Breuil, M. C., Philippot, L., and Cordeau, S. (2019). Cover Crop Management Practices Rather Than Composition of Cover Crop Mixtures Affect Bacterial Communities in No-Till Agroecosystems. *Frontiers in Microbiology* **10**, 1618.
- Rouge, A., Adeux, G., Busset, H., Hugard, R., Martin, J., Matejicek, A., Moreau, D., Guillemin, J.-P., and Cordeau, S. (2022). Weed suppression in cover crop mixtures under contrasted levels of resource availability. *European Journal of Agronomy* **136**, 126499.
- Rouge, A., Adeux, G., Busset, H., Hugard, R., Martin, J., Matejicek, A., Moreau, D., Guillemin, J.-P., and Cordeau, S. (2023). Carry-over effects of cover crops on weeds and crop productivity in no-till systems. *Field Crops Research* **295**, 108899.
- Ruis, S. J., Blanco-Canqui, H., Creech, C. F., Koehler-Cole, K., Elmore, R. W., and Francis, C. A. (2019). Cover Crop Biomass Production in Temperate Agroecozones. *Agronomy Journal* **111**, 1535-1551.
- Ryan, M. R., Curran, W. S., Grantham, A. M., Hunsberger, L. K., Mirsky, S. B., Mortensen, D. A., Nord, E. A., and Wilson, D. O. (2011). Effects of Seeding Rate and Poultry Litter on Weed Suppression from a Rolled Cereal Rye Cover Crop. *Weed Science* **59**, 438-444.
- Ryan, M. R., Mortensen, D. A., Bastiaans, L., Teasdale, J. R., Mirsky, S. B., Curran, W. S., Seidel, R., Wilson, D. O., and Hepperly, P. R. (2010). Elucidating the apparent maize tolerance to weed competition in long-term organically managed systems. *Weed Research* **50**, 25-36.
- Sagorin, A., Perrin, A., and Sarthou, J.-P. (2018). Régulation biologique : Définition. (D. d'agroécologie, ed.).
- Sainju, U. M. (2017). Determination of nitrogen balance in agroecosystems. *MethodsX* **4**, 199-208.
- Sainju, U. M., Whitehead, W. F., and Singh, B. P. (2003). Cover crops and nitrogen fertilization effects on soil aggregation and carbon and nitrogen pools. *Canadian Journal of Soil Science* **83**, 155-165.
- Sarabi, V. (2019). Factors that influence the level of weed seed predation: A review. *Weed Biology and Management* **19**, 61-74.
- Scavo, A., and Mauromicale, G. (2021). Crop Allelopathy for Sustainable Weed Management in Agroecosystems: Knowing the Present with a View to the Future. *Agronomy* **11**.
- Schipanski, M. E., Barbercheck, M., Douglas, M. R., Finney, D. M., Haider, K., Kaye, J. P., Kemanian, A. R., Mortensen, D. A., Ryan, M. R., Tooker, J., and White, C. (2014). A framework for evaluating ecosystem services provided by cover crops in agroecosystems. *Agricultural Systems* **125**, 12-22.
- Sebillotte, M. (1990). Systeme de culture, un concept operatoire pour les agronomes. In "Les systemes de culture". INRA, Paris (france).

- Shackelford, G. E., Kelsey, R., and Dicks, L. V. (2019). Effects of cover crops on multiple ecosystem services: Ten meta-analyses of data from arable farmland in California and the Mediterranean. *Land Use Policy* **88**, 104204.
- Shelton, R. E., Jacobsen, K. L., and McCulley, R. L. (2018). Cover crops and fertilization alter nitrogen loss in organic and conventional conservation agriculture systems. *Frontiers in Plant Science* **8**, 2260.
- Sicard, H., Fontaine, L., Zaganiacz, V., Arino, J., Aubert, C., Bonin, L., Gall, J., Glachant, C., Johan, G., Ménétrier, P., and Vacher, C. (2012). "Connaître les adventices pour les maîtriser en grandes cultures sans herbicide," ITAB.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution* **19**, 605-611.
- Simpson, G. L. (2019). Functions for Generating Restricted Permutations of Data. *CRAN R package version 0.9-5*.
- Smith, J., D. , Dubois, T., Mallogo, R., Njau, E.-F., Tua, S., and Srinivasan, R. (2018). Host range of the invasive tomato pest *Tuta absoluta* Meyrick (Lepidoptera: Gelechiidae) on solanaceous crops and weeds in Tanzania. *Florida Entomologist* **101**, 573-579.
- Smith, R. G., Atwood, L. W., Pollnac, F. W., and Warren, N. D. (2015). Cover-Crop Species as Distinct Biotic Filters in Weed Community Assembly. *Weed Science* **63**, 282-295.
- Smith, R. G., and Gross, K. L. (2007). Assembly of weed communities along a crop diversity gradient. *Journal of Applied Ecology* **44**, 1046-1056.
- Smith, R. G., Mortensen, D. A., and Ryan, M. R. (2010). A new hypothesis for the functional role of diversity in mediating resource pools and weed–crop competition in agroecosystems. *Weed Research* **50**, 37-48.
- Smith, R. G., Warren, N. D., and Cordeau, S. (2020). Are cover crop mixtures better at suppressing weeds than cover crop monocultures? *Weed Science* **68**, 186–194.
- Snapp, S. S., and Borden, H. (2005). Enhanced nitrogen mineralization in mowed or glyphosate treated cover crops compared to direct incorporation. *Plant and Soil* **270**, 101-112.
- Snapp, S. S., Swinton, S. M., Labarta, R., Mutch, D., Black, J. R., Leep, R., Nyiraneza, J., and O'Neil, K. (2005). Evaluating Cover Crops for Benefits, Costs and Performance within Cropping System Niches. *Agronomy Journal* **97**, 322-332.
- Soane, B. D., Ball, B. C., Arvidsson, J., Basch, G., Moreno, F., and Roger-Estrade, J. (2012). No-till in northern, western and south-western Europe: A review of problems and opportunities for crop production and the environment. *Soil and Tillage Research* **118**, 66-87.
- Somenahally, A., DuPont, J. I., Brady, J., McLawrence, J., Northup, B., and Gowda, P. (2018). Microbial communities in soil profile are more responsive to legacy effects of wheat-cover crop rotations than tillage systems. *Soil Biology and Biochemistry* **123**, 126-135.
- St Aime, R., Noh, E., Bridges, W. C., and Narayanan, S. (2021). A Comparison of Drill and Broadcast Planting Methods for Biomass Production of Two Legume Cover Crops. *Agronomy* **12**, 79.
- Sturm, D. J., Kunz, C., Peteinatos, G., and Gerhards, R. (2017). Do cover crop sowing date and fertilization affect field weed suppression? *Plant, Soil and Environment* **63**, 82-88.
- Suter, M., Hofer, D., and Lüscher, A. (2017). Weed suppression enhanced by increasing functional trait dispersion and resource capture in forage ley mixtures. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **240**, 329-339.

- Suzawa, M., and Ingraham, H. A. (2008). The Herbicide Atrazine Activates Endocrine Gene Networks via Non-Steroidal NR5A Nuclear Receptors in Fish and Mammalian Cells. *PLoS ONE* **3**, e2117.
- Swanton, C. J., Nkoa, R., and Blackshaw, R. E. (2015). Experimental Methods for Crop–Weed Competition Studies. *Weed Science* **63**, 2-11.
- Tadiello, T., Potenza, E., Marino, P., Perego, A., Torre, D. D., Michelon, L., and Bechini, L. (2022). Growth, weed control, and nitrogen uptake of winter-killed cover crops, and their effects on maize in conservation agriculture. *Agronomy for Sustainable Development* **42**.
- Teasdale, J. R., Brandsaeter, L. O., Calegari, A., and Skora Neto, F. (2007). Cover crops and weed management. In "Non-chemical weed management: Principles, Concepts and Technology" (M. K. Upadhyaya and R. E. Blackshaw, eds.), pp. 49–64. CABI, Wallingford, UK ; Cambridge, MA.
- Teasdale, J. R., and 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., and Mohler, C. L. (2000). The quantitative relationship between weed emergence and the physical properties of mulches. *Weed Science* **48**, 385-392.
- Thapa, R., Mirsky, S. B., and Tully, K. L. (2018a). Cover Crops Reduce Nitrate Leaching in Agroecosystems: A Global Meta-Analysis. *Journal of Environmental Quality* **47**, 1400-1411.
- Thapa, R., Poffenbarger, H., Tully, K. L., Ackroyd, V. J., Kramer, M., and Mirsky, S. B. (2018b). Biomass Production and Nitrogen Accumulation by Hairy Vetch–Cereal Rye Mixtures: A Meta-Analysis. *Agronomy Journal* **110**, 1197-1208.
- Thureau, B., Congy, E., and Bolo, P. (2008). "L'appropriation de l'obligation de couverture hivernale des sols par les agriculteurs."
- Thomas, F., and Archambeaud, M. (2013). "Les couverts végétaux gestion pratique de l'interculture," Éd. France Agricole, Paris (8, cité Paradis).
- Thomas, F., and Archambeaud, M. (2016). "Les couverts végétaux: gestion pratique de l'interculture."
- Thomsen, I. K., and Hansen, E. M. (2014). Cover crop growth and impact on N leaching as affected by pre- and postharvest sowing and time of incorporation. *Soil Use and Management* **30**, 48-57.
- Tibi, A., Martinet, V., Vialatte, A., Alignier, A., Angeon, V., Bohan, D. A., Bougherara, D., Cordeau, S., Courtois, P., Deguine, J.-P., Enjalbert, J., Fabre, F., Fréville, H., Gâteau, R., Grimonprez, B., Gross, N., Hannachi, M., Launay, M., Lelièvre, V., Lemarié, S., Martel, G., Navarrete, M., Plantegenest, M., Ravigné, V., Rusch, A., Suffert, F., and Thoyer, S. (2022). "Protéger les cultures en augmentant la diversité végétale des espaces agricoles." INRAE (France).
- Tribouillois, H., Dürr, C., Demilly, D., Wagner, M.-H., and Justes, E. (2016). Determination of Germination Response to Temperature and Water Potential for a Wide Range of Cover Crop Species and Related Functional Groups. *PLOS ONE* **11**, e0161185.
- Tribouillois, H., Fort, F., Cruz, P., Charles, R., Flores, O., Garnier, E., and Justes, E. (2015). A Functional Characterisation of a Wide Range of Cover Crop Species: Growth and Nitrogen Acquisition Rates, Leaf Traits and Ecological Strategies. *PLOS ONE* **10**, e0122156.
- Trinder, C. J., Brooker, R. W., Davidson, H., and Robinson, D. (2021). Directly quantifying multiple interacting influences on plant competition. *Plant Cell Environ* **44**, 1268-1277.

- Uchino, H., Iwama, K., Jitsuyama, Y., Ichiyama, K., Sugiura, E., and Yudate, T. (2011). Stable Characteristics of Cover Crops for Weed Suppression in Organic Farming Systems. *Plant production science* **14**, 75-85.
- Unger, P. W., and Vigil, M. F. (1998). Cover crop effects on soil water relationships. *Journal of Soil and Water Conservation* **53**, 200–207.
- United-Nations (2019). Department of Economic and Social Affairs, Population Division. World Population Prospects 2019: Highlights (ST/ESA/SER.A/423).
- Van Eerd, L. L., Chahal, I., Peng, Y., and Awrey, J. C. (2023). Influence of cover crops at the four spheres: A review of ecosystem services, potential barriers, and future directions for North America. *Science of The Total Environment* **858**, 159990.
- van Heemst, H. D. J. (1985). The influence of weed competition on crop yield. *Agricultural Systems* **18**, 81-93.
- Vigil, M. F., and Kissel, D. E. (1991). Equations for Estimating the Amount of Nitrogen Mineralized from Crop Residues. *Soil Science Society of America Journal* **55**, 757-761.
- Vincent-Caboud, L., Casagrande, M., David, C., Ryan, M. R., Silva, E. M., and Peigne, J. (2019). Using mulch from cover crops to facilitate organic no-till soybean and maize production. A review. *Agronomy for Sustainable Development* **39**.
- Violle, C., Garnier, E., Lecoœur, J., Roumet, C., Podgeur, C., Blanchard, A., and Navas, M. L. (2009). Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia* **160**, 747-55.
- Voisin, A.-S., Salon, C., Munier-Jolain, N. G., and Ney, B. (2002). Quantitative effects of soil nitrate, growth potential and phenology on symbiotic nitrogen fixation of pea (*Pisum sativum* L.). *Plant and Soil* **243**, 31-42.
- Wallace, J., Williams, A., Liebert, J., Ackroyd, V., Vann, R., Curran, W., Keene, C., VanGessel, M., Ryan, M., and Mirsky, S. (2017). Cover Crop-Based, Organic Rotational No-Till Corn and Soybean Production Systems in the Mid-Atlantic United States. *Agriculture* **7**, 34.
- Wallander, S., Smith, D., Bowman, M., and Claassen, R. (2021). "Cover Crop Trends, Programs, and Practices in the United States." U.S. Department of Agriculture, Economic Research Service.
- Walsh, M., Newman, P., and Powles, S. (2013). Targeting Weed Seeds In-Crop: A New Weed Control Paradigm for Global Agriculture. *Weed Technology* **27**, 431-436.
- Wayman, S., Cogger, C., Benedict, C., Burke, I., Collins, D., and Bary, A. (2014). The influence of cover crop variety, termination timing and termination method on mulch, weed cover and soil nitrate in reduced-tillage organic systems. *Renewable Agriculture and Food Systems* **30**, 450-460.
- Wayman, S., Kucek, L., Mirsky, S., Ackroyd, V., Cordeau, S., and Ryan, M. (2017). Organic and conventional farmers differ in their perspectives on cover crop use and breeding. *Renewable Agriculture and Food Systems* **32**, 376–385.
- Weigelt, A., and Jolliffe, P. (2003). Indices of plant competition. *Journal of Ecology* **91**, 707-720.
- Weisberger, D., Nichols, V., and Liebman, M. (2019). Does diversifying crop rotations suppress weeds? A meta-analysis. *PLOS ONE* **14**, e0219847.
- Wells, M. S., Reberg-Horton, S. C., Smith, A. N., and Grossman, J. M. (2013). The Reduction of Plant-Available Nitrogen by Cover Crop Mulches and Subsequent Effects on Soybean Performance and Weed Interference. *Agronomy Journal* **105**, 539-545.

- Wendling, M., Büchi, L., Amossé, C., Sinaj, S., Walter, A., and Charles, R. (2016). Influence of root and leaf traits on the uptake of nutrients in cover crops. *Plant and Soil* **409**, 419-434.
- Wendling, M., Charles, R., Herrera, J., Amossé, C., Jeangros, B., Walter, A., and Büchi, L. (2019). Effect of species identity and diversity on biomass production and its stability in cover crop mixtures. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **281**, 81-91.
- White, C. M., DuPont, S. T., Hautau, M., Hartman, D., Finney, D. M., Bradley, B., LaChance, J. C., and Kaye, J. P. (2017). Managing the trade off between nitrogen supply and retention with cover crop mixtures. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **237**, 121-133.
- White, C. M., Finney, D. M., Kemanian, A. R., and Kaye, J. P. (2016). A Model–Data Fusion Approach for Predicting Cover Crop Nitrogen Supply to Corn. *Agronomy Journal* **108**, 2527-2540.
- Wickham, H., Chang, W., Henry, L., Takahashi, K., Wilke, C., Woo, K., Yutani, H., and Dunnington, D. (2023). Create Elegant Data Visualisations Using the Grammar of Graphics. *CRAN*.
- Wilson, J. D., Morris, A. J., Arroyo, B. E., Clark, S. C., and Bradbury, R. B. (1999). A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **75**, 13-30.
- Wilson, R. S., Hooker, N., Tucker, M., LeJeune, J., and Doohan, D. (2009). Targeting the farmer decision making process: A pathway to increased adoption of integrated weed management. *Crop Protection* **28**, 756-764.
- Wittwer, R. A., Dorn, B., Jossi, W., and van der Heijden, M. G. A. (2017). Cover crops support ecological intensification of arable cropping systems. *Scientific Reports* **7**, 41911.
- Wortman, S. E., Francis, C. A., Bernards, M. A., Blankenship, E. E., and Lindquist, J. L. (2013). Mechanical Termination of Diverse Cover Crop Mixtures for Improved Weed Suppression in Organic Cropping Systems. *Weed Science* **61**, 162-170.
- Yvoz, S., Cordeau, S., Ploteau, A., and Petit, S. (2021). A framework to estimate the contribution of weeds to the delivery of ecosystem (dis)services in agricultural landscapes. *Ecological Indicators* **132**, 108321.
- Yvoz, S., Petit, S., Biju-Duval, L., and Cordeau, S. (2020). A framework to type crop management strategies within a production situation to improve the comprehension of weed communities. *European Journal of Agronomy* **115**, 126009.
- Zhang, Z., Kaye, J. P., Bradley, B. A., Amsili, J. P., and Suseela, V. (2022). Cover crop functional types differentially alter the content and composition of soil organic carbon in particulate and mineral-associated fractions. *Global Change Biology* **28**, 5831-5848.
- Zhao, B. (2014). Determining of a critical dilution curve for plant nitrogen concentration in winter barley. *Field Crops Research* **160**, 64-72.
- Zimdahl, R. L. (2004). "Weed-Crop Competition: A Review."
- Zimdahl, R. L. (2018). "Fundamentals of weed science," Fifth edition/Ed. AP, Academic Press, an imprint of Elsevier, London San Diego, CA Cambridge, MA.

Titre : Régulation biologique des adventices par les couverts d'interculture : identification des déterminants et quantification des effets à différentes échelles temporelles.

Mots clés : compétition, azote, rendement, grandes cultures, agroécologie

Résumé : Dans la recherche de multiples leviers de gestion durable des adventices pour réduire l'utilisation d'herbicides en grandes cultures, les couverts d'interculture (*i.e.* plantes semées après la récolte d'une culture de rente et détruites avant le semis de la suivante) sont un levier à explorer. Notamment par la compétition qu'ils génèrent, les couverts d'interculture peuvent en effet réguler biologiquement les adventices en interculture et dans les cultures suivantes mais leurs effets dépendent de nombreux facteurs pouvant interagir entre eux (*e.g.* pédoclimat, flore, pratiques agricoles). Les objectifs de cette thèse étaient d'identifier les déterminants de la régulation biologique des adventices par les couverts en interculture et dans les cultures suivantes à différentes échelles temporelles et d'en quantifier les effets. Une première série d'expérimentations au champ a permis d'identifier que la composition des

couverts d'interculture et leur méthode de destruction sont des déterminants majeurs de la régulation des adventices en interculture et dans les cultures suivantes. Bien que les expérimentations n'aient pas inclus de pratiques connues pour masquer les effets des couverts d'interculture sur les adventices (*e.g.* travail du sol, désherbage, fertilisation), ces effets observés au-delà de la période d'interculture se sont révélés très faibles. Des expérimentations complémentaires au champ et en serre ont permis d'identifier que l'azote fourni par les couverts d'interculture à la culture suivante pouvait modifier l'intensité de la compétition entre culture et adventices. Pour aller plus loin, davantage de recherches doivent être menées dans différentes situations de production en combinant des approches expérimentales et la simulation informatique, de façon à augmenter la généralité des résultats obtenus dans la thèse.

Title: Biological control of weeds using cover crops: identification of the drivers and quantification of the effects at different temporal scales.

Keywords: competition, nitrogen, yield, field crops, agroecology

Abstract: Searching for multiple sustainable levers to control weeds in arable fields and reduce the use of herbicides, cover crops (*i.e.* the plants sown after the harvest of a previous cash crop and terminated before the sowing of a following one) are a lever to explore. Particularly through the competition they generate, cover crops can biologically control weeds during the cover- and subsequent cropping periods, but their effects depend on numerous factors that may interact (*e.g.* pedoclimate, flora, farming practices). The objectives of this thesis were to identify the drivers of cover crop weed control during the cover- and subsequent cropping periods at different temporal scales, and to quantify their effects. A first series of field experiments

identified cover crop composition and termination method as major drivers of weed control during the cover- and subsequent cropping periods. Although experimentations did not include any practices known to override cover crop effects on weeds in the cover- and subsequent cropping periods (*e.g.* tillage, weeding, fertilisation), the effects observed beyond the cover cropping period were very weak. Complementary field and greenhouse experiments showed that cover crop nitrogen supply can mediate the subsequent crop-weed competition intensity. Looking forward, further research are needed in various production contexts by combining experimental and simulation studies, in order to increase the genericity of the results obtained in this thesis.