



HAL
open science

Interactions induites par l'association du lupin avec une céréale, effets sur les adventices et conséquences sur la productivité

Nicolas Carton

► To cite this version:

Nicolas Carton. Interactions induites par l'association du lupin avec une céréale, effets sur les adventices et conséquences sur la productivité. Sciences agricoles. Université d'Angers, 2017. Français. NNT: 2017ANGE0045 . tel-01807774

HAL Id: tel-01807774

<https://theses.hal.science/tel-01807774>

Submitted on 5 Jun 2018

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.

Thèse de Doctorat

Nicolas CARTON

*Mémoire présenté en vue de l'obtention du
grade de Docteur de l'Université d'Angers
sous le sceau de l'Université Bretagne Loire*

École doctorale : Végétal, environnement, nutrition, agroalimentaire, mer (VENAM)

Thèse préparée à l'Ecole Supérieure d'Agricultures d'Angers

Discipline : Biologie des organismes- Biotechnologie animale, végétale et microbienne

Spécialité : Sciences agronomiques

Unité de recherche : USC LEVA (*Légumineuses, Ecophysiologie Végétale, Agroécologie*) –ESA- INRA

Soutenue le 18 Décembre 2017

Thèse N° : 119205

Interactions induites par l'association du lupin avec une céréale, effets sur les adventices et conséquences sur la productivité

JURY

Rapporteurs :	Marie-Hélène Jeuffroy , Directrice de recherche, UMR Agronomie INRA-AgroParisTech Etienne-Pascal Journet , Chargé de recherche CNRS - UMR AGIR INRA-INPT
Examineurs :	Muriel Valantin-Morison , Directrice de recherche, UMR Agronomie INRA-AgroParisTech Anis Limami , Professeur des Universités, IRHS, Université d'Angers Herwart Böhm , Ingénieur de recherche, Johann Heinrich von Thünen-Institut (Allemagne)
Invités :	Nathalie Harzic , Ingénieure de recherche, Jouffray-Drillaud Christophe Naudin , Enseignant-Chercheur, Ecole Supérieure d'Agricultures, Angers (co-encadrant)
Directrice de Thèse :	Guénaëlle Corre-Hellou , Enseignante-Chercheuse, Ecole Supérieure d'Agricultures, Angers

**L'auteur du présent document
vous autorise à le partager,
reproduire, distribuer et
communiquer selon les
conditions suivantes :**



- Vous devez le citer en l'attribuant de la manière indiquée par l'auteur (mais pas d'une manière qui suggérerait qu'il approuve votre utilisation de l'œuvre).
- Vous n'avez pas le droit d'utiliser ce document à des fins commerciales.
- Vous n'avez pas le droit de le modifier, de le transformer ou de l'adapter.



Consulter la licence creative commons complète en français :
<http://creativecommons.org/licences/by-nc-nd/2.0/fr/>

Cette thèse a été financée par l'Europe et la région Bretagne dans le cadre du projet PROGRAILIVE animé par le Pôle agronomique de l'Ouest.



Cette thèse a été préparée à L'Ecole Supérieure d'Agriculture d'Angers (ESA Angers Loire) au sein de l'Unité de Recherche Légumineuses, Ecophysiologie Végétale, Agroécologie (USC LEVA, INRA, Ecole Supérieure d'Agricultures, Université Bretagne Loire, SFR 4207 QUASAV. 55 rue Rabelais, 49007, Angers Cedex, France).



“ *Les légumineuses sont des légumes qui brillent dans le noir.* ”

Un enfant.

Remerciements

Je souhaite remercier toutes les personnes qui ont participé directement à ce travail ou qui m'ont aidé d'une façon ou d'une autre durant les trois années de préparation de ma thèse.

Mes premiers remerciements vont à ma directrice de thèse Guénaëlle Hellou pour la confiance qu'elle m'a accordée et pour les échanges scientifiques et humains. L'esprit de synthèse, l'inspiration, les conseils, le soutien et la disponibilité donnés sans compter malgré de nombreuses activités en parallèle font que je me suis toujours senti privilégié de pouvoir travailler sous sa direction ! Je remercie également très vivement Christophe Naudin et Guillaume Piva, mes deux co-encadrants, pour leurs idées, pour m'avoir guidé, remis sur les rails lorsque j'en avais besoin et relu toujours dans la bonne humeur et avec beaucoup de respect.

Je souhaite remercier Joëlle Fustec pour son investissement sur toutes les dimensions à la direction du LEVA pour qu'il soit un espace où il fait bon faire une thèse.

Antonin Leret, Julien Poret et Vincent Oury de l'équipe technique du LEVA ont fourni un travail considérable et de grande qualité sur les expérimentations conduites pour cette thèse. Je leur suis extrêmement reconnaissant pour leur participation efficace, mais aussi pour l'ambiance très agréable et les bons moments passés ensemble. Ce travail leur doit énormément. Je remercie également Alexandre Belouzard et Yoann Simon qui ont participé à certaines expérimentations. Merci aussi à Solange Renaud pour avoir « mis de l'huile dans les rouages » du LEVA.

Je remercie Marie-Hélène Jeuffroy et Etienne-Pascal Journet d'avoir accepté d'évaluer mon travail en tant que rapporteurs. Merci également à Muriel Valantin-Morison, Anis Limami, Herwart Böhm et Nathalie Harzic de participer à mon jury de thèse. Mes comités de suivi de thèse ont été des étapes importantes pour moi grâce à l'implication de Bernadette Julier et de Delphine Moreau avec leurs questions constructives, leurs conseils et leurs encouragements. Merci à François Boissinot pour son engagement et ses conseils ainsi qu'à Nathalie Harzic pour la fourniture des semences de lupin et les nombreuses informations apportées. Je suis reconnaissant à Didier Gerbaud d'avoir bien voulu partager son expérience sur la culture du lupin en association lorsque je découvrais le sujet. La coordination du réseau de parcelles a été réalisée par Céline Bourlet et Martine Mauline que je remercie ainsi que les agriculteurs et les responsables de parcelles d'expérimentation impliqués. Les expérimentations en station ont été permises par le travail de Serge Bouet et Julianne Raveneau, que je remercie. Je remercie la plate-forme PLATIN' (Plateau d'Isotopie de Normandie) pour les analyses isotopiques réalisées. Mes remerciements vont également à Solen Leherissey et Marie-Pierre Cassagnes du Pôle Agronomique Ouest pour l'animation du projet PROGRAILIVE.

Les nombreuses personnes que j'ai pu croiser lors des colloques, réunions ont par leurs idées ou questions alimenté mes réflexions. Je souhaite remercier tout particulièrement Herwart Böhm pour

les échanges très agréables et pour son accueil et sa disponibilité lors de mon séjour à Trenhorst, Juliane Streit pour son accueil à Göttingen, Paolo Annicchiarico, Knut Schmidtke, Georg Carlsson et Ulrich Quendt pour les riches conversations autour de mon sujet. Merci également à Safia Médiène pour nos échanges autour des questions de composition de la flore adventice.

Je souhaite remercier Nathalie Cassagne et mes encadrants pour m'avoir permis de me découvrir dans le rôle d'enseignant, une expérience très riche. Plusieurs stagiaires ont participé à ce travail et m'ont appris beaucoup : Cheickna Hamala Keita, Claire Collot, Marie Devauchelle et Sarah Huet, à qui j'ai eu la chance de faire découvrir mon sujet. Merci également à celles et ceux avec qui j'ai pu travailler de près ou de loin sur d'autres essais au bon goût de lupin : Clarisse Blanchard, Timothée Cherrière, Connie Garcia, Xavier Bousselin, Marie Redon, Lydie Jaingueneau. J'ai pu travailler avec Rim Baccar, Martine Mauline, Mathieu Lorin et Elana Dayoub sur certains aspects de ma thèse, nos échanges ont enrichi ma réflexion et je leur en suis reconnaissant. Myriam Réveillère m'a éclairé sur quelques questions de statistiques, je l'en remercie. Merci à Marie Philippo pour son efficacité autour des aspects administratifs. C'était un plaisir de partager le bureau et le quotidien de thésard avec Baptiste Drut pendant ces trois années. Merci aussi à Dominique Moalic pour la période de partage du bureau dans la bonne humeur. J'envoie mes remerciements à l'ensemble du personnel de l'ESA pour l'ambiance agréable qui y règne.

Je souhaite dire un grand merci à Hélène Bobille pour sa contribution à faire de moi un fier angevin et pour m'avoir aidé à me sentir chez moi dès mon arrivée dans la région. Merci aussi d'avoir attiré mon attention sur les légumes secs et ainsi déclenché chez moi une passion pour ces aliments (passion quasi-obsessionnelle diront certains), et pour les bons moments ensemble avec Antonin sur notre potager. Les nombreux colocataires avec qui j'ai eu la chance de partager mon logement m'ont bien aidé à m'aérer l'esprit avec des sujets de discussion on ne peut plus variés (et souvent, il faut bien le reconnaître, suffisamment absurdes). J'envoie un très grand merci à mes angevins préférés pour tous les beaux moments d'amitié, de détente et le soutien notamment dans les derniers mois: Mathieu, Apolline, Florian et bien d'autres. Dans les dernières semaines, j'ai pu délocaliser mon bureau pour prendre de la hauteur grâce à mes amis Julia à Madrid et Antoine à Bruxelles : merci de m'avoir offert une « résidence de bouclage de thèse » fort agréable. Enfin, je remercie mes parents pour le soutien d'une valeur inestimable, les encouragements depuis 26 ans et les petits coups de main en particulier les relectures attentives du manuscrit. Une pensée me vient aussi pour mes quatre grands-parents que j'adore.

Au cas où, je lance un merci aux personnes que j'aurais oubliées dans ces deux pages mais qui peuvent légitimement se sentir concernées !

Cette thèse a fait l'objet des valorisations suivantes :

Articles

Carton N., Naudin C., Baccar R., Piva G. and Corre-Hellou G. (2017)

Differences for traits associated with early N acquisition in a grain legume and early complementarity in grain legume-triticale mixtures

Accepté par AoB Plants le 24 août 2017, publié le 4 janvier 2018 ([DOI: 10.1093/aobpla/ply001](https://doi.org/10.1093/aobpla/ply001))

Carton N., Naudin C., Piva G. and Corre-Hellou G. (2017)

Intercropping winter white lupin with triticale for weed suppression and yield stability

Soumis à Field Crops Research le 3 octobre 2017.

Communications orales

Carton N., Naudin C., Piva G. and Corre-Hellou G

Cereals as companion crops in cereal-grain legume intercrops: case of weed control in lupin
Second International Legume Society Conference, le 14 octobre 2016 à Tróia, Portugal.

Nicolas Carton, Christophe Naudin, Guillaume Piva et Guénaëlle Corre-Hellou

Cereals as companion crops in cereal-grain legume intercrops: case of weed control in lupin
Journées scientifiques de l'Ecole Doctorale VENAM, le 4 novembre 2016 à Nantes.

Nicolas Carton, Christophe Naudin, Guillaume Piva et Guénaëlle Corre-Hellou

Associer une céréale au lupin : interactions, productivité et contrôle des adventices

Atelier prospectif recherches sur les légumineuses, Académie d'Agriculture de France, le 10 novembre 2016 à Paris.

Nicolas Carton, Christophe Naudin, Guillaume Piva et Guénaëlle Corre-Hellou

Voir une céréale comme une plante compagne dans les associations céréales-légumineuses à graines : cas de la gestion des adventices chez le lupin

Journée des doctorants de la SFR Quasav, le 24 novembre 2016 à Angers.

Nicolas Carton, Christophe Naudin, Guillaume Piva und Guénaëlle Corre-Hellou

Gemengeanbau von Weißer Lupine mit Getreide: Interaktionen um die Ressourcen Licht und Stickstoff sowie die Auswirkungen auf Unkrautunterdrückung, Korn- und Proteinerträge in Westfrankreich

Présentation au Thünen Institut - Institut für Ökologischen Landbau le 15 juin 2017 à Trenthorst et au département productions végétales de l'Université de Göttingen le 20 juin 2017 (Allemagne).

Carton N., Naudin C., Piva G. and Corre-Hellou G.

Lupin-cereal intercropping to improve weed control in lupin: interactions dynamics and performances
Legato-Eurolegume International Conference, le 28 septembre 2017 à Novi Sad (Serbie).

Posters

Nicolas Carton, Christophe Naudin, Guillaume Piva et Guénaëlle Corre-Hellou

Diagnostic des performances de l'association du triticale au lupin blanc d'hiver pour sécuriser la production du lupin et limiter la croissance des adventices

Poster présenté aux rencontres 2015 du GIS GC HP2E et du RMT Florad le 15 décembre 2015 à Paris et aux Rencontres Francophones Légumineuses le 31 mai et le 1^{er} juin 2016 à Dijon.

Carton N., Naudin C., Piva G. and Corre-Hellou G.

Lupin-cereal intercropping to improve weed control in lupin: interactions dynamics and performances
Legato-Eurolegume International Conference, le 27 et le 28 septembre 2017 à Novi Sad, Serbie.

Vulgarisation

Participation à la Nuit Européenne des Chercheurs à Angers en 2015 et en 2016: poster de vulgarisation, animation d'un stand et atelier « speed-searching ».

Participation au "Congrès jeunes chercheurs" à Angers en 2017 : temps de présentation et d'échange avec environ 200 élèves de primaire.

INTRODUCTION GENERALE.....	15
SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE	21
1. Les associations de cultures présentent des atouts agronomiques.....	21
1.1. Définitions et dynamiques de recherches et développement	21
1.2. Utiliser les cultures associées pour contourner les facteurs limitants d'une culture pure	23
1.3. Effets sur la productivité et la stabilité de la production.....	24
1.4. Effets sur les adventices	29
2. Les interactions pour les ressources entre protéagineux, céréale et adventices conditionnent les performances des associations de cultures	35
2.1. Trois composantes interagissant pour les ressources	35
2.2. Traits impliqués dans l'acquisition des ressources	38
2.3. Les associations de cultures ont une acquisition plus complète des ressources disponibles	41
3. Associer le lupin pourrait permettre de mieux utiliser ses atouts	44
3.1. Le lupin, une culture à développer pour améliorer l'autonomie protéique	44
3.2. L'association lupin blanc d'hiver-céréale : état des lieux.....	47
PROBLEMATIQUE.....	49
DEMARCHE EXPERIMENTALE	58
CHAPITRE I : ASSOCIER LE LUPIN BLANC D'HIVER AVEC LE TRITICALE POUR CONTROLER LES ADVENTICES ET STABILISER LE RENDEMENT.	67
1. Introduction.....	68
2. Materials and methods	70
2.1. Field sites	70
2.2. Measurements, sampling and analysis	71
2.3. Calculations and statistics	73
3. Results.....	74
3.1. Weed control.....	74
3.2. Grain and protein productivity of the lupin sole crop and intercrop	82
4. Discussion	86
4.1. Weed reduction allowed by the addition of triticale and underlying processes	86
4.2. Productivity of intercropping compared to lupin sole cropping	88
4.3. Perspectives for the use of lupin-based intercrops.....	89
CHAPITRE II : L'ADDITION D'UNE CEREALE DANS UNE CULTURE DE LUPIN AMELIORE LE CONTROLE DES ADVENTICES VIA L'AUGMENTATION DE L'ACQUISITION DES RESSOURCES, EN PARTICULIER AU DEBUT DU CYCLE.	93
1. Introduction.....	93
2. Materials and methods	94
2.1. Site description, cultivars and experimental design.....	94
2.2. Measurements, sampling and analysis	97
2.3. Calculations and statistics	98
3. Results.....	99
3.1. Effect of the addition of triticale on crop biomass and ability to acquire light and nitrogen compared to lupin sole crop	99
3.2. Weed growth and weed suppression compared to a bare soil in lupin sole crop and lupin-cereal intercrop all along the crop cycle	104
3.3. Weed N acquisition in lupin sole crop and in intercrops	106
3.4. Correlations between crop growth, resource acquisition and weed biomass	108
4. Discussion	112
CHAPITRE III : DYNAMIQUES DE COMPETITIVITE DU LUPIN ET DE CEREALES EN ASSOCIATION ET CONSEQUENCES SUR L'ELABORATION DU RENDEMENT.....	115
1. Introduction.....	115
2. Materials and Methods.....	116

3.	Results	117
3.1.	Yield and yield components.....	117
3.2.	Crop growth dynamics.....	123
3.3.	Contrasting strategies of resource acquisition between lupins and cereals.....	126
4.	Discussion	132

CHAPITRE IV : DIFFERENCES POUR DES TRAITS LIES A L'ACQUISITION PRECOCE D'AZOTE CHEZ LE LUPIN ET COMPLEMENTARITE PRECOCE DANS DES ASSOCIATIONS LUPIN-TRITICALE.....135

1.	Introduction	136
2.	Materials and methods	138
2.1.	Plant material and experimental design.....	138
2.2.	Calculations and statistics.....	141
3.	Results	143
3.1.	Inter- and intraspecific variation among lupin genotypes for early growth and N acquisition.....	143
3.2.	Contrasting early growth and N use strategies of lupin and triticale in pure and mixed treatments in the first month.....	149
3.3.	Contrasting growth, N use strategies, and competitive ability of lupin and triticale after two months in pure and mixed treatments:.....	152
4.	Discussion	154
4.1.	Inter- and intraspecific variation among lupin genotypes.....	154
4.2.	Contrasting strategies between lupin and triticale for early growth and N use.....	155
4.3.	Mixing triticale with lupin allows better performance without negatively impacting lupin growth.....	156
4.4.	Potential applications and perspectives.....	157
5.	Conclusions	158

DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES161

1.	Niveau de performances atteint par les associations lupin-céréale par rapport à celles du lupin pur	161
1.1.	Contrôle des adventices.....	161
1.2.	Performances de productivité.....	163
2.	Acquisition des ressources par le lupin et les céréales	167
2.1.	Phase de croissance précoce jusqu'à la sortie d'hiver: un fort effet de l'association sur les prélèvements d'azote.....	167
2.2.	De la sortie d'hiver à la pleine floraison du lupin.....	174
2.3.	De la pleine floraison du lupin au début de maturation des grains.....	175
2.4.	Du début de maturation des grains à la récolte.....	176
2.5.	Synthèse et implications de la dynamique des interactions observée.....	177
3.	Interactions entre cultures et adventices	179
3.1.	Modification de la flore adventice par l'intégration d'une céréale.....	179
3.2.	Niveau de tolérance des cultures aux adventices.....	180
4.	Démarche de conception d'associations pour le contrôle des adventices en utilisant la complémentarité des traits fonctionnels des cultures	181
4.1.	Identifier des points faibles d'une culture pour l'acquisition des ressources.....	181
4.2.	Choisir une espèce à intégrer dans la culture principale.....	183
4.3.	Tester des combinaisons.....	183
4.4.	Considérations pour la mise en œuvre de la démarche de conception d'associations.....	184
5.	Perspectives	186
5.1.	Choix et sélection de variétés pour les associations.....	186
5.2.	Autres leviers de contrôle des adventices.....	187
5.3.	Facteurs de développement des cultures associées.....	188
6.	Ouverture : réflexions à une échelle plus large	189

BIBLIOGRAPHIE193

Introduction Générale

Demande en protéines à l'échelle mondiale

L'agriculture est face à de multiples enjeux : elle doit concilier productivité, maintien ou création de filières et d'emplois, moindre consommation d'énergie et maintien voire restauration du fonctionnement des écosystèmes et de la diversité des paysages (Matson *et al.*, 1997 ; Tilman *et al.*, 2002 ; Foley *et al.*, 2005). La population mondiale augmente, et la quantité de calories et de protéines par personne ainsi que la part de protéines animales dans l'apport en protéines augmentent avec le niveau de vie moyen (Tilman *et al.*, 2011). Plusieurs zones du monde dont la population est très nombreuse et/ou en forte expansion sont entrées depuis la fin du 20^{ème} siècle dans cette première transition alimentaire (Drewnowski and Popkin, 1997). La production de protéines animales (viande, poisson, lait, œufs) nécessite la consommation d'aliments végétaux riches en protéines par les animaux d'élevage, avec des ratios de conversion des protéines compris entre 2 et 20 (exprimés en g de protéines végétales nécessaires pour produire 1 g de protéines animales ; Tilman and Clark, 2014). La faible efficacité de conversion des protéines par les élevages implique que la demande en protéines végétales croît à un rythme encore plus soutenu que celui de la demande en protéines pour l'alimentation humaine. En France, 63% des protéines contenues dans notre alimentation sont d'origine animale (contre 58% en Europe, FAO, 2017, données 2013). L'élevage européen a connu un fort développement et une industrialisation dans la deuxième moitié du 20^{ème} siècle pour répondre à la demande, avec une forte spécialisation des exploitations voire des zones de production (Jepsen *et al.*, 2015). En France, la Bretagne et les Pays de la Loire se sont en partie spécialisés dans les productions animales : les deux régions représentent 68% de l'élevage porcin national, 37% de la production nationale de lait livrée à l'industrie et ont des places de leaders nationaux pour les effectifs dans la filière avicole (Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, 2014).

Besoin d'autonomie en protéines en Europe

Dans le même temps, depuis le début des années 1960, des accords de commerce international ainsi que la Politique Agricole Commune (PAC) ont favorisé la spécialisation de l'Union Européenne sur la production de céréales, au détriment de la production de matières riches en protéines (Friedmann, 1993). Ainsi, les bassins d'élevage européens reposent sur la production locale pour les aliments riches en énergie (céréales, ensilage de maïs) mais dépendent massivement de l'importation de matières premières riches en protéines du continent américain (de Visser *et al.*, 2014). Environ 67 % des matières riches en protéines sont importées (données 2015, Bouxin, 2016), soit 76 % de la quantité de protéines apportée par ce type de matières premières (Schreuder and De Visser, 2014). Il s'agit principalement du soja, pour lequel l'autonomie à l'échelle européenne était de 3% en 2015 (Bouxin, 2016), et dont 2,7 millions de tonnes d'équivalents tourteaux étaient importés par an pour la Bretagne et les Pays de la Loire au début des années 2010 (Pôle Agronomique Ouest, 2015b), ce qui cause plusieurs problèmes. Les exploitations spécialisées dans l'élevage intensif voient leur marge économique écrasée, une des causes des crises qui touchent l'élevage ces dernières années étant l'augmentation des charges non compensée par les produits qui stagnent

voire diminuent (Van Der Ploeg, 2010). Le cout des matières premières riches en protéines est maintenu à un niveau élevé depuis la flambée des prix lors de la crise économique à la fin des années 2000, car la demande explose à l'échelle mondiale. Les importations de soja par la Chine sont passées de 29 à 86 millions de tonnes entre 2006 et 2016 et les projections font état d'une poursuite de cette augmentation (Hansen and Gale, 2014). D'autres pays suivent la même voie, laissant présager une tendance de long terme à la hausse des prix. Ainsi, les exploitations européennes spécialisées dans l'élevage manquent de résilience du fait du prix de plus en plus fluctuant, non sécurisé et non prévisible des matières riches en protéines. De plus, l'importation de soja produit sur le continent américain est en contradiction avec les attentes sociétales des Européens car elle implique l'utilisation de matières premières issues de plantes génétiquement modifiées (Haüsling, 2011). Enfin, ce système cause la délocalisation d'impacts environnementaux et sociaux de l'élevage européen : transport de matières premières, contribution à la déforestation, pollutions par les produits phytosanitaires, accaparament de terres (Fearnside, 2001).

Mise en place de plans d'actions à l'échelle des territoires

Il est donc crucial de progresser vers une plus grande autonomie en protéines des bassins d'élevage européens. La volonté politique se situe à l'échelle européenne et française (Schreuder and De Visser, 2014 ; Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, 2014b). A la demande des régions Bretagne et Pays de la Loire, un vaste plan d'actions ayant pour objectif de tendre vers plus d'autonomie protéique pour les élevages de l'Ouest a été construit (SOS Protein, Pôle Agronomique Ouest, 2015b). Ce métaprojet implique des acteurs de la recherche, de l'enseignement agricole, des coopératives, des organismes professionnels agricoles ainsi que de nombreuses entreprises (Pôle Agronomique Ouest, 2015b). Plusieurs leviers sont travaillés dans l'objectif de lever certains verrous à l'indépendance protéique identifiés par les acteurs des territoires. Il s'agit de faciliter la production de fourrages riches en protéines, de sécuriser les cultures de pois, féverole et lupin, d'optimiser l'utilisation digestive de la fraction azotée des aliments et d'évaluer l'impact territorial des différentes stratégies d'amélioration de l'autonomie protéique. La thèse s'inscrit dans le projet PROGRALIVE, qui vise à « sécuriser et augmenter la production des protéagineux grains pour les élevages de l'Ouest » (pois, féverole et lupin ; Pôle Agronomique Ouest, 2015a).

Les protéagineux

En culture pure, le soja est la plante productrice de grains riches en protéines la plus cultivée mondialement et la plus étudiée. Elle permet la production de grains très riches en protéines (40%) et de qualité idéale pour l'alimentation des animaux d'élevage (de Visser *et al.*, 2014). Elle reste relativement peu cultivée en Europe (environ 0,8% des surfaces de grandes cultures européennes ; données 2015, Eurostat, 2016), même si la production progresse depuis le début des années 2000, principalement dans les pays du Danube (FAO, 2017). En moyenne 41000 ha ont été cultivés en France entre 2010 à 2014 (France Agrimer, 2015). Les protéagineux (pois, féverole, lupin) représentent seulement 2% des surfaces de grandes cultures en Europe (données 2014, FAO, 2017). Parmi les protéagineux, le pois a été choisi comme espèce modèle par l'INRA et la féverole et le lupin ont fait et font en comparaison l'objet de peu de travaux, notamment depuis le milieu des années 1990 en ce qui concerne le lupin. Les protéagineux sont moins rentables que les

cultures majeures à l'échelle annuelle mais leur intégration apporte des bénéfices écologiques mais aussi économiques aux systèmes de culture à l'échelle pluriannuelle (Nemecek *et al.*, 2008) notamment grâce à leur effet précédent (Preissel *et al.*, 2015). Une plus grande intégration de ces cultures dans les systèmes de culture européens est donc souhaitable car elle apporterait des réponses à de nombreux enjeux (Voisin *et al.*, 2014) mais elles ont fait l'objet de moins de travaux de recherche et de sélection que les céréales. La sensibilité du rendement aux adventices et le salissement des parcelles pour les cultures suivantes induits par la faible compétitivité vis-à-vis des adventices (Lutman *et al.*, 1994 ; Lemerle *et al.*, 1995) ainsi que l'instabilité de rendement (Cernay *et al.*, 2015 ; Reckling *et al.*, 2015) sont deux des freins agronomiques les plus importants à la culture des protéagineux.

Intérêt du lupin comme source de protéines

Les lupins (genre *Lupinus*) ont un grand potentiel pour la problématique protéines car leur taux de protéines est en moyenne de 34%, ce qui fait d'eux les protéagineux aux grains les plus concentrés en protéines. Les grains de lupin peuvent être intégrés dans les rations de vaches laitières jusqu'à 20%, dans celle des porcs jusque 5 à 10% et dans celle des volailles jusque 20 % (van Barneveld, 1999, Peyraud *et al.*, 2015). D'après une étude synthétisant les effets précédents de différents protéagineux, le lupin apparaît comme présentant les meilleurs effets précédents, suivi par la féverole puis le pois, le soja apportant probablement moins de bénéfices du fait de sa balance azotée négative et d'effets sur la structure du sol réduits par rapport aux protéagineux (Preissel *et al.*, 2015). Les lupins sont peu cultivés en Europe, ils représentent 7,5% des légumineuses à graines (hors soja ; données 2014 ; FAO, 2017). Le lupin est sensible à de nombreux facteurs abiotiques et biotiques, il tolère notamment très mal les excès d'eau (Huyghe, 1997). L'antracnose, maladie fongique causée par *Colletotrichum gloeosporioides* cause d'importants dégâts (Huyghe, 1997). Enfin, le contrôle des adventices est un frein majeur à la culture du lupin (Putnam *et al.*, 1992b, Böhm and Aulrich, 2011).

Le lupin présente des atouts majeurs pour répondre à une demande sociétale dans une dynamique politique favorable mais est très peu présent dans les systèmes de culture européens et français. Les freins agronomiques seraient en grande partie responsables de ce paradoxe, le lupin étant une culture sensible et donc difficile à réussir, particulièrement dans le contexte d'instabilité grandissante du climat. Le lupin étant considéré comme une espèce « mineure », peu de matières actives sont autorisées. Le contexte réglementaire est lui aussi défavorable à des itinéraires de culture du lupin reposant sur les intrants chimiques de synthèse, avec le retrait de matières actives jusque-là utilisées pour contrôler les maladies, ravageurs et adventices.

Des pratiques agroécologiques pour faciliter la production de protéines locales ?

L'agroécologie constitue un cadre permettant de répondre aux enjeux actuels autour de l'agriculture (Altieri, 1989; Tomich *et al.*, 2011). Il s'agit d'une discipline scientifique, qui se définit dans sa signification la plus large comme « l'étude intégrative de l'écologie de l'ensemble du système alimentaire, intégrant les dimensions écologiques, économiques et sociales » (Francis *et al.*, 2003; Wezel *et al.*, 2009). Elle a émergé en réaction à la simplification des systèmes agricoles et face au constat qu'une grande partie de la recherche autour de l'agriculture s'effectue à des niveaux trop fins et avec trop de réductionnisme pour répondre aux

questions agricoles (Weiner, 2003). L'agroécologie prône une vision holistique et systémique des agroécosystèmes. Les processus de production agricole y sont vus comme une forme d'écologie appliquée ou d'ingénierie écologique. Les processus écologiques (cycle des nutriments, fixation biologique d'azote, régulation naturelle des ravageurs, stockage de carbone) et la diversité des espèces y sont mobilisés pour produire de la nourriture et d'autres services écosystémiques tout en réduisant l'utilisation d'intrants. A l'opposé d'une certaine vision allopathique proposant souvent d'appliquer une seule solution technique à un problème donné quel que soit le contexte, les agroécologues mettent en garde contre l'absence de solution efficace à long terme et universelle à des problèmes agronomiques par nature complexes et systémiques et insistent sur la spécificité des situations agronomiques locales (Duru and Therond, 2015, Wezel, 2017), ainsi que sur les contraintes et objectifs des acteurs locaux (Duru *et al.*, 2015). La pratique des cultures associées, qui correspond à la culture simultanée d'une ou plusieurs espèces sur la même parcelle durant une période significative de leur croissance (Willey, 1979), fait partie de l'agroécologie vue comme un ensemble de pratiques agricoles valorisant les processus écologiques pour améliorer la durabilité des agroécosystèmes (Wezel *et al.*, 2014).

Importance de méthodes alternatives de contrôle des adventices

Les adventices capturent une partie des ressources essentielles à la croissance des cultures et causent des pertes de rendement, de l'ordre de 13% pour les cultures majeures dans le monde (Oerke, 2006). L'application de produits herbicides et le désherbage mécanique sont des voies de contrôle curatives et montrent chacune des limites écologiques et économiques. Les limites des méthodes curatives de contrôle des adventices soulignent le besoin de développer des méthodes préventives reposant sur une stratégie sur le long terme mettant en jeu des leviers complémentaires. Le « contrôle cultural », correspond aux « Ajustements ou modifications de la conduite d'une culture ou d'un système de culture qui contribuent à la régulation de populations d'adventices et réduisent leur impact négatif sur la production des cultures » (Bastiaans *et al.*, 2008). Il est mis en avant comme moyen de maintenir les adventices à des niveaux acceptables sans impliquer d'opération spécifique et n'engendre ainsi pas nécessairement de cout, de dépense d'énergie ni de pollution (Andrew *et al.*, 2015). Le contrôle cultural implique en revanche une prise en compte de multiples leviers d'action et des choix techniques pour augmenter la compétitivité de la culture en retardant le développement et en limitant la croissance des adventices (Bastiaans *et al.*, 2008). Ces choix concernent par exemple, à l'échelle de la population, la densité de la culture ou la distribution spatiale homogène de plantes (Olsen *et al.*, 2006). A l'échelle des plantes individuelles, ils concernent le choix d'espèces et/ou de variétés dont les traits confèrent une compétitivité accrue pour les ressources (Andrew *et al.*, 2015) et donc une forte capacité intrinsèque à contrôler les adventices (appelée ici compétitivité vis-à-vis des adventices). Les espèces et variétés cultivées diffèrent également dans leur capacité à tolérer la compétition exercée par les adventices (Wall *et al.*, 1991; Andrew *et al.*, 2015). Choisir une culture avec une forte tolérance aux adventices ne permet pas d'agir sur le salissement des parcelles mais permet de maintenir la productivité dans les situations de forte pression des adventices. L'augmentation de la compétitivité d'une culture peut aussi s'envisager sous l'angle de la diversité des traits au sein de la culture via les associations

de variétés ou d'espèces. Ces leviers sont encore peu mobilisés aujourd'hui en comparaison des leviers de contrôle curatif.

Associer une céréale au lupin : des complémentarités pour faciliter une culture difficile en pur ?

La culture des protéagineux en association avec des céréales est une pratique agroécologique qui permet d'augmenter la productivité des surfaces et la stabilité de la production tout en limitant le recours aux intrants, notamment en augmentant le contrôle cultural des adventices par rapport aux cultures pures de protéagineux (Bedoussac *et al.*, 2015). Les cultures associées connaissent un regain d'intérêt et sont envisagées par les acteurs des territoires pour favoriser la culture des protéagineux, difficile en pur. La culture du lupin en association pourrait permettre de contourner les verrous techniques de la culture pure de lupin, mais le potentiel de cette pratique n'a pas fait l'objet d'études spécifiques.

Les cultures associées mettent en jeu en plus des interactions avec les adventices, des interactions entre cultures, qu'il nous faut mieux connaître pour les orienter vers les résultats souhaités. Dans ce cadre, l'étude de la dynamique des interactions pour comprendre les mécanismes expliquant les performances peut permettre d'optimiser les pratiques. Plus spécifiquement, la connaissance des traits des cultures permettant de maximiser l'effet sur les adventices ainsi que ceux qui conditionnent la résultante des interactions entre cultures associées serait un outil précieux dans la conception d'associations voire pour la sélection de variétés adaptées à l'association.

La finalité du projet dans lequel s'inscrit la thèse est de développer les cultures de protéagineux pour réduire la dépendance aux importations de produits riches en protéines. Ce travail de thèse vise à apporter des connaissances sur le potentiel de l'association du lupin avec une céréale pour faciliter la production de lupin, à faire progresser les connaissances sur les traits des espèces ainsi que leur complémentarité qui serait déterminante dans l'atteinte des performances. L'approche développée est une étude de la dynamique des interactions entre espèces au cours du cycle, à plusieurs échelles d'étude et dans des conditions contrastées.

Ce manuscrit de thèse s'organise en trois parties : une synthèse bibliographique amenant les questions de recherche et les hypothèses, quatre chapitres présentant les résultats d'expérimentations menées en conditions agricoles, en station expérimentale et en serre, et une discussion générale des résultats obtenus.

Synthèse bibliographique

1. Les associations de cultures présentent des atouts agronomiques

1.1. Définitions et dynamiques de recherches et développement

1.1.1. Définitions, type d'association d'espèces considéré ici

L'introduction de diversité végétale dans les champs cultivés permet de viser des services écosystémiques en mobilisant des mécanismes écologiques basés sur la biodiversité, les interactions entre plantes et les régulations naturelles (Malézieux *et al.*, 2009). La rotation des cultures permet de diversifier les systèmes de culture dans le temps. La culture simultanée d'une ou plusieurs espèces sur la même parcelle durant une période significative de leur croissance, appelée association d'espèces (Willey, 1979), est un mode de culture qui permet de diversifier les systèmes de culture dans l'espace à l'échelle d'une parcelle. Les associations d'espèces annuelles peuvent être des systèmes intégrant un couvert végétal (plante compagne) associé à une ou plusieurs cultures principales (Verret *et al.*, 2017). Dans ce cas, la plante compagne n'apporte pas de service de production mais des services de support et de régulation. Les termes « cultures associées » ou « association de cultures » (« intercropping » en anglais) désignent en Europe le plus souvent des mélanges d'espèces herbacées annuelles qui sont toutes récoltées. La majorité est constituée d'un mélange d'espèces de deux familles, les légumineuses (*Fabaceae*) et les graminées (*Poaceae*). Certaines sont cultivées pour produire du fourrage. Pour la production de grains, les cultures associées les plus cultivées et les plus étudiées sont les associations mettant en jeu d'une part une espèce de légumineuse de la catégorie des légumineuses à graines (un protéagineux (pois, féverole, lupin) ou le soja), et d'autre part une espèce de graminée, une céréale à paille. On parle d'association binaire lorsque seulement deux espèces sont associées.

Les associations peuvent être pratiquées pour divers objectifs (von Fragstein *et al.*, 2008, Pelzer *et al.*, 2014). Souvent, un agriculteur associant des espèces attend de la culture un rendement plus élevé et une meilleure qualité des grains (notamment le taux de protéines des céréales) et des fourrages tout en utilisant moins d'intrants (Naudin *et al.*, 2010, Pelzer *et al.*, 2012, Pelzer *et al.*, 2014). Associer des cultures est également vu comme un moyen de faciliter l'autonomie alimentaire des élevages avec une meilleure stabilité face aux aléas (Pelzer *et al.*, 2014). Les cultures associées sont aussi un moyen de produire avec moins d'engrais et d'améliorer la performance environnementale (Naudin *et al.*, 2014). Enfin, l'association peut être vue avant tout comme un moyen de limiter les facteurs limitants biotiques des cultures pures de protéagineux (Corre-Hellou *et al.*, 2013, Pelzer *et al.*, 2014).

Selon cette diversité d'objectifs, la conduite de chaque association peut être adaptée, notamment le choix des densités relatives de semis (Corre-Hellou *et al.*, 2013). On peut exprimer les densités de semis pratiquées dans les associations en utilisant pour chaque espèce la densité de semis dans l'association par rapport à la densité pratiquée en pur. Une association binaire peut être substitutive, auquel cas les deux espèces sont semées à une densité inférieure à leur densité en culture pure de façon à ce que la somme des

proportions par rapport à la densité en pur vaille 100% (par exemple 60% de la densité de protéagineux recommandée en culture pure et 40% de la densité de la céréale recommandée en culture pure, que l'on peut noter P60:C40), ou additive, auquel cas la somme des proportions est supérieure à 100% (par exemple 100% de la densité de protéagineux pur et 30% de la densité de céréale pure, P100:C30). La fertilisation azotée est également un levier pour orienter les résultats d'associations céréale-protéagineux, notamment la proportion des espèces à la récolte, les apports d'azote favorisant la céréale au détriment de la légumineuse (Naudin *et al.*, 2010, Corre-Hellou *et al.*, 2013). Via des connaissances acquises par empirisme sur le terrain ainsi que via la compréhension des mécanismes impliqués dans l'établissement des performances, des recommandations techniques sont déjà disponibles pour les agriculteurs souhaitant intégrer des cultures associées dans leurs assolements. Cependant, il y a un fort besoin de développer des références techniques sur une large gamme d'associations pour comprendre par exemple comment les performances de chaque espèce sont influencées par les choix techniques (variétés, densités de semis, fertilisation) et ce dans des conditions pédoclimatiques variées.

1.1.2. Dynamique des recherches et adoption de la pratique

La pratique des cultures associées est très ancienne et répandue en agriculture tropicale principalement dans une agriculture familiale qui repose sur des systèmes plurispécifiques encore peu dépendants d'intrants et d'outils de mécanisation (Vandermeer *et al.*, 1998; Altieri, 2002). Elles étaient pratiquées dans les pays industrialisés avant l'intensification de la mécanisation du travail agricole et de l'utilisation d'intrants issus de la chimie de synthèse. Elles sont maintenant rares en Europe dans les systèmes de grandes cultures annuelles ; les associations d'espèces sont néanmoins fréquentes pour la production de fourrage où les prairies temporaires tout comme les prairies permanentes sont souvent des associations légumineuse-graminée ; elles sont aussi présentes dans les cultures intermédiaires.

La recherche agronomique s'est largement focalisée sur l'optimisation des cultures pures depuis la deuxième moitié du 20^{ème} siècle. Des recherches ont cependant été menées sur les cultures associées, d'abord sous les tropiques en Afrique et en Asie, puis dans les zones tempérées. Les cultures associées protéagineux-céréale montrent des gains de productivité totale, de stabilité, d'efficacité d'utilisation de l'azote, de teneur en protéines de la céréale et une réduction des bioagresseurs (en particulier les adventices) par rapport aux cultures pures (recherches antérieures à 1979 synthétisées par Willey, 1979; Jensen, 1996b; Corre-Hellou *et al.*, 2006 ; Gooding *et al.*, 2007 ; Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2008; Naudin *et al.*, 2010 ; Corre-Hellou *et al.*, 2011, Pelzer *et al.*, 2012, Bedoussac *et al.*, 2015). De ce fait, depuis une dizaine d'années, les travaux de recherche et de développement s'intensifient en France sur ce mode de culture, qui est une des pratiques proposées en réponse aux forts enjeux actuels pour combiner productivité et efficacité d'utilisation des ressources et ainsi réduire les impacts négatifs de l'agriculture sur les écosystèmes. En agriculture biologique, les cultures associées ont continué d'être utilisées notamment sur les cultures les plus difficiles à conduire en pur. Il semble y avoir un intérêt croissant des agriculteurs pour la pratique des cultures associées depuis une quinzaine d'années en agriculture conventionnelle (Pelzer *et al.*, 2014). La tendance a de grandes

chances de se confirmer avec le renforcement des exigences écologiques liées à l'agriculture, l'instabilité des prix des matières premières et l'augmentation des surfaces en agriculture biologique en Europe.

Les associations pratiquées par les agriculteurs sont plus diverses que celles étudiées par la recherche (Lamé *et al.*, 2015). En Europe la plupart des travaux de recherche qui ont permis d'obtenir une compréhension des mécanismes liés aux performances des associations ont été conduits avec le pois. Les associations à base de féverole ou de lupin, ou d'autres espèces pourtant prometteuses comme la vesce ont, en comparaison, fait l'objet de peu de travaux. Les cultures associées d'hiver ont reçu moins d'attention que les cultures associées de printemps. Cependant, il y a depuis quelques années une tendance à étudier une plus grande diversité de combinaisons, parfois en lien avec différents acteurs y compris des coopératives pour la question du tri des espèces à la récolte, pas seulement en agriculture biologique mais aussi en agriculture conventionnelle. Plusieurs expériences à grande échelle existent et sont des cas concrets de réussite en faisant converger les objectifs des acteurs et en mettant en place des combinaisons d'innovations au niveau du système de culture et de la filière (Jeuffroy *et al.*, 2016). Du côté de la recherche, on observe une tendance à coupler des approches jusque-là assez cloisonnées (agronomie, écophysiole, génétique, écologie (traits fonctionnels)) pour étudier le fonctionnement et les bénéfices des associations et aider à la conception d'associations innovantes. Actuellement un nombre croissant d'acteurs de la recherche et du développement agricole se posent eux aussi la question de la sélection de variétés adaptées aux associations.

1.2. Utiliser les cultures associées pour contourner les facteurs limitants d'une culture pure

L'association de cultures vue comme un moyen de limiter les facteurs limitants des cultures pures de protéagineux a pour objectif de sécuriser la production et le revenu dans des contextes de plus en plus incertains (Corre-Hellou *et al.*, 2013, Pelzer *et al.*, 2014). En cohérence avec cet objectif, le dispositif est le plus souvent additif, le protéagineux étant la culture principale, semée à une densité proche de sa densité recommandée en pur, et la plante associée est semée à une faible densité (15 à 30% de sa densité pratiquée en culture pure, Corre-Hellou *et al.*, 2013). Cette faible densité de la plante compagne, souvent une culture non fixatrice d'azote, doit lui permettre d'apporter des services de régulation des facteurs biotiques voire abiotiques qui limitent la production du protéagineux en culture pure, sans induire un niveau trop élevé de compétition sur les ressources et en permettant la production de grains qui viendront compléter la récolte du protéagineux.

Les performances des associations protéagineux-céréale en termes de productivité et de contrôle des adventices sont développées dans les paragraphes suivants.

1.3. Effets sur la productivité et la stabilité de la production

1.3.1. Faible niveau de rendement et stabilité des légumineuses à graines pures

Le niveau de rendement des légumineuses à graines est plus faible que celui des céréales (Voisin *et al.*, 2014 ; Table 0.1). Cet état de fait est dû notamment à la plus forte demande en énergie pour la production de grains à forte teneur en protéines (Munier-Jolain and Salon, 2005) et pour la fixation symbiotique d' N_2 (Voisin *et al.*, 2003). Cependant, les moindres investissements en recherche, sélection et références techniques sont également responsables du déficit de productivité des légumineuses à graines par rapport à des cultures comme les céréales (Voisin *et al.*, 2014, Magrini *et al.*, 2016). Les légumineuses à graines montrent une forte sensibilité à des facteurs abiotiques et biotiques. La fixation d'azote atmosphérique (N_2) permet de s'affranchir de la problématique de la fertilité azotée sur ces cultures mais apporte à la culture de la sensibilité aux stress liés au sol (anoxie, hydromorphie), à un ravageur comme la sitone (Corre-Hellou and Crozat, 2005b) et au climat (stress hydriques, fortes températures ; Voisin *et al.*, 2014). Les conditions climatiques peuvent impacter fortement la productivité, notamment les épisodes de sécheresse à partir de la floraison. De nombreux insectes, maladies (champignons, bactéries, virus) sont connus pour impacter les cultures de légumineuses à graines. Par ailleurs, les légumineuses à graines sont généralement peu compétitives vis-à-vis des adventices (Knott and Halila, 1988).

Ces sensibilités induisent une forte variabilité du rendement en fonction des conditions de culture, c'est-à-dire d'une année sur l'autre mais aussi la même année d'un site à un autre. La variabilité du rendement des légumineuses à graines est plus élevée que celle des céréales (Reckling *et al.*, 2015, sur 20 ans en Allemagne sur un site en agriculture biologique) mais aussi que celle de toutes les cultures non légumineuses en Europe (Cernay *et al.*, 2015 sur 52 ans de données FAOSTAT). Cette forte variabilité a été souvent citée comme un facteur de la faible introduction de légumineuses à graines dans les systèmes de culture européens, les agriculteurs leur préférant d'autres cultures dont le résultat économique est plus sécurisé (Voisin *et al.*, 2014, Zander *et al.*, 2016). Le changement climatique va très probablement encore augmenter les conditions de cette variabilité de rendement, avec des prédictions d'augmentation de 2 à 4°C de la température moyenne associée à une augmentation de la fréquence de stress par fortes chaleurs et un renforcement de la variabilité du climat (Vadez *et al.*, 2012).

Les travaux en agronomie et écophysiologie se sont surtout centrés sur une culture modèle : le pois protéagineux. Il existe cependant des différences entre protéagineux notamment en termes de potentiel de rendement, de taux de fixation d'azote atmosphérique (proportion de l'azote provenant de la fixation symbiotique ou %Ndfa : percentage of N derived from the atmosphere), de taux de protéines des grains (Table 0.1) mais aussi de durée du cycle et de sensibilité à des facteurs biotiques et abiotiques.

Table 0.1 Comparaison du rendement, taux de fixation, taux de protéines, poids de mille grains (PMG), surface cultivée en France, et variabilité du rendement des protéagineux et du blé.

Protéagineux	Pois	Féverole	Lupin	blé tendre (pour référence)
Rendement moyen en grains (q/ha)	42,7	40,6	25,4	75.3
Taux de protéines moyen des grains	21 %	27 %	34 %	11%
Rendement en protéines moyen (q/ha)	9,0	11,0	8,6	8,3
Taux de fixation d’N₂	63 %	75 %	75 %	0 %
Poids de mille grains (g)	175-250	350 - 600	200 - 350 (lupin blanc)	35 - 52
Surface cultivée en France (×1000 ha)	136.1	72.5	4.4	4980
Variabilité du rendement	0,09	0,12	0,33	0,06

(données de surface et rendement en France 2012-2015 : France Agrimer, 2015 ; taux de fixation : Herridge *et al.*, 2008 ; Variabilité du rendement en Europe de l’Ouest entre 1961 et 2013 : Cernay *et al.*, 2015)

1.3.2. Potentiel des cultures associées protéagineux-céréale pour améliorer la productivité et la stabilité de la production

a) Productivité des associations par rapport aux protéagineux purs

Les associations de cultures ont été souvent étudiées pour leur capacité à produire plus de grains ou de protéines que les cultures pures, à surface équivalente. La Figure 0.1 présente des données de 43 situations publiées dans 10 articles parus dans des revues scientifiques internationales (Table 0.2). Les articles ont été choisis pour représenter les résultats obtenus dans plusieurs situations géographiques en Europe dans des associations protéagineux-céréale mettant en jeu diverses espèces, en situation non fertilisée en azote, avec une diversité de niveaux de production. Les articles retenus présentent les rendements en grains du protéagineux pur, du protéagineux dans l’association (étoiles et numéros en gris) ainsi que de la somme des deux composantes de l’association (points et numéros en noir). Sept des 10 articles retenus présentent également ces données pour le rendement en protéines. Le gain ou la perte de rendement dus à l’association par rapport au protéagineux pur correspondent à la distance d’un point à la première bissectrice, les situations où le rendement dans l’association est supérieur à celui en pur étant situées au-dessus de cette droite. Souvent, les travaux publiés utilisent le LER (Land Equivalent Ratio ; de Wit and van den Bergh, 1965 ; Willey and Osiru, 1972; Mead and Willey, 1980 ; Vandermeer, 1989) pour évaluer la productivité des associations par rapport aux cultures pures. Le LER est défini comme la somme des rendements relatifs des composantes d’une association, par rapport à leur culture pure. On peut l’interpréter comme la surface nécessaire en cultures pures pour produire le même rendement que l’association. Dans notre objectif de comparaison des associations aux protéagineux purs, cet indicateur n’est pas pertinent car il intègre aussi le rendement de la céréale pure, qui n’est pas central dans les objectifs de production poursuivis.

Table 0.2: Références présentant des données de productivité d'associations protéagineux-céréale et du protéagineux pur

Année	Auteurs	Pays	protéagineux	céréale	densités relatives de semis (Protéagineux : Céréale)	autres informations	autres facteurs de variation			numéro de suivi			
1996b	Jensen	Danemark	pois de printemps	orge	P50:C50 : substitutif	Moyenne de 4 années				1			
2001	Hauggaard-Nielsen and Jensen,	Danemark	pois de printemps	orge	P50:C50 : substitutif					2			
2001	Hauggaard-Nielsen <i>et al.</i>	Danemark	pois de printemps	orge	P50:C50 : substitutif					3			
2005	Ghaley <i>et al.</i>	Danemark	pois de printemps	blé	P50:C50 : substitutif					4			
2006	Hauggaard-Nielsen <i>et al.</i>	Danemark	pois de printemps	orge	P33:C66 : substitutif P66:C33 : substitutif					5 6			
2008	Hauggaard-Nielsen <i>et al.</i>	Danemark	lupin à feuilles étroites						limon sableux	otira	7		
										lysiba	8		
									sable	otira	9		
										lysiba	10		
									limon sableux	otira	11		
										lysiba	12		
			féverole	orge 2 variétés	P50:C50 : substitutif	moyenne de 3 années					sable	otira	13
												lysiba	14
											limon sableux	otira	15
												lysiba	16
											sable	otira	17
												lysiba	18
pois A (semi-afeuille)								limon sableux	otira	19			
									lysiba	20			
								sable	otira	21			
									lysiba	22			
2010	Bedoussac and Justes,	France	pois d'hiver	blé dur	P50:C50 : substitutif					2006	23		
										2007	24		
2010	Naudin <i>et al.</i>	France	pois de printemps	blé	P50:C50 : substitutif					Expt. A	25		
										Expt. B	26		
										Expt. C	27		
2015	Gronle <i>et al.</i>	Allemagne	pois d'hiver deux variétés	triticale	P50:C50 : substitutif	SP : Shallow Ploughing et DP : Deep Ploughing				2010	DP	EFB	28
										2010	SP	EFB	29
										2010	DP	James	30
										2010	SP	James	31
										2011	DP	EFB	32
										2011	SP	EFB	33
										2011	DP	James	34
										2011	SP	James	35
2015	Gronle <i>et al.</i>	Allemagne	pois de printemps 2 variétés	avoine	P100:C20 : additif	SP : Shallow Ploughing et DP : Deep Ploughing				2009	DP	site 1	36
										2009	SP	site 1	37
										2009	DP	site 2	38
										2009	SP	site 2	39
										2010	DP	site 1	40
										2010	SP	site 1	41
										2010	DP	site 2	42
										2010	SP	site 2	43

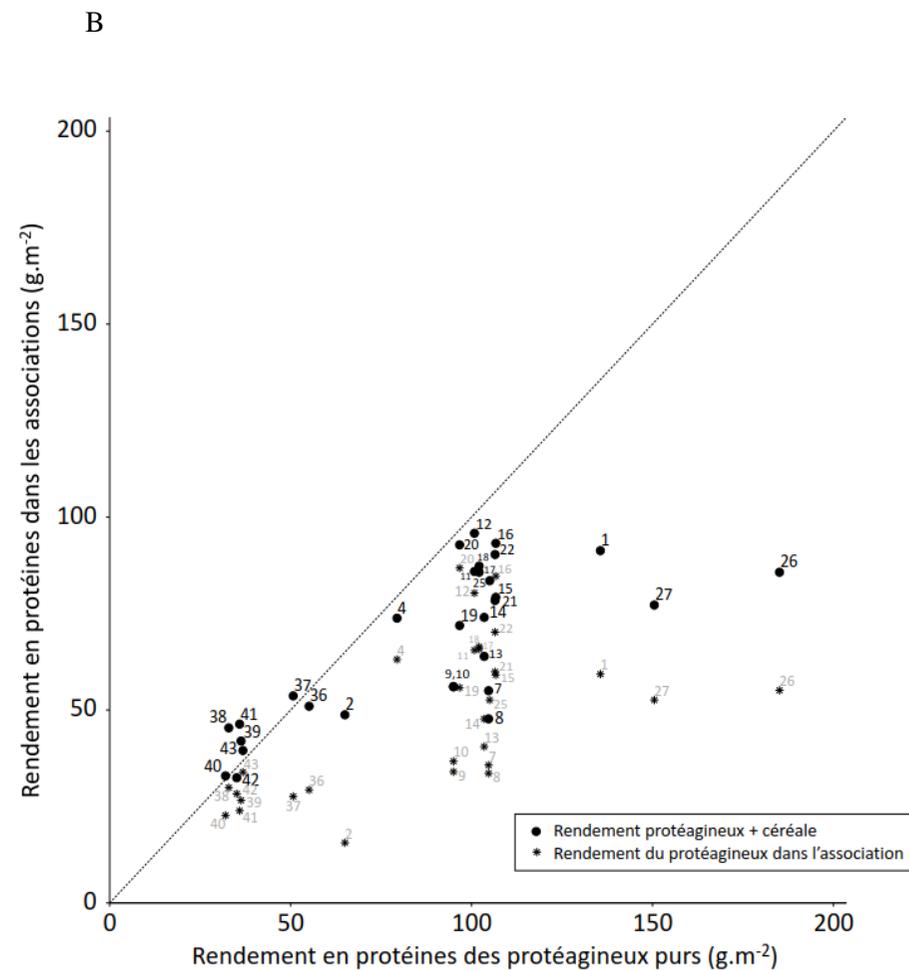
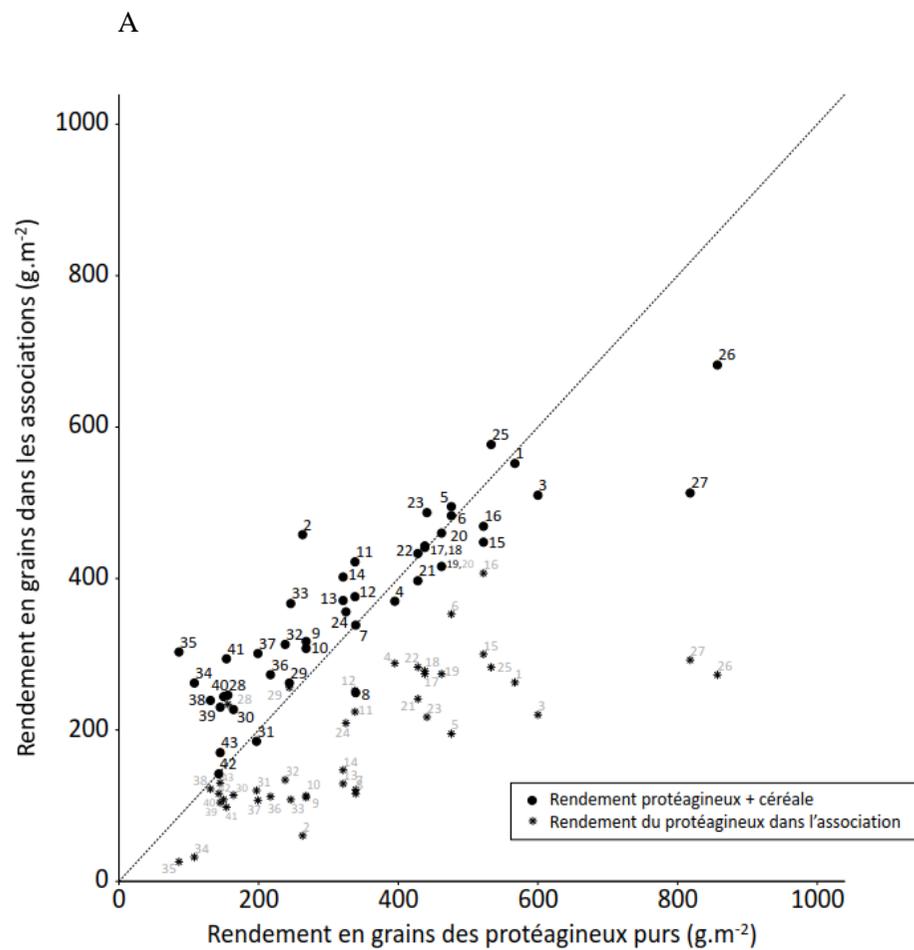


Figure 0.1 : A. Rendement en grains des associations et des protéagineux purs ; B. Rendement en protéines des associations et des protéagineux purs

Les numéros correspondent aux numéros de suivi dans la Table 0.2

Sur l'ensemble de résultats sélectionné, qui comprend surtout des données issues d'associations additives et quelques données issues d'associations substitutives, la réduction moyenne du rendement du protéagineux dans l'association par rapport au pur est de 39%, et le taux d'augmentation moyenne du rendement total de l'association par rapport au protéagineux en pur est de 26 %. Le rendement du protéagineux est réduit de plus de 30% dans 30 des 43 situations. Le rendement total en grains est réduit dans 13 cas et augmenté de plus de 20% dans 16 cas. L'effet de l'association sur le rendement du protéagineux ne dépend pas du rendement du protéagineux en pur, mais le rendement total est d'autant plus augmenté que le rendement du protéagineux pur est faible. Ainsi, associer des cultures aurait un intérêt d'autant plus grand dans les situations où les conditions du milieu présentent des contraintes pour la production du protéagineux pur. Le rendement total a tendance à être réduit dans les situations où le rendement du protéagineux pur est supérieur à 40 q/ha, en accord avec les données présentées par Bedoussac *et al.*, 2015. La réduction du rendement en protéines du protéagineux dans l'association par rapport au pur est systématique et en moyenne de 42%, et le rendement total en protéines de l'association est réduit par rapport au protéagineux en pur dans 32 des 38 cas, de 26% en moyenne.

Des différences de niveau de comportement des rendements en association par rapport au pur sont observées selon l'année et le site dans les différentes études menées, mais aussi selon des facteurs correspondant aux pratiques agricoles. La variété de céréale impacte la diminution de rendement du protéagineux dans des associations substitutives d'orge-pois, -féverole et -lupin (Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2008). La densité relative de semis a un fort impact sur la proportion de chaque espèce dans la récolte : le rendement du pois associé à de l'orge a été réduit de 26% dans un dispositif P66 :C33 (cette notation signifie que la densité de semis du protéagineux dans l'association correspond à 66% de sa densité recommandée en culture pure, et que la densité de semis de la céréale dans l'association correspond à 33% de sa densité recommandée en culture pure) mais de 59% dans un dispositif P33 :C66 (Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2006). Les espèces de protéagineux ne voient pas leur rendement en grain réduit de la même manière : en association substitutive, le lupin à feuilles étroites a perdu 62% de son rendement en grains en comparaison de la culture pure, la féverole 43% et le pois 33% (Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2008). Pour le rendement en protéines du protéagineux, les pertes sont du même ordre.

b) Stabilité des associations par rapport aux protéagineux purs

La pratique des cultures associées est souvent citée comme un moyen de lisser les variations interannuelles de rendement des cultures pures. La stabilité peut aussi être considérée par rapport à la localisation spatiale de la culture (stabilité par rapport au contexte pédoclimatique). La stabilité de la productivité d'une culture est souhaitable pour sécuriser le revenu des agriculteurs et le volume produit, en lien avec l'aval de la filière considérée. En écologie, de nombreuses expérimentations sur des communautés prairiales ont montré que la stabilité de production de biomasse d'une communauté végétale avait tendance à augmenter avec le nombre d'espèces la constituant (par exemple Hooper *et al.*, 2005 ; Isbell *et al.*, 2009 ; Gross *et al.*, 2013).

En agronomie, où les espèces cultivées en association sont rarement plus de deux, la théorie développée par les écologues reste valable et on obtient le plus souvent une production globale plus stable en cultures associées qu'en cultures pures d'une année sur l'autre ainsi que d'un site à un autre, c'est-à-dire moins sensible aux conditions pédoclimatiques et aux facteurs biotiques. Cette stabilité de la productivité peut se traduire par une stabilité du résultat économique. Rao et Willey (1980) ont montré à partir de 94 expérimentations en Inde qu'une culture de pois d'Angole (*Cajanus cajan*) était un échec sur le plan économique une année sur cinq, une année sur huit pour une culture pure de sorgho, mais seulement une année sur 36 pour l'association des deux espèces. On peut mesurer la variabilité à partir du coefficient de variation. En milieu tempéré, la variabilité du rendement d'une légumineuse à graines est souvent supérieure à celle de son association avec une céréale, qui est équivalente à celle de la céréale (Jensen, 1996b, Raseduzzaman and Jensen, 2017). De récentes études ont confirmé l'intérêt des associations de cultures pour sécuriser la marge brute en France, en agriculture biologique mais aussi en agriculture conventionnelle, particulièrement en comparaison aux cultures pures de protéagineux (Pelzer *et al.*, 2012, Bedoussac *et al.*, 2015).

1.4. Effets sur les adventices

1.4.1. Les problèmes rencontrés en protéagineux pur

Les protéagineux purs ont en règle générale une plus faible compétitivité vis-à-vis des adventices que la majorité des autres cultures (Lutman *et al.*, 1994 ; Melander, 1994 ; Lemerle *et al.*, 1995). Ce manque de capacité à contrôler les adventices induit trois types de problèmes. Premièrement, la compétition des adventices peut causer une limitation du rendement du protéagineux cultivé (Nelson and Nylund, 1962 ; Lawson, 1983 ; Townley-Smith and Wright, 1994 ; Wall *et al.*, 1991 ; Lemerle *et al.*, 1995 ; McDonald, 2003 ; Corre-Hellou and Crozat, 2005b ; Jacob *et al.*, 2016). Cet effet est induit par la compétition des adventices pour les ressources (minéraux, eau, lumière). Deuxièmement, la faible capacité des cultures de protéagineux à contrôler les adventices a souvent pour conséquence un salissement important des parcelles, avec un effet défavorable pour les cultures suivantes lorsque les adventices produisent des graines qui accroissent le stock semencier du sol (Albrecht, 2005 ; Seymour *et al.*, 2012). Cet aspect est crucial notamment lorsqu'un objectif de faible recours aux herbicides est formulé, ou en agriculture biologique, où le contrôle des adventices est encore plus dépendant de la bonne gestion à long terme et du maintien de parcelles avec un faible stock semencier. Troisièmement, les adventices, en réduisant les quantités d'azote fixé via la réduction de la biomasse des protéagineux, ou en consommant l'azote non prélevé par le protéagineux ou apporté par dégradation des résidus de culture, causent une atténuation des bénéfices relatifs à l'azote (Corre-Hellou et Crozat, 2005). L'allongement des rotations avec un retour moins fréquent de chaque culture apporte en général des bénéfices sur la gestion des adventices. Ces bénéfices peuvent être atténués si l'allongement de la rotation se fait en introduisant des cultures de légumineuses durant lesquelles un fort rechargement du stock semencier des adventices peut avoir lieu (Seymour *et al.*, 2012).

1.4.2. Intérêt des cultures associées protéagineux-céréale pour le contrôle des adventices

De nombreux travaux ont montré des effets bénéfiques des associations de culture pour réduire la pression des adventices à l'échelle annuelle. Dans le cas des associations protéagineux-céréale, le plus souvent, à conduite équivalente, des gains sont observés par rapport au protéagineux pur et l'association a une compétitivité vis-à-vis des adventices proche de la céréale pure. La pression exercée par les adventices est le plus souvent quantifiée au moyen de leur biomasse, plus rarement de leur densité ou de leur taux de recouvrement du sol. On peut exprimer le contrôle des adventices d'une culture par rapport à un témoin sol nu (Contrôle des Adventices, CA) ou celui d'une association en relatif par rapport à une culture pure (gain de contrôle des adventices ou Réduction des Adventices, RA) :

$$CA = 100 \times \left(\frac{\text{biomasse}_{adv} \text{ dans le témoin sol nu} - \text{biomasse}_{adv} \text{ dans la culture considérée}}{\text{biomasse}_{adv} \text{ dans le témoin sol nu}} \right) \quad (1)$$

$$RA = 100 \times \left(\frac{\text{biomasse}_{adv} \text{ dans la lég. pure} - \text{biomasse}_{adv} \text{ dans l'association}}{\text{biomasse}_{adv} \text{ dans la lég. pure}} \right) \quad (2)$$

Liebman et Dyck (1993) ont regroupé les résultats de 15 associations protéagineux-céréale publiés entre 1974 et 1991. Dans 7 cas sur 15, l'association contrôlait mieux la biomasse des adventices que les deux cultures pures, dans 7 autres cas, l'association contrôlait moins les adventices qu'une des deux cultures pures, et dans le dernier cas, l'association contrôlait moins les adventices que les deux cultures pures. Des résultats de réduction de biomasse des adventices en culture de protéagineux pur et en association avec une céréale, obtenus dans une sélection non exhaustive d'articles sont présentés sur la Figure 0.2 et dans la Table 0.3.

La réduction des adventices permise par l'association par rapport au protéagineux pur (RA) correspond à la distance d'un point à la première bissectrice. Un échantillon de 45 situations publiées dans 8 articles a été sélectionné de façon à représenter la diversité des situations de productivité mais aussi de pression des adventices dans des associations protéagineux-céréale conduites sans fertilisation azotée en milieu tempéré, dans une large gamme de situations géographiques. Les articles retenus présentent les biomasses des adventices dans le protéagineux pur et dans l'association. Sur cet échantillon qui comprend des associations additives et substitutives, la réduction moyenne des adventices est de 38%. La biomasse des adventices est réduite de plus de 30% dans 29 des 45 situations. L'effet de l'association se maintient globalement sur toute la gamme de biomasse des adventices dans le protéagineux pur explorée dans ces articles.

Des différences de niveau de réduction des adventices sont observées selon l'année et le site dans les différentes études menées, mais aussi selon des facteurs correspondant aux pratiques agricoles. Plus spécifiquement, les résultats de Deveikyte *et al.* (2009) montrent un effet de l'espèce de céréale, l'avoine ayant une plus forte capacité à réduire la biomasse des adventices que le blé, l'orge et le triticale. Hauggaard-Nielsen *et al.* (2008) montrent un effet de la variété de l'orge, sans que soient précisés les traits permettant à l'une des deux variétés testées d'obtenir un RA plus élevé que l'autre dans toutes les situations. Cette étude montre également que la féverole bénéficie particulièrement de l'association avec l'orge pour gagner en contrôle des adventices (RA moyen de 48%), suivie par le lupin à feuilles étroites (14%), puis le pois afile (10%) et enfin le pois feuillu (6%). Les résultats de Gronle *et al.* (2014) montrent un plus fort effet de la variété de pois que dans l'étude de Hauggaard-Nielsen *et al.* (2008) : l'association du pois afile a un RA de 71% contre 19% pour le pois feuillu. De plus Bulson *et al.* (1997) ont mis en évidence que la densité du protéagineux dans l'association mais aussi dans la culture pure de référence influencent le niveau de la réduction des adventices permise par l'association : dans un dispositif additif P100 :C25, lorsque la féverole a la densité recommandée, le RA est de 31%, mais dans une situation où la densité de féverole est réduite à 75% de la densité recommandée dans l'association comme dans la culture pure, le RA atteint 51%. Ceci indique qu'un intérêt d'associer une céréale peut être de sécuriser le contrôle des adventices en cas de conditions que l'on prédit défavorables à la levée du protéagineux. Enfin, le stade de la culture auquel les mesures sont réalisées influence aussi le résultat du fait de l'évolution temporelle potentiellement contrastée des biomasses des adventices en fonction du mode de culture (Corre-Hellou *et al.*, 2011, Gronle *et al.*, 2014, Gronle *et al.*, 2015b) : le RA s'élevait à 38% à floraison contre 44% à maturité dans les études où les deux dates faisaient l'objet d'un suivi. Dans une synthèse d'essais mettant en jeu diverses associations protéagineux-céréales (pois d'hiver et de printemps, féverole d'hiver et de printemps, blé dur d'hiver, blé tendre d'hiver et de printemps et orge de printemps) en agriculture biologique en France et au Danemark, Bedoussac *et al.* (2015) ont obtenu un RA moyen de 74%, ce qui est plus élevé que la moyenne des études présentées ici, suggérant que l'apport de compétitivité de la céréale est le mieux valorisé dans des situations de faible contrôle curatif des adventices.

Table 0.3: Références présentant des données de biomasse d'adventices dans des associations protéagineux-céréale et dans le protéagineux pur

Année	Premier auteur	lieu	protéagineux	céréale	densités relatives de semis (Protéagineux : céréale)	stade de prélèvement	autres informations	autres facteurs de variation	numéro de suivi	
1987	Mohler	Etats-Unis	pois de printemps	orge	P50:C50 : substitutif	maturité		site 1	1	
								site 2	2	
1997	Bulson	Angleterre	féverole d'hiver	blé	P100:C25 : additif				3	
					P100:C25 : additif	maturité		densité de féverole à 75% en pur et en association	4	
2001	Hauggaard-Nielsen	Danemark	pois de printemps	orge	P50:C50 : substitutif	peu après floraison du pois			5	
2008	Hauggaard-Nielsen	Danemark	lupin à feuilles étroites (printemps)					sol limono-sableux	variété d'orge : otira	6
									variété d'orge : lysiba	7
								sol sableux	variété d'orge : otira	8
									variété d'orge : lysiba	9
			féverole					sol limono-sableux	variété d'orge : otira	10
									variété d'orge : lysiba	11
				orge	P50:C50 : substitutif	maturité	moyenne de 3 années	sol sableux	variété d'orge : otira	12
									variété d'orge : lysiba	13
			pois A (afila)					sol limono-sableux	variété d'orge : otira	14
									variété d'orge : lysiba	15
								sol sableux	variété d'orge : otira	16
									variété d'orge : lysiba	17
			pois B (feuillu)					sol limono-sableux	variété d'orge : otira	18
									variété d'orge : lysiba	19
								sol sableux	variété d'orge : otira	20
									variété d'orge : lysiba	21
2009	Deveikyte	Lituanie	pois de printemps	blé	P50:C50 : substitutif	remplissage des grains du pois		2007		22
				orge						23
				avoine						24
				triticale						25
				blé				2008		26
				orge						27
				avoine						28
				triticale						29
2011	Corre-Hellou	Europe	pois de printemps	orge	P100:C50 : additif	début de floraison	moyenne de 3 années, 5 pays			30
						maturité				31
2014	Gronle	Allemagne	pois d'hiver	triticale	P50:C50 : substitutif	floraison		2010	variété de pois : EFB	32
									variété de pois : James	33
						maturité	moyenne de Shallow		variété de pois : EFB	34
									variété de pois : James	35
						floraison	Ploughing et Deep Ploughing	2011	variété de pois : EFB	36
									variété de pois : James	37
						maturité			variété de pois : EFB	38
									variété de pois : James	39
2015	Gronle	Allemagne	pois de printemps	avoine	P100:C20 : additif	début de floraison		2009		40
						fin de floraison	moyenne de Shallow			41
						maturité				42
						début de floraison	Ploughing et Deep Ploughing	2010		43
						fin de floraison				44
						maturité				45

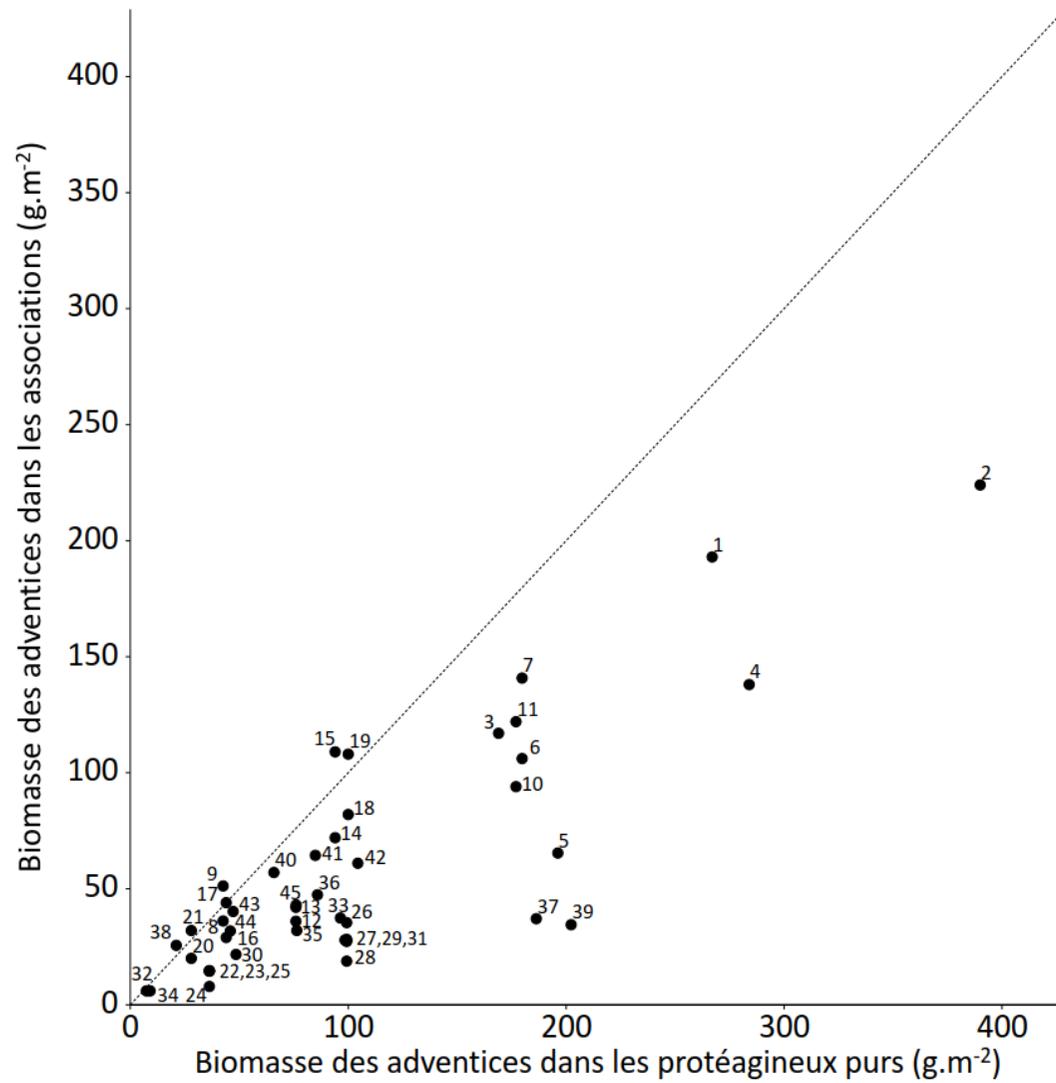


Figure 0.2 : Biomasse des adventices dans des associations protéagineux-céréales et dans les protéagineux purs
 Les numéros correspondent aux numéros de suivi dans la Table 0.3

Les résultats présentés attestent d'effets globalement positifs de l'association d'un protéagineux avec une céréale par rapport au protéagineux pur, pour le rendement total en grains, la stabilité de la production et le contrôle des adventices. L'association réduit en revanche le rendement du protéagineux et donc souvent le rendement total en protéines. Cependant, de nombreux facteurs font varier les performances : espèces, densités, variétés, conditions pédoclimatiques et peu de travaux ont étudié l'effet du choix d'espèces ou de variétés pour chacune des deux composantes de l'association. De plus, les travaux présentés dans cette synthèse n'avaient pas pour objectif premier d'évaluer le potentiel de l'association pour contourner les facteurs limitants des protéagineux purs, notamment à travers la réduction des adventices. Ainsi, les dispositifs étaient le plus souvent substitutifs et mettaient en jeu des densités relatives de semis égales pour les deux composantes (P50 :C50). D'autre part, ces résultats ont été majoritairement obtenus sur le pois et sur des cultures à cycle court (semis de printemps). La dynamique des interactions pour expliquer les performances n'est pas souvent étudiée et si les résultats globaux montrent bien la faible compétitivité des protéagineux vis-à-vis des adventices et au sein des associations, les travaux investiguant l'origine de cette faible compétitivité sont assez rares.

2. Les interactions pour les ressources entre protéagineux, céréale et adventices conditionnent les performances des associations de cultures

2.1. Trois composantes interagissant pour les ressources

Dans les cultures associées étudiées ici, le peuplement végétal est composé de trois composantes : le protéagineux, la céréale et une communauté d'adventices (Figure 0.3).

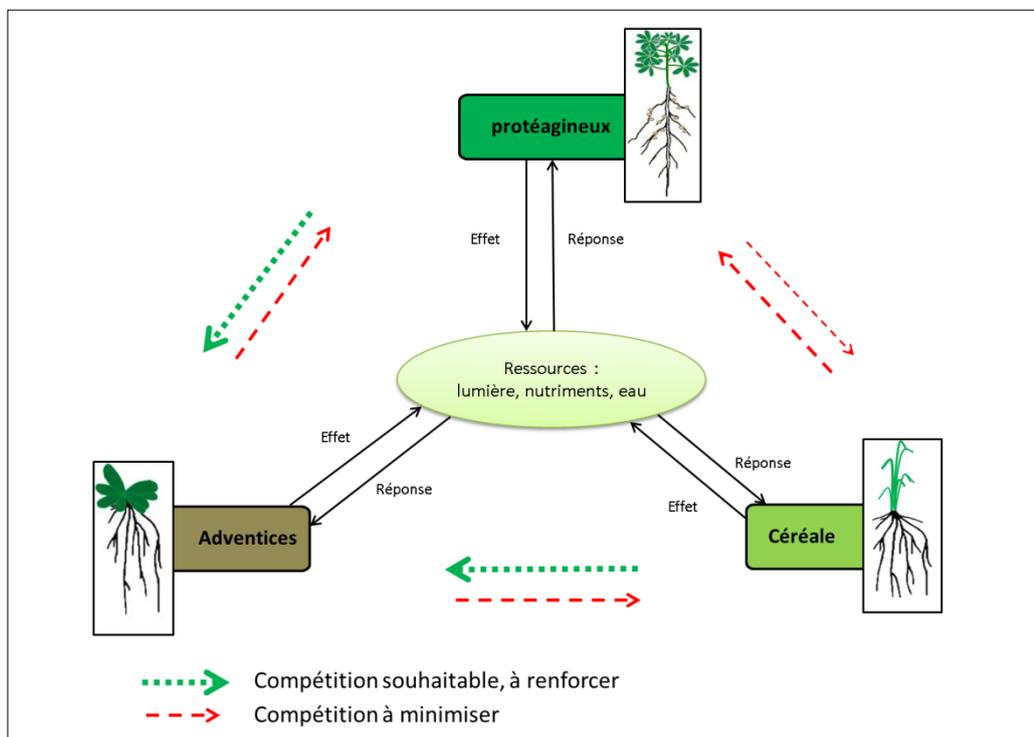


Figure 0.3 : Représentation schématique du système étudié : composantes végétales et interactions pour les ressources.

Les interactions entre les plantes peuvent être directes (exemple : rôle tuteur d'une espèce) ou indirectes via la modification de l'environnement (abiotique et biotique) par une espèce et la réponse de l'autre espèce à la modification de cet environnement. Des interactions majeures dans les associations de cultures sont celles qui concernent l'effet des espèces sur la disponibilité des ressources et les conséquences sur le partage des ressources entre elles. Les ressources nécessaires à la croissance des plantes sont la lumière, l'eau et les éléments minéraux. Les interactions ont lieu entre individus d'une même composante (intraspécifique ou entre espèces d'adventices au sein de la composante « adventices ») et entre les trois composantes (interspécifique). Les interactions sont complexes et dynamiques dans le temps et l'espace. Les espèces en présence répondent de manière différente aux conditions environnementales (le sol et le climat, qui conditionnent la disponibilité en ressources) et elles ont également des effets sur leur environnement, en prélevant des ressources ou parfois en en augmentant la disponibilité. Ces interactions pour les ressources entre céréale, protéagineux et adventices sont essentielles puisqu'elles conditionnent les capacités de chaque composante à croître et donc le résultat en termes de productivité et de compétitivité vis-à-vis des adventices. La résultante des interactions pour les ressources est la somme de la compétition et de la facilitation. La

compétition est le processus dans lequel deux plantes ou communautés de plantes interagissent de façon à ce qu'une espèce modifie l'environnement entraînant un effet négatif sur l'autre (exemple : prélèvement d'azote minéral du sol par une espèce, ce qui réduit la quantité d'azote disponible pour l'autre). On parle de facilitation lorsqu'au moins une espèce modifie l'environnement entraînant un effet positif sur l'autre (exemple : effet d'ombrage qui réduit le stress hydrique) (d'après Vandermeer, 1989).

Dans les associations protéagineux-céréales des systèmes de culture tempérés, même si les effets de compétition pour l'eau ou le phosphore peuvent jouer un rôle, de nombreux travaux ont montré l'importance prépondérante des interactions entre espèces pour l'azote (N) et la lumière tout au long du cycle.

2.1.1. Nature des compétitions entre plantes pour l'azote et la lumière

L'azote disponible pour les plantes provient des semences et de deux sources d'azote exogène, le sol (l'azote minéral sous forme de nitrates NO_3^- et d'ammoniac NH_4^+) et l'air (diazote gazeux N_2). Les légumineuses ont accès aux deux pools d'azote exogène tandis que les plantes non fixatrices dont les céréales et les adventices (hormis d'éventuelles légumineuses adventices) n'ont accès qu'à l'azote minéral du sol comme source exogène. L'azote minéral du sol est mobile dans le sol en fonction des flux hydriques à des échelles de temps fines et sa disponibilité varie en général en fonction de la profondeur. Au long d'une saison de culture, sa disponibilité fluctue avec les dynamiques de minéralisation de l'azote organique et de lixiviation des nitrates, et les prélèvements des composantes végétales en compétition. (La compétition pour l'azote minéral du sol est principalement symétrique par rapport à la taille des organes des plantes en présence (Weiner *et al.*, 1997), c'est-à-dire que jusqu'à un certain seuil, l'acquisition de l'azote est proportionnelle à des mesures de taille du système racinaire (biomasse, longueur). La dynamique temporelle et/ou l'hétérogénéité de la disponibilité de l'azote minéral du sol peut cependant engendrer une part d'asymétrie dans la compétition pour l'azote, les individus accédant le plus rapidement aux zones du sol riches en azote minéral bénéficiant d'un avantage par rapport aux autres individus (Schwinning and Weiner, 1998).

La lumière est une ressource à caractère directionnel, dont l'arrivée est homogène sur le couvert végétal. La lumière n'est interceptée en totalité par une culture que lorsque le couvert est fermé. De l'installation de la culture à la fermeture du couvert, ou en fin de cycle, si le couvert s'ouvre à nouveau avant la récolte, toute la lumière disponible n'est pas interceptée. Les parties aériennes les plus hautes d'un couvert interceptent la lumière qui est alors de moins en moins disponible pour les organes photosynthétiques de plus en plus bas dans le couvert. De ce fait, la compétition pour la lumière est asymétrique par rapport à la taille (Weiner, 1990, Schwinning and Weiner, 1998). Ainsi, l'acquisition de la lumière augmente avec la taille des plantes. Les plantes les plus grandes (hauteur, surface foliaire), qui sont les plus capables d'intercepter la lumière, reçoivent une quantité disproportionnée de la ressource par rapport à leur proportion dans le couvert.

Enfin, la compétition pour l'azote et la lumière sont liés car le niveau de satisfaction des besoins en azote impacte la croissance de l'appareil aérien et détermine ainsi le partage de la lumière entre les espèces, qui conditionne à son tour la croissance et la demande en azote.

2.1.2. La complémentarité à l'origine des performances des associations

Un grand nombre de travaux sur les associations d'espèces se sont focalisés sur les mécanismes permettant l'amélioration de la productivité des associations par rapport aux cultures pures. Il en ressort que les gains de rendement obtenus en cultures associées sont le plus souvent le fait d'une combinaison de mécanismes de facilitation et de complémentarité entre les espèces associées (Willey, 1979) ainsi que de la « sélection » des espèces les plus productives dans les conditions du milieu.

La complémentarité intervient lorsque les espèces se distinguent dans leur acquisition des ressources de sorte qu'associées, elles acquièrent mieux l'ensemble des ressources disponibles que les cultures pures, c'est-à-dire qu'elles ne sont pas exactement en compétition pour les mêmes ressources et qu'elles peuvent acquérir plus de ressources que l'aurait fait chaque espèce séparément. Les espèces associées n'entrent alors que partiellement en compétition, acquérant en partie les ressources différentes dans le temps et/ou dans l'espace. Dans ce cas, la compétition interspécifique est plus faible que la compétition intraspécifique. Le potentiel qu'a l'intégration d'une nouvelle espèce dans une culture donnée pour augmenter la productivité est souvent lié à une incapacité de la culture principale à acquérir l'ensemble des ressources disponibles (Vandermeer *et al.*, 1998). Ce raisonnement est également valable pour le contrôle des adventices. Les traits maximisant l'acquisition des ressources sont les mêmes dans les associations qu'en culture pure. Les cultures associées permettent en revanche de combiner des traits des espèces pour améliorer l'acquisition des ressources à l'échelle du couvert, qui inclut les réponses de chaque espèce associée à l'effet de son partenaire. La plasticité est la capacité d'un génotype à produire des phénotypes différents dans des environnements différents (Sultan, 2000). Elle peut se traduire par la capacité d'une plante à modifier son architecture aérienne ou racinaire pour explorer des zones riches en ressources. Elle serait très importante dans les interactions racinaires (Casper and Jackson, 1997) et aériennes (Zhu *et al.*, 2016) car elle permettrait à une espèce de modifier sa stratégie d'acquisition de ressources en réponse à l'effet d'une autre espèce.

L'effet de sélection intervient dans les cultures associées en permettant la compensation entre espèces en cas de stress (climat, ravageurs, etc.) affectant différemment les espèces. Si une des cultures voit sa croissance réduite, la culture qui lui est associée peut produire davantage en acquérant les ressources laissées disponibles par l'autre espèce, qui seraient restées inutilisées en culture pure. Le gain de stabilité quant à la biomasse totale du couvert associé est souvent attribué à ce mécanisme de compensation en cas d'échec ou de faibles performances d'une des cultures (Rao et Willey, 1980 ; Jensen, 1996b, Raseduzzaman and Jensen, 2017).

2.1.3. Importance de la dynamique et en particulier de la phase précoce

Entre espèces en compétition, les rapports de capacité à prélever les ressources évoluent avec la croissance et le développement des plantes, car les caractéristiques des plantes (ou traits, voir partie 2.2.1.) ont des valeurs qui peuvent dépendre du stade phénologique. Les prélèvements de ressources souterraines dépendent des besoins de la plante et de la dynamique de mise en place et de la croissance des capteurs

souterrains (racines). Les rapports de compétition pour la lumière peuvent évoluer au cours du cycle en fonction de la dominance en hauteur d'une espèce par rapport à une autre et aussi de la mise en place et la croissance des capteurs aériens (feuilles et autres surfaces photosynthétiquement actives). La répartition spatiale des capteurs peut avoir aussi de l'importance (Barillot *et al.*, 2014). Ainsi, pour comprendre les interactions entre cultures associées et adventices, il est nécessaire d'étudier l'acquisition des ressources en dynamique tout au long de la saison de culture (Liebman and Dyck, 1993).

La phase de croissance précoce, qui peut être définie comme la période allant de la germination à l'apparition de la compétition entre plantes dans le couvert détermine l'état de chacune des espèces au démarrage de la compétition (Fayaud *et al.*, 2014). Elle serait décisive pour la compétition tout au long du cycle d'une culture car un avantage initial peut avoir un impact fort sur la suite des interactions (Dunbabin *et al.*, 2003 ; Craine, 2006), vis-à-vis des adventices (Lemerle *et al.*, 1996) comme entre espèces associées (Tofinga *et al.*, 1993 ; Andersen *et al.*, 2007 ; Corre-Hellou *et al.*, 2007 ; Naudin *et al.*, 2010 ; Fayaud *et al.*, 2014). En effet, les traits permettant un accès aux ressources plus précoce que les compétiteurs permettent de limiter rapidement l'accès de ces compétiteurs aux ressources, limitant leur croissance précoce. La rapidité de levée est ainsi essentielle et confère un avantage initial dans la compétition (Bastiaans *et al.*, 2008). Les premiers traits qui conditionnent la compétitivité sont la taille de la semence (Willenborg *et al.*, 2005) et le développement de la racine séminale (Manschadi *et al.*, 2008). Les différences initiales entre attributs des traits liés à l'interception de la lumière sont particulièrement importantes pour la compétition pour la lumière car celle-ci est asymétrique par rapport à la taille (Weiner, 1990) et favorise donc l'accroissement de ces différences initiales. L'occupation rapide et dense du sol par les racines des espèces cultivées est primordiale car la compétition pour les ressources du sol apparait avant la compétition pour la lumière du fait de la plus rapide extension spatiale précoce des parties racinaires que celle des parties aériennes.

2.2. Traits impliqués dans l'acquisition des ressources

2.2.1. Intérêts de l'approche par les traits fonctionnels

L'écologie fonctionnelle a développé une approche du fonctionnement des communautés et des écosystèmes basée sur les traits fonctionnels des espèces. Un trait fonctionnel est une caractéristique morphologique, anatomique, physiologique ou phénologique mesurable à l'échelle d'un individu, qui impacte sa valeur sélective (ou 'fitness', c'est-à-dire sa capacité à se reproduire) indirectement par des effets sur la croissance, la reproduction et la survie (Violle *et al.*, 2007). En fonction de l'environnement ou de l'effet du temps, un trait peut prendre diverses valeurs nommées « attributs ». Les traits des organismes peuvent être utilisés pour étudier l'effet des organismes sur leur environnement ou leur réponse à un changement de leur environnement. La mesure de traits fonctionnels peut être utilisée pour quantifier la niche écologique des espèces, c'est-à-dire le type, la quantité de ressources qu'elle consomme ainsi que la zone spatiale où les ressources sont consommées (Violle and Jiang, 2009). Les traits d'effet définissent les capacités d'une plante à prélever des ressources, donc leur compétitivité (Navas et Violle, 2009), les traits de réponse permettent

par exemple de comprendre comment une plante est affectée par la compétition d'une autre plante, ce qu'on appelle la tolérance (Navas et Violle, 2009 ; Pakeman *et al.*, 2015). L'approche par les traits fonctionnels offre donc un cadre théorique à l'étude des interactions entre espèces, qui peut être utilisé dans des agroécosystèmes (Wood *et al.*, 2015). L'identification des principaux traits responsables de la compétitivité d'une culture sur les adventices est rendue complexe par la diversité des adventices (Gaba *et al.*, 2017), des pratiques culturales et des conditions environnementales (Swanton *et al.*, 2015). Par ailleurs les traits sont définis à l'échelle de la plante individuelle mais la compétition se situe à l'échelle de la population et de la communauté, ce qui peut nécessiter des ajustements par des fonctions d'intégration (Violle *et al.*, 2007). Un des principaux avantages de cette approche est néanmoins qu'elle permet d'évaluer les interactions entre les organismes et leur environnement (et entre organismes) de manière générale et non de manière espèce-spécifique (Garnier and Navas, 2012). Cette approche se base sur l'idée que c'est la diversité des groupes fonctionnels et des traits et non la diversité des espèces en tant que telle qui permet d'expliquer le fonctionnement des écosystèmes (Cadotte *et al.*, 2011). Ce cadre est utilisé par exemple pour la compréhension de la réponse des communautés d'adventices aux gradients environnementaux créés par les systèmes de culture (Gaba *et al.*, 2014) avec des applications pour la gestion écologique des adventices, ou encore pour caractériser la compétitivité d'espèces pour les ressources du sol au moyen de traits racinaires (Moreau *et al.*, 2017).

2.2.2. Traits fonctionnels liés à la compétitivité pour les ressources

Même si l'on a encore globalement peu de connaissances sur les caractéristiques déterminantes des espèces à l'origine des écarts de compétitivité vis-à-vis d'espèces partageant les mêmes ressources, des travaux ont démontré l'effet de divers traits d'une plante ou, par extension, d'un peuplement sur sa capacité à prélever des ressources et à avoir un effet compétitif sur d'autres plantes en interaction (adventices, culture associée). Diverses études ont mis en avant chez des légumineuses à graines et des céréales des traits fonctionnels participant à leur compétitivité vis-à-vis des adventices, c'est-à-dire des traits permettant d'acquérir davantage des ressources (Lemerle *et al.*, 1996 ; Bussan *et al.*, 1997 ; Dingkuhn *et al.*, 1999 ; McDonald, 2003 ; Watson 2006 ; Hansen *et al.*, 2008)

a) Traits associés à l'interception de la lumière

L'architecture aérienne conditionne la capacité d'une plante à capter la lumière. Les traits caractérisant l'architecture aérienne sont :

- la hauteur (Reeves and Brooke, 1977 (céréales) ; Lemerle *et al.*, 1996 (céréales) ; Jannink *et al.*, 2000 (soja); McDonald, 2003 (pois)).
- la surface foliaire (Wall and Townley-Smith, 1996 (pois) Dingkuhn *et al.*, 1999 (riz), Lemerle *et al.*, 1996 (blé))
- l'envergure des plantes (distance maximale horizontale entre des parties aériennes, Cempukdee and Fukai, 1992)

- la répartition de la surface foliaire : orientation des feuilles, structure de la canopée (Seavers and Wright, 1999)
- chez les céréales, le nombre de talles (Dingkuhn *et al.*, 1999, Lemerle *et al.*, 1996)

Les traits impactant la compétitivité aérienne sont mieux connus chez les céréales que chez les légumineuses à graines, où une plus grande diversité d'architectures aériennes rend la généralisation plus difficile.

b) Traits associés à la compétitivité pour les ressources du sol

Les prélèvements de ressources souterraines sont tout d'abord liés aux besoins de la plante, régis par la réserve de la semence dans les stades précoces et par la croissance aérienne, liée à la phénologie (Comas and Eissenstat, 2004). L'architecture racinaire conditionne par ailleurs la capacité d'une plante à prélever les ressources du sol (Rubio *et al.*, 2001 ; Dunbabin *et al.*, 2003; Dunbabin *et al.*, 2004 ; Moreau *et al.*, 2017). Des traits mesurables sur le système racinaire qui caractérisent son architecture et la compétitivité ont été identifiés dans plusieurs travaux :

- la profondeur du système racinaire (McKane *et al.*, 1990 ; Casper and Jackson, 1997)
- la largeur du système racinaire, qui avec la profondeur conditionne le volume exploré,
- La biomasse des racines, qui a un impact pour de jeunes plantes mais n'est pas liée à la compétitivité pour des plantes âgées (Cahill, 2003),
- la densité des racines (Fargione and Tilman, 2006),
- l'homogénéité de la répartition des racines dans le volume exploré (Thorup-Kristensen, 2001)
- la longueur spécifique racinaire (SRL : Specific Root Length : longueur des racines divisée par leur biomasse, qui donne des indications sur l'épaisseur des racines, donc sur leur turnover et la stratégie d'exploration racinaire ; *e.g.* Fort *et al.*, 2015)

En ce qui concerne l'acquisition des ressources souterraines, l'occupation physique « systématique » du sol serait peu efficace pour l'acquisition de nutriments par rapport à une répartition stratégique et des prélèvements effectifs, mais serait plus efficace dans une situation de compétition (Dunbabin, 2007).

2.3. Les associations de cultures ont une acquisition plus complète des ressources disponibles

2.3.1. Prélèvements d'azote

a) Contrastes entre protéagineux et céréales

Les protéagineux ont accès à deux sources d'azote : ils prélèvent l'azote minéral du sol et accèdent à l'azote de l'air via la fixation d'azote atmosphérique, qui est dépendante de la disponibilité en azote minéral. La contribution de la fixation à l'azote présent dans les protéagineux (%Ndfa) est corrélée négativement à la disponibilité de l'azote minéral dans le sol (Voisin *et al.*, 2002) mais la sensibilité de la fixation à l'azote minéral du sol est variable selon les espèces (Dayoub *et al.*, 2017). La fixation est caractérisée par son intensité (%Ndfa, quantité fixée), sa dynamique (précocité de démarrage (Dayoub *et al.*, 2017) et pic d'activité) et sa sensibilité à différents facteurs dont la disponibilité en azote minéral du sol (Voisin *et al.*, 2002 ; Naudin *et al.*, 2011).

Les protéagineux ont une faible compétitivité pour l'azote minéral du sol par rapport aux cultures non fixatrices en général. Cette faible compétitivité est supposée être le fait de leur croissance relativement lente, qui peut être en partie liée au coût énergétique de la fixation (Warembourg, 1983 ; Voisin *et al.*, 2003), de la faible densité de leur système racinaire (Hamblin and Tennant, 1987) et de leurs besoins réduits en azote minéral du sol. Ces besoins réduits sont lors de la phase précoce probablement dus à la quantité élevée d'azote contenue initialement dans les semences (masse élevée de la semence et taux élevé d'azote ; Herdina and Silsbury, 1990 ; Dayoub *et al.*, 2017) puis à leur capacité à acquérir la majorité de l'azote via la fixation symbiotique une fois celle-ci engagée (Herridge *et al.*, 2008).

Les céréales ont en comparaison une croissance végétative aérienne et racinaire précoce rapide et peu de réserves d'azote dans la graine, ce qui peut conduire à une forte demande précoce en azote exogène. Le système racinaire des céréales est fasciculé, dense, avec une forte proportion de racines très fines. Ces caractéristiques contribuent certainement à leur forte compétitivité pour l'azote minéral du sol. Les céréales sont de plus des espèces nitrophiles, c'est-à-dire qu'elles répondent fortement à l'azote minéral du sol par une augmentation de biomasse et de surface foliaire (Moreau *et al.*, 2013).

b) Complémentarité pour l'azote et gains de productivité

Dans les associations graminée-légumineuse on observe que les deux familles ont une acquisition complémentaire des ressources en azote. Du fait de la capacité des légumineuses à prélever l' N_2 de l'air, les plantes des deux familles acquièrent l'azote en grande partie dans un pool différent. Il s'agit d'une complémentarité de niches. De plus la graminée stimule la fixation symbiotique de la légumineuse via la réduction de la disponibilité en azote minéral du sol et la légumineuse peut laisser davantage d'azote disponible pour la céréale par rapport à une céréale en pur, ce qui favorise la satisfaction des besoins azotés de la céréale (*e.g.* Nyfeler *et al.*, 2011). La plus faible dépendance à l'azote du sol des légumineuses (augmentation du taux de fixation) lorsqu'elles sont en compétition avec des plantes non fixatrices d'azote et l'augmentation de la densité des racines des graminées lorsqu'elles sont associées à des légumineuses

relèvent de la séparation de niche : c'est la compétition qui modifie la niche réalisée par rapport à la niche fondamentale de l'espèce, cette plasticité des traits des plantes, qui est une réponse à une situation de compétition, a pour effet d'augmenter encore la complémentarité. Dans les prairies et les associations d'espèces pluriannuelles, la graminée bénéficie en outre d'azote rhizodéposé par les racines de la légumineuse. Il s'agit d'un mécanisme de facilitation : le fait d'être associé à une légumineuse donne accès à la graminée à une plus grande quantité d'azote. Dans les cultures associées annuelles, l'existence de facilitation de la céréale par transfert d'azote depuis le protéagineux dans des quantités suffisantes pour avoir un effet positif sur la croissance de la céréale de façon significative est encore discutée (Jensen, 1996a ; Li *et al.*, 2009 ; Jamont *et al.*, 2013 ; Zang *et al.*, 2015).

2.3.2. Complémentarité pour la lumière et interactions avec l'azote

L'association d'espèces peut permettre de mieux acquérir l'ensemble des radiations solaires arrivant sur une parcelle en avançant le moment de la fermeture du couvert et/ou en retardant sa réouverture (Keating and Carberry, 1993). Ces effets peuvent être permis par une augmentation de la densité de plantes (en association additive), une augmentation de l'homogénéité de la couverture (Weiner *et al.*, 2001), l'intégration d'une espèce avec une plus forte capacité de couverture précoce ou tardive (Seavers and Wright, 1999), ou encore par la combinaison d'espèces ayant une surface foliaire répartie dans l'espace de manière complémentaire (répartition verticale ou horizontale ou encore orientation des feuilles ; Tsubo *et al.*, 2001, Kanton and Dennett, 2008). De manière générale, les céréales ont un port érigé avec une forte proportion de la surface foliaire positionnée de manière verticale. Les protéagineux ont des feuilles principalement planophiles. Dans une association protéagineux-céréale, la compétition interspécifique pour la lumière peut être inférieure à la compétition intraspécifique, permettant à chaque espèce d'acquérir plus de lumière qu'elle ne le ferait en culture pure, ce qui peut être une des sources des gains de productivité observés en association. La quantité de lumière disponible pour les adventices peut être réduite par rapport à la moyenne des cultures pures (Abraham and Singh, 1984).

Les compétitions racinaires et aériennes interagissent et impactent la croissance. La capacité à capter la lumière pour produire des molécules carbonées a un effet sur la croissance racinaire et donc sur la compétitivité souterraine. De même, le statut azoté détermine la capacité à produire de la surface foliaire dans les différents étages du couvert. Les protéagineux sont peu dépendants de l'azote minéral du sol pour leur croissance alors que les céréales sont nitrophiles. De plus fortes proportions de protéagineux dans la biomasse végétative, dans la surface foliaire et donc dans le rendement en grain peuvent donc être obtenus dans des conditions de faible disponibilité en azote minéral du sol que lorsque la céréale bénéficie de conditions non limitantes en azote (Liebman, 1989; Midmore, 1993).

2.3.3. Rôle central de l'azote pour les gains de contrôle des adventices des associations par rapport aux protéagineux purs

Un protéagineux cultivé en pur repose beaucoup sur l'azote de l'air et a de faibles besoins en azote minéral du sol, donc une faible compétitivité pour l'azote minéral du sol, particulièrement en début de cycle, ce qui laisse la possibilité aux adventices de le prélever et de croître. Ceci expliquerait au moins en partie la plus faible compétitivité des légumineuses sur les adventices par rapport aux plantes non fixatrices d'azote. Une céréale cultivée en association avec un protéagineux repose sur l'azote minéral du sol et a une compétitivité importante pour cette ressource, assez tôt dans son cycle, ce qui laisserait moins d'azote disponible pour la croissance des adventices (Jensen, 1996b, Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2001a, Corre-Hellou *et al.*, 2011).

Dans les associations à cycle long, c'est-à-dire les cultures associées semées à l'automne pour être récoltées l'été, la dynamique des interactions entre composantes est mal connue. De plus, bien que de nombreux travaux reconnaissent son importance, la phase précoce est globalement peu étudiée dans les associations. Enfin, la compréhension de la dynamique des interactions nécessite une étude des traits des espèces leur permettant d'acquérir les ressources de façon complémentaire et de leur évolution dans le temps.

*La plupart des études liant les traits fonctionnels à la capacité de contrôle des adventices et aux interactions dans les cultures associées ont exploré uniquement les traits aériens. Les traits racinaires sont en effet beaucoup plus difficiles d'accès et leur mesure nécessite la mise en place d'une méthodologie contraignante ou coûteuse (e.g. Jeudy *et al.*, 2016). Chez les légumineuses à graines, dans plusieurs travaux, les traits aériens n'expliquent cependant qu'une faible part de la compétitivité sur les adventices (Bussan *et al.*, 1997 chez le soja ; McDonald, 2003 et Jacob *et al.*, 2016 chez le pois). De plus, si la phase précoce est souvent citée comme primordiale dans l'établissement des interactions, les traits sont presque toujours mesurés bien plus tard dans le cycle des cultures. Dans les cultures associées, c'est la complémentarité des traits des deux cultures, à considérer comme un ensemble, qui influence les interactions entre ces cultures et leur effet sur les adventices.*

3. Associer le lupin pourrait permettre de mieux utiliser ses atouts

3.1. Le lupin, une culture à développer pour améliorer l'autonomie protéique

Trois espèces du genre *Lupinus* (les lupins) sont cultivées en France pour produire des grains riches en protéines : le lupin blanc (*Lupinus albus* L.), le lupin à feuilles étroites (*Lupinus angustifolius* L., « lupin bleu ») et dans une moindre mesure le lupin jaune (*Lupinus luteus* L. ; Figure 0.4).



Figure 0.4: Photographie d'un individu de chacune des trois espèces de lupins cultivés en France. Plantes individuelles cultivées en serre froide, photographiées à pleine floraison de l'inflorescence principale. De gauche à droite : lupin bleu ou lupin à feuilles étroites (*L. angustifolius*), lupin blanc (*L. albus*) et lupin jaune (*L. luteus*)

Les lupins ont une productivité moyenne plus faible que celle des deux protéagineux les plus cultivés en Europe, le pois et la féverole (Table 0.1), mais il s'agit de cultures à potentiel pour l'autonomie en protéines car leurs grains sont plus riches en protéines que ceux du pois et de la féverole. Les grains des lupins présentent également des propriétés qui font qu'ils sont utilisées dans des produits cosmétiques ou encore sous forme d'extraits protéiques dans les industries alimentaires. Ils disposent également d'atouts qui commencent à être exploités pour faire du lupin une alternative au soja dans la fabrication de produits transformés riches en protéines d'origine végétale (Lucas *et al.*, 2015). Les lupins montrent comme la féverole un plus fort taux de fixation que d'autres légumineuses à graines telles que le pois et le soja (Herridge *et al.*, 2008), et pourraient permettre une contribution plus forte à l'enrichissement du pool d'azote du sol que ces derniers. Par rapport au pois et à la féverole, les lupins sont moins répandus. En France, depuis le début des années 2000, la collecte moyenne de grains est de 5000 T/an. Elle a fluctué de manière importante et a été multipliée par 5 entre 2012 et 2015 (données France Agrimer). 16 300 tonnes de lupin ont

été produites en France en 2016, dont 10 000 collectées (Terres Univia, 2016). Le lupin était cultivé en France sur 7900 ha en 2016, soit 2,7% des 293 700 ha de protéagineux. Plus de la moitié des surfaces nationales sont localisées en Poitou-Charentes, suivi des Pays-de-Loire et de la Bretagne où le lupin trouve également un contexte pédoclimatique adapté à ses besoins (climat océanique, absence de calcaire actif dans le sol). Le lupin blanc (*Lupinus albus* L.) est de loin l'espèce du genre *Lupinus* la plus cultivée en France du fait de son potentiel de rendement plus élevé. Le lupin bleu est privilégié par certains producteurs car il est moins sensible à la principale maladie fongique affectant les lupins, l'anthracnose, et car il valorise mieux les sols pauvres, acides et très légers (Walker *et al.*, 2011). Le lupin jaune n'est cultivé que de manière anecdotique à cause de son faible potentiel de rendement. Le groupe coopératif Terrena a mis en place dans l'Ouest de la France une filière qui intègre la sélection variétale, la culture sous contrat, la collecte, le stockage ainsi que la transformation en ingrédients à haute valeur ajoutée pour les industries alimentaires et la cosmétique, avec débouchés à haute valeur ajoutée.

Les lupins sont les protéagineux les moins étudiés récemment par la recherche agronomique en France du fait de l'arrêt des activités de sélection l'INRA sur cette culture dans les années 1990 dans le cadre de la spécialisation sur des espèces modèles, dont le pois pour les protéagineux. L'étude de la culture du lupin se place donc dans une volonté globale de relancer les recherches sur des cultures « mineures » pour limiter la dépendance à un nombre restreint de cultures et augmenter les possibilités de diversification des systèmes de culture via des cultures qui ont à la fois des potentialités de forte valeur ajoutée dans des filières spécifiques et des services écosystémiques majeurs à fournir dans les systèmes de culture.

3.1.1. Bref historique de la sélection - spécificités par rapport aux autres protéagineux

Le lupin blanc est originaire du pourtour de la Méditerranée (Huyghe, 1997). L'architecture de la plante est en étages à floraison séquentielle, ce qui permet une compensation entre étages en cas de mauvaise fertilité par exemple liée à un stress hydrique, mais induit également une compétition entre étages pour le remplissage des grains par exemple. La sélection pour la tolérance au gel et de plus forts besoins en vernalisation ont permis la création de variétés de type hiver qui ont amélioré le potentiel de rendement (Julier *et al.*, 1993a). Les variétés d'hiver sont adaptées à un semis fin septembre ou début octobre pour une récolte fin juillet ou en août, et les types printemps se sèment fin février pour une récolte fin août ou début septembre. Les périodes de culture sont plus longues d'un ou deux mois que celles du pois et de la féverole, que ce soit en type hiver ou printemps, avec un semis plus précoce en type hiver et une récolte plus tardive en type printemps. Le type hiver n'est disponible que chez le lupin blanc.

Les variétés cultivées en France sont naines et déterminées. Les types sauvages ont principalement une croissance indéterminée. La sélection de type déterminés, pour lesquels tous les bourgeons deviennent floraux à un moment donné du cycle, a réduit le nombre d'étages, augmenté l'indice de récolte et amélioré la stabilité du rendement (Julier and Huyghe, 1993, Julier *et al.*, 1993a). La date de maturité a de plus été avancée (Milford *et al.*, 1993). La sélection de variétés plus courtes a également permis d'améliorer l'indice de récolte et de limiter les risques de verse (Harzic *et al.*, 1995).

Le besoin de maintenir un faible taux d'alcaloïdes (« grains doux ») est une contrainte pour la sélection car il empêche en partie l'utilisation plus large du pool génétique (Lucas *et al.*, 2015). Il y a peu d'activité de sélection sur le lupin par rapport au pois et à la féverole. En France, Jouffray-Drillaud SA, à travers le GIE Prolupin, sélectionne des variétés de lupin blanc d'hiver et de printemps. Treize variétés de lupin blanc sont inscrites dans la base variétés du GNIS dont 9 obtentions françaises, 5 sont des lupins d'hiver (il y a 10 variétés de lupin à feuilles étroites (non françaises), GNIS, 2017). Les ressources génétiques des variétés paysannes de lupin blanc présentent pourtant un fort potentiel pour sélectionner de manière ciblée pour des conditions agro-climatiques (Annicchiarico *et al.*, 2010). Cependant l'introduction de ce matériel génétique dans les programmes de sélection est difficile du fait du besoin de conserver un faible taux d'alcaloïdes dans les grains et pour les variété de type hiver, des besoins en vernalisation (voir Berger *et al.*, 2012 pour une synthèse de ces limites chez le lupin à feuilles étroites). La création de diversité par mutagenèse est une voie possible, elle a été utilisée chez le lupin à feuilles étroites (Rudloff *et al.*, 2008). Récemment, une variété de lupin blanc de printemps tolérant à l'antracnose a été obtenue en Allemagne (Jacob *et al.*, 2015), ce qui pourrait accroître la diffusion de la culture en Europe Centrale.

3.1.2. Variabilité du rendement

Une étude récente met en évidence que le lupin est la culture dont le rendement est le plus variable d'année en année en Europe, par rapport à dix cultures majeures. Les anomalies de rendement, définies comme les écarts à la tendance pluriannuelle du rendement, ont été les plus élevées chez le lupin parmi les 10 cultures majeures en Europe de l'Ouest, de l'Est et du Nord entre 1961 et 2013 (Table 0.1, Cernay *et al.*, 2015). En Europe de l'Ouest, la variabilité interannuelle du lupin est plus de 2 fois plus importante que celle de la majorité des cultures. Le caractère indéterminé de la croissance de certaines variétés de lupins utilisées dans cette étude pourrait être en partie responsable de cette forte variabilité (Huyghe, 1997). Cependant la forte sensibilité de la productivité des types déterminés actuellement cultivés est elle-aussi régulièrement citée comme une difficulté pour développer la culture du lupin. Il n'existe à notre connaissance pas d'étude portant sur la quantification des performances du lupin blanc d'hiver et de printemps selon un zonage pédoclimatique en Europe.

3.1.3. Faible compétitivité vis-à-vis des adventices

Les lupins sont de faibles compétiteurs vis-à-vis des autres espèces avec lesquelles ils partagent les ressources. Le lupin blanc inséré dans un système en tant que couvert intermédiaire produit un faible effet compétitif sur les adventices par rapport à d'autres espèces utilisées en couvert (Kruidhof *et al.*, 2008). Dans les conditions de l'Ouest de la France en cultures de printemps, un réseau d'essai en agriculture biologique a montré que le lupin est le protéagineux le moins performant vis-à-vis des adventices (Dibet, 2002 ; Corre-Hellou, 2012). Cette faible compétitivité implique qu'un des obstacles majeurs à la culture du lupin est la lutte contre les adventices (Putnam *et al.*, 1992b ; Böhm and Aulrich, 2011).

3.2. L'association lupin blanc d'hiver-céréale : état des lieux

La culture associée du lupin s'est faite jusque maintenant principalement avec des céréales, qui présentent une diversité de phénologies et offrent donc des candidats dont la durée de cycle de culture est compatible avec celle du lupin pour le semis simultané et la récolte simultanée des deux espèces. En France, l'association lupin blanc d'hiver-triticales a déjà été développée et cultivée à petite échelle à l'initiative notamment du groupe coopératif Terrena, qui prend en charge le tri. De réelles perspectives de développement existent. L'objectif principal est la production de lupin, le triticales apportant une sécurisation en cas de mauvais développement du lupin, en augmentant la productivité globale. Le triticales est apprécié pour sa capacité à contrôler les adventices et sa rusticité : il produit un rendement en grains complémentaire de celui du lupin dans une situation pourtant non optimale pour une céréale (Pelzer *et al.*, 2014). Les associations à base de lupin blanc sont mises en place selon un dispositif additif : les densités de semis sont de 100 % (lupin) et 30 % (céréale). Ce dispositif est issu des essais réalisés notamment par la coopérative Terrena. Les résultats sont assez satisfaisants mais laissent entrevoir des marges de progression. Les intérêts cités sont un rendement du lupin plus stable, une récolte facilitée liée à l'augmentation de la hauteur du lupin quand il est associé (Carruthers *et al.*, 2000 : cet effet serait important pour les variétés très courtes, qui ne sont plus cultivées aujourd'hui), une sécurité financière par la récolte de triticales en complément ou en compensation d'un échec du lupin et un effet de contrôle des adventices. Les questions des acteurs du développement portent beaucoup sur les critères de choix des espèces et variétés de céréales et des variétés de lupin à utiliser pour optimiser l'association.

Les associations à base de lupin ont été très peu étudiées par la recherche académique alors que les effets de l'association avec une plante non fixatrice d'azote pourraient être d'autant plus intéressants pour cette espèce difficile à conduire en culture pure notamment dans des systèmes à faibles niveaux d'intrants. Pour les mêmes raisons que celles qui causent sa faible compétitivité vis-à-vis des adventices, le lupin est un faible compétiteur en association avec une autre culture (Carruthers *et al.*, 1998 ; Carruthers *et al.*, 2000 ; Knudsen *et al.*, 2004 ; Bramm *et al.*, 2006 ; Böhm *et al.*, 2008). Certaines études sur le lupin en culture associée ont montré que son métabolisme particulier pour l'acquisition de phosphore, qui fait appel à une libération d'acides organiques et libère du phosphore jusque-là non assimilable par les plantes, lui permet de faciliter l'acquisition de phosphore pour une espèce voisine (Gardner and Boundy, 1983 ; Cu *et al.*, 2005).

Les légumineuses sont souvent étudiées pour les services qu'elles apportent aux espèces suivantes ou compagnes. Peu de travaux se sont intéressés à une céréale (ou autre espèce non légumineuse) comme plante fournisseuse de services pour une légumineuse associée : faciliter la production de celle-ci via notamment la réduction du salissement. Le plus souvent, l'objectif est de favoriser les complémentarités entre espèces pour les ressources pour obtenir des gains de rendements par rapport à la culture pure. L'association peut être aussi vue en premier lieu comme un moyen de contourner des facteurs limitants fréquemment rencontrés en culture pure et réduire ainsi la variabilité de la production. L'association du lupin avec une céréale combine les deux voies et a donc un double objectif : (i) bénéficier d'un complément de récolte par la céréale tout en

sécurisant la productivité globale et (ii) agir contre le salissement des parcelles et maintenir une productivité en cas de forte pression des adventices. L'étude d'une association mise en place avec ce double objectif est une originalité de la thèse.

Problématique

Les légumineuses à graines ont un rôle majeur à jouer pour réduire la dépendance au soja importé des bassins d'élevage. Leur insertion dans les systèmes de culture est toutefois limitée par leur faible compétitivité vis-à-vis des adventices et la forte variabilité de leur rendement. L'association d'une légumineuse à une céréale est une voie envisagée pour contourner ces freins. De façon originale par rapport à d'autres associations, la légumineuse serait dans ce cadre la culture principale et la céréale la plante de service qui pourrait être néanmoins récoltée pour apporter un rendement complémentaire et sécuriser la production issue de la parcelle.

Plusieurs travaux ont mis en avant la faible compétitivité des protéagineux vis-à-vis des adventices mais peu de travaux ont exploré quels traits fonctionnels en étaient à l'origine. Les légumineuses sont surtout étudiées pour leur capacité à fixer l'azote atmosphérique et les services associés (économie d'engrais azoté). Toutefois les stratégies d'acquisition d'azote particulières des légumineuses (faible capture d'azote minéral du sol, fortes réserves de la semence...) mériteraient d'être également analysées dans la perspective d'une meilleure compréhension de ce qui détermine la compétitivité vis-à-vis des adventices. Plusieurs études ont démontré l'intérêt de l'association d'une légumineuse avec une céréale pour améliorer le contrôle des adventices. La synthèse de ces travaux met en évidence que les effets varient notamment en fonction du niveau de la pression des adventices, des espèces associées et de leur capacité de croissance. L'association légumineuse-céréale permettrait d'accroître l'utilisation des ressources par rapport à la légumineuse pure. Toutefois, peu de travaux ont caractérisé les traits des deux espèces associées en lien avec l'acquisition des ressources et les conséquences pour différentes combinaisons d'espèces sur le contrôle des adventices et la productivité de l'association. Dans une association, les interactions entre espèces évoluent au cours du cycle ; les espèces peuvent être complémentaires pour l'acquisition des ressources dans le temps et dans l'espace. Dans les cultures associées, c'est donc la complémentarité des traits des deux cultures (complémentarité des niveaux de traits et complémentarité temporelle), à considérer comme un ensemble, et tout au long du cycle, qui influencerait les interactions entre ces cultures et leur effet sur les adventices et la productivité.

La problématique explorée dans cette thèse est commune aux trois protéagineux cultivés en France (pois, féverole et lupin) et nous nous proposons d'y répondre en étudiant le lupin blanc d'hiver, qui présente un fort intérêt car il produit les grains les plus riches en protéines (teneur en protéines proche de celle du soja), mais pour laquelle les verrous techniques à la production sont peut-être les plus importants. Le lupin est connu pour avoir une très faible compétitivité vis-à-vis des adventices et une forte variabilité de rendement. Ainsi, et du fait de son cycle long notamment, ce serait le protéagineux pour lequel la culture en association avec une céréale présenterait le plus fort intérêt.

Ce travail vise à répondre à trois questions de recherche pour lesquelles ont été formulées plusieurs hypothèses. Les questions de recherche et leurs interrelations sont schématisées sur la Figure 0.5.

- i. **Quels sont les traits explicatifs de la faible compétitivité du lupin pur vis-à-vis des adventices et dans quelle mesure l'intégration d'une céréale permet-elle d'accroître la compétitivité vis-à-vis des adventices et de sécuriser le rendement en grains et la production de protéines par rapport au lupin pur ?**

Hypothèse A. Le lupin pur est un faible compétiteur du fait de ses faibles prélèvements d'azote minéral du sol et de sa faible couverture du sol durant la majeure partie du cycle de culture. Associer au lupin blanc d'hiver une plante non fixatrice d'azote permettrait d'accroître l'utilisation des ressources et apporterait à la fois des gains de compétitivité vis-à-vis des adventices et de productivité par rapport au lupin pur.

Les gains de contrôle des adventices permis par l'association seraient liés à la combinaison des traits contrastés du lupin et de la céréale permettant d'accroître l'acquisition des ressources dans le temps et dans l'espace par rapport au lupin pur. Dans une culture pure, la variance des traits d'interactions est limitée. L'intégration d'une deuxième espèce permet d'augmenter la variance de chaque trait. C'est l'utilisation pour la production de grains de céréales de ressources laissées libres par le lupin qui permettrait d'améliorer la productivité par rapport au lupin pur. La compensation des pertes de rendement du lupin, en cas de conditions défavorables à sa production, par la productivité de la céréale, permettrait de plus de diminuer la variabilité de la productivité. L'intégration d'une céréale dans une culture de lupin permettrait d'améliorer le contrôle des adventices, la productivité globale et sa stabilité tout en maintenant, sous certaines conditions, la productivité du lupin. Les données présentées dans la synthèse bibliographique suggèrent que le rendement du lupin sera très probablement réduit avec l'addition d'une céréale même à faible densité mais l'impact pourrait varier en fonction du niveau de compétition pour les ressources et de la plasticité de la légumineuse lors de l'élaboration du rendement (compensations entre composantes de rendement).

La ressource en azote jouerait un rôle central dans les interactions entre lupin blanc d'hiver, plante associée et adventices et donc dans l'établissement des gains de performances par rapport au lupin pur. Le paragraphe 2.3.1 propose des explications à la faible compétitivité des protéagineux pour l'azote du sol. Les caractéristiques propres au lupin blanc d'hiver laissent penser qu'il présente des valeurs extrêmes au sein des protéagineux pour les traits contribuant à la faible compétitivité aérienne et souterraine. Notamment, la capture d'azote minéral du sol par le lupin serait faible, le démarrage de la croissance aérienne du lupin et racinaire serait lent par rapport à la majorité des cultures et l'installation du couvert serait longue.

Les céréales présentent en revanche une croissance précoce rapide et une forte compétitivité pour l'azote minéral du sol. Les prélèvements d'azote de la plante associée au lupin seraient primordiaux dans l'explication de la meilleure compétitivité des associations vis-à-vis des adventices en comparaison au lupin pur.

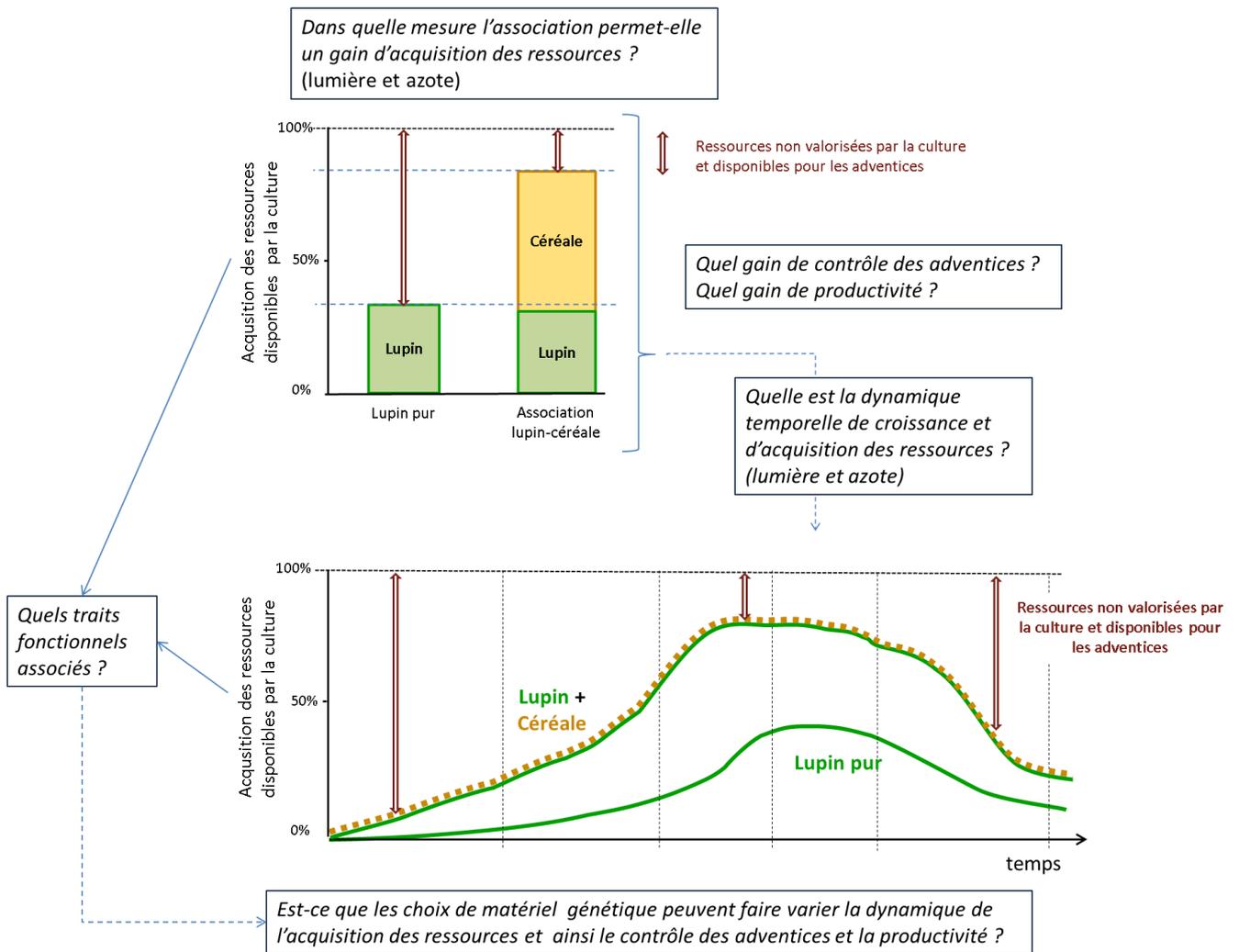


Figure 0.5: Schéma des questions de recherche et leurs interrelations

- ii. **Quelle est la dynamique des interactions entre le lupin, la céréale, et les adventices tout au long du cycle, pour l'azote et pour la lumière ? Quels sont les contrastes entre lupins et céréales pour les traits qui déterminent la capture d'azote en début de cycle ?**

Hypothèse B. Dans un cycle long comme celui du lupin blanc d'hiver, les interactions entre le lupin, la céréale et les adventices varient au cours du temps. La compréhension des mécanismes en jeu à chaque période est essentielle pour expliquer les performances.

Le cycle de culture du lupin blanc d'hiver se déroule sur 10 à 11 mois, avec une implantation précoce fin septembre ou début octobre et une récolte entre mi-juillet et fin août. La précocité du semis (fin septembre ou début octobre) permet la levée d'adventices en début de cycle suite à la perturbation du sol, alors que les conditions de température sont encore très favorables à leur croissance. La récolte tardive (en juillet ou en août) permet une longue période sans perturbation propice à la grenaison des adventices développées dans la culture de lupin. Les cultures d'hiver sont le plus souvent soumises à de plus fortes pressions des adventices (Milberg *et al.*, 2000), probablement car ces cultures leur offrent une plus longue période sans perturbation mécanique et plus de temps pour leur développement. Les protéagineux d'hiver ont de plus généralement une installation plus lente que les protéagineux de printemps (Vocanson and Jeuffroy, 2008). Ces éléments permettent de faire l'hypothèse que le levier de la compétitivité de la culture revêt une importance encore plus grande pour les cultures d'hiver. Les cultures associées à cycle aussi long que celui du lupin blanc d'hiver sont peu documentées. Compte tenu de la longueur du cycle de culture du lupin blanc d'hiver, il est probable que plusieurs phénomènes entrent en jeu pour déterminer l'effet global des associations sur les adventices. Les interactions évoluent au cours du cycle, avec une évolution des rapports de compétition entre espèces en fonction de leurs besoins et de leur capacité à accéder aux ressources. En étudiant les associations à base de lupin d'hiver, on étudierait une dynamique probablement plus complexe que dans les associations de printemps. L'étude de la dynamique des interactions sur un cycle plus long que les associations précédemment étudiées constitue une originalité de la thèse. Des hypothèses ont été formulées à partir des connaissances acquises sur les associations protéagineux-céréale de printemps et des caractéristiques du lupin blanc d'hiver (Figure 0.6, Hypothèses B.1. et B.2.).

B.1. La phase précoce conditionne la dynamique, la nature et l'intensité des premières interactions et est donc déterminante pour l'établissement des rapports de dominance. Durant la phase précoce, le lupin et les céréales se différencient principalement sur la stratégie d'acquisition de l'azote.

Comme présenté en 2.1.3, un avantage initial peut avoir un impact fort sur la compétition entre espèces. Le PMG (poids de mille grains) et le taux d'azote de la graine de lupin sont élevés (par rapport à des céréales et même au sein des protéagineux), ce qui accentue *a priori* la faible demande précoce en azote exogène. Le lupin repose au début de cycle essentiellement sur les réserves en azote de la graine, avant de commencer à prélever de l'azote dans le sol. Les nodosités se mettent en place progressivement et leur

activité fixatrice d'azote atmosphérique atteint son maximum pendant la floraison. Si le démarrage de la fixation commence plus tard que l'épuisement des ressources en azote de la graine, le lupin repose alors entièrement sur l'azote du sol. Cependant l'appareil fixateur et son activité peuvent commencer à se mettre en place assez tôt dans le cycle, potentiellement avant la fin de l'utilisation des réserves de la semence (ce comportement est possible au vu des résultats chez d'autres légumineuses (Dayoub *et al.*, 2017) mais diffère entre espèces et n'a pas encore été étudié chez le lupin, à notre connaissance). En début de cycle, la céréale prélèverait de l'azote dès la percée du coléoptile par la première feuille (Dürr and Mary, 1998), de faibles quantités avant la reprise de végétation en sortie d'hiver mais tout de même davantage que le lupin. Ainsi, dans l'association les gains de capture d'azote du sol grâce à l'addition de la céréale apparaîtraient tôt dans le cycle et perdureraient. Dans les cultures pures de lupin, la couverture du sol est très faible durant une longue période (Kruidhof *et al.*, 2008, Strydhorst *et al.*, 2008a). Ceci serait en partie le fait de la faible densité de semis du lupin par rapport aux autres protéagineux : 25 à 30 grains.m², densité jugée optimale du fait de la saturation rapide du rendement (Julier *et al.*, 1993b ; Milford *et al.*, 1999). L'effet de la faible densité est décuplé par les larges inter-rangs souvent pratiqués pour limiter l'incidence de maladies fongiques et/ou permettre un binage. En complément de l'effet de la compétitivité pour l'azote qui se mettrait en place assez rapidement, la céréale contribuerait assez fortement à l'augmentation de la compétitivité pour la lumière via la couverture du sol dès l'entrée d'hiver. Ainsi la fermeture du couvert serait plus précoce en association.

Image: Waller et al. 2011

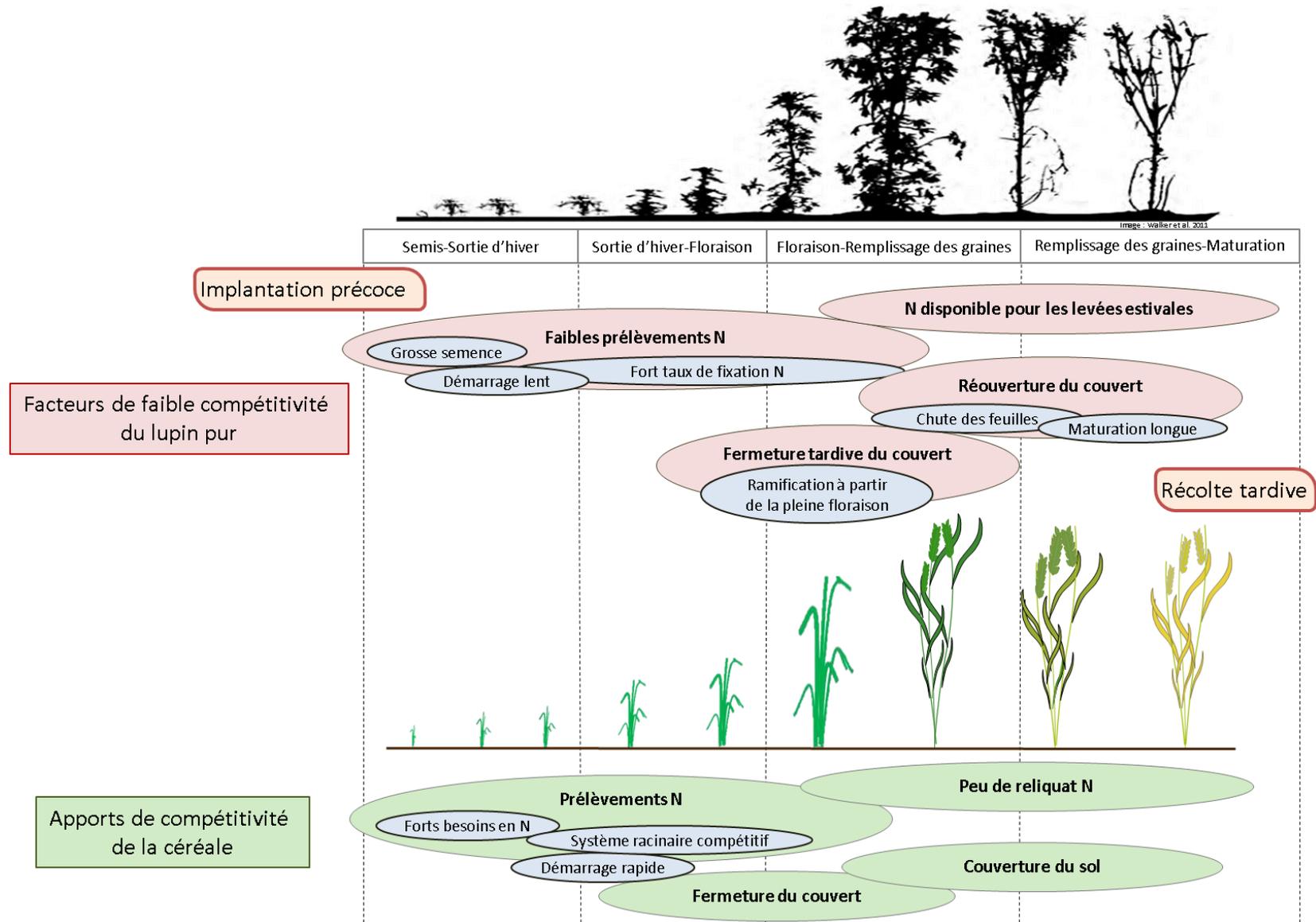


Figure 0.6 : Cycle du lupin blanc d'hiver et d'une céréale, hypothèses sur les causes de la faible compétitivité du lupin pur vis-à-vis des adventices et apports potentiels de compétitivité de la céréale.

B.2. Les interactions évoluent à partir de la montaison, la compétition pour la lumière devenant un facteur important dans le fonctionnement du couvert plurispécifique, tout en étant très liée aux interactions pour l'azote.

Jusqu'à la floraison, la biomasse et la hauteur du lupin restent *a priori* faibles. Un couvert de lupin pur se ferme tardivement, les plantes de lupin n'augmentant significativement leur envergure qu'à partir de la ramification au moment de la pleine floraison, c'est à dire fin avril. La chute des feuilles du lupin peut intervenir tôt dans la maturation, entraînant une réouverture du couvert. La culture de lupin, du fait de sa capacité à fixer une grande partie de l'azote dont il a besoin (jusque 97% ; Herridge *et al.*, 2008), prélèverait peu d'azote minéral du sol même lors de la période où sa croissance est la plus rapide et ne prélèverait quasiment plus d'azote minéral du sol à partir de la phase de maturation des grains. L'azote minéral du sol qui n'a pas été prélevé et l'azote organique du sol qui est minéralisé au début de l'été seraient alors à disposition des adventices. Le lupin n'aurait donc *a priori* une bonne compétitivité sur les adventices qu'au moment de la floraison et au début de développement des grains, quand les rangs sont bien fermés et le couvert dense. Vu la faible compétitivité du lupin avant floraison, il est possible qu'au moment de la floraison certaines adventices soient à la même hauteur que le lupin et qu'elles aient un accès à la lumière même si le couvert est fermé.

Dans une association lupin-céréale, le reliquat azoté serait plus faible en fin de cycle en comparaison de celui observé dans un lupin pur car la céréale prélève une quantité élevée d'azote jusqu'à sa floraison. La céréale apporterait un surplus de couverture du sol jusqu'à la récolte.

- iii. **Est-ce que les choix de matériel génétique au sein du lupin et au sein des céréales influencent la dynamique des interactions et donc le contrôle des adventices et la productivité via des différences pour les traits impliqués dans la compétitivité pour les ressources et dans la préservation du rendement du lupin en situation d'association avec une céréale ?**

Hypothèse C. Bien que les lupins semblent connus pour être peu compétitifs pour l'azote du sol, il pourrait exister au sein des lupins des différences pour les traits liés à la croissance précoce et à l'acquisition d'azote.

Il existe une large gamme de diversité entre espèces pour les traits racinaires au sein des légumineuses (Hamblin and Hamblin, 1985; Dayoub *et al.*, 2017). La variabilité des traits racinaires est également démontrée au sein de certaines espèces de légumineuses à graines (pois : Wall *et al.*, 1991; McDonald, 2003 ; McPhee, 2005; Jacob *et al.*, 2016 ; soja : Bussan *et al.*, 1997). Des différences de morphologie racinaire sont documentées entre espèces de lupins (Clements *et al.*, 1993). Au sein du lupin à feuilles étroites, des études portant sur une base génétique large incluant des types sauvages ont montré que la variabilité des traits racinaires est importante (Clements and Cowling, 1994 ; Chen *et al.*, 2011 ; Chen *et al.*, 2012). Au sein du pool de lupin blanc utilisé dans la sélection en France, le PMG varie de 200 à 350 g.

Ainsi, on s'attend *a priori* à ce qu'il existe une variabilité pour les traits racinaires et d'acquisition d'azote entre espèces de lupin, mais aussi entre génotypes au sein du lupin blanc.

Hypothèse D. Les choix d'espèces ou variétés dans la diversité des traits existant au sein du lupin et au sein des céréales influenceraient les performances des associations. La conception des associations en jouant sur les complémentarités entre traits chez les deux espèces cultivées permettrait d'optimiser les performances de l'association et/ou de les adapter aux conditions pédoclimatiques et aux objectifs des associations.

Au sein du pool de lupin blanc utilisé dans la sélection en France, il existe pour l'architecture aérienne une diversité qualitative (indéterminé/déterminé, nain/non nain) et quantitative (phénologie, précocité de fermeture du couvert, hauteur, surface foliaire, nombre et longueur des ramifications ; Jaingueneau, 2015; N. Carton, résultats d'une expérimentation non décrite ici). Elle pourrait avoir un rôle important sur la compétitivité vis-à-vis des adventices et sur les rapports de dominance dans l'association et donc sur le maintien du rendement du lupin en situation de compétition avec une céréale. Les variétés de lupin blanc d'hiver disponibles sur le terrain sont en revanche peu nombreuses et issues de la même base génétique et ne présentent pas de très fort contraste pour l'architecture aérienne. Il existe toutefois des écarts de hauteur et de longueur des ramifications entre les variétés cultivées (Figure 0.7). Les différentes variétés et génotypes en sélection n'ont cependant pas été étudiés pour leurs différences en termes de stratégies d'acquisition des trois sources d'azote (azote de la semence, azote minéral du sol et azote atmosphérique).

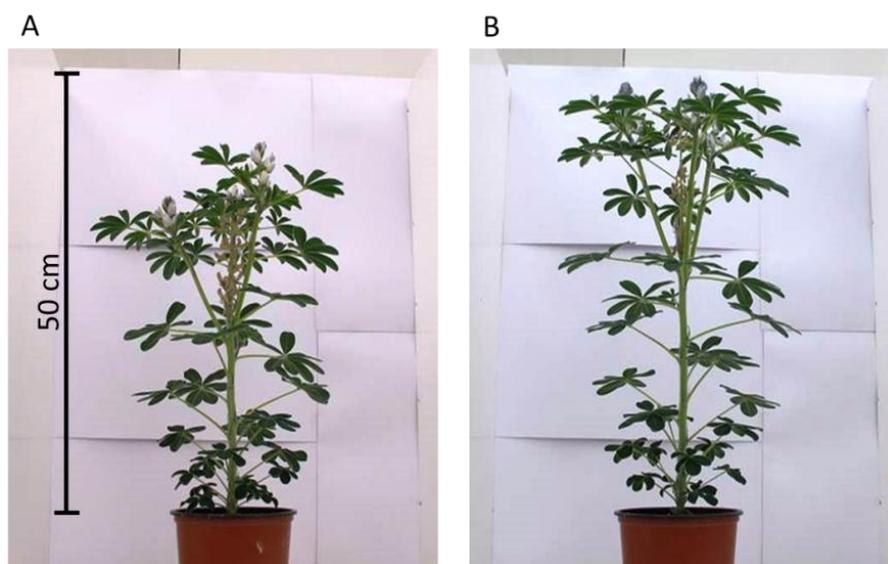


Figure 0.7: Photographies d'individus des variétés Clovis (A) et Magnus (B) cultivés serre froide, au début du remplissage des grains sur l'inflorescence principale.

Chez les céréales, il existe une diversité importante pour la phénologie et pour les traits décrits comme impactant la compétitivité pour les ressources (Satorre and Snaydon, 1992 ; Dingkuhn *et al.*, 1999 ; Seavers and Wright, 1999 ; Kaut *et al.*, 2008; Andrew *et al.*, 2015). Le grand nombre d'espèces et de variétés de céréales donne donc un large panel pour choisir selon des traits d'intérêt ciblés pour l'effet sur les adventices et l'aptitude à se comporter de façon à préserver le lupin dans l'association. Parmi les espèces de céréales présentant des variétés dont les dates de semis et de récolte sont compatibles avec celles du lupin blanc d'hiver, la compétitivité sur les adventices est souvent estimée dans l'ordre décroissant suivant : seigle ~ avoine > triticale > blé (Mason and Spaner, 2006 ; Bertholdsson, 2011 ; Worthington and Reberg-Horton, 2013). Il existe cependant une diversité importante pour la compétitivité au sein des espèces et notamment au sein du blé (Siddique *et al.*, 1989 ; Lemerle *et al.*, 1996; Lemerle *et al.*, 2001b ; Hoad *et al.*, 2008 ; Ruisi *et al.*, 2015). De même que chez les légumineuses, les traits racinaires et la capacité à prélever les ressources souterraines ont fait l'objet d'un nombre d'études beaucoup plus faible que les traits aériens (Mason and Spaner, 2006 ; Andrew *et al.*, 2015 ; Ruisi *et al.*, 2015).

La question de l'impact de choix au sein de la diversité de matériel génétique dans chaque composante des associations est peu documentée, il existe cependant quelques travaux sur cette thématique. Par exemple, dans les associations luzerne-féтуque, les génotypes de luzerne ayant les plus fortes biomasses en pur ne sont pas les mêmes en association (Maamouri *et al.*, 2017), et le choix du génotype de luzerne conditionne la morphologie, la biomasse, et l'absorption d'azote de la luzerne et de la féтуque (Maamouri *et al.*, 2015). Dans les associations orge-pois également, les choix variétaux et notamment le type de variété de pois, principalement les caractères déterminé ou indéterminé, feuillu ou afile, résistance à la photopériode, ainsi que la hauteur influencent les performances du pois mais aussi les performances globales de l'association. Les variétés de pois ayant les meilleures performances en pur ne sont pas forcément les plus adaptées à l'association (Hauggaard-Nielsen and Jensen, 2001). En jouant sur la complémentarité des traits entre lupin et céréales, il serait possible d'atténuer la compétition de la céréale sur le lupin, notamment dans les périodes clés où s'élabore le rendement du lupin. Revisiter la diversité existante au sein du lupin blanc d'hiver dans l'optique de la culture en association permettrait de sélectionner des variétés plus compétitives vis-à-vis des adventices ou plus adaptées à la culture en association avec une céréale. Le choix de l'espèce et de la variété de la légumineuse à graines mais aussi de façon complémentaire celui de la céréale, en tenant compte des traits fonctionnels liés à la compétitivité vis-à-vis des adventices et entre espèces de l'association constituerait un levier pertinent pour atteindre les services attendus de ces associations. Il serait utile de formuler des critères de choix des espèces et variétés de céréales et des variétés de protéagineux à utiliser pour optimiser les associations. Dans ce cadre, l'approche par traits aurait notamment l'avantage de prédire les performances de génotypes à partir de mécanismes élucidés sur d'autres génotypes, et pourrait être utilisée pour orienter la sélection pour des variétés spécifiquement adaptées aux associations. Cette hypothèse ne sera pas étudiée en profondeur avec toute une gamme d'espèces et ou variétés en pur et en association, nous n'avons étudié que quelques combinaisons. Le travail effectué visera néanmoins à donner des pistes sur les traits des espèces ou variétés à associer à partir de la compréhension de la dynamique des interactions des composantes en présence.

Démarche expérimentale

Ce travail de thèse s'intéresse à la complémentarité entre le lupin et les céréales et la compétitivité de l'association lupin-céréale vis-à-vis des adventices en lien avec les traits des deux cultures. Les interactions entre plantes sont étudiées en dynamique sur le cycle de culture et avec un focus particulier sur l'acquisition de l'azote minéral du sol et l'interception de la lumière. Les performances de l'association sont comparées à celles du lupin pur, en vue de qualifier et quantifier les services apportés par la céréale à la culture de lupin.

Le traitement des hypothèses se base sur 3 dispositifs expérimentaux investiguant chacun une échelle d'étude différente (Figure 0.8). Les résultats de ces expérimentations sont développés dans les chapitres I à IV.

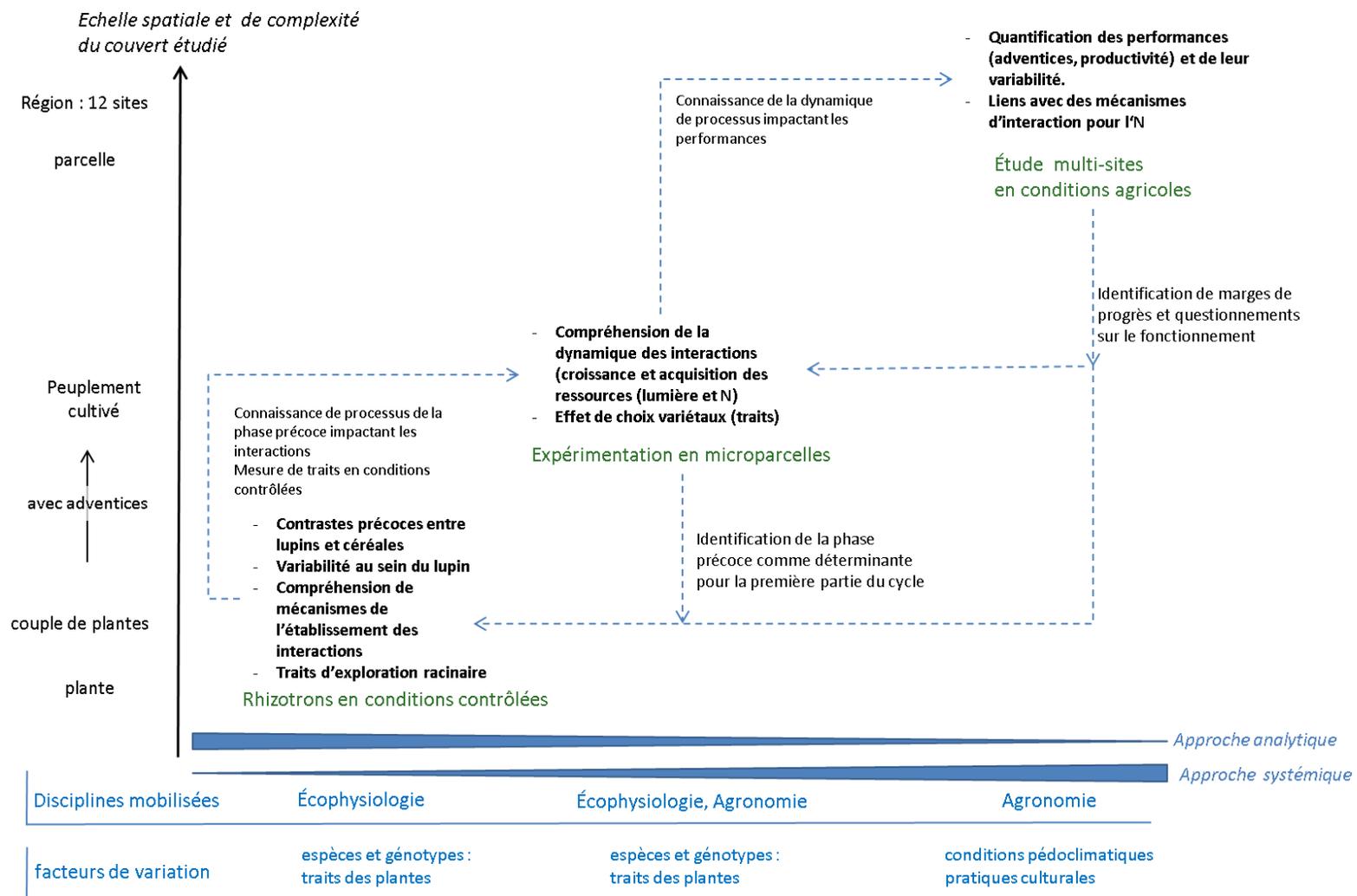


Figure 0.8 : Schéma global de la démarche expérimentale : positionnement des trois types d'expérimentations utilisés selon l'approche et le et le niveau de complexité du couvert, liens et apports mutuels entre les échelles d'étude.

Le **chapitre I** présente les résultats d'une étude dans laquelle le niveau des performances des associations lupin-céréale par rapport au lupin pur a été évalué sur un réseau de parcelles en 2014-2015 et en 2015-2016, totalisant 12 sites répartis dans la région Pays de la Loire (Figure 0.). L'étude d'un réseau de parcelles agricoles permet un diagnostic agronomique dans des conditions réelles rencontrées par les agriculteurs et ainsi une étude des bénéfices et potentiels d'une innovation technique dans une large gamme de situations (Doré *et al.*, 1997). Huit des 12 sites étaient des parcelles d'agriculteurs suivies dans le cadre de l'observatoire en Pays de la Loire du projet ANR LEGITIMES (Agence Nationale de la Recherche, 2013), les quatre autres étaient des sites d'expérimentation du projet PROGRAILIVE (Pôle Agronomique Ouest, 2015a) conduits par la coopérative Terrena, la chambre d'agriculture de la Sarthe et l'USC LEVA (ESA, INRA). Sur chaque site étaient comparées une culture pure de lupin blanc d'hiver et une culture associée lupin blanc d'hiver-triticales (association additive ; Figure 0.0). Sur les sites correspondant aux parcelles d'agriculteurs, l'association était cultivée à l'échelle de la parcelle et une bande de lupin pur a été ajoutée pour réaliser la comparaison. Ainsi, il s'agit d'un diagnostic des pratiques et des performances existantes d'un mode de culture déjà adopté par certains agriculteurs. On peut ainsi repérer des pratiques mises en place par des agriculteurs qui paraissent efficaces et comprendre les mécanismes et les situations à l'origine du succès, ainsi que les situations d'échecs.

Les deux modalités étaient comparées toutes choses égales par ailleurs, l'effet étudié étant celui de l'addition de triticales dans le lupin. Les pratiques n'ont pas été standardisées d'un site à l'autre, laissant les agriculteurs et expérimentateurs responsables des sites libres des choix techniques, ce qui a notamment donné lieu à des différences de dispositif de semis et de pratiques de désherbage. Les performances de productivité ont été mesurées ainsi que les biomasses et prélèvements d'azote du sol des cultures et des adventices à floraison du lupin et à maturité des cultures. L'utilisation de ce réseau a permis de comparer les deux modes de culture dans une gamme de conditions pédoclimatiques et surtout de pratiques agricoles et de potentiel de salissement par les adventices, et ainsi d'entrevoir en conditions agricoles les différences entre le lupin blanc d'hiver en culture pure et l'association lupin blanc d'hiver-triticales. Nous avons pu quantifier et comprendre les effets de l'intégration d'une céréale à différents moments du cycle ; néanmoins, la dynamique plus précise des interactions a été étudiée de façon complémentaire dans deux autres dispositifs, en rhizotron, pour un focus sur la phase précoce, et en station expérimentale pour une étude sur l'ensemble du cycle.

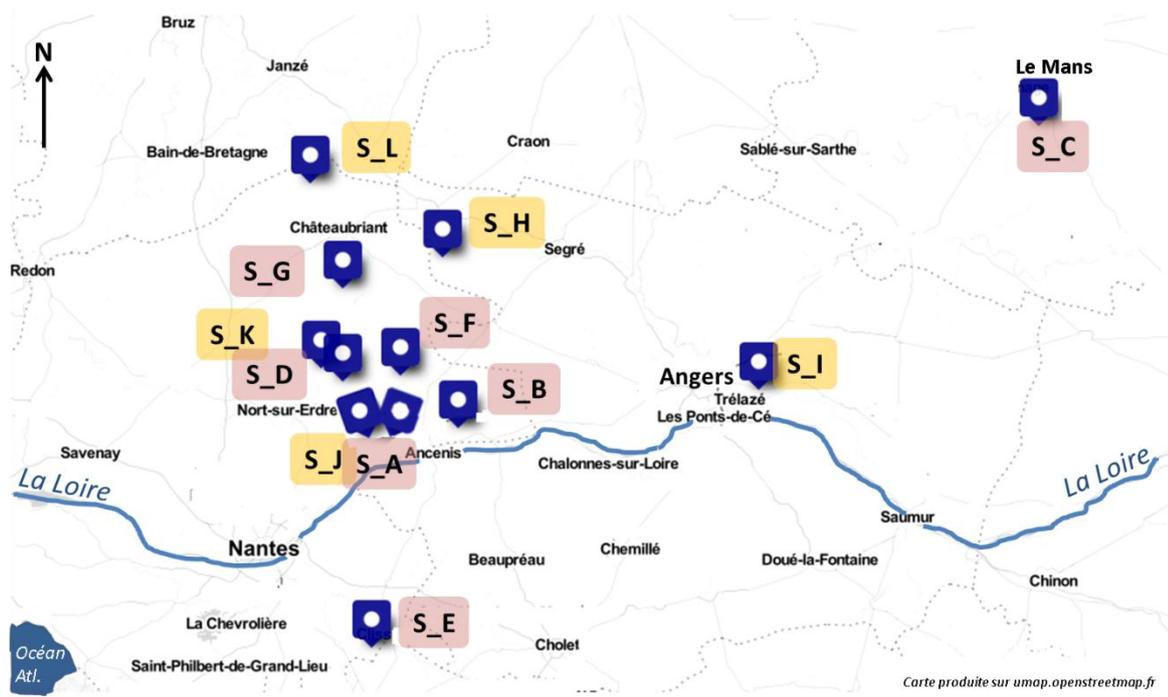


Figure 0.9 : Répartition des sites d'expérimentation suivis dans le réseau de parcelles (Chapitre I)
 S_A à S_L sont les noms codés des 12 sites (voir Chapitre I). Rouge clair : site suivi en 2014-2015, orange clair : site suivi en 2015-2016.



Figure 0.10 : Photographie d'un des sites d'expérimentation au moment du début de la floraison du lupin.

Le **chapitre II** et le **chapitre III** présentent une expérimentation en micro-parcelles en station expérimentale où a été réalisé un suivi en dynamique tout au long du cycle de culture. L'échelle d'étude était celle du couvert végétal ou peuplement cultivé, avec ses trois composantes : le lupin, la céréale et les adventices. Un dispositif en 4 blocs de dix modalités a été répété deux années, en 2015-2016 et en 2016-2017. Ce type de dispositif en station expérimentale permet d'isoler plus aisément des facteurs a priori clé et de mettre en place un suivi fin des variables concernées, le tout dans un dispositif robuste statistiquement. L'expérimentation a visé à approfondir les pistes émises sur la dynamique des interactions suite à l'analyse de la croissance sur le réseau de parcelles (Chapitre I) ainsi qu'à étudier l'effet du choix d'espèces et variétés de lupin et de céréale sur les interactions entre les trois composantes (lupin, céréale et adventices). Elle a été conduite sans fertilisation pour être en accord avec les pratiques les plus courantes dans les associations céréales-protéagineux et sans désherbage afin d'étudier les effets des cultures sur les adventices sans biais lié à une opération en cours de culture. Deux variétés de lupin blanc d'hiver ('Clovis' et 'Magnus') ainsi que 3 céréales (triticale 'Vuka' et blés 'Rubisko' et 'Valdo') ont été cultivées dans 6 associations additives (densités relatives de semis : L100 :C32 ; le lupin est semé à la même densité qu'en culture pure et la céréale à 32% de la densité en culture pure). Les cultures pures des deux variétés de lupin ont permis d'évaluer les effets de l'addition des céréales. Le choix du dispositif additif est lié au contexte agricole de ce travail où la culture principale productrice de protéines est complétée par l'ajout d'une céréale, dont le rôle est d'améliorer le contrôle des adventices et de sécuriser la production. Toutefois ce dispositif peut impacter l'analyse de la compétitivité puisqu'à la fois la densité de plantes et les traits fonctionnels des espèces présentes sont modifiés en association par rapport à la culture pure. Ont été ajoutés au dispositif comme témoins le triticale seul à la densité recommandée en culture pure, qui peut servir de référence pour comparer la productivité et le contrôle des adventices dans une culture réputée rustique et compétitive et une modalité 'sol nu' afin d'évaluer le potentiel de salissement de la parcelle par les adventices et mesurer le contrôle des adventices (CA défini en 1.4.2.). Les différences entre cultures pures de lupin et associations, les différences entre lupin et céréale dans les associations ainsi que les différences entre lupin en association et lupin en culture pure ont été évaluées. Les biomasses des cultures et des adventices ont été mesurées à six stades clés (Figure 0.1). Les interactions pour l'azote et pour la lumière ont été suivies en mesurant les quantités d'azote prélevées par les cultures et les adventices (quatre mesures), les hauteurs des cultures (cinq mesures), la surface foliaire (trois mesures) et l'interception de la lumière par les cultures (cinq mesures). Des composantes de rendement ont été mesurées et des liens entre variables ont été testés pour comprendre les interactions. Ce type d'approche expérimentale combinant la mesure de la croissance et de l'acquisition des ressources des diverses composantes de peuplement plurispécifiques a déjà apporté de précieuses informations sur les interactions pour l'azote et la lumière au sein des cultures associées (par exemple Jensen, 1996a, Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2001a; Bedoussac and Justes, 2010a).

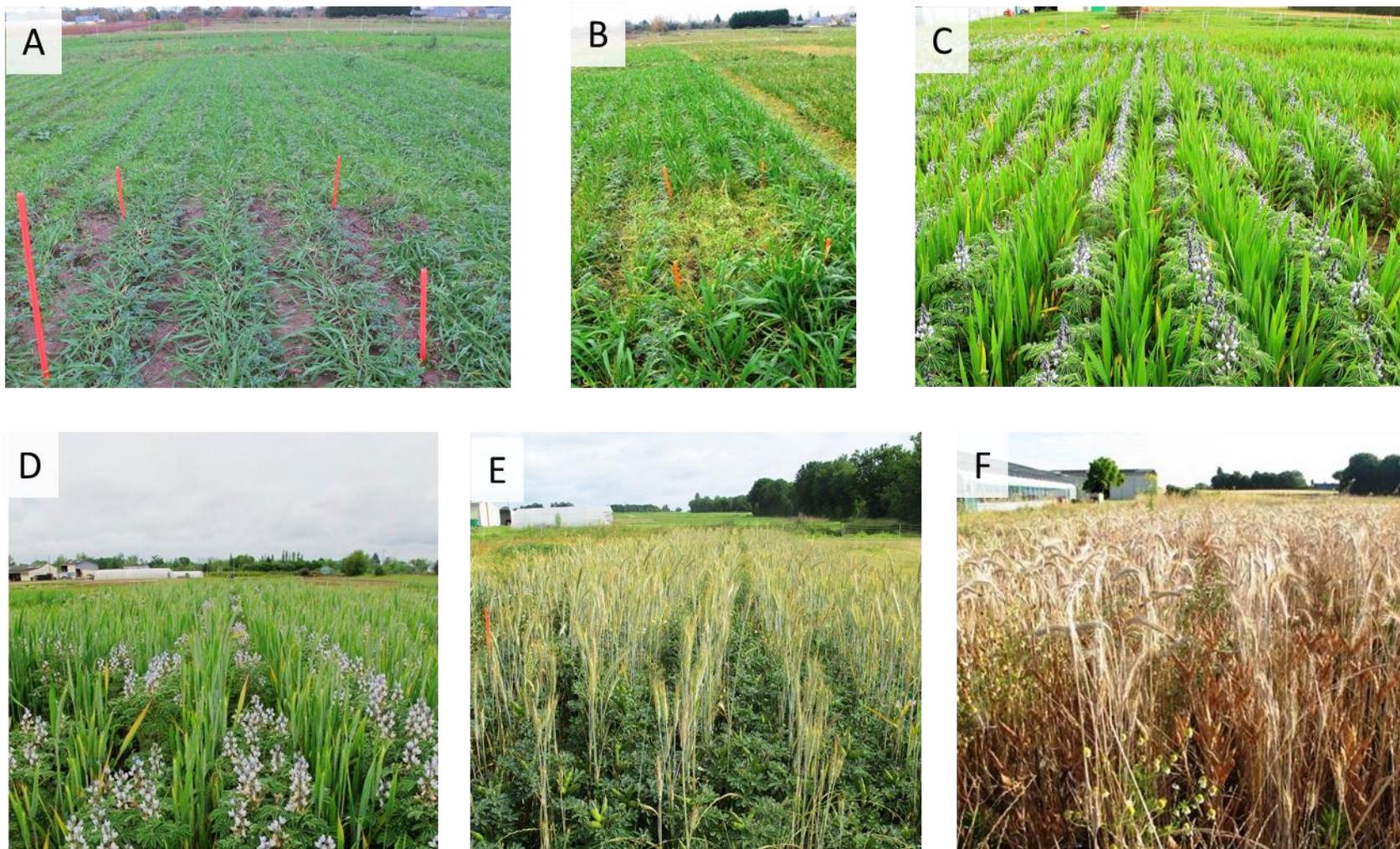


Figure 0.11: Photographies de modalités d'association de l'expérimentation menée en 2016.

- A. Entrée d'hiver : modalité lupin Clovis + triticale, au premier plan, placette dés herbée.
- B. Sortie d'hiver : modalité lupin Clovis + triticale, au premier plan, placette après prélèvement des cultures, avant prélèvement des adventices.
- C. Début de la floraison du lupin : modalité lupin Magnus + triticale
- D. Début de remplissage des grains du lupin : modalité lupin Magnus + triticale
- E. Début de maturation des grains du lupin : modalité lupin Clovis + triticale
- F. maturité: modalité lupin Magnus + triticale

Enfin, le **chapitre IV** est basé sur trois expérimentations en rhizotrons réalisées en conditions contrôlées (serre froide ; Figure 0.2 A) afin d’approfondir l’étude de la phase précoce, qui apparait déterminante pour la première partie du cycle. Ces expérimentations ont porté notamment sur la mesure de traits racinaires, difficile à mesurer au champ, et l’utilisation de l’azote (trois sources : azote de la semence, azote minéral du sol et azote de l’air), dont l’étude en conditions contrôlées permet plus de précision qu’en conditions agronomiques pour les premiers stades de développement. Elles ont été conduites dans des conditions de faible disponibilité en azote minéral (9.5 g.kg^{-1} en moyenne) afin de laisser la possibilité aux différences entre espèces et génotypes pour l’utilisation de l’azote s’exprimer, et d’observer précocement la mise en place des interactions. Douze génotypes de lupins ont d’abord été comparés entre eux et à un triticale (plantes individuelles, Expt. 1), puis les génotypes de lupin les plus contrastés ont été cultivés en association avec le triticale (Expt 2 et Expt 3 ; Figure 0.2 B). Deux expérimentations ont ainsi porté sur les interactions entre deux plantes, dans un dispositif substitutif incluant des paires bispécifiques et des paires monospécifiques de lupins et de triticale. Les expérimentations 1 et 2 ont été conduites sur une durée d’un mois chacune et les lupins avaient atteint le stade 5 feuilles déployées au moment de la récolte. La durée d’un mois a été choisie car elle correspond à la phase où se mettent en place les capteurs aériens et racinaires (Fayaud *et al.*, 2014), et la compétition entre plantes est peu ou pas encore présente (Croster and Masiunas, 1998). Il a déjà été montré que des différences d’utilisation d’azote de la semence et de développement racinaire précoce par exemple s’expriment dès un mois de culture (Dayoub *et al.*, 2017) et seraient décisives pour la compétition précoce pour l’azote vis-à-vis des adventices (Lemerle *et al.*, 1996) et entre espèces associées (Tofinga *et al.*, 1993 ; Andersen *et al.*, 2007 ; Corre-Hellou *et al.*, 2007 ; Naudin *et al.*, 2010). En effet, la mesure des traits permettant un accès aux ressources plus précoce que les compétiteurs peut donner des indications sur la compétition plus tard dans le cycle.

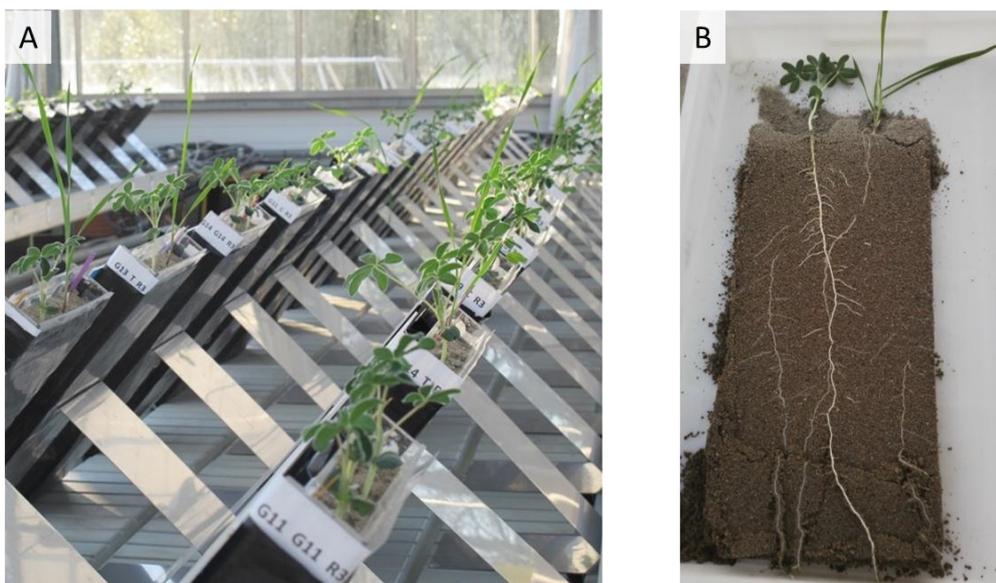


Figure 0.12: photographies d’expérimentation en rhizotrons (Expt. 2)

A : vue des rhizotrons dans la serre

B : Lupin + triticale au moment de la fin de l’expérimentation, après ouverture d’un rhizotron

Une troisième expérimentation a été mise en place afin de mener la même comparaison du lupin et du triticale cultivés en paires monospécifiques et bispécifiques durant une période de deux mois. Les lupins avaient atteint le stade 18 feuilles déployées. Des traits fonctionnels des plantes ont été mesurés : la biomasse racinaire et aérienne finale ainsi que celle des nodules, les quantités d'azote provenant du sol, de la fixation symbiotique et de la semence présentes dans les plantes à la fin des expérimentations, la progression racinaire en profondeur et en densité et la longueur racinaire finale. Ce type d'approche a déjà montré son intérêt pour comparer des légumineuses pour leur utilisation précoce de l'azote (Dayoub *et al.*, 2017) et d'analyser les interactions entre espèces associées dans la phase précoce (Jamont *et al.*, 2013).

L'expérimentation en réseau de parcelles met en œuvre une approche systémique prenant en compte les conditions pédoclimatiques et les choix techniques, dans une démarche agronomique (Chapitre I). A l'opposé, l'expérimentation en rhizotrons est focalisée sur des mécanismes à une échelle plus fine, celle de l'écophysiologie des plantes (Chapitre IV) et à un pas de temps ne permettant d'explorer qu'une courte phase du cycle de culture. Entre les deux, les expérimentations en microparcelles utilisent largement les éléments des deux disciplines (Chapitre II et III) et permettent d'expliquer les mécanismes écophysiologiques sous-tendant les performances ainsi que de faire le lien entre le fonctionnement à une échelle fine lors de la croissance précoce et les dynamiques de croissance à l'échelle du cycle de culture. La combinaison de ces trois échelles permet d'apporter des connaissances sur le fonctionnement et en parallèle de les lier aux performances afin de développer une compréhension globale du système étudié. Des pistes d'optimisation techniques peuvent ainsi être formulées, en se basant sur les marges de manœuvre observées et en justifiant les propositions par la prédiction des impacts de choix techniques éclairée par la compréhension du fonctionnement.

Les associations lupin-triticales étudiées sont additives, ce qui implique que nous étudions dans le chapitre I, II et III les différences de productivité et de contrôle des adventices entre la culture pure de lupin et l'association en considérant le facteur présence/absence de céréale dans le système. Dans les expérimentations en rhizotrons, nous avons fait le choix d'un dispositif substitutif car il rend plus facile l'étude des complémentarités entre espèce en s'affranchissant de l'effet de l'augmentation de la densité. Il permet en outre mieux qu'un dispositif additif d'évaluer les interactions entre plantes dans la situation de ressources restreintes en rhizotrons.

Les résultats sont présentés sous forme d'articles scientifiques acceptés, soumis ou en préparation. Le chapitre I est un article soumis qui présente les résultats de l'étude du réseau de parcelles. Les résultats de l'expérimentation en micro-parcelles en 2015-2016 et 2016-2017 pourront faire l'objet de deux publications distinctes et sont présentés dans les chapitres II et III sous forme d'articles en préparation. Le chapitre IV est un article accepté par la revue *AoB Plants* et correspond à l'étude de la phase précoce en rhizotrons.

Chapitre I : Associer le lupin blanc d'hiver avec le triticale pour contrôler les adventices et stabiliser le rendement.

Ce chapitre correspond à un article soumis le 3/10/17 à la revue Field Crops Research.

Intercropping winter white lupin with triticale for weed suppression and yield stability

Abstract

Lupin produces protein-rich grains, but the adoption of lupin in cropping systems suffers from both its low competitive ability against weeds and its high yield variability. Compared with legume sole cropping, grain legume-cereal intercropping benefits include better weed control and higher yield and yield stability. However, the potential of enhancing crop competitive ability against weeds in additive winter grain legume-cereal intercrops is not well known, and this potential in long crop cycles is even less studied. Here, we studied how intercropping with a cereal alters the weed suppression and productivity of winter white lupin.

The experimental setup consisted of 12 agricultural study sites during a two-year period in western France. For each site-year, winter white lupin sole cropping was compared to winter white lupin-triticale intercropping in an additive sowing design focusing on plant growth and nitrogen (N) use. We found that intercropping winter white lupin with a cereal reduced weed biomass at lupin flowering by an average of 62%. The addition of triticale led to an average crop biomass gain of 400 g.m⁻² at lupin flowering. The rapid growth and high soil N uptake of triticale compensated for the low competitive ability of lupin against weeds until lupin flowering. Competition from triticale reduced lupin grain yield, but intercropping produced a higher total grain yield than did lupin sole cropping while maintaining protein yield. Our results show that intercropping winter white lupin with a cereal can potentially circumvent two shortcomings of sole-cropped lupin (low competitive ability against weeds and high yield variability) in a wide range of situations.

Keywords: Intercropping; white lupin; triticale; competitive ability; weeds; protein yield

1. Introduction

In Europe, the livestock sector mostly relies on imported soybean cake as protein-rich feed (de Visser *et al.*, 2014). Local protein-rich crop products are needed to increase self-sufficiency. Among candidate crops, white lupin (*Lupinus albus* L.) produces seeds that have among the highest grain protein content (30-42%), and these seeds can partly substitute for soybean in ruminant, pig and poultry diets (van Barneveld, 1999). Lupin can also be an alternative to soybean in food diets including more plant proteins (Lucas *et al.*, 2015). Lupin also exhibits a high atmospheric nitrogen (N₂) fixation rate (average of 75%; Herridge *et al.*, 2008). Like other grain legumes, lupin can provide farming systems side benefits by contributing to crop diversification and reducing synthetic nitrogen (N) fertilizer use. However, lupin is not widely cultivated in the European Union (EU) (approximately 120000 ha in 2014; FAO, 2017) because of the high yield variability of this species (Cernay *et al.*, 2015); this variability is presumably associated with its susceptibility to biotic and abiotic stresses. High weed infestation levels are usually reported (Putnam *et al.*, 1992a; Folgart *et al.*, 2011); these infestations are likely due to the slow ground cover and the long cropping season of the species, especially winter white lupin. In Western Europe, the yield potential of winter white lupin is greater than that of both spring white lupin and narrow-leafed lupin.

Compared with sole cropping, intercropping of grain legumes with cereals is a cropping strategy that can increase yield and improve yield stability, especially under low-input conditions (Jensen, 1996b; Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2009, Bedoussac *et al.*, 2015). This phenomenon generally occurs by the improved use of abiotic resources (light interception and use of both soil mineral N and atmospheric N₂). Intercropping can also reduce pests (Risch, 1983), diseases (Boudreau, 2013) and weeds (Liebman and Dyck, 1993).

Farmers often cite weeds as the main burden in grain legumes. Intercropping a grain legume with a cereal can reduce weed growth. For instance, in spring pea, intercropping with barley suppresses more weed biomass than does pea sole crops (Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2001a; Corre-Hellou *et al.*, 2011). Intercropping winter pea with triticale increases weed control, especially for pea cultivars that have low intrinsic competitive ability (Gronle *et al.*, 2014). In a weed control trial, black oat efficiently controlled weeds in winter white lupin (Folgart *et al.*, 2011).

While pea- and faba bean-cereal intercropping has been the subject of numerous studies, white lupin-cereal intercropping for grain harvest is an innovative practice that has received little attention from academic researchers. The potential benefits of this practice are not well documented. Lupin intercropping can potentially be used for forage production (Strydhorst *et al.*, 2008b; Azo *et al.* 2012; Mariotti *et al.*, 2006; Mikić *et al.*, 2013) and for grain production (narrow-leafed lupin; Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2008). Intercropping winter white lupin for grain may have a high potential of development; among grain legumes, lupin especially exhibits both the most variable yield and the least competitive ability against weeds. Most studies have focused on spring-sown intercrops (Naudin *et al.*, 2009); weed suppression in grain legume-cereal winter intercrops is less known, especially regarding early sowing dates and a long crop growing season.

Adding companion plants to main crops (also called “living mulch”) represents a type of spatial diversification in which a non-harvested plant (often a legume) and a cash crop are cultivated

simultaneously, and the non-harvested plant provides multiple services, such as weed and pest control and improved soil fertility (Hartwig and Ammon, 2002). Mixed-species winter crop systems involve companion cropping more than intercropping (e.g., Bergkvist, 2003, Thorsted *et al.*, 2006, Hiltbrunner *et al.*, 2007, Amossé *et al.*, 2013, Verret *et al.*, 2017). In our study, in which the objective is to produce protein-rich grains, the originality is that lupin is the main crop and the cereal is a companion crop that is also expected to produce grain (“harvested companion plant”). Intercropping lupin with a cereal could promote lupin cropping if the practice can reliably circumvent the two main shortcomings of lupin sole cropping by increasing competitive ability against weeds and securing grain and protein production.

In the current cropping systems in Europe, fields consist mainly of single crops that have low genetic and functional trait diversity. Intercropping may be a relevant practice to increase the diversity of functional traits. The combination of intercropped species that exhibit contrasting traits can therefore increase both the use of available resources and the competitive ability of the mixture against weeds. We expect both lupin early growth and soil N uptake to be low and cereal growth to compensate for the low early competitive ability of lupin against weeds. Cereal competitive ability for soil mineral N is higher than that of legumes (Jensen, 1996c, Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2001b, Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2006), mainly due to the faster root growth and higher N demand of cereals (Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2001b; Corre-Hellou and Crozat, 2005a; Corre-Hellou *et al.*, 2007). In a multisite study in Europe, cereal N competitive ability was decisive regarding the higher weed suppression in organic spring pea-barley intercrops than in sole-cropped pea (Corre-Hellou *et al.*, 2011). Functional traits and species interactions can vary over time, especially during long cycle crops. To better understand the ultimate performances of legume-cereal intercrops, the systematic description of the relative dominance of each species before the period of maximum growth and maximum N₂ fixation rate of the legume would be useful. The original aspect of this work is to study the effect of the addition of a cereal during two contrasting phases: from sowing to legume flowering and from legume flowering to maturity. Compared with legume sole cropping, intercropping two species purportedly results in a higher competitive ability, especially at the beginning of the crop cycle, due to the contrasting traits of both species. Moreover, species interactions can vary according to growth conditions, and predicting intercropping effects in different situations is often difficult. The interest of this study lies in the fact that a range of contrasting growth conditions was used to compare the ability of intercrops and lupin sole crops to secure both high crop growth and weed suppression and to suggest improvements to guarantee the success of this practice.

The goal of the present study was to compare the weed suppression and yield performance between winter white lupin-cereal intercropping and lupin sole cropping. The growth and soil N uptake of the lupin, cereal and weed components were measured at lupin flowering and at crop maturity. We assessed the performance variability under various growth conditions and weed and crop productivity potential. This was achieved by comparing winter white lupin-triticale intercropping and lupin sole cropping throughout a set of 12 experiments that consisted of different practices and pedo-climatic conditions during a two-year period in western France.

2. Materials and methods

2.1. Field sites

Field experiments were carried out in the 2014/15 and 2015/16 growing seasons in western France for a total of 12 site-years (see details in Table 1.1). The 20-year average annual rainfall in the area is 718 mm, and average annual air temperature is 12.5°C. The weather patterns of the two study years deviated similarly from the 20-year average. Specifically, the main deviation from the average data involved the October-February air temperatures, which were 8.9°C (2014/15) and 9.6°C (2015/16) averaged over the study sites, whereas the 20-year average was 8.23°C (Figure 1.1).

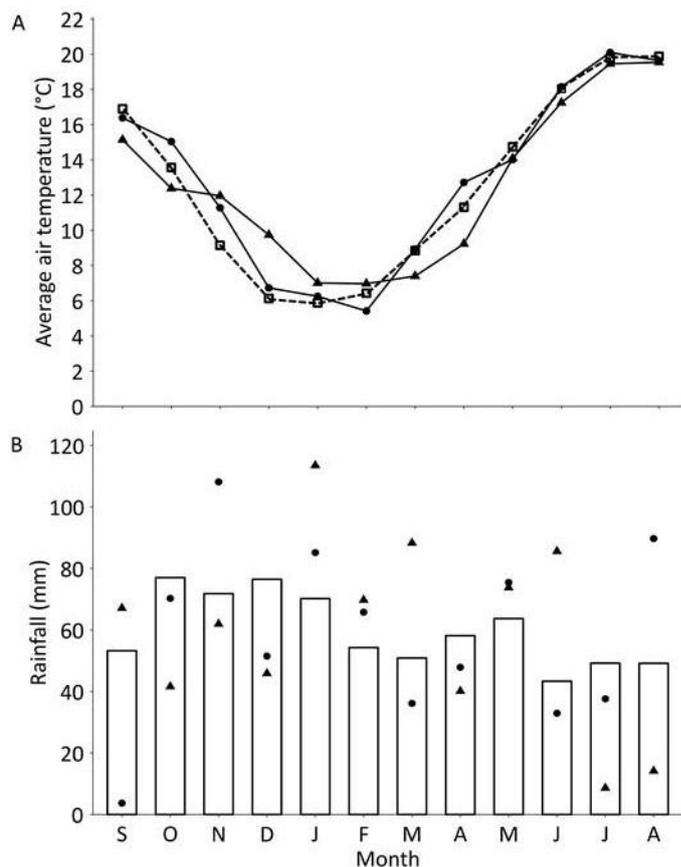


Figure 1.1 Weather data for the study sites
A. Monthly average air temperature and B. Monthly rainfall averaged over the study sites in 2015 (dots) and 2016 (triangles) as well as the 20-year average (open squares and bars)

At each site, two winter white lupin cropping strategies were compared: lupin sole cropping and lupin-winter triticale intercropping. The 12 sites were 8 lupin-triticale intercropped farm fields including a wide strip of sole-cropped lupin and 4 microplot experiments in a randomized block design with 4 replicates, including sole-cropped winter white lupin and lupin-triticale intercrop. Decisions of agricultural practices including cultivars, sowing date; preceding crop; row width; intercrop spatial arrangement; and pest, disease and weed control were made by both farmers and experiment managers and varied among sites. However,

the sole-cropped lupin and intercrop were managed identically (details in Table 1.1), with the exceptions of the sites S_G, in which the intercrop received less tillage than did the lupin sole crop and 50 kg N.ha⁻¹ was added only to the intercrop in April, and S_B, in which only the intercrop received 120 kg N.ha⁻¹ in April. In all intercrops, the two species were sown on the same day or within one day. The lupin cultivars were chosen from the dwarf determinate branched cultivars that are typically cropped in western France. Triticale cultivars were chosen for their late maturity, which is desirable for the simultaneous maturity of both species in the intercrop. The lupin seeds were inoculated with *Bradyrhizobium lupini* in accordance with commonly recommended practices. The sole-cropped lupin was sown at an average of 27 kernels.m⁻² (SD=2.4 kernels.m⁻²). The lupin-triticale intercrop was sown at the same lupin density as was the sole crop; the average triticale sowing density was 73 kernels.m⁻² (SD=6.2 kernels.m⁻²), corresponding to an additive design in which lupin (L) was sown at the recommended density, and triticale (T) was sown at 30% of the recommended sowing density in the sole crops (L100:T30). All sites were rain fed and received no supplemental irrigation.

2.2. Measurements, sampling and analysis

At all sites, the aboveground parts of lupin, triticale and weeds were harvested twice throughout the crop cycle: at lupin main-stem flowering (April) and at lupin maturity (July until beginning of August). In the fields of the farmers, six plots were defined randomly: three in the intercropped strips and three in the sole-cropped lupin strips. In each plot, the plants were harvested in three randomly defined subplots that covered 1 m×2 lupin or lupin+triticale rows, and the values were averaged across subplots. In the randomized block design experiments, the plants were harvested in each block in a randomly defined subplot (minimum area: 0.3 m²; maximum area: 1.05 m²). The aboveground dry matter (DM) was determined after oven drying at 70°C for 48 h. At harvest, the grain and straw were threshed and then weighed. The thousand kernel weight of a representative grain sample was measured. For N content measurements, the samples were pooled each across blocks and ground (120-mm mesh netting; “Pulverisette 19” universal cutting mill, “Laborette 27” sampler, and “Pulverisette 14” variable speed rotor mill; Fritsch, Idaroberstein, Germany). The total N concentration and ¹⁵N:¹⁴N ratio measurements were performed using a CHN analyser (EA3000; Euro Vector, Milan, Italy) and a mass spectrometer (IsoPrime; Elementar, Hanau, Germany). The mineral soil N content of representative soil samples from a 0-90-cm depth at sowing was measured via segmented flow analysis (Skalar Analytical B.V., Breda, Netherlands), which enables the determination of nitrate and ammonium contents by extraction with KCl (ISO, 2005). At 9 sites, crop plant density after emergence and lupin density after winter were recorded, and the mineral soil N content was measured after winter (0-90 cm). Important pests and diseases were monitored throughout the cropping season.

Table 1.1 Site details of the experimental fields

Year Site	2015							2016				
	S_A	S_B	S_C	S_D	S_E	S_F	S_G	S_H	S_I	S_J	S_K	S_L
Location	47.40 N, 1.32 W	47.40 N, 1.08 W	47.87 N, 0.20 E	47.51 N, 1.48 W	47.06 N, 1.31 W	47.46 N, 1.23 W	47.64 N, 1.51 W	47.53 N, 1.03 W	47.47 N, 0.40 W	47.39 N, 1.33 W	47.51 N, 1.48 W	47.78 N, 1.45 W
Experimental design	strips	strips	blocks	strips	blocks	strips	strips	strips	blocks	strips	strips	blocks
Soil texture	loam	clay loam	sand	silt loam	sandy loam	loam	silt loam	loam	sand	loam	silt loam	silt loam
Sowing date (day/month)	27/09	16/09	25/09	13/09	26/09	5/10	2/10	30/09	1/10	25/09	23/09	29/09
cultivars: Lupin Triticale	Lumen Ragtac	Lumen Ragtac	Clovis Kaulos	Clovis Ragtac	Clovis Ragtac	Lumen Ragtac	Lumen Ragtac	Lumen - Clovis (50% mix) Ragtac	Magnus Vuka	Orus Ragtac	Lumen Ragtac	Magnus Ruminac
Sowing density (kernels.m ⁻²): Lupin Triticale	28 75	26 70	25 75	30 70	25 70	27 72	31 70	25 87	30 75	30 60	25 75	25 75
Triticale sowing	close to lupin rows	same rows	same rows	same rows	alternating rows	alternating rows	alternating rows	same rows	alternating rows	close to lupin rows	same rows	alternating rows
Preceding crop	winter wheat	grain maize	winter wheat	winter wheat	winter barley	winter wheat	winter wheat	winter wheat	rapeseed	winter wheat	winter wheat	forage maize
Weed control C:chemical M: mechanical (number of operations)	C (1) M (1)	C (2)	C (1)	C (1)	C (2)	C (2)	C (1)	C (1)	0	C (1)	C (1)	C (2)
Available N at sowing (kg.ha ⁻¹)	81	112	n.d.	119	n.d.	67	206	121	95	104	124	n.d.

n.d.: not determined

2.3. Calculations and statistics

Weed reduction (WR) was assessed to characterize the ability of the intercrop to suppress weeds compared to the lupin sole crop. The index was determined according to the following equation:

$$WR = 100 \times ((\textit{weed DM in the lupin sole crop} - \textit{weed DM in the intercrop}) / (\textit{weed DM in the lupin sole crop}))$$

The percentage of accumulated N derived from the air (%Ndfa) in lupin was determined on the two sampling dates using the ^{15}N natural abundance method (Amarger *et al.*, 1979). Triticale served as the non-fixing reference in the calculation. The following equation was used:

$$\%Ndfa = 100 \times ((\delta^{15}\text{N}_{\text{legume}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{reference}}) / (\beta\text{fix} - \delta^{15}\text{N}_{\text{reference}}))$$

where $\delta^{15}\text{N}_{\text{legume}}$ and $\delta^{15}\text{N}_{\text{reference}}$ are the natural ^{15}N enrichment values of the legume and triticale, respectively. The β -values for lupin (“ β fix”) were derived from the minimum values attained by $\delta^{15}\text{N}$ at all the sites: -0.88 at flowering (S_I) and -1.03 at maturity (S_E).

The normality and homoscedasticity of model residuals were tested using Shapiro’s and Bartlett’s tests, respectively ($\alpha=0.05$). The differences between sole-cropped lupin and the intercrop were assessed by Student’s paired T-tests ($\alpha=0.05$) except when non-normality was detected for model residuals. In those cases, Wilcoxon’s signed-rank test ($\alpha=0.05$) was used. The presence of outliers in the data was assessed with Grubbs’ test of model residuals (Komsta, 2011). Linear regressions were used to assess relationships between variables. All statistical analyses were performed using R software version 3.3.2 (RCore, 2016-10-31).

3. Results

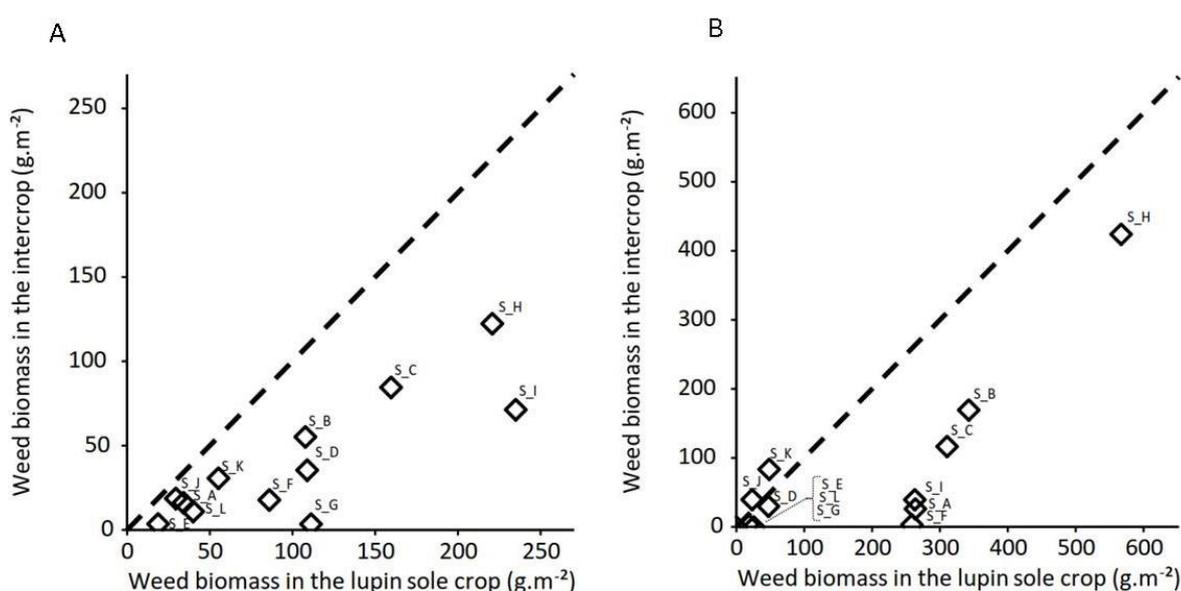
3.1. Weed control

3.1.1. Weed and crop biomass production before and after lupin flowering

The study sites were characterized by widely ranging weed biomass values at lupin flowering and at maturity. In the lupin sole crop, at lupin flowering, weed biomass ranged from 18.5 g.m⁻² (S_E) to 234.8 g.m⁻² (S_I); at maturity, it ranged from 0.0 g.m⁻² (S_L) to 567.0 g.m⁻² (S_H; Table 1.2, Figure 1.2 A, Figure 1.2 B). Crop biomass of the different treatments (Table 1.2) also varied widely (minimum coefficient of variation (CV) across sites: 40%).

The weed biomass at lupin flowering was significantly lower in the intercrop (on average 39.2 g.m⁻²; Table 1.2) than in the lupin sole crop (average of 100.6 g.m⁻²). The weed reduction (WR) reached an average of 62%. WR was systematically observed at all sites until lupin flowering and ranged from 37% (S_J) to 97% (S_G) (Figure 1.2 A). The difference in weed biomass between the lupin sole crop and the intercrop was higher with higher levels of weed biomass (Figure 1.2 A).

The increase in weed biomass between lupin flowering and maturity did not significantly differ between the lupin sole crop and the intercrop (Table 1.2). The WR was lower at crop maturity than at flowering and was not systematic (mean: 44%, minimum: -73% (S_K), maximum: 100% (S_G), Figure 1.2 B). Weed reduction in the intercrop compared to sole-cropped lupin occurred mainly from sowing until lupin flowering and to a lesser extent from lupin flowering until crop maturity, during which times the weed responses varied widely across sites (CV of 129% throughout the whole crop cycle vs. 30% until lupin flowering). The WR at maturity was only 15% for the 6 sites that had the lowest weed biomass in the sole crop; however, the WR at maturity reached 69% for the 6 sites on which weed biomass in the sole crop surpassed 200 g.m⁻².



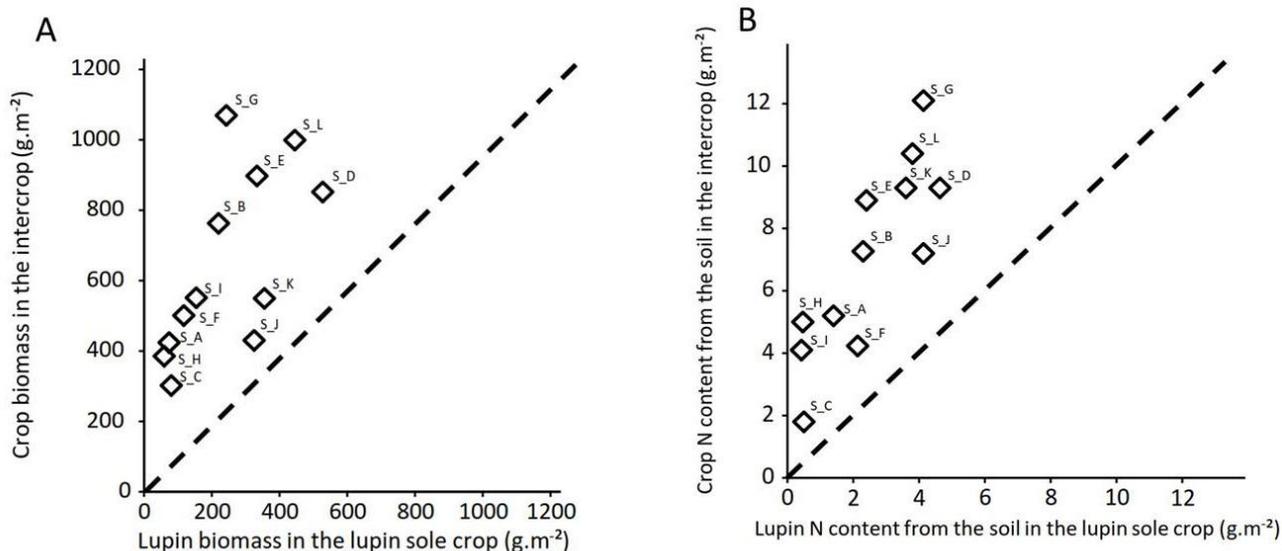


Figure 1.3: Crop biomass and N content from the soil in the lupin sole crop and in the intercrop

A. Crop biomass in the intercrop vs. lupin biomass in the lupin sole crop at lupin flowering.

B. Crop N content from the soil in the intercrop vs. lupin N content from the soil in the lupin sole crop at lupin flowering.

Text next to the points identifies the study sites.

Triticale produced more biomass than did lupin in the intercrop and in the sole crop from sowing until lupin flowering (Table 1.2). The addition of triticale systematically increased crop biomass at lupin flowering (average of $+399.8 \text{ g.m}^{-2}$, *i.e.*, $+163\%$ DM, $t_{11}=7.0$, $P=2E^{-5}$, minimum: $+32\%$ (S_J), maximum: $+549\%$ (S_H), Table 1.2, Figure 1.3 A). At lupin flowering, the WR was linearly correlated with the crop biomass gain allowed by the integration of triticale (Figure 1.4, adjusted $R^2=0.61$, $F_{1,10}=18.4$, $P=2E^{-3}$, $WR=30.1+0.077$ (crop biomass gain allowed by the integration of triticale)). At half of the sites, the lupin biomass in the lupin sole crop was less than 231 g.m^{-2} . At this level of lupin biomass, weed growth was below 50 g.m^{-2} at a probability of less than 10% (Figure 1.5). At sites with a higher lupin biomass (higher than 231 g.m^{-2}), weed biomass could be maintained under 50 g.m^{-2} for 50% of those sites. Intercropping allowed a median crop biomass of 551 g.m^{-2} , and the weed biomass was maintained at less than 50 g.m^{-2} on more than 65% of the sites, even the sites with the lowest crop biomass (Figure 1.5). Plant density differed between sites but the weed biomass at flowering was not affected by lupin plant density after winter in the lupin sole crop ($P=0.9$) or in the intercrop ($P=0.2$; data not shown).

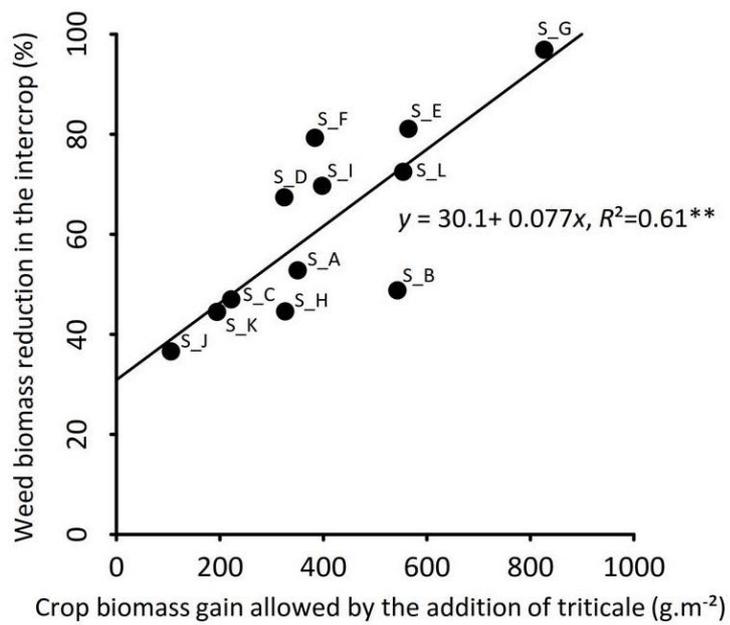


Figure 1.4 Correlation between weed biomass reduction in the intercrop compared to the lupin sole crop (WR) (%) and crop biomass gain allowed by the addition of triticale at lupin flowering. Text next to the points identifies the study sites.

Table 1.2: Crop and weed biomass production and soil N uptake during two periods in lupin sole crops (SCs) and lupin-triticale intercrops (ICs)

		From sowing until lupin flowering		From lupin flowering until maturity	
		crops	weeds	crops	weeds
Biomass production (g.m ⁻²)	Lupin SC	244.5 (154)	100.6 (73)	495.0 (291)	80.0 (140)
	IC total	644.2 (260)	39.2 (37)	463.3 (280)	39.3 (91)
	Lupin in IC	152.4 (109)		277.6 (200)	
	Triticale in IC	491.7 (187)		185.7 (198)	
comparisons	Lupin SC - IC total	t ₁₁ =7.0 ***	t ₁₁ =-4.6 ***	t ₁₁ =-0.5 (n.s.)	t ₁₁ =-1.4 (n.s.)
	Lupin SC - Lupin in IC	t ₁₁ =-2.4 *		t ₁₁ =-3.6 **	
	Lupin in IC - Triticale in IC	t ₁₁ =7.3 ***		t ₁₁ =-1.1 (n.s.)	
Soil N uptake (g.m ⁻²)	Lupin SC	2.5 (1.6)	2.0 (1.1)	6.3 (6.8)	0.6 (2.1)
	IC total	7.1 (3.0)	0.7 (0.6)	3.3 (3.5)	0.6 (1.6)
	Lupin in IC	0.8 (0.8)		2.7 (3.3)	
	Triticale in IC	6.3 (2.6)		0.6 (2.4)	
comparisons	Lupin SC - IC total	t ₁₁ =8.2 ***	t ₁₁ =-5.9 ***	V=8 *	t ₁₁ =0.04 (n.s.)
	Lupin SC - Lupin in IC	t ₁₁ =-5.4 ***		V=5 **	
	Lupin in IC - Triticale in IC	t ₁₁ =8.2 ***		t ₁₁ =-1.6 (n.s.)	

All values are the means (\pm SDs) of plant aboveground dry matter and soil N uptake, in g.m⁻², n=12

SC: Sole crop; IC: Intercrop

The significance levels of comparisons were assessed with T-tests except where V, the test statistic of Wilcoxon's signed-rank test, is given. Wilcoxon's signed-rank test was used due to the non-normality of the model residuals.

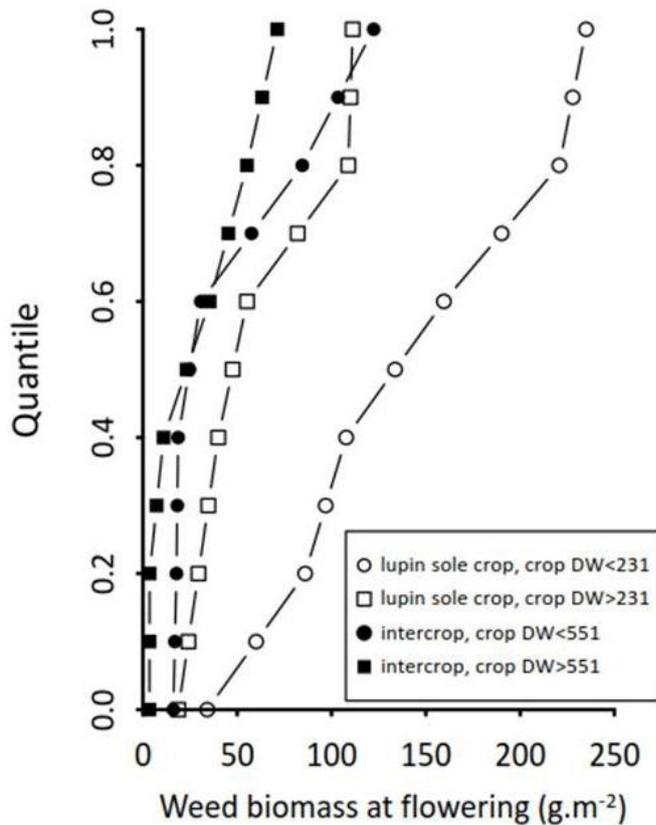


Figure 1.5: Distribution of weed biomass across the 12 sites for different crop biomasses (dry weight, DW) in the intercrops and in the lupin sole crops. Lupin sole crops and intercrops were separated into two pools according to the median crop biomass such that for each cropping strategy the 6 sites that had the lowest crop biomass are represented by circles, and the 6 sites with highest crop biomass are represented by squares. Median crop biomass in the lupin sole crop: 231 g.m⁻², median crop biomass in the intercrop: 551 g.m⁻².

After lupin flowering, the intercrop and the lupin sole crop produced similar amounts of DM. In the intercrop, the lupin biomass increased at a higher rate than did triticale biomass (+182% vs. +38%, respectively, Table 1.2). The variability of WR across sites was not explained by increases in crop or lupin biomass (no correlation, $P=0.7$ and $P=0.4$, respectively). However, the weed growth after lupin flowering was maintained at less than 60 g.m⁻² when the crop biomass at lupin flowering attained the threshold value of 400 g.m⁻² at all but two sites (Figure 1.6). This crop biomass value was attained in the intercrop at 10 of 12 sites and in the lupin sole crop at 2 of 12 sites. The weed growth between lupin flowering and maturity was negative at some sites because of low weed growth and the decomposition of weed biomass.

The mean proportion of triticale in the intercrop biomass was 77% at lupin flowering (CV: 15%, minimum: 60% (S_C), maximum: 94% (S_B)). This proportion varied more and decreased to 63% at maturity (CV=31%, minimum: 37% (S_C), maximum: 100% (S_B)). The addition of triticale reduced the proportion of weeds in total plant biomass: at flowering, the weed biomass represented 33% of the canopy in pure lupin and 7% in the intercrop, but at maturity, the weed biomass represented 26% of the canopy in pure lupin and 8% in the intercrop.

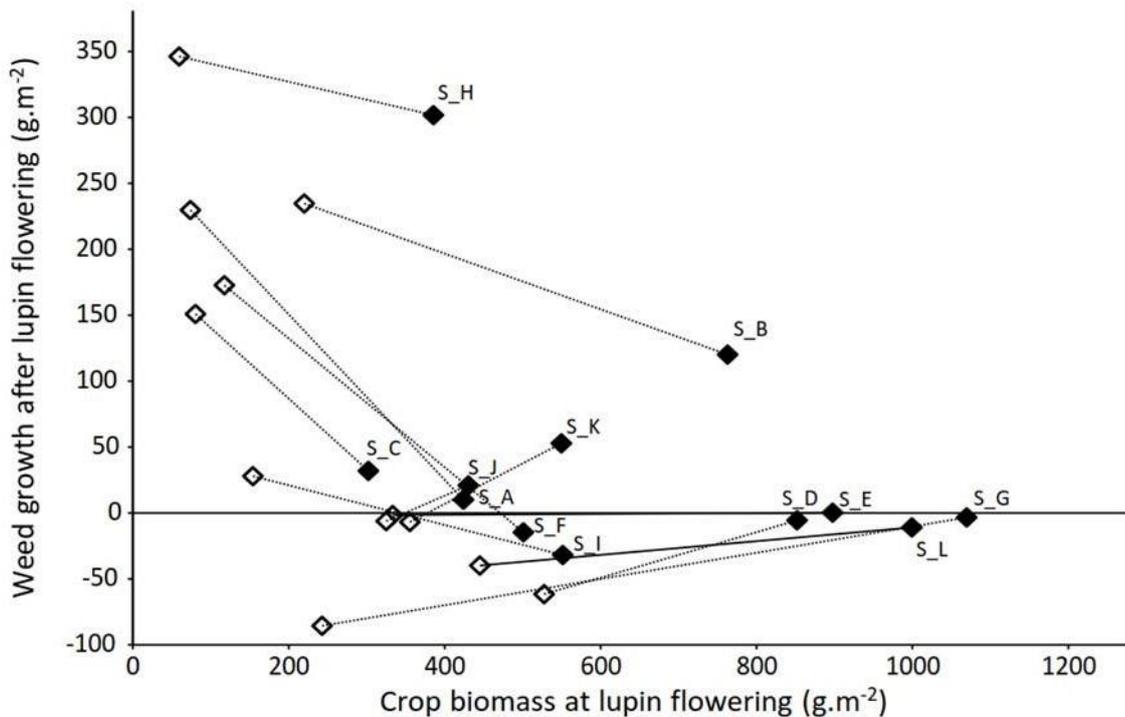


Figure 1.6: Weed growth after flowering vs. crop biomass at lupin flowering. Open symbols refer to lupin sole crops, and full symbols refer to intercrops. Text next to the points identifies the study sites.

The total crop growth until lupin flowering varied less in the intercrop than in the lupin sole crop (Table 1.2). The CV for sole-cropped lupin biomass was 63% until lupin flowering; this value was 40% for the intercrop.

3.1.2. Competition for mineral soil N uptake before and after lupin flowering

Crop mineral soil N uptake until lupin flowering was enhanced by the addition of triticale; this uptake varied by a similar magnitude as did the crop DM (Table 1.2, Figure 1.3 B; crop mineral soil N uptake gain: +4.6 g.m⁻² *i.e.*, +183%). In the intercrop, triticale took up more mineral soil N than did lupin and was responsible for 89% of the crop mineral soil N uptake until flowering. Weed mineral soil N uptake decreased in the intercrop by the same magnitude as did weed biomass (-64.1%, Table 1.2). The intercrop took up more mineral soil N than did the lupin sole crop despite lupin sole crop depending less on mineral soil N. The lupin %Ndfa was significantly higher in the intercrop (84.0%) than in the lupin sole crop (66.6%, $t_{11}=3.3$, $P=0.01$; data not shown). At lupin flowering, there was a tendency ($P=0.09$) for a lower weed N concentration in the intercrop than in the lupin sole crop (1.96% vs. 2.34%, respectively).

From lupin flowering until maturity, the lupin sole crop took up more mineral soil N than did the intercrop (Table 1.2). However, in the intercrop, the shares of mineral soil N between lupin and triticale did not significantly differ. As observed at lupin flowering, the lupin %Ndfa at maturity was significantly higher in the intercrop (72.6%) than in the lupin sole crop (61.5%, $t_{10}=3.4$, $P=6E^{-3}$; data not shown). The higher Ndfa in the intercropped lupin and the lower lupin biomass allowed maintaining lupin N concentrations

(lupin sole crop: 2.8%, intercrop: 2.7%, $P=0.6$) despite a lower mineral soil N uptake in the intercropped lupin.

At the end of winter, the integration of triticale had significantly reduced the mineral soil N content, showing that an effect on the available N occurred rather early in the cropping season ($56.25 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ and $43.75 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$, $t_8=-2.7$, $P=0.02$). In both the lupin sole crop and intercrop at lupin flowering, weed biomass was more strongly (negatively) correlated with crop mineral soil N uptake (lupin sole crop: adjusted $R^2=0.31$, $F_{1,10}=6.1$, $P=0.03$, weed biomass= $172.2-28.74$ (crop soil N uptake), intercrop: adjusted $R^2=0.32$, $F_{1,10}=6.2$, $P=0.03$, weed biomass= $92.3-7.52$ (crop soil N uptake)) than was crop DM (lupin sole crop: adjusted $R^2=0.15$, $F_{1,10}=2.9$, $P=0.1$, intercrop: adjusted $R^2=0.25$, $F_{1,10}=4.7$, $P=0.06$). However, the WR at flowering was more strongly correlated with crop biomass gain in the intercrop (adjusted $R^2=0.61$, $F_{1,10}=18.4$, $P=2E^{-3}$, $\text{WR}=31.4 + 0.077(\text{crop biomass gain in the intercrop})$, Figure 1.4) than with crop mineral soil N uptake gain (adjusted $R^2=0.17$, $F_{1,10}=3.3$, $P=0.1$).

Total crop mineral soil N uptake until lupin flowering varied less in the intercrop than in the lupin sole crop (Table 1.2). The CV for sole-cropped lupin biomass was 62%, whereas the CV for the intercrop was 43%.

Table 1.3: Number of lupin grains and both grain and protein yield in lupin sole crops (SCs) and lupin-triticale intercrops (ICs)

		Grains.m ⁻²		TKW (g)		Grain yield (g.m ⁻²)		Protein yield (g.m ⁻²)	
		mean	CV (%)	mean	CV (%)	mean	CV (%)	mean	CV (%)
Lupin SC		1058	61	256	15	281.9	61	99.3	65
IC	Total (lupin+triticale)	-	-	-	-	383.7	48	83.0	55
	Lupin in IC	691	59	273	14	179.0	67	62.8	67
comparisons	Lupin SC - IC total	-	-	-	-	V=66 *		t ₁₁ =-1.5 (n.s.)	
	Lupin SC - Lupin in IC	t ₉ =-2.8 *		t ₉ =4.1 *		t ₁₁ =-2.9 **		t ₁₁ =-2.8 **	

Values are the means of the study sites. $n=12$ sites except for grains.m⁻² and TKW, where $n=10$ sites. TKW: Thousand kernel weight.

The significance levels of comparisons were assessed with T-tests except where V, the test statistic of Wilcoxon's signed-rank test, is given.

Wilcoxon's signed-rank test was used due to the non-normality of the model residuals.

3.2. Grain and protein productivity of the lupin sole crop and intercrop

3.2.1. Performance levels

In the lupin sole crop, the mean grain yield was 281.9 g.m⁻² (minimum: 32.8 (S_A), maximum: 663.0 (S_L), Table 1.3), and the mean protein yield was 99.3 g.m⁻². The lupin grain yield and protein yield significantly decreased due to the addition of triticale (Table 1.3, Figure 1.7 A for grain yield). The lupin protein concentration did not significantly differ between the lupin sole crop and the intercrop (35.7% and 35.1%, respectively, with a CV of 16% in the sole crop and 15% in the intercrop). The mean lupin yield was 30% lower in the intercrop than in the sole crop, but the effect of the addition of triticale on lupin yield differed among sites. At sites S_A and S_C, two sites with low-to-medium lupin yields, the lupin grain yield tended to be higher in the intercrop than in the lupin sole crop (Figure 1.7 A).

When considering total grain production, intercropping produced significantly more grain than did lupin sole cropping (+37%, mean: 383.7 g.m⁻², minimum: 67.9 (S_H), maximum: 628.3 g.m⁻² (S_G), Table 1.3, Figure 1.7 B). Triticale produced on average 205.6 g.m⁻² grain (minimum: 28.1 (S_H), maximum: 485 (S_F)), *i.e.*, a similar yield as that of lupin in the intercrop (179.0 g.m⁻², $t_{11}=-0.6$, $P=0.6$). Triticale grain had a mean protein concentration of 10.0%. At two of the three sites where the lupin grain yield was less than 100 g.m⁻² in the sole crop, the addition of triticale allowed a total production of more than 250 g.m⁻² grain (S_A and S_B, Figure 1.7 A, Figure 1.7 B). On average, the total protein yield of the intercrop did not significantly differ from that of the lupin sole crop (Table 1.3), but differences across sites were recorded (Figure 1.7 C). The reduction in protein production due to intercropping was highest at the site with the highest lupin yield in the sole crop (S_L, -103 g.m⁻²), as triticale protein production could not compensate for the reduction of protein-rich lupin grain production. However, in S_C, the intercrop produced 43 g.m⁻² more protein than did the lupin sole crop. In the intercrop, lupin represented on average 47% of grain yield and 76% of protein yield. At 3 sites, the lupin yield did not differ between the intercrop and sole crop, but the total intercrop yield was significantly higher than the lupin sole crop yield. At 4 sites, the lupin yield was significantly lower in the intercrop than in the lupin sole crop, but the intercrop total yield did not differ from the lupin sole crop yield. The total grain and protein production values varied less across the 12 site-years in the intercrop than in the lupin sole crop (Table 1.3).

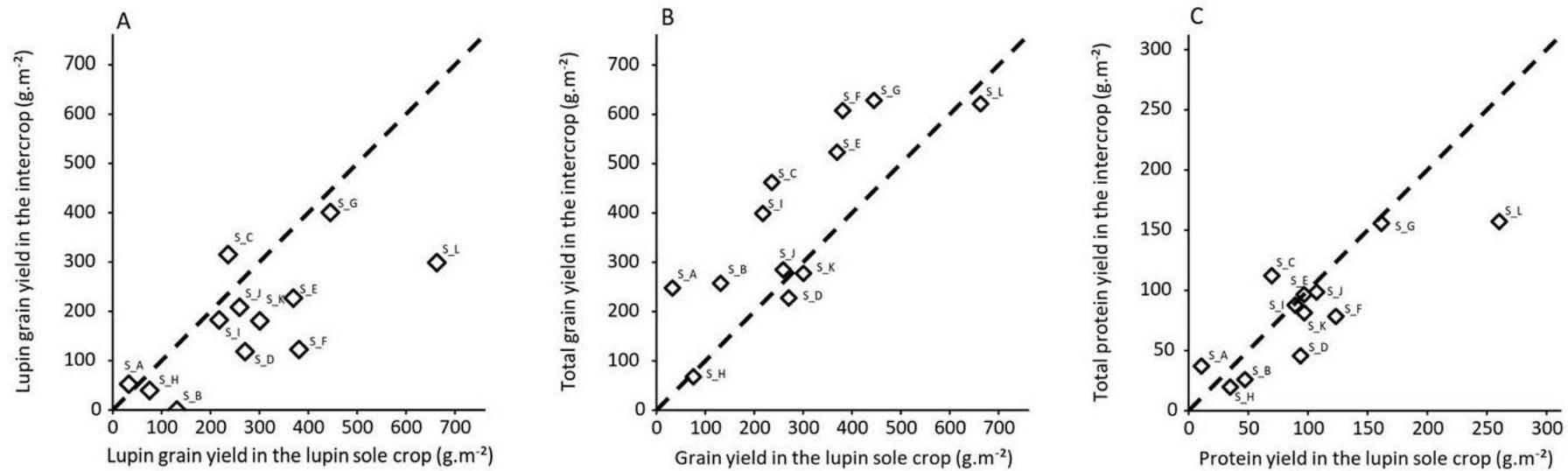


Figure 1.7: Comparison of production performances in the lupin sole crop and in the intercrop

A. Lupin grain yield in the intercrop vs. lupin grain yield in the lupin sole crop.

B. Total grain yield in the intercrop vs. lupin grain yield in the lupin sole crop.

C. Total protein yield in the intercrop vs. protein grain yield in the lupin sole crop.

Text next to the points identifies the study sites.

3.2.2. Effects of interspecific interactions on intercrop productivity

Lupin plant density after winter varied across sites, ranged from 3.7 (S_B) to 40.8 (S_D) plants.m⁻², and was not affected by cropping strategy ($P=0.4$). However, at site S_B, the lupin density at emergence was lower in the intercrop, and the intercropped lupin density was dramatically reduced by *Botrytis cinerea* during autumn and winter (-82%); the sole-cropped lupin density was also reduced by this disease, albeit to a lesser extent (-46%). The lupin biomass at flowering was correlated with lupin plant density after winter. The correlation was stronger in the intercrop (adjusted $R^2=0.61$, $F_{1,7}=13.5$, $P=0.01$, lupin biomass= $-58.7+9.04$ (lupin density after winter)) than in the lupin sole crop (adjusted $R^2=0.49$, $F_{1,7}=8.9$, $P=0.02$, lupin biomass= $-140+15.2$ (lupin density after winter)). In the intercrop, 77% of differences in lupin grain yield was explained by lupin plant density after winter (adjusted $R^2=0.77$, $F_{1,7}=27.2$, $P=1E^{-3}$, lupin grain yield= $-78.9+10.5$ (lupin density after winter)). At lupin flowering, lupin biomass was significantly lower in the intercrop (Table 1.2) than in the lupin sole crop, indicating that competition by triticale occurred before lupin flowering. At two sites that had a low proportion of triticale DM in the intercrop biomass (S_G and S_C, Figure 1.8), the lupin biomass significantly increased by the addition of triticale ($t_2=-5.0$, $P=0.04$, and $t_2=-14.0$, $P=9E^{-4}$). In the intercrop, lupin had a lower growth rate after flowering compared to the sole-cropped lupin (71% vs. 202%). Compared with that of the lupin sole crop, the lupin grain yield reduction (%) in the intercrop was correlated with the percentage of triticale in intercrop biomass at flowering except for site S_A, where lupin grain yield tended to be higher in the intercrop despite a relatively high triticale proportion in the intercrop biomass (adjusted $R^2=0.61$, $F_{1,9}=16.6$, $P=3E^{-3}$, lupin grain yield reduction (%)= $-154.3+2.53$ (triticale proportion in the intercrop biomass at flowering), Figure 1.8 A). The triticale proportion in the intercrop biomass was independent of the soil available N after winter ($P=0.7$).

The triticale proportion in intercrop grain biomass ranged from 27 to 100% (mean 53.7%). The reduction in protein concentration in the total grain between the lupin sole crop and the intercrop was correlated with triticale percentage in the grain biomass (Figure 1.8 B, adjusted $R^2=0.83$, $F_{1,10}=53.0$, $P=3E^{-5}$, reduction in the protein concentration of the total grain between the lupin sole crop and the intercrop= $-1.98+0.74$ (triticale percentage in the grain biomass)).

The lupin grain number per square metre was significantly decreased by triticale (lupin sole crop: 1058, intercrop: 691, $t_9=-2.8$, $P=0.02$) due to the slight reduction in plants per square metre and mainly due to the reduction in grains per plant (Table 1.3). The lupin thousand kernel weight was higher in the intercrop (273 g) than in the lupin sole crop (256 g, $t_9=4.1$, $P=3E^{-3}$), probably due to a slight compensation of the number of grains per plant.

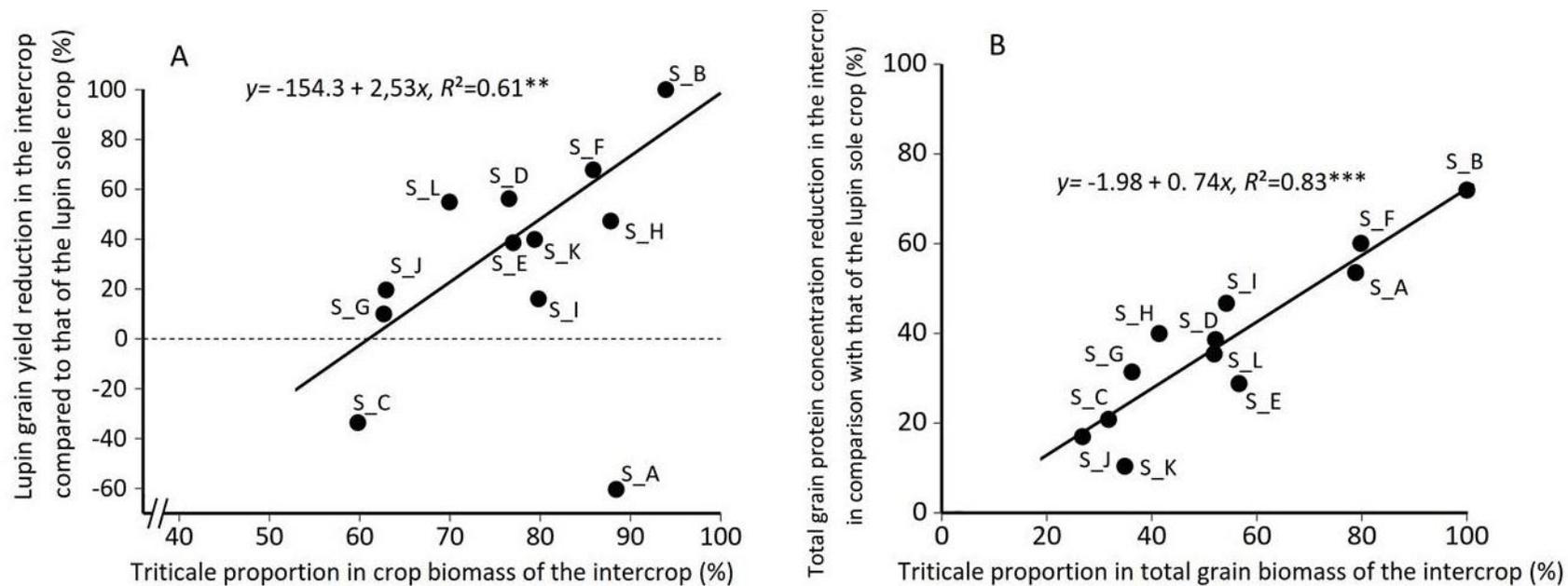


Figure 1.8: Correlations between performances and triticale proportion

A. Correlation between lupin grain yield per cent reduction in the intercrop in comparison with that of the lupin sole crop and triticale biomass percentage in the intercrop at lupin flowering. S_A was not included in the correlation because this site is an outlier for the response of lupin yield reduction to triticale proportion in the intercrop biomass at flowering (Grubbs' test: $U=0.31$, $P=5E^{-3}$).

B. Correlation between total grain protein concentration in the intercrop and the proportion of triticale in the intercrop grain yield.

Text next to the points identifies the study sites.

4. Discussion

Our results showed that the addition of triticale has a great ability to reduce weed biomass in lupin crops while increasing total grain yield and maintaining protein yield. Weed biomass reduction can be explained by the increased crop biomass and mineral soil N uptake through the addition of triticale. Moreover crop biomass, mineral soil N uptake, grain yield and protein yield were more stable in intercrops. Variability in the response of weed control and productivity to intercropping occurred across sites. The variability in site conditions in each study year was as high as the year effect; therefore, no pattern could be associated with a year effect. Effective weed control combined with the maintenance of lupin yield in the intercrop occurred at some sites where the combination of increased total crop biomass and a high proportion of lupin in the crop biomass occurred.

4.1. Weed reduction allowed by the addition of triticale and underlying processes

Weed reduction values were consistently greater than 37% across a wide range of practices, pedo-climatic conditions and weed growth potentials, demonstrating that the addition of triticale at 30% of its recommended density in the sole crop is effective at reducing weed growth until lupin flowering. This finding is in line with previous studies on other intercropping systems. Focusing on intercrops that have a short growing season, Corre-Hellou *et al.* (2011) studied spring pea-barley additive intercrops in which barley was sown at 150 kernels.m⁻² (100:50) in five countries in Europe and obtained a mean WR of 55% at the beginning of pea flowering. Using an additive intercrop design consisting of spring pea and oat (60 kernels.m⁻², 100:20), Gronle *et al.* (2015b) reported WR values of 14% and 27% at the beginning and end of pea flowering, respectively. The higher mean WR (62%) measured at lupin flowering in our study may be due to an even lower weed suppression ability of sole-cropped winter white lupin than that of spring pea due to less early ground cover. This explanation is in line with previous reports in which a substitutive design that consisted of winter pea and triticale (50:50) showed that pea leaf type (and, by extension, ground cover) impacted weeds, as measured WR values of 32% and 71% for a normal-leafed cultivar and a semi-leafless cultivar (less competitive), respectively, were reported (Gronle *et al.* 2014). The winter lupin sowing date is even earlier than that of winter pea, and the addition of a cereal may have a higher potential to suppress weeds throughout a long time period that encompasses autumn, winter and spring. Using experiments conducted on mostly substitutive spring and winter cereal-pea and cereal-faba bean intercrops in organic agricultural systems in France and in Denmark, Bedoussac *et al.* (2015) obtained a mean WR value of 74% at crop maturity; this value was higher than that measured in our study, likely due to the higher weed seed bank levels generally present in organic fields and the absence of curative weed control measures. Weed biomass decrease due to intercropping is highest when the legume sole crop is overcome the most by high weed biomass but lower when the weed biomass is low (*e.g.*, Gronle *et al.*, 2014).

Weed growth in winter white lupin seems to utilize an available ecological niche related to the low growth rate of lupin until flowering. The addition of triticale in lupin occupied this niche; this occupation

strongly and systematically increased crop weed suppression before flowering. Intercropping allowed attaining crop biomass levels that ensure high weed control; however, this high crop biomass was rarely observed in lupin sole crops and is consistent with the finding that triticale can particularly compensate for the low competitive ability of a legume crop cultivar that produces low levels of crop biomass (Gronle *et al.*, 2014). The less competitive a legume sole crop is, the more the addition of a cereal facilitates weed suppression.

In the lupin sole crop, mineral soil N not used by lupin was taken up by weeds, whereas in the intercrop, triticale took up a large amount of mineral soil N to the detriment of weeds. Cereals have a higher soil N demand than legumes, and this demand is often associated with rapid root growth and a dense root system (Jensen, 1996b, Andersen *et al.*, 2004, Corre-Hellou *et al.*, 2007). This was the case before spring, as the intercrop after winter had a lower soil mineral N content than did the lupin sole crop. Hauggaard-Nielsen *et al.* (2001a) also associated a lower early mineral soil N content under a spring pea-barley intercrop with barley soil N uptake and lower weed growth than under a sole-cropped legume. Integrating a cereal into a legume crop can result in the use of mineral soil N to produce cereal grain instead of weed biomass (Hauggaard-Nielsen *et al.* 2001a). Lupin took up much less soil mineral N in the intercrop than in the lupin sole crop due to the combined effects of higher %Ndfa and lower biomass, mitigating the effects of triticale soil mineral N uptake. Hauggaard-Nielsen *et al.* (2008) also reported that grain legumes accumulated less soil N when intercropped than was expected from sole crop uptake.

Both in the lupin sole crop and in the intercrop, crop mineral N uptake better explained the differences in weed biomass across sites than did crop biomass. However, the results of comparisons between weed biomass in the lupin sole crop and in the intercrop at each site showed that WR was related more to intercrop biomass gain than to crop mineral N content gain. N is mobile in the soil and thus is probably available to cereal roots rather early in the season regardless of plant cover homogeneity, whereas early light interception depends more on sowing patterns (Schwinning and Weiner, 1998; Weiner *et al.*, 2001). Sowing the triticale in alternating rows decreases heterogeneity of ground cover by filling wide inter-row space of the lupin sole crop. Thus, the increase in spatial homogeneity due to intercropping could more strongly impact weed suppression via aboveground competition for light than via competition for N (suggested by Weiner, 2001). Compared with those of crop N uptake gain, the higher effect of crop biomass gain may therefore be because intercropping increases the crop spatial homogeneity in comparison to the sole crop sowing design. Despite not being measured, competition for light is assumed to be a key mechanism in the higher competitive ability of the intercrop than of the lupin sole crop, as observed in other intercropping systems (Abraham and Singh, 1984). The influence of the intercrop on increased cover homogeneity is confirmed by the fact that on the five sites with highest WR, intercrops were sown with triticale and lupin on alternate rows (Table 1.1).

Lupin and triticale differ in their growth dynamics, and two contrasting periods were observed in the long crop cycle; the limit was the time of lupin flowering. Until lupin flowering, lupin had a low biomass production, which favoured weeds in the lupin sole crop because the weeds could develop virtually without crop competition during autumn and winter and could gain an initial advantage over lupin during the first

growing period. Triticale had high biomass production during the initial growth stages. As reported in spring barley and pea (Bellostas *et al.*, 2003; Andersen *et al.*, 2004), the maximum growth rate of the cereal occurred before that of the grain legume. The poor competitive ability of lupin was also observed in the intercrop, in which the proportion of triticale in the crop biomass at lupin flowering was 77%, despite the sowing design maintaining lupin sole crop density and adding 30% of triticale sole crop density. This finding is in line with previous reports showing both the lack of competitive ability of lupin against partner crops and weeds (Kruidhof *et al.*, 2008, Strydhorst *et al.*, 2008c) and the dominance of cereals in cereal-legume intercrops (Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2001a).

Beginning at lupin flowering, the lupin growth rate strongly increased, whereas the triticale growth rate strongly decreased. The clearly offset period of maximum growth rate and opposite growth patterns between lupin and triticale may allow temporal complementarity of resource use. In our study, compared with winter legume sole cropping, intercropping with triticale reduced weed growth before flowering but not after flowering; this phenomenon was also reported using substitutive winter pea-triticale intercropping (Gronle *et al.*, 2014). The high variability in WR at maturity can be explained by the different weed biomass levels at lupin flowering and weed species complexes encountered in the field network. At several sites where weed biomass at lupin flowering was high and especially in the lupin sole crop, autumnal weeds formed a dense cover that may have prevented the emergence and growth of spring weeds. Therefore, weed density and flora composition at lupin flowering may have interacted with the effects of triticale on weed growth after lupin flowering.

4.2. Productivity of intercropping compared to lupin sole cropping

This study confirmed the high potential of lupin to yield large amounts of grain and protein both in sole cropping and in intercropping systems, and the protein yields of sole-cropped lupin were similar to those achieved by narrow-leafed lupin, pea and faba bean in a three-year study (Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2008). Our lupin intercrop protein yields were higher because they were less reduced by intercropping. The triticale weed suppression effect was associated with valuable grain yield production. Although triticale reduced the lupin growth and yield, triticale grain production more than compensated for lupin grain yield loss; this phenomenon is generally observed in grain legume-cereal intercrops (Bedoussac and Justes, 2010b; Pelzer *et al.*, 2012; Bedoussac *et al.*, 2015). The mean lupin yield reduction by triticale (30%) was lower than that obtained by Hauggaard-Nielsen *et al.* (2008) using a 50:50 substitutive design with narrow-leafed lupin and spring barley during a three-year period, during which intercropping reduced the lupin grain yield by 62%. It is likely that the L100:T30 additive design used in our study better maintains lupin yield than does a balanced substitutive design and still allows satisfactory cereal production. In our study, lupin compensated for the reduced soil N availability and fulfilled its N requirements by increasing the proportion of N derived from fixation; this mechanism is in agreement with the results of numerous studies (Jensen, 1996b; Andersen *et al.*, 2004; Corre-Hellou *et al.*, 2006; Hauggaard-Nielsen *et al.* 2009; Naudin *et al.*, 2010). However, the lupin biomass decreased, hence the reduced total N amount in lupin. Lupin suffered more from competition from both residual weeds and triticale in the intercrop than from weeds in the sole crop. The sites S_I and

S_A showed promising results: despite triticale proportions in the intercrop biomass being higher than 80%, lupin yield was little decreased at S_I and even increased at S_A. The reasons for these results are not clear, but they may have been in part caused by the sowing design, in which lupin and triticale were not sown in the same rows (Yunusa, 1989 ; Kristensen *et al.*, 2008). However, S_A showed low lupin yields in both the sole crop and intercrop.

A high level of triticale biomass at lupin flowering was probably needed to produce significant triticale grain yield (Xie *et al.*, 2016) but may be unwanted if lupin yield is favoured over triticale yield. The lupin growth after flowering was rapid but most likely decreased due to the high biomass of triticale and/or weeds already present at lupin flowering.

Willey (1979) reported that the growth of species sown in intercrops at the same density as that of sole crops is always less than the growth the sole crop. This phenomenon shows that full complementarity between intercropped species cannot be achieved. Lupin-triticale intercropping is a system in which the crop producing favoured yield lets the companion crop have an initial advantage. This phenomenon is not ideal but seems inevitable when the main species exhibits slow early growth, as observed in grain legumes. In our study, this effect may have been further enhanced by the particularly mild autumn and winter during both study years. A lower temperature during crop establishment and early growth would probably have mitigated the cereal growth and dominance in the intercrop.

Grain yield variability across a wide range of situations was lower when considering total intercrop yield rather than lupin sole crop yield. This result is consistent with previous results on both spring intercrops (Jensen, 1996b) and winter intercrops (Naudin *et al.*, 2009) but contrasts with those of Hauggaard-Nielsen *et al.* (2008), who reported no yield stability differences between narrow-leafed (spring) lupin-barley intercrops and narrow-leafed lupin sole crops. The higher yield stability measured in this study remains high and needs to be assessed in long-term studies. It could be a decisive argument for some farmers who could decide to replace lupin sole crop with lupin-cereal intercrop or start to grow lupin using the intercrop strategy.

4.3. Perspectives for the use of lupin-based intercrops

The diversity across sites showed that the measured performances in terms of grain yield, protein yield and WR occurred regardless of soil conditions such as soil texture and available mineral N at sowing. The results of the site comparisons indicated that intercropping is fully profitable and can maintain lupin yield when a high density of lupin plants after winter can be achieved, *i.e.*, when lupin density at emergence is sufficient and not overly reduced during winter. Pest and disease observations suggested that intercropping increased the total plant cover density without increasing susceptibility to pests and diseases, unlike that generally observed in the sole crops, with the exception of one site (*Botrytis* on S_B). The presence of various weed floras across sites suggests that the weed control effect of triticale is especially effective against autumnal weeds and in the absence of tall weed species that can overtake triticale. In situations where sole-cropped lupin can perform well (limited biotic and abiotic stresses under a favourable climate, the absence of water logging and the use of pesticides and herbicides, *e.g.*, S_L in our study), adding a cereal will very likely reduce protein yields. However, intercropping has a high potential for lupin growth in

suboptimal conditions that are becoming increasingly frequent and unpredictable due to climate change. Intercropping should also be promoted as a means to limit or forfeit the use of herbicides.

Although the triticale cultivar and density levels used in this study showed good performances, further adjustment of cereal cultivar choice or density fine-tuning is needed, as competition from companion crops on lupin must be reduced. We hypothesize that on two sites, the alternating row design played a role in allowing the competition of triticale against lupin to be lower than that at other sites that had the same level of triticale proportion in the intercrop biomass. Specific experiments are needed to test this crop management strategy. Triticale cultivars or other cereal species with a shorter height after stem elongation may be favourable for lupin yield preservation. Selecting lupin cultivars for traits best adapted to intercropping with cereals could further increase the benefits of this cropping strategy (Hauggaard-Nielsen and Jensen, 2001).

Most farmers and experimenters had no previous experience in lupin intercropping, suggesting that large room for optimization of field choice and management practices exists and that higher performances of the intercrop can be expected. In our field network, sole-cropped lupin management was not optimal since practices adapted to the intercrop were applied to both cropping strategies. The potential of sole-cropped lupin may have been underestimated in this study. If the main objective is to produce proteins, the proportion of lupin in the intercrop grain biomass is even more crucial than if the main objective were to produce grain because of the much higher grain protein concentration in lupin than in cereals. Because a moderate lupin yield reduction can lead to a high protein yield loss, intercropping lupin with triticale does not seem to potentially perform better than sole cropping lupin regarding protein productivity on an area basis. At a broader scale, intercropping could allow an increase in lupin cropping area via increased lupin adoption by farmers due to increased weed suppression and secured global productivity. In this case, lupin intercropped with cereals could significantly contribute to the production of local protein-rich grains in Europe.

L'étude du réseau de parcelles (Chapitre I) a confirmé la faible capacité de contrôle des adventices des cultures pures de lupin blanc d'hiver et la forte variabilité de leur production. Les résultats issus de conditions de culture variées ont démontré que l'intégration d'une céréale dans la culture de lupin augmentait le contrôle des adventices, et plus spécifiquement que la croissance et les prélèvements d'azote avant la floraison du lupin compensaient la faible capacité précoce du lupin à prélever des ressources. L'association lupin-triticales a produit des rendements en grains plus élevés et plus stables que la culture pure de lupin. Le rendement en grains du lupin a été réduit mais la production totale de protéines a été maintenue. Les densités élevées de lupin et le choix d'un dispositif de semis en rangs séparés ont paru favoriser l'obtention des services rendus par la céréale.

Nous avons montré que l'effet compétitif de l'intégration d'une céréale dans une culture de lupin variait au cours du cycle. Une compréhension plus fine de la dynamique de l'acquisition des ressources (azote et lumière) par les cultures est nécessaire pour optimiser les choix techniques de la conduite des associations. Le choix d'espèces et variétés de céréale et de variétés de lupin pourrait de plus modifier les performances de par la modification de la dynamique et du niveau d'acquisition des ressources par les cultures. Ces aspects sont développés dans les deux chapitres suivants.

Chapitre II : L'addition d'une céréale dans une culture de lupin améliore le contrôle des adventices via l'augmentation de l'acquisition des ressources, en particulier au début du cycle.

Ce chapitre correspond à un article en préparation.

Addition of a cereal in a lupin crop increases weed suppression through an increased acquisition of resources especially at the beginning of the crop cycle.

1. Introduction

Grain legumes are known to be weak competitors against weeds when grown as sole crops. Farmers often cite weeds as the main burden in grain legumes. Several studies have demonstrated that grain legume - cereal intercrops (ICs) show a higher weed suppression ability than grain legume sole crops (SCs; literature summarized in Table 0.3 and Figure 0.2). Nevertheless, the factors that promote the greater competitive ability of intercrops compared to legume sole crops are not well known. According to Liebman and Dyck (1993), less weed growth may occur if intercrops are more effective than the sole crops in use of resources. It is likely that cereal-legume intercrops promote the use of the available resources, thus, leaving less opportunity for the establishment and growth of weeds. Nitrogen (N) and light use have often been seen central in the interactions between crops and weeds and between intercropped species. Some authors have studied how weed suppression is affected by an increase in biomass and light interception in intercrops (Abraham and Singh, 1984; Gronle *et al.*, 2014). A more complete soil N exploitation by the co-cultured crops probably may also reduce the competitive ability of the weeds by leaving less N available (Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2001).

Moreover crop species and cultivar choice in the intercrops may affect the weed suppression potential. For instance, grain legume-cereal intercrops with semi-leafless pea vs. normal- leafed pea (Gronle *et al.*, 2014) or different barley cultivars (Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2008) have been shown to differ in weed suppression, but there is still limited understanding of the impact of cultivar choice in weed suppression gain of intercrops over legume sole crops. This study is focused on winter white lupin. Among grain legumes, lupin appears to have the least competitive ability against weeds (Dibet, 2002; Corre-Hellou, 2012). Intercropping with a cereal should have a high potential to overcome low weed suppression ability of winter white lupin while producing valuable grain yield (Chapter I, this thesis). Winter wheat is known to be less competitive than triticale (Bertholdsson, 2011) and could be more suitable than triticale because lupin yield is crucial in the economic profitability of lupin-cereal intercrops. Among winter wheat numerous cultivars show different competitive abilities against weeds (Seavers and Wright, 1999; Kaut *et al.*, 2008) and potentially against lupin. One aim of this study was to assess differences between cereals to test the extent to

which cereal choice can alter weed suppression in intercrops with lupin. Differences in aboveground architecture have been observed among lupin cultivars (Jaingueneau, 2015) which can lead to different competitive abilities against weeds as well as against partner species.

This study aimed at evaluating weed control ability of different lupin and cereal cultivar combinations. Functional traits and species interactions can vary over time, especially during long cycle crops. As outlined by Liebman and Dyck (1993), published results suggest that the assessment of the use of multiple resources required for plant growth throughout the growing season is needed to understand the interactions between intercropped species and weeds. More precise understanding of the dynamics of competition leading to the weed suppression gain of intercrops over sole crops could help do design intercrops with optimized partner combination. Specifically, this study aimed at assessing the different periods when the addition of a cereal in a legume crop leads to a higher use of available resources than the legume sole crop and the differences in traits of the two species that allow the species combination to perform better than sole crops. A field study was conducted over two years to compare the dynamics of resource depletion of winter white lupin sole crops and intercrops with different cultivars and their effects on weed growth.

2. Materials and methods

This materials and methods section describes the experiment studied in 'Chapitre II' and 'Chapitre III'. Some of the measurements described here are used only in one of the two chapters.

2.1. Site description, cultivars and experimental design

The field experiments were conducted at the FNAMS (Fédération Nationale des Agriculteurs Multiplicateurs de Semences) experimental station near Angers, France (47°28' N, 0°23'W) in 2015-2016 and 2016-2017. The 2009-2015 mean annual rainfall is 611 mm, mean annual air temperature 11.6 °C. The weather patterns of the two study years deviated differently from the 2009-2015 average. In the first year of the experiment (2015-2016), cumulated rainfall in January, February and March was especially high (272 mm against 159 mm averaged over the 2009-2015 period; 163 mm in 2016-2017). Temperatures were on average 2.8°C higher and 1.1°C lower than seasonal average in November, December and January in 2015-2016 and in 2016-2017, respectively (Figure 2.1). In 2016-2017, temperature was on average 2.0°C higher than seasonal average in February and March and 2.3°C higher than seasonal average in May and June. The sums of temperatures are expressed as cumulated degree-days from sowing with a threshold of 3°C which is the basis temperature of white lupin (Huyghe, 1991). The sums of temperatures from sowing until the 1st of March reached 974 degree days in 2016 and 642 in 2017. Daily average temperature was below 0°C for one day in 2015-2016 and for 13 days in 2016-2017. The two experimental years will be referred to as 2016 for 2015-2016 and 2017 for 2016-2017.

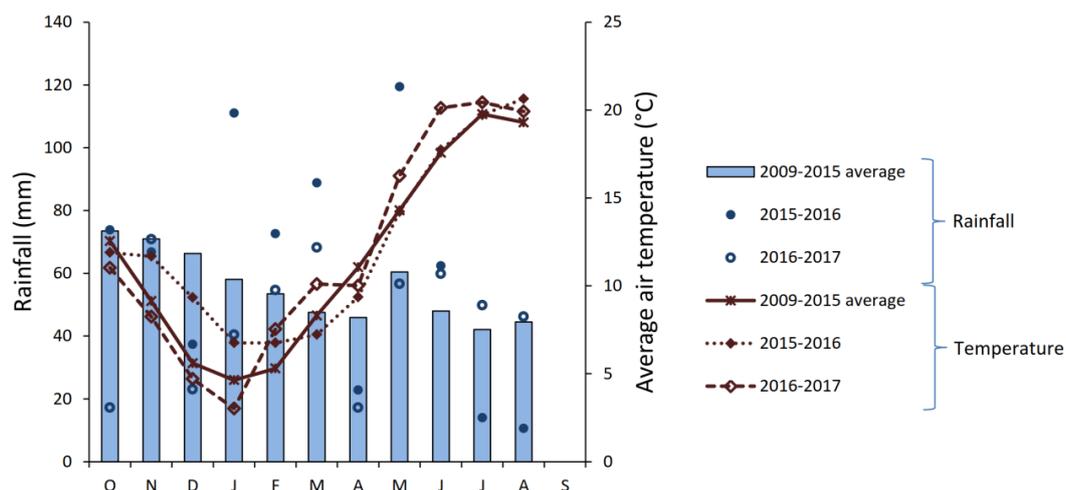


Figure 2.1: Weather data for the two years of the experiment

The soil contained 96.8 and 73.9 kg.ha⁻¹ KCl-extractable inorganic N at 0–90 cm depth at sowing, in 2015 and 2016 respectively. Preceding crops were rapeseed intercropped with frost sensitive legumes for the 2015-2016 and winter wheat for the 2016-2017 experiment.

Two winter white lupin (*Lupinus albus* L.) cultivars (cv. Clovis and cv. Magnus), one winter triticale (*× Triticosecale*; cv. Vuka) and two winter wheat (*Triticum aestivum*) cultivars (cv. Rubisko and cv. Valdo) were grown in 6 intercrops (ICs) corresponding to all combinations of lupin cv. × cereal cv. The two lupin cultivars grown as sole crops (SCs) were included in the experimental design. A triticale sole crop and a bare soil were included as control treatments. The triticale sole crop was used to assess the contrast between treatments including N₂-fixing and non N₂-fixing crops and compare the potential of a sole-cropped cereal in the same conditions as the lupin sole crops and the intercrops. The experiments were arranged in randomized block designs with four replicates.

Table 2.1 : Characteristics of lupin and cereal cultivars.

Species	Cultivar	Cultivar characteristics
Lupin	Clovis (C)	dwarf, determinate, branched, early flowering, with short branches and short mainstem
	Magnus (M)	semi-dwarf, determinate, branched, early flowering with long branches and medium mainstem height
Triticale	Vuka (T)	high, medium high ground cover, disease tolerant
Wheat	Rubisko (R)	short, medium high tillering ability, good ground cover at the end of winter
	Valdo (V)	medium short, medium high tillering ability, upright leaves and low ground cover at the end of winter

Sources: breeders (Jouffray-Drillaud, RAGT, Sem-Partners), technical institutes (Arvalis-Institut du Végétal and ITAB) and chamber of agriculture of Pays de la Loire, Jaingueneau, 2015 and N. Carton, unpublished results.

Cultivars were chosen among the ones ordinarily cropped in Western France. Winter white lupins were dwarf determinate branched cultivars. Cv. (cultivar) Magnus has a slightly greater plant height starting from stem elongation and longer ramifications than cv. Clovis and both are early flowering cultivars (Jaingueneau, 2015, N Carton, unpublished results). Cereal cultivars were chosen for disease resistance and late maturity to coincide with lupin maturity. Grown in sole crop, cv. Valdo has a more erect growth habit than cv. Rubisko, which has more tillering ability and larger leaves leading to a strong ground cover at the end of winter; both are short to medium short, semi-early cultivars. Triticale cv. Vuka is high with a medium ground cover at the end of winter and a relatively high ground cover during stem elongation (Table 2.1). Lupin seeds were inoculated with *Bradyrhizobium lupini* according to commonly recommended practices. Chemically treated seeds were used to secure crop emergence. Chemically active substances were for lupin, WAKIL (cymoxanil, fludioxonil, metalaxyl-M) against anthracnose and PYRISTAR (chlorpyrifos-ethyl) against bean seed fly (*Delia platura* Meigen); for cereals: Gaucho duo FS (prothioconazole and imidaclopride) against fungal diseases and insect pests.

In both years, soil was prepared with a spading machine more than one month before sowing to limit bean seed fly (*Delia platura* Meigen) predation and harrowed three times in 2015 and two times in 2016 for soil fine structuration and false seedbed making. Seeds were sown with a pneumatic precision seed drill. Lupin seeds were sown at 3cm and cereal seeds at 1 cm depth. Sole cropped lupin was sown with 28 germinable kernels.m² and sole cropped triticale with 240 germinable kernels.m².

Lupin - cereal intercrops were sown with the same lupin density as in the sole crop (28 germinable kernels.m²) and with 75 germinable kernels.m² for the cereals, corresponding to an additive design where lupin was sown at the recommended density and cereals at 32% of recommended sowing density in sole crop (L100:C32), except cv. Valdo in 2017, which was sown at a density of 120 germinable kernels.m² (L100:C51) due to germination tests indicating a risk of low emergence rate. In the sole crops and in the intercrops between rows of one species, row width was 35 cm. The two crops of the intercrops were sown in parallel rows at a distance of 17.5 cm from each other. The two species were sown in separated passes: cereals first and lupin second. In 2015, both crops were sown on the 1/10/2015. In 2016, cereals were sown on the 3/10/16 and lupin on the 4/10/16. A white plastic cloth was used from sowing until full emergence to prevent bird damage. Anti-slug was used when needed. The experiments were conducted with no herbicide, no insecticide and no fungicide except the seed treatment. The experiments were rain-fed with no supplemental irrigation and without fertilization.

2.2. Measurements, sampling and analysis

The aboveground parts of lupin, triticale and weeds were harvested six times throughout the crop cycle at the following growth stages (Walker *et al.*, 2011): at the beginning of winter (lupin plants had on average 7 leaves emerged from bud), at the end of winter (lupin plants had bases of several leaves separated from each other), at the beginning of lupin mainstem flowering (first flowers with pointed bud stage), at the beginning of lupin seed filling (on the first inflorescence, green pods with seeds filling 50% of the space between the septa, end of flowering on the second inflorescence level), at the beginning of lupin seed maturing (on the first inflorescence, seeds large and soft, light green coat, green cotyledons) and at crop maturity (lupin seeds hard and harvest ripe on the whole plant, cereals were harvest ripe approximately 10 days before lupin). The plants were harvested in each block in a subplot 0.7 m² at the five first sampling dates and on 1.05 m² at crop maturity. The aboveground dry matter (DM) was determined after oven drying at 70 °C for 48 h. At harvest, lupin fertile stems and cereal spikes were counted and lupin and cereal grain and straw were threshed and then weighed. The thousand kernel weight of a representative grain sample was measured. At the final sampling (crop maturity), lupin fertile stems, which correspond to the inflorescences that produced a minimum of one grain, including the mainstem, were counted on the sampled area. Cereal spikes were counted on the sampled area. At four of the six samplings (beginning of winter, beginning of lupin flowering, beginning of lupin seed maturing and crop maturity) the samples were pooled each across blocks and ground (120-mm mesh netting; “Pulverisette 19” universal cutting mill, “Laborette 27” sampler, and “Pulverisette 14” variable speed rotor mill; Fritsch, Idaroberstein, Germany) for N content measurements. The total N content and ¹⁵N:¹⁴N ratio measurements were performed using a CHN analyser (EA3000; Euro Vector, Milan, Italy) and a mass spectrometer (IsoPrime; Elementar, Hanau, Germany). Crop plant density after emergence and lupin plant density at each plant sampling were recorded. Green leaf area was measured with an area meter (LI-COR LI3100, Lincoln, Nebraska, USA) on 5 randomly taken lupin and cereal plants at 3 of the 6 samplings (beginning of lupin flowering, lupin pod ripening and lupin seed filling) and green leaf weight was related to total plant weight of the sample to calculate Leaf Area Index (LAI). Plant ground cover and light interception were assessed on 1.05 m² plots kept weed-free by hand-weeding throughout the season. Crop ground cover was measured at the beginning of winter in 2015-2016 and at the beginning and at the end of winter in 2016-2017 with pictures taken 1 m above the ground and analyzed with image software ImageJ 1.49 (Schindelin *et al.*, 2015). Crop light interception was measured at following samplings until lupin seed filling with Sunscan SS1 Canopy analysis system (Delta-T Devices, Burwell, England), one data consisting in the average of three measurements made parallel to the rows. Crop light interception % was calculated from the difference between simultaneous light flux measurements above the canopy and at ground level. At all samplings, lupin and cereal maximal plant height were measured on 8 randomly chosen plants per plot. The mineral soil N content of representative soil samples from a 0-90-cm depth at sowing, with a segmented flow analysis (Skalar Analytical B.V., Breda, Netherlands) which enables the determination of nitrate and ammonium contents by extraction with KCl (ISO, 2005). Important pests and diseases were monitored throughout the cropping season and main weeds species were monitored at each plant sampling.

2.3. Calculations and statistics

A weed suppression (WS) index was used to characterize the ability of the crops to suppress weeds. A bare soil treatment was used as reference for weed potential in the calculation. However weed biomass in the lupin sole crops was higher than in the bare soil in three situations, so weed potential was estimated in each block on the treatment showing the highest weed biomass. WS thus compared weed biomass in the considered treatment to the treatment of the same block where weed biomass was the highest. It was determined according to the following equation:

$$WS = 100 \times (\text{weed DM in the reference} - \text{weed DM in the considered treatment}) / (\text{weed DM in the reference})$$

The percentage of accumulated N derived from the air (%Ndfa) in lupin was determined at the end of winter, at the beginning of lupin flowering, and at the beginning of lupin seed maturing using the ^{15}N natural abundance method (Amarger *et al.*, 1979). Neighboring cereals served as the non-fixing reference in the calculation. The following equation was used:

$$\%Ndfa = 100 \times ((\delta^{15}\text{N}_{\text{legume}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{reference}}) / (\beta\text{fix} - \delta^{15}\text{N}_{\text{reference}}))$$

where $\delta^{15}\text{N}_{\text{legume}}$ and $\delta^{15}\text{N}_{\text{reference}}$ are the natural ^{15}N enrichment values of the legume and cereals, respectively. The β -values for lupin (“ βfix ”) were derived from the minimum values attained by lupin $\delta^{15}\text{N}$ at each sampling date (averaged over the two years: -0.50 at the end of winter, -1.20 at the beginning of lupin flowering and -0.99 at the beginning of lupin seed maturing).

For biomass and variables related to resource capture, increases in the intercrops compared to the lupin sole crops (calculated as variation percentage) and cereal/lupin ratio were calculated with data averaged over the blocks. Sole-cropped triticale was used as a reference and was not included in the statistical analyses. Analyses of variance (ANOVA) were used to compare among years and among treatments. We considered two factors : lupin cv. and cereal cv., and the year factor.

The year effect was assessed with three-way ANOVAs (lupin cv. * cereal cv. * year + block, $\alpha = 0.05$). For some variables, the effect of year interacted with the other factors so it was decided to further analyse the years separately (lupin cv. * cereal cv. + block). Treatment means were compared using the function `lsmeans` (R package ‘`lsmeans`’, which uses Tukey’s HSD) to determine which treatments were significantly different. Shapiro’s test was used to test for the normality and homoscedasticity of model residues and Breusch-Pagan and observation of model residuals vs. fitted values plot were used to test for the homoscedasticity of model residues. For variables where model residuals did not show normality or homoscedasticity, the data were transformed using the best function as determined by the Box-Cox procedure (Box and Cox, 1964). We used linear regressions to assess correlations between variables. A principal component analysis using PCA function from R package ‘`FactoMineR`’ was used to highlight related variables explaining weed biomass and to compare treatments according to combinations of these variables. Separate linear regressions were used to assess relationships between variables. All statistical analyses were performed using R software version 3.3.2 (RCore, 2016-10-31).

3. Results

3.1. Effect of the addition of triticale on crop biomass and ability to acquire light and nitrogen compared to lupin sole crop

3.1.1. Crop growth

Sole-cropped lupin had a similar growth dynamic in both years. It showed a slow early growth in both years, with lupin biomass under 25 g.m^{-2} at the end of winter (Figure 2.2 A and C). Lupin biomass reached 164 g.m^{-2} in 2016 and 175 g.m^{-2} in 2017 at the beginning of lupin flowering. In the lupin sole crops, the maximum biomass reached 660 g.m^{-2} in 2016 and 666 g.m^{-2} in 2017. There were no differences between cv. Clovis and cv. Magnus in 2016 and cv. Magnus had a higher biomass than cv. Clovis in 2017 after lupin flowering.

Addition of cereals in lupin led to higher crop biomasses than sole-cropped lupins starting from the beginning of winter and until seed filling in 2016, and until the beginning of lupin flowering in 2017 (Figure 2.2 A and C). During the winter, crop biomass was multiplied by three by the addition of the cereal. The effect of cereals on crop biomass was the highest with triticale in both years. Triticale increased crop biomass more than the two wheat cultivars at the end of winter and at the beginning of lupin flowering in 2016 and from the beginning of lupin flowering to the beginning of seed maturing in 2017 (Figure 2.2 A and C). In 2017, the biomasses of intercrops including wheat were not higher than the biomasses of lupin sole crop at the end of crop cycle. In 2016 there was no effect of lupin cultivars whereas in 2017 treatments including cv. Magnus had higher crop biomasses than treatments including cv. Clovis.

3.1.2. Ground cover, LAI and light interception

Crop ground cover was low in sole-cropped lupins at the beginning of the crop cycle (less than 20% during the winter). At the beginning of lupin flowering, lupin sole crop reached only a LAI of 1.3. The level of 50% of light interception was reached only at the end of lupin flowering (between the beginning of lupin flowering and the beginning of lupin seed filling) in 2016 (Table 2.2). In 2017, sole-cropped lupins had a faster increase in light interception than in 2016 and reached 50% before the beginning of flowering. Maximal % of light interception was observed at the beginning of lupin seed filling and reached 90.5 % in 2016 and 98% in 2017. In 2017, cv. Magnus had a higher LAI and a higher ability to intercept light than cv. Clovis at the beginning of flowering.

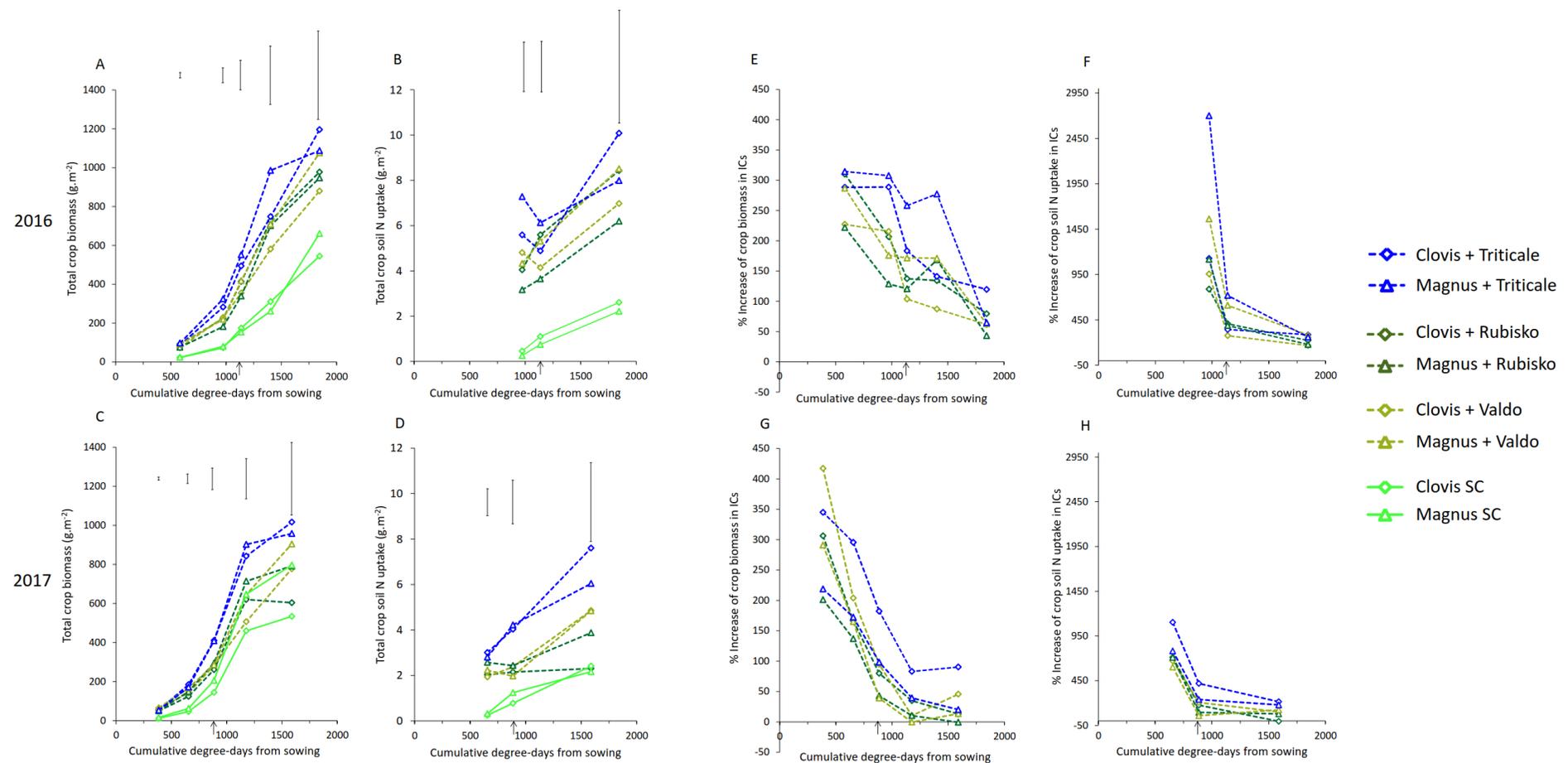


Figure 2.2 Dynamics of total crop biomass, total crop soil N uptake and % of increase of crop biomass and crop soil N uptake in the intercrops compared to the lupin sole crops in the two years. Vertical bars represent Tukey's HSD. Arrows represent the beginning of lupin flowering.

In both years, addition of a cereal increased crop ground cover in the beginning of the crop cycle (Table 2.2). At the beginning of winter, ground cover was multiplied by four in intercrop compared to lupin sole crop. LAI and light interception were higher in intercrops in comparison to lupin sole crops until the beginning of lupin flowering.

At the beginning of lupin seed filling, all treatments intercepted more than 85% of the available light and addition of cereals did not provide any enhancement of light interception. In 2016, this was the case at the beginning of lupin seed maturing as well, but not in 2017, where crop light interception decreased and where some intercrops had higher levels of light interception than the lupin sole crops.

3.1.3. Soil N acquisition

Nitrogen derived from the soil accumulated in aboveground biomass of lupin sole crop reached on average 2.65 g.m^{-2} . In both years, sole-cropped lupins took up less than 0.5 g.m^{-2} N from the soil before the end of winter, on average 0.24 g.m^{-2} *i.e.* 8.1 mg N per plant. They took up less than 1.25 g.m^{-2} before the beginning of flowering (Figure 2.2 B and D). There were no differences between the two cultivars. Before the end of winter, sole-cropped triticale took up on average 34.9 mg N per plant, *i.e.* 6.5 g.m^{-2} (data not shown). Soil N accumulated by intercrops reached on average 5.4 g.m^{-2} . In both years at the beginning of winter, all intercrops had a much higher crop soil N uptake (on average 3.65 g.m^{-2}) than to lupin sole crops (on average 0.32 g.m^{-2}) (Figure 2.2 B and D). In 2016, the difference between intercrops and sole crops for soil N uptake was maintained until the beginning of seed maturing for all cereals. In 2017, it was the case for triticale and wheat cv. Valdo, but not for intercrops containing wheat cv. Rubisko which did not lead to a higher soil N uptake than lupin sole crops. In the Intercrops, triticale took up 61.2 mg N per plant, *i.e.* 4.5 g.m^{-2} . The wheat cultivars took up on average 39.3 mg N per plant, *i.e.* 2.9 g.m^{-2} .

3.1.4. Increase in resource uptake related to the addition of cereals

When comparing the intercrops with the corresponding lupin sole crops throughout the crop cycle, the relative increase in the variables related to crop growth and resource uptake allowed by addition of cereals was the highest in the first part of the crop cycle and showed a decreasing trend with time (Figure 2.2 E, F, G and H, Table 2.2). The relative increase of crop biomass allowed by addition of cereals was strongest at the beginning of winter where intercrop biomasses were 286% higher than pure lupin biomass (Figure 2.2 E and G). This figure was 205% at the end of winter and decreased with time, at a stronger rate in 2017 than in 2016. Crop mineral soil N uptake was the variable which was increased the most by intercropping compared to the corresponding lupin sole crops (Figure 2.2 F and H). In 2016, at the end of winter, intercrop soil N uptake was on average 1376% that of the corresponding lupin sole crop and this figure was 764% in 2017. The addition of cereals led to an average crop soil N uptake gain compared to lupin sole crops of 3.3 g.m^{-2} at the end of winter, 2.9 g.m^{-2} at the beginning of lupin flowering and 4.1 g.m^{-2} at the beginning of lupin seed maturing. At the beginning of winter, crop ground cover of intercrops was increased at least by 180% and on average by 338% compared to that of the lupin sole crops (Table 2.2). The relative increase in light interception was 55 % at the beginning of lupin flowering and this percentage decreased with time after flowering (Table 2.2).

Table 2.2 : Dynamics of crop ground cover, crop light interception and crop LAI in the two years.

2016	Beginning of winter		End of winter		Beginning of lupin flowering				Beginning of lupin seed filling				Beginning of lupin seed maturing			
	Crop ground cover (%)		Crop light interception (%)		Crop light interception (%)		Crop LAI		Crop light interception (%)		Crop LAI		Crop light interception (%)		Crop LAI	
Clovis+Rubisko	44.43	a 256	71.16	a 100	81.85	a 112	2.04	abc 32	92.39	a 5	3.51	a 26	88.21	a -3	1.69	a -14
Clovis+Valdo	44.34	a 255	76.56	a 116	77.44	ab 100	2.05	abc 33	88.76	a 0	2.51	a -10	88.18	a -3	1.72	a -12
Clovis+triticale	43.67	ab 250	78.26	a 120	82.83	a 114	2.34	ab 52	91.26	a 3	2.63	a -5	89.57	a -2	1.33	a -32
Clovis	12.48	c	35.51	b	38.63	d	1.54	bc	88.37	a	2.78	a	91.29	a	1.95	a
Magnus+Rubisko	36.09	b 180	61.18	a 76	58.27	bc 39	1.90	abc 29	85.62	a -6	3.92	a 49	85.99	a -5	2.33	a -20
Magnus+Valdo	43.08	ab 234	72.98	a 110	79.99	a 91	2.13	abc 45	91.53	a 0	2.85	a 8	88.91	a -1	2.03	a -30
Magnus+triticale	47.70	a 270	82.65	a 138	86.50	a 107	2.54	a 73	92.43	a 1	3.12	a 19	89.11	a -1	1.72	a -41
Magnus	12.88	c	34.68	b	41.82	cd	1.47	c	91.17	a	2.63	a	90.12	a	2.91	a

2017	Beginning of winter		End of winter		Beginning of lupin flowering				Beginning of lupin seed filling				Beginning of lupin seed maturing			
	Crop ground cover (%)		Crop ground cover (%)		Crop light interception (%)		Crop LAI		Crop light interception (%)		Crop LAI		Crop light interception (%)		Crop LAI	
Clovis+Rubisko	22.20	a 426	43.05	c 192	80.83	bc 24	1.41	ab 34	97.00	b -1	2.16	bc 6	66.98	bcd 8	0.35	a 5
Clovis+Valdo	29.57	a 601	41.82	c 184	77.76	c 19	1.60	ab 51	98.05	ab 0	1.86	c -9	74.16	ab 20	0.36	a 7
Clovis+triticale	25.03	a 493	57.38	a 289	86.34	ab 32	2.00	a 89	97.41	ab 0	2.18	abc 6	74.59	ab 20	0.56	a 66
Clovis	4.22	b	14.74	d	65.33	d	1.06	b	97.82	ab	2.05	c	61.99	d	0.34	a
Magnus+Rubisko	25.42	a 364	45.71	bc 138	87.46	ab 9	1.80	ab 21	98.81	ab 0	2.51	abc -17	68.96	abcd 9	0.50	a -2
Magnus+Valdo	29.18	a 432	40.06	c 108	82.78	abc 3	1.87	ab 26	99.06	ab 0	2.64	abc -12	72.13	abc 14	0.58	a 13
Magnus+triticale	21.55	a 293	54.98	ab 186	89.33	a 11	2.08	a 40	98.54	ab -1	3.11	ab 3	78.83	a 25	0.39	a -24
Magnus	5.48	b	19.23	d	80.51	bc	1.49	ab	99.14	a	3.01	a	63.16	cd	0.51	a

Different letters indicate significantly different groups within sampling dates and within years (Tukey's HSD, $\alpha=0.05$). Italic numbers represent % of increase of crop ground cover, crop light interception and crop LAI in the intercrops compared to the lupin sole crops.

3.2. Weed growth and weed suppression compared to a bare soil in lupin sole crop and lupin-cereal intercrop all along the crop cycle

Weed biomass showed different levels and dynamics between the two years (Figure 2.3 A and D). Weed biomass on the bare soil reached 750 g.m⁻² in 2017 and 430 g.m⁻² in 2016. At the beginning of winter, weed biomass was higher in 2016 than in 2017 but at the end of winter, weed biomass grew faster in 2017 than in 2016. In 2016, weed flora produced a dense cover in autumn and winter (mainly *Poa annua*, *Juncus bufonius*, *Senecio vulgare* and a high number of other weed species with a much lower density). *Poa* and *Juncus* grew during winter and they were maintained at the end of winter. They produced a “mulch” that seemed to prevent most other species to emerge and grow until the end of the cropping season (exceptions were *Matricaria* spp. and *Conyza sumatrensis*). In 2017, weed population before spring was less dense than in 2016, *Poa annua* and *Vulpia myuros* dominated a less diverse weed flora than in 2016. *Vulpia myuros* dominated weed flora from the beginning of lupin flowering and produced a very dense cover that reached about 90% of the height of the crops.

Weed biomass in lupin sole crops reached on average 219 g.m⁻² in 2016 and 251 g.m⁻² in 2017 at the end of the crop cycle. Weed biomass was reduced by the addition of cereals (triticale or wheat). In 2016, weed biomass was lower in intercrop than in lupin sole crop during the whole crop cycle. In 2017, the differences between intercrops and sole crops were lower and not significant at all stages. Weed reduction by the addition of cereals reached 56 % in 2016 and 29 % in 2017 at flowering.

At the end of the winter and until flowering, lupin sole crop had a very low ability to suppress weeds compared to the bare soil (Figure 2.3 B and E). Weed suppression in lupin sole crops was lower than 20% at lupin flowering in 2016 and in 2017 whereas intercrops suppressed weeds on average by 54% at this stage. Weed suppression increased only after lupin flowering in lupin sole crop and reached a maximum value of 37% in 2016 and 42% in 2017. Intercrops were more suppressive in 2016 than in 2017; lupin sole crops reached the WS level of intercrops at the end of the crop cycle in 2017. There was no effect of lupin cultivar on WS. The addition of triticale tended to reduce more weed biomass than the addition of wheat (average WS: 62% for triticale and 56% for wheat) but the differences were not significant at all stages. The triticale sole crop suppressed 87% of the weed biomass in 2016 and 64% in 2017 (data not shown). Lupin biomass was lower than weed biomass until lupin flowering in sole crop in both years whereas intercrop biomass was higher than weed biomass from the beginning of the crop cycle.

Weeds represented a higher proportion of plant biomass in the lupin sole crops than in the intercrops in both years throughout the crop cycle except in 2017 in lupin cv. Magnus sole crop at the beginning of lupin seed filling and at the beginning of seed maturing (Figure 2.3 C and F). The proportion of weeds in the lupin sole crops was the highest at the two first sampling dates (68%) and tended to decrease during the rest of the crop cycle.

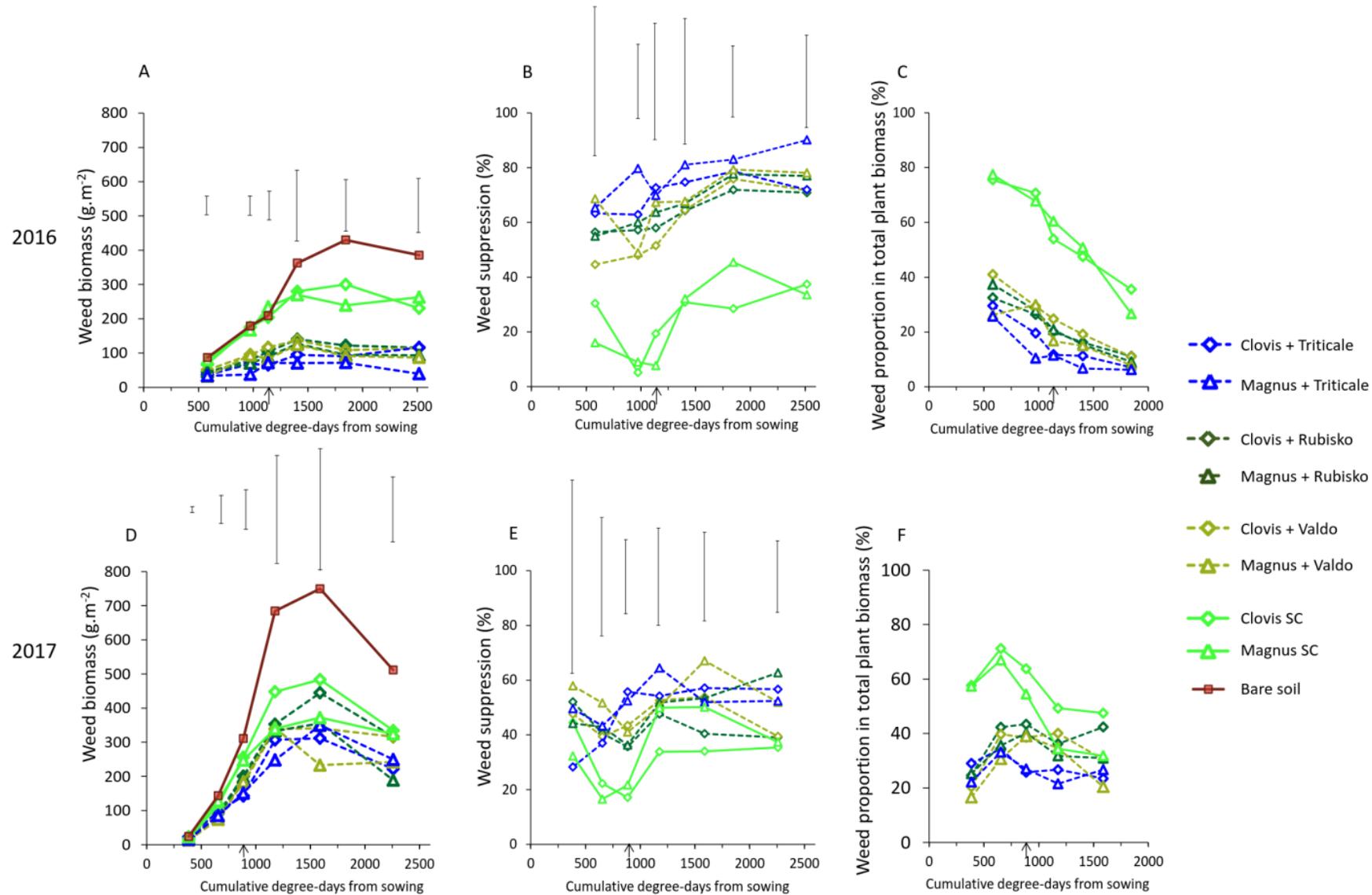


Figure 2.3: Dynamics of weed biomass, weed suppression in the intercrops compared to the lupin SCs (WS) and weed proportion in total plant biomass in the two years. Vertical bars represent Tukey's HSD. Arrows represent the beginning of lupin flowering.

3.3. Weed N acquisition in lupin sole crop and in intercrops

In the lupin sole crops, in 2016 weeds took up less soil mineral N in all the intercrops than in the lupin sole crops from the beginning of winter until seed filling whereas in 2017 this was not the case for all intercrops (Figure 2.4 A and Figure 2.4 C). In the lupin sole crops, the weeds took up soil N left available by lupin. However, taken together, cereals and weeds in the intercrops took up more soil mineral N than weeds in the lupin sole crops in 2016 at the end of winter and at the beginning of lupin flowering (only intercrops including triticale at the beginning of lupin seed maturing) and in 2017 at the end of winter (only intercrops including triticale and wheat cv. Rubisko) at the beginning of lupin flowering (only intercrops including triticale) and not at the beginning of lupin seed maturing.

Weeds represented a higher proportion of plant soil N in the lupin sole crops than in the intercrops at all sampling dates in both years except at the beginning of lupin seed maturing in 2017 where weed proportion in plant soil N uptake in intercrops with wheat cv. Rubisko did not differ from that in lupin sole crops (Figure 2.4 B and D). At the beginning of lupin flowering the weeds contained on average 82% of total plant soil N in the sole crops whereas they contained 39% of total plant soil N in the intercrops. At the end of winter, the proportion of weeds in plant soil N uptake was lower in intercrops including triticale than those including wheat. At the beginning of lupin flowering, it was lower in intercrops including triticale than those including wheat cv. Rubisko in 2016 and it was lower in intercrops including triticale than wheat in 2017. At lupin seed filling, it was lower in intercrops including triticale than those including wheat cv. Rubisko in 2017.

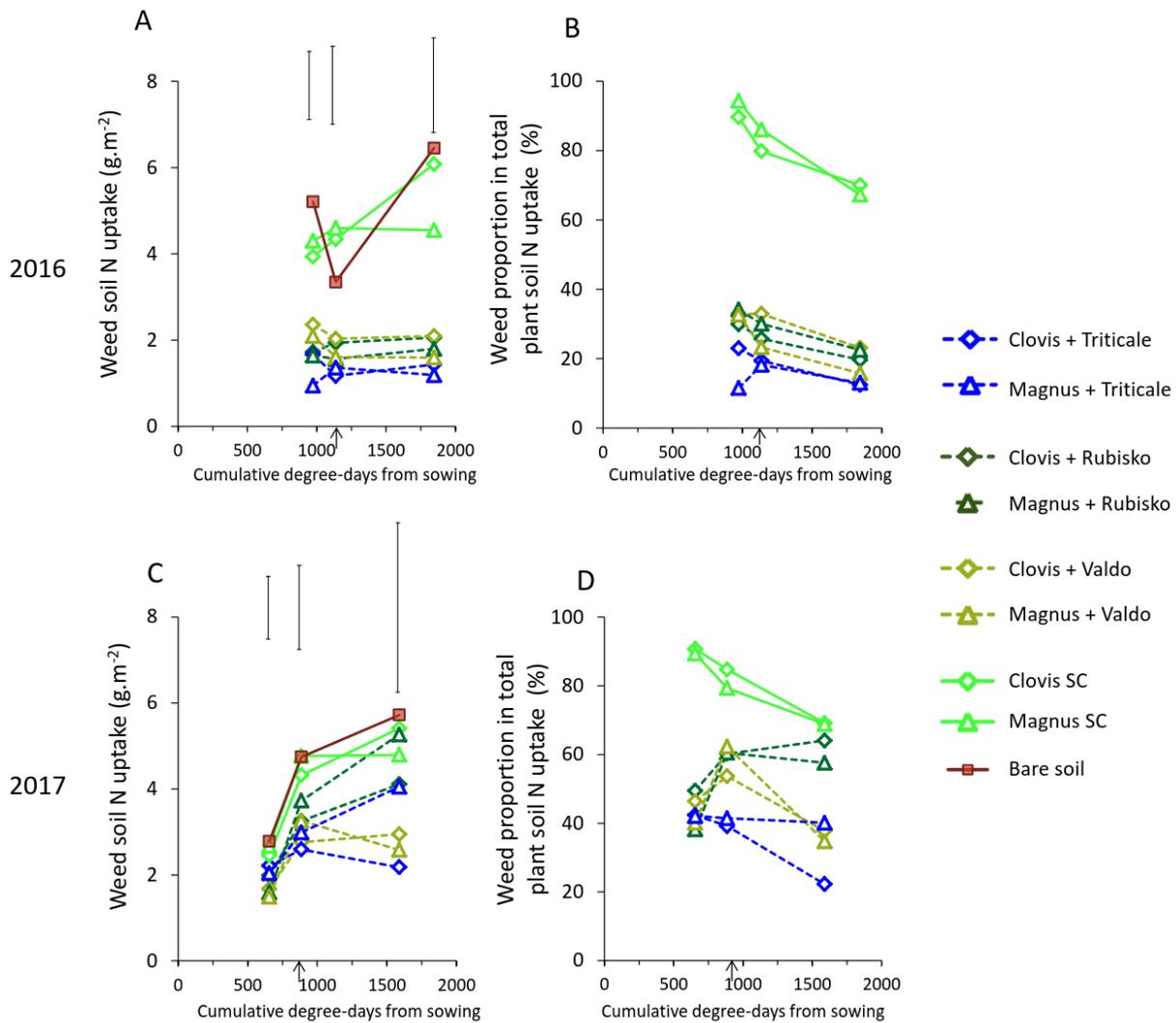


Figure 2.4 : Dynamics of weed soil N uptake and weed proportion in total plant soil N uptake in the two years. A: Weed soil N uptake in 2016; B: Weed proportion in total plant soil N uptake in 2016 ; C : Weed soil N uptake in 2017 ; D : weed proportion in total plant soil N uptake Vertical bars represent Tukey's HSD. Arrows represent the beginning of lupin flowering.

3.4. Correlations between crop growth, resource acquisition and weed biomass

The variables concerning weed and crop biomass, crop LAI and light interception and crop soil N acquisition at different stages were included in a principal component analysis (Figure 2.5). The first two PCs comprised 85% of the total variability. The first principal component (65.28 % of the variability) consisted mostly of the level of weed biomass (from the beginning of flowering to crop maturity) in relation to the different variables relating to crop competitive ability, while 19.72% of the variation, accounted for by the second principal component, was mainly due to differences in weed biomass at the beginning of winter. Crop biomass at each sampling date and crop soil N uptake were correlated together and explained weed biomass starting from the end of winter and for the rest of the crop cycle. (Figure 2.5 A,

Figure 2.6). On the whole, variables related to the interception of light (ground cover, light interception, crop LAI) explained a lower part of the variation in weed biomass than did crop soil N uptake.

The principal component analysis separated treatments and years according to crop competitive ability against weeds (first principal component). The analysis confirmed the strong differences between years for the variables related to crop resource use and weed biomass, with intercrops showing overall higher competitive ability in 2016 than in 2017 (Figure 2.5 B). However, the treatments followed the same trend in both years with the increasing competitive ability ranking lupin sole crops < intercrops including wheat < intercrops including triticale < Triticale sole crop (full density). No clear trend was detected to differentiate wheat cv. Rubisko and Valdo. There was a much stronger difference between lupin sole crops and intercrops including wheat in 2016 than in 2017. The difference between lupin cv. Clovis and Magnus was expressed only in 2017, with cv. Magnus more competitive than cv. Clovis, especially in the lupin sole crops and in the intercrops with wheat. In 2016, early weed biomass was high especially in the lupin sole crops.

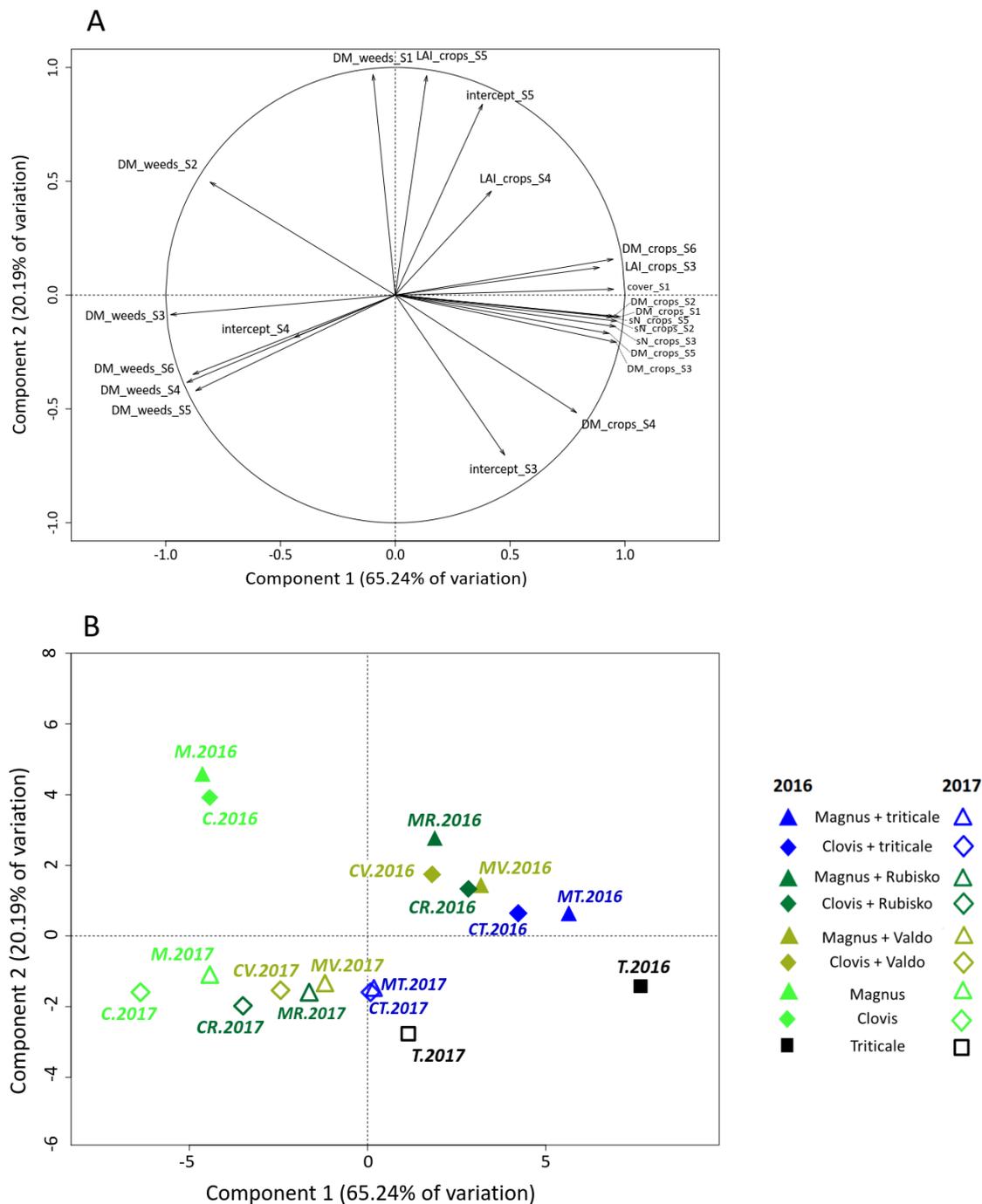


Figure 2.5: Principal component analysis.

A: Correlation circle of variables. B: correlation plot of treatments

DM_crops_S1: crop biomass at the beginning of winter; DM_weeds_S1: weed biomass at the beginning of winter; cover_S1: crop ground cover at the beginning of winter; DM_crops_S2: crop biomass at the end of winter; DM_weeds_S2: weed biomass at the end of winter; sN_crops_S2: crop soil N uptake at the end of winter; DM_crops_S3: crop biomass at the beginning of lupin flowering; DM_weeds_S3: weed biomass at the beginning of lupin flowering; LAI_crops_S3 : crop leaf area index at the beginning of lupin flowering; intercept_S3: proportion of incident light intercepted by the crops at the beginning of lupin flowering; sN_crops_S3: crop soil N uptake at the beginning of lupin flowering; DM_crops_S4: crop biomass at the beginning of lupin seed filling; DM_weeds_S4: weed biomass at the beginning of lupin seed filling; LAI_crops_S4 : crop leaf area index at the beginning of lupin seed filling; intercept_S4: proportion of incident light intercepted by the crops at the beginning of lupin seed filling; DM_crops_S5: crop biomass at the beginning of lupin seed maturing; DM_weeds_S5: weed biomass at the beginning of lupin seed maturing; LAI_crops_S5: crop leaf area index at the beginning of lupin seed maturing; intercept_S5: proportion of incident light intercepted by the crops at the beginning of lupin seed maturing; sN_crops_S5: crop soil N uptake at the beginning of lupin seed maturing; ; DM_crops_S6: crop biomass at maturity; DM_weeds_S6: weed biomass at maturity

Crop soil N uptake and weed biomass were highly correlated ($R^2 = 0.75$) at the end of winter (Figure 2.6). Lupin sole crops accumulated a very low amount of soil N and weed biomass in lupin sole crops reached a similar level than in the bare soil. Lupin low ability to suppress weeds was correlated to lupin low soil N uptake. Intercrops allowed a higher soil N uptake and higher weed suppression. The addition of triticale tended to increase more soil N uptake and to decrease more weed biomass than the addition of wheat. The triticale in the intercrops, which was sown with a density of 30% of that in the triticale sole crop used as control, took up on average 67 % of the amount of N taken up by triticale sole crop.

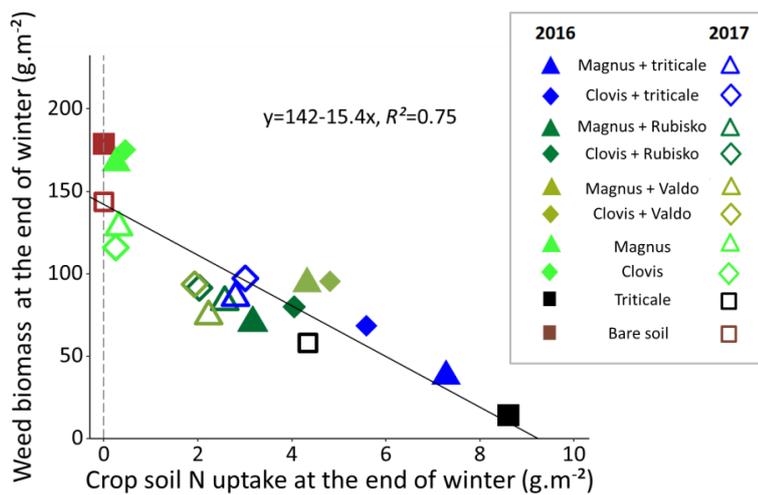


Figure 2.6 : Correlation between crop soil N uptake at the end of winter and weed biomass at the beginning of lupin seed maturing, $F_{1,18} = 53.96$; $p = 8E^{-07}$

Crop biomass at the end of winter explained 70% of the variability of weed biomass at the end of the crop cycle (Figure 2.7 A). A crop biomass higher than 200 g.m⁻² at the end of winter guarantees a high weed control during the rest of the crop cycle. This level was never reached in sole crop. The addition of triticale increased more the probability to reach this level than the addition of wheat. Crop soil N uptake at the end of winter explained a lower proportion of weed biomass at the end of the crop cycle (61%; Figure 2.7 B). Soil N uptake was determinant at the beginning of the crop cycle but light interception also had a major effect in the second part (after the beginning of lupin flowering) to explain differences in weed biomass among treatments.

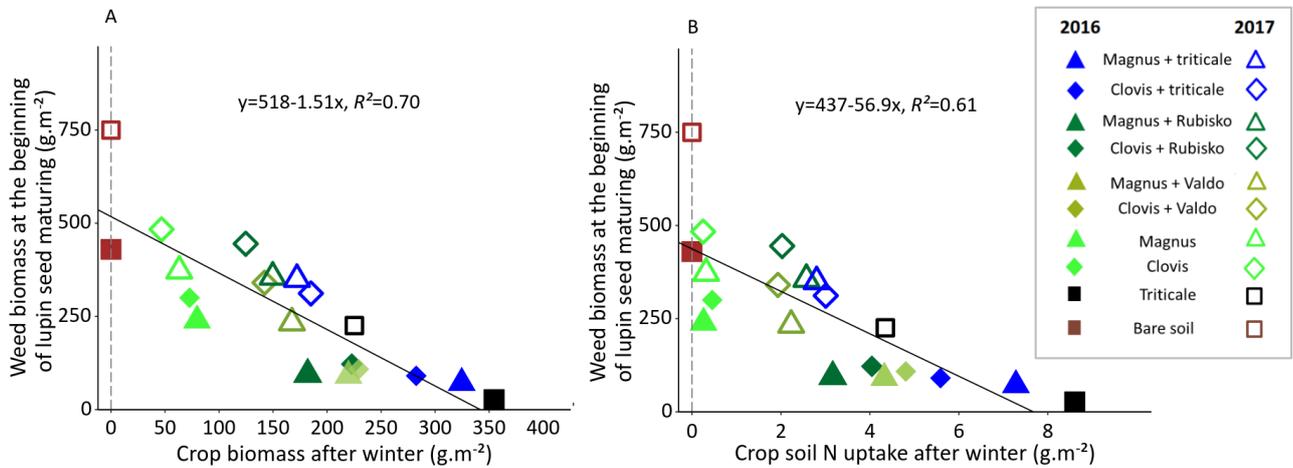


Figure 2.7 : Correlations between crop and weed for biomass and soil N uptake

A : Correlation between crop biomass at the end of winter and weed biomass at the beginning of lupin seed maturing,

$F_{1,18} = 42.78$, $p = 4.E^{-06}$;

B: Correlation between crop soil N uptake at the end of winter and weed biomass at the beginning of lupin seed

maturing, $F_{1,18} = 27.73$, $p = 5.E^{-05}$

4. Discussion

Intercrops showed a higher weed suppression level than lupin sole crops but there were differences among years and among treatments. The WS level of intercrops was higher in 2016 than in 2017 and the WS level of lupin sole crops was higher in 2017 than in 2016. However, even in 2017 intercrops had higher WS than lupin sole crops, showing that intercrop is a relevant cropping strategy for weed suppression even when conditions are not favorable to intercrops. In 2017 overall weed pressure was higher and the two wheat cultivars were suppressed. The explanations of this effect will be developed in Chapter III.

The higher WS of intercrops over lupin sole crops was related to a higher plant biomass and resource uptake. Lupin had very low biomass levels until flowering in comparison with pea for instance (Vocanson and Jeuffroy, 2008) and took up small amounts of soil N. Addition of cereals in winter white lupin greatly increased crop soil N uptake and crop ability to intercept light over lupin sole crops. These effects were most important in the beginning of the crop cycle, when lupin shows particularly low soil N uptake and ground cover related to slow growth until flowering. The relative increase in early soil N uptake allowed by intercrop especially was very high. At the end of winter, in the intercrops, an average triticale plant had taken up 7.6 times more soil N than the average lupin plant. Cereal plant density was two to three times higher than lupin plant density. Higher crop soil N uptake in intercrops than in lupin sole crop in the beginning of the cropping cycle was thus related to the higher plant density but mostly to the raise of the per plant soil N uptake. Triticale sole crops suppressed 1.3 times more the weeds than did the intercrops. Given the triticale plant sowing densities that were 3 times higher in the triticale sole crop than in the intercrops and the low lupin density, weed suppression per triticale plant was higher in the intercrop than in the sole crop.

Later in the cropping cycle, the relative increase in N uptake allowed by addition of cereals decreased but remained high because lupin soil N uptake increased slowly. Addition of cereals increased light interception in the beginning of the crop cycle but from the beginning of lupin seed filling lupin sole crops were able to intercept a high proportion of incident light, leading to a rapid increase in weed suppression, especially for lupin cv. Magnus. Thus sole-cropped lupins suppressed weeds to a higher extent than what would have been predicted from the amount of soil N they took up.

From our results it appears that lupin cultivar had less impact on resource uptake and weed suppression than cereal cultivar. Wheat cultivars did not show the expected contrasts they had been chosen for, presumably due to plasticity that made the evaluation based on full density crops little relevant for anticipation of plant traits at reduced density and in competition with lupin. However, triticale and wheat showed differences for several interaction traits and cereal species had a strong influence on weed suppression.

The cereal added in the lupin crop took up soil N in place of weeds. Adding a cereal is thus a way to use resources for grain production that would otherwise be lost because they are not used by legume crops. Cereal-legume intercropping not only increases N use efficiency in comparison with cereal sole crops thanks

to legume atmospheric N fixation but also increases N use efficiency in comparison with legume sole crops thanks to higher soil N uptake related to cereal traits.

As a guideline for implementing of the strategy of adding a cereal to a legume crop for weed suppression, we suggest that the cereal species should be carefully chosen based on interaction traits relevant to weed suppression and competition with legume main crop. If a high weed pressure is expected, a cereal with high competitive ability like triticale in our study could be preferred whereas a less competitive species should be used when weed pressure is expected to be low and grain legume yield is the primary objective.

*L'expérimentation en microparcelles a analysé la dynamique de l'acquisition des ressources par les cultures pures et associées et ses effets sur la croissance des adventices (**Chapitre II**). Le lupin présente en début de cycle une faible croissance, de très faibles prélèvements d'azote et une faible couverture du sol. Les céréales ont permis d'accroître fortement la biomasse des cultures, très fortement les prélèvements d'azote du sol et la couverture du sol principalement jusqu'à la floraison du lupin et ce même dans des conditions plutôt défavorables à la croissance des céréales et plutôt favorables à la croissance du lupin. L'accroissement de l'acquisition des ressources disponibles a permis d'améliorer significativement le contrôle des adventices. Dans les conditions défavorables à la croissance des céréales, la contribution du blé aux prélèvements de ressources a été fortement réduite alors que le triticale a maintenu de forts prélèvements. Les différences entre variétés de lupin se sont exprimées plus fortement dans les conditions plus favorables à la croissance du lupin, mais sans impacter fortement le contrôle des adventices. Un gradient de compétitivité sur les adventices a été établi et correspond au gradient d'acquisition des ressources : triticale pur > associations lupin-triticale > associations lupin-blé > lupin pur.*

Les impacts du choix de variétal sur la dynamique des rapports de compétition entre le lupin et la céréale associée et leurs conséquences sur la productivité de l'association sont développés dans le chapitre suivant.

Chapitre III : Dynamiques de compétitivité du lupin et de céréales en association et conséquences sur l'élaboration du rendement

Ce chapitre correspond à un article en préparation.

Dynamics of competitive ability of lupin and cereals in intercrops and consequences on yield formation

1. Introduction

Grain legumes are known to have lower yields and yield stability than other species. The addition of a cereal with a legume could be a relevant practice to increase yield and stability. Grain legume-cereal intercrops (ICs) most often produce higher grain yields than the corresponding grain legume sole crops (SCs; Figure 0.1, on a sample of published results comprising 43 situations, Table 0.2). The drivers of productivity of each species of the intercrop (biotic constraints like pests and diseases, abiotic stresses like high temperatures or water excess and resource ability) can be modified by the presence of the other species. This is especially the case for resource availability because intercropped species compete for soil resources (nutrients and water) and light. Weeds also take a share of available resources. Competition within intercrops is dynamic since species take up different amounts of resources throughout the cropping cycle. Yield components can be used to study the periods of occurrence of limiting factors on yield formation (Meynard and David, 1992) including the effects of competition since yield component formation is sequential. This structural approach is a useful and simple method that can be used to study the results of the dynamics of competition among intercropped species (*e.g.* Tofinga *et al.*, 1993; Carof *et al.*, 2007). Such a study can be associated with a more functional approach based on the dynamics of crop growth and ability to use resources for each component all along the crop cycle.

In lupin-cereal intercrops, lupin yield is the main objective and a multi-site study in agricultural conditions showed that in some situations triticale has a strong competitive effect on lupin, reducing lupin yield (Chapitre I). This highlights the need to better understand yield formation of lupin in intercrops compared to sole crops and to find ways to reduce cereal competition on lupin. Use of cereals with lower competitive ability could be a way to secure lupin yield in the intercrops. There is a high level of diversity among wheat cultivars which constitutes a pool where to select the cultivars and to study the effect of traits on cereal-lupin competition. Use of lupin cultivars less sensitive to competition (*e.g.* taller cultivars) could also limit competition of cereals on lupin. The level of temporal and spatial complementarities for resources can influence crop growth and yield formation of each component.

This study aimed at assessing the different periods when competition from weeds and partner species affect the yields of lupin and the differences in traits of the two species that alter competitive relationships

within the intercrop. A field study was conducted over two years to compare the dynamics of growth and competition in winter white lupin-triticale intercrops with different cultivars and their effects on yield.

2. Materials and Methods

This chapter is based on the experiment described thoroughly in Chapitre II.

3. Results

3.1. Yield and yield components

Lupin yield was on average 219 g.m⁻² for lupin cv. Clovis and 242 g.m⁻² for Magnus in sole crops (Table 3.1, Figure 3.3). In intercrops, lupin yield varied from 154 to 257 g m⁻². The average yield of lupin in intercrop reached 170 g.m⁻² for Clovis and 225 g.m⁻² for Magnus. The yield decrease in intercrop compared to sole crop was on average -16%. In 2016, the reduction was higher for Clovis (-36%) than Magnus (-9%). In 2017, lupin yield was reduced only with triticale (-22%).

In intercrops, cereal yield was much more variable (CV=72%) than lupin yield (CV=19%). Cereal yield ranged from 8 to 216 g.m⁻² and strongly differed from one year to the other: it averaged 159 g.m⁻² in 2016 and 45 g.m⁻² in 2017. In 2016, triticale yield was on average 49% higher than wheat yield. The lowest cereal yield was obtained by Rubisko when intercropped with Magnus. In 2017, wheat yields were very low (under 10 g m⁻²) whereas triticale reached higher values: 155 g m⁻² when intercropped with Clovis and 70 g.m⁻² when intercropped with Magnus.

The differences in yield observed among years and treatments were essentially due to grain number. *R*² of linear regressions between grain number and yield were 0.96 and 0.99 for lupin and cereal respectively (Figure 3.1 A and C). The coefficient of variation of thousand grain weight was low (4% for lupin and 14% for cereal) compared to the coefficient of variation of grain number (19% for lupin and 73% for cereal).

The number of lupin fertile stems per square meter varied from 48 to 118 (CV=22%). Linear regressions showed that the differences in grain number were correlated with the variation in fertile stems number in 2016 and 2017 (Figure 3.1 B). *R*² of linear regressions were 0.75 in 2016 and 0.96 in 2017. Nevertheless, the number of grains per fertile stem varied among years: 7 in 2016 and 10 in 2017.

The lowest number of fertile stems was obtained in lupin intercropped with triticale. The reduction of the number of fertile stems in intercrop compared to sole crop was on average -28% for Clovis and -5% for Magnus. Grain number per square meter of cereal was correlated with the number of spikes per square meter (*R*² = 0.87). In 2017, the number of spikes per square meter (51) was very low compared to 2016 (141; Table 3.2 and Figure 3.1 D). In 2017, triticale produced a much higher number of spikes (89) than wheat (32). In 2016, triticale produced a higher number of grains per spike (47) than wheat (28) for a similar number of spikes.

Table 3.1: Lupin yield components in the two years.

2016	Plants per m ² at maturity	Fertile stems per m ²	Grains per fertile stem	Grains.m ⁻²	Thousand kernel weight (g)	Grain yield (g.m ⁻²)
Clovis+Rubisko	29.3 a	91.2 ab	5.9 a	540 a	288 ab	154.3 a
Clovis+Valdo	25.7 a	82.4 ab	6.7 a	556 a	294 ab	163.5 a
Clovis+triticale	27.1 a	77.1 b	8.3 a	639 a	291 ab	186.1 a
Clovis	28.6 a	118.1 a	7.6 a	930 a	279 b	261.4 a
Magnus+Rubisko	28.3 a	108.8 ab	7.4 a	818 a	306 a	249.2 a
Magnus+Valdo	27.4 a	98.8 ab	6.6 a	649 a	303 a	196.6 a
Magnus+triticale	25.2 a	81.4 ab	7.3 a	598 a	306 a	182.7 a
Magnus	26.9 a	102.9 ab	7.6 a	797 a	275 b	217.6 a
2017	Plants per m ² at maturity	Fertile stems per m ²	Grains per fertile stem	Grains.m ⁻²	Thousand kernel weight (g)	Grain yield (g.m ⁻²)
Clovis+Rubisko	28.1 ab	66.4 a	9.7 a	643 ab	305 ab	194.8 ab
Clovis+Valdo	25.2 b	66.4 a	12.5 a	663 ab	291 b	193.2 ab
Clovis+triticale	24.8 b	48.3 a	9.7 a	443 b	292 ab	130.9 b
Clovis	26.2 ab	58.8 a	10.3 a	601 ab	294 ab	176.7 ab
Magnus+Rubisko	31.0 a	87.1 a	9.7 a	819 a	315 a	257.7 a
Magnus+Valdo	29.8 ab	84.3 a	9.4 a	785 ab	309 ab	242.4 a
Magnus+triticale	29.3 ab	79.5 a	9.2 a	746 ab	300 ab	222.0 ab
Magnus	30.0 ab	86.4 a	10.1 a	872 a	308 ab	268.2 a

Different letters indicate significantly different groups within components and within years (Tukey's HSD, $\alpha=0.05$).

Table 3.2: Cereal yield components in the two years.

Year	Plants.m ⁻² after winter		Spikes.m ⁻²		Grains per spike		Grains.m ⁻²		Thousand kernel weight (g)		Grain yield (g.m ⁻²)	
2016												
Clovis+Rubisko	73.6	a	171.7	a	25.6	bc	4347	ab	33	a	143.1	ab
Clovis+Valdo	65.4	a	122.6	a	31.9	b	3918	b	33	a	130.5	ab
Clovis+triticale	75.7	a	122.1	a	43.5	a	5320	ab	34	a	183.2	ab
Magnus+Rubisko	66.4	a	145.0	a	22.1	c	3244	b	32	a	106.1	b
Magnus+Valdo	66.4	a	152.9	a	32.6	b	4837	ab	35	a	172.1	ab
Magnus+triticale	73.9	a	131.4	a	49.7	a	6547	a	33	a	216.3	a
2017												
Clovis+Rubisko	79.3	b	38.1	bc	7.7	c	281	c	30	ab	8.5	ab
Clovis+Valdo	120.4	a	34.8	c	12.0	c	566	c	27	abc	17.0	ab
Clovis+triticale	65.0	c	101.0	a	43.4	a	4450	a	35	a	155.5	ab
Magnus+Rubisko	78.9	b	29.0	c	10.9	c	316	c	25	bc	8.5	b
Magnus+Valdo	112.1	a	25.5	c	13.7	c	384	c	21	c	8.9	ab
Magnus+triticale	72.5	bc	78.6	ab	29.2	b	2301	b	31	ab	70.4	a

Different letters indicate significantly different groups within components and within years (Tukey's HSD, $\alpha=0.05$).

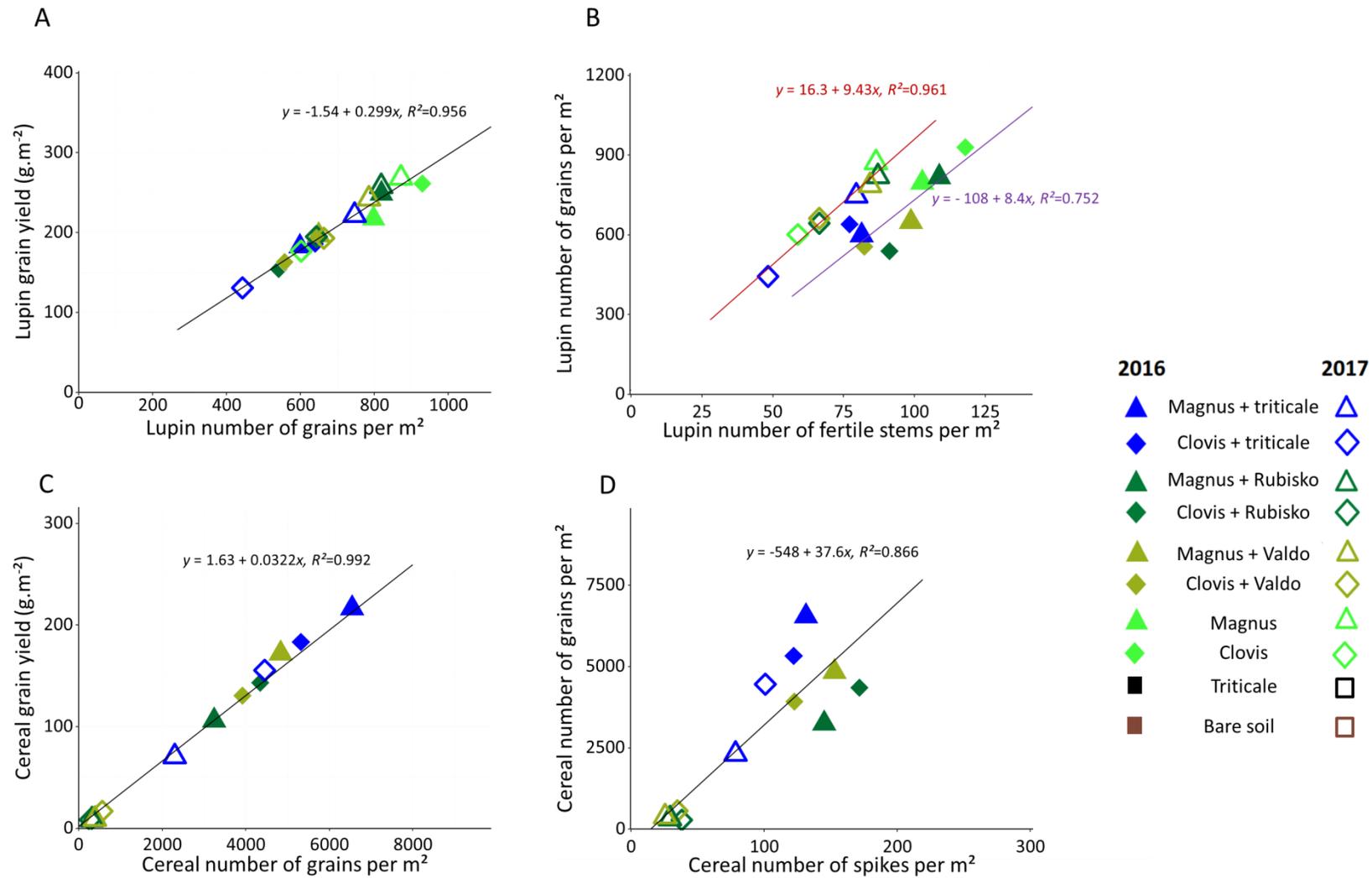


Figure 3.1 : Correlation between yield components and yield for lupin and cereals in the two years.
 A: Lupin number of grains per m² and grain yield; B: Lupin number of fertile stems per m² and number of grains per m²;
 C: Cereal number of grains per m² and grain yield; D: Cereal number of spikes per m² and number of grains per m².

Cereal and weeds cumulated biomass explained 47% of lupin yield and 100 g.m⁻² supplementary cereal and weed cumulated biomass reduced lupin yield by 14.5 g.m⁻² (Figure 3.2 A). Cereals were more sensible to competition than lupin: lupin and weeds cumulated biomass explained 80% of lupin yield and 100 g.m⁻² supplementary lupin and weed cumulated biomass reduced lupin yield by 29.6 g.m⁻² (Figure 3.2 B).

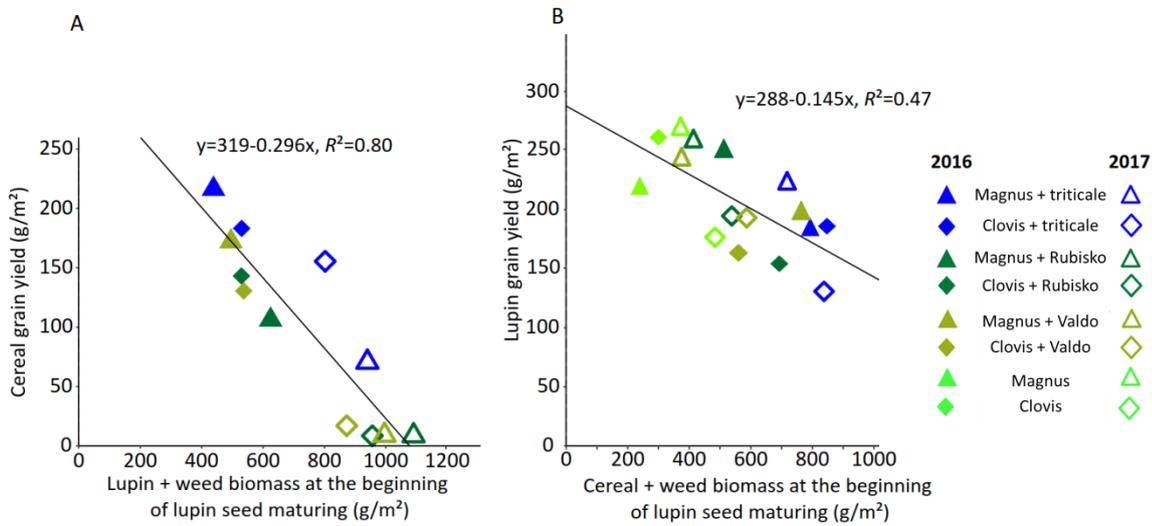


Figure 3.2 : A : Correlation between cereal grain yield and lupin and weed cumulated biomass at the beginning of seed maturing. $F_{1,10} = 40.99$, $p = 8E^{-05}$;

B: Correlation between lupin grain yield and cereal and weed cumulated biomass at the beginning of seed maturing. $F_{1,14} = 12.29$, $p = 4E^{-03}$;

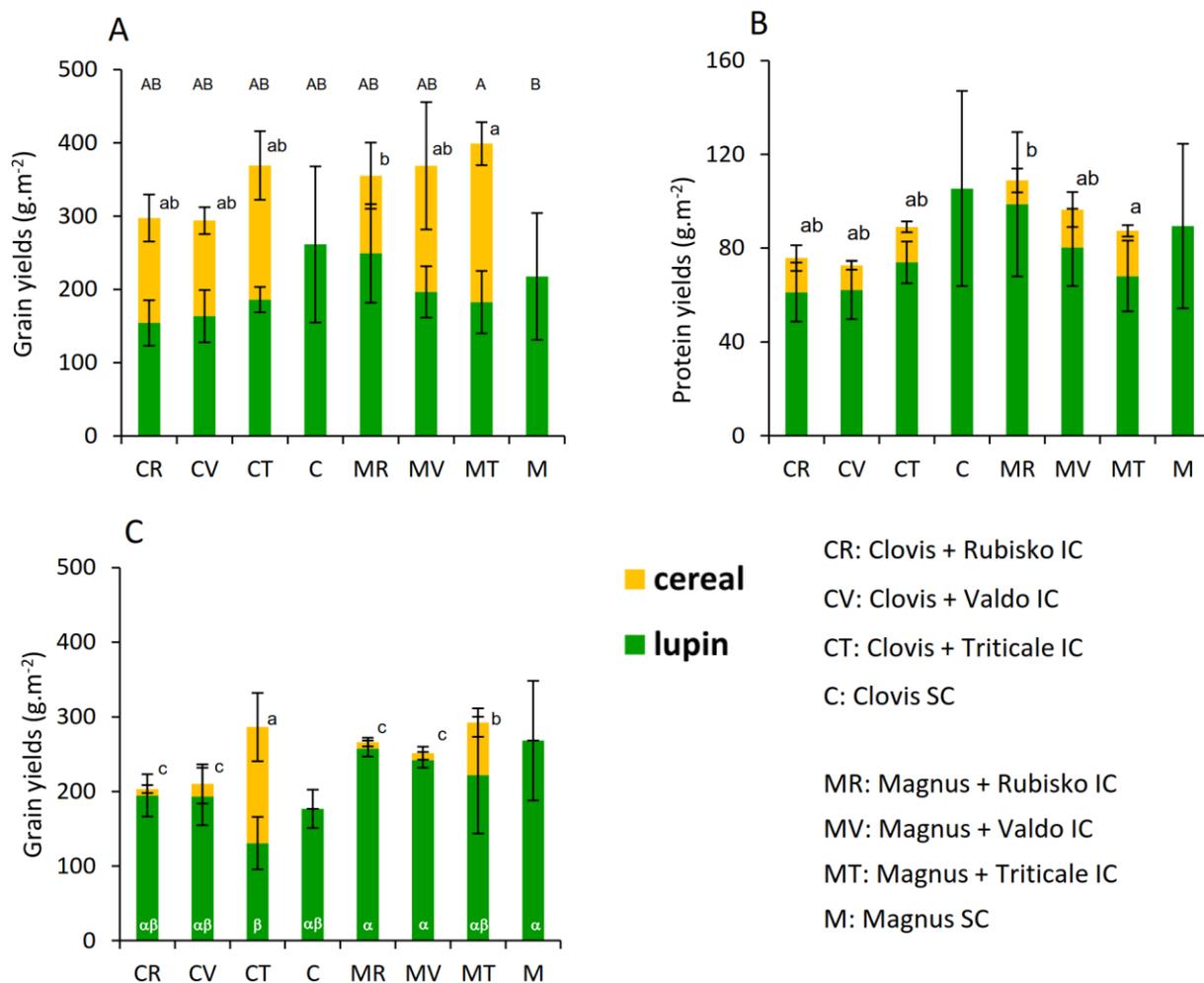


Figure 3.3 : Grain and protein yields in the two years. A: Grain yields in 2016 ; B: Protein yields in 2016 ; C: Grain yields in 2017 (protein yield data not available for 2017). Different letters indicate significantly different groups among treatments for lupin (Greek letters), cereals (small-case letters) and total yields (uppercase letters). Where no letters are displayed, there were no significant differences.

Total grain yield was higher in 2016 (320 g.m⁻²) than in 2017 (244 g.m⁻²; Figure 3.3 A and C). In 2016, total yield was in tendency higher in the intercrops. The intercrop combining lupin cv. Magnus and triticale produced more grain than cv. Magnus sole crop. In 2017, treatments with lupin cv. Magnus produced higher grain yields than treatments with lupin cv. Clovis. In 2016, total yield was more variable in the sole crops than in the intercrops (CVs were 37% and 17%, respectively, 20% and 17% in 2017).

There was no effect of treatment on grain protein concentration of neither lupin nor cereals in 2016. Total protein yield and lupin protein yield were unaffected by treatment (Figure 3.3 C). The mean protein productivity was 91 g.m⁻². Cereal protein yield showed the same differences as for grain yield, with the intercrop combining lupin cv. Magnus and triticale producing more proteins than the intercrop combining lupin cv. Magnus and wheat cv. Rubisko.

3.2. Crop growth dynamics

Crop growth dynamics of the three components (cereal, lupin and weeds) and the relative dominance of each species in the mixture differed among years and treatments (Figure 3.4 and Figure 3.5). Cereals showed a more rapid early growth than lupin in both years. Cereal biomass was 3.3 times higher than lupin biomass at the beginning of winter. The cereal contributed to more than 75% of the total biomass during the winter in both years. Moreover, in both years, triticale biomass was higher than that of the two wheat cultivars from the end of winter (+49%).

There was a strong year effect on cereal growth (Figure 3.4 and Figure 3.5). In 2016, all cereals had a high growth rate until the beginning of lupin seed filling and reached a mean biomass of 504 g.m⁻² (Figure 3.4). In 2017, triticale had produced more than 350 g.m⁻² at the beginning of lupin flowering whereas wheat mean biomass was 166 g.m⁻² (Figure 3.5). In 2017, the two wheat cultivars showed very low biomass levels in the second half of the crop cycle compared to their level in 2016. Triticale biomass represented 77% of intercrop biomass at the beginning of lupin flowering in 2016 and 64% in 2017. Wheat biomass represented 72% of intercrop biomass in 2016 but only 47% in 2017 at the beginning of lupin flowering. In 2016, the wheat crop growth was influenced by lupin cultivar and wheat response differed according to the cultivar. Rubisko had a lower growth with lupin Magnus whereas Valdo had a lower growth with Clovis.

Lupin crop growth was more stable than cereal crop growth among years and among treatments (Figure 3.4 and Figure 3.5). In 2016, the growth of Clovis was similar whatever the cereal whereas Magnus had a higher growth after flowering when intercropped with Rubisko compared to Valdo and triticale. In 2017, lupin growth was slightly affected by triticale at the end of crop cycle. In 2017, lupin biomass was higher than cereal biomass after flowering except for Clovis intercropped with triticale.

Lupin crop growth had a similar dynamic in intercrops and in sole crops (Figure 3.4 and Figure 3.5). The difference in the level of crop biomass between intercrop and sole crop was higher for Clovis than Magnus. In 2016, lupin biomass was reduced by wheat cv. Valdo at the end of winter, by all cereals at the beginning of lupin flowering, it was not reduced at the beginning of lupin seed filling and it was reduced by triticale at the beginning of lupin seed maturing. In 2017, lupin biomass was reduced by triticale and wheat cv. Valdo at the end of winter, by all cereals at the beginning of lupin flowering and at the beginning of lupin seed filling and it was not reduced at the beginning of lupin seed maturing.

Weed biomass was maintained below 122 g.m⁻² in the intercrops in 2016 whatever the treatments (Figure 3.4 and Figure 3.5). Weed biomass was lower than crop biomass (lupin + cereal) all along the crop cycle. Weed biomass represented on average 18% of crop + weed biomass at the beginning of lupin flowering. In 2017, weed pressure was higher; weed biomass reached on average 340 g.m⁻² in the intercrops and the wheat component had a lower biomass than the weed component.

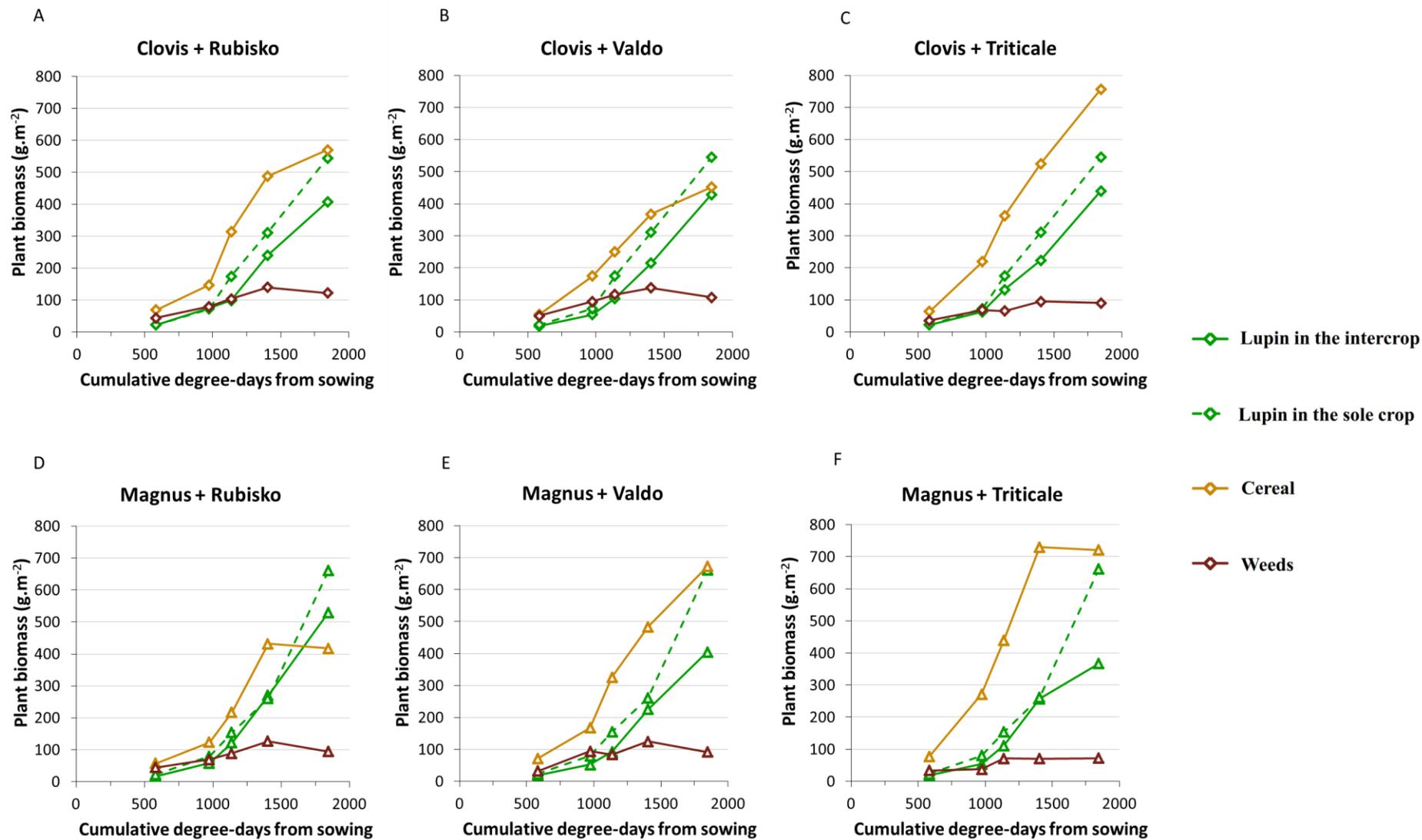


Figure 3.4 Growth dynamics of the three plant components in the six intercrop treatments and in the corresponding lupin sole crops in 2016

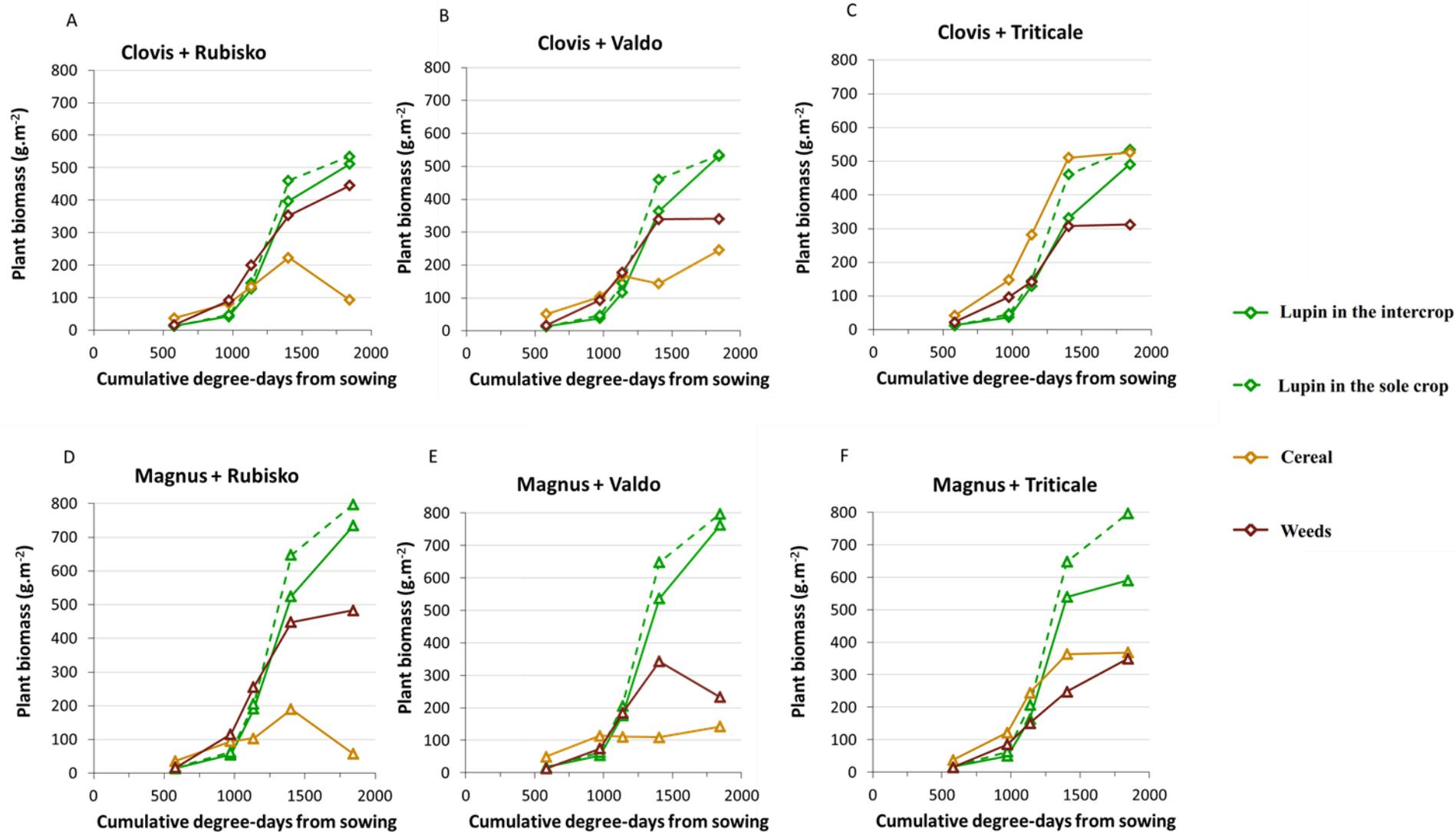


Figure 3.5 : Growth dynamics of the three plant components in the six intercrop treatments and in the corresponding lupin sole crops in 2017

3.3. Contrasting strategies of resource acquisition between lupins and cereals

3.3.1. Plant height

Lupins and cereals had similar plant height dynamics (Table 3.3). Lupins were taller in 2016 than in 2017 at the beginning and at the end of winter but they were taller in 2017 than in 2016 at lupin pod ripening and lupin seed filling. Lupins were generally higher in the intercrops with triticale than in the other treatments. Lupin cv. Magnus was higher than lupin cv. Clovis in the end of the crop cycle in 2016 and all along the crop cycle in 2017. The difference between Magnus and Clovis was larger in 2017 than in 2016. Triticale was shorter than wheat at the beginning of winter but taller than wheat starting from the beginning of lupin flowering until maturity. Cereal height was on average twice lupin height during winter but only slightly higher than lupin height starting from the beginning of lupin flowering (Table 3.3 ; Figure 3.6).

Table 3.3 : Dynamics of lupin and cereal height in the two years.

2016	Beginning of winter		End of winter		Beginning of lupin flowering		Beginning of lupin seed filling		Beginning of lupin seed maturing	
	Lupin height	Cereal height	Lupin height	Cereal height	Lupin height	Cereal height	Lupin height	Cereal height	Lupin height	Cereal height
Clovis+Rubisko	10.2 a	22.8 b	16.0 ab	27.8 bc	33.3 b	41.8 b	59.1 bc	56.4 cd	63.9 b	50.2 c
Clovis+Valdo	10.4 a	27.6 a	14.9 b	29.2 b	29.5 b	40.6 b	59.3 bc	60.4 cd	61.0 b	52.5 bc
Clovis+triticale	9.5 a	13.4 c	16.5 ab	31.1 b	36.6 b	53.8 a	63.4 bc	67.4 ab	69.4 ab	67.2 a
Clovis	8.8 a		13.5 b		33.2 b		55.8 c		62.9 b	
Magnus+Rubisko	10.4 a	23.0 ab	14.8 b	22.7 c	33.2 b	37.3 b	62.9 bc	54.3 d	67.5 ab	49.4 c
Magnus+Valdo	10.3 a	25.8 ab	16.0 ab	31.1 b	37.3 b	44.1 b	67.3 ab	61.4 bc	71.7 ab	57.8 b
Magnus+triticale	10.2 a	14.5 c	20.2 a	38.3 a	46.2 a	61.3 a	74.1 a	72.6 a	80.2 a	70.5 a
Magnus	9.5 a		14.3 b		36.1 b		61.2 bc		69.3 ab	

2017	Beginning of winter		End of winter		Beginning of lupin flowering		Beginning of lupin seed filling		Beginning of lupin seed maturing	
	Lupin height	Cereal height	Lupin height	Cereal height	Lupin height	Cereal height	Lupin height	Cereal height	Lupin height	Cereal height
Clovis+Rubisko	3.0 bc	6.5 ab	8.2 a	15.4 a	31.8 bc	34.8 b	66.6 a	72.3 b	68.6 bc	71.9 b
Clovis+Valdo	3.3 abc	7.9 a	8.6 a	17.5 a	31.2 bc	37.1 b	65.2 a	61.6 b	65.9 c	72.8 b
Clovis+triticale	3.0 bc	4.3 b	9.3 a	18.5 a	36.3 ab	51.0 a	69.8 a	78.4 a	75.6 ab	100.0 a
Clovis	2.8 c		8.5 a		30.9 c		65.3 a		67.6 bc	
Magnus+Rubisko	3.6 abc	7.2 a	9.2 a	16.8 a	39.0 a	38.7 b	77.4 b	64.5 b	81.7 a	77.4 b
Magnus+Valdo	4.0 a	8.2 a	9.4 a	17.3 a	37.9 a	37.1 b	77.2 b	65.2 b	79.7 a	71.6 b
Magnus+triticale	3.8 a	4.4 b	9.2 a	18.0 a	40.0 a	50.6 a	78.2 b	78.3 a	81.0 a	105.4 a
Magnus	3.7 ab		9.3 a		39.3 a		78.3 b		83.2 a	

Different letters indicate significantly different groups within sampling dates and within years (Tukey's HSD, $\alpha=0.05$).

Table 3.4 : Dynamics of lupin and cereal LAI in the two years.

2016	Beginning of lupin flowering			Beginning of lupin seed filling			Beginning of lupin seed maturing		
	Lupin LAI	Cereal LAI	C/L	Lupin LAI	Cereal LAI	C/L	Lupin LAI	Cereal LAI	C/L
Clovis+Rubisko	0.96 a	1.08 bc	<i>1.13</i>	1.97 a	1.54 a	<i>0.78</i>	1.54 ab	0.14 a	<i>0.09</i>
Clovis+Valdo	1.14 a	0.91 bc	<i>0.80</i>	1.80 a	0.71 a	<i>0.39</i>	1.59 ab	0.12 a	<i>0.08</i>
Clovis+triticale	1.09 a	1.26 b	<i>1.15</i>	1.83 a	0.80 a	<i>0.44</i>	1.05 b	0.27 a	<i>0.26</i>
Clovis	1.54 a	-		2.78 a	-		1.95 ab	-	
Magnus+Rubisko	1.17 a	0.72 c	<i>0.62</i>	2.38 a	1.53 a	<i>0.64</i>	2.17 ab	0.16 a	<i>0.07</i>
Magnus+Valdo	1.04 a	1.09 bc	<i>1.04</i>	2.00 a	0.85 a	<i>0.42</i>	1.68 ab	0.35 a	<i>0.21</i>
Magnus+triticale	0.88 a	1.66 a	<i>1.87</i>	2.14 a	0.99 a	<i>0.46</i>	1.44 ab	0.27 a	<i>0.19</i>
Magnus	1.47 a	-		2.63 a	-		2.91 a	-	
2017	Beginning of lupin flowering			Beginning of lupin seed filling			Beginning of lupin seed maturing		
	Lupin LAI	Cereal LAI	C/L	Lupin LAI	Cereal LAI	C/L	Lupin LAI	Cereal LAI	C/L
Clovis+Rubisko	0.94 a	0.47 c	<i>0.50</i>	1.84 bc	0.32 b	<i>0.17</i>	0.35 a	0.01 a	<i>0.02</i>
Clovis+Valdo	1.05 a	0.55 bc	<i>0.52</i>	1.69 bc	0.18 b	<i>0.11</i>	0.34 a	0.02 a	<i>0.06</i>
Clovis+triticale	0.95 a	1.05 a	<i>1.11</i>	1.48 c	0.70 a	<i>0.48</i>	0.49 a	0.07 a	<i>0.14</i>
Clovis	1.06 a	-		2.05 bc	-		0.34 a	-	
Magnus+Rubisko	1.39 a	0.40 c	<i>0.29</i>	2.19 abc	0.31 b	<i>0.14</i>	0.49 a	0.01 a	<i>0.01</i>
Magnus+Valdo	1.48 a	0.39 c	<i>0.26</i>	2.46 ab	0.18 b	<i>0.07</i>	0.57 a	0.01 a	<i>0.02</i>
Magnus+triticale	1.18 a	0.90 ab	<i>0.76</i>	2.50 ab	0.61 a	<i>0.24</i>	0.34 a	0.04 a	<i>0.13</i>
Magnus	1.49 a	-		3.01 a	-		0.51 a	-	

Different letters indicate significantly different groups within sampling dates and within years (Tukey's HSD, $\alpha=0.05$).

Italic numbers (C/L columns) represent ratio of cereal over lupin for LAI in the intercrops.

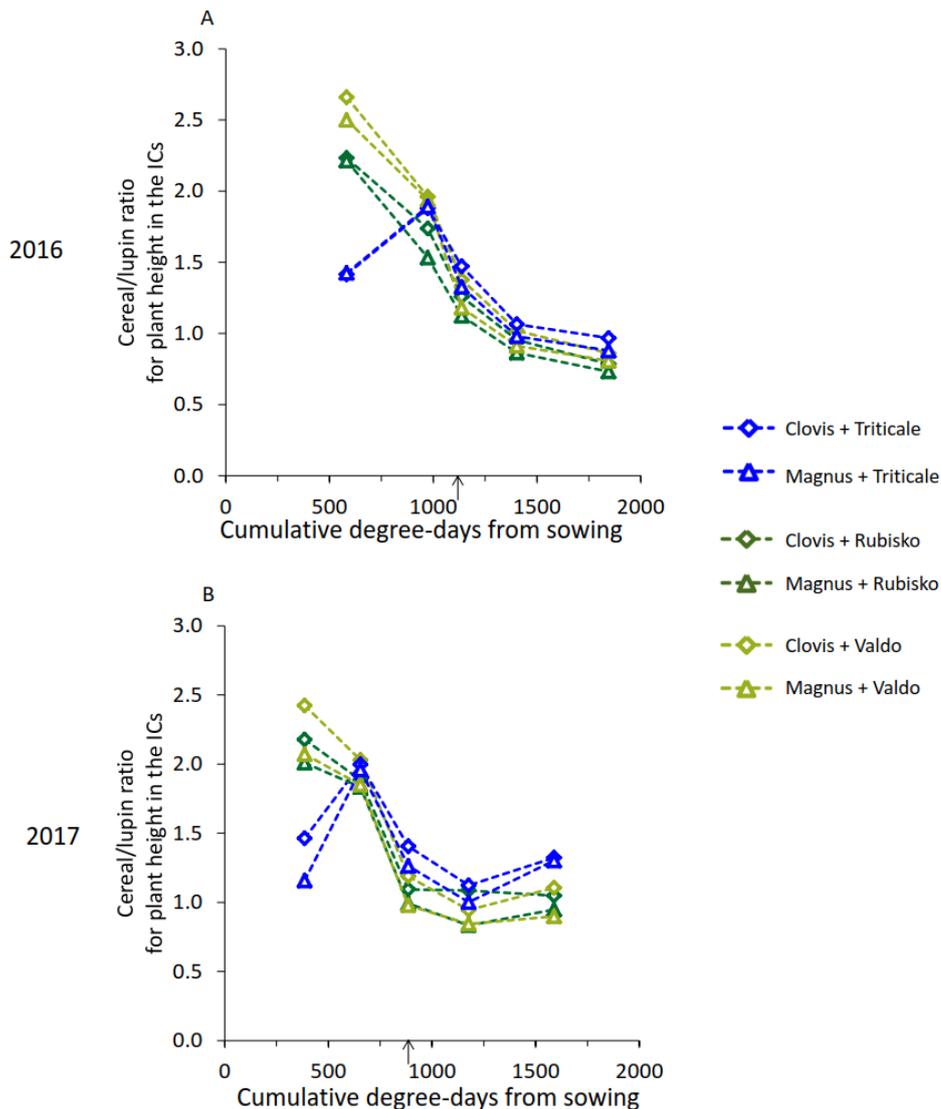


Figure 3.6 : Ratio of cereal over lupin for plant height in the ICs in the two years. Arrows represent the beginning of lupin flowering.

3.3.2. Leaf area index

In 2016, at the beginning of lupin flowering, lupin and cereal had quite similar LAI (Table 3.4). There was a high contrast in LAI between lupin (0.88) and cereal (1.66) only in the mixture of Magnus and triticale. From the beginning of lupin seed filling, lupin dominated cereals in all treatments. In 2017, lupin dominated cereals for LAI in all treatments all along the crop cycle. Starting from the beginning of lupin seed filling, cereal LAI represented on average 23% and 11 % of total LAI in 2016 and 2017, respectively.

In 2016 lupin LAI was reduced by cereals but this was not the case in 2017 (Table 3.4). Lupin cv. Magnus had a higher LAI than lupin cv. Clovis in 2016 at lupin seed ripening and at all three growth stages in 2017. There was a strong year effect on cereal LAI, with higher cereal LAI levels in 2016 than in 2017. In 2016 there were inconsistent differences between cereals for LAI whereas in 2017 triticale had a higher LAI than the two wheat cultivars at the beginning of lupin flowering and at lupin pod ripening.

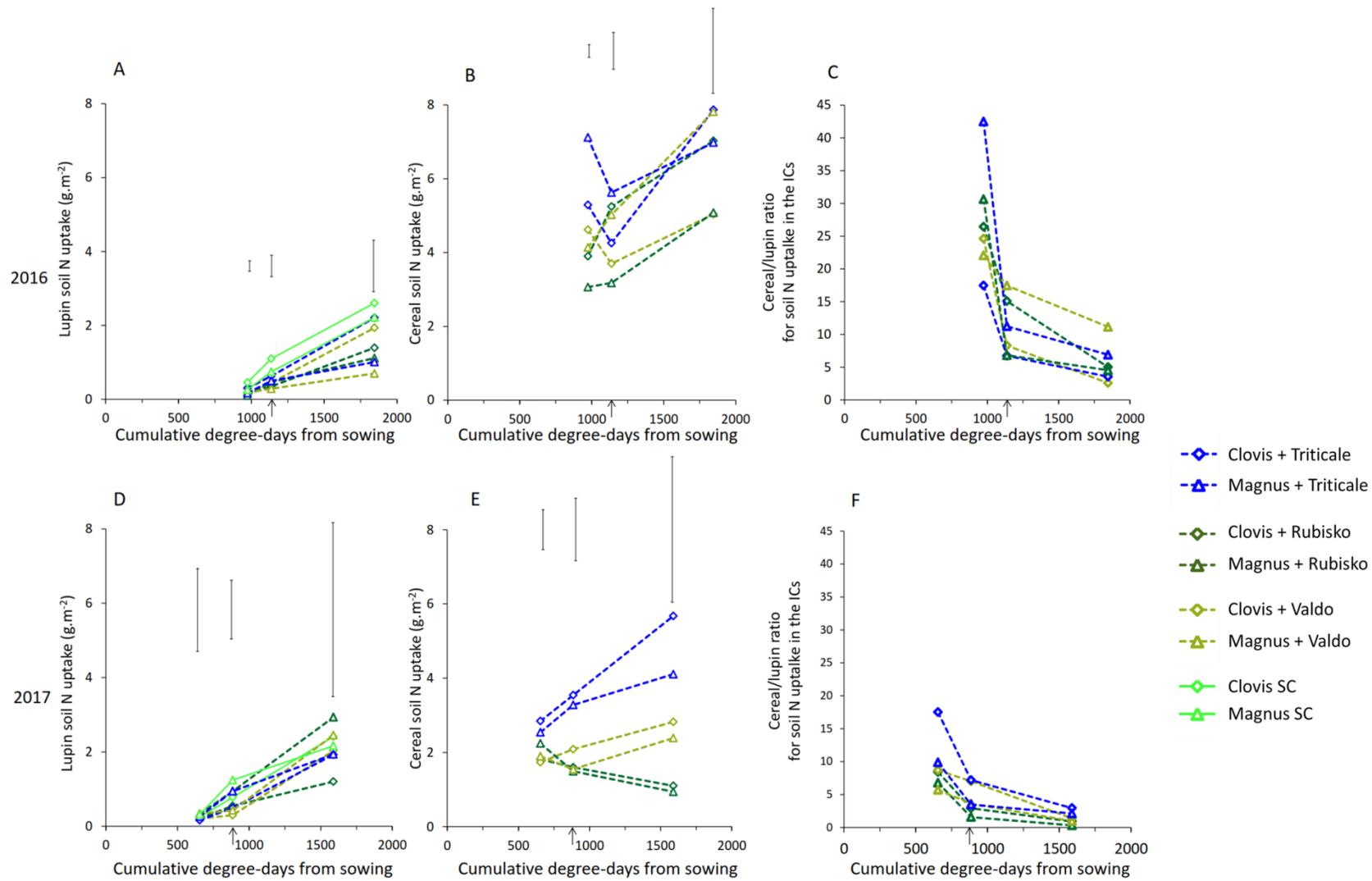


Figure 3.7: Dynamics of lupin and cereal soil N uptake and ratio of cereal over lupin for soil N uptake in the ICs in the two years. Vertical bars represent Tukey's HSD. Arrows represent the beginning of lupin flowering.

3.3.3. Mineral soil N uptake

Mineral soil N uptake was the variable where the contrast between cereals and lupin was the strongest with the average cereal taking up 27.3 and 9.5 times more N from the soil than the intercropped lupin at the end of winter in 2016 and 2017, respectively; these figures were 11.0 and 4.3 at the beginning of lupin flowering and 5.6 and 1.4 at the beginning of lupin seed maturing (Figure 3.7 C and F). The proportion of cereal in crop soil N uptake averaged over the beginning of winter and the end of winter reached 90%.

Lupin soil N uptake in the sole crops and the intercrops was less than 0.5 g.m⁻² at the beginning of winter, and less than 1.25 g.m⁻² before the beginning of flowering (Figure 3.7 A and D). It reached a mean value of 1.7 g.m⁻² and 2.1 g.m⁻² in 2016 and 2017 respectively. Lupin soil N uptake was reduced by the addition of cereals in 2016 but not in 2017. Cereal soil N uptake was higher in 2016 than in 2017 (Figure 3.7 B and E). It was higher in triticale at the end of winter in 2016 and at all three sampling dates in the beginning of in 2017. At lupin seed filling, maximum cereal soil N uptake values were reached by triticale in the intercrop including lupin cv. Clovis in both years, 7.8 g.m⁻² in 2016 and 5.6 g.m⁻² in 2017. In 2017 at lupin seed filling there was a tendency for a higher cereal plant soil N uptake in intercrops including cv. Clovis than in intercrops including cv. Magnus. Lupin Ndfa was high: 88% on average in both years from the end of winter until the beginning of lupin seed maturing. It was increased by intercrop with wheat cv. Rubisko at the end of winter and at the beginning of lupin flowering in 2016.

The amount of N₂ fixed by lupin varied between 10.7 and 22.4 g.m⁻² at the beginning of lupin seed maturing and variation of lupin biomass explained 88% of the variability of N₂ fixation (Figure 3.8).

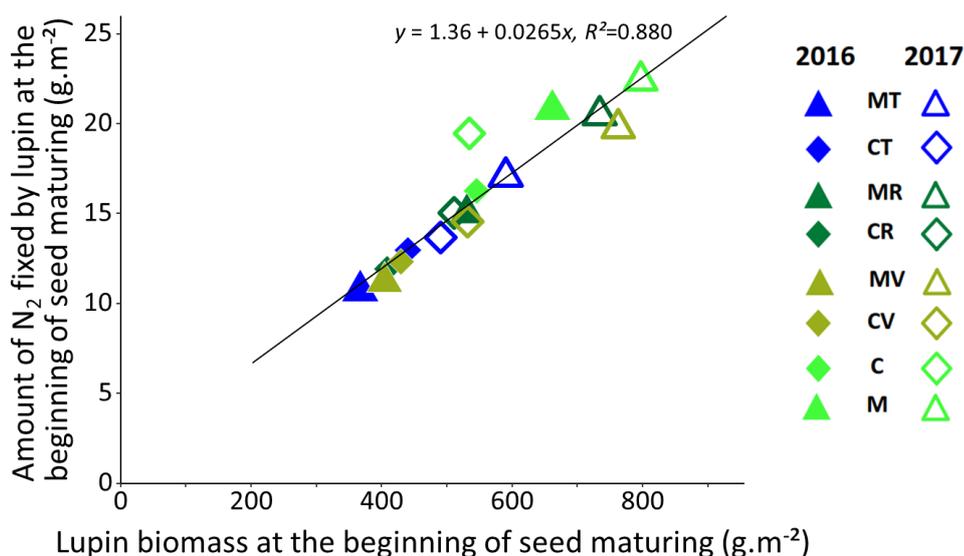


Figure 3.8 : Correlation between the amount of lupin fixed N₂ and lupin biomass at the beginning of lupin seed maturing.

4. Discussion

Lupin growth and yield was quite stable across years and treatments and only slightly reduced by the addition of a cereal. Intercropping did not impact thousand grain weight but the number of grains m^{-2} . There was a slight effect of cereals on lupin fertile stems per plant. In 2017 it was the case only with triticale and more so on Clovis than on Magnus. Jaingueneau (2015) found that the number of pods on the first inflorescence was reduced in intercrop for cv. Clovis but not for cv. Magnus, which can be related to different height and thus tolerance to competition from triticale. The period of maximal growth of lupin and cereals is offset, with cereals taking up high amounts of resources before the period of lupin maximal growth. This feature and the ability of lupin to withstand competition for N through atmospheric N_2 fixation leads to a rather small niche overlap of lupin and cereals. We therefore conclude that under conditions of sufficient lupin plant density in the end of winter, in the absence of strong biotic stresses on lupin and provided that lupin is not overtaken by cereal competition for light on lupin at flowering, competition for cereals does not overly impact lupin yield. It may be possible to obtain more insights on the determinants of cereal impact on lupin yield formation from a lupin yield component analysis conducted separately for each inflorescence level, as lupin flowering is sequential.

Cereal sensitivity to competition from weeds and partner species was found to be higher than that of lupin. This could be related to the ability of lupin to fulfill its N needs from a pool that is not available to competing species. Lupin fixed high amounts of N in the our study ($15.9 \text{ g N}_2\text{.m}^{-2}$) and particularly with regard to its aboveground biomass (29.1 g N_2 per kg aboveground biomass), in comparison with average of values presented by Herridge *et al.* for several grain legumes (2008; 19 g N_2 per kg aboveground biomass) and Corre-Hellou (2012 ; 15.4 g N_2 per kg aboveground biomass). Legumes are often seen as more sensitive to environmental factors than cereal crops but in the present conditions, lupin showed a better tolerance to competition from weeds and partner species than cereals. Overall, lupin yield was affected by cereal and weed cumulated biomass starting from the end of winter and this effect was strengthened at the beginning of lupin flowering. However, cereal biomass explained lupin yield to some extent (33%) of while weed biomass alone had no impact on lupin yield ($p=0.65$, not shown).

In 2017 the overall weed pressure was higher and triticale was able to maintain a high biomass but the two wheat cultivars were suppressed. This higher weed pressure was related to the different weed species community and weed flora in the two years: in 2016 weeds remained short whereas in 2017 we observed a strong growth of a dense weed cover that rapidly increased in height starting from the beginning of lupin flowering. Wheat was shorter than triticale at the beginning of lupin flowering and was probably more suppressed by weed competition for light than triticale. Lower competitive ability of wheat in 2017 is also most probably related to the differing weather conditions with mild autumn and winter in 2015-2016 favoring cereal growth and tillering compared to the cold winter in 2016-2017. Early competition of weeds on cereals influenced cereal yield formation through reduction of spike density, while the impact of lupin on cereal yield appeared later on, related to lupin late competitive ability through canopy development after flowering.

On the whole, in the conditions of this study there was a low cereal effect on lupin yield even with the most competitive cereal cultivar, compared to some sites of a regional study (Chapitre I). In this experiment we found no total yield increase in intercrop compared to the lupin sole crops.

We suggest that the tall lupin cultivars should be preferred in the intercrops with cereals, especially with triticale, to maintain lupin yield in situations of good cereal growth. The cereal partner species and cultivar could also be chosen according to the expected lupin growth: if rather poor lupin growth is expected because of pedo-climatic conditions, use of a short-statured cereal and possibly additional mechanical weeding may be preferable over a tall cereal that may reduce lupin yield and thus economic profitability.

Les résultats du chapitre III ont montré que les rapports de dominance entre les trois composantes (céréale, lupin et adventices) et leur capacité à capter les ressources (lumière et azote) peuvent varier au cours du cycle en fonction des caractéristiques des espèces et variétés mais aussi en fonction des conditions climatiques et de la pression des adventices. La céréale est compétitive dans les situations d'automne et d'hiver doux mais sa contribution à la biomasse des cultures et à la production de grains peut être très réduite si les températures sont basses et la pression des adventices élevée. Ces conclusions concernent en particulier les deux variétés de blés testées, le triticale ayant montré une plus grande stabilité entre conditions.

La croissance et le rendement du lupin dans l'association ont été assez peu affectés par les différences de conditions climatiques, de variétés et de partenaires contrairement aux céréales qui ont montré des variations beaucoup plus importantes. Le lupin n'a été soumis qu'à une faible compétition des céréales, au moment de la mise en place des tiges fertiles, composante déterminante dans l'élaboration du rendement. Nos travaux montrent que la période de forte croissance du lupin et des céréales est décalée ; les céréales acquièrent de grandes quantités de ressources avant la période de forte croissance du lupin. Nous montrons à nouveau la forte compétitivité de la céréale pour l'azote minéral du sol en particulier dans la première période du cycle. Le lupin a toutefois la capacité à supporter la forte compétitivité de la céréale cette faible compétitivité par une forte fixation d'azote atmosphérique. La céréale exerce peu de compétition pour la lumière sur le lupin (hauteurs assez proches) et le lupin domine la céréale sur une majeure partie du cycle en ce qui concerne la surface foliaire. Les deux espèces apparaissent ainsi complémentaires de façon temporelle et spatiale avec assez peu de superposition des niches explorées. Des variétés de lupin hautes et ayant une capacité forte de croissance en fin de cycle sont toutefois à privilégier pour garantir un rendement proche du rendement en culture pure en particulier dans le cas d'une association avec du triticale et dans le cas de conditions favorables à la croissance des céréales. Le réseau de parcelles n'avait pas mis en évidence de différences de performances en fonction des variétés utilisées mais avait mis en avant l'importance d'un autre levier à savoir la densité de semis du lupin pour sécuriser l'obtention d'un rendement élevé.

Les chapitres I à III ont montré que l'association augmentait fortement l'acquisition d'azote minéral du sol comparativement aux cultures pures avec des conséquences sur le contrôle des adventices en particulier lors de la première partie du cycle (jusqu'au début de la floraison). En culture pure, le lupin laisse beaucoup d'azote disponible pour la croissance des adventices. Le plus fort contraste entre le lupin et la céréale semble bien être au niveau de la stratégie d'acquisition de l'azote en particulier en début de cycle avec des conséquences sur l'accroissement de la compétitivité précoce vis-à-vis des adventices mais aussi dans l'apparition de la complémentarité précoce favorable à l'élaboration du rendement. Le chapitre IV va chercher à explorer davantage la phase précoce et les contrastes entre espèces et génotypes sur la capacité de capture de l'azote minéral du sol dans les premiers stades.

Chapitre IV : Différences pour des traits liés à l'acquisition précoce d'azote chez le lupin et complémentarité précoce dans des associations lupin-triticales.

Ce chapitre correspond à un article accepté le 24 août 2017 par la revue AoB Plants.

Differences for traits associated with early N acquisition in lupin and early complementarity in lupin-triticales mixtures

Abstract

Early strategies of crop growth and N acquisition can be critical for determining competitive interactions between weeds and crops. Grain legumes and especially lupins are known to be poor competitors against weeds. Grain legumes are known to have low mineral soil N uptake abilities. However, inter- and intraspecific differences in N uptake ability in relation to belowground traits have received little attention. Our objectives were (i) to measure differences among lupins for a set of traits associated with early growth and N acquisition; (ii) to examine how this variation compares to differences between lupin and a cereal, triticales", and (iii) to assess if mixing lupin with triticales provides a higher potential than does pure lupin regarding plant biomass and mineral soil N acquisition early in the crop cycle. Lupin (12 genotypes) and triticales plants were grown separately and in mixed species pairs in a replacement design for one and two months in three rhizotron experiments. Shoot and root biomass, root length, root expansion dynamics, N₂ fixation and mineral soil N uptake were measured. Differences among lupin species and genotypes regarding traits related to early growth and to mineral soil N uptake were observed, but all lupins demonstrated slow early growth and low ability to absorb mineral soil N compared to triticales. In lupin-triticales mixture, a contrast in early growth strategies between species allows for low competition for N within the mixed species pairs and induced a higher total soil mineral N uptake compared with pure lupin. Complementarity between lupin and triticales persisted during the second month, when interactions began. This complementarity may allow for reduced competition between species, favoring higher triticales biomass production than in pure triticales, without compromising lupin growth.

Keywords: cereal-legume intercropping; crop competitive ability; early growth; *Lupinus*; mineral soil N uptake; root traits

1. Introduction

To reduce dependency on chemical weed control, managing crop competitive ability is a key component of integrated weed management (Jordan, 1993). In particular, competitive ability depends on above- and belowground organs and their ability to absorb light, water and nutrients. In return, plant organ growth responds to the amount of resources absorbed. Plant functional traits can affect their competitive effect and response and are thus relevant tools for studying competitive ability (Pakeman *et al.*, 2015, Schwartz *et al.*, 2016). Most crop competitive ability studies have explored aboveground traits and have identified key traits involved in crop-weed competition such as height, leaf area and branch number (*e.g.* Christensen, 1995; Lemerle *et al.* 1996; Bussan *et al.*, 1997; Jacob *et al.*, 2016). Nevertheless, such studies have not identified systematically strong correlations between weed suppression and aboveground traits, suggesting that belowground traits may play a significant role. Crop belowground competitive ability has been less studied than the aboveground ability despite evidence that competition between plants for water and nutrients is as strong or stronger than competition for light (Martin and Snaydon, 1982; Satorre and Snaydon, 1992; Casper and Jackson, 1997), especially at low nutrient levels (Kiær *et al.*, 2013). Rapid early growth is considered crucial in crop-weed competition (Lemerle *et al.*, 2001a) as small advantages in early season seedling growth can translate into large differences in size and ability to capture resources later in the season (Fukai and Trenbath, 1993). However, few studies have examined above- and belowground traits during initial growth stages.

The ability of plants to absorb belowground resources is linked to traits related to soil volume exploration (root density or root length density, branch spacing) and root dynamics (relative growth rate ;Robinson *et al.*, 1999; Thorup-Kristensen, 2001; Cahill, 2003; Dunbabin *et al.*, 2003; Dunbabin, 2007; Pierik *et al.*, 2013). Early competitive ability for nitrogen (N) is also related to plant N demand, *i.e.*, early growth rate and the extent to which seed reserves can fulfil plant N needs (seed DW (dry weight) and N content).

Legumes appear to be generally less competitive than non-N-fixing plants for mineral soil N uptake. Hauggaard-Nielsen *et al.* (2001) suggested that the stronger weed growth often observed in legume crops in comparison to non-N-fixing crops is a consequence of high mineral soil N availability due to the low soil N acquisition by the crop. During early growth, legumes have access to three sources of N: seed N, mineral soil N and atmospheric N₂. During the first stages of development, legumes rely mainly on mineral soil N uptake for exogenous N like non-legume species (Dayoub *et al.*, 2017), as the contribution of N₂ fixation to N demand is low due to the delay needed for the establishment of nodules. N₂ fixation has been reported in measurable amounts in several legume species 35 days after germination at 20 °C (Dayoub *et al.*, 2017) and as soon as 240 degree-days in pea (Voisin *et al.*, 2002). Grain legumes can also rely on seed N reserves for a significant period of time because their large, N-rich seeds lead to the low use of external N sources (Herdina and Silsbury, 1990; Dayoub *et al.*, 2017). Shallow root depth, low root length density (Hamblin and Tennant, 1987) and slow root growth partly due to the energy cost for the construction of N-fixing structures (Warembourg, 1983) can also contribute to the low soil mineral N uptake ability of grain legumes.

White lupin (*Lupinus albus*), yellow lupin (*L. luteus*) and blue lupin (*i.e.* narrow-leaved lupin, *L. angustifolius*) are native Mediterranean legumes with a high seed protein concentration close to that of soybean (Lucas *et al.*, 2015). Lupins are considered a significant alternative to soybean imports for feed that also can be used in food. Moreover, like other grain legumes, lupins produce protein-rich grains with a reduced environmental impact due to symbiotic N₂ fixation, which allows for improved N fertilizer economy in cropping systems (Crews and Peoples, 2004). However, lupins are known to be very poor competitors against weeds (*e.g.*, Lemerle *et al.*, 1995, Kruidhof *et al.*, 2008), which is believed to contribute to their highly variable yield that has limited their adoption in cropping systems.

Interspecific (Dayoub *et al.*, 2017) and intraspecific variation for traits related to soil volume exploration and plant N needs have been observed among legumes, in pea (McPhee, 2005) and in blue lupin (Chen *et al.*, 2012). However, in the genus *Lupinus*, no study has specifically assessed interspecific variation among lupin species and intraspecific differences among white lupin genotypes for traits related to N uptake ability.

Although there may be differences among lupins, traits may be too similar to significantly increase early competitive ability. Intercropping is another method to further increase trait diversity that may yield superior results. By replacing some lupin plants in crop stands with plants of another crop species that have complementary traits, early competitive ability of the crop against weeds could be more efficiently increased. Cereals have a stronger ability to absorb soil mineral N than do grain legumes (Jensen, 1996b, Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2001a, Bellostas *et al.*, 2003, Corre-Hellou *et al.*, 2007), and N use was assumed to be the most important factor for improved weed suppression in pea-barley intercrops compared to pea pure crops under low mineral soil N (Corre-Hellou *et al.*, 2011). Thus, intercropping with a non-N-fixing plant that has a high N demand may be of particular interest for legume crops that lack strong competitive ability for mineral soil N. Moreover, when intercropping a legume with a non-N-fixing crop, the use of two N sources (mineral soil N and N₂) generally leads to stronger growth and higher overall crop N content. Non-N-fixing plants usually benefit from reduced competition in mixed stands compared to pure stands and attain higher biomass and N content per plant (Corre-Hellou *et al.*, 2006). It has also been shown that species can exhibit plasticity in their traits associated with N uptake in response to intercropping (Liu *et al.*, 2015). Early growth is of key importance in the onset and subsequent dynamics of interactions in intercrops (Tofinga *et al.*, 1993; Andersen *et al.*, 2007; Corre-Hellou *et al.*, 2007; Naudin *et al.*, 2010; Fayaud *et al.*, 2014). Several studies have shown that cereals outcompete legumes in cereal-legume intercrops, but the differences in N acquisition strategies in relation to root traits and seed characteristics during the early growth phase between legumes and cereals have not been studied.

The objectives of the present study were (i) to measure the range of variation between lupin genotypes and species for a set of traits with respect to early growth and N acquisition, (ii) to examine how this variation in traits compares to differences between lupin and a cereal, triticale, and (iii) to assess if mixing lupin with triticale provides a higher potential for plant biomass and the acquisition of mineral soil N early in the crop cycle compared with lupin pure stands. To achieve these objectives, three rhizotron experiments were conducted in controlled conditions involving lupin and triticale plants grown both

separately and in mixed species pairs, and a set of traits (biomass, plant N content and origin, root system characteristics) were measured during early growth.

2. Materials and methods

2.1. Plant material and experimental design

Three species of lupin were studied during early growth stages: white lupin (*Lupinus albus*), blue lupin (*L. angustifolius*), and yellow lupin (*L. luteus*). Eight winter white lupin genotypes and varieties were selected based on their contrasting traits related to seed size and early growth (Table 4.1). Winter white lupin genotypes were selected from a French winter white lupin selection programme (Jouffray-Drillaud). The lupin species and genotypes were compared to triticale (\times *Triticosecale*).

Three experiments were conducted in a greenhouse under natural light in western France (47°28'0" N, 0°47'31"W) in 2015 and 2016 (Table 4.2). Plants were grown in transparent rhizotrons (Jamont *et al.*, 2013). All experiments were carried out with low mineral soil N availability using five replicates per experimental unit, except in rare cases of seedling death (three or four replicates).

Expt. 1 aimed at exploring differences in early growth traits at different levels: intra-species (10 white lupin genotypes), inter-species within the genus *Lupinus* (winter white lupin (WWL), spring white lupin (SWL), blue lupin (BL) and yellow lupin (YL)), and inter-family (white lupins and triticale). Expt. 2 and Expt. 3 aimed at assessing if lupin-triticale mixture has a higher plant biomass and N acquisition than does pure lupin after one (Expt. 2) and two months (Expt. 3). In Expt. 1, one plant of each genotype was grown per rhizotron. In Expt. 2 and 3, two plants were grown in each rhizotron in a replacement design. Pure lupin (two lupin plants), lupin mixed with triticale (one lupin plant and one triticale plant) and pure triticale (two triticale plants) were studied with four white lupin genotypes in Expt. 2 and with one winter white lupin variety in Expt. 3.

The rhizotrons (inner dimensions in Table 4.2) were covered with black polyethylene plastic sheeting to avoid exposing the roots to light and inclined at 45° to force the roots to grow along the underside. Each rhizotron was filled with a mixture of sandy soil (62.3% sand, 24.1% silt, 11.5% clay) equal to 25% of the total dry mass and with dry sand equal to 75% of total dry mass. The sand was previously washed and dried at 105 °C for 48 h, and the soil was sieved (7 mm) before homogeneous soil-sand mixing. Soil mineral nitrogen availability in the final mixed soil was lower than 12 mg.kg⁻¹ in the three experiments (Table 4.2). The final composition of the soil sand mixture was 2.9% clay, 6% loam, 90.6% sand and 0.4% organic matter, and the pH of the mixture was 6.9. The phosphorus (P Olsen) and potassium (K) concentrations were 30.3 and 78.7 mg kg⁻¹ of dry soil, respectively. A N-free nutrient solution was added to each rhizotron at the following concentrations (mol L⁻¹): 7.3 ×10⁻⁴ KCl, 2.3 ×10⁻⁴ KH₂PO₄·7H₂O, 1.6 ×10⁻⁴ MgSO₄, 1.2 ×10⁻⁴ CaCl₂ and 2.5 ×10⁻⁵ FeCl₃. The nutrient solution was mixed with the soil before filling the rhizotrons. One hundred fifty millilitres of this solution were used in Expt. 1 and 2 and 418 mL in Expt. 3.

Table 4.1: Genotypes used in the three experiments

Code	WWL-1	WWL-2	WWL-3	WWL-4	WWL-5	WWL-6	WWL-7	WWL-8	SWL-1	SWL-2	BL	YL	T-1	T-2
Name	889b13	714a3-3	Clovis	Luxe	598c2	Magnus	441a21-31	871j4	Feodora	Energy	Arabella	Mister	Ragtac	Vuka
Present in Expt.	1, 2	1	1	1	1	1, 3	1	1, 2	1, 2	1, 2	1	1	1	2, 3

WWL: winter white lupin, *Lupinus albus*; SWL: spring white lupin, *Lupinus albus*; BL: blue lupin, *Lupinus angustifolius*;

YL: yellow lupin, *Lupinus luteus*; T: triticale, \times *Triticosecale*.

Table 4.2: Description of methods of the three rhizotron experiments

Experiment	Dates (sowing - harvest)	Duration (days)	Rhizotron size (cm)	Plant species	Plants per rhizotron	Mean Temperature (°C)	Initial soil mineral N availability (mg kg ⁻¹)
Expt. 1	22/01/15 - 24/02/15	33	50 × 20 × 3	WWL (8), SWL (2), BL (1), YL (1), T (1)	1	13.7	8.43
Expt. 2	18/01/16 - 17/02/16	30	50 × 20 × 3	WWL (2), SWL (2), T (1)	2	14.2	11.44
Expt. 3	04/04/16 - 01/06/16	58	60 × 25 × 5	WL (1), T (1)	2	17.8	3.62 + 5 mg supplied through irrigation water

WWL: winter white lupin; SWL: spring white lupin; BL: blue lupin; YL: yellow lupin; T: triticale.

The seeds were weighed and calibrated to reduce variation in seed mass within genotypes to less than $\pm 5\%$. All seeds were treated for 10 minutes in a solution containing 0.317% NaClO (surface sterilization) and thoroughly rinsed, after which they were germinated on filter paper until the radicle emerged from the seed (BBCH stage 0.5; Lancashire *et al.*, 1991). In Expt. 1, the seed was placed in the middle of the rhizotron surface, and in Expt. 2 and Expt. 3, the seeds were placed so that they would be equidistant from the rhizotron edge and the other seed. Sowing depth was 1.0 cm for lupin and 0.5 cm for triticale. All seeds were then inoculated with *Bradyrhizobium lupini* at an estimated rate of 10^8 cells per plant to allow for N₂ fixation in lupins (Naudin *et al.*, 2011). After seedling emergence, a one-cm-thick layer of sand was added to the surface of the rhizotron to limit water evaporation from the soil. In Expt.1 and Exp. 2, the rhizotron soil was maintained in a water content range slightly below field capacity with a total quantity of 30 mL and 100 mL, respectively. Demineralized water was added as needed, and in Expt. 3, due to the longer growth period and higher temperature, the rhizotrons were supplemented with tap water to maintain soil in the desired water content range (2.0 L per rhizotron during the experiment). Control rhizotrons without plants were included in Expt. 1 and Expt. 2 (three replicates) to measure mineral soil N availability changes during the experiment.

Three lupin plants for each studied genotype were also grown simultaneously in N-free sand to determine the ¹⁵N abundance of plants relying only on N₂ fixation (β -value – isotopic fractionation factor of each genotype of lupin) to help estimate the N₂ fixation according to the natural abundance method (Amarger *et al.*, 1979). The pots in Expt. 1 and Expt. 2 were supplied with 80 mL of a N-free solution containing (mol L⁻¹) 5.4×10^{-4} KCl, 1.7×10^{-4} KH₂PO₄, 1.2×10^{-4} MgSO₄·7H₂O, 9×10^{-5} CaCl₂ and 1.8×10^{-5} FeCl₃ and in Expt. 3 with 60 mL of a N-free nutrient solution containing (mol L⁻¹) 1.1×10^{-3} KCl, 3.4×10^{-4} KH₂PO₄, 2.4×10^{-4} MgSO₄·7H₂O, 1.8×10^{-4} CaCl₂ and 3.7×10^{-5} FeCl₃ at sowing and once per week. Micronutrients were supplied in the nutrient solutions at the following concentrations (mol L⁻¹): 2×10^{-4} MnSO₄·H₂O, 2×10^{-4} H₃BO₃, 6×10^{-6} ZnSO₄·7H₂O, 1×10^{-6} Na₂MoO₄·2H₂O, 2×10^{-7} CuSO₄·5H₂O and 2×10^{-7} CoCl₂·6H₂O. The pots were maintained in the desired water content range by adding demineralized water as needed. Measurements and harvest

In Expt. 1 and 2, rooting depth was monitored by drawing visible roots three times a week on a transparent plastic sheet fixed to the underside of the rhizotron. In Expt. 1, root density was monitored using a grid of 1-cm \times 1-cm squares and counting the number of squares containing a root on each monitoring date. Root density data for triticale is not presented because it appeared that only a small proportion of triticale roots were visible on the rhizotron. Visible triticale roots were, however, considered sufficient to monitor triticale rooting depth.

In Expt. 1 and 2, the plants when harvested while still in the early growth phase (33 days in Expt.1 and 30 days in Expt.2). At harvest, growth stages were BBCH 1.3 to 1.7 for lupins and 2.1 for triticale. In Expt. 3, lupin was harvested at growth stage 1.18 (18 leaves, before stem elongation); triticale at growth stage 3.3 (Lancashire *et al.*, 1991).

At harvest, root systems were removed from the rhizotron and washed with demineralized water. In Expt. 1 and 2, root systems were then stored at 4.0 °C in a solution of 0.5 mM CaCl₂ for a maximum of two

hours before further manipulation. Nodules were separated from the roots and counted. In Expt. 1 and 2, the root systems were spread on a glass recording tray and scanned at 600 dpi in grey scale with an Epson Perfection V700 Scanner with a transparency scanning system (Seiko Epson Corporation; Suwa, Nagano, Japan), and the root length was measured using WinRHIZO software (WinRHIZO Pro2012b, Regent Instruments Inc., Quebec, Canada).

Plants grown in N-free sand (helping to estimate the respective β -value) were harvested at the same date. After oven-drying (48 h at 70 °C), the dry matter of roots, shoots and nodules were determined. All of the samples (including calibrated seeds) were ground to a fine powder for total N (Dumas procedure), and all $^{15}\text{N}:$ ^{14}N ratio measurements of the original seeds, roots+nodules and shoots were performed using a CHN analyser (EA3000; Euro Vector, Milan, Italy) and a mass spectrometer (IsoPrime; Elementar, Hanau, Germany).

At sowing and harvest, soil samples were collected, and the soil inorganic N concentration was measured using a segmented flow analysis method (SA3000; Skalar Analytical B.V., Breda, Netherlands), which enables determination of the nitrate content by KCl extraction according to the international standard ISO 14256–2.

2.2. Calculations and statistics

Exogenous N was calculated as the difference between total plant N and seed N. The relative contributions of the exogenous sources of N (air and soil) were then determined. The proportion of plant exogenous N derived from the air (%Ndfa) was estimated using the ^{15}N natural abundance method (Amarger *et al.*, 1979). Triticale was used as the non-N-fixing reference plant in Equation (1) as follows:

$$\%Ndfa = 100 \times [(\delta^{15}\text{N}_{\text{triticale}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{lupin}}) / (\delta^{15}\text{N}_{\text{lupin}} - \beta)] \quad (1)$$

where $\delta^{15}\text{N}_{\text{lupin}}$ and $\delta^{15}\text{N}_{\text{triticale}}$ express the observed natural ^{15}N abundances of lupin and of triticale, respectively, and β is the isotopic fractionation factor measured from plants grown in N-free sand.

The values of $\delta^{15}\text{N}$ for lupins and triticale were corrected to take seed N into account (Jensen, 1985) according to Equation (2) as follows:

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{corrected}} = [\delta^{15}\text{N}_{\text{plant}} - ((\text{QN}_{\text{seed}} / \text{QN}_{\text{plant}}) \times \delta^{15}\text{N}_{\text{seed}})] / [1 - (\text{QN}_{\text{seed}} / \text{QN}_{\text{plant}})] \quad (2)$$

where $\delta^{15}\text{N}_{\text{seed}}$ expresses the natural ^{15}N abundance of the original seeds. The contribution of mineral soil N was calculated as the difference between exogenous N and N derived from the air, assuming N derived from the air was 0 when no N_2 fixation could be detected.

In this study, the relative competitive ability of the components in mixed stands was expressed using the ‘‘Competitive Balance Index’’ (Cb; Equation (3); Wilson, 1988) as follows:

$$\text{Cb} = \ln [(Y_{\text{LT}} / Y_{\text{LL}}) / (Y_{\text{TL}} / Y_{\text{TT}})] \quad (3)$$

where Y is the dry weight or other variables per plant; L is lupin; T is triticale; Y_{LL} is the value for pure lupin; Y_{TT} is the value of pure triticale; Y_{LT} is the value of lupin when grown with triticale; and Y_{TL} is the value of triticale when grown with lupin. Cb is close to 0 when there is no competition or when plants have the same competitive abilities; Cb is close to minus one when triticale has a higher competitive ability than lupin or benefits more from being mixed than lupin; and Cb is close to one when the opposite is true. The

complementarity in resource use is expressed by the relative yield total (RYT) (Equation (4)) (de Wit and van den Bergh, 1965) as follows:

$$\text{RYT} = Y_{LT} / Y_{LL} + Y_{TL} / Y_{TT} \quad (4)$$

A RYT value higher than one indicates an advantage of mixed stands over pure stands.

The differences between genotypes of lupin, between white lupins and triticale and between pure and mixed stands for traits, growth parameters and performances were assessed by a one-way analysis of variance (type II sum of squares; $\alpha = 0.05$). The normality and homoscedasticity of model residues were tested using Shapiro's and Bartlett's tests, respectively ($\alpha = 0.05$). In Expt. 2, the effects of neighbouring plants and lupin genotype were tested by a two-way analysis of variance (type III sum of squares; $\alpha = 0.05$). For variables where model residuals did not show normality, the data were transformed using the best function as determined by the Box-Cox procedure (Box and Cox, 1964). The means were compared using Tukey's HSD test (honest significant difference; $\alpha = 0.05$) to determine which treatments were different. For variables where model residuals did not show homoscedasticity, Welch's correction was applied when conducting the ANOVA (Welch, 1947), and the Tukey-Games-Howell test was used to determine which treatments were different (Games and Howell, 1976). We used linear regressions to assess correlations between variables in Expt. 1 as well as to calculate root vertical expansion rates (sowing - 25 days after sowing (DAS)) and root density expansion rates in the linear phase (18 - 25 DAS). At 25 DAS, the roots of some individuals reached the bottom of their rhizotron.

All statistical analyses were performed using R software, version 3.1.2 (RCore, 2014).

3. Results

3.1. Inter- and intraspecific variation among lupin genotypes for early growth and N acquisition

3.1.1. Amount of variation for all studied traits

Among white lupins, seed mass varied between 208 and 308 mg seed⁻¹ and had a CV of 11% (Table 4.3). Seed N content showed a higher variation (CV=23%) and ranged from 9.9 to 22.1 mg seed⁻¹. Narrow-leaved lupin and yellow lupin had lighter seeds and a lower seed N content compared with white lupin. We measured statistically significant differences among lupin genotypes for every trait related to above- and belowground growth and root exploration (Table 4.3). The highest coefficients of variation were observed for root length (46%) and nodule dry weight (50%). The root vertical expansion rate and root density differed also largely among lupin genotypes (CV = 21% and 34%, respectively). Root DW was more variable among genotypes than was shoot DW (Table 4.3); there was high intraspecific variation among white lupins. The coefficients of variation increased among lupin genotypes when including blue lupin and yellow lupin, especially for the root:shoot ratio and root DW (CV difference > 10%).

Among white lupins, WWL-1 had the lowest seed DW (208 mg seed⁻¹) and seed N content (9.9 mg seed⁻¹) and exhibited the lowest values of shoot and root growth and soil exploration (shoot DW: 190.8 mg plant⁻¹; root DW: 54.34 mg plant⁻¹; root length: 105 cm plant⁻¹; root vertical expansion rate: 0.98 cm d⁻¹; root density 25 DAS: 9.87%). When comparing the eight winter white lupins, WWL-8 had the highest seed DW (308 mg seed⁻¹) and seed N content (22.1 mg seed⁻¹) and exhibited the highest values of shoot and root DW (307.4 and 90.5 mg plant⁻¹, respectively), root length (195 cm plant⁻¹) and root density at 25 DAS (16.29%).

Table 4.3: Descriptive statistics of traits and growth parameters of 12 lupin genotypes grown for 33 days as sole plants in rhizotrons (Expt. 1)

		WWL-1	WWL-2	WWL-3	WWL-4	WWL-5	WWL-6	WWL-7	WWL-8	SWL-1	SWL-2	BL	YL	Mean	CV among WL (%)	CV overall (%)	P
Seed	Seed DW (mg seed ⁻¹)	208	225	247	250	253	257	277	<u>308</u>	227	248	160	<u>130</u>	233	11	21	–
	Seed N content (mg seed ⁻¹)	9.9	13.2	12.8	13.4	14.1	13.0	15.8	<u>22.1</u>	13.6	12.0	<u>7.3</u>	8.7	13	23	29	–
Final DW	Shoot DW (mg plant ⁻¹)	190.8 f	240.8 cde	217.8 def	230.4 de	253.3 bcd	226.1 def	253.8 bcd	<u>307.4</u> a	271.7 abc	288.8 ab	211.2 ef	<u>123.4</u> g	234.63	14	21	<0.0001
	Root DW (mg plant ⁻¹)	54.34 d	73.4 bc	67.6 cd	73.7 bc	70.5 cd	72.4 bcd	68.4 cd	90.5 b	74.7 bc	109.6 a	<u>117.9</u> a	<u>33.6</u> e	75.54	20	30	<0.0001
	Nodule DW (mg plant ⁻¹)	2.34 b	2.94 b	3.22 b	2.99 b	2.47 b	2.65 b	2.42 b	2.81 b	3.26 b	<u>6.85</u> a	2.46 b	<u>0.38</u> b	2.90	41	50	0.0001
	Root:shoot ratio	0.297 c	0.317 c	0.327 c	0.334 bc	0.289 c	0.331 bc	0.279 c	0.303 c	0.287 c	0.406 b	<u>0.569</u> a	<u>0.276</u> c	0.33	10	24	<0.0001
Root system	Root length (cm plant ⁻¹)	105 d	147 d	135 d	148 d	134 d	150 cd	113 d	195 bc	221 b	<u>348</u> a	217 b	<u>47</u> e	163.42	42	46	<0.0001
	Root vertical expansion rate (cm d ⁻¹)	<u>0.98</u> f	1.56 bc	1.26 def	1.28 de	1.18 ef	1.32 cde	<u>1.00</u> f	1.48 bcd	1.63 b	<u>1.90</u> a	1.54 bc	1.01 ef	1.35	21	21	<0.0001
	Root density at 25 DAS (%)	9.87 de	11.47 bcd	13.56 bcd	12.95 bcd	11.17 cd	12.87 bcd	9.87 de	16.29 b	15.1 bc	<u>21.88</u> a	11.65 bcd	<u>4.29</u> e	12.58	27	34	<0.0001

The mean data for each genotype ($n = 3 - 5$), mean across genotypes, coefficient of variation (CV) and P values of comparisons between genotypes are given for each variable. Minimum and maximum values are underlined with a dotted and a full line, respectively. CV appears in bold if $\geq 30\%$. Significant values are shown in bold ($P < 0.05$).

DW: Dry Weight, WWL: Winter White Lupin, SWL: Spring White Lupin.

Mean genotype data of each parameter (row) with different letters are significantly different ($P < 0.05$).

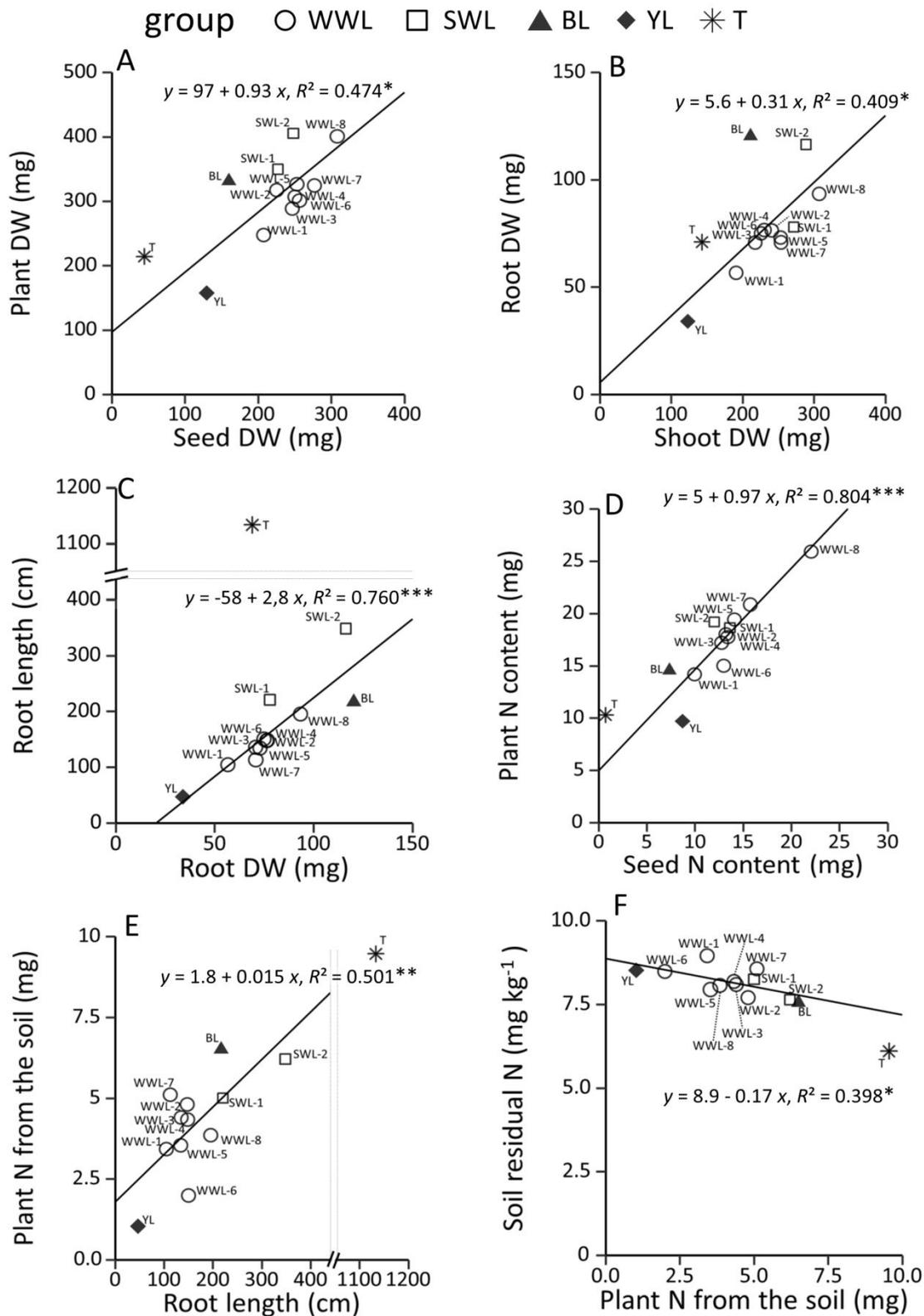


Figure 4.1: Correlations between the measured variables (A) plant DW and seed DW; (B) root DW and shoot DW; (C) root length and root DW; (D) plant N content and seed N content; (E) plant N from the soil and root DW; and (F) soil residual N and plant N from the soil in Expt. 1 for 12 lupins and triticale.

WWL: winter white lupin; SWL: spring white lupin; BL: blue lupin; YL: yellow lupin; T: triticale, DW: Dry Weight. Variables are expressed per plant or per seed.

Regression equation and R^2 are calculated for 12 lupins, not taking into account the triticale data. Correlations are significant at the respective probability levels. *: $P \leq 0.05$, **: $P \leq 0.01$, ***: $P \leq 0.001$

Among all white lupins, SWL-2 showed the maximum values for all root variables (root DW: 109.6 mg plant⁻¹; root length: 348 cm plant⁻¹; root vertical expansion rate: 1.90 cm d⁻¹; root density at 25 DAS: 21.88%) in spite of a lower shoot DW than that of WWL-8 (SWL-2: 288.8 mg plant⁻¹ and WWL-8: 307.4 mg plant⁻¹). On the whole, except for root DW being higher for blue lupin (117.9 mg plant⁻¹), SWL-2 showed the maximum values among all lupins. For all plant traits, except seed N content and root vertical expansion rate, yellow lupin exhibited the minimum values.

3.1.2. Lupin early growth and root exploration

All lupins exhibited slow growth during the first month, and plant DW was on average only 1.4 times the value of seed DW. A heavier seed resulted in a higher final plant weight (Figure 4.1 A, linear regression, $F_{1,10} = 9.0$, $P = 0.013$), although early growth rates were higher for spring white lupins and blue lupin than for winter white lupins. WWL-8 ended up with the same final biomass as SWL-2 in spite of having higher seed reserves.

Root DW and shoot DW were correlated (Figure 4.1 B, linear regression, $F_{1,10} = 6.9$, $P = 0.025$), but SWL-2 and blue lupin had higher root:shoot ratios than did the other genotypes. Narrow-leaved lupin had the highest root DW, which was 3.5 times greater than that of yellow lupin (Table 4.3). Among white lupins, the root DW of SWL-2 was 2.0 times greater than that of WWL-1. Spring white lupins and blue lupins had the longest root systems, which were up to 5.9 times longer than that of yellow lupin. Root length was also highly variable among white lupins (CV = 42%), and SWL-2 had a root system 3.3 times longer than that of WWL-1.

Genotypes presenting high root DWs generally also presented high root lengths, high root vertical expansion rates and high root densities (Table 4.3). Figure 4.1 C shows a high correlation between root length and root DW (linear regression, $F_{1,10} = 31.7$, $P = 0.0002$). However, a higher specific root length was observed for spring white lupins than for winter white lupins (WWL: 1.97 cm mg⁻¹ vs. SWL: 3.07 cm mg⁻¹). Narrow-leaved lupin showed the highest root dry weight but exhibited one of the lowest specific root lengths (1.84 cm mg⁻¹).

All groups displayed similar trends of root vertical expansion and density expansion (Figure 4.2 A-B). Root vertical expansion was linear in the early growth phase and ranged from 1.01 cm d⁻¹ (yellow lupin) to 1.75 cm d⁻¹ (spring white lupins). Root density started with a lag phase characterized by a low expansion rate until 15 DAS, where the maximal value was 4.8% (spring white lupins), but the root density increased linearly and more rapidly after 18 DAS, reaching a maximum of 18% at 25 DAS (spring white lupins).

Yellow lupin exhibited the lowest rooting depth and the slowest root density development. Narrow-leaved lupin had a higher root vertical expansion rate than did winter white lupins but a similar root density expansion. Spring white lupins had the highest density expansion rate in the linear phase (18-25 DAS) as well as density at 25 DAS. Among white lupins, root density (18-25 DAS) increased by 0.84% per day (WWL-1) up to 1.95% per day (SWL-2).

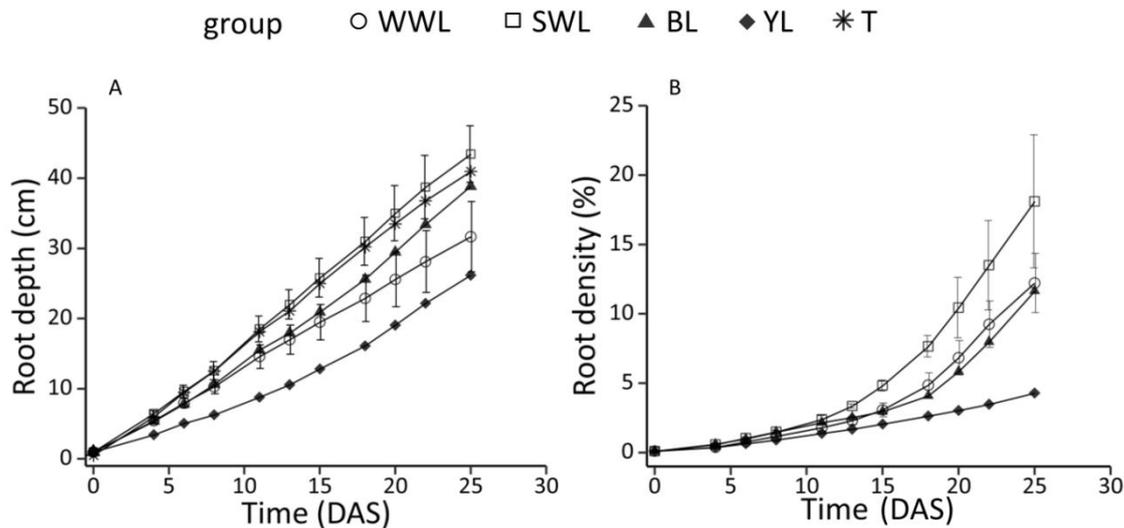


Figure 4.2: A. Root vertical expansion for lupins and triticale and B. Root density expansion for lupins during Expt. 1.

WWL: winter white lupin; SWL: spring white lupin; BL: blue lupin; YL: yellow lupin; T: triticale, Standard deviations of groups representing several genotypes are displayed.

3.1.3. Early use of N sources

At the end of the experiment, N content varied from 9.71 to 25.91 mg plant⁻¹ among lupin genotypes (Figure 4.1 D). On the whole, lupin relied mostly on seed N for the first month of growth (Figure 4.3 A), and plant N reflected differences in seed N (Figure 4.1 D, linear regression, $F_{1,10} = 40.9$, $P < 0.0001$). However, among white lupins, exogenous N proportion ranged from 13% to 37%. The exogenous N proportion was 10% in yellow lupin and 49% in blue lupin (Figure 4.3 A).

All genotypes initiated nodules during the experimental period (33 days). SWL-2 exhibited a higher nodule DW than all the other white lupin genotypes (Table 4.3). Only WWL-1, WWL-5, and SWL-2 as well as blue lupin started fixing a measurable amount of N₂ during the experiment. For the other genotypes, the N content of plants grown in N-free sand did not exceed the amount already present in the seed (data not shown), and the quantity of N from symbiotic fixation is assumed to be 0. The %Ndfa values calculated for total N were 8.6%, 5.7%, 4.6% and 4.5% for WWL-5, WWL-1, blue lupin and SWL-2, respectively (Figure 4.3 A).

Lupins absorbed a low quantity of N from the soil (mean = 4.2 mg plant⁻¹, max = 6.5 mg plant⁻¹) (Figure 4.3 B). However, plant N absorbed from the soil was correlated with root length (Figure 4.1 E, linear regression, $F_{1,10} = 10.1$, $P = 0.010$) as well as with root DW, root density and root vertical expansion rate. Genotypes that started fixing N₂ (WWL-5, WWL-1, blue lupin and SWL-2) did not show a lower mineral soil N uptake.

There were limited effects of lupin growth on soil residual N. No differences between lupin genotypes and no significant differences with the bare soil control (residual N: 8.15 ± 0.58 mg kg⁻¹) were observed. However, there was a significant effect of plant mineral soil N uptake on soil residual N (Figure 4.1 F, linear regression, $F_{1,10} = 6.611$, $P = 0.027$).

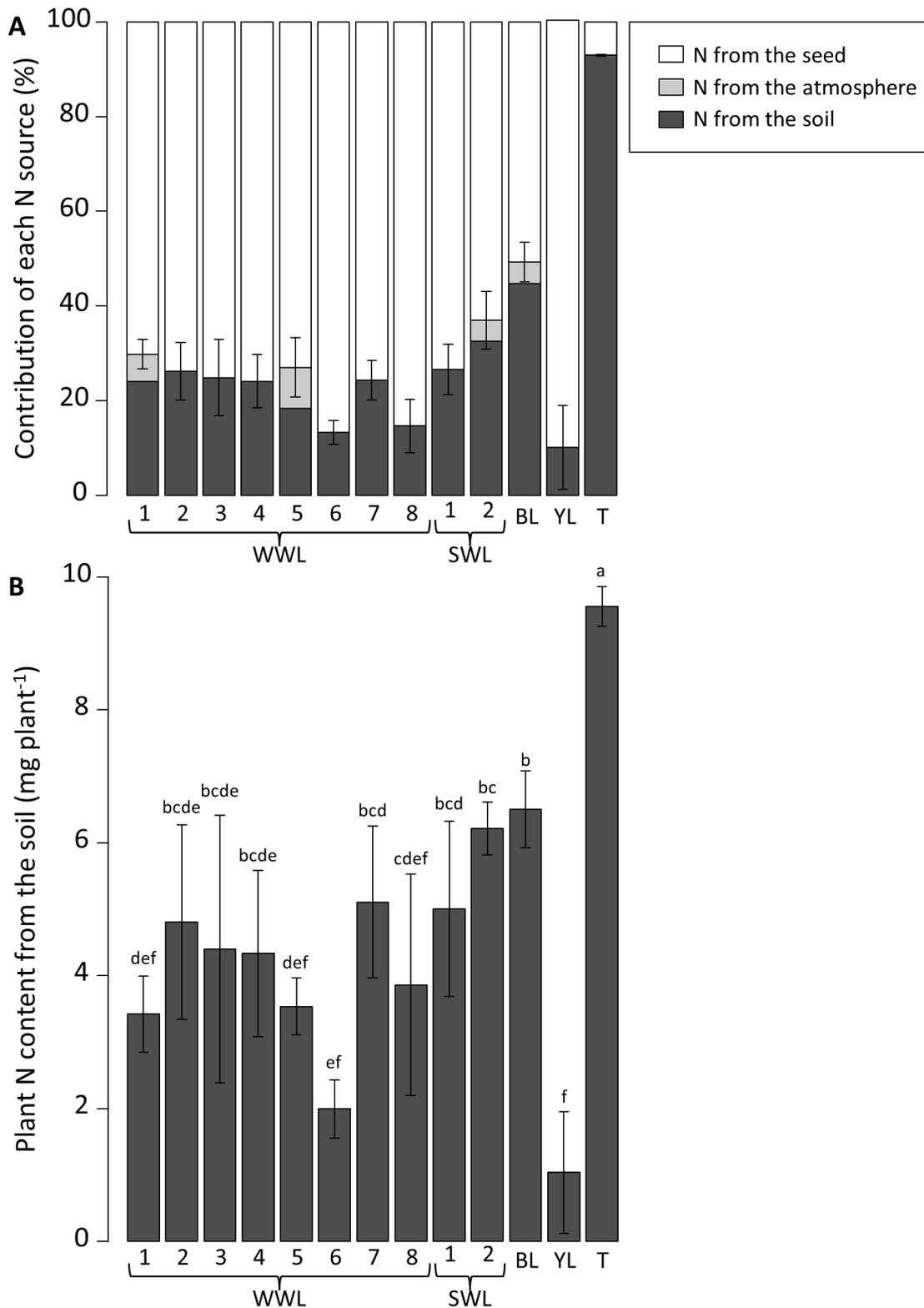


Figure 4.3: A. N content according to N sources for 12 lupins and triticale.

Error bars represent standard deviations of exogenous N percentage;

B. Plant N content originating from the soil, ANOVA: $F_{12,47} = 14.6$, $P < 0.0001$.

Different letters indicate significant differences ($P < 0.05$) as shown by the Tukey test.

WWL: winter white lupin; SWL: spring white lupin; BL: blue lupin; YL: yellow lupin; T: triticale,

3.2. Contrasting early growth and N use strategies of lupin and triticale in pure and mixed treatments in the first month

3.2.1. Lupin and triticale in pure treatments in the first month (Expt. 1):

Both winter white lupins and spring white lupins have a seed DW that is more than five times higher than that of triticale (Table 4.4). On average, one lupin seed contains up to 20 times more N than one triticale seed. In Expt. 1, the shoot DW of white lupins was higher than that of triticale. After one month of growth, triticale plant DW was 4.8 times more than the seed DW (this ratio was 1.4 for lupins). After one month of growth, white lupins and triticale had a similar root DW (Table 4.4). The difference in total plant DW between white lupins and triticale after one month was smaller than the difference in seed DW at the start of the experiment, indicating that triticale had 16.1 and 6.7 times faster growth than winter white lupins and spring white lupins, respectively (Figure 4.1 A). The root:shoot ratio was lower in white lupins (0.309 and 0.340 in winter white lupins and spring white lupins, respectively) than in triticale (0.500). Root length of triticale represented 8.0 and 4.1 times that of winter white lupins and spring white lupins, respectively. As shown in Figure 4.1 C, the specific root length of triticale amounted to 16 cm mg⁻¹, which was much higher than that of winter white lupins and spring white lupins (2.0 and 3.1 cm mg⁻¹, respectively). The root vertical expansion rate of triticale (1.67 cm d⁻¹) was higher than that of winter white lupins (1.26 cm d⁻¹) but similar to that of spring white lupins (1.75 cm d⁻¹). Although starting with a seed N content approximately 19 times higher than in triticale, white lupins contained only 1.8 times more N than did triticale in the final plant. Triticale accumulated 93% of its final N content during growth, whereas white lupin N content still depended on seed N for 77% (winter white lupins) and 68% (spring white lupins) (Figure 3A). With a similar root mass but higher root length, triticale was able to absorb more mineral soil N than were white lupins (Figure 4.1 E), which resulted in a lower quantity of residual mineral N in the soil (Figure 4.1 F).

3.2.2. Lupin and triticale in mixed compared to pure treatments in the first month (Expt. 2)

The mixtures showed intermediate values between pure treatments for shoot and root dry matter accumulation and for N acquisition (Table 4.5). Lupin represented 67.4% of shoot biomass of the mixture. Root traits and strategy of N acquisition of lupin and triticale were not significantly different between the pure and mixed treatments (Table 4.6). After one month of growth in mixed pairs, the presence of triticale as a neighbour plant did not affect the differences between the four most-contrasting lupin genotypes identified in Expt. 1 (WWL-1, WWL-8, SWL1, SWL-2; interaction between the factors “lupin genotype” and “pure or mixed treatment”: $F_{3,32} = 0.1991$, $P = 0.896$). In the first month, there were almost no interactions between plants, as shown by the Cb values that were very close to zero and the RYT values close to one regardless of traits. The contrasting strategies of lupin and triticale towards early growth and N use observed in pure treatments were preserved in mixed treatments (Table 4.6). Total plant N content (lupin + triticale) from the soil was higher in mixed treatments than in pure lupin (Table 4.5), and lupin contributed to only 24.5% of that value in the mixture, indicating that triticale allowed for higher mineral soil N uptake by the mixture over pure lupin without limiting lupin early growth.

Table 4.4: Performances of two-plant stands consisting of white lupin and triticale grown in rhizotrons

	Expt. 2				Expt. 3			
	Pure Lupin	Pure Triticale	Mixed Stand	<i>P</i>	Pure Lupin	Pure Triticale	Mixed Stand	<i>P</i>
			Lupin %				Lupin %	
Shoot DW (mg 2 plants ⁻¹)	626 a	325 c	453 b	<0.0001	7880 a	5214 b	8364 a	<0.0001
			67.4				42.0	
Root (+ nodule) DW (mg 2 plants ⁻¹)	174 a	103 b	134 b	<0.0001	3002 b	3534 ab	3990 a	0.0036
			54.7				31.9	
Plant N content (mg 2 plants ⁻¹)	43.16 a	24.02 b	30.75 b	<0.0001	365.72 a	81.81 c	260.51 b	<0.0001
			65.7				71.5	
Exogenous N content (mg 2 plants ⁻¹)	10.49 c	22.63 a	13.81 b	0.0105	327.67 a	80.52 c	240.84 b	<0.0001
			25.6				69.5	
Plant N content from soil (mg 2 plants ⁻¹)	8.08 c	22.63 a	13.53 b	<0.0001	71.41 b	80.52 a	86.76 a	0.0011
			24.5				15.2	
Soil residual N (mg kg ⁻¹)	11.3 a	8.2 b	10.6 a	<0.0001	0.31 a	0.32 a	0.27 a	0.4492

The mean data for each group (n = 3-20), means across groups and P values of comparisons between pure lupin, pure triticale and mixed stands are given for each variable. Lupin % represents the proportion of lupin in the mixed stands for each variable.

Group mean data of each parameter (row) with different letters are significantly different within each experiment (P < 0.05).

Significant values are shown in bold (P < 0.05).

Table 4.5: Comparison of white lupin and triticale grown in pure stands and in mixed stands for 30 days in rhizotrons (Expt. 2)

	White Lupin			Triticale			Competitive Balance Index	Relative Yield Total
	Pure	In Mixed Stand	<i>P</i>	Pure	In Mixed Stand	<i>P</i>		
Seed DW (mg seed ⁻¹)		272.95	–		39	–	–	–
Seed N content (mg seed ⁻¹)		16.3	–		0.7	–	–	–
Shoot DW (mg plant ⁻¹)	312.9	305.1	0.4912	162.4	147.5	0.3951	0.07	0.94
Root DW (mg plant ⁻¹)	81.45	81.15	0.9455	51.73	46.87	0.5760	0.10	0.95
Nodule DW (mg plant ⁻¹)	5.42	5.62	0.6977	–	–	NA	–	–
Root:shoot ratio	0.276	0.285	0.3921	0.291	0.320	0.4944	-0.06	0.95
Root length (mg plant ⁻¹)	282	268	0.5136	874	876	0.9948	-0.05	0.98
Root vertical expansion rate (cm d ⁻¹)	2.22	2.19	0.7602	2.00	1.84	0.2108	0.07	0.95
Plant N content (mg plant ⁻¹)	21.58	20.16	0.1526	12.01	10.59	0.3854	0.06	0.91
Exogenous N content (mg plant ⁻¹)	5.24	3.91	0.1549	11.32	9.90	0.3853	-0.16	0.81
Plant N content from soil (mg plant ⁻¹)	4.04	3.64	0.6211	11.32	9.90	0.3853	0.07	0.89

For lupin and triticale, the mean data for each group ($n = 3-20$), *P* values of comparisons between pure and mixed stands, competitive balance index and relative yield total are given for each variable.

3.3. Contrasting growth, N use strategies, and competitive ability of lupin and triticale after two months in pure and mixed treatments:

3.3.1. Lupin and triticale in pure treatments after two months (Expt. 3):

After 58 days, white lupin (WWL-6) shoot DW was higher than that of triticale, but triticale had produced higher root DW than did lupin (Table 4.4 and 4.6). Lupin had a higher N content than triticale, but its strategy towards N use had changed compared with the strategy observed in the first month (Expt. 2). Lupin N content coming from the seed was only 10%; 69.8% of lupin total N came from the atmosphere. At this stage (after two months), triticale absorbed only slightly more N from the soil than did lupin (13% more, in contrast to 180% more after one month in Expt. 2).

3.3.2. Interactions and complementarity in mixed treatments after two months (Expt. 3):

The strategy of N acquisition of lupin was strongly modified in mixed treatments compared to that of pure treatments. Exogenous N content in lupins remained the same regardless of neighbouring plant. Lupin took up significantly less N from the soil and fixed more N when grown with triticale compared with the pure treatments, which translated into a higher %Ndfa in the mixture (Table 4.6; 82.7% in mixed stand vs. 69.8% in pure stand). The acquisition of mineral soil N per plant was reduced in mixture compared to pure treatments.

After two months, triticale mixed with lupin showed higher values of shoot and root DW and mineral soil N uptake per plant than when grown in pure treatments (Table 4.6). Negative Cb values showed that triticale benefited from the interactions in mixture with lupin (Table 4.6). The RYT values were higher than one, indicating a higher shoot biomass (+ 38%), root biomass (+ 19%), soil N uptake (+ 10%) and plant N content (+ 42%) in mixed treatments compared with pure treatments. In pure treatments, triticale shoot DW was lower than that of lupin, but it yielded almost twice as much when grown with lupin. Moreover, triticale grown with lupin absorbed 74 mg N from the soil but only 40 mg when in competition with another triticale plant. The enhanced growth of triticale in mixed treatments also strongly increased the contrast of root DW between lupin and triticale. After two months, the increase in triticale root DW in mixed treatments allowed for higher root DW in the mixture than in pure lupin (Table 4.5) as well as a higher total DW ($P < 0.0001$, data not shown). The highest total plant N content was in pure lupin, with 10% coming from the seed (Table 4.5). The mixture and pure triticale absorbed significantly more N from the soil than did pure lupin, but soil residual N was depleted from the initial level regardless of treatment (Table 4.4).

Table 4.6: Comparison of white lupin and triticale grown in pure stands and in mixed stands for 58 days in rhizotrons (Expt. 3)

	White Lupin			Triticale			Competitive Balance index	Relative Yield Total
	Pure	In Mixed Stand	<i>P</i>	Pure	In Mixed Stand	<i>P</i>		
Seed DW (mg seed ⁻¹)		280.23	–		37.27	–	–	
Seed N content (mg seed ⁻¹)		19.0	–		0.6	–	–	
Shoot DW (mg plant ⁻¹)	3940	3510	0.0903	2608	4854	<0.0001	-0.74	1.38
Root DW (mg plant ⁻¹)	1277	1197	0.1820	1767	2558	0.0013	-0.43	1.19
Nodule DW (mg plant ⁻¹)	223.3	234.0	0.2510	–	–	–	–	–
Root:shoot ratio	0.382	0.410	0.1453	0.682	0.530	0.0473	0.32	1.10
Plant N content (mg plant ⁻¹)	182.86	186.30	0.7487	40.9	74.22	<0.0001	-0.58	1.42
Exogenous N content (mg plant ⁻¹)	163.84	167.28	0.7483	40.24	73.58	<0.0001	-0.58	1.42
Plant N content from soil (mg plant ⁻¹)	35.71	13.20	<0.0001	40.24	73.58	<0.0001	-1.60	1.10
Plant N content from fixation (mg plant ⁻¹)	128.13	154.08	0.0331	–	–	–	–	–
%Ndfa	69.8	82.7	<0.0001	–	–	–	–	–

For lupin and for triticale, the mean data for each group ($n = 5$), *P* values of comparison between pure and mixed stands, competitive balance index and relative yield total are given for each variable. Significant values are shown in bold ($P < 0.05$).

4. Discussion

Our results show that there are differences among lupin species and between genotypes of one species for traits related to early growth and mineral soil N uptake. Even so, all lupins demonstrated slow early growth and low ability to absorb mineral soil N compared to triticale. However, in lupin-triticale mixtures, the strong contrast in early growth strategies between species results in a higher competitive ability for soil mineral N of the mixture in comparison with pure lupin. Our results demonstrate that complementarity for N resource use in mixtures of cereal-grain legumes can appear early in the growth cycle.

4.1. Inter- and intraspecific variation among lupin genotypes

Although all lupins displayed a low soil N uptake ability during early growth, there were differences among winter white lupins for traits related to the root system and N use after one month of growth. The inclusion of different cultivars and species of lupins (spring white lupins, blue lupin and yellow lupin) increased the level of variation. Other studies have examined intraspecific variability within lupin species. In a semi-hydroponic system, 10 *L. angustifolius* genotypes (blue lupin) selected from a large germplasm pool for maximizing differences (1301 genotypes comprising landraces and wild accessions) showed a CV of 36% for root DW (Chen *et al.* (2011). In experimental conditions similar to our study, nine contrasting legume species showed a CV of 82% for root DW (Dayoub *et al.*, 2017). In our study, root length had a CV of 42% among WLs, which is higher than that (37%) measured by Chen *et al.* (2011) in spite of the presumably narrower genetic base in our study. This confirms that there is high variation for root traits in the pool of white lupins under selection. Among lupins, we observed higher variation for root DW than for shoot DW, which is consistent with previous studies (Chen *et al.*, 2011; Dayoub *et al.*, 2017). The most variable traits in our study were measured belowground. Belowground variation is usually less studied than aboveground variation and may thus often be underestimated.

The level of lupin shoot DW and root DW measured in our three experiments is in agreement with that measured by Tang *et al.* (1999) in a six-week experiment. The rate of root vertical expansion was within the range described in Dayoub *et al.* (2017) for nine contrasting legume species. Root density showed the same trend as that of pea described by Thorup-Kristensen (1998), with a somewhat longer lag phase and a higher increase in root density growth rate after 15 DAS.

Most early growth variables were correlated, although some correlations highlighted particular genotypes. For example, SWL-2, blue lupin and yellow lupin seemed to be different from most white lupin genotypes. Plant DW reflected seed DW (Figure 4.1 A), and plant N content reflected seed N content (Figure 4.1 D); the increase in DW and plant N during one month was lower than the initial level provided by the seed. Narrow-leafed lupin and SWL-2 differed from the other genotypes by their high root:shoot ratio. Root:shoot ratio is allometric and changes with size (Müller *et al.*, 2000). During the early stages, this ratio is high but will strongly decrease in later stages.

Among winter white lupins, there were consistent differences for all variables between the genotype exhibiting the highest values and the one exhibiting the lowest: WWL-8 was the quickest winter white lupin to establish a dense, deep and long root system and had 1.7 times more root DW than did WWL-1, which had the slowest start. Winter white lupins seemed to have a slower early growth rate than did spring white lupins, which may be a consequence of breeding for frost tolerance with a slower leaf development and a delayed floral initiation in winter types. Among the tested lupin genotypes, SWL-2 showed the strongest ability to develop a dense, deep and long root system.

Yellow lupin has relatively light seeds containing little N, yet this species showed a low use of exogenous N. This may have resulted from a slow start, its low N requirement and its very low root system expansion. Narrow-leafed lupin also has relatively light seeds, but this species showed a high exogenous N proportion. Narrow-leafed lupin did not have high shoot DW but did exhibit high values for root traits (root DW, root:shoot ratio, root vertical expansion rate) and N uptake ability. Narrow-leafed lupin produces less root length than does white lupin for a similar root DW in accordance with Clements *et al.* (1993).

Comparison between lupin genotypes and species for N use showed that root DW, root length, root depth expansion rate and root density (correlated variables) have an impact on early mineral soil N uptake. In a simulation study for a range of crops (*e.g.* wheat, barley, lupin, soybean), Dunbabin (2007) found that variables controlling the spatial intensity of foraging (here, root density) and rate of root system establishment (here, root depth expansion rate) were the most important for N uptake in competition with weeds.

4.2. Contrasting strategies between lupin and triticale for early growth and N use

Triticale absorbed more mineral soil N than did lupin, as early as one month after sowing. Numerous studies have shown that cereals can absorb more mineral soil N than can legumes (Martin and Snaydon, 1982; Jensen, 1996b; Ghaley *et al.*, 2005, Corre-Hellou *et al.*, 2007), but this has rarely been demonstrated in early growth stages nor has it been linked to seed N and root traits. Lupin seeds contain a high amount of N, and contribute, on average, 75% of plant N for seedling growth in the first month. Dayoub *et al.* (2017) found among legumes a range of reliance on seed N from 6% in *Medicago sativa* to 77% in *Arachis hypogea* during early growth (35 days after germination). Soybean (*Glycine max*) also had a high N content and concentration like lupins in our experiment, but it relied on seed N for only 49% of plant N (Dayoub *et al.*, 2017). Lupin thus seems to be among the legume species that relies the most on seed N in the first month of growth. This may be largely a function of the relatively large seed N reserves and slow early growth (in comparison to other legumes) of lupin. Triticale seedlings grew faster and relied on seed N for only 7% of plant N after one month. Although N uptake varied between lupins, none of the varieties examined significantly reduced soil mineral N, due to the low N uptake of all the lupin varieties examined. Triticale seedlings, which started with 18 times less N in the seed, absorbed significantly more soil mineral N.

Triticale has a distinctly different root system than does lupin. The finer roots of triticale show a lower resource investment per unit of root length, with the capacity to produce seven times more root length than lupin can with the same root mass. Martin and Snaydon (1982) also noted that the ability of cereals to produce finer roots than legumes was responsible for their higher belowground competitive ability. Triticale produced much more root length than did lupins and had explored all of the rhizotron soil volume at the end of the one-month experimental period, whereas lupin had not. In comparison to lupin, triticale had lower seed DW, a much lower seed N content, a higher early growth rate, finer roots and a higher capacity to produce a dense root system.

4.3. Mixing triticale with lupin allows better performance without negatively impacting lupin growth

The strong contrasts between lupin and triticale are maintained when the two species are grown together for one month. In Expt. 2, we detected no impact of “neighbour identity” on the plants, as there was nearly no interaction between the plants during the first month of growth in our setting. Lupin and triticale were both allowed to access soil resources and light the same way regardless of the neighbouring plant. Plants with a low biomass have a low competitive ability at this early stage. Thus, there was also no impact of lupin genotype choice on triticale and on performances of the mixed stands. Because of the higher mineral soil N uptake of triticale in comparison with lupin, mixed species pairs had greater N uptake than pure lupin, but lower N uptake than pure triticale after one month of growth. In our one-month experiments, all lupin genotypes initiated nodules, but N₂ fixation could be detected in only four of these genotypes. The beginning of N₂ fixation was not critical for N content because lupins relied mainly on seed N in the first month.

At the end of the two-month growth period, plants had started to interact for resources in the rhizotron. The most significant effect of mixing species was the better growth of triticale when grown with lupin than with a conspecific plant. N was limiting in Expt. 3 and, in pure triticale, each triticale plant had to share N with another triticale plant with a strong ability to absorb N. When growing with a lupin plant instead of a conspecific plant, the triticale plant had access to more N because of the lower N uptake ability of lupin. In contrast, lupin growth was not significantly affected by growing with a triticale plant instead of a conspecific. Lupin DW, root:shoot ratio, and N content were the same as those in pure lupin stands, although there may have been a slight decrease (non-significant) of lupin shoot DW caused by the initial competition from triticale. Lupin was apparently affected by triticale mineral soil N uptake, but this did not translate into a lower plant N content because lupin compensated for lower mineral soil N uptake with increased N₂ fixation. This ability of legumes to change their N acquisition strategy towards more N₂ fixation when the supply of mineral soil N is limited by uptake from a cereal plant has been reported often (*e.g.*, Jensen, 1996b; Corre-Hellou *et al.*, 2006; Naudin *et al.*, 2010). Our study provides additional evidence that this mechanism can occur even before stem elongation of a winter legume, *i.e.*, early in the crop cycle. The switch to more N₂ fixation by lupin and the enhanced growth and mineral soil N uptake ability of triticale were responsible for increased contrast between lupin and triticale for mineral soil N uptake in mixtures. In our study, the observation of contrasting plant traits of lupin and triticale and RYT values show that the existing

complementarity in the belowground resource capture strategies is enhanced by interspecific competition because of the increase in niche differentiation. Higher productivity of cereal-legume intercrops over sole crops often results from complementarity for N (Jensen, 1996b, Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2009, Bedoussac and Justes, 2010b, Pelzer *et al.*, 2012, Bedoussac *et al.*, 2015), but it has rarely been demonstrated that this complementarity could appear early in the cropping cycle.

In Expt. 3, nearly all mineral soil N was used by the plants within the duration of the experiment, indicating that mineral soil N uptake and growth were limited by N availability, which may have strengthened lupin N₂ fixation and limited triticale growth. The differences between pure lupin and pure triticale and between pure lupin and mixed treatments regarding plant N uptake and soil residual N were thus lower than expected from our hypotheses and from Expt. 2. It is likely that both pure triticale and mixed treatments had depleted their mineral soil N earlier than did pure lupin.

4.4. Potential applications and perspectives

No white lupin showed strong potential for early mineral soil N uptake. With less seed N, blue lupin took up more mineral soil N. However, selecting white lupin with small seeds is unlikely to increase early mineral soil N uptake: among winter white lupins, the smallest-seeded genotype (WWL-1) had slow early growth. This genotype did not absorb more mineral soil N than did WWL-8, which had 2.2 times more seed N. It may be difficult to breed for winter white lupins with a low seed N content and a fast early root system because it seems that those characteristics are correlated. Moreover, thousand grain weight and grain protein concentration are key criteria for end-users and the potential of breeding white lupin for higher competitive ability may be restricted by the shallow genetic basis currently used in breeding programmes.

Our study focused on early growth and underlined some mechanisms impacting the competitive ability for N in lupin and triticale in pure and mixed species pairs. These mechanisms will have an impact on the competitive ability of each plant later in the cycle. Zhang and Lamb (2012) found that early differences between species for competitive effect did not vary substantially with plant age. As suggested by Fayaud *et al.* (2014), a better understanding of early growth in intercrop systems could help to adapt management practices to attain specific objectives, such as proper proportion of each species in terms of grain yield. Nevertheless, other mechanisms, such as competition for light and differing phenologies, may in turn alter the competitive balance of plants and of the intercrop system.

This study did not evaluate the potential for aboveground competition which could also compromise lupin growth. In our experiments, it is rather unlikely that competition for light played a role because the plants of each pair were sown at a distance likely preventing them from competing for light. However, in field conditions over a whole cropping season, competition for light can play a role in interactions between intercropped species and weeds. Narrow-leafed lupin is known to show low ability to provide ground cover (Boundy *et al.*, 1982) and is probably not more competitive than white lupin. Intercropping cereals with lupin could also provide benefits in terms of ground cover because it is likely that cereals and lupin show contrasting aboveground architectures and light interception dynamics and, thus, complementarity in the use of light, as has been shown for other legumes (Keating and Carberry, 1993, Bedoussac and Justes, 2010a).

There is an increasing body of research advocating for increasing crop stand trait diversity to increase crop performance and resilience, including competitive ability against weeds (Malézieux *et al.*, 2009, Pakeman *et al.*, 2015). Our study of early growth stages in lupin and triticale with respect to growth and N use suggests that intercropping with a cereal can increase complementarity between plants in the crop stand and reduce inter-plant competition compared to plants of the same species. We therefore conclude that lupin-cereal intercropping could help control early weed growth because, at appropriate sowing densities, intercropping could leave less soil mineral N for the weeds compared with lupin sole cropping, without compromising lupin growth.

5. Conclusions

From our study, it appears that in spite of the intra-genus differences, the potential for increasing the early competitive ability of lupin by selecting for fast growing genotypes proficient in accessing soil N may be low. Complementarity between lupin and triticale grown in mixture appears early and is reinforced throughout early growth, allowing low competition between mixed species and higher pressure on soil mineral N than in pure lupin. Therefore, intercropping with a cereal may be a promising option when aiming to grow lupin with a stronger competitive ability against weeds.

Dans trois expérimentations en rhizotrons (Chapitre IV), nous avons observé de la variabilité entre lupins pour des traits liés à la croissance précoce et à l'acquisition d'azote minéral du sol (biomasse aérienne et racinaire, longueur racinaire, dynamiques d'exploration racinaire, démarrage de la fixation d'azote atmosphérique et capture d'azote minéral du sol), mais tous les lupins ont présenté des valeurs indiquant une faible croissance et une faible capacité précoce d'acquisition d'azote minéral du sol par rapport au triticale. Les lupins reposent énormément sur l'azote de la graine dans les premiers stades de leur développement (premier mois) : à 75 % en moyenne contre 7% pour le triticale. Dans les associations lupin-triticale, les différences de stratégies de croissance précoce ont permis une faible compétition pour l'azote minéral du sol entre espèces et une plus grande capacité de prélèvement de l'azote que le lupin pur. Lorsque les interactions se sont mises en place (deuxième mois), la croissance du triticale a été favorisée par rapport à celle du triticale cultivé en pur et celle du lupin n'a pas été affectée. Les conséquences de la complémentarité pour l'azote, qui favorise le triticale, sont donc mesurables dès deux mois de culture. Ces travaux ont permis de bien caractériser les traits des espèces à l'origine des contrastes observés dès le début du cycle entre le lupin et les céréales et de démontrer l'intérêt de combiner des traits contrastés pour accroître la compétitivité d'une culture dès les premiers stades. L'accroissement de la compétitivité via la combinaison d'espèces différentes est bien plus efficient que l'identification de variétés plus compétitives au sein d'une espèce.

Discussion générale et perspectives

1. Niveau de performances atteint par les associations lupin-céréale par rapport à celles du lupin pur

1.1. Contrôle des adventices

La stratégie d'intégration d'une céréale à faible densité pour améliorer le contrôle des adventices dans les cultures de lupin a démontré son efficacité (Hypothèse A). Sur le réseau de parcelles, nous avons obtenu dans l'association lupin-triticales une réduction de la biomasse des adventices (RA ou weed reduction : WR dans les chapitres) par rapport au lupin pur de 62% en moyenne au moment de la floraison du lupin. Dans l'essai en station expérimentale, le pourcentage de réduction au début de la floraison du lupin atteint 56% en 2016. Ces valeurs peuvent être considérées élevées. Les résultats expérimentaux d'une gamme de situations issues de la littérature (Table 0.3 et Figure 0.2 dans la synthèse bibliographique) relataient en effet un pourcentage de réduction de la biomasse d'adventices de 38% en moyenne dans les associations céréale-légumineuse en comparaison de la légumineuse pure. Plusieurs éléments peuvent expliquer les forts pourcentages de réduction obtenus dans nos expérimentations. Nos travaux ont étudié l'effet de l'association dans un système additif. Ce système peut favoriser la compétitivité de la culture par l'augmentation de la somme des densités relatives (densité en association/densité en pur $\times 100$) par rapport à la culture pure ; cette somme s'élève à 130 %. Toutefois des systèmes substitutifs peuvent aussi apporter des résultats satisfaisants en favorisant dans le mélange la part de céréale, c'est-à-dire l'espèce contribuant le plus à la compétitivité vis-à-vis des adventices. Il semble que les forts niveaux de RA que nous avons mesurés soient liés surtout aux caractéristiques des plantes utilisées dans notre étude, c'est-à-dire à la particulièrement faible capacité de contrôle des adventices du lupin blanc d'hiver. La biomasse d'adventices dans la culture pure de lupin est en effet particulièrement élevée (en moyenne 181 g.m⁻² à maturité sur le réseau de parcelles et 288 g.m⁻² sur l'expérimentation en station expérimentale). Ces valeurs se situent dans le haut de la gamme étudiée dans la synthèse bibliographique. Les adventices représentent dans la culture pure de lupin à maturité 20% de la biomasse totale de la parcelle (culture + adventices) sur le réseau de parcelles et 33% dans l'expérimentation en station expérimentale. D'autres travaux suggèrent que l'apport de compétitivité de la céréale est le mieux valorisé dans des situations de faible contrôle des adventices en cultures pures (Liebman and Dyck, 1993 ; Bedoussac *et al.*, 2015). Nous avons mis en évidence la faible capacité de croissance du lupin et tout l'intérêt que l'association avec une céréale peut avoir dans ce cas. La biomasse du lupin pur est faible ; elle atteint en moyenne 245 g.m⁻² à pleine floraison dans le réseau, 170 g.m⁻² en début de floraison et 420 g.m⁻² au début de remplissage des grains dans l'essai en station expérimentale. Des valeurs plus fortes sont obtenues chez d'autres espèces de protéagineux, 530 g.m⁻² chez le pois d'hiver en début de floraison par exemple (Vocanson and Jeuffroy, 2008). La biomasse finale (à maturité) est également relativement faible chez le lupin : 590 g.m⁻² dans l'essai en station expérimentale et

740 g.m² sur le réseau de parcelles contre plus de 1100 g.m² chez le pois d'hiver (Vocanson and Jeuffroy, 2008).

Beaucoup d'auteurs ont mis en évidence des relations fortes entre biomasse de la culture et biomasse des adventices en cultures pures ou en association (*e.g.* Corre-Hellou *et al.*, 2011 ; Gronle *et al.*, 2014). Nous avons mis en évidence via le réseau de parcelles que l'addition de céréale permet d'accroître de façon importante la biomasse du couvert et contribue ainsi à réduire la biomasse des adventices. Dans nos situations, nous avons montré que le niveau de biomasse de cultures pendant la floraison nécessaire pour un contrôle satisfaisant des adventices est d'environ 400 g m² mais ce niveau est rarement atteint en cultures pures même quand le lupin dispose de conditions favorables à sa croissance. L'association permet de garantir plus facilement un niveau suffisant de biomasse et donc de sécuriser le contrôle des adventices.

Le fort contrôle des adventices que nous avons obtenu peut aussi être expliqué par les conditions favorables à la croissance des céréales. Le semis des associations lupin-céréale est plus précoce (entre le 15 septembre et le 5 octobre) que le semis des céréales pures (entre le 15 octobre et le 15 novembre). La période automnale et hivernale particulièrement longue permet à la céréale un développement végétatif important. Le nombre de feuilles et de talles peut être particulièrement favorisé. Ces conditions ont été encore plus favorables dans deux années d'étude du fait des automnes et hivers très doux (2015 : la première année de suivi du réseau et 2016 : la deuxième année de suivi du réseau et la première année de suivi de l'essai en station expérimentale).

L'association présente un fort avantage pour réduire les adventices mais elle n'a en revanche pas permis de réduire la variabilité de la biomasse des adventices entre les sites et une forte variabilité pour le RA a été mesurée.

Le pourcentage de réduction des adventices est très corrélé à l'accroissement de biomasse permis par la céréale. Les écarts de contrôle des adventices entre sites dans le réseau mais aussi entre modalités et années en station expérimentale semblent être davantage liés aux écarts de croissance de la céréale qu'aux écarts de croissance du lupin. En station expérimentale, les écarts de croissance de lupin entre les deux années et entre les modalités étaient faibles alors que les écarts de biomasse de céréale étaient forts. La saison 2016-2017 a été marquée par une plus faible croissance de la céréale en raison d'une période automnale et hivernale moins douce qu'en 2015-2016 et par une pression adventices plus forte. Le contrôle des adventices était par conséquent beaucoup moindre en 2017. Par ailleurs, le triticale s'est révélé plus compétitif que les blés et il a permis un contrôle des adventices même en situation contraignante en 2017 alors que les blés étaient dominés par le lupin et les adventices dans cette situation. Nous n'avons en revanche pas mesuré de différences de contrôle des adventices entre les deux variétés de blé testées, ni entre les variétés de lupin.

Nous avons comparé les performances de l'association et du lupin pur à conduite équivalente, c'est-à-dire que le lupin pur n'a pas été conduit de façon optimale. Notamment, sur le réseau de parcelles, l'intensité du désherbage a été plus faible qu'en conduite optimale du lupin pur, car le désherbage mécanique de l'association est plus difficile à mettre en œuvre que celui du lupin pur sauf dans le cas de dispositifs de semis spécifiques (inter-rangs larges et triticale semé proche du lupin par exemple, comme c'était le cas sur

les sites S_A et S_J) et car les produits herbicides de rattrapage ne sont pas applicables sur l'association. Dans l'expérimentation en microparcelles, aucun désherbage n'a été effectué pour ne pas interférer avec les interactions entre les cultures et les adventices, ce qui a pu renforcer l'effet de réduction de la biomasse des adventices par rapport à des situations désherbées.

Bien que l'association étudiée apparaisse pertinente pour le contrôle des adventices dans une gamme de situations, les résultats présentés montrent que la capacité de l'association à réduire les adventices évolue au cours du cycle de culture. L'association commence à montrer des gains significatifs de contrôle des adventices à partir de la sortie d'hiver et cet effet peut se prolonger jusqu'à la maturité des cultures. Les gains relatifs de biomasse de culture les plus importants permis par l'addition de céréale se situent en début de cycle. Dans le réseau de parcelles, le triticale a permis de réduire la croissance des adventices jusqu'au début de la floraison du lupin dans toutes les situations étudiées mais ce n'était pas le cas après le début de la floraison. Nous avons observé à maturité un RA bien plus variable à maturité qu'à floraison (CV = 129% à maturité contre 30% à floraison). Il semble que la compétitivité du lupin pur pour la lumière soit suffisamment élevée à partir du début de remplissage des grains du lupin pour que l'effet de l'addition de céréale sur le contrôle des adventices soit moins élevé à la fin du cycle. La dynamique d'acquisition des ressources et des rapports de dominance entre espèces (céréale, lupin, adventices) est discutée en détail dans la deuxième partie de la discussion générale.

1.2. Performances de productivité

1.2.1. Augmentation du rendement total

L'analyse du réseau de parcelles a montré qu'en plus de son fort effet bénéfique sur le contrôle des adventices, l'intégration d'une céréale dans la culture de lupin permet une augmentation du rendement total (deuxième partie de l'hypothèse A). Nous avons mesuré une augmentation de 87% du rendement total (en moyenne 384 g.m⁻²) par rapport au rendement du lupin pur (282 g.m⁻²). L'ensemble de références présentées dans la synthèse bibliographique donnaient une moyenne de 26% d'augmentation en association (368 g.m⁻²) par rapport au protéagineux pur (342 g.m⁻²). Plusieurs raisons à la forte augmentation mesurée dans notre étude peuvent être avancées.

Tout d'abord, sur un site (S_A), le rendement du lupin pur était très faible (33 g.m⁻²) et si l'association a permis d'augmenter le rendement total (248 g.m⁻²), elle n'a pas permis d'améliorer significativement le rendement du lupin (53 g.m⁻²). Ainsi, dans un cas d'échec de la culture pure du protéagineux, l'association permet de sécuriser une récolte mais c'est principalement le triticale qui contribue au rendement du mélange. Si l'on exclut ce site du calcul, l'augmentation du rendement total permise par l'association est de 35%.

L'analyse des travaux publiés (Figure 0.1 et Table 0.2) montre que l'association augmente d'autant plus le rendement total que le rendement du protéagineux pur est faible et les données acquises sur le réseau de parcelles vont dans le même sens. Le lupin pur a produit en moyenne 282 g.m⁻² ce qui est légèrement

supérieur à la moyenne des rendements des dernières années (254 g.m⁻² ; Table 0.2), et dans les références mobilisées, le rendement moyen des protéagineux était de 342 g.m⁻². L'association a donc, comme dans l'objectif de contrôle des adventices, un potentiel plus élevé pour améliorer les situations qui présentent les plus faibles performances en culture pure. De plus, nous avons comparé les performances de l'association et du lupin pur à conduite équivalente, c'est-à-dire que le lupin pur n'a pas été conduit de façon optimale. Il est probable qu'une conduite optimale du lupin pur ait fait appel à des inter-rangs différents et en conduite conventionnelle à une plus grande utilisation de produits phytosanitaires, qui ne sont pas tous utilisables sur la culture associée.

Enfin, le triticale a produit dans les associations étudiées dans le réseau de parcelles 206 g.m⁻², soit 30 g.m⁻² de plus que dans les références utilisées basées principalement sur des dispositifs substitutifs où la densité du protéagineux était 50% celle conseillée en culture pure et celle de la céréale également. Ceci confirme la faible compétitivité du lupin et la quantité élevée de ressources qu'il laisse disponibles pour la production d'une culture associée. Par ailleurs le cycle long de l'association céréale-lupin laisse davantage la possibilité à la céréale d'utiliser les ressources disponibles par rapport à d'autres associations au cycle plus court et cet effet est d'autant plus marqué que les conditions automnales-hivernales sont douces (situations observées en 2014-2015 et 2015-2016). Dans les expérimentations en microparcelles, les blés se sont révélés moins productifs que le triticale (rendements en grains de 74 g.m⁻² contre 156 g.m⁻² respectivement) et la différence entre les deux espèces était particulièrement importante dans une situation à plus forte pression des adventices, indiquant la meilleure tolérance du triticale aux adventices que le blé. Le triticale en outre produit un rendement plus important en association avec la variété de lupin présentant une plus petite taille, l'année où la différence entre les lupins s'est exprimée.

1.2.2. Réduction du rendement du lupin

L'augmentation du rendement total s'est faite en partie au détriment du rendement du lupin, qui a été réduit en moyenne de 30% sur le réseau de parcelles étudiées. La réduction était supérieure (40%) dans les situations présentées dans la synthèse bibliographique, ce qui peut être mis en lien avec le fait que dans ces articles, le dispositif n'était pas pensé spécifiquement pour maintenir au maximum la production du protéagineux. Le dispositif additif avec le maintien de la densité de lupin et le rajout d'une faible densité de céréale doit contribuer à réduire les pertes de rendement en association par rapport à la culture pure. Une variabilité très importante a toutefois été observée dans le réseau de parcelles. Sur deux sites l'association a permis d'augmenter le rendement du lupin et sur un autre elle a à l'inverse causé une perte totale du rendement du lupin, qui n'était toutefois pas élevé dans la culture pure (S_B : 131 g.m⁻² en culture pure). Cet effet délétère de l'association était lié à des dégâts de la maladie fongique *Botrytis cinerea*. Le fort développement de la maladie dans l'association a pu être causé par l'effet de l'augmentation de la densité du couvert sur le microclimat qui aurait produit des conditions favorables à la maladie. Les cultures associées ont des effets variables sur l'incidence des maladies : elles peuvent l'augmenter ou la réduire en fonction de l'effet de l'association sur la densité des tissus hôtes, la modification du microclimat et la propagation de la

maladie (Boudreau, 2013). Jaingueneau (2015) a observé des dégâts moindres de l'antracnose dans l'association avec le triticales que dans le lupin pur chez la seule variété très sensible testée. Les associations testées dans nos expérimentations au champ ont été globalement très peu affectées par les maladies malgré l'augmentation de la densité du couvert par rapport au lupin pur.

Les résultats des expérimentations en station expérimentale et en réseau de parcelles ont montré que le niveau de réduction du rendement du lupin dans l'association était plus élevé dans les situations où la biomasse de la céréale ou sa proportion dans la biomasse des cultures était élevée, aux périodes où se mettent en place les composantes de rendement du lupin et notamment lors de l'établissement du nombre de tiges fertiles par plante. Ainsi, le rendement de la variété de lupin la moins grande (Clovis) a eu tendance à être plus réduit que celui de la variété la plus grande (Magnus) en 2016, et plus par le triticales que par le blé en 2017, année où le blé présentait une biomasse et une compétitivité peu élevées. De plus il semble que des manipulations des conditions initiales du système permettent de limiter la compétition de la céréale sur le lupin : le dispositif de semis en rangs alternés permettrait au lupin de mieux tolérer de fortes biomasses de la plante associée que le semis des deux cultures sur les mêmes rangs.

Les saisons 2014-2015 et 2015-2016 ont été marquées par des automnes et hiver doux favorisant la croissance végétative des céréales en début de cycle. Les deux années du réseau multi-sites ont été soumises à ce type de climat, ce qui laisse penser qu'on aurait pu espérer une meilleure préservation du rendement dans des conditions climatiques « normales ». En 2017 sur l'essai en station expérimentale, les conditions légèrement plus froides que la normale ont impacté la croissance du blé et le rendement du lupin n'a pas été affecté. La pression des adventices, qui intègre la quantité d'adventices et la composition de la flore, était par ailleurs plus forte en 2017 et semble avoir particulièrement pénalisé le blé.

1.2.3. Maintien du rendement en protéines

L'analyse du réseau de parcelles a montré qu'en moyenne l'association ne réduisait pas significativement le rendement total en protéines. La tendance observée est toutefois plutôt une diminution, du fait de la réduction du rendement du lupin. Les teneurs en protéines n'ont pas été modifiées par l'association, ni pour le lupin, ni pour les céréales. Plusieurs travaux ont montré l'effet positif de l'association céréale-protéagineux sur la teneur en protéines de la céréale (Gooding *et al.*, 2007 ; Bedoussac and Justes, 2010b). L'objectif d'améliorer la qualité de la céréale via l'association n'est pas recherché ici même si la céréale peut contribuer aussi à l'objectif de productions de protéines à l'hectare. Dans les données publiées présentées sur la Figure 0.1 B, la tendance est identique : le rendement en protéines des associations est réduit par rapport à celui du protéagineux pur, du fait de la réduction du rendement en protéines de celui-ci non compensé par la production de grains de céréale qui ont une teneur en protéines moindre. Nous avons montré que dans le cas des associations lupin blanc d'hiver-céréale, la production de protéines pouvait être maintenue par rapport au lupin pur tout en apportant plusieurs bénéfices (contrôle des adventices, gain de rendement total et de stabilité du rendement).

1.2.4. Diminution de la variabilité de la production

Un des avantages des cultures associées souvent mentionné dans la littérature scientifique est la diminution de la variabilité de la production (Raseduzzaman and Jensen, 2017). Nous avons pu confirmer cet effet par le suivi multi-sites. La stabilité du rendement du lupin n'a pas été améliorée mais celle du rendement total l'a été, ce qui s'est avéré être lié à une capacité de la céréale à produire dans les situations d'échec ou de faible productivité du lupin. Ainsi, l'intégration d'une céréale dans une culture de protéagineux réputée sensible et aux performances variables peut être une réponse pour lisser les variations du résultat économique d'une année sur l'autre, qui ont été identifiées comme un frein aux cultures de protéagineux et en particulier du lupin. Ce résultat mériterait d'être validé par des données collectées sur un plus grand nombre d'années.

En résumé, l'intégration d'une culture de céréale dans une culture de lupin améliore le rendement en grains, mais diminue ou maintient le rendement en protéines. Une légère diminution du rendement en protéines peut être tolérée selon les priorités des acteurs : l'association peut réduire le rendement du lupin et donc la production globale de protéines et rester plus intéressante que le protéagineux pur si l'on juge que la perte est compensée par les bénéfices qu'elle apporte.

Pour combiner des valeurs très satisfaisantes dans les deux performances, c'est-à-dire un fort RA et une forte productivité en protéines, les résultats du réseau sur une large gamme de situations ont permis d'identifier des conditions favorisant l'atteinte des objectifs dans l'association. (i) La densité de lupin doit être suffisante : nous avons observé que le rendement du lupin dans l'association était très lié à la densité de plantes de lupin en sortie d'hiver : au-delà de 23 plantes.m⁻² il semble que l'on puisse sécuriser un rendement minimum de 150 g.m⁻². (ii) La céréale doit permettre d'augmenter la biomasse de la culture pour atteindre 400 g.m⁻² au moment de la floraison du lupin (iii) tout en maintenant une proportion de la céréale dans la biomasse à floraison inférieure à 75%.

2. Acquisition des ressources par le lupin et les céréales

Les résultats des expérimentations aux trois échelles ont confirmé que le lupin est une culture qui acquiert une part particulièrement faible des ressources disponibles tout au long de son cycle, et ce même en comparaison avec d'autres espèces jugées peu compétitives comme le pois ou la féverole. Ceci est à l'origine de la particulièrement faible compétitivité du lupin vis-à-vis des adventices mais aussi des gains possibles en intégrant une deuxième culture dans les parcelles de lupin (hypothèse B).

Nous avons pu identifier des phases distinctes dans les interactions entre les trois composantes. Nous avons de plus pu affiner la compréhension des mécanismes présentés dans la Figure 0.6. sur la dynamique de l'acquisition des ressources des espèces en présence (sous-hypothèses B) La phase précoce est particulière car elle correspond à une période du cycle où le lupin et la céréale n'ont pas commencé à interagir mais c'est la phase où les contrastes entre les deux cultures sont les plus importants. Se succèdent ensuite plusieurs phases où le niveau de compétitivité du lupin et de la céréale évoluent et avec eux la compétitivité de l'association vis-à-vis des adventices et les rapports de dominance entre les deux espèces. Les niveaux d'acquisition des ressources lors des phases successives du cycle de culture par une culture pure de lupin et par une culture pure de céréale sont schématisés sur la Figure 0.13 A et B. Cette figure schématise les quantités d'azote minéral du sol prélevé et de rayonnement lumineux intercepté par une culture de lupin pur et par une culture d'une céréale pure dans trois phases du cycle de culture, identifiées à l'aide des résultats obtenus aux trois échelles d'expérimentation. Les niveaux d'acquisition des ressources par une culture associée lupin-céréale sont schématisés de la même façon sur la Figure 0.14, en combinant les quantités de ressources acquises par le lupin et la céréale dans l'association. La Figure 0.315 résume les compétitions entre les trois composantes tout au long du cycle.

2.1. Phase de croissance précoce jusqu'à la sortie d'hiver: un fort effet de l'association sur les prélèvements d'azote

2.1.1. Phase de croissance précoce

Au cours de la phase précoce (premier mois de culture) étudiée en rhizotrons, les deux espèces se distinguent fortement sur leur stratégie d'acquisition d'azote. Les plantes de lupin reposent en moyenne à 75% sur l'azote dans la semence lors du premier mois et prélèvent de très faibles quantités d'azote dans le sol (en moyenne 3.3 mg d'N par plante au stade 4 feuilles déployées ; Chapitre I). Les nodosités commencent à se mettre en place mais l'activité fixatrice est très faible voire nulle pour certains génotypes. Dans les mêmes conditions, le triticale a prélevé 9.6 mg d'azote par plante et n'a reposé qu'à 7% sur l'azote de la semence. Des écarts de capacité de capture d'N avaient déjà été montrés dans différents travaux (Tofinga *et al.*, 1993 ; Dürr and Mary, 1998) mais la mise en évidence de ces écarts sur des stades aussi précoces avait rarement été faite et sans faire le lien avec des traits relatifs aux caractéristiques des semences et des traits racinaires.

Le lupin a une forte masse de semence et une forte teneur en azote dans la semence. Ces traits lui permettent de reposer principalement sur les réserves en azote de la semence lors du démarrage de sa croissance. Par ailleurs, l'enracinement du lupin et celui de la céréale se distinguent nettement en tout début de cycle. La céréale n'a pas une biomasse racinaire supérieure mais une capacité à produire une longueur de racines sept fois plus élevée que le lupin. La capacité à produire des racines fines contribue à la forte compétitivité des céréales pour les ressources du sol (Martin and Snaydon, 1982). Grâce à leurs traits contrastés, les « associations » (deux plantes) ont été capables de prélever plus d'azote minéral dans le sol que les lupins purs dès la fin du premier mois de culture, du fait des quantités plus élevées prélevées par la céréale.

Dans une expérimentation dans un dispositif similaire, Dayoub *et al.* (2017) ont montré que le pois et la féverole prélevaient autour de 10 mg d'azote par plante et le blé 17 mg. Ainsi, l'écart relatif de prélèvement précoce d'azote par plante entre le lupin et une céréale serait supérieur à celui pour le pois et la féverole.

Au sein des huit génotypes de lupin blanc d'hiver testés, des différences existent dans une gamme de 2.0 à 4.0 mg d'azote par plante. Les deux génotypes de lupin blanc de printemps ont prélevé 4.1 et 6.2 mg et le lupin bleu 6.5 mg d'azote par plante. Nous avons effectivement mis en évidence des différences entre génotypes sur des traits racinaires (Hypothèse C). Les écarts de biomasse racinaires entre espèces et génotypes étaient plus forts que les écarts de biomasse aérienne. Les différences entre génotypes étaient grandes pour certains traits (longueur racinaire, vitesse d'enracinement en profondeur). Toutefois, nous avons conclu que la diversité au sein des lupins blancs d'hiver pour les traits précoces liés aux prélèvements d'azote minéral du sol était limitée et probablement insuffisante pour aboutir à des différences sensibles de compétitivité vis-à-vis des adventices. L'association du lupin à une céréale apparaît beaucoup plus efficace pour accroître la compétitivité en tout début de cycle. Il se peut toutefois que notre étude ait exploré un nombre trop faible de génotypes de lupin blanc d'hiver et qu'il en existe dont le profil est réellement différent. Jaingueneau (2015) a notamment observé chez un génotype une croissance racinaire plus importante que la moyenne, associée à des racines secondaires beaucoup plus longues. Les variétés de lupin Magnus et Clovis n'ont pas présenté de forts contrastes entre elles dans la phase précoce par rapport à d'autres génotypes testés. Des expérimentations conduites dans des conditions différentes ont abouti au même résultat (Jaingueneau, 2015).

Dans nos expérimentations en rhizotrons, au cours du premier mois, la croissance et l'accumulation d'azote d'une espèce n'étaient pas impactées par l'autre espèce et les effets des interactions entre plantes sur l'accumulation de biomasse ne sont apparus que lors du deuxième mois. Dans une expérimentation mettant en jeu le lupin blanc d'hiver et le triticale, des interactions avaient pu apparaître dès les 25 premiers jours mais le dispositif n'a pas permis de valider totalement cette conclusion (Jaingueneau, 2015). Nous avons montré qu'au cours du deuxième mois, la stratégie d'acquisition du lupin est modifiée ; la contribution de l'azote de la semence est négligeable et l'activité fixatrice est bien installée. Les contrastes entre les espèces sont toujours forts. La compétitivité de la céréale est accentuée car sa croissance et son acquisition d'azote minéral du sol sont améliorées en association par rapport à la culture pure.

Un dispositif substitutif avait été choisi dans ce travail en raison du volume restreint de ressources disponibles et pour mieux étudier les interactions entre espèces indépendamment de l'effet densité. Ce dispositif a permis de montrer que les deux espèces (céréale et lupin) sont complémentaires dès le début du cycle pour l'utilisation des sources azotées. Bien que ce travail ait été mené dans un dispositif particulier (rhizotrons en serre, dispositif substitutif), l'étude de la phase précoce a apporté des éléments de compréhension de la faible compétitivité du lupin pur et la forte compétitivité des céréales dès le début de cycle en lien avec les traits des espèces et génotypes.

Nous n'avons pas étudié le comportement des adventices lors de la phase précoce, car elles n'interagissent pas encore de manière significative avec les cultures. Le niveau de pression sur les ressources exercé par les adventices à partir de la fin de la phase précoce peut toutefois varier au champ en fonction de la densité des adventices et de la composition de la flore. Ces paramètres sont liés à l'historique de la parcelle, aux conditions climatiques et aux opérations de travail du sol et semis des cultures.

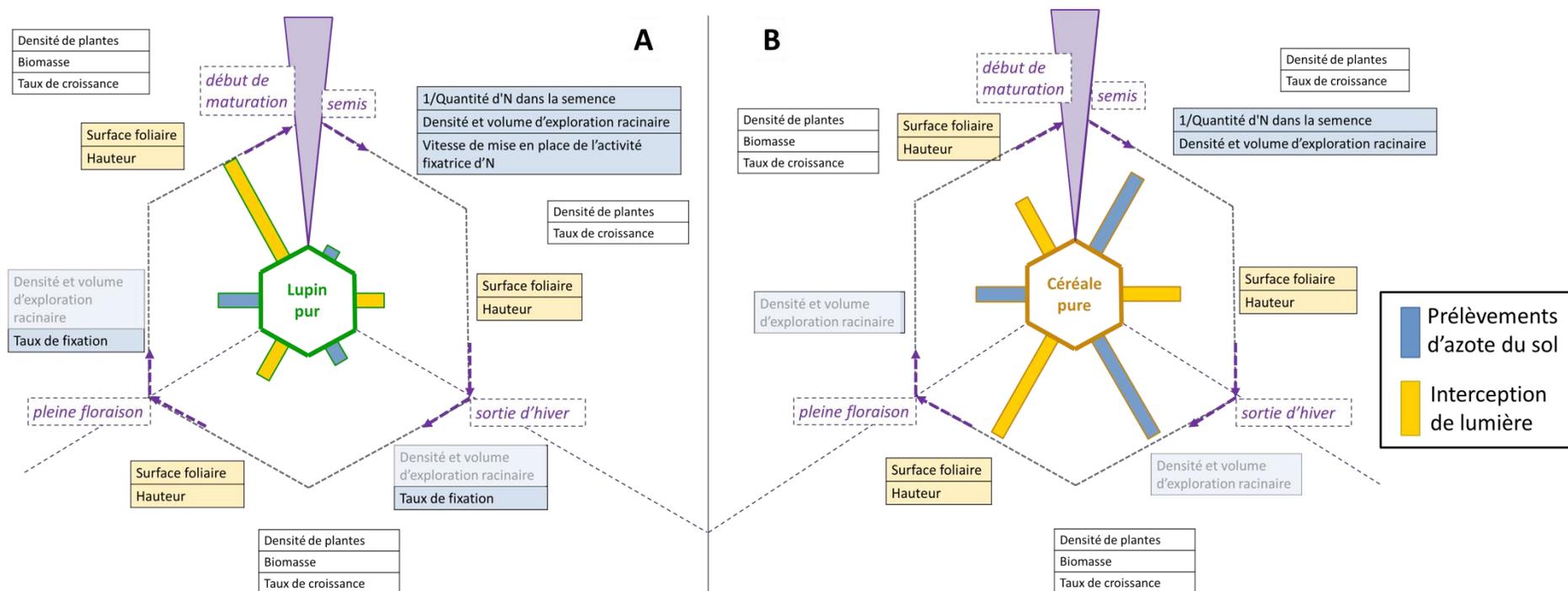


Figure 0.13 Représentation schématique des résultats d'acquisition des ressources à trois phases du cycle A. par le lupin pur. B. par une céréale pure. Les prélèvements d'azote minéral du sol et l'interception de lumière par rapport aux ressources disponibles sont représentés par les barres de couleur dans trois phases du cycle de culture : du semis à la sortie d'hiver, de la sortie d'hiver à la pleine floraison du protéagineux, de la pleine floraison du protéagineux au début de la maturation du protéagineux. Les tableaux contiennent des indications sur les traits d'interactions affectant les prélèvements d'azote minéral du sol et l'interception de la lumière. N : Azote. 1/Quantité d'N de la semence : la quantité d'N contenue dans la semence a un effet négatif sur l'acquisition d'azote minéral du sol.

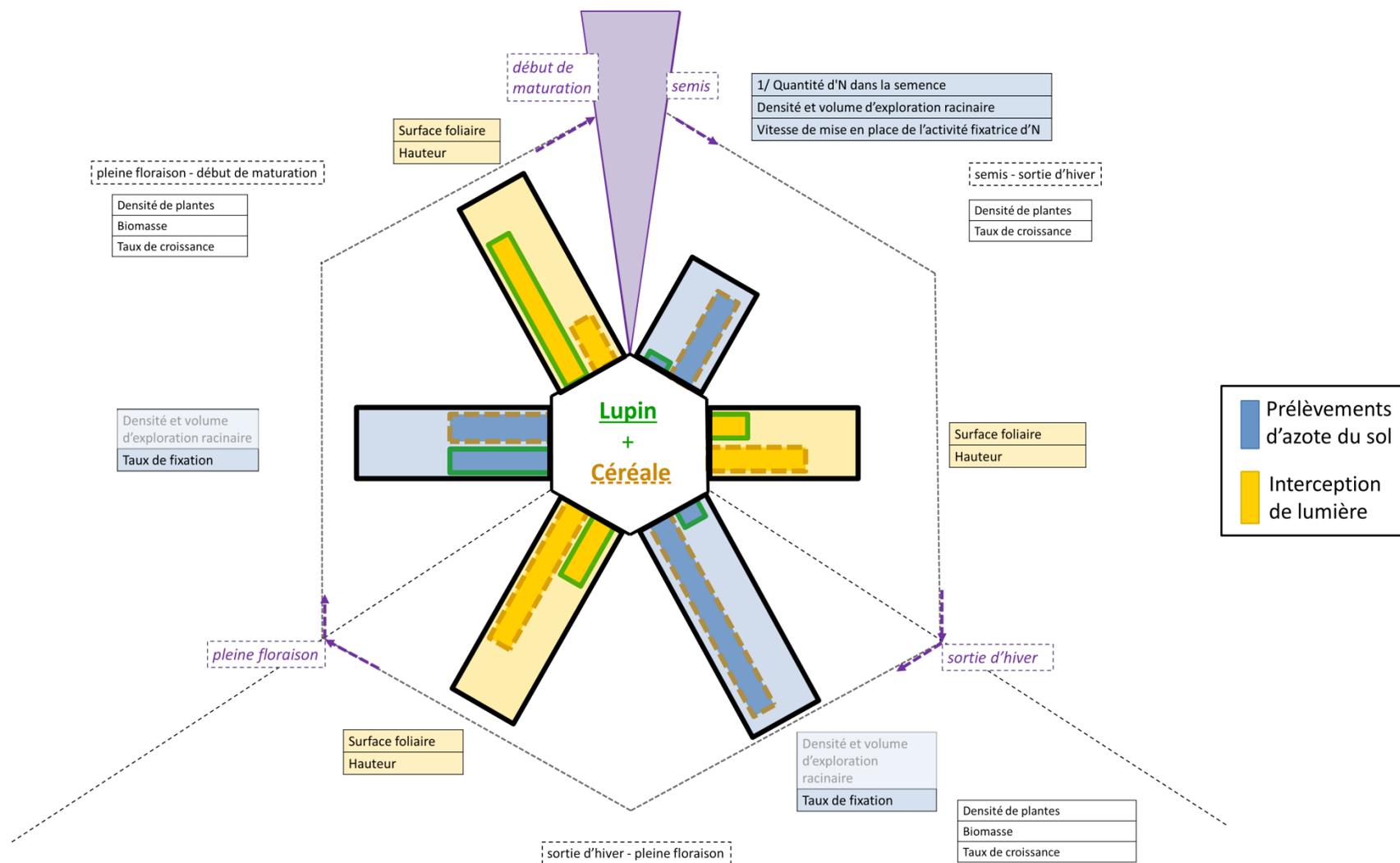


Figure 0.14 : Représentation schématique des résultats d'acquisition des ressources à trois phases du cycle par le lupin et une céréale en association.

Les prélèvements d'azote minéral du sol et l'interception de lumière par rapport aux ressources disponibles sont représentés par les barres de couleur dans trois phases du cycle de culture : du semis à la sortie d'hiver, de la sortie d'hiver à la pleine floraison du protéagineux, de la pleine floraison du protéagineux au début de la maturation du protéagineux. Les barres encadrées noires correspondent à l'acquisition conjuguée des ressources par les deux cultures. Les tableaux contiennent des indications sur les traits d'interactions affectant les prélèvements d'azote minéral du sol et l'interception de la lumière. N : Azote. 1/Quantité d'N de la semence : la quantité d'N contenue dans la semence a un effet négatif sur l'acquisition d'azote minéral du sol.

2.1.2. Du début des interactions à la sortie d'hiver

Dans les expérimentations en microparcelles au champ, en sortie d'hiver, au moment du début de l'élongation des entre-nœuds, on retrouve les contrastes d'acquisition d'azote minéral du sol entre les lupins blancs d'hiver et la céréale. Les lupins blancs d'hiver ont prélevé en moyenne 8.1 mg d'azote par plante soit 0.24 g.m⁻². Le triticale en pur a prélevé en moyenne 34.9 mg d'azote par plante soit 6.5 g.m⁻². Ainsi, les cultures de céréales prélèvent des quantités plus importantes que celles de lupin et ce différentiel est lié à la plus forte capacité de prélèvement par plante dès le début du cycle de culture ainsi qu'aux densités pratiquées : les plantes de céréale d'hiver en culture pure sont autour de 10 fois plus denses que celles du lupin blanc d'hiver. Dans les associations, le triticale a prélevé 61.2 mg d'azote par plante soit 4.5 g.m⁻². Les blés ont prélevé en moyenne 39.3 mg d'azote par plante soit 2.9 g.m⁻² dans les associations. Dans les associations, les plantes de céréale d'hiver sont deux à trois fois plus denses que celles du lupin blanc d'hiver. Le gain de prélèvement d'azote minéral du sol est donc lié à l'addition d'une céréale dans la culture de lupin (augmentation de la densité totale de plantes) mais surtout à la forte capacité de prélèvement d'azote des plantes ajoutées. En outre, les céréales ont une plasticité importante en réponse à la compétition : le triticale prélève près de deux fois plus d'azote par plante dans les associations que dans la culture pure de triticale. Dans l'expérimentation en rhizotrons où nous avons observé des interactions entre plantes (deux mois de culture en serre froide) nous avons également observé l'effet de cette plasticité, une plante de triticale étant fortement favorisée par le remplacement du triticale voisin par un lupin, qui prélève moins d'azote.

Le lupin pur présente une faible biomasse, une faible densité et de forts écartements inter-rangs conduisant à une faible homogénéité spatiale de cette biomasse. Ainsi la couverture du sol précoce du lupin pur est faible. L'ajout d'une céréale permet le triplement de la densité totale de plantes. Dans notre expérimentation en station expérimentale, dans l'association, la surface foliaire par plante du lupin était environ deux fois plus importante que celle du triticale. Ceci indique que l'augmentation de la couverture du sol est issue de l'augmentation de la densité et de l'augmentation de l'homogénéité du couvert, de manière encore plus importante dans le cas d'un semis en rangs alternés, et non d'une plus forte capacité de la céréale à intercepter la lumière par plante.

Lors de cette phase, le lupin a un faible taux de croissance contrairement à la céréale. Du semis à la sortie d'hiver, la céréale permet d'accroître sensiblement les prélèvements d'azote minéral du sol (+3.3 g/m² soit 1070%) et les biomasses (+135 g/m² soit 205%) par rapport au lupin pur. Les mesures de biomasses dès l'entrée d'hiver montrent que cet effet est déjà présent avant l'hiver (+53 g/m² soit 286% en association comparativement au lupin pur). Les adventices ont vu leur biomasse réduite de 29% et leurs prélèvements d'azote de 43% du fait de la compétition supplémentaire induite par l'intégration de la céréale. A ce stade, nous n'avons pas mis en avant d'effet de la compétition entre les deux cultures.

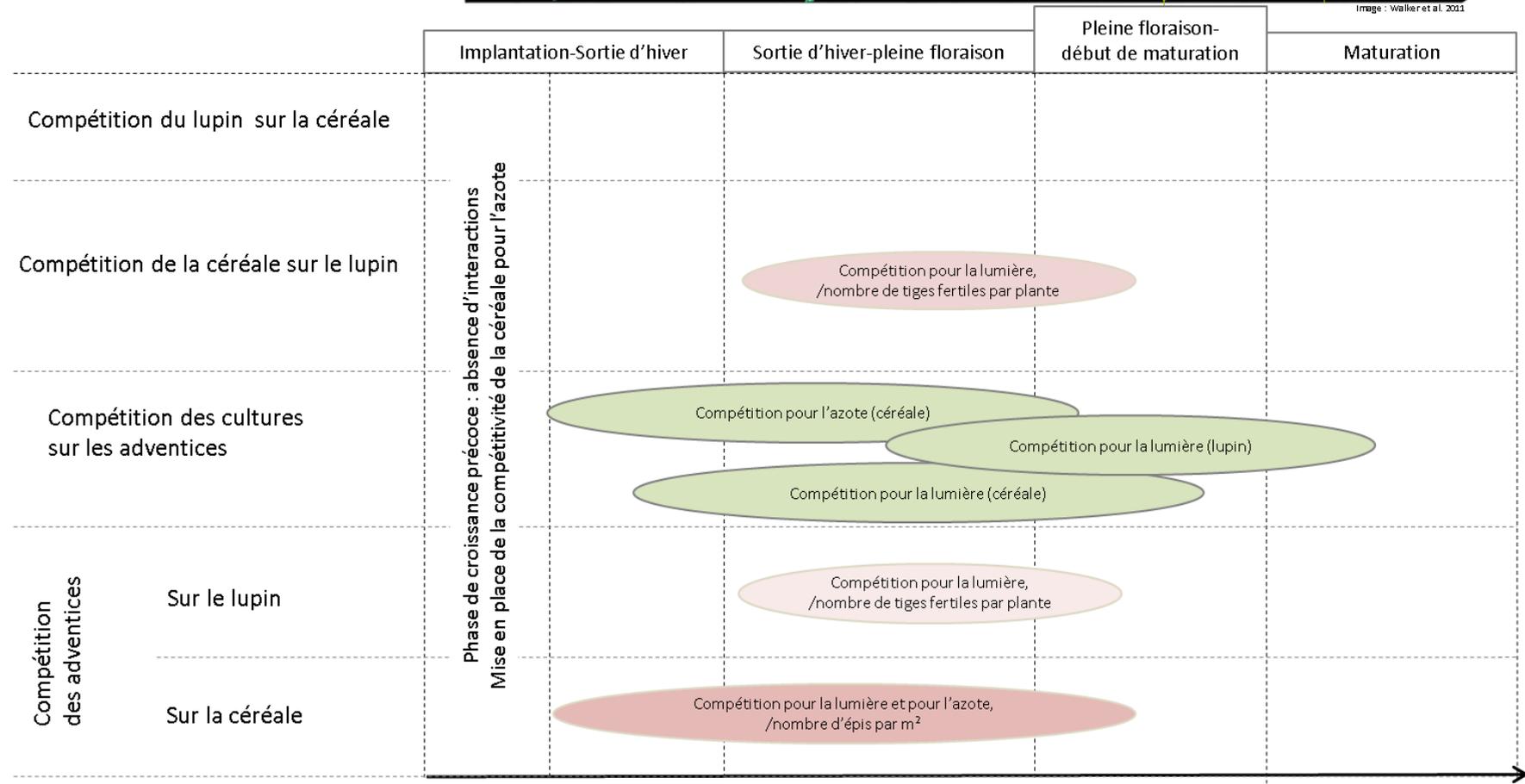


Figure 0.15 : Représentation synthétique des compétitions entre les trois composantes tout au long du cycle.

2.2. De la sortie d'hiver à la pleine floraison du lupin

Nos études en conditions agronomiques ont confirmé que le lupin blanc d'hiver produit un faible niveau de biomasse au début de la floraison, par rapport à d'autres protéagineux d'hiver : le pois d'hiver produit le double de la biomasse mesurée chez le lupin dans nos essais, soit plus de 500 g.m⁻² (Vocanson and Jeuffroy, 2008). Sur notre réseau de parcelles, le niveau moyen de biomasse du lupin à floraison en culture pure était de 245 g.m² avec cependant de fortes disparités entre sites, le lupin produisant sur un des sites 528 g.m². De plus, il faut prendre en considération le fait que la biomasse plus faible du lupin que celle du pois est certes le fait d'une faible croissance mais aussi d'une plus faible densité de plantes (densité de semis de 27 grains.m⁻² pour le lupin contre 90 grains.m⁻² pour le pois protéagineux d'hiver). Nous avons observé que la phase de croissance maximale de la céréale a eu lieu avant le début de floraison du protéagineux, c'est-à-dire avant la phase de croissance maximale du protéagineux, comme cela avait déjà été montré dans les associations pois-orge de printemps (Bellostas *et al.*, 2003; Andersen *et al.*, 2004). Les effets de ce décalage de croissance sont discutés dans le paragraphe suivant (2.3).

Les très faibles prélèvements d'azote minéral du sol par le lupin sont la résultante de son faible niveau de biomasse et des forts taux de fixation symbiotique de l'azote atmosphérique (61.5% sur le réseau de parcelles et 88.9% dans l'expérimentation en microparcelles). En revanche, à la différence de la compétition pour la lumière, le lupin a montré grâce à sa capacité à fixer l'azote atmosphérique une forte tolérance à la compétition pour l'azote minéral du sol. La séparation de niches pour l'azote est une source importante de complémentarité dans l'association. Sur le réseau de parcelles, la compétition du triticale a forcé le lupin à reposer de manière plus importante sur la fixation d'azote atmosphérique.

De même que pour l'évolution de la biomasse, la phase de croissance maximale en hauteur du lupin s'effectue avec un léger délai par rapport à celle de la céréale. Le lupin a une hauteur maximale légèrement inférieure à celle de la céréale, en moyenne de 8 cm pendant la première partie du cycle (jusqu'à la floraison du lupin), ce qui pourrait créer une compétition de plus en plus importante au vu du caractère asymétrique de la compétition pour la lumière. Cependant la mesure d'une hauteur maximale des plantes supérieure ne signifie pas forcément que les céréales empêchent l'accès du lupin à la lumière car les feuilles des céréales sont érigées : la majeure partie de la surface foliaire de la céréale n'est pas au-dessus du lupin. Nous avons mesuré des différences de hauteur entre variétés de lupin mais aussi entre espèces de céréales. Les plantes de lupin ont de plus montré une augmentation de la hauteur de 2 à 10 cm en réponse à l'association avec le triticale, une forme de plasticité de la morphologie en réponse à la compétition (Callaway *et al.*, 2003) qui ne s'est pas exprimée en association avec les blés.

A cette période, les céréales ont accumulé des niveaux importants de biomasse et prélevé de grandes quantités d'azote minéral du sol, le triticale atteignant des niveaux plus élevés que les blés. Le semis précoce est favorable à l'expression de leur capacité de tallage. De même qu'avant la sortie d'hiver, le triticale a montré une forte plasticité en réponse à l'association, il a prélevé plus d'azote et produit plus de biomasse par plante dans l'association que dans la culture pure de triticale où il était semé à pleine densité.

La différence entre blés et triticales a été particulièrement élevée une année où la pression des adventices était forte et où l'hiver et l'automne ont été plus froids que les années normales. Nous faisons l'hypothèse que le blé peut être compétitif dans le système étudié si, semé tôt comme c'est le cas dans les associations avec le lupin blanc d'hiver, il bénéficie d'un automne et d'un hiver doux qui lui permettent de produire un grand nombre de tiges. En revanche, un hiver froid lui serait préjudiciable dans les rapports de compétition avec le lupin et les adventices. Le semis précoce du blé peut de plus augmenter sa sensibilité aux gelées tardives, ce qui a pu jouer dans la faible biomasse de blé après l'hiver lors de notre deuxième année d'essai en microparcelles. Il apparaît que le triticales est plus compétitif mais aussi plus tolérant à la compétition exercée par les adventices, et conserve une bonne compétitivité une année où les conditions climatiques sont moins favorables. Dans notre expérimentation en microparcelles en 2017, il a mieux contrôlé les adventices et a été moins impacté par leur croissance que le blé. De plus, dans aucune des 12 situations suivies dans le Chapitre I, le triticales ne s'est fait dépasser par les adventices comme le blé l'a été dans notre expérimentation en microparcelles en 2017. Ceci peut être lié au climat automnal et hivernal assez doux lors des deux années de suivi du réseau de parcelles mais aussi à la plus forte tolérance du triticales à la compétition des adventices.

2.3. De la pleine floraison du lupin au début de maturation des grains

Le lupin présente une forte croissance au moment de la mise en place des ramifications, qui démarre au moment de la pleine floraison de l'inflorescence principale (Julier and Huyghe, 1993). Lors de cette phase du cycle, le lupin produit une grande quantité de surface foliaire et continue à croître en hauteur. En culture pure, si la densité de plantes est suffisante, le couvert de lupin se ferme et l'interception de la lumière est maximale. Du fait de sa forte croissance aérienne, le lupin a des besoins en azote élevés et peut acquérir une quantité d'azote minéral du sol importante malgré sa forte capacité à capter l'azote atmosphérique. En revanche, en culture pure, la fermeture du couvert et l'acquisition de quantités importantes d'azote minéral du sol par le lupin sont trop tardives pour contrôler efficacement les adventices, qui dans la plupart des situations explorées sont denses et déjà bien développées à ce moment du cycle.

En même temps que le taux de croissance du lupin est maximal, celui de la céréale décroît fortement pendant cette phase. La céréale acquiert la majeure partie des ressources nécessaires à sa croissance avant la période où le lupin accélère sa croissance. Les céréales atteignent leur biomasse finale au début du remplissage des grains du lupin. Le décalage du pic de croissance entre les deux cultures amène une complémentarité temporelle dans l'utilisation des ressources. Cette complémentarité est bénéfique pour le contrôle des adventices car elle assure la continuité de l'effet compétitif des cultures, le lupin prenant le relais de la céréale. Les dynamiques de croissance décalées permettent également de minimiser l'effet de compétition entre les espèces associées. En revanche, cet effet paraît bénéficier à la céréale et moins au lupin car le lupin accélère sa croissance et a besoin d'accéder à la lumière à un moment où la céréale a déjà produit une grande quantité de biomasse et domine l'association. Nous avons observé que la compétition de la céréale sur le lupin pouvait réduire le nombre de tiges fertiles de lupin dans certaines situations. Une analyse plus fine des composantes de rendement, par niveau d'inflorescence, pourrait permettre d'affiner la

compréhension de l'impact de la céréale sur le lupin. Il semble que la compétition de la céréale impacte le nombre de grains produit par l'inflorescence principale du lupin mais que celui-ci ait une plasticité du fait de l'élaboration séquentielle du rendement sur les différents niveaux d'inflorescence, avec une capacité de compensation par les niveaux d'inflorescence plus élevés (données non présentées acquises sur l'expérimentation en micro-parcelles, résultat en accord avec les conclusions de Jaingueneau, 2015).

Afin de limiter la compétition de la céréale sur le lupin à cette période, plusieurs mesures peuvent être proposées. Le choix d'espèces et de variétés de céréale à croissance précoce forte mais dont le pic de croissance est terminé au moment de la floraison peut favoriser la compétition de la céréale sur les adventices et limiter l'impact de la céréale sur le lupin. Des céréales assez courtes auront un moindre impact sur l'inflorescence principale et le nombre de tiges fertiles du lupin. Conjointement, nos résultats suggèrent que des variétés de lupin dont la première inflorescence est haute, et/ou dont la capacité de production sur les deuxième et troisième niveaux d'inflorescence est élevée seront plus tolérants à la compétition de la céréale pour la lumière.

Une mesure qui aurait pu être informative de la compétition de la céréale sur le lupin est le pourcentage de recouvrement de l'inflorescence principale du lupin par la céréale, qui a été liée au rendement du lupin en situation d'association avec du triticale (Jaingueneau, 2015). Des mesures d'architecture aérienne supplémentaires auraient pu permettre de préciser les différences entre variétés de lupin : l'inclinaison des ramifications du lupin, la hauteur d'insertion de la première gousse et la longueur des ramifications. Jaingueneau (2015) a mesuré une inclinaison des ramifications plus importante chez la variété Clovis que chez la variété Magnus. La compétition pour la lumière étant asymétrique, il est particulièrement important que l'espèce principale ne soit pas dépassée dans la compétition avec la plante compagne. Les lupins les plus capables de se soustraire à la compétition de la céréale pour la lumière seraient ceux qui présentent une hauteur élevée, des ramifications dressées plutôt qu'étalées. En revanche, ces traits auraient plutôt tendance à faire diminuer l'indice de récolte, et dans le cas de l'angle des ramifications, à réduire la compétition du lupin sur la céréale, mettant au jour un compromis entre la tolérance à la compétition et la capacité à en engendrer. On peut alors préférer des céréales plus tardives à montaison et moins hautes mais avec le risque que leur effet sur les adventices soit moindre et qu'elles soient elles-mêmes dépassées dans la compétition avec les adventices, comme cela a été le cas pour les deux variétés de blé dans notre expérimentation en microparcels.

2.4. Du début de maturation des grains à la récolte

Lors de cette phase, les cultures ne prélèvent quasiment plus de ressources dans le sol. Dans les cultures pures comme dans l'association, la lumière pénètre à nouveau dans le couvert car les plantes se dessèchent. L'interception de la lumière dans l'association est particulièrement dépendante de la période de chute des feuilles du lupin, qui semble différer de manière importante selon les conditions d'alimentation hydrique. Les feuilles du lupin tombées au sol peuvent toutefois agir comme un mulch.

Dans notre expérimentation en microparcels nous n'avons pas observé de salissement tardif important car le tapis créé par les fortes densités d'adventices dès le début du cycle de culture a laissé peu de

place à de nouvelles levées d'adventices. En revanche, dans des situations où le désherbage est efficace en début de cycle, les adventices levées tardivement peuvent poser plus de problèmes car elles ont la capacité de se développer fortement à une période où aucun contrôle n'est possible, et de produire des graines.

2.5. Synthèse et implications de la dynamique des interactions observée

En ajoutant une céréale dans le lupin, on peut bénéficier de sa forte compétitivité au début du cycle de culture. La céréale associée au lupin utilise pour sa production en grande partie des ressources qui n'auraient pas été utilisées pour la production mais perdues (azote lixivié, rayonnement solaire non intercepté par les plantes) ou qui auraient été acquises par les adventices. Ce phénomène est à l'origine des gains d'utilisation des ressources par les cultures, donc des gains de contrôle des adventices et des gains de productivité.

La complémentarité pour l'azote existant entre protéagineux et céréales peut être déduite de leur comportement en culture pure mais les espèces modifient leur fonctionnement lorsqu'elles sont associées : le protéagineux a accès à moins d'azote minéral du sol et repose donc de manière encore plus importante sur la fixation symbiotique d'azote, la céréale a accès à plus d'azote par plante qu'en culture pure et augmente donc ses prélèvements d'azote et sa biomasse par plante. Ainsi, l'association augmente les contrastes entre céréales et protéagineux.

Un dispositif expérimental comprenant une céréale pure semée à la même densité que dans l'association aurait pu permettre d'évaluer l'impact du lupin sur les céréales mais ce n'était pas un objectif prioritaire de notre étude. Dans notre dispositif en microparcelles, la biomasse de la céréale et sa densité d'épis n'étaient pas mieux expliquées par la somme des biomasses du lupin et des adventices que par les différences de niveau de biomasse et de prélèvement d'azote minéral du sol des adventices seules, ce qui nous permet de penser que l'effet de compétition du lupin sur les céréales est négligeable par rapport à l'effet de la compétition des adventices.

Les résultats d'expérimentations au champ suggèrent que l'on peut réduire l'impact de la compétition de la céréale sur le lupin par plusieurs types de choix techniques, parmi lesquels le choix d'espèces et de variétés de céréales, et en parallèle le choix de variétés de lupin. Les différences observées entre espèces et entre variétés dans nos expérimentations ont été soulignées ci-dessus dans la description des différentes phases des interactions. Nous avons identifié chez la céréale la forte croissance automnale et hivernale, la montaison précoce et la faible hauteur comme des attributs favorables aux performances de contrôle des adventices et de productivité de l'association. Chez le lupin, il apparaît qu'une hauteur élevée de la tige principale et des ramifications longues ainsi qu'une forte capacité de production sur les niveaux d'inflorescence deux et trois et donc une bonne capacité de compensation entre niveaux d'inflorescence sont des caractéristiques favorables pour l'association (Hypothèse D). Une démarche de choix conjoint de matériel génétique pour les associations est proposée et développée dans la partie 4 de la discussion générale.

Le choix du dispositif de semis n'était pas un facteur testé en tant que tel mais l'observation de parcelles différant sur ce critère suggère qu'il s'agit d'un levier pertinent non seulement pour la réduction de la biomasse des adventices dans l'association par rapport au lupin pur mais aussi pour limiter la compétition

de la céréale sur le lupin. En semant les deux cultures en rangs alternés, on aurait la possibilité de retarder le démarrage de la compétition entre les cultures pour la lumière et d'en réduire l'intensité. Certains agriculteurs ont adapté la technique en ce sens.

La modulation des densités relatives de semis n'a pas été testée mais il est évident qu'il s'agit d'un levier essentiel et facilement mobilisable pour modifier les rapports de dominance au sein de l'association (e.g. Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2006). Par rapport à l'objectif de maintien du rendement du lupin en particulier, il semble que le système pourrait encore être optimisé en augmentant la densité de semis de lupin dans l'association.

3. Interactions entre cultures et adventices

3.1. Modification de la flore adventice par l'intégration d'une céréale

Les adventices peuvent être considérées dans leur ensemble en tant qu'une composante du triptyque légumineuse-céréale-adventices, mais sur une parcelle cultivée, cette composante renferme bien souvent une grande diversité d'espèces et d'attributs. Les adventices occupent la niche temporelle et spatiale laissée libre par les cultures, c'est-à-dire qu'elles se développent avec les ressources non prélevées par les cultures. La diversité dans les traits fonctionnels leur confère une diversité de besoins en ressources et donc de capacités à interagir avec les cultures, que ce soit en termes d'impact sur le développement de ces cultures mais aussi de réponse à la compétition exercée par les cultures (Meiss *et al.*, 2010 ; Gunton *et al.*, 2011). Les adventices ont par exemple des réponses à l'azote minéral du sol très variables d'une espèce à l'autre (Blackshaw *et al.*, 2003 ; Moreau *et al.*, 2014).

Dans l'objectif de comparer les cultures pures de protéagineux et les cultures associées protéagineux-céréales, on peut considérer la présence de la céréale comme un filtre que l'on appliquerait sur les adventices. Dès lors, on peut s'attendre à ce que la composition de la communauté d'adventices soit différente dans les cultures pures et dans les associations (Mohler and Liebman, 1987; Poggio, 2005). En observant quelles espèces et par extension quels profils fonctionnels sont favorisés ou défavorisés, on pourrait valider les mécanismes proposés pour expliquer la plus forte compétitivité des associations que des cultures pures de protéagineux vis-à-vis des adventices. Les traits d'effet de la culture modifient la quantité de ressources disponibles pour les adventices (Gaba *et al.*, 2014) et donc la céréale ajoutée occupe une partie plus ou moins grande de la niche de ces espèces en fonction de leurs traits. Vu les facteurs environnementaux modifiés par la présence de la céréale dans le système, on peut supposer que par rapport au lupin pur, on obtiendra une réduction principalement des espèces nitrophiles (par exemple, le panic pied-de-coq (*Echinochloa crus-galli*), la morelle noire (*Solanum nigrum*) ou la renouée à feuilles d'oseille (*Polygonum lapathifolium*)) et de celles dont la croissance s'effectue principalement à l'automne ou l'été. Ainsi, on pourrait utiliser les adventices comme plantes indicatrices, en se basant sur les indices d'Ellenberg (Ellenberg, 1974) ou les bases de données de traits pour valider nos hypothèses sur le déficit d'acquisition des ressources du lupin pur et les apports de compétitivité des céréales. Si les adventices nitrophiles sont le groupe dont la biomasse est la plus fortement réduite dans la plupart des situations testées, on aura par exemple confirmé que la céréale a contrôlé les adventices via des prélèvements supplémentaires d'azote minéral du sol. Même si les pratiques agricoles et le précédent ont probablement un impact plus important que la culture en place sur la composition de la flore adventice (Fried *et al.*, 2008), il serait possible de tester ces hypothèses sur le réseau multi-sites étudié, les deux modalités étant présentes sur chaque site.

Une autre approche consisterait à mesurer les traits des adventices tels que la hauteur ou la surface foliaire spécifique (SLA) pour en déduire directement les différences d'effet compétitif des deux modes de culture. Dans ce cas, l'utilisation d'« adventices artificielles » sur lesquelles seraient mesurés ces traits permettrait de simplifier la mise en œuvre. On pourrait éventuellement aller jusqu'à valider les différences variétales dans les associations à l'aide de cette approche.

3.2. Niveau de tolérance des cultures aux adventices

Nous avons étudié une facette de la compétitivité des cultures vis-à-vis des adventices : leur capacité à les contrôler. Dans sa définition large, la compétitivité comprend également la tolérance aux adventices, c'est-à-dire la capacité d'une culture à maintenir sa productivité face à la compétition des adventices. Un génotype qui contrôle les adventices de manière satisfaisante n'est pas forcément le plus tolérant et les traits qui conditionnent le contrôle des adventices pourraient être différents de ceux qui sont liés à la tolérance (McDonald, 2003). Nos dispositifs expérimentaux n'ont pas été conçus pour mesurer la tolérance des cultures aux adventices, qui pourrait être supérieure en association par rapport aux cultures pures (Liebman and Dyck, 1993). Cette hypothèse pourrait être plus facilement testée à l'aide d'adventices artificielles. Une donnée non présentée acquise sur l'expérimentation en microparcelles en 2017 donne une piste sur cette question : nous avons mesuré la biomasse finale de la variété de lupin Magnus dans les zones qui ont été désherbées tout au long de l'année. La biomasse totale du lupin était similaire à celle mesurée dans la parcelle comprenant les adventices mais la biomasse des grains était réduite, donnant lieu à une forte diminution de l'indice de récolte. Une mesure similaire dans une modalité d'association aurait permis de confirmer si la céréale était plus impactée que le lupin par les adventices. A un niveau de pression d'adventices équivalent, les protéagineux sont peut-être plus tolérants aux adventices que d'autres cultures, du fait de leur autonomie en azote, mais ils font souvent face à de plus hauts niveaux de biomasse d'adventices à cause de leur faible capacité à les contrôler. Enfin, la tolérance aux adventices dépend également des espèces d'adventices présentes : un classement de variétés les plus tolérantes peut être modifié en fonction des espèces d'adventices en compétition avec la culture (Bussan *et al.*, 1997).

4. Démarche de conception d'associations pour le contrôle des adventices en utilisant la complémentarité des traits fonctionnels des cultures

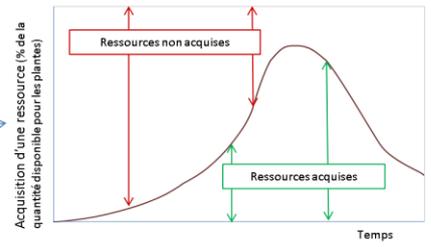
Nous proposons une démarche de conception d'associations dont l'objectif est de guider les agriculteurs et les expérimentateurs dans la recherche de solutions agroécologiques pour améliorer le contrôle des adventices dans une culture pure peu compétitive (Figure 0.16). Cette conception se fait parfois de façon assez empirique sur le terrain et peut aboutir à d'excellents résultats par ajustements successifs mais nous pensons que l'approche basée sur les traits peut faciliter la réflexion, permettre de gagner du temps et de réduire le besoin en essais au champ et parfois d'aboutir à un résultat plus optimal. Ces propositions sont basées sur l'expérience acquise autour des associations de lupin blanc d'hiver et de céréales. La démarche s'inspire de travaux conduits en écologie sur l'assemblage d'espèces ou variétés en relation avec leurs traits fonctionnels (Litrice and Violle, 2015 ; Barot *et al.*, 2017). Nos propositions ne constituent pas une recette à appliquer à toutes les situations mais nous présentons les étapes que nous jugeons importantes, dont le contenu est à adapter en fonction des particularités des cultures et des objectifs des acteurs.

4.1. Identifier des points faibles d'une culture pour l'acquisition des ressources

- 1.1 La première étape d'une réflexion de conception d'une association dont l'objectif serait d'améliorer le contrôle des adventices dans une culture pure est de comprendre les causes de la faible compétitivité de cette culture. Il s'agit d'identifier les ressources dont la culture acquiert une faible proportion par rapport à la quantité disponible et les périodes où ces ressources non acquises par la culture permettent aux adventices de croître. On peut raisonner en représentant à plusieurs phases du cycle la proportion d'une ressource acquise par la culture sur la quantité totale de cette ressource qui est disponible pour la croissance des plantes (Figure 0.13 A).
- 1.2 Une culture peu compétitive présente, pour un ensemble de traits d'interaction, des attributs responsables de la faible acquisition des ressources disponibles. L'identification de ces traits est nécessaire et peut être assistée par la décomposition du niveau de compétitivité pour une ressource donnée à une phase donnée (Figure 0.13 A). Par exemple, la faible compétitivité précoce d'une culture pour la lumière peut être liée à une faible hauteur des plantes, à une faible surface foliaire ou encore à une faible homogénéité de la répartition des plantes.
- 1.3 S'il existe au sein de l'espèce cultivée une grande diversité de variétés ou de génotypes qui présentent pour les traits identifiés des attributs contrastés, le choix d'une variété plus compétitive ou la sélection de variétés améliorées pour les traits sélectionnés à partir des génotypes disponibles peut apporter un gain de contrôle des adventices sans changement technique majeur. Dans le cas contraire, on peut se tourner vers une stratégie intégrant une plante compagne pour améliorer l'acquisition des ressources.

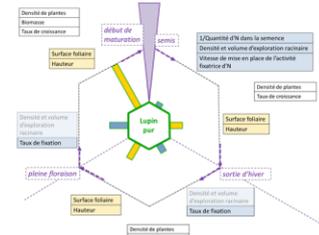
1. Identifier des points faibles d'une culture qui semblent causer sa faible compétitivité vis-à-vis des adventices

1.1 À quelles périodes du cycle la culture acquiert-elle une faible proportion des ressources disponibles, et quelles ressources ?



Identification de la dynamique du niveau d'acquisition des ressources

1.2 Quels traits d'interaction semblent être en cause ?



Identification des traits liés aux faibles niveaux d'acquisition des ressources. Voir Figure 0.13 A

1.3 Existe-t-il de fortes différences entre variétés ou génotypes pour ces traits ?



Choix d'une variété plus compétitive ou sélection de variétés compétitives à partir des génotypes prometteurs. Attention aux compromis (trade-offs) entre la compétitivité et la productivité.

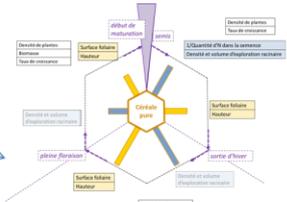
2. Choisir une espèce à intégrer dans la culture principale :

- quels services attendus autres que le contrôle des adventices ?
- quel profil fonctionnel serait complémentaire de la culture d'intérêt ?

- 2.1 Choix du mode d'insertion :
 - plante de couverture non récoltée
 - plante fourragère dérobée
 - ...
 - **Culture associée annuelle**

2.2 Quelle culture associée annuelle comblerait au mieux les faibles taux d'acquisition des ressources de la culture d'intérêt tout en lui imposant une faible compétition ?
Compromis entre la compétition sur les adventices et la compétition sur la culture principale.

Quels traits fonctionnels favoriser ?
Quelle famille botanique ? Quelle espèce ? Quelle variété / Quel idéotype ?



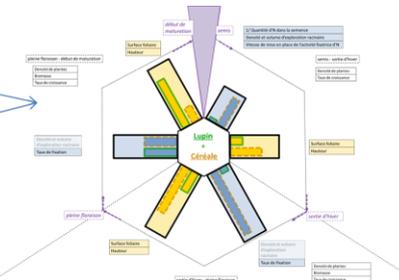
Identification d'une espèce combinant des valeurs de traits complémentaires de ceux de la culture pure. Voir Figure 0.13 B

3. Tester des combinaisons

3.1 Essai préliminaire en conditions agricoles
Mesure ou estimation de la dynamique d'acquisition des ressources par l'association. identification de pistes d'optimisation non identifiées lors de l'approche « théorique » : éventuelle remise en cause de l'espèce choisie : retour au 2.1 et 2.2

3.2 Essai de différentes variétés de chaque composante

3.3 Définition d'idéotypes pour chaque composante



Evaluation des gains d'acquisition des ressources permis par l'association. Voir Figure 0.14

Figure 0.16: Schéma des étapes de la démarche de conception d'associations proposée pour des cultures présentant une faible compétitivité vis-à-vis des adventices.

4.2. Choisir une espèce à intégrer dans la culture principale

Il s'agit de déterminer le partenaire qui comblerait le mieux les manques de la culture principale, en recherchant de fortes acquisitions de ressources là où la culture principale en présente de faibles.

2.1 Plusieurs modes d'insertion de la plante compagne sont possibles, selon les services que l'on en attend et donc les objectifs de chaque agriculteur. Dans tous les cas, on peut voir l'intégration d'une plante compagne comme un moyen de choisir une ou plusieurs espèces pour remplacer en partie les adventices et de les utiliser pour la fourniture de services. L'intégration d'une espèce compétitive va réduire la proportion des adventices dans la biomasse totale du couvert, et augmenter la proportion de plantes produisant les services désirés. On peut choisir d'implanter la culture principale dans un couvert permanent, de semer un couvert gélif en même temps que la culture principale, de semer une plante fourragère dans la culture (en dérobée) ou une culture associée annuelle récoltée pour les grains. Dans tous les cas il faudra s'assurer que la compétition de cette espèce sur la culture principale n'impacte pas son rendement au-delà d'un seuil toléré. Liebman and Dyck (1993) suggèrent que le succès d'une stratégie de contrôle des adventices par l'association est plus incertain lorsque les espèces associées ont toutes un objectif de productivité et qu'aucune n'est semée spécifiquement pour sa capacité à contrôler les adventices. Nous pensons qu'il est possible d'obtenir de façon conjointe les services de productivité et de contrôle des adventices sous réserve que la culture pure ait une faible acquisition des ressources et que le choix du matériel génétique ait été optimisé de manière conjointe dans les deux cultures.

2.2 Afin de trouver la culture au meilleur profil fonctionnel pour compléter la culture pure (Figure 0.13 B), on peut raisonner en déterminant dans quelle famille botanique les attributs demandés sont présents, puis dans quelle espèce puis éventuellement dans quelle variété. Dans le cas de la culture du lupin, le déficit de compétitivité se situant en grande partie au début du cycle et pour limiter au maximum la compétition de la plante compagne sur la culture principale, il paraît important de porter son choix sur une plante compagne à fort développement précoce mais dont la compétitivité décroît rapidement à partir du printemps. L'utilisation de la démarche de « traque aux innovations » (Lamé *et al.*, 2015) peut permettre d'accélérer la conception, en s'inspirant d'expériences réussies par des agriculteurs innovants.

4.3. Tester des combinaisons

2.3 Dans un troisième temps, on peut tester au champ une association en choisissant une variété de chaque composante, éventuellement avec plusieurs densités de semis. Ce test préliminaire en première année d'essais peut servir à évaluer la faisabilité technique (contraintes au semis, à la récolte, tri, etc.) et les niveaux de densité de semis. En effet, la démarche basée sur le raisonnement des traits permet d'anticiper dans une certaine mesure les interactions entre les plantes mais pas les contraintes techniques. Il peut arriver qu'à ce stade on remette en cause l'espèce compagne choisie. Si la mesure ou l'estimation de la dynamique d'acquisition des ressources par l'association montre des marges de progrès, ou si les traits des espèces sont très modifiés par rapport au comportement en pur, il est nécessaire de revenir sur les traits visés dans chaque composante. La modélisation pourrait également

être utilisée à ce stade de la démarche, sous réserve que le modèle inclue les traits d'interaction pour un nombre suffisant d'espèces voire de variétés. La modélisation aurait notamment comme avantage de permettre d'élargir à la quantification d'autres services rendus par la plante compagne, comme par exemple la réduction de la lixiviation.

- 2.4** Lors de la deuxième année d'essais au champ, on peut choisir un petit nombre de variétés qu'il est alors possible de tester dans toutes les combinaisons ou dans des combinaisons choisies a priori. Il est important de tester de manière simultanée des différences au sein de la culture principale et de la plante compagne. La démarche basée sur les traits peut permettre de sélectionner *ex ante* les combinaisons d'espèces ou génotypes qui présentent le plus de potentiel : par exemple choisir un lupin haut avec une céréale courte si l'objectif de préservation du rendement du lupin est jugé primordial ; choisir un lupin haut et compétitif avec une céréale haute si le contrôle des adventices est le premier objectif ; choisir un lupin avec un indice de récolte élevé mais moins compétitif et une céréale haute si un mélange de grains équilibré entre le protéagineux et la céréale est recherché.
- 2.5** La réflexion peut aboutir à la formulation d'un idéotype qui pourra être utilisé pour la sélection variétale si aucune variété existante ne paraît optimale, à condition que des génotypes présentent des traits intéressants et héréditaires à combiner dans une variété et si le potentiel identifié pour l'association justifie l'investissement. Lors du choix de variétés ou de la sélection de génotypes améliorés pour la compétitivité, il est important d'éviter de sélectionner contre des traits essentiels dans les services apportés par la culture, notamment le rendement. Certaines études suggèrent l'existence d'un compromis entre rendement et compétitivité (Jannink *et al.*, 2000) mais d'autres concluent qu'il est possible de sélectionner des variétés plus compétitives sans perdre en productivité (Bussan *et al.*, 1997 ; Watson *et al.*, 2006). Dingkuhn *et al.* (1999) suggèrent que le compromis peut être contourné en sélectionnant des traits facteurs de compétitivité précoce plutôt que tardive, qui seraient plus handicapants pour le rendement.

4.4. Considérations pour la mise en œuvre de la démarche de conception d'associations

La mesure des dynamiques d'acquisition des ressources par les cultures est un point crucial dans cette démarche et le développement d'outils pour les estimer à partir de traits facilement mesurables constituera un challenge pour les expérimentateurs désireux de l'appliquer. L'évaluation de variétés ou d'associations pour le contrôle des adventices est parfois difficile avec les populations naturelles d'adventices (Bussan *et al.*, 1997). L'utilisation d'adventices artificielles peut permettre d'évaluer plus facilement les différences entre cultures. Böhm (2016) et Kling and Böhm (2017) ont utilisé avec succès une démarche basée sur des adventices artificielles (sarrasin, phacélie et colza) pour tester des différences de contrôle des adventices entre variétés de lupin bleu. Une piste à tester pour affiner le diagnostic serait de mesurer les composantes de rendement des adventices artificielles pour décrire de façon précise la dynamique de la compétition.

La première étape de la démarche permet d'identifier différents groupes de cultures selon la marge de progrès qu'il existerait à les cultiver en association. La lentille, le pois chiche, le soja, le lin par exemple paraissent être des cultures dont les niveaux d'acquisition des ressources sont faibles notamment en début de cycle et ces cultures feraient partie de celles qui gagneraient à être associées pour mieux valoriser les ressources et ainsi améliorer le contrôle des adventices et apporter un complément de récolte. A l'inverse, il semble que par exemple certaines céréales (avoine, seigle), le colza, la moutarde et peut-être dans une moindre mesure la féverole, implantés dans de bonnes conditions, sont plus aptes à acquérir une grande proportion des ressources disponibles. L'addition d'une plante compagne permettrait des gains plus faibles, car peu de ressources resteraient disponibles pour la croissance ce qui limiterait les services fournis par la plante compagne.

Les étapes du guide de conception d'associations pourraient être utilisées par les partenaires du projet PROGRALIVE et plus largement par les acteurs souhaitant trouver des solutions agroécologiques à des problématiques agronomiques spécifiques de certaines cultures. Ce livrable pourra être enrichi par des idées issues de leurs réflexions et essais.

La démarche présentée peut également être utilisée pour évaluer a posteriori des associations déjà pratiquées sur le terrain et les optimiser si l'on détecte des marges de progrès basées sur l'acquisition des ressources par les cultures.

5. Perspectives

5.1. Choix et sélection de variétés pour les associations

Nous avons montré que le choix de variété de lupin et le choix raisonné en parallèle de l'espèce ou de la variété de céréale constituaient un levier prometteur pour bénéficier au mieux des complémentarités entre lupin et céréale. Nos résultats auraient cependant probablement été encore plus riches d'enseignements si nous avions pu tester une plus grande diversité de géotypes de chacune des deux composantes, donc une plus grande gamme d'attributs pour les traits d'intérêt. Par exemple, il aurait été intéressant de tester en association un lupin de type indéterminé en association, car ce type de variété présente très probablement une plus grande compétitivité vis-à-vis de la céréale associée. Cependant, le type indéterminé ne fait plus l'objet de travaux de sélection du fait de la supériorité des types déterminés pour le rendement en culture pure. Nous n'avons pas observé de différence majeure entre les variétés de lupin Clovis et Magnus en ce qui concerne le contrôle des adventices, en revanche le choix de la variété de lupin s'est révélé avoir un fort impact sur les rapports de dominance entre le lupin et la céréale de par la différence de hauteur et de longueur des ramifications. Tester une plus grande diversité d'architectures aériennes (nombre et inclinaison des ramifications par exemple) permettrait peut-être de déceler un type d'architecture non utilisé car peu favorable en culture pure mais intéressant en culture associée. Les populations locales présentent une grande diversité de types architecturaux (Annicchiarico *et al.*, 2010) cependant l'intégration de nouveaux traits issus de ce pool est techniquement réalisable mais difficile à cause de contraintes inhérentes à la sélection du lupin, notamment le besoin de maintenir un faible taux d'alcaloïdes dans les grains (Berger *et al.*, 2012). De plus, pour la sélection de lupins d'hiver, les variétés locales à forts besoins de vernalisation représentent une faible part de la diversité existante (P. Annicchiarico, communication personnelle).

Notre travail a cependant permis d'identifier des traits importants pour le contrôle des adventices et pour la complémentarité dans les associations, qui pourraient guider des sélectionneurs dans le développement de variétés compétitives vis-à-vis des adventices et/ou adaptées aux associations. Pour aider au choix des variétés lors de la conception des associations, la connaissance de la compétitivité aux différentes phases clé du cycle est une information essentielle. Elle est cependant peu disponible hormis pour les variétés testées dans le cadre de l'agriculture biologique car elle est encore rarement évaluée dans les essais variétaux en agriculture conventionnelle (Watson *et al.*, 2006 ; Wolfe *et al.*, 2008). Afin de faciliter le développement de méthodes alternatives de contrôle des adventices, nous suggérons, comme d'autres chercheurs (Jacob *et al.*, 2016), l'évaluation systématique de la compétitivité des variétés vis-à-vis des adventices ou d'une espèce associée lors d'essais d'évaluation variétale afin que la tolérance et capacité à exercer de la compétition figurent dans les descriptions des variétés pour assister les choix des agriculteurs et des agronomes.

Dans certains contextes de production, notamment en Bretagne et en Normandie, où les températures et l'humidité compromettent la culture du lupin blanc d'hiver, le lupin de printemps (lupin blanc ou lupin à feuilles étroites) peut s'avérer plus intéressant que le lupin blanc d'hiver. Le lupin bleu valorise mieux que le lupin blanc les sols légers mais il développe une compétitivité pour la lumière inférieure à celle du lupin

blanc (Walker *et al.*, 2011). Dans le cas des lupins de printemps de la même façon que pour les lupins d'hiver, même si la croissance précoce est plus rapide, l'association avec une céréale ou une autre culture non fixatrice d'azote peut aider à réduire le développement des adventices tout en apportant une production complémentaire et une capacité de compensation (Kling and Böhm, 2017).

5.2. Autres leviers de contrôle des adventices

D'autres leviers que le choix d'espèces et de variétés sont testés dans le cadre du projet PROGRAILIVE dans l'objectif d'optimiser la conduite des cultures associées protéagineux-céréales. Notamment, des essais sont en cours ou prévus pour évaluer l'intérêt de modifier les densités de semis en fonction des conditions pédoclimatiques ainsi que l'influence de l'arrangement spatial de semis, en mélange sur le rang ou en rangs alternés, qui ont montré un potentiel intéressant. A terme, c'est l'intégration de ces multiples leviers qui permettra de faire progresser les performances des cultures associées et d'étendre la culture des protéagineux.

L'intégration de plantes compagnes gélives (*e.g.* Lorin *et al.*, 2015) pourrait constituer un système intéressant pour le contrôle des adventices dans les cultures de lupin blanc d'hiver dans la mesure où elle permettrait d'éviter la superposition de la phase de croissance du lupin et de celle de la plante compagne, tout en positionnant la phase de croissance de la plante compagne au moment où le lupin présente une faible acquisition des ressources. Cette pratique serait intéressante notamment dans les cas où les adventices automnales posent des problèmes mais où les adventices printanières et estivales sont suffisamment peu impactantes dans la rotation, ou encore dans les situations où les rendements du lupin pur sont bons, mais où un objectif de diminution de l'utilisation d'herbicides est formulé. Toutefois, des plantes gélives ne sont pas valorisables économiquement et il faut donc s'assurer qu'elles produisent des services (contrôle des adventices, éventuellement d'autres services comme la réduction de l'érosion ou l'augmentation du taux de matières organiques du sol) suffisants pour justifier le coût de la semence. De plus le caractère gélif des plantes compagnes est soumis à une forte incertitude et la pratique présente donc un risque d'échec important dans l'Ouest de la France du fait du changement climatique, les années où le couvert n'est pas suffisamment détruit par le gel et où il pourrait compromettre la récolte du lupin étant de plus en plus fréquentes.

D'autres pratiques sont en cours de développement pour faciliter le contrôle des adventices dans les cultures des légumineuses à graines sans recourir aux produits herbicides. Par exemple, l'utilisation d'une culture intermédiaire à croissance rapide (par exemple, le millet) qui prélève de grandes quantités d'azote minéral du sol pendant l'interculture précédant l'implantation d'une légumineuse à graines et qui produit une forte biomasse de résidus au rapport C:N élevé a montré un fort potentiel pour réduire la biomasse des adventices dans la légumineuse à graines, sans opération dans la culture de celle-ci (Schmidtke *et al.*, 2017). Cette forme de désherbage préventif est particulièrement efficace pour limiter la levée des adventices dont la germination est conditionnée par la présence d'azote minéral en forte quantité dans le sol, comme le chénopode.

5.3. Facteurs de développement des cultures associées

Une évaluation technico-économique réalisée sur les données des modalités Magnus pur et Magnus associé au triticale a montré que dans le contexte de fort salissement, l'association permet d'assurer un revenu économique supplémentaire par la production de plante compagne et de compenser le surcoût lié au tri (Hubert and Vandewalle, 2017). Ce type d'analyse fournit des résultats chiffrés permettant de discuter de manière objective les impacts économiques de stratégies basées sur les cultures associées.

Plus largement, le développement d'indicateurs des services délivrés est requis afin de mieux connaître les impacts globaux des cultures associées (Brooker *et al.*, 2015). L'évaluation multicritères intégrant les aspects économiques et des services écosystémiques jusque ici peu étudiés (stabilité du sol, cycle des nutriments et lixiviation, intégration des effets à l'échelle du système de cultures : effets précédents, contribution au changement climatique, effets sur la biodiversité non cultivée...) pourrait permettre de mieux saisir leurs impacts et de les recommander en connaissance de cause dans les situations où les bénéfices qu'elles apportent justifient les ajustements qu'elles nécessitent.

Comme nous l'avons montré avec comme espèce modèle le lupin blanc d'hiver, les cultures associées permettent dans certaines situations de contourner des facteurs limitants de cultures pures et éveillent à ce titre l'intérêt d'acteurs de plus en plus nombreux (agriculteurs, conseillers, coopératives). Les mécanismes à l'origine de leurs avantages font qu'elles sont particulièrement intéressantes pour favoriser le développement de cultures mineures qui présentent souvent de fortes contraintes techniques du fait de leur moindre appropriation par les organismes techniques et les sélectionneurs. Ainsi les cultures associées pourraient contribuer fortement à la diversification des systèmes de culture via l'intégration de « nouvelles » cultures dans les rotations. Enfin, elles présentent souvent une meilleure efficacité d'utilisation des ressources que les cultures pures et présentent donc un fort intérêt dans le cadre de la nécessaire réduction de la dépendance des systèmes de grandes cultures aux intrants de synthèse. Au vu de leurs atouts, il paraîtrait légitime que les dispositifs de soutien à l'agriculture les favorisent davantage. Par exemple, la plupart des cultures associées céréale-protéagineux ne sont pas éligibles au dispositif d'aide aux productions de plantes riches en protéines de la politique agricole commune (PAC). L'éligibilité d'une culture à cette mesure nécessite une densité de semis du protéagineux en grains par mètre carré supérieure à celle de l'espèce compagne, ce qui n'est pas le cas si l'on souhaite obtenir un effet significatif de la céréale. Baser l'éligibilité à cette mesure sur les densités relatives de semis rendrait éligibles les cultures associées étudiées ici, ce qui pourrait favoriser leur développement et donc la production de protéines.

Un levier réglementaire pour que les cultures associées favorisent l'augmentation de la production de protéagineux serait d'autoriser l'épandage de quantités modérées d'effluents d'élevage sur les associations céréales-protéagineux. Ces épandages ne sont pas autorisés sur les protéagineux purs au vu de leur faible capacité de prélèvement de l'azote minéral du sol mais nous avons montré qu'une céréale même intégrée à faible densité augmente fortement les prélèvements d'azote. Ce levier paraît d'autant plus important que ce sont justement les zones qui hébergent de fortes concentrations d'animaux d'élevage qui présentent à la fois

la forte demande en matières premières riches en protéines et les surplus de nutriments en sortie des systèmes d'élevage et que c'est l'importation de matières premières riches en protéines venues du continent américain qui rend excédentaire la balance en N et P des territoires. Ainsi, les cultures associées pourraient indirectement contribuer au bouclage plus complet des cycles des nutriments. Il est cependant probable que le problème des fuites de nutriments liées aux élevages ne puisse pas être résolu à long terme sans remise en question du niveau actuel de concentration des nutriments et donc des animaux dans les zones concernées.

6. Ouverture : réflexions à une échelle plus large

L'objectif d'augmenter l'autonomie en protéines de élevages européens nécessite d'augmenter les rendements et/ou les surfaces des protéagineux en Europe. La culture associée du lupin avec une céréale ne permet pas d'augmenter la quantité de protéines produites par hectare dans des situations où la productivité en protéines du lupin pur, certes variable et dépendante des produits phytosanitaires, reste élevée. En revanche, dans l'objectif de réduire l'utilisation d'herbicides et dans les situations où les points faibles des protéagineux s'expriment le plus, l'association produira en comparaison des effets plus intéressants. Sur une base pluriannuelle le rendement moyen du lupin pourrait être plus élevé en association qu'en culture pure si certaines années où le rendement du lupin pur serait largement supérieur à celui du lupin dans l'association étaient plus que compensées par des échecs. Dans ce cas l'association permettrait de sécuriser le rendement du lupin. La validation des performances des cultures associées décrites dans notre travail nécessite de suivre un réseau de parcelles sur un plus grand nombre d'années, notamment pour confirmer la plus grande stabilité du rendement total des associations par rapport aux cultures pures de lupin, en évaluant de manière conjointe la variabilité inter-sites et la variabilité interannuelle.

Ainsi, on associera peut-être le lupin pour « sécuriser son attrait », pour le rendre attractif aux agriculteurs, pour que chaque parcelle soit rentable et moins risquée, la céréale constituant une « assurance-risque » pour le cas où le lupin se développerait mal. Même dans les cas où le rendement moyen pluriannuel du lupin en association serait plus faible qu'en culture pure, on cultivera peut-être plus de lupin à l'échelle de la région si ce facteur « attractivité économique de l'association » décuple les surfaces emblavées en lupin associé. Ainsi, on pourrait augmenter les surfaces en protéagineux via l'association et ainsi les quantités de protéines produites dans la région sans augmenter les rendements en protéines. On n'associera peut-être pas le lupin pour « sécuriser sa production » à l'échelle de la parcelle, mais à l'échelle de la région. Praharaj (2016) développe une idée similaire où les associations sont vues comme une façon d'augmenter les surfaces de cultures de légumineuses, dans le contexte du besoin d'accroître la production de légumes secs en Inde. Il propose de répondre à ce besoin via l'augmentation de la surface cultivée en cultivant les légumes secs en association avec les céréales, qui représentent d'importantes surfaces.

La finalité du projet PROGRAILIVE, qui a financé les travaux présentés dans cette thèse, est de développer les cultures de protéagineux pour réduire la dépendance aux importations de produits riches en protéines des systèmes d'élevage européens. La recherche d'une plus grande autonomie en protéines pourrait également passer par un questionnement à long terme et une remise en question progressive des besoins en protéines pour les élevages, en appliquant les principes de l'agroécologie jusqu'aux consommateurs finaux. Le niveau de consommation de protéines par les européens est supérieur aux besoins nutritionnels (AFFSA, 2007 ; FAO, 2017).

Le développement de la consommation des légumineuses pour l'alimentation humaine (pois cassés, haricots secs, lentilles, fèves, pois chiches et lupin en alimentation humaine, ainsi que du soja), permettrait de progresser vers des régimes moins dépendants des protéines animales, avec des avantages nutritionnels (Champ *et al.*, 2015) et des impacts environnementaux réduits (Pimentel and Pimentel, 2003). L'intérêt des consommateurs pour ces aliments sources de protéines végétales est amené à se développer. Les cultures de légumes secs présentent des verrous agronomiques et socio-économiques en grande partie communs avec le lupin : il s'agit de cultures mineures peu optimisées, souffrant d'une faible compétitivité vis-à-vis des adventices et d'une forte variabilité de rendement. La pratique des associations avec des plantes non fixatrices d'azote peut tout à fait s'envisager pour les légumes secs de façon similaire au lupin. Nos travaux augmentent la compréhension du fonctionnement des associations à base de légumineuses, et la démarche de conception d'associations basée sur les traits fonctionnels que nous proposons peut être utilisée pour faciliter la production de grains de légumineuses riches en protéines pour l'alimentation humaine.

Bibliographie

- Abraham C, Singh S. (1984) Weed management in sorghum-legume intercropping systems. *The Journal of Agricultural Science* 103:103-115.
- AFFSA. (2007) Apport en protéines : consommation, qualité, besoins et recommandations. (Ed AFFSA). AFFSA, agence française de sécurité sanitaire des aliments.
- Agence Nationale de la Recherche. (2013) LEGITIMES. <http://www.agence-nationale-recherche.fr/Projet-ANR-13-AGRO-0004>, accessed on 9/10/17
- Albrecht H. (2005) Development of arable weed seedbanks during the 6 years after the change from conventional to organic farming. *Weed Research* 45:339-350.
- Altieri MA. (1989) Agroecology: A new research and development paradigm for world agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 27:37-46.
- Altieri MA. (2002) Agroecology: the science of natural resource management for poor farmers in marginal environments. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 93:1-24.
- Amarger N, Mariotti A, Mariotti F, Durr JC, Bourguignon C, Lagacherie B. (1979) Estimate of symbiotically fixed nitrogen in field grown soybeans using variations in ¹⁵N Natural abundance. *Plant and Soil* 52:269-280.
- Amossé C, Jeuffroy M-H, David C. (2013) Relay intercropping of legume cover crops in organic winter wheat: Effects on performance and resource availability. *Field Crops Research* 145:78-87.
- Andersen MK, Hauggaard-Nielsen H, Ambus P, Jensen ES. (2004) Biomass production, symbiotic nitrogen fixation and inorganic N use in dual and tri-component annual intercrops. *Plant and Soil* 266:273-287.
- Andersen MK, Hauggaard-Nielsen H, Weiner J, Jensen ES. (2007) Competitive dynamics in two- and three-component intercrops. *Journal of Applied Ecology* 44:545-551.
- Andrew I, Storkey J, Sparkes D. (2015) A review of the potential for competitive cereal cultivars as a tool in integrated weed management. *Weed Research* 55:239-248.
- Annicchiarico P, Harzic N, Carroni AM. (2010) Adaptation, diversity, and exploitation of global white lupin (*Lupinus albus* L.) landrace genetic resources. *Field Crops Research* 119:114-124.
- Azo WM, Lane GPF, Davies WP, Cannon ND. (2012) Bi-cropping white lupins (*Lupinus albus* L.) with cereals for wholecrop forage in organic farming: The effect of seed rate and harvest dates on crop yield and quality. *Biological Agriculture & Horticulture* 28:86-100.
- Barillot R, Combes D, Pineau S, Huynh P, Escobar-Gutiérrez AJ. (2014) Comparison of the morphogenesis of three genotypes of pea (*Pisum sativum*) grown in pure stands and wheat-based intercrops. *AOB Plants* 6:plu006.
- Barot S, Allard V, Cantarel A, Enjalbert J, Gauffreteau A, Goldringer I, Lata J-C, Le Roux X, Niboyet A, Porcher E. (2017) Designing mixtures of varieties for multifunctional agriculture with the help of ecology. A review. *Agronomy for sustainable development* 37:13.
- Bastiaans L, Paolini R, Baumann DT. (2008) Focus on ecological weed management: what is hindering adoption? *Weed Research* 48:481-491.
- Bedoussac L, Journet E-P, Hauggaard-Nielsen H, Naudin C, Corre-Hellou G, Jensen ES, Prieur L, Justes E. (2015) Ecological principles underlying the increase of productivity achieved by cereal-grain legume intercrops in organic farming. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 35:911-935.
- Bedoussac L, Justes E. (2010a) Dynamic analysis of competition and complementarity for light and N use to understand the yield and the protein content of a durum wheat-winter pea intercrop. *Plant and Soil* 330:37-54.
- Bedoussac L, Justes E. (2010b) The efficiency of a durum wheat-winter pea intercrop to improve yield and wheat grain protein concentration depends on N availability during early growth. *Plant and Soil* 330:19-35.
- Bellostas N, Hauggaard-Nielsen H, Andersen MK, Jensen ES. (2003) Early interference dynamics in intercrops of pea, barley and oilseed rape. *Biological Agriculture and Horticulture* 21:337-348.
- Berger J, Buirchell B, Luckett D, Nelson M. (2012) Domestication bottlenecks limit genetic diversity and constrain adaptation in narrow-leafed lupin (*Lupinus angustifolius* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 124:637-652.
- Bergkvist G. (2003) Effect of white clover and nitrogen availability on the grain yield of winter wheat in a three-season intercropping system. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B-Plant Soil Science* 53:97-109.

- Bertholdsson NO. (2011) Use of multivariate statistics to separate allelopathic and competitive factors influencing weed suppression ability in winter wheat. *Weed Research* 51:273-283.
- Blackshaw RE, Brandt RN, Janzen HH, Entz T, Grant CA, Derksen DA. (2003) Differential response of weed species to added nitrogen. *Weed Science* 51:532-539.
- Böhm H. (2016) Entwicklung eines Prüfsystems zur Erfassung und Bewertung der Unkraut unterdrückenden Wirkung für Blaue Lupinen. 2016.
- Böhm H, Aulrich K. (2011) Effects of different row distances and seed densities on yield and quality of blue lupins (*L. angustifolius*) in organic farming. In *Lupin crops - an opportunity for today, a promise for the future. Proceedings of the 13th International Lupin Conference*, 144-148.
- Böhm H, Bramm A, Aulrich K, Rühl G. (2008) Effect of different sowing densities in mixed cultivation of blue lupin (*Lupinus angustifolius*) with spring crops on yield and quality. In *Lupins for Health and Wealth - Proceedings of the 12th International Lupin Conference*, 42-46 (Eds J. A. Palta, J. D. Berger). Fremantle, Western Australia. International Lupin Association, Canterbury, New Zealand.
- Boudreau MA. (2013) Diseases in Intercropping Systems. *Annual Review of Phytopathology* 51:499-519.
- Boundy K, Reeves T, Brooke H. (1982) Growth and yield studies of *Lupinus angustifolius* and *L. albus* in Victoria. *Animal Production Science* 22:76-82.
- Bouxin A. (2016) Feed & Food Statistical Yearbook 2015. (Ed FEFAC). Bruxelles, Belgique: FEFAC.
- Box GE, Cox DR. (1964) An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*:211-252.
- Bramm A, Böhm H, Pahlow G, Berk A. (2006) Alternatives for the production of forage protein. In *Mexico, where old and new world lupins meet-Proceeding of the 11th International Lupin Conference, Guadalajara, Mexico*, 209-213: International Lupin Association.
- Brooker RW, Bennett AE, Cong WF, Daniell TJ, George TS, Hallett PD, Hawes C, Iannetta PP, Jones HG, Karley AJ. (2015) Improving intercropping: a synthesis of research in agronomy, plant physiology and ecology. *New Phytologist* 206:107-117.
- Bulson H, Snaydon R, Stopes C. (1997) Effects of plant density on intercropped wheat and field beans in an organic farming system. *The Journal of Agricultural Science* 128:59-71.
- Bussan AJ, Burnside OC, Orf JH, Puettmann KJ. (1997) Field evaluation of soybean (*Glycine max*) genotypes for weed competitiveness. *Weed Science*:31-37.
- Cadotte MW, Carscadden K, Mirotchnick N. (2011) Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48:1079-1087.
- Cahill JF. (2003) Lack of relationship between below-ground competition and allocation to roots in 10 grassland species. *Journal of Ecology* 91:532-540.
- Callaway RM, Pennings SC, Richards CL. (2003) Phenotypic Plasticity And Interactions Among Plants. *Ecology* 84:1115-1128.
- Carof M, De Tourdonnet S, Saulas P, Le Floch D, Roger-Estrade J. (2007) Undersowing wheat with different living mulches in a no-till system. I. Yield analysis. *Agronomy for sustainable development* 27:347-356.
- Carruthers K, Fe Q, Cloutier D, Smith D. (1998) Intercropping corn with soybean, lupin and forages: weed control by intercrops combined with interrow cultivation. *European Journal of Agronomy* 8:225-238.
- Carruthers K, Prithiviraj B, Fe Q, Cloutier D, Martin R, Smith D. (2000) Intercropping corn with soybean, lupin and forages: yield component responses. *European Journal of Agronomy* 12:103-115.
- Casper BB, Jackson RB. (1997) Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:545-570.
- Cenpukdee U, Fukai S. (1992) Agronomic modification of competition between cassava and pigeonpea in intercropping. *Field Crops Research* 30:131-146.
- Cernay C, Ben-Ari T, Pelzer E, Meynard J-M, Makowski D. (2015) Estimating variability in grain legume yields across Europe and the Americas. *Scientific Reports* 5:11171.
- Champ M, Magrini M, Simon N, Le Guillou C. (2015) Les légumineuses pour l'alimentation humaine: conséquences nutritionnelles et effets santé, usages et perspectives. Dans *Les légumineuses dans les systèmes de production agricole. État des connaissances et impacts agronomiques, environnementaux et économiques*, (Ed Editions Quae). Versailles.
- Chen YL, Dunbabin VM, Diggle AJ, Siddique KHM, Rengel Z. (2012) Assessing variability in root traits of wild *Lupinus angustifolius* germplasm: basis for modelling root system structure. *Plant and Soil* 354:141-155.

- Chen YL, Dunbabin VM, Postma JA, Diggle AJ, Palta JA, Lynch JP, Siddique KHM, Rengel Z. (2011) Phenotypic variability and modelling of root structure of wild *Lupinus angustifolius* genotypes. *Plant and Soil* 348:345-364.
- Christensen S. (1995) Weed suppression ability of spring barley varieties. *Weed Research* 35:241-247.
- Clements JC, Cowling WA. (1994) Patterns of morphological diversity in relation to geographical origins of wild *Lupinus angustifolius* from the Aegean region. *Genetic Resources and Crop Evolution* 41:109-122.
- Clements JC, White PF, Buirchell BJ. (1993) The root morphology of *Lupinus angustifolius* in relation to other lupinus species. *Australian Journal of Agricultural Research* 44:1367-1375.
- Comas LH, Eissenstat DM. (2004) Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology* 18:388-397.
- Corre-Hellou G. (2012) Fonctions des légumineuses et interactions biotiques pour des systèmes de culture annuels plus durables. Université d'Angers.
- Corre-Hellou G, Bédoussac L, Bousseau D, Chaigne G, Chataigner C, Celette F, Cohan JP, Coutard JP, Emile JC, Floriot M, Foissy D, Guibert S, Hemptinne JL, Le B, M., Lecompte C, Marceau C, Mazoué F, Mérot E, Métivier T, Morand P, Naudin C, Omon B, Pambou I, Pelzer E, Prieur L, Rambaut G, Tauvel O. (2013) Associations céréale-légumineuse multi-services. *Innovations Agronomiques* 30:41-57.
- Corre-Hellou G, Brisson N, Launay M, Fustec J, Crozat Y. (2007) Effect of root depth penetration on soil nitrogen competitive interactions and dry matter production in pea-barley intercrops given different soil nitrogen supplies *Field Crops Research* 103:76-85.
- Corre-Hellou G, Crozat Y. (2005a) Assessment of Root System Dynamics of Species Grown in Mixtures under Field Conditions using Herbicide Injection and ¹⁵N Natural Abundance Methods: A Case Study with Pea, Barley and Mustard. *Plant and Soil* 276:177-192.
- Corre-Hellou G, Crozat Y. (2005b) N₂ fixation and N supply in organic pea (*Pisum sativum* L.) cropping systems as affected by weeds and pea weevil (*Sitona lineatus* L.). *European Journal of Agronomy* 22:449-458.
- Corre-Hellou G, Dibet A, Hauggaard-Nielsen H, Crozat Y, Gooding M, Ambus P, Dahlmann C, von Fragstein P, Pristeri A, Monti M, Jensen ES. (2011) The competitive ability of pea-barley intercrops against weeds and the interactions with crop productivity and soil N availability. *Field Crops Research* 122:264-272.
- Corre-Hellou G, Fustec J, Crozat Y. (2006) Interspecific competition for soil N and its interaction with N₂ fixation, leaf expansion and crop growth in pea-barley intercrops. *Plant and Soil* 282:195-208.
- Craine JM. (2006) Competition for nutrients and optimal root allocation. *Plant and Soil* 285:171-185.
- Crews TE, Peoples MB. (2004) Legume versus fertilizer sources of nitrogen: ecological tradeoffs and human needs. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 102:279-297.
- Croster MP, Masiunas JB. (1998) The effect of weed-free period and nitrogen on eastern black nightshade competition with English pea. *HortScience* 33:88-91.
- Cu ST, Hutson J, Schuller KA. (2005) Mixed culture of wheat (*Triticum aestivum* L.) with white lupin (*Lupinus albus* L.) improves the growth and phosphorus nutrition of the wheat. *Plant and Soil* 272:143-151.
- Dayoub E, Naudin C, Piva G, Shirtliffe SJ, Fustec J, Corre-Hellou G. (2017) Traits affecting early season nitrogen uptake in nine legume species. *Heliyon* 3:Article e00244.
- de Visser CLM, Schreuder R, Stoddard F. (2014) The EU's dependency on soya bean import for the animal feed industry and potential for EU produced alternatives. *OCL* 21:D407.
- de Wit C, van den Bergh J. (1965) Competition between herbage plants. *Journal of Agricultural Science* 13:212-221.
- Deveikyte I, Kadziulienė Z, Sarunaite L. (2009) Weed suppression ability of spring cereal crops and peas in pure and mixed stands. *Agronomy Research* 7:239-244.
- Dibet A. (2002) Comparaison des performances agronomiques de trois espèces de protéagineux de printemps cultivées en mode de production biologique. 40.
- Dingkuhn M, Johnson DE, Sow A, Audebert AY. (1999) Relationships between upland rice canopy characteristics and weed competitiveness. *Field Crops Research* 61:79-95.
- Doré T, Sebillotte M, Meynard JM. (1997) A diagnostic method for assessing regional variations in crop yield. *Agricultural Systems* 54:169-188.
- Drewnowski A, Popkin BM. (1997) The nutrition transition: new trends in the global diet. *Nutrition Reviews* 55:31-43.

- Dunbabin VM. (2007) Simulating the role of rooting traits in crop-weed competition. *Field Crops Research* 104:44-51.
- Dunbabin VM, Diggle AJ, Rengel Z. (2003) Is there an optimal root architecture for nitrate capture in leaching environments? *Plant, Cell & Environment* 26:835-844.
- Dunbabin VM, Rengel Z, Diggle AJ. (2004) Simulating form and function of root systems: efficiency of nitrate uptake is dependent on root system architecture and the spatial and temporal variability of nitrate supply. *Functional Ecology* 18:204-211.
- Dürr C, Mary B. (1998) Effects of nutrient supply on pre-emergence growth and nutrient absorption in wheat (*Triticum aestivum* L.) and sugarbeet (*Beta vulgaris* L.). *Annals of Botany* 81:665-672.
- Duru M, Therond O. (2015) Designing agroecological transitions; A review. *Agronomy for sustainable development* 35:0.
- Duru M, Therond O, Martin G, Martin-Clouaire R, Magne M-A, Justes E, Journet E-P, Aubertot J-N, Savary S, Bergez J-E. (2015) How to implement biodiversity-based agriculture to enhance ecosystem services: a review. *Agronomy for sustainable development* 35:0.
- Ellenberg H. (1974) Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas. *Scripta Geobot.* 9. *Univ. Göttingen.*
- Eurostat. (2016) Agricultural production - crops. http://ec.europa.eu/eurostat/statistics-explained/index.php/Agricultural_production_-_crops#Crop_statistics, accessed on 04/09/17
- FAO. (2017) FAOSTAT. Food and Agriculture Organization of the United Nations. <http://www.fao.org/faostat/en/#data>, accessed on 03/08/17
- Fargione J, Tilman D. (2006) Plant species traits and capacity for resource reduction predict yield and abundance under competition in nitrogen-limited grassland. *Functional Ecology* 20:533-540.
- Fayaud B, Coste F, Corre-Hellou G, Gardarin A, Dürr C. (2014) Modelling early growth under different sowing conditions: A tool to predict variations in intercrop early stages. *European Journal of Agronomy* 52:180-190.
- Fearnside PM. (2001) Soybean cultivation as a threat to the environment in Brazil. *Environmental Conservation* 28:23-38.
- Foley JA, DeFries R, Asner GP, Barford C, Bonan G, Carpenter SR, Chapin FS, Coe MT, Daily GC, Gibbs HK. (2005) Global consequences of land use. *science* 309:570-574.
- Folgar A, Price A, Van Santen E, Wehtje G. (2011) Organic weed control in white lupin (*Lupinus albus* L.). *Renewable Agriculture and Food Systems* 26:193-199.
- Fort F, Cruz P, Catrice O, Delbrut A, Luzarreta M, Stroia C, Jouany C. (2015) Root functional trait syndromes and plasticity drive the ability of grassland Fabaceae to tolerate water and phosphorus shortage. *Environmental and Experimental Botany* 110:62-72.
- France Agrimer. (2015) Bilans oléo-protéagineux.
- Fried G, Norton LR, Reboud X. (2008) Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 128:68-76.
- Friedmann H. (1993) The political economy of food: a global crisis. *New left review*:29.
- Fukai S, Trenbath B. (1993) Processes determining intercrop productivity and yields of component crops. *Field Crops Research* 34:247-271.
- Gaba S, Fried G, Kazakou E, Chauvel B, Navas M-L. (2014) Agroecological weed control using a functional approach: a review of cropping systems diversity. *Agronomy for sustainable development* 34:103-119.
- Gaba S, Perronne R, Fried G, Gardarin A, Bretagnolle F, Biju-Duval L, Colbach N, Cordeau S, Fernández-Aparicio M, Gauthier C, Gibot-Leclerc S, Guillemain JP, Moreau D, Munier-Jolain N, Strbik F, Reboud X. (2017) Response and effect traits of arable weeds in agro-ecosystems: a review of current knowledge. *Weed Research* 57:123-147.
- Games PA, Howell JF. (1976) Pairwise multiple comparison procedures with unequal n's and/or variances: a Monte Carlo study. *Journal of Educational Statistics* 1:113-125.
- Gardner W, Boundy K. (1983) The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. IV. The effect of interplanting wheat and white lupin on the growth and mineral composition of the two species. *Plant and Soil*:391-402.
- Garnier E, 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.
- Ghaley BB, Hauggaard-Nielsen H, Høgh-Jensen H, Jensen ES. (2005) Intercropping of wheat and pea as influenced by nitrogen fertilization. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 73:201-212.

- GNIS. (2017) La base variétés du Gnis. <http://www.gnis.fr/catalogue-varietes/base-varietes-gnis/>, accessed on 06/09/17
- Gooding M-J, Kasyanova E, Ruske R, Hauggaard-Nielsen H, Jensen E-S, Dahlmann C, von Fragstein P, Dibet A, Corre-Hellou G, Crozat Y, Pristeri A, Romeo M, Monti M, Launay M. (2007) Intercropping with pulses to concentrate nitrogen and sulphur in wheat. *Journal of Agricultural Science* 145:469-479.
- Gronle A, Böhm H, Heß J. (2014) Effect of intercropping winter peas of differing leaf type and time of flowering on annual weed infestation in deep and shallow ploughed soils and on pea pests. *Landbauforschung-vTI Agriculture and Forestry Research* 64:31-44.
- Gronle A, Heß J, Böhm H. (2015a) Effect of intercropping normal-leafed or semi-leafless winter peas and triticale after shallow and deep ploughing on agronomic performance, grain quality and succeeding winter wheat yield. *Field Crops Research* 180:80-89.
- Gronle A, Heß J, Böhm H. (2015b) Weed suppressive ability in sole and intercrops of pea and oat and its interaction with ploughing depth and crop interference in organic farming. *Organic Agriculture* 5:39-51.
- Gronle A, Lux G, Böhm H, Schmidtke K, Wild M, Demmel M, Brandhuber R, Wilbois K-P, Heß J. (2015c) Effect of ploughing depth and mechanical soil loading on soil physical properties, weed infestation, yield performance and grain quality in sole and intercrops of pea and oat in organic farming. *Soil and Tillage Research* 148:59-73.
- Gross K, Cardinale BJ, Fox JW, Gonzalez A, Loreau M, Wayne Polley H, Reich PB, Van Ruijven J. (2013) Species richness and the temporal stability of biomass production: a new analysis of recent biodiversity experiments. *The American Naturalist* 183:1-12.
- Gunton RM, Petit S, Gaba S. (2011) Functional traits relating arable weed communities to crop characteristics. *Journal of Vegetation Science* 22:541-550.
- Hamblin AP, Hamblin J. (1985) Root characteristics of some temperate legume species and varieties on deep, free-draining entisols. *Australian Journal of Agricultural Research* 36:63-72.
- Hamblin AP, Tennant D. (1987) Root length density and water uptake in cereals and grain legumes: how well are they correlated? *Australian Journal of Agricultural Research* 38:513-527.
- Hansen J, Gale F. (2014) China in the next decade: rising meat demand and growing imports of feed. In *Amber Waves: United States Department of Agriculture - Economic Research Service*.
- Hartwig NL, Ammon HU. (2002) Cover crops and living mulches. *Weed Science* 50:688-699.
- Harzic N, Huyghe C, Papineau J. (1995) Dry matter accumulation and seed yield of dwarf autumn-sown white lupin (*Lupinus albus* L.). *Canadian Journal of Plant Science* 75:549-555.
- Hauggaard-Nielsen H, Ambus P, Jensen ES. (2001a) Interspecific competition, N use and interference with weeds in pea-barley intercropping. *Field Crops Research* 70:101-109.
- Hauggaard-Nielsen H, Ambus P, Jensen ES. (2001b) Temporal and spatial distribution of roots and competition for nitrogen in pea-barley intercrops - a field study employing 32P technique. *Plant and Soil* 236:63-74.
- Hauggaard-Nielsen H, Andersen MK, Jørnsgaard B, Jensen ES. (2006) Density and relative frequency effects on competitive interactions and resource use in pea-barley intercrops. *Field Crops Research* 95:256-267.
- Hauggaard-Nielsen H, Gooding M, Ambus P, Corre-Hellou G, Crozat Y, Dahlmann C, Dibet A, von Fragstein P, Pristeri A, Monti M, Jensen ES. (2009) Pea-barley intercropping for efficient symbiotic N₂-fixation, soil N acquisition and use of other nutrients in European organic cropping systems. *Field Crops Research* 113:64-71.
- Hauggaard-Nielsen H, Jensen ES. (2001) Evaluating pea and barley cultivars for complementarity in intercropping at different levels of soil N availability. *Field Crops Research* 72:185-186.
- Hauggaard-Nielsen H, Jørnsgaard B, Kinane J, Jensen ES. (2008) Grain legume-cereal intercropping: the practical application of diversity, competition and facilitation in arable and organic cropping systems. *Renewable Agriculture and Food Systems* 23:3-12.
- Häusling M. (2011) The EU protein deficit: what solution for a long-standing problem? . European Parliament.
- Herdina, Silsbury JH. (1990) Growth, nitrogen accumulation and partitioning, and N₂ fixation in faba bean (*Vicia faba* cv. Fiord) and pea (*Pisum sativum* cv. Early Dun). *Field Crops Research* 24:173-188.
- Herridge DF, Peoples MB, Boddey RM. (2008) Global inputs of biological nitrogen fixation in agricultural systems. *Plant and Soil* 311:1-18.

- Hiltbrunner J, Jeanneret P, Liedgens M, Stamp P, Streit B. (2007) Response of Weed Communities to Legume Living Mulches in Winter Wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science* 193:93-102.
- Hoad S, Topp C, Davies K. (2008) Selection of cereals for weed suppression in organic agriculture: a method based on cultivar sensitivity to weed growth. *Euphytica* 163:355-366.
- Hooper DU, Chapin F, Ewel J, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton J, Lodge D, Loreau M, Naeem S. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3-35.
- Hubert C, Vandewalle A. (2017) Evaluation des performances technico-économiques des protéagineux grains cultivés en association pour l'alimentation animale. 74 (Ed Agrocampus Ouest).
- Huyghe C. (1991) Winter growth of autumn-sown white lupin (*Lupinus albus* L.) main apex growth model. *Annals of Botany* 67:429-434.
- Huyghe C. (1997) White lupin (*Lupinus albus* L.). *Field Crops Research* 53:147-160.
- Isbell FI, Polley HW, Wilsey BJ. (2009) Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: patterns and processes. *Ecology Letters* 12:443-451.
- ISO. (2005) PR NF ISO 14256-2
- Jacob CE, Johnson EN, Dyck MF, Willenborg CJ. (2016) Evaluating the competitive ability of semileafless field pea cultivars. *Weed Science* 64:137-145.
- Jacob I, Deyerler M, Feuerstein U, Geißendörfer H, Heinz M, Schweneker D, Urbatzka P. (2015) Prüfung von Zuchtlinien der weißen Lupine (*Lupinus albus* L.) auf Anthraknoseresistenz.
- Jaingueneau L. (2015) Elaboration du rendement en association avec une céréale, de différents géotypes de lupin blanc d'hiver, contrastés pour leur architecture, dans le cadre d'un programme de création variétale., 103 (Ed Agrocampus Ouest).
- Jamont M, Piva G, Fustec J. (2013) Sharing N resources in the early growth of rapeseed intercropped with faba bean: does N transfer matter? *Plant and Soil* 371:641-653.
- Jannink J-L, Orf J, Jordan N, Shaw R. (2000) Index selection for weed suppressive ability in soybean. *Crop Science* 40:1087-1094.
- Jensen ES. (1996a) Barley uptake of N deposited in the rhizosphere of associated field pea. *Soil Biology and Biochemistry* 28:159-168.
- Jensen ES. (1996b) Grain yield, symbiotic N₂ fixation and interspecific competition for inorganic N in pea-barley intercrops. *Plant and Soil* 182:25-38.
- Jensen ES. (1996c) Nitrogen acquisition by pea and barley and the effect of their crop residues on available nitrogen for subsequent crops. *Biology and Fertility of Soils* 23:459-464.
- Jensen ES, Andersen A, Thomsen J. (1985) The influence of seed-borne N in 15N isotope dilution studies with legumes. *Acta Agriculturae Scandinavica* 35:438-443.
- Jepsen MR, Kuemmerle T, Müller D, Erb K, Verburg PH, Haberl H, Vesterager JP, Andrič M, Antrop M, Austrheim G. (2015) Transitions in European land-management regimes between 1800 and 2010. *Land Use Policy* 49:53-64.
- Jeudy C, Adrian M, Baussard C, Bernard C, Bernaud E, Bourion V, Busset H, Cabrera-Bosquet L, Cointault F, Han S. (2016) RhizoTubes as a new tool for high throughput imaging of plant root development and architecture: test, comparison with pot grown plants and validation. *Plant methods* 12:31.
- Jeuffroy M-H, Corre-Hellou G, Magrini MB, Pelzer E. (2016) Valuing the environmental benefits of legumes requires a territorial approach. In *Second International Legume Society Conference*, 31 Troia, Setubal, Portugal: International Legume Society.
- Jordan N. (1993) Prospects for weed control through crop interference. *Ecological Applications* 3:84-91.
- Julier B, Huyghe C. (1993) Description and model of the architecture of four genotypes of determinate autumn-sown white lupin (*Lupinus albus* L.) as influenced by location, sowing date and density. *Annals of Botany* 72:493-501.
- Julier B, Huyghe C, Papineau J. (1993a) Dry matter and nitrogen accumulation and seed yield in determinate autumn-sown white lupins (*Lupinus albus* L.). *Agronomie* 13:877-888.
- Julier B, Huyghe C, Papineau J, Milford GFJ, Day JM, Billot C, Mangin P. (1993b) Seed yield and yield stability of determinate and indeterminate autumn-sown white lupins (*Lupinus albus*) grown at different locations in France and the UK. *The Journal of Agricultural Science* 121:177-186.
- Kanton R, Dennett M. (2008) Radiation capture and use as affected by morphologically contrasting Maize/Pea in sole and intercropping. *West African Journal of Applied Ecology* 13:55-66.
- Kaut A, Mason H, Navabi A, O'Donovan J, Spaner D. (2008) Organic and conventional management of mixtures of wheat and spring cereals. *Agronomy for sustainable development* 28:363-371.

- Keating BA, Carberry PS. (1993) Resource capture and use in intercropping: solar radiation. *Field Crops Research* 34:273-301.
- Kiær LP, Weisbach AN, Weiner J. (2013) Root and shoot competition: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 101:1298-1312.
- Kling C, Böhm H. (2017) Konkurrenzkraft neuer Zuchtlinien der Blauen Lupine (*Lupinus angustifolius* L.) gegenüber Unkräutern und Mischungspartnern im Gemengeanbau. (Ed HNE Eberswalde).
- Knott CM, Halila HM. (1988) Weeds in food legumes: problems, effects and control. Dans *World crops: Cool season food legumes: A global perspective of the problems and prospects for crop improvement in pea, lentil, faba bean and chickpea*, 535-548 (Ed R. J. Summerfield). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Knudsen MT, Hauggaard-Nielsen H, Jørnsgaard B, Steen Jensen E. (2004) Comparison of interspecific competition and N use in pea–barley, faba bean–barley and lupin–barley intercrops grown at two temperate locations. *The Journal of Agricultural Science* 142:617-627.
- Komsta L. (2011) outliers: Tests for outliers. R package version 0.14. <https://CRAN.R-project.org/package=outliers>
- Kristensen L, Olsen J, Weiner J. (2008) Crop density, sowing pattern, and nitrogen fertilization effects on weed suppression and yield in spring wheat. *Weed Science* 56:97-102.
- Kruidhof H, Bastiaans L, Kropff M. (2008) Ecological weed management by cover cropping: effects on weed growth in autumn and weed establishment in spring. *Weed Research* 48:492-502.
- Lamé A, Jeuffroy M-H, Pelzer E, Meynard J-M. (2015) Les agriculteurs sources d'innovations : exemple des associations pluri-spécifiques dans le grand Ouest de la France. *Revue AE&S* 5:9.
- Lancashire PD, Bleiholder H, Boom TVD, Langelüddeke P, Stauss R, Weber E, Witzemberger A. (1991) A uniform decimal code for growth stages of crops and weeds. *Annals of Applied Biology* 119:561-601.
- Lawson H. (1983) Competition between annual weeds and vining peas grown at a range of population densities: effects on the crop. *Weed Research* 23:27-38.
- Lemerle D, Gill GS, Murphy CE, Walker SR, Cousens RD, Mokhtari S, Peltzer SJ, Coleman R, Lockett DJ. (2001a) Genetic improvement and agronomy for enhanced wheat competitiveness with weeds. *Australian Journal of Agricultural Research* 52:527-548.
- Lemerle D, Verbeek B, Coombes N. (1995) Losses in grain yield of winter crops from *Lolium rigidum* competition depend on crop species, cultivar and season. *Weed Research* 35:503-509.
- Lemerle D, Verbeek B, Cousens RD, Coombes NE. (1996) The potential for selecting wheat varieties strongly competitive against weeds. *Weed Research* 36:505-513.
- Lemerle D, Verbeek B, Orchard B. (2001b) Ranking the ability of wheat varieties to compete with *Lolium rigidum*. *Weed Research* 41:197-209.
- Li Y, Ran W, Zhang R, Sun S, Xu G. (2009) Facilitated legume nodulation, phosphate uptake and nitrogen transfer by arbuscular inoculation in an upland rice and mung bean intercropping system. *Plant and Soil* 315:285-296.
- Liebman M. (1989) Effects of nitrogen fertilizer, irrigation, and crop genotype on canopy relations and yields of an intercrop/weed mixture. *Field Crops Research* 22:83-100.
- Liebman M, Dyck E. (1993) Crop rotation and intercropping strategies for weed management. *Ecological Applications* 3:92-122.
- Litrico I, Violle C. (2015) Diversity in Plant Breeding: A New Conceptual Framework. *Trends in Plant Science* 20:604-613.
- Liu Y-X, Zhang W-P, Sun J-H, Li X-F, Christie P, Li L. (2015) High morphological and physiological plasticity of wheat roots is conducive to higher competitive ability of wheat than maize in intercropping systems. *Plant and Soil* 397:387-399.
- Lorin M, Jeuffroy M-H, Butier A, Valantin-Morison M. (2015) Undersowing winter oilseed rape with frost-sensitive legume living mulches to improve weed control. *European Journal of Agronomy* 71:96-105.
- Lucas MM, Stoddard F, Annicchiarico P, Frias J, Martinez-Villaluenga C, Sussmann D, Duranti M, Seger A, Zander P, Pueyo J. (2015) The future of lupin as a protein crop in Europe. *Frontiers in Plant Science* 6.
- Lutman PJW, Dixon FL, Risiott R. (1994) The response of four spring-sown combinable arable crops to weed competition. *Weed Research* 34:137-146.

- Maamouri A, Louarn G, Béguier V, Julier B. (2017) Performance of lucerne genotypes for biomass production and nitrogen content differs in monoculture and in mixture with grasses and is partly predicted from traits recorded on isolated plants. *Crop and Pasture Science*.
- Maamouri A, Louarn G, Gastal F, Béguier V, Julier B. (2015) Effects of lucerne genotype on morphology, biomass production and nitrogen content of lucerne and tall fescue in mixed pastures. *Crop and Pasture Science* 66:192-204.
- Magrini M-B, Anton M, Cholez C, Corre-Hellou G, Duc G, Jeuffroy M-H, Meynard J-M, Pelzer E, Voisin A-S, Walrand S. (2016) Why are grain-legumes rarely present in cropping systems despite their environmental and nutritional benefits? Analyzing lock-in in the French agrifood system. *Ecological Economics* 126:152-162.
- Malézieux E, Crozat Y, Dupraz C, Laurans M, Makowski D, Ozier-Lafontaine H, Rapidel B, de Tourdonnet S, Valantin-Morison M. (2009) Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agronomy for sustainable development* 29:43-62.
- Manschadi AM, Hammer GL, Christopher JT, deVoil P. (2008) Genotypic variation in seedling root architectural traits and implications for drought adaptation in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant and Soil* 303:115-129.
- Mariotti M, Masoni A, Ercoli L, Arduini I. (2006) Forage potential of winter cereal/legume intercrops in organic farming. *Italian Journal of Agronomy* 1:403-412.
- Martin MPLD, Snaydon RW. (1982) Root and Shoot Interactions Between Barley and Field Beans When Intercropped. *Journal of Applied Ecology* 19:263-272.
- Mason H, Spaner D. (2006) Competitive ability of wheat in conventional and organic management systems: a review of the literature. *Canadian Journal of Plant Science* 86:333-343.
- Matson PA, Parton WJ, Power A, Swift M. (1997) Agricultural intensification and ecosystem properties. *science* 277:504-509.
- McDonald GK. (2003) Competitiveness against grass weeds in field pea genotypes. *Weed Research* 43:48-58.
- McKane RB, Grigal DF, Russelle MP. (1990) Spatiotemporal Differences in ¹⁵N Uptake and the Organization of an Old-Field Plant Community. *Ecology* 71:1126-1132.
- McPhee K. (2005) Variation for Seedling Root Architecture in the Core Collection of Pea Germplasm. *Crop Science* 45:1758-1763.
- Mead R, Willey R. (1980) The concept of a 'land equivalent ratio' and advantages in yields from intercropping. *Experimental Agriculture* 16:217-228.
- Meiss H, Médiène S, Waldhardt R, Caneill J, Munier-Jolain N. (2010) Contrasting weed species composition in perennial alfalfas and six annual crops: implications for integrated weed management. *Agronomy for sustainable development* 30:657-666.
- Melander B. (1994) Modelling the effects of *Elymus repens* (L.) Gould competition on yield of cereals, peas and oilseed rape. *Weed Research* 34:99-108.
- Meynard J, David G. (1992) Diagnosis of crop yields elaboration. *Cahiers d'Etudes et de Recherches Francophones Agricultures (France)*.
- Midmore DJ. (1993) Agronomic modification of resource use and intercrop productivity. *Field Crops Research* 34:357-380.
- Mikić A, Čupina B, Mihailović V, Krstić Đ, Antanasović S, Zorić L, Đorđević V, Perić V, Srebrić M. (2013) Intercropping white (*Lupinus albus*) and Andean (*Lupinus mutabilis*) lupins with other annual cool season legumes for forage production. *South African Journal of Botany* 89:296-300.
- Milberg P, Hallgren E, Palmer M. (2000) Interannual variation in weed biomass on arable land in Sweden. *Weed Research* 40:311-321.
- Milford GFJ, Day JM, Leach JE, Stevenson HJ, Huyghe C, Papineau J. (1993) The effect of modifying plant structure on the yield and maturity of the white lupin *Lupinus albus*. *Annals of Applied Biology* 122:113-122.
- Milford GFJ, Shield IF, Stevenson HJ, Scott T, Leach JE. (1999) Seed and pod development of autumn-sown, determinate white lupins (*Lupinus albus*) in relation to the assimilation and distribution of dry matter and nitrogen in crops grown at different densities. *Journal of Agricultural Science* 133:141-150.
- Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation. (2014) GraphAgri Régions. <http://agreste.agriculture.gouv.fr/publications/graphagri/article/graphagri-regions-edition-2014>, accessed on 3/09/17

- Mohler CL, Liebman M. (1987) Weed productivity and composition in sole crops and intercrops of barley and field pea. *Journal of Applied Ecology* 24:685-699.
- Moreau D, Abiven F, Busset H, Matejcek A. (2017) Effects of species and soil-nitrogen availability on root system architecture traits—study on a set of weed and crop species. *Annals of Applied Biology* 171:103-116.
- Moreau D, Busset H, Matejcek A, Munier-Jolain NM. (2014) The ecophysiological determinants of nitrophily in annual weed species. *Weed Research* 54:335-346.
- Moreau D, Milard G, Munier-Jolain NM. (2013) A plant nitrophily index based on plant leaf area response to soil nitrogen availability. *Agronomy for sustainable development* 33:809-815.
- Müller I, Schmid B, Weiner J. (2000) The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3:115-127.
- Munier-Jolain NG, Salon C. (2005) Are the carbon costs of seed production related to the quantitative and qualitative performance? An appraisal for legumes and other crops. *Plant, Cell & Environment* 28:1388-1395.
- Naudin C, Aveline A, Corre-Hellou G, Dibet A, Jeuffroy M-H, Crozat Y. (2009) Agronomic analysis of the performance of spring and winter cereal-legume intercrops in organic farming. *Journal of Agricultural Science and Technology* 3:17-28.
- Naudin C, Corre-Hellou G, Pineau S, Crozat Y, Jeuffroy M-H. (2010) The effect of various dynamics of N availability on winter pea-wheat intercrops: Crop growth, N partitioning and symbiotic N₂ fixation. *Field Crops Research* 119:2-11.
- Naudin C, Corre-Hellou G, Voisin AS, Oury V, Salon C, Crozat Y, Jeuffroy M-H. (2011) Inhibition and recovery of symbiotic N₂ fixation by peas (*Pisum sativum* L.) in response to short-term nitrate exposure. *Plant and Soil* 346:275-287.
- Naudin C, van der Werf HM, Jeuffroy M-H, Corre-Hellou G. (2014) Life cycle assessment applied to pea-wheat intercrops: A new method for handling the impacts of co-products. *Journal of cleaner production* 73:80-87.
- Nelson DC, Nylund RE. (1962) Competition between Peas Grown for Processing and Weeds. *Weeds* 10:224-229.
- Nemecek T, von Richthofen J-S, Dubois G, Casta P, Charles R, Pahl H. (2008) Environmental impacts of introducing grain legumes into European crop rotations. *European Journal of Agronomy* 28:380-393.
- Nyfelner D, Huguenin-Elie O, Suter M, Frossard E, Lüscher A. (2011) Grass-legume mixtures can yield more nitrogen than legume pure stands due to mutual stimulation of nitrogen uptake from symbiotic and non-symbiotic sources. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 140:155-163.
- Oerke EC. (2006) Crop losses to pests. *Journal of Agricultural Science* 144:31-43.
- Olsen J, Kristensen L, Weiner J. (2006) Influence of sowing density and spatial pattern of spring wheat (*Triticum aestivum*) on the suppression of different weed species. *Weed Biology and Management* 6:165-173.
- Pakeman RJ, Karley AJ, Newton AC, Morcillo L, Brooker RW, Schöb C. (2015) A trait-based approach to crop-weed interactions. *European Journal of Agronomy* 70:22-32.
- Pelzer E, Bazot M, Makowski D, Corre-Hellou G, Naudin C, Al Rifai M, Baranger E, Bedoussac L, Biarnès V, Boucheny P, Carrouée B, Dorvillez D, Foissy D, Gaillard B, Guichard L, Mansard M-C, Omon B, Prieur L, Yvergniaux M, Justes E, Jeuffroy M-H. (2012) Pea-wheat intercrops in low-input conditions combine high economic performances and low environmental impacts. *European Journal of Agronomy* 40:39-53.
- Pelzer E, Bedoussac L, Corre-Hellou G, Jeuffroy M-H, Métivier T, Naudin C. (2014) Association de cultures annuelles combinant une légumineuse et une céréale: retours d'expériences d'agriculteurs et analyse. *Innovations Agronomiques* 40:73-91.
- Peyraud J-L, Dourmand J-Y, Lessire M, Médale F, Peyronnet C. (2015) Conséquences zootechniques de l'introduction des légumineuses françaises dans les systèmes de productions animales. Dans *Les légumineuses pour des systèmes agricoles et alimentaires* (Ed Editions Quae).
- Pierik R, Mommer L, Voesenek LACJ. (2013) Molecular mechanisms of plant competition: neighbour detection and response strategies. *Functional Ecology* 27:841-853.
- Pimentel D, Pimentel M. (2003) Sustainability of meat-based and plant-based diets and the environment. *The American Journal of Clinical Nutrition* 78:660S-663S.
- Poggio SL. (2005) Structure of weed communities occurring in monoculture and intercropping of field pea and barley. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 109:48-58.

- Pôle Agronomique Ouest. (2015a) plaquette PROGRAILIVE. PAO. <https://www.pole-agro-ouest.eu/projet-sos-protein/prograilive/>, accessed on 04/09/17
- Pôle Agronomique Ouest. (2015b) plaquette SOS Protein. PAO. <https://www.pole-agro-ouest.eu/projet-sos-protein/>, accessed on 04/09/17
- Praharaj C, Blaise D. (2016) Intercropping: An approach for area expansion of pulses. *Indian J. Agron* 61:S113-S121.
- Preissel S, Reckling M, Schläfke N, Zander P. (2015) Magnitude and farm-economic value of grain legume pre-crop benefits in Europe: A review. *Field Crops Research* 175:64-79.
- Putnam DH, Wright J, Field LA, Ayisi KK. (1992a) Seed yield and water-use efficiency of white lupin as influenced by irrigation, row spacing, and weeds. *Agronomy Journal* 84:557-563.
- Putnam DH, Wright J, Field LA, Ayisi KK. (1992b) Seed yield and water use efficiency of white lupin as influenced by irrigation, row spacing, and weeds. *Agronomy Journal* 84:557-563.
- Rao MR, Willey RW. (1980) Evaluation of Yield Stability in Intercropping: Studies on Sorghum/Pigeonpea. *Experimental Agriculture* 16:105-116.
- Raseduzzaman M, Jensen ES. (2017) Does intercropping enhance yield stability in arable crop production? A meta-analysis. *European Journal of Agronomy* 91:25-33.
- Reckling M, Döring T, Stein-Bachinger K, Bloch R, Bachinger J. (2015) Yield stability of grain legumes in an organically managed monitoring experiment. *Aspects of Applied Biology* 128:57-62.
- Reeves T, Brooke H. (1977) The effect of genotype and phenotype on the competition between wheat and annual ryegrass (*Lolium rigidum* Gaud.). In *Proc. Sixth Conf. Asian Pac. Weed Sci. Soc., Jakarta, Indonesia*, 167-172.
- Risch SJ. (1983) Intercropping as cultural pest control: Prospects and limitations. *Environmental Management* 7:9-14.
- Robinson D, Hodge A, Griffiths BS, Fitter AH. (1999) Plant root proliferation in nitrogen-rich patches confers competitive advantage. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 266:431-435.
- Rubio G, Walk T, Ge Z, Yan X, Liao H, Lynch JP. (2001) Root gravitropism and below-ground competition among neighbouring plants: a modelling approach. *Annals of Botany* 88:929-940.
- Rudloff E, Eickmeyer F, Wehling P. (2008) Some aberrant variants in M2 lines and the resulting M3 lines of narrow-leaved lupin (*Lupinus angustifolius*) originating from EMS application. In *Lupins for Health and Wealth. Proc. 12th Int. Lupin Conf*, Vol. 14, 2008.
- Ruisi P, Frangipane B, Amato G, Frenda AS, Plaia A, Giambalvo D, Saia S. (2015) Nitrogen uptake and nitrogen fertilizer recovery in old and modern wheat genotypes grown in the presence or absence of interspecific competition. *Frontiers in Plant Science* 6.
- Satorre E, Snaydon R. (1992) A comparison of root and shoot competition between spring cereals and *Avena fatua* L. *Weed Research* 32:45-55.
- Schindelin J, Rueden CT, Hiner MC, Eliceiri KW. (2015) The ImageJ ecosystem: An open platform for biomedical image analysis. *Molecular Reproduction and Development* 82:518-529.
- Schmidtke K, Mick T, Lewandowska S. (2017) Effects of cover cropping and tillage system on weed infestation, yield formation and N accumulation of organic pea. In *Legato - Eurolegume International conference* Novi Sad, Serbia.
- Schreuder R, De Visser C. (2014) EIP AGRI focus group protein crops: final report. (Ed European Innovation partnership for Agricultural Productivity and Sustainability (EIP AGRI)). Brussels, Belgium.
- Schwartz LM, Gibson DJ, Young BG. (2016) Do plant traits predict the competitive abilities of closely related species? *AoB Plants* 8: plv147; doi:10.1093/aobpla/plv147.
- Schwinning S, Weiner J. (1998) Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* 113:447-455.
- Seavers GP, Wright KJ. (1999) Crop canopy development and structure influence weed suppression. *Weed Research* 39:319-328.
- Seymour M, Kirkegaard JA, Peoples MB, White PF, French RJ. (2012) Break-crop benefits to wheat in Western Australia—insights from over three decades of research. *Crop and Pasture Science* 63:1-16.
- Siddique K, Belford R, Perry M, Tennant D. (1989) Growth, development and light interception of old and modern wheat cultivars in a Mediterranean-type environment. *Crop and Pasture Science* 40:473-487.
- Strydhorst SM, King JR, Lopetinsky KJ. (2008a) Growth analysis of faba bean and lupin with volunteer barley competition in a northern environment. *Agronomy Journal* 100:1033-1038.

- Strydhorst SM, King JR, Lopetinsky KJ, Harker KN. (2008b) Forage potential of intercropping barley with faba bean, lupin, or field pea. *Agronomy Journal* 100:182-190.
- Strydhorst SM, King JR, Lopetinsky KJ, Harker KN. (2008c) Weed Interference, Pulse Species, and Plant Density Effects on Rotational Benefits. *Weed Science* 56:249-258.
- Sultan SE. (2000) Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* 5:537-542.
- Swanton CJ, Nkoa R, Blackshaw RE. (2015) Experimental methods for crop–weed competition studies. *Weed Science* 63:2-11.
- Tang C, Unkovich M, Bowden J. (1999) Factors affecting soil acidification under legumes. III. Acid production by N₂ fixing legumes as influenced by nitrate supply. *New Phytologist* 143:513-521.
- Thorsted MD, Weiner J, Olesen JE. (2006) Above- and below-ground competition between intercropped winter wheat *Triticum aestivum* and white clover *Trifolium repens*. *Journal of Applied Ecology* 43:237-245.
- Thorup-Kristensen K. (1998) Root growth of green pea (*Pisum sativum* L.) genotypes. *Crop Science* 38:1445-1451.
- Thorup-Kristensen K. (2001) Are differences in root growth of nitrogen catch crops important for their ability to reduce soil nitrate-N content, and how this can be measured? *Plant and Soil* 230:185-195.
- Tilman D, Balzer C, Hill J, Befort BL. (2011) Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:20260-20264.
- Tilman D, Cassman KG, Matson PA, Naylor R, Polasky S. (2002) Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418:671.
- Tilman D, Clark M. (2014) Global diets link environmental sustainability and human health. *Nature* 515:518-522.
- Tofinga M, Paolini R, Snaydon R. (1993) A study of root and shoot interactions between cereals and peas in mixtures. *Journal of Agricultural Science* 120:13-24.
- Tomich TP, Brodt S, Ferris H, Galt R, Horwath WR, Kebreab E, Leveau JH, Liptzin D, Lubell M, Merel P. (2011) Agroecology: a review from a global-change perspective. *Annual Review of Environment and Resources* 36:193-222.
- Townley-Smith L, Wright AT. (1994) Field pea cultivar and weed response to crop seed rate in western Canada. *Canadian Journal of Plant Science* 76:907-914.
- Tsubo M, Walker S, Mukhala E. (2001) Comparisons of radiation use efficiency of mono-/inter-cropping systems with different row orientations. *Field Crops Research* 71:17-29.
- Vadez V, Berger JD, Warkentin T, Asseng S, Ratnakumar P, Rao KPC, Gaur PM, Munier-Jolain N, Larmure A, Voisin A-S. (2012) Adaptation of grain legumes to climate change: a review. *Agronomy for sustainable development* 32:31-44.
- van Barneveld RJ. (1999) Understanding the nutritional chemistry of lupin (*Lupinus* spp.) seed to improve livestock production efficiency. *Nutrition Research Reviews* 12:203-230.
- Van Der Ploeg JD. (2010) The food crisis, industrialized farming and the imperial regime. *Journal of Agrarian Change* 10:98-106.
- Vandermeer J. (1989) *The ecology of intercropping*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Vandermeer J, van Noordwijk M, Anderson J, Ong C, Perfecto I. (1998) Global change and multi-species agroecosystems: Concepts and issues. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 67:1-22.
- Verret V, Gardarin A, Pelzer E, Médiène S, Makowski D, Valantin-Morison M. (2017) Can legume companion plants control weeds without decreasing crop yield? A meta-analysis. *Field Crops Research* 204:158-168.
- Violle C, Jiang L. (2009) Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology* 2:87-93.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882-892.
- Vocanson A, Jeuffroy M-H. (2008) Agronomic Performance of Different Pea Cultivars Under Various Sowing Periods and Contrasting Soil Structures. *Agronomy Journal* 100:748-759.
- Voisin A-S, Guéguen J, Huyghe C, Jeuffroy M-H, Magrini M-B, Meynard J-M, Mougél C, Pellerin S, Pelzer E. (2014) Legumes for feed, food, biomaterials and bioenergy in Europe: a review. *Agronomy for sustainable development* 34:361-380.
- Voisin A-S, Salon C, Munier-Jolain NG, Ney B. (2002) Quantitative effects of soil nitrate, growth potential and phenology on symbiotic nitrogen fixation of pea (*Pisum sativum* L.). *Plant and Soil* 243:31-42.

- Voisin A, Salon C, Jeudy C, Warembourg F. (2003) Symbiotic N₂ fixation activity in relation to C economy of *Pisum sativum* L. as a function of plant phenology. *Journal of Experimental Botany* 54:2733-2744.
- von Fragstein P, Knudsen MT, Gooding MJ, Dibet A, Monti M. (2008) Experiences with intercropping design - a survey about pulse cereal-combinations in Europe. In *Cultivating the future based on science. Volume 1: Organic Crop Production. Proceedings of the Second Scientific Conference of the International Society of Organic Agriculture Research (ISO FAR), held at the 16th IFOAM Organic World Conference* 290-293 Modena, Italy: ISO FAR.
- Walker J, Albury K, Parker P, Edwards J. (2011) Lupin Growth and Development. Industry and Investment New South Wales.
- Wall DA, Friesen GH, Bhati TK. (1991) Wild mustard interference in traditional and semi-leafless field peas. *Canadian Journal of Plant Science* 71:473-480.
- Wall DA, Townley-Smith L. (1996) Wild mustard (*Sinapsis arvensis*) response to field pea (*Pisum sativum*) cultivar and seeding rate. *Canadian Journal of Plant Science* 76:907-914.
- Warembourg FR. (1983) Estimating the true cost of dinitrogen fixation by nodulated plants in undisturbed conditions. *Canadian Journal of Microbiology* 29:930-937.
- Watson PR, Derksen DA, Van Acker RC. (2006) The ability of 29 barley cultivars to compete and withstand competition. *Weed Science* 54:783-792.
- Weiner J. (1990) Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology & Evolution* 5:360-364.
- Weiner J. (2003) Ecology - the science of agriculture in the 21st century. *Journal of Agricultural Science* 141:371-377.
- Weiner J, Griepentrog H-W, Kristensen L. (2001) Suppression of weeds by spring wheat *Triticum aestivum* increases with crop density and spatial uniformity. *Journal of Applied Ecology* 38:784-790.
- Weiner J, Wright DB, Castro S. (1997) Symmetry of below-ground competition between *Kochia scoparia* individuals. *Oikos*:85-91.
- Welch BL. (1947) The generalization on 'Student's' problem when several different population variances are involved. *Biometrika* 34:28-35.
- Wezel A. (2017) *Agroecological Practices for Sustainable Agriculture: Principles, Applications, and Making the Transition*. World Scientific.
- Wezel A, Casagrande M, Celette F, Vian J-F, Ferrer A, Peigné J. (2014) Agroecological practices for sustainable agriculture. A review. *Agronomy for sustainable development* 34:1-20.
- Willenborg CJ, Rosnagel BG, Shirtliffe SJ. (2005) Oat caryopsis size and genotype effects on wild oat-oat competition. *Crop Science* 45:1410-1416.
- Willey R. (1979) Intercropping - its importance and research needs: Part 1. Competition and yield advantages. In *Field Crop Abstracts*, Vol. 32, 1-10.
- Willey R, Osiru D. (1972) Studies on mixtures of maize and beans (*Phaseolus vulgaris*) with particular reference to plant population. *The Journal of Agricultural Science* 79:517-529.
- Wilson JB. (1988) Shoot Competition and Root Competition. *Journal of Applied Ecology* 25:279-296.
- Wolfe M, Baresel J, Desclaux D, Goldringer I, Hoard S, Kovacs G, Löschenberger F, Miedaner T, Østergård H, Van Bueren EL. (2008) Developments in breeding cereals for organic agriculture. *Euphytica* 163:323.
- Wood SA, Karp DS, DeClerck F, Kremen C, Naeem S, Palm CA. (2015) Functional traits in agriculture: agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution* 30:531-539.
- Worthington M, Reberg-Horton C. (2013) Breeding cereal crops for enhanced weed suppression: optimizing allelopathy and competitive ability. *Journal of Chemical Ecology* 39:213-231.
- Xie Q, Mayes S, Sparkes DL. (2016) Preanthesis biomass accumulation of plant and plant organs defines yield components in wheat. *European Journal of Agronomy* 81:15-26.
- Yunusa I. (1989) Effects of planting density and plant arrangement pattern on growth and yields of maize (*Zea mays* L.) and soya bean (*Glycine max* (L.) Merr.) grown in mixtures. *The Journal of Agricultural Science* 112:1-8.
- Zander P, Amjath-Babu TS, Preissel S, Reckling M, Bues A, Schläfke N, Kuhlman T, Bachinger J, Uthes S, Stoddard F, Murphy-Bokern D, Watson C. (2016) Grain legume decline and potential recovery in European agriculture: a review. *Agronomy for sustainable development* 36:1-20.
- Zang H, Yang X, Feng X, Qian X, Hu Y, Ren C, Zeng Z. (2015) Rhizodeposition of Nitrogen and Carbon by mungbean (*Vigna radiata* L.) and its contribution to intercropped oats (*Avena nuda* L.). *PloS one* 10:e0121132.

- Zhang S, Lamb EG. (2012) Plant competitive ability and the transitivity of competitive hierarchies change with plant age. *Plant Ecology* 213:15-23.
- Zhu J, Werf W, Vos J, Anten N, Putten P, Evers J. (2016) High productivity of wheat intercropped with maize is associated with plant architectural responses. *Annals of Applied Biology* 168:357-372.

ENGAGEMENT DE NON PLAGIAT

Je, soussigné
déclare être pleinement conscient(e) que le plagiat de documents ou d'une
partie d'un document publiée sur toutes formes de support, y compris l'internet,
constitue une violation des droits d'auteur ainsi qu'une fraude caractérisée.
En conséquence, je m'engage à citer toutes les sources que j'ai utilisées
pour écrire ce rapport ou mémoire.

signé par l'étudiant(e) le

25/10/17



**Cet engagement de non plagiat doit être signé et joint
à tous les rapports, dossiers, mémoires.**

Présidence de l'université
40 rue de rennes – BP 73532
49035 Angers cedex
Tél. 02 41 96 23 23 | Fax 02 41 96 23 00

Thèse de Doctorat

Nicolas CARTON

Interactions induites par l'association du lupin avec une céréale, effets sur les adventices et conséquences sur la productivité

Interactions resulting from additive intercropping of lupin with a cereal: effects on weeds and productivity

Résumé

Les protéagineux pourraient contribuer à réduire le déficit en protéines de l'Europe mais ils sont peu cultivés. L'association à une céréale permettrait de contourner leur variabilité de rendement et leur faible compétitivité vis-à-vis des adventices. Cette stratégie serait particulièrement pertinente pour le lupin blanc d'hiver, qui présente un fort potentiel de production de protéines mais un fort risque d'enherbement. Ce travail de thèse étudie en dynamique les interactions entre lupin, céréale et adventices afin de mettre en évidence les traits des espèces permettant d'accroître leur complémentarité et la compétitivité vis-à-vis des adventices tout en sécurisant la productivité.

L'étude d'un réseau de parcelles démontre que l'ajout de triticale permet d'augmenter la compétitivité vis-à-vis des adventices par rapport au lupin pur, d'obtenir un rendement supérieur et plus stable et de maintenir la production de protéines. Un essai en microparcelles démontre le rôle majeur de la capture précoce d'azote (N) de la céréale pour accroître la compétitivité vis-à-vis des adventices. Nous montrons que les rapports de compétition varient au cours du cycle et en fonction des espèces ou variétés ainsi que des conditions climatiques et influencent ainsi l'élaboration du rendement. De forts contrastes entre lupin et céréale pour des traits liés à l'acquisition précoce d'N sont décrits ainsi que leurs conséquences sur la mise en place de la complémentarité. Ce travail met en évidence que le choix d'espèces et de variétés aux traits complémentaires permet d'orienter les interactions entre lupin, céréale et adventices et ouvre des perspectives pour l'optimisation des performances.

Mots clés : cultures associées, complémentarité, compétitivité, azote, adventices, lupin, céréales, phase précoce

Abstract

Pea, faba bean and lupin could help to reduce the European protein deficit but they are not widely grown. Intercropping with a cereal can be seen as a way to circumvent their high yield variability and their low competitive ability against weeds. This strategy could be particularly relevant for winter white lupin, a crop that can produce high amounts of proteins but that is prone to high weed infestations. This doctoral thesis studies the dynamic interactions between lupin, cereal and weeds to highlight species traits that allow increasing their complementarity and their competitive ability against weeds while securing productivity.

Results of a multisite study in agricultural fields demonstrate that adding triticale in lupin allows increasing competitive ability against weeds as well as yield and yield stability compared with sole-cropped lupin while maintaining protein production. A plot experiment highlights the key role of cereal early Nitrogen (N) uptake in the increase of competitive ability against weeds. Analysis of resource sharing shows that competitive relationships vary throughout the cropping cycle, depend on species or cultivars as well as climatic conditions and that they influence yield formation. Strong contrasts between lupin and a cereal for traits related to early soil N uptake and their consequences on complementarity are highlighted by the results of rhizotron experiments.

This work emphasizes the role of species and cultivar choice to manage interactions between lupin, cereal and weeds and opens perspectives for the optimization of intercrop performances.

Keywords: intercropping, complementarity, competitive ability, Nitrogen, weeds, lupin, cereals, early growth phase