



**HAL**  
open science

# Etude du fonctionnement d'associations entre le bananier et une couverture vivante ; évaluation des potentialités et stratégies d'utilisation de plantes de service pour contrôler les adventices

Raphaël Achard

► **To cite this version:**

Raphaël Achard. Etude du fonctionnement d'associations entre le bananier et une couverture vivante ; évaluation des potentialités et stratégies d'utilisation de plantes de service pour contrôler les adventices. Sciences agricoles. Université Paris Saclay (COMUE), 2016. Français. NNT : 2016SACLA036 . tel-02197674

**HAL Id: tel-02197674**

**<https://theses.hal.science/tel-02197674>**

Submitted on 30 Jul 2019

**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.

NNT : 2016SACLA036



Thèse de doctorat  
de  
L'Université Paris-Saclay  
préparée à AgroParisTech

Ecole Doctorale n° 581  
ABIES | Agriculture, alimentation, biologie, environnement et santé  
Spécialité : Agro-écologie

Par

**Raphaël ACHARD**

Etude du fonctionnement d'associations entre le bananier et une  
couverture vivante ; évaluation des potentialités et stratégies d'utilisation  
de plantes de service pour contrôler les adventices.

Directeur de thèse : Jean ROGER-ESTRADE ; UMR Agronomie INRA / AgroParisTech

**Thèse présentée et soutenue à « CIRAD Neufchateau, Sainte Marie, Guadeloupe »,  
le « 02/12/2016 » :**

**Composition du Jury :**

M. Ozier-Lafontaine Harry:	Directeur de recherche Inra,	Rapporteur
M. Caneill Jacques:	Professeur Agrosup Dijon,	Rapporteur
M. Ba Amadou:	Professeur, Université des Antilles,	Président
Mme Jullien Alexandra:	Maître de Conférences AgroParisTech,	Examinatrice
M. Dural David:	Ingénieur agronome, Institut Technique Tropical,	Examineur
M. Roger-Estrade Jean:	Professeur AgroParistech,	Directeur de thèse



**Remerciements :**

En premier lieu je voudrais témoigner ma reconnaissance à ma famille et mes amis, que j'ai un peu délaissé, mais qui m'ont soutenu pendant tout ce temps.

Je remercie tout particulièrement Jean Roger Estrade d'avoir bien voulu diriger cette thèse. Je souhaite le remercier de sa réflexion, de son esprit de synthèse, de sa patience et de toute l'énergie qu'il y a consacré. Tous ces moments resteront pour moi riche en enseignement professionnel et personnel.

Cette thèse a également été portée par Jean Michel Risède et les collègues de l'unité qui l'on alimenté, plus particulièrement Philippe Tixier, Gaele Damour, Marc Dorel, Elisabeth Rosalie...

Je remercie aussi l'équipe Agroécologie de Dijon, en particulier Nicolas Munier Jolain et Nathalie Colbach avec qui j'ai collaboré.

Je souhaite tout particulièrement remercier ceux qui ont alimenté cette thèse par leur travail, c'est-à-dire l'équipe des techniciens de l'unité en Martinique, mais aussi beaucoup de stagiaires, VSC et contractuels qui y ont aussi contribué par leur réflexion.

Je remercie aussi l'équipe de direction et de gestion du CAEC, qui ont, autant que possible, essayé de me laisser du temps à consacrer à mes activités de thèse.

Il en est de même pour mes collègues de l'IT2 et des producteurs, qui s'inquiétaient parfois de savoir si j'étais encore là... leurs réflexions et leur patience auront aussi contribué à ce travail.

.

## Table des matières

Introduction générale.....	6
1) Objectifs de la thèse .....	14
2) Présentation de la démarche.....	15
Chapitre 1 : Analyse des interactions entre le bananier et sa couverture vivante pour deux espèces ( <i>Brachiaria decumbens</i> et <i>Cynodon dactylon</i> ).....	18
Introduction .....	19
Abstract.....	20
Introduction .....	21
Materials and methods.....	23
Results.....	28
Discussion .....	33
Conclusion.....	38
Chapitre 2 : Caractérisation du potentiel de croissance pour une gamme d'espèces candidates ; traits de réponse à l'ombrage .....	40
1. Introduction .....	41
2. Problématique et démarche adoptée. ....	43
3. Matériel et méthodes .....	44
4. Résultats .....	46
4.1. Dynamique de croissance en biomasse.....	46
4.2 Croissance en surface foliaire et LAR des huit espèces évaluées .....	53
4.3 Relation entre vitesse de croissance en biomasse et réponse du LAR.....	59
4.4 Conclusion : typologie des stratégies d'utilisation de la lumière des espèces évaluées .....	60
Chapitre 3 : Proposition d'un modèle de croissance et test du comportement de trois espèces en peuplement monospécifique.....	64
Introduction .....	65
1. Etude expérimentale de la réponse de la RUE à cinq niveaux d'ombrage.....	66
1.1. Matériel et méthodes .....	66
1.2 Résultats. ....	71
1.2.1 Relation entre la hauteur, l'envergure et la biomasse .....	72
1.2.2 Effet de l'ombrage sur le LAR.....	74
1.2.3 Effet de l'ombrage sur l'efficacité photosynthétique.....	75
1.3 Conclusion.....	80
2. Modélisation de la croissance des trois espèces étudiées .....	82
2.1 Représentation de la compétition pour la lumière entre plantes dans un couvert cultivé .....	82

2.2 Choix réalisés pour modéliser le potentiel de croissance de couverts de plantes de services .	83
2.3 Construction du modèle. ....	83
2.3.1 Principe et structure générale du modèle.....	83
2.3.2 Description du modèle.....	84
2.4 Validation du modèle.....	87
2.4.1 Présentation de l'expérimentation.....	87
2.4.2 Résultats .....	89
2.4.3 Discussion des résultats de la comparaison entre croissance observée et simulations du modèle .....	95
Chapitre 4 : Fonctionnement en pleine lumière du couvert associant plantes de service et adventices. ....	100
Introduction .....	101
Objectif .....	102
1. Matériel et méthodes .....	103
1.1 Installation de l'expérimentation. ....	103
1.2. Prélèvements et mesures .....	104
2. Résultats .....	106
2.1. Croissance des trois Pds en couvert monospécifique et en présence des adventices.....	106
2.2. Réponse des adventices à la présence des PDS : niveau de contrôle des adventices.....	110
3. Discussion sur le contrôle des adventices .....	114
Chapitre 5. Etude du fonctionnement du couvert associant Pds et adventices sous bananeraie .....	118
Introduction .....	119
Abstract.....	120
Introduction .....	120
Materials and methods.....	121
Results and discussion .....	123
<i>Cover crop growth, weed biomass response and impact on total nitrogen uptake of the covers</i> .....	123
<i>Impact of the different cover managements on the soil mineral N content.....</i>	125
<i>Banana growth and yield component responses to living covers treatments.....</i>	126
Conclusion.....	128
CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES.....	130
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	137
ANNEXE 1 : Article Ripoche <i>et al.</i> 2012.....	145
ANNEXE 2 : Liste des publications .....	155



## **Introduction générale.**

Les systèmes de culture produisant une banane commercialisée sur le marché international (couramment baptisée « banane export ») sont dominés, à l'échelle mondiale, par un modèle dit intensif incluant la monoculture d'un type de produit (le type Cavendish) et un itinéraire technique caractérisé par un usage important de produits phytosanitaires.

Aux Antilles, ce modèle est, depuis le milieu des années 90, fortement remis en cause en raison d'un fort impact négatif sur l'environnement. Cette remise en cause de la manière de produire les bananes « export » a conduit à une baisse significative de l'emploi des pesticides, comme l'illustre la figure 1 ci-après.

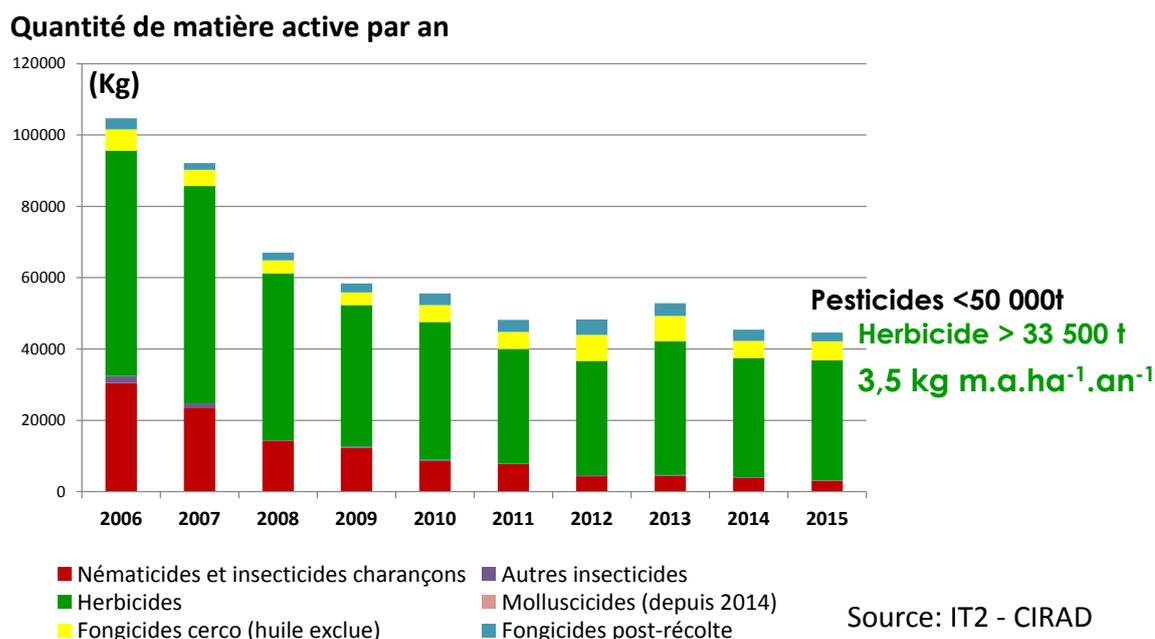


Figure 1. Evolution de l'emploi des pesticides en production bananière aux Antilles françaises

Cette diminution résulte de l'adoption par les producteurs de plusieurs mesures d'ordre technique : réduction des doses de produit, introduction de périodes de jachère (ou de rotation avec la canne à sucre) qui ont permis de maîtriser *Radopholus similis*, le principal nématode ravageur du bananier (Chabrier et Quenehervé, 2002), lutte biologique par piégeage du charançon, principal insecte ennemi de cette culture.

L'emploi de *Brachiaria decumbens* en jachère a constitué une innovation importante dans cette évolution des systèmes de culture aux Antilles. En effet, si l'utilisation de cette plante en jachère vise en premier lieu un assainissement parasitaire, elle permet aussi une replantation de la bananeraie sans travail du sol, son système racinaire créant une porosité importante. De plus, le mulch de résidus a un effet favorable sur les propriétés physique et biologiques du sol (Dorel *et al.*, 2000). Enfin, la présence de ce mulch aide au contrôle des adventices et, même s'il faut utiliser du glyphosate pour détruire le couvert avant plantation de la bananeraie, on désherbe moins après cette conduite de la jachère qu'en conduite conventionnelle (Dorel *et al.*, 2009).

Il est à noter que cette baisse de l'emploi des produits pesticides ne s'est pas traduite par une diminution de la production, qui se maintient, depuis 2009, aux alentours de 185.000 tonnes produites en Martinique (DAAF, 2013), montrant même une augmentation en 2015 par rapport à l'année précédente. Elle n'a pas non plus entraîné d'aggravation notable de la maîtrise des adventices en bananeraie.

Le graphe de la figure 1 montre que les herbicides représentent (quantitativement) la plus grande part des pesticides utilisés. En 2015, on a consommé, en production bananière aux Antilles, environ 3,5 kg de matière active par an et par hectare (IT<sup>2</sup>, Cirad in Hoa *et al.*, 2016). Les effets négatifs sur la qualité de la ressource en eau sont largement confirmés par le suivi des polluants dans les eaux de rivière : en 2013, le glyphosate est détecté dans 5% et l'AMPA, son métabolite, dans pratiquement 20% des prélèvements en Martinique (ODE Martinique, 2013). La production bananière est directement impliquée : sur un bassin versant où elle représente une part importante de l'activité agricole, Mottes (2013) a montré que l'utilisation du glyphosate sur cette culture génère des pics de pollution détectables peu après l'application dans des eaux de la rivière, à son exutoire. En revanche, cet auteur n'a pas détecté, en 2013, les autres matières actives d'herbicides autorisés en bananeraie, le glufosinate d'ammonium et le fluazifop-p-butyl.

Le graphe de la figure 1 montre également que les mesures mises en œuvre, si elles ont eu une efficacité notable jusqu'en 2010, ne se traduisent plus par une baisse de l'emploi des herbicides depuis cette date. Par ailleurs, on peut craindre l'apparition de résistances au glyphosate (Tehranchian P., 2016 ; Nguyen, 2016) sachant que le nombre de matières actives alternatives autorisées sur banane à ce produit très efficace et peu cher, est très réduit.

Pour ces deux raisons, il devient nécessaire de progresser dans la recherche de nouveaux systèmes de culture productifs, économiquement viables, pour lesquels le recours aux herbicides de synthèse est fortement réduit voire nul, en faisant appel à d'autres moyens de contrôle des adventices.

Si l'on considère les voies possibles en culture de banane, trois grands groupes de techniques sont mobilisables :

1. Le mulching consiste à couvrir le sol avec un matériau synthétique (géotextile, plastique) ou des résidus de plantes. L'utilisation de mulchs plastiques est possible en bananeraie, mais l'importante durée de la culture ne permet pas de fournir un contrôle suffisamment durable, ce qui réduit son intérêt par rapport l'emploi de cette technique sur des cultures annuelles. Cela pose également la question du retrait du film en fin de culture. L'emploi de résidus de culture est une solution intéressante (Teasdale *et al.*, 2007 ; Teasdale et Mohler, 2000, Murungu *et al.*, 2011) mais qui souffre du même défaut. Cette option a été utilisée avec succès pour des cultures à cycle court, comme la tomate (Campiglia *et al.*, 2010) ou le maïs (Munrungu *et al.*, 2011). Pour la culture du bananier, cette solution est disponible mais ne permet d'assurer qu'un contrôle temporaire des mauvaises herbes. L'utilisation d'un mulch de *Brachiaria decumbens* après destruction avec un herbicide systémique permet ainsi de réduire le nombre d'applications d'herbicides sur le premier cycle du bananier qui suit, mais ne résout pas la question du contrôle des adventices sur les cycles suivants (Dorel *et al.*, 2009).

2. Les actions mécaniques sur les plantes levées ou sur les graines : plusieurs solutions existent, basées sur l'emploi d'eau bouillante ou sur la destruction des mauvaises herbes par le feu. Leur coût carbone pose problème ainsi que la nécessité d'adopter des équipements spécifiques ; elles sont coûteuses en temps et en main d'œuvre. La fauche est aussi une solution qui est pratiquée par certains producteurs sur les couverts spontanés d'adventices. Enfin le travail du sol est une solution classique, pratiquée durant l'interculture en bananeraie ou en cours de culture, le grand espacement des plantes permettant les interventions mécanisées dans les inter-rangs. Mais elles sont coûteuses en temps de travail et entraînent, en climat tropical humide, un risque élevé de tassement (Dorel *et al.*, 2000). Par ailleurs, le binage risque d'abîmer les racines de bananiers, qui sont fragiles et superficielles (Dorel *et al.*, 2009).

3. La troisième voie consiste à utiliser des plantes, en rotation, en culture intermédiaire ou en association. Il s'agit soit de diversifier la rotation soit d'utiliser des plantes dites de service, le service rendu étant ici celui du contrôle des mauvaises herbes. Ce contrôle est, dans ce cas, assuré en empêchant la germination et la levée des adventices, ou en réduisant leur croissance, ou en diminuant le nombre de graines émises. Trois processus principaux sont mobilisés : la compétition pour les ressources, la formation d'une barrière physique à la germination et à la levée et l'allélopathie. Jachère et mise en place d'une rotation pour rompre la monoculture sont déjà utilisées en bananeraie (*cf. supra*). La solution consistant à mettre en place une plante vivante en couverture (i.e. associée au bananier) est celle que nous étudierons ici.

#### Relations de compétitions entre adventices et les plantes cultivées

La lutte contre les adventices (ou mauvaises herbes), chimique ou non, est généralement déclenché sur le seuil de densité à partir de laquelle une perte de rendement est statistiquement décelable. Elle est le plus souvent raisonnée par des relations empiriques sur leur nuisibilité directe et indirecte pour la culture (Caussanel, 1989) :

- la nuisibilité directe qui est causée par la concurrence que les mauvaises herbes exercent sur une plante cultivée via la compétition pour les ressources (la lumière, de l'eau, les minéraux, mais peut recouvrir d'autres processus comme l'allélopathie), qui est généralement estimée par la perte de rendement (différence de rendement avec un désherbage efficace et celui obtenu sans désherber),

- la nuisibilité indirecte qui les autres effets indésirables des mauvaises herbes sur les capacités ultérieures à produire (augmentation du stock semencier), la gêne qu'elles occasionnent, les effets sanitaire sur la culture (hôtes ou réservoirs de maladies et parasites).

Une gestion intégrée des adventices suppose la mise en œuvre d'une lutte sur l'ensemble des systèmes de culture, qui mobilise en priorité les différentes méthodes culturales de contrôle des adventices comme les rotations ou les associations culturales (Altieri et Liebman, 1988, Liebman et Dyck, 1993).

En complément aux méthodes de lutte chimiques et parallèlement à l'augmentation des travaux sur la résistance des adventices aux herbicides, les évolutions récentes des publications montrent un accroissement des recherches sur les méthodes de gestion non chimique des adventices, ce qui milite pour une vision plus large qu'une simple gestion intégrée de la lutte chimique et la promotion d'une réelle gestion intégrée des adventices (Neil Harker and O'Donovan, 2013).

### Les adventices en bananeraie, méthodes de lutte conventionnelles

Pour la culture du bananier, c'est sur jeune plantation que la croissance des adventices est le plus dommageable car elles exercent alors une forte compétition qui induit des retard de développement ; par la suite de bouquet foliaire du bananier définit une aire ombragée grandissante dans laquelle convient qu'aux espèces adaptées à l'ombrage moins problématiques en terme de concurrence (Champion, 1979). En bananeraie établie, la localisation des résidus de culture dans l'interligne à chaque récolte participe aussi à limiter la croissance des adventices. Le système racinaire du bananier étant superficiel, cette culture est particulièrement sensible à la concurrence des adventices pour l'alimentation hydrique et minérale, qui se traduit par un retard dans le cycle végétatif des bananiers et une baisse du poids moyen des régimes (Lassoudière et Pinon, 1972).

Dans les petites Antilles, du fait de la diversité des situations et des pratiques dans les systèmes de culture bananiers, mais aussi de diversité des milieux cultivés, la flore des bananeraies apparaît beaucoup plus complexe et diversifiée comparativement à celle de la canne à sucre (Fournet, 1993). Pour autant, la flore d'adventice des bananeraies comprend souvent des espèces très largement répandues sous les tropiques : *Cynodon dactylon*, *P. conjugatum*, *Cyperus rotundus*, *Commelina diffusa* (Champion, 1979). Aux Antilles sur les productions exports, la lutte chimique s'est imposée pour des raisons économiques et de disponibilité en main d'œuvre (Champion, 1979). Elle repose sur la combinaison d'herbicide de contact, de pré-émergent, complétés par l'utilisation d'herbicides systémiques comme le glyphosate (Lassoudière et Pinon, 1972, Guillermot, 1975). Actuellement dans les systèmes conventionnels, la lutte contre les adventices en bananeraie consomme entre 3 à 4 kg/ha/an de matière active (Risède et al., 2010).

Le paillage plastique pour contrôler les adventices est aussi utilisé depuis longtemps au Canaries (Garcia, 1968). L'utilisation d'un mulch de résidus végétaux, d'un film polyéthylène ou un désherbage chimique donnent des résultats équivalents (Charpentier et al, 1970).

#### Utilisation des Pds en bananeraie comme méthode alternative de contrôle des adventices

Dans un premier temps, l'utilisation de plantes de services dans les systèmes de culture a été introduite en jachère pour contrôler les nématodes du bananier (Ternisien et Melin, 1989), en particulier *Brachiaria decumbens* qui améliore le contrôle de *R. similis* le principal nématode ravageur du bananier. L'introduction de cette espèce durant la jachère n'induit pas par ailleurs de risque majeur d'effet négatif sur la culture, mais apporte au contraire des services complémentaires à la replantation de la bananeraie. En complément du service d'assainissement, il a été montré que cela accroît la porosité du sol, mais que cela permet aussi, avec une destruction du couvert au glyphosate de fournir un mulch qui contrôle les adventices pendant plusieurs mois, ce qui se traduit par des effets positifs sur la productivité du bananier (Dorel et al., 2009).

L'utilisation de plantes de couverture en association représente aussi dans les systèmes de culture bananiers une voie alternative prometteuse pour la régulation de la croissance des adventices. Des résultats encourageants ont été obtenus avec *Desmodium heterocapon* à St Vincent (Isaac et al., 2007) ou avec *Geophila repens* au Honduras, qui est tolérant à l'ombrage et ne grimpe pas sur le pseudotrunc, cependant son installation est lente et couteuse (Stover et Simmonds, 1987).

### L'utilisation de plantes de service (Pds) en couverture vivante pour contrôler les adventices.

Introduire des plantes de service en association avec une culture a déjà fait l'objet de travaux dans une large gamme de contextes (Mazzoncini *et al.*, 2011; den Hollander *et al.*, 2007b, Carof *et al.*, 2007, Kruidhof *et al.*, 2008, Cellette *et al.*, 2009, Amossé *et al.*, 2013).

En zone tempérée, l'évaluation expérimentale de six plantes de couverture en association avec le blé a montré que l'ajout d'une espèce végétale supplémentaire agissait à la fois *via* le partage de la lumière et *via* le partage des ressources hydriques et minérales. Il en résulte qu'il est difficile d'exercer une compétition sur les adventices en évitant une compétition sur la culture (Carof *et al.*, 2007). De plus, les traits favorables au contrôle des adventices, la vitesse de couverture du sol et l'efficacité de l'interception de la lumière, sont corrélés avec la vitesse de croissance en biomasse et l'accumulation de nutriments au stade jeune, qui exacerbent la compétition avec la culture (den Hollander *et al.*, 2007a). La comparaison de plusieurs espèces de trèfle utilisées comme couverture vivante dans une culture de poireau, a ainsi montré que la hauteur et la vitesse de couverture des plantes de service sont les deux variables expliquant le contrôle des adventices, la hauteur maximum du couvert étant en même temps identifiée comme le facteur principal déterminant la baisse de production de la culture (den Hollander *et al.*, 2007b).

Une approche assistée par modèle pour analyser plus finement la partition de la lumière entre la couverture et la culture et l'effet de la demande en azote qui résulte de la croissance des plantes de la couverture vivante a montré qu'outre l'effet déterminant du choix de l'espèce utilisée, les modalités de conduite du couvert constituaient aussi un levier de gestion pour maximiser le contrôle des adventices et minimiser les effets négatifs (Carof *et al.*, 2007). La position de la date de semis de la plante de couverture par rapport à celle de la culture principale par exemple a une forte influence : un semis tardif limite l'impact de la présence d'une couverture vivante sur le rendement de la culture (Unchino *et al.*, 2009). Une stratégie pour bénéficier des capacités de régulation des plantes de service en début de culture d'hiver est de limiter la concurrence en adoptant des espèces gélines, ce qui interrompt leur développement et transforme leur biomasse en mulch mort (Lorin *et al.*, 2015).

Ainsi, malgré des résultats encourageants en termes de contrôle des adventices par des couvertures vivantes de plantes de service, celles-ci induisent souvent des pertes de rendement de la culture commerciale (Ilnicki et Enache, 1992 ; Teasdale *et al.*, 1993, Hiltbrunner *et al.*, 2007).

Pour les cultures de grande taille, la couverture vivante n'a pas d'effet de compétition vis-à-vis de la culture pour la lumière, le couvert agissant essentiellement au travers des effets de compétition pour les ressources hydriques et minérales. En vigne, un couvert de graminées, pérennes ou annuelles, interagit avec la culture au travers d'une concurrence pour l'azote minéral du sol et pour l'eau (Cellette *et al.*, 2009).

En zone tropicale, l'utilisation des couvertures vivantes est ancienne, en particulier dans les cultures de grande taille.

Sur café, Aguilar *et al.* (2003) a étudié plusieurs stratégies de conduite d'une couverture vivante d'*Arachis pintoi* en combinaison avec des fauches et/ou des applications d'herbicides. Il a montré que l'ombrage croissant imposé par la culture favorisait l'implantation de la Pds au détriment des adventices

et que, correctement conduit, le couvert d'*Arachis pintoï* n'avait pas d'incidence sur la productivité du café.

Clermont-Dauphin *et al.* (2016) ont étudié une couverture de *Pueraria phaseoloides* (une légumineuse) sous hévéa pendant plusieurs années. Cette étude a montré que cette espèce produisait une biomasse de 8t/ha/an et qu'elle fixait activement l'azote atmosphérique grâce à la symbiose microbienne, azote qui bénéficie à la croissance de l'hévéa. Dans un système agroforestier, avec culture de palmiers, il a été observé que la teneur en azote du sol sous un couvert de *Pueraria phaseoloides* était supérieure à celle d'un sol sans couvert (Schroth *et al.*, 2000). Cependant, ce service rendu par un couvert de légumineuse n'est pas systématique et il est souvent difficile de faire bénéficier à la culture l'azote fixé par le couvert (Sierra *et al.*, 2007).

La majorité des espèces mobilisées comme plantes de service sous les tropiques est au départ destinée à être utilisée comme fourrage. Certaines d'entre elles ont été évaluées sous ombrage en vue de leur utilisation en pâturage sous culture pérenne. Les graminées montrent de forts potentiels en pleine lumière mais subissent un effet dépressif de l'ombrage sur leur production de biomasse, à l'exception d'*Axonopus compressus* et de *Paspalum conjugatum*. Les légumineuses ont généralement un potentiel de production de biomasse inférieur à celui des graminées et qui de plus est fortement réduit par l'ombrage. La sensibilité à la diminution d'éclairage est cependant variable entre espèces. Parmi celles qui résistent le mieux, citons *Calopogonium caeruleum*, *Desmodium ovalifolium* et *Pueraria phaseoloides* qui maintiennent 50% de leur potentiel de croissance à 80% d'ombrage (Wong, 1991).

En culture de banane, le contrôle des adventices par une couverture vivante apparaît une voie de régulation prometteuse car:

- Elle repose sur des processus de régulation naturels ;
- C'est une option particulièrement adaptée aux cultures de grande taille car la dissymétrie qu'impose la différence de taille entre la culture et le couvert pour l'interception de la lumière avantage la culture, dès lors que le stade jeune est dépassé ;
- En utilisant des Pds pérennes, cela permet un contrôle efficace sur le long terme.

Une première étude sur l'évaluation de trois légumineuses en couverture vivante sous bananier menée à St Vincent a pu montrer la faisabilité de cette option (Isaak *et al.*, 2007). Depuis, la thématique a fortement été relancée aux Antilles Françaises, et sa faisabilité a été confirmée (Damour *et al.*, 2012). Néanmoins, la majorité des études a pour le moment porté sur une évaluation des potentialités des Pds dans des conditions artificielles (Damour *et al.*, 2016) ou au champ en pleine luminosité (Lesueur *et al.*, 2011 ; Tardy *et al.*, 2015), ce qui reste assez éloigné des conditions réelles de fonctionnement en bananeraie. Une première caractérisation de l'effet de l'ombrage sur la croissance et les capacités d'interception de la lumière des Pds a permis de faire une évaluation assistée par modèle des potentialités de croissance de 11 Pds, hors interactions avec les adventices (Tixier *et al.*, 2010).

Les travaux mentionnés au paragraphe précédent, s'ils suggèrent qu'il est possible d'utiliser un grand nombre d'espèces pour mettre en place une couverture vivante sous bananier, n'ont pas permis de tester au champ, en conditions réelles, l'effet sur les adventices et ses conséquences sur le bananier.

Introduire dans une bananeraie des plantes de service pour la régulation des adventices peut poser des problèmes similaires à ceux que posent les adventices. En effet, on peut s'attendre à ce que les Pds

capables d'assurer un contrôle efficace des adventices aient des capacités de croissance supérieures ou au moins proches de celles des adventices :

- elles peuvent présenter un risque de compétition pour la lumière lorsque le bananier est jeune,
- les Pds ont des besoins nutritionnels qu'il faut satisfaire ; elles peuvent donc entraîner une compétition pour la nutrition minérale proche, voire supérieure, à celle des adventices.

Les différentes utilisations possibles de plantes de service dans les systèmes de culture bananiers doivent donc reposer sur une analyse préalable des services attendus et des différentes stratégies d'insertion dans le système de culture, en fonction des séquences temporelles et des conditions de milieu qui prévalent à ces différentes phases. Damour *et al.* (2015) ont identifié quatre usages possible des plantes de service, définis par les périodes et modalités d'utilisation : (i) utilisation en jachère et destruction avant plantation pour fournir un mulch mort à la replantation des bananiers, (ii) utilisation en jachère et disparition naturelle pendant le cycle de la banane, (iii) utilisation en jachère et maintien en bananeraie, (iv) mise en place de la Pds à la plantation des bananiers puis maintien en association durant toute la culture de la banane.

Entre ces différents cas de figure, les caractéristiques souhaitées de la Pds ne sont pas les mêmes. Ainsi, pour une utilisation à la mise en place de la jachère on privilégie des espèces à fort développement, adaptées à la croissance en pleine lumière, alors qu'une Pds installée à la replantation du bananier doit bien tolérer l'ombrage. Dans la suite de ce travail, nous allons nous intéresser uniquement aux Pds installées en bananeraie juste avant ou en même temps que la plantation des bananiers (le quatrième des types mentionnés ci-dessus).

Dans ce cadre, les caractéristiques attendues d'une Pds pour assurer un contrôle des adventices en bananeraie et minimiser la concurrence vis-à-vis de la culture sont donc *a priori* :

I. Pour le contrôle des adventices :

- 1) une forte capacité d'interception de la lumière ;
- 2) une vitesse de couverture du sol rapide ;
- 3) une bonne persistance (espèce pérenne ou annuelle à cycle long) ;
- 4) une bonne tolérance à l'ombrage,

II. Pour minimiser la concurrence (ou un encombrement problématique pour les interventions en bananeraie) :

- 5) une faible production de biomasse et un faible turnover ;
- 6) une hauteur limitée et une plante non (ou très peu) grimpante ;
- 7) un faible besoin en azote ou une bonne capacité de fixation symbiotique ;

Les critères 1) et 2) sont contradictoires avec le critère 5) et sont aussi probablement négativement corrélés au critère 4), la tolérance à l'ombrage. Il apparaît donc, dès à présent, que le choix d'espèces candidates revient à trouver celles qui assurent le meilleur compromis possible entre les différents traits favorables mentionnés ci-dessus. (Tixier *et al.*, 2010) dans un travail préliminaire à celui de cette thèse auquel j'ai participé, ont montré qu'il était possible de le faire en utilisant un modèle. Ce travail a cependant été mené hors bananeraie, avec pour objectif une présélection des meilleures espèces candidates.

Dans le même esprit, en étudiant expérimentalement une large gamme de Pds candidates, Tardy *et al.* (2015) ont montré des corrélations négatives entre traits. Ces auteurs proposent de répartir les espèces autour de trois pôles correspondant à des combinaisons de traits qui permettent de définir trois stratégies d'acquisition des ressources lumineuses :

- des espèces qui investissent dans les structures de support pour atteindre le haut de la canopée afin d'entrer en compétition avec les autres espèces par ombrage : « shading strategy » ;
- des espèces qui investissent essentiellement dans les feuilles et dans les structures de support en grim pant sur les autres « strong smothering strategy » ;
- des espèces qui ont un port semi-érigé et qui ont une forte capacité à croître horizontalement, « weak smothering strategy ».

Néanmoins, au sein de chaque stratégie, il existe à la fois des espèces fortement compétitrices et des espèces moins compétitrices et donc différentes potentialités de contrôle vis-à-vis des adventices ; les plus compétitrices sont adaptées à une utilisation en jachère, alors qu'en bananeraie les espèces à forte surface foliaire spécifique, faible hauteur mais forte capacité de colonisation horizontale seront privilégiées.

Néanmoins, cette approche est restée descriptive et n'a pu être conduite sur l'ensemble de la démarche depuis la caractérisation des potentialités de croissance des Pds, jusqu'à l'évaluation des performances et des services rendus dans le contexte de la production bananière, en passant par la mise en œuvre du choix en fonction de l'utilisation visée.

## **1) Objectifs de la thèse**

**L'objectif de cette thèse est de proposer une méthode permettant de passer de l'analyse des caractéristiques d'espèces candidates à la sélection de plantes de services adaptées à la régulation des adventices en bananeraie.**

**Nous nous sommes fixés pour but d'étudier le fonctionnement de plantes de service pour :**

- 1. Comprendre les effets réciproques sur la croissance et la production du bananier et de deux espèces utilisées en association ;**
- 2. identifier les traits morphologiques déterminant le contrôle des adventices par la couverture vivante et modéliser le fonctionnement écophysio logique de quelques espèces candidates, afin de mieux prendre en compte la réponse physiologique à l'ombrage ;**
- 3. évaluer expérimentalement, sans bananier, le comportement de quelques Pds en couvert monospécifique et en présence d'adventices pour mieux apprécier leur efficacité à contrôler les mauvaises herbes ;**
- 4. évaluer la capacité de quelques Pds à contrôler, sous bananier, les adventices et leur impact sur le rendement de la culture dans des conditions proches de celles de la production de bananes, en mettant l'accent sur le partage des ressources lumière et azote.**

Ce travail portera prioritairement sur le partage des ressources lumière et azote entre les différentes communautés végétales. En effet, aux Antilles Françaises, ces deux facteurs de croissance sont les premiers qui interviennent dans l'élaboration du rendement du bananier : l'eau n'est facteur limitant que dans les parties les plus basses de la zone de production et l'irrigation permet de couvrir les déficits, en général peu marqués. Par ailleurs les sols sont bien pourvus en phosphore et potasse.

Cette approche s'inscrit dans un schéma général des relations entre les trois communautés végétales considérées (culture, plantes de services, adventices) avec la possibilité de subdiviser si nécessaire des communautés végétales, en particulier les adventices, dont la diversité peut être incompatible avec une représentation par une seule communauté. Cette représentation permet aussi de centrer notre analyse sur la fonction d'interception de la lumière, en la connectant au service recherché.

## **2) Présentation de la démarche**

Le choix de notre démarche est motivé par le souci de :

- i) prendre en compte les spécificités d'une utilisation d'une couverture vivante de Pds sous bananeraie ;
- ii) mettre en œuvre une évaluation générique des potentialités d'interception lumineuse des Pds, qui repose autant que possible sur des variables accessibles, en faible nombre, mais qui garde un pouvoir de prédiction suffisant ;
- iii) vérifier que les différences de potentialités des Pds décelées sont bien en relation avec le niveau de service rendu ;
- iv) enfin, pour finaliser la démarche, déboucher sur l'évaluation de nouvelles modalités de conduite des bananeraies en association avec une couverture vivante.

Notre démarche vise en premier lieu à obtenir une meilleure appréciation des interactions entre la culture et une couverture vivante. Nous avons donc d'abord mis en place une expérimentation sur l'association entre le bananier et deux couverts de graminées, différents par leur potentiel de production de biomasse. Ces couverts, entretenus mécaniquement, ont été comparés à une conduite conventionnelle avec désherbage systématique à l'herbicide. Nous avons cherché, à travers cette expérimentation, à étudier d'une part si les différences entre espèces induisent des différences dans les couverts produits et la compétition qui en découle, et d'autre part à évaluer les effets de concurrence par comparaison à la situation sans couverture vivante.

Cette première étude servira à étayer notre raisonnement pour i) définir les propriétés attendues d'un couvert en bananeraie, ii) évaluer l'intensité des effets de compétition que peuvent générer les couverts lors de leur installation et du délai au bout duquel il peut être attendu un fonctionnement plus équilibré où les besoins en croissance du couvert décroissent et où le recyclage par la décomposition de leur litière démarre. **Cette étude fait l'objet du premier chapitre de ce mémoire, sous la forme d'un article accepté par la revue Tropical Agriculture and Development.**

Dans un deuxième temps, nous avons utilisé une approche inspirée de l'écologie des communautés, l'approche « trait fonctionnel ». Elle permet de rendre compte, à l'échelle de l'individu, des réponses des plantes aux conditions de milieu par des variables accessibles, qui peuvent être reliées de façon explicite aussi bien à leur propre fonctionnement qu'aux différentes fonctions et services qu'elles exercent dans l'agrosystème. Dans cette deuxième étape nous avons caractérisé, dans des conditions semi contrôlées, les potentialités d'interception lumineuse et de croissance de plantes isolées, en fonction du niveau de ressource lumineuse. Cela permet de s'affranchir de l'effet de la densité de peuplement, qui est un paramètre pour lequel on ne connaît pas *a priori* la gamme d'utilisation possible et qui est difficile à maîtriser pour des plantes sur lesquelles nous n'avons que peu d'informations préalables.

Deux expérimentations ont été mises en place. La première portait sur la comparaison de huit espèces de légumineuses tropicales avec trois niveaux d'intensité lumineuse ; la deuxième expérimentation, portant sur trois de ces huit espèces avec un niveau plus fin d'analyse de l'effet de l'ombrage (5 niveaux testés). **Les résultats de ces deux expérimentations seront présentés et discutés dans le deuxième chapitre de ce mémoire.**

Dans l'étape suivante, pour synthétiser les relations entre les différents traits et les potentialités d'interception de la lumière et de colonisation du milieu aérien des Pds, nous proposons un modèle qui décrit le fonctionnement d'une plante moyenne en peuplement, pour laquelle les réponses morphologiques et physiologiques seraient représentées à travers un nombre réduit de traits de fonctionnement. **La présentation de ce modèle et sa validation font l'objet du troisième chapitre du mémoire.**

La quatrième étape de la démarche a pour objectif le passage entre évaluation d'une potentialité de croissance et capacité de contrôle des adventices dans des couverts. L'objectif est ici de tester les plantes en couvert avec et sans adventices, pour analyser l'effet de ces dernières sur la croissance des Pds en peuplement. Par ailleurs un témoin avec uniquement un couvert spontané d'adventices permet aussi d'apprécier, par comparaison avec le couvert comprenant les adventices, le niveau de contrôle de ces dernières. Cette expérience a été menée au champ et en pleine lumière. **La présentation des résultats et leur discussion fait l'objet du quatrième chapitre de la thèse.**

Enfin, souhaitant couvrir l'ensemble des changements d'échelle de fonctionnement pour aboutir à l'étape finale d'évaluation de nouvelles modalités d'utilisation des Pds en couverture vivante, nous avons cherché à savoir si le niveau de contrôle des adventices permettait une réelle réduction de la concurrence du couvert, ou si au contraire, les effets de concurrence directs des Pds ne sont pas compensés par la baisse des besoins des adventices liés au niveau de contrôle obtenu. Là encore, une expérimentation a servi de support à notre réflexion. Pour nous situer dans un contexte cultural fréquent, mais surtout dans un contexte capable de révéler les meilleures capacités de contrôle des adventices, nous avons privilégié l'évaluation avec une mise en place sur sol nu, ce qui correspond à la situation d'implantation de couverts en même temps que la replantation des bananiers après travail du sol. **La présentation des résultats et leur discussion fait l'objet du cinquième chapitre de la thèse.**



**Chapitre 1 : Analyse des interactions entre le bananier et sa  
couverture vivante pour deux espèces (*Brachiaria decumbens* et  
*Cynodon dactylon*).**

## Introduction

Pour la conduite des couverts en bananeraie, la solution la plus simple est le fauchage. Parmi les couverts envisageables, les graminées sont très adaptées au fauchage et présentent l'avantage d'une bonne compatibilité avec la circulation dans les parcelles.

Pour évaluer l'effet d'une couverture vivante, nous avons voulu comparer un couvert de graminée fauchée à une conduite conventionnelle de contrôle chimique systématique. Pour disposer d'informations sur l'effet des caractéristiques intrinsèques du couvert, nous avons souhaité inclure deux couverts ayant des caractéristiques contrastées. Etant donné qu'un couvert produisant une trop forte biomasse peut induire une forte tension sur les ressources minérales disponibles dans l'agrosystème, ce qui risque d'exercer une concurrence pour la nutrition avec le bananier, nous avons choisi d'évaluer deux couverts qui se différencient sur ce critère.

Parmi les espèces envisageables, *Brachiaria decumbens* (Bra), une graminée fourragère largement utilisée en zone tropicale et souvent retenue pour les jachères en bananeraie, présente l'avantage d'une installation simple et rapide. Elle peut donc constituer une bonne candidate pour un couvert fauché en bananeraie. En contrepartie la hauteur du couvert et la forte biomasse de cette espèce sont des caractéristiques défavorables. Elle est par ailleurs peu tolérante à l'ombrage (Wong, 1991). A l'opposé si l'on veut choisir une espèce de graminée rustique et tolérante à l'ombrage, il est envisageable d'utiliser *Cynodon dactylon* (Cyn), une espèce de la flore martiniquaise couramment sélectionnée par une conduite de bananeraie en enherbement spontané fauché. De plus elle a un port rampant, une production de biomasse modérée et elle est très tolérante à l'ombrage (Wong, 1991).

Ces deux espèces sont apparues comme suffisamment contrastées pour constituer deux couvertures pérennes qui puissent révéler différents niveaux d'interaction avec la culture du bananier dans une conduite en couverture vivante fauchée. Pour ce faire, nous avons comparé une bananeraie conduite en double rang (conduite majoritaire aux Antilles), dans laquelle ces deux couverts de graminées ont été implantés deux mois avant la plantation des bananiers à une parcelle maintenue dans un premier temps en couvert spontané, détruit à l'herbicide avant plantation. Pour que les conduites soient aussi comparables que possible, les deux couverts de graminées ont été fauchés en même temps que les applications d'herbicide sur le témoin, une bananeraie menée en conduite conventionnelle.

L'objectif étant d'évaluer les interactions entre le couvert et les bananiers, le suivi a ensuite concerné les quantités de biomasses produites par les couverts et la réponse de la culture sur une durée de deux cycles. En complément de la croissance et des composantes du rendement, le suivi a en particulier été centré sur l'évaluation la détection de déficiences sur la nutrition azotée qui pourrait résulter des effets de compétition des couverts de graminées.

Cette expérimentation a par ailleurs donné lieu à une interprétation de la réponse du bananier par simulation du bilan azoté de la bananeraie en se référant à une expérimentation sur l'effet du niveau de fertilisation azotée sur le rendement du bananier (Ripoche *et al.*, 2012).

## **Intercropping a grass crop in a banana crop in Martinique (French West Indies): impacts on growth and yield.**

*Article soumis à « Tropical Agriculture and Development » le 16.03.2016, accepté avec révisions majeures. La version qui suit est celle qui a été resoumise (le 21.07.2016) à la revue après prise en compte de toutes les remarques des relecteurs.*

### **Authors:**

Raphaël ACHARD<sup>1 \*</sup>, Philippe TIXIER<sup>1,2</sup>, Marc DOREL<sup>3</sup>, Jean ROGER ESTRADE<sup>4</sup>.

### **Affiliated Institution :**

<sup>1</sup> CIRAD, Ecological Functioning and Sustainable Management of Banana and Pineapple Cropping Systems, CAEC-BP214, 97285 Le Lamentin Cedex 2, Martinique, France

<sup>2</sup> CATIE, Departamento de Agricultura y Agroforesteria, 7170, Cartago, Turrialba 30501, Costa Rica

<sup>3</sup> CIRAD, Ecological Functioning and Sustainable Management of Banana and Pineapple Cropping Systems, Neufchâteau - 97130 Capesterre, Guadeloupe, France

<sup>4</sup> AgroParisTech, UMR211 Agronomie, F-78850 Thiverval-Grignon, France

\* raphael.achard@cirad.fr

### **Abstract**

Intercropping the banana crop with a grass cover controlled by mowing constitutes a possible alternative to chemical weed control. In a field experiment, we studied the impact on the banana (*Musa sp.*, cv Cavendish) growth and yield of two grass covers, *Cynodon dactylon* (Cyn) and *Brachiaria decumbens* (Bra), managed by mowing every two months, in comparison to conventional weed chemical control

(CT). The experiment was conducted during two banana cycles. Two months after banana plantation, Bra produced more biomass than Cyn (0.94 kg DM.m<sup>-2</sup> vs 0.53 kg DM.m<sup>-2</sup>); afterwards both biomass productions became equivalent (0.24 kg DM.m<sup>-2</sup>) when the banana plants shaded the grass. Results showed that these cover crops have impeded the banana growth and development during the first cycle, delaying the flowering date. Cyn cover has reduced the number of fruits per bunch in comparison to the control. During the second cycle, both cover crops had only a weak impact on the growth and the development of the banana plants and no influence on the crop productivity. Banana crop response during these two cycles was interpreted as a result of contrasted growth and nutrient requirement of the covers during each cycle: i) an important production of biomass and nutrient demand of the two cover crops during the first cycle, ii) a lower biomass production of the both covers crops because of the shading by the banana plants and a better nutrient supply from mowed residues decomposition.

**Keywords** banana; weed management; cover crop; *Cynodon dactylon*; *Brachiaria decumbens*; competition for nutrients.

## **Introduction**

In conventional banana cropping systems in the French West Indies, herbicides represent an important contributor to total pesticide consumption, with an average use of 3-4 kg.ha<sup>-1</sup>/yr<sup>-1</sup> (Risede *et al.*, 2010). Several solutions exist to replace chemical weed control in banana cropping systems. Among them intercropping bananas with permanent living cover crop could be an efficient strategy to obtain a long term weed control. However, the main problem faced when integrating a cover crop is the competition with the main crop for resource acquisition of light, water and nutrients. To be suitable, a cover crop species intercropped in the purpose of weed management should ideally combine sufficient weed suppression with minimal competition pressure on the crop. The choice of a cover crop species satisfying these criteria is touchy. For instance, den Hollander *et al.* (2007) has shown that for of 8 species of *Trifolium spp*, evaluated as candidate cover crops, the traits favorable for weed control (i.e. quickness

of soil cover and light interception) were correlated with early biomass growth and nutrient accumulation favouring the competition with the crop. In a wheat undersown with a grass living cover, the competition between the crop and the service plant, is explained firstly by light partitioning between the crop and the cover crop in the mixed canopy layer, and secondly by the cover crop nitrogen demand (Carof *et al.*, 2007).

In the case of tall perennial crops (e.g. in orchards, banana or coffee plantations), the choice of a living cover is less problematic, because the main crop does not suffer from light competition due to the living cover. In tropical citrus orchards, sown cover crops or spontaneous covers regularly mowed are used to reduce herbicide use (Lebellec *et al.*, 2012). In vineyard, despite a complementarity between the root distribution of the grass cover and the crop, it has been established that grass living covers compete with the crop for mineral nitrogen resource of the soil and decreased its vegetative vigor (Celette *et al.*, 2009).

In coffee plantations, the legume cover crop *Arachis pintoii*, experimented in combination with selective slashing of the weeds, provided adequate weed control while there were no overall differences in crop yield (Aguilar *et al.*, 2003). In banana plantations, several grass species have shown to be promising perennial living cover crop with a good covering ability (Lesueur Jannoyer, 2011). In these conditions, the tolerance to shading of the cover crop becomes the main driver of the selection of a plant species as a good candidate to become a cover crop in banana plantations. For instance, Fongod *et al.* (2010) assessed a living cover crop, *Nelsonia canescens*, a shading tolerant species selected from the local weed flora, and demonstrated its efficiency for weed control in banana plantations. Furthermore, this author showed that banana yield was not impeded by the presence of the cover crop. Lastly, a living mulch of *Desmodium heterocapon*, a high shading tolerant legume, appeared to be also an interesting cover crop for weed control in banana plantations at St Vincent (Isaac *et al.*, 2007).

Select a cover crop to provide a weed control in banana plantations consists in finding the species offering the best trade-off between the following services: i) tolerance to shading, to survive as

understorey cover crop in banana plantations, ii) efficient weed control and iii) minimal competition for nutrient with the banana crop. Therefore, the suitable species are located between two opposite plant types: on one side, highly shading tolerant species with limited growth, and in another side, species less tolerant to shading, compensated by a higher growth potential (Tixier *et al.*, 2011).

In this study, we had the objective to evaluate the practical value of two cover crops species, used by local planters, exhibiting contrasted shading tolerance levels and different potential growth characteristics. We have chosen to evaluate the impact of those two perennial grass species *Brachiaria decumbens* (Bra) with a high growth potential but sensitive to shading and *Cynodon dactylon* (Cyn) a shading tolerant species with a lower growth potential (Wong, 1991; Tixier *et al.*, 2011).

We evaluated the impact of these two grass cover crops, managed by mowing, on the growth and yield of a banana crop. Possible consequences for management strategies to minimize the competition between the cover and the crop are discussed.

## **Materials and methods**

### *Experimental site*

The study was carried out in Martinique on an experimental plot in the CIRAD experimental station of Rivière Lézarde (Altitude : 50m, Latitude: 14.4 N, Longitude: 61.5 W), in one of the major banana production areas of the island. The experiment took place between April 2008 and December 2009. The climatic conditions corresponded to a humid tropical climate with a mean annual rainfall of 2400 mm and a mean annual temperature of 26°C for the St Joseph village, with an annual rainfall of 2379 and 2387 mm and an annual mean temperature of 26.1 and 26.3 °C for respectively 2008 and 2009 (Meteo France). The soil of the experimental plot, derived from volcanic substrate, is classified as a nitisol (FAO soil classification), with a texture composition of 65% of clay, 13% of silt, 17% of sand and 5% of gravels. The average pH is 5.8, cationic exchangeable capacity is 16 cmol eq.kg<sup>-1</sup> with ammonium acetate method

(Van Reeuwijk, 2002). The cationic content was 2.2 cmol eq.kg<sup>-1</sup>K, 5.9 cmol eq.kg<sup>-1</sup>Ca, 2.2 cmol eq.kg<sup>-1</sup>Mg. The soil content 1.65% of total C, with a 11.7 C/N ratio, and 22 mg.kg<sup>-1</sup> content of available P, with Olsen method (Saggar *et al.*, 1999).

#### *Weeds, cover crop and crop management, experimental design*

In this experiment, the banana was intercropped with *Cynodon dactylon* (Cyn plot), a short grass cover, or *Brachiaria decumbens* (Bra plot) a highly productive grass cover, in comparison with a bare soil management, with systematic chemical weed control (CT plot) in the banana plantation. After a 3-month fallow period following the destruction and burial of the previous banana crop, the soil was tilled with a heavy spading machine at 30cm depth. Experimental design consisted in elementary plots of 200m<sup>2</sup> where experimental treatment was applied, repeated with a random distribution in six complete blocks. The *Cynodon dactylon* and *Brachiaria decumbens* covers were sown at 8 kg ha<sup>-1</sup> and 12 kg ha<sup>-1</sup> respectively, 2.5 month before banana planting. These plots have been mowed with a roller mower, a week before the planting of banana plantlets. In the CT plots, the spontaneous cover developed between tillage and planting was destroyed spraying glyphosate at 0.9 kg ha<sup>-1</sup> just before banana planting.

Banana plantlets were grown with a double-row planting pattern with 1.7 m spacing between plants on the line, 1.4 m and 4.6 m spacing respectively for the small and the large inter-row, for a resulting density of 1960 plants ha<sup>-1</sup> (Fig. 1). Each experimental plot included 40 banana plants with a central double row and a half double row on each border. In the control (CT), the banana was cultivated in a conventional way, weed being controlled solely through systematic herbicide application (see details in Table 1). Mowing on treatments Cyn and Bra were done simultaneously to herbicide application in the CT plots. Mowing was performed in the large inter row by a rotary mower pulled with a small tractor. The small inter-row was mowed with brush cutters during the first crop cycle. Afterwards, as the small inter row was covered by banana leaves regularly cut, no specific operation was required to control weeds.

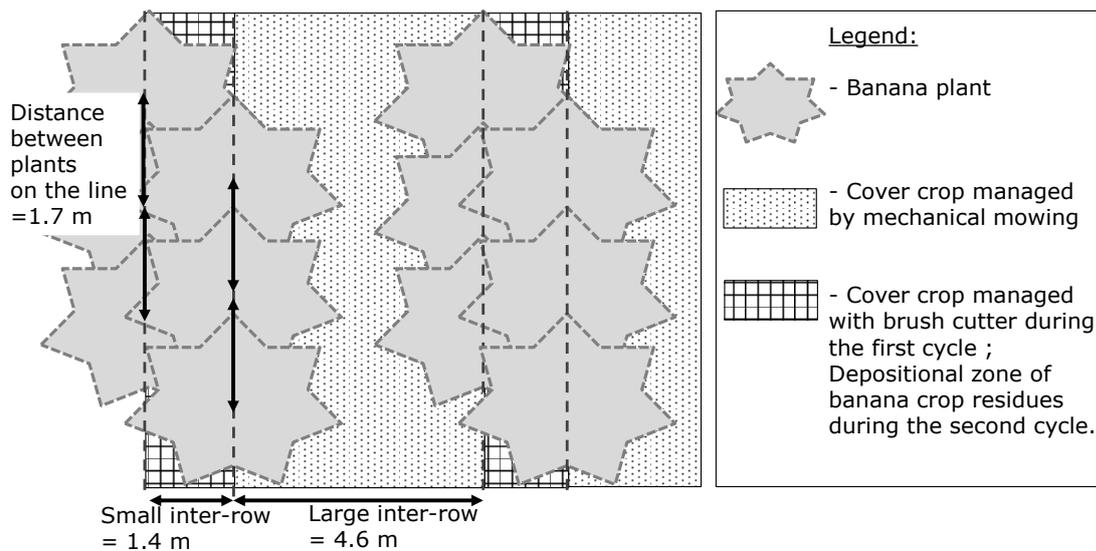


Fig. 1. Spatial organization of the banana and cover crops management.

Table 1. Crop management after banana planting

		Cycle 1	Cycle 2
All treatments	di-ammonium phosphate amount per plant	0.05 kg at planting.	
	Potassium Chloride amount per plant	0.3 kg 16 weeks after planting.	
	Compound fertilizer NPK 14-4-28 amount per plant	0.125 kg at 1 and 2 months after planting. then 0.100 kg once a month until flowering date.	0.100 kg once a month
	Water supply	Irrigation in complement of rainfall insuring 200 mm per month.	
	Residue management	Mechanical destruction of the banana plants after harvest. Residues located in the small inter row.	
Control (CT) treatment	Weed management	Glyphosate 1 week before plantation. Paraquat (600 g.ha <sup>-1</sup> ) 9 weeks after planting. Glyphosate (900 g.ha <sup>-1</sup> ) 16 and 25 weeks after plantation.	Glyphosate (900 g.ha <sup>-1</sup> ) 36, 54 and 62 weeks after planting.
Bra and Cyn Treatments (Bra: <i>Brachiaria decumbens</i> , Cyn: <i>Cynodon dactylon</i> )	Cover management	Mowing 1 week prior to planting Mowing of the large inter-row and cutting of the small inter-row with brush cutter 9, 16 and 25 weeks after planting	Mowing of the large inter-row 36, 54 and 62 weeks after planting

Banana plants were fertilized by hand application at the foot of each plant on a 0.6 meter radius disc, the same amount of fertilizer being supplied to the control and the treatments plots. Fertilizer applications (Table 1) resulted in a total of 250 kg N ha<sup>-1</sup>, 110 Kg P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> ha<sup>-1</sup> and 820 kg K<sub>2</sub>O ha<sup>-1</sup> for the first cycle, and 240 kg N ha<sup>-1</sup>, 110 kg P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>.ha<sup>-1</sup> and 450 kg K<sub>2</sub>O ha<sup>-1</sup> for the second cycle. Concerning nitrogen, the fertilization program was based on a crop nitrogen uptake of 270 and 390 kg N ha<sup>-1</sup> for respectively the first and the second banana cycle, for target yields of respectively 35 and 50 t ha<sup>-1</sup> (Lahav, 1995). Nitrogen dressing was calculated assuming that mineralization provides, on this nitisol, 5 kg N ha<sup>-1</sup> week<sup>-1</sup> (Dorel *et al.*, 2008) and decomposition of banana crop residues from the first cycle provides 60% of their nutrient content to the banana plants during the second cycle; 30% of the total amount of N supplied to the banana crop is lost by leaching (Raphael *et al.*, 2012). We proceeded to a 25 % increase of the calculated amount of nitrogen provided during the first cycle to face the cover crop demand during its establishment.

During the dry season, irrigation complemented the rainfall so that the banana monthly 200 mm water demand was satisfied.

#### *Cover crop biomass*

On Cyn and Bra grass cover treatments, biomass of the entire aerial parts of the plants was measured on each plot, using two samples of 0.0625m<sup>2</sup> (0.25m x 0.25m), one week before planting bananas and before mowing 9, 16, 35, 54 weeks after planting (WAP). Aliquots of these plant samples were oven dried at 60 °C during 48 h and weighed. N content was determined at 9 and 54 WAP by dry combustion with a CNS autoanalyzer (Sweeney, 1989).

#### *Temperature monitoring*

The air temperature has been recorded with Tinytag Data Loggers under a radiation shield with 10 min time step at 10 cm above ground level for the three cover treatments to evaluate the impact of cover

crops on temperature. This was replicated on three blocs between the 15th and the 24th week after planting of the banana crop.

#### *Banana growth and development observations,*

Measurement of height and basal girth of banana pseudostem, leaves emission were performed on the 18 banana plants localized at the center of each plot, once every month between planting (or harvest of the preceding cycle) and flower emergence for each of the two production cycles. At each date, chlorophyll content of the next to last unfolded leaf was measured with a light transmittance chlorophyll meter (SPAD-502, Minolta) on the left lamina and averaged along 10 points of this leaf.

At the flower emergence stage, for each banana plant we measured the height and the girth at 1m of pseudostem. To estimate the yield, the total number of fruits per bunch minus the fruits located on the two last hands (because they are not commercialized) was measured. At flower emergence, pseudostem height, basal girth and number of functional leaves of the ratooning sucker were also recorded.

#### *Statistical analysis and interpretation*

A one way ANOVA was carried out on biomass growth of cover crops, banana growth and development at each observation date on the average value of each plot, considering experimental treatment and block effects (GLM package of Minitab software). These variable could be considered as independent and the differences were tested using Dunnett's t-test at 95% confident interval.

Temperature at cover level was analyzed ANOVA with treatments as factor, and date as random factor (GLM package of Minitab software), and average comparison between treatments have been performed using Tukey's test at 95% confidence interval.

## Results

### *Biomass production and N content of the grass cover crops*

Nine weeks after sowing, a week before planting the banana plants, biomass of Bra was 1kg DM m<sup>-2</sup> and Cyn 0.5 kg DM m<sup>-2</sup>. Bra produced significantly ( $p < 0.05$ ) higher biomass than Cyn and the spontaneous cover that developed on the control plots before planting (Fig. 2). 9 weeks after planting (WAP), after the first and the second mowing, Bra produced again significantly more biomass than Cyn, and the biomass production was equivalent to that reached prior to planting. At 9 WAP, nitrogen content of the above ground part was 1.6% N for Bra, and 1.4% for Cyn, what represented an uptake of 15.2 gN m<sup>-2</sup> and 7 gN m<sup>-2</sup> for Bra and Cyn respectively.

At the beginning of the second cycle at 35 WAP, cover crop biomass production dropped at 0.25 kg m<sup>-2</sup>, and no significant differences were observed between the two species. At 54 WAP, the dry matter of both Bra and Cyn was close to 0.2 kg m<sup>-2</sup>. At this time, both cover presented a low nutrient uptake corresponding to 2.9 g N m<sup>-2</sup>.

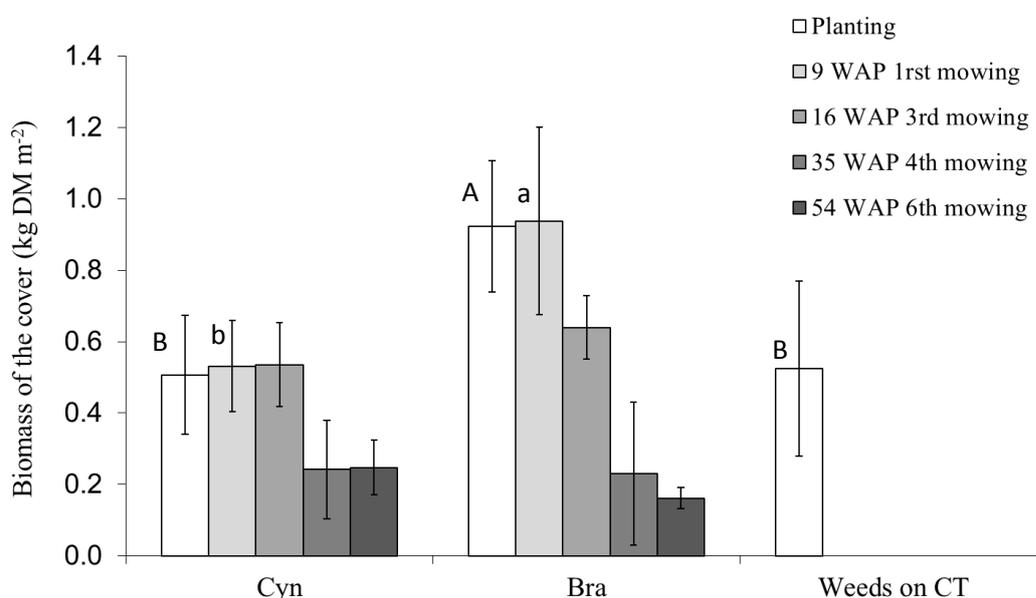


Fig. 2. Biomass of the covers before planting and mowing.

CT: Control plot with weeds before planting, bare soil after planting, Cyn: Cover with *Cynodon dactylon* plot, Bra: Cover with *Brachiaria decumbens* plot. Mean values with different letters in a column are statistically significant at  $p = 0.05$ , vertical bars represent the standard deviation ( $n=6$ ).

### Impact of the cover crops on temperature

Statistical analysis demonstrated that the cover treatments have significantly affected the temperature (Table 2), with, in comparison to CT, a reduction on Bra and Cyn of 0.28 and 0.10 °C respectively.

Table 2. Statistical interpretation of temperature at the cover level

Cover treatments	Average daily temperature at 10 cm above ground level (°C)
CT	27.21 A
Cyn	27.10 B
Bra	26.96 C

Statistical effect of factors	HS (P<0.001)
Treatments	

Mean values with different letters in a column are statistically significant at  $p = 0.05$ , CT: Control plot, Cyn: Cover with *Cynodon dactylon* plot, Bra: Cover with *Brachiaria decumbens* plot.

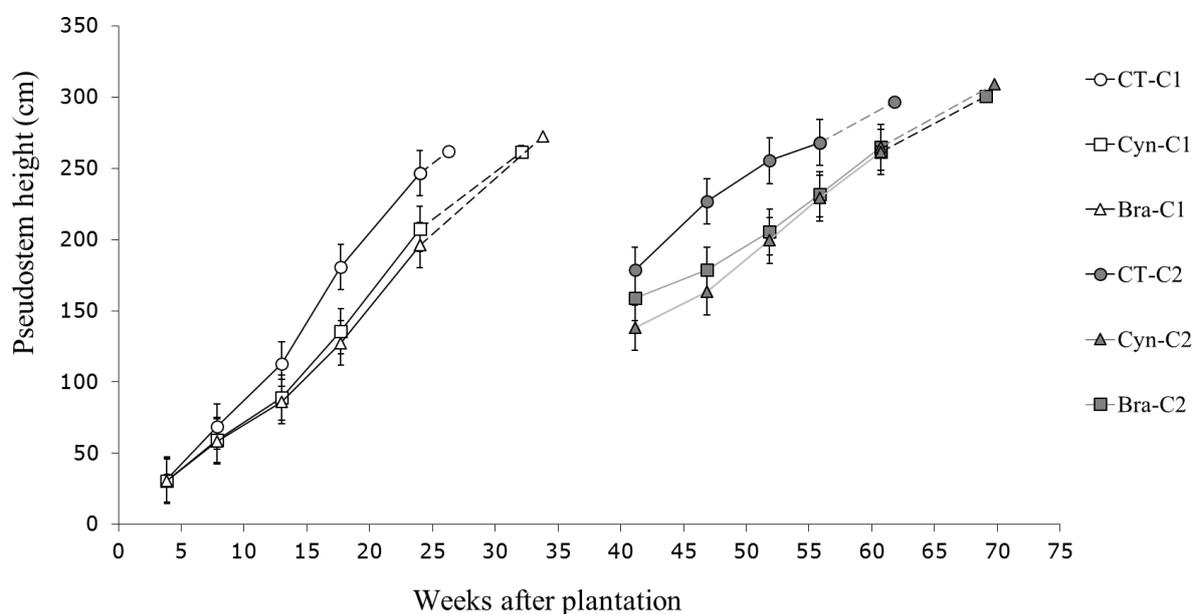


Fig. 3. Dynamic of growth in pseudostem height of banana plant during the two cropping cycles. Continuous line: growth during vegetative stage; dotted line: growth at flowering stage, CT: Control plot, Cyn: Cover with *Cynodon dactylon* plot, Bra: Cover with *Brachiaria decumbens* plot, C1: Growth of the first cycle, C2: Growth of the second cycle.

### *Banana development and yield components during the first cycle.*

Two weeks after planting, no significant differences were observed on the pseudostem height (Fig. 3) and number of emitted leaves (Table 3).

The leaf emission rate was significantly affected from 8 to 18 WAP on Cyn and Bra in comparison to CT (Table 3). At 18 WAP, only Bra reduced the leaf emission rate, and at 24 WAP, the leaf emission rates were not affected by the grass covers. At 24 WAP, a significance of Bra and Cyn on the emitted leaves was observed.

From 8 to 24 pseudostem girth was significantly reduced on Cyn and Bra, in comparison to CT from 8 WAP to 24 WAP, without any significant differences between the two grass cover crop treatments (Table 3).

SPAD index was reduced for both grass covers in comparison to CT between 8 and 18 WAP and also at 24 WAP for Bra. The reductions of leaf emission rate on Bra and Cyn under one leaf per week at 8 and 13 WAP were concomitant with SPAD values under 51, when at the same time leaf emission rate on CT reached 1.2 and the SPAD values remained about 55.

The flowering of the banana crop occurred 7 weeks later on Cyn and Bra than on CT (Table 4). The total emitted leaves at flowering was significantly higher on Bra in comparison to CT. The number of fruits per bunch was significantly lower in Cyn treatment in comparison to CT, when Bra produced bunches with a number of fruits not significantly different of the two other treatments.

### *Banana growth and yield component during the second cycle*

At 41 WAP, CT demonstrated the highest pseudostem girth and number of leaves emitted, Cyn showed the lower number of emitted leaves, and Bra showed intermediate responses (Table 3). From 47 to 56 WAP, both grass cover shown a lower total emitted leaves than CT, without any significant difference

between these two treatments. These reductions of the number of emitted leaves were amplified by a significant reduction of the leaf emission rate at 47 WAP on both grass cover treatments. The length of the 2nd leaf was exhibited significantly lower values on Bra and Cyn than on CT, except at 56 WAP, where these treatments reached the CT value. SPAD was only affected at 41 and 46 WAP on Cyn and Bra while, at the following dates, it reached similar values than CT.

At the flowering of the second cycle, the average flowering dates were significantly latter on Cyn and Bra than on CT, but duration between the flowering of the first cycle and the flowering of the second cycle were 36 weeks on both grass covers treatments and in comparison to 34 weeks on the control (Table 4). A significant reduction of SPAD has been recorded only on Cyn, but no impact on plant growth or on total emitted leaves has been observed at the flowering date in the second banana cycle on this grass cover treatment. In the same order, no significant differences on the number of fruits per bunch has been observed between all the experimental treatments.

Table 3. Banana growth and development during vegetative growth during the two cycles

Crop cycle	weeks after planting	Cover management treatments	Basal girth of the pseudostem (cm)	Emitted leaf	Leaf emission rate (leaves/week)	Length of the 2 <sup>nd</sup> leaf (cm)	SPAD of the 2 <sup>nd</sup> leaf
First cycle	2	CT	N.A.	3.43	N.A.	26	N.A.
		Cyn		3.40		25	
		Bra		3.46		25	
	8	CT	21.6 A	9.9 A	1.11 A	78	54.0 A
		Cyn	18.7 B	9.1 B	0.98 B	70	47.4 B
		Bra	18.6 B	8.9 B	0.94 B	69	46.9 B
	13	CT	33.8 A	16.5 A	1.17 A	112 A	57.1 A
		Cyn	26.3 B	14.8 B	0.95 B	87 B	48.2 B
		Bra	30.5 B	15.2 B	0.92 B	85 B	50.7 B
	18	CT	49.8 A	21.8 A	1.32 A	170 A	57.3 A
		Cyn	37.1 B	19.4 B	1.13 AB	132 B	51.3 B
		Bra	30.5 B	18.9 B	1.09 B	123 B	51.2 B
	24	CT	68 A	27.9 A	0.98	218 A	51.9 A
		Cyn	56 B	25.7 B	1.00	193 AB	48.1 B
		Bra	53 B	25.1 B	0.98	180 B	49.0 AB
Second cycle	41	CT	50 A	10.3 A	N.A.	144 A	50.2 A
		Cyn	38 C	6.3 C		94 B	41.2 B
		Bra	44 B	8.2 B		116 B	44.1 B
	47	CT	66 A	15.7 A	0.94 A	203 A	53.9 A
		Cyn	49 B	10.0 B	0.64 B	131 B	46.0 B
		Bra	53 B	12.0 B	0.66 B	147 B	45.5 B
	52	CT	76 A	19.6 A	0.78	221 A	55.1
		Cyn	59 B	13.4 B	0.72	177 B	53.3
		Bra	62 B	15.2 B	0.74	176 B	51.0
	56	CT	80 A	22.4 A	0.71	232	57.7
		Cyn	67 B	16.4 B	0.76	207	55.9
		Bra	68 B	18.0 B	0.70	203	54.4

N.A.: Not available, Mean values with different letters in a column are statistically different at  $p = 0.05$ , CT: Control plot, Cyn: Cover with *Cynodon dactylon* plot, Bra: Cover with *Brachiaria decumbens* plot.

Table 4. Growth, development and yield component at flowering of banana plants for the two cycles

Cycles	Cover management treatments	Planting to flowering duration (weeks)	Pseudostem girth (cm)	Total emitted leaves	Fruit number of the bunch	SPAD of the 2 <sup>nd</sup> leaf
First cycle	CT	26.3 A	57.7	30.3 B	169 A	54.2
	Cyn	33.0 B	57.9	32.6 AB	157 B	55.4
	Bra	33.3 B	62.0	33.8 A	164 AB	56.9
Second cycle	CT	61.8 B	69.5	26.6	215	59.1 A
	Cyn	69,2 A	68.7	26.9	214	55.3 B
	Bra	69,7 A	71.5	28.1	221	56.0 AB

Mean values with different letters in a column are statistically different at  $p = 0.05$ ,

CT: Control plot, Cyn: Cover with *Cynodon dactylon* plot, Bra: Cover with *Brachiaria decumbens* plot.

## **Discussion**

### *Biomass production of the grass cover crops*

At planting stage of the banana plants, 9 weeks after sowing, the biomass of Cyn was similar than the biomass of weeds on CT (Fig. 2), and *Cynodon dactylon* was very dominant in the cover. At this stage, Cyn cover were could be consider as to substitute weed by a cover crop with the same biomass production but having more suitable characteristics. At this date, biomass of Bra was very close to their potential growth at the same stage in the same site (Tixier *et al.*, 2011). At this stage, as Bra demonstrate higher growth potentiality than Cyn, and provide also a better short term covering abilities (Lesueur Jannoyer *et al.*, 2011), and resulted in a total weed control. In another hand, Bra's higher nutrient demand could induce unfavorable nutrition context for banana growth at planting stage. In regard to its higher growth potential before the first mowing, Bra maintained a higher dry matter production than Cyn until 16 weeks after planting. At this stage, both cover crops produced significant amount of biomass, which represents an important nitrogen uptake, because shading was not so intense. The lower regrowth after mowing of Bra and Cyn at 35 weeks after planting could be probably explained by the shading of the banana plants at this stage of the banana cycle. At flowering stage of the first crop cycle, banana Leaf Area Index (LAI) reached ca.  $3.3 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$  (Stover and Simmonds, 1987). This LAI corresponds,

with a large inter-row of 4.6 m between banana planting lines, to a shading of 75%. At this shading level, Cyn growth was less affected than Bra growth. In high shaded context, the enhanced depressive effect of mowing on *Bracharia decumbens* has been demonstrated in greenhouse conditions (Baruch and Guenni, 2007). At this stage, despite higher biomass growth potentials, Bra did not produce more biomass than Cyn. This outlines the better shading tolerance of Cyn. Afterwards, because of the increasing shading of the banana crop, the biomass production of the cover crops was reduced. Therefore, the nitrogen uptake by the cover crops was reduced. Similarly a negative correlation between the LAI of the banana crop and the biomass of the weeds has been observed in established banana and coconut plantations (Cierjacks *et al.*, 2016). In coffee plantations where a cover crop and different slashing managements were evaluated, it was observed that the annual influenced more the weed biomass than the management treatments, which means that the most important change in the weed vegetation was caused by the growth of the coffee and shade trees (Aguilar *et al.*, 2003). These findings highlight the shade as the main driving factor of growth of a living cover in established banana plantations.

#### *Banana response to living covers during the first cycle*

The lower growth of the pseudostem girth and emitted leaves number of banana on Cyn and Bra (Table 3) observed from 8 to 24 weeks after planting showed that interactions between the banana crop and the cover occurred since the regrowth of the grass cover. In comparison to CT, the presence of the cover crops depressed both the growth and the development of the banana crop during the first cycle.

This depressing effect of the two grass cover crops was observed on leaf emission rate between 8 and 18 WAP. It resulted in a difference in two emitted leaves at 24 WAP. As banana leaf emission rate is driven by temperature (Turner, 1995), the 0.3 and 0.1°C temperature reduction for Bra and Cyn respectively, could explain partially this effect. The cooling effect of living cover crop could be explained as resulting of the additional transpiration of the leaf surface on Cyn and Bra, inducing a global increase of soil-cover crop evapotranspiration in comparison to the bare soil. A 1% reduction of air temperature

has been already reported on intercropped banana crop with a legume cover crop in similar climate (Damour *et al.* 2012). Nevertheless, less than 1% of temperature reduction cannot explain the 10% reduction of the leaf emission rate observed between 8 and 18 WAP.

The reduction of the leaf emission rate could also be linked to water or nutrient stress (Robinson and Galan Sauco, 2010). In this experiment, water supply by irrigation was managed so that avoiding any water stress of the banana crop. Furthermore, P and K dressings were also managed to avoid any stress (Table 1).

Conversely, SPAD of the 2nd leaf was continuously lower between 8 and 24 WAP in the cover crop treatments, compared to CT (Table 3). The effect of nitrogen shortage on the increase in the duration of planting and flowering has already been shown. Robinson and Galan Sauco (2010) have reported that a continuous nitrogen deficiency induced not only a reduction of plant growth but also increased the duration between planting to flowering. In other context, nitrogen deficiency has reduced the banana girth growth during the vegetative stage, without effect to the final basal girth of the banana plants at flowering stage, but inducing a delay on the flowering date (Dorel *et al.*, 2008). These authors have also demonstrated that a nitrogen stress could reduce the SPAD of the second leaf. Therefore, compared to CT, the lower SPAD and growth as well as the slower development of the banana plants of Cyn and Bra could be interpreted as a response to nitrogen deficiency resulting from a nitrogen competition with the cover crops.

However, despite the different biomass dynamics of Bra and Cyn, their impacts on banana growth were similar. In regard to the humid tropical climatic conditions, decomposition of the litter is rapid (around 100 days of half-life for *Brachiaria decumbens* in humid tropical conditions, Thomas and Asakawa, 1993). Therefore after mowing of the Bra cover crop, an important part of the initial nutrient uptake could have been returned to the soil through the decomposition of its own litter. Furthermore, the growth of *Brachiaria* was limited by the shade of the banana plants. This reduced the competition for nitrogen with the crop. Despite lower growth ability, the better shading tolerance of Cyn (in comparison to Bra) have

sustained the nutrient demand, which could have induced a similar nitrogen demand than Bra. Finally, we assume a similar level of competition with the banana crop for nitrogen between Bra and Cyn.

In this study, three more emitted leaves at flowering were observed on Bra intercropping treatment (Table 4). When on banana crop the leaf area explains the number of finger per bunch (Stover and Simmonds, 1987), the three additional emitted on Bra to reach the flowering stage could enable the plant to achieve the same leaf area as CT, and then obtain the same number of fingers per bunch. Conversely, Cyn which has not significantly increase the number of emitted leaves at flowering, produced bunches with a lower number of fingers.

On Cyn, the 6 weeks delay at flowering combined with a 7% of the reduction of the number of fingers per bunch represented a reduction on 25% of the number of fruits produced per week i.e. on the crop productivity. If Bra and CT exhibited a similar number of fingers per bunch for the first cycle, the longer duration to reach the flowering on Bra represented a 20% reduction of crop productivity.

#### *Banana response to living covers during the second cycle*

The different pseudostem girth on Bra and Cyn at 41 weeks, in comparison to CT (Table 3) may result from the delay of the beginning of banana development for these treatments inherited from their late flowering at the first cycle. During the second crop cycle, cover crops of Bra and Cyn negatively affected banana growth rate and leaf emission rate only at 47 weeks. A reduction on the SPAD occurred on Cyn and Bra covers only at 41 and 47 WAP. As mentioned for the first cycle, reduction of leaf emission rate and SPAD in Bra and Cyn could traduce a nitrogen shortage for banana plants in those cover treatments, but this depressing effect ended before the emission of the 15<sup>th</sup> leaf, earlier than during the first cycle. These different behaviors of the banana between the first and the second cycles could be explained by similar competition interactions. During the second cycle, a lower nitrogen competition could be explained by (1) a lower nitrogen cover demand resulting of lower biomass production of both cover crops because of the shading by the banana canopy, (2) a banana crop demand covered by the nitrogen supply provided by the decomposition of the crop residues of the previous cycle (Raphael et al., 2012).

If the lower impact of cover crop during the second cycle could be partially attributed to the nitrogen turn over, this suggests that increasing the biomass restitution at planting time and/or favor nutrient supply from cover litter decomposition with an earlier mowing before planting could probably fulfill the cover demand. Increasing the mowing could also promote a faster cycling of nitrogen in the living cover crops and reduced their nitrogen demand.

**Note : les références bibliographiques sont incluses dans la liste qui figure à la fin du mémoire.**

## Conclusion

En premier cycle, la croissance des couverts et la réponse des bananiers permettent d'identifier les principaux facteurs qui déterminent les interactions entre ces deux composantes de l'agrosystème.

- Le potentiel de croissance de la Pds est un facteur explicatif des différences de biomasses observées avant plantation et jusqu'à neuf semaines après ; puis ces dynamiques sont modifiées par des différences de sensibilité à l'ombrage : Bra a un potentiel plus fort, mais comme Cyn résiste mieux à l'ombrage, dès que le bananier couvre suffisamment le sol, les deux productions de biomasse sont équivalentes et les deux niveaux de compétition sont du même ordre. L'étude fait donc ressortir l'importance du potentiel de croissance de la Pds aussi bien que celui de sa sensibilité à l'ombrage du bananier.
- L'effet dépressif des deux couverts sur la culture s'exprime très rapidement, pendant la période de croissance végétative : 25% de réduction de la croissance en circonférence, 11% de réduction en nombre de feuilles émises et 10% de réduction de l'indicateur SPAD à 18 semaines ; mais son impact sur la productivité se limite à un retard de 7 semaines de floraison, et, au final, il y a peu d'impact sur le rendement (pas d'impact pour Bra, un faible impact de Cyn, malgré une plus faible production de biomasse).
- Cette étude a également fait ressortir un effet sur la culture du bananier que nous n'attendions pas au départ : le retard de développement important induit par la présence de la couverture. Ce retard, équivalent pour les deux espèces de graminées, est difficile à expliquer. Nous l'attribuons à la concurrence pour l'azote (et peut être aussi un peu en partie à une température un peu plus basse en présence de couvert). Cet aspect devra faire l'objet d'études ultérieures, car, sur le plan de la rentabilité, il n'est pas anodin.

Ces résultats montrent que le choix d'une espèce de plante de couverture est complexe : dans cette situation, on ne peut privilégier l'une ou l'autre : Bra pousse vite en début de cycle, ce qui laisse augurer un bon pouvoir de contrôle des mauvaises herbes en début de cycle quand cela est important. Mais, sensible à l'éclairage, sa croissance est naturellement régulée par l'ombrage ce qui diminue sa concurrence pour le bananier. Cyn pose moins de problèmes de concurrence au démarrage mais, se comportant bien à l'ombrage, il assure une présence sous les bananiers tout au long du cycle.

En second cycle, ces travaux mettent en évidence le rôle central du recyclage de l'azote prélevé par le couvert durant le premier cycle et relargué par la minéralisation des résidus de fauche durant le second cycle. Ce recyclage tempère fortement l'effet de compétition et l'on n'observe plus de retard de développement (le retard de récolte final est hérité du cycle 1) ou de baisse de rendement en second cycle. La mise en place d'un couvert n'affecte donc que le premier cycle du bananier.

Ces interactions, complexes, plaident pour la nécessité d'une approche de modélisation. Celle-ci a été menée avec la collaboration de A. Ripoché et P. Tixier en 2012. Nous avons adapté le modèle SIMBA (Tixier *et al.*, 2004, Dorel *et al.*, 2008) en spatialisant le module d'interception lumineuse et en intégrant un compartiment « couverture vivante » pour simuler la réponse à l'azote du bananier associé à un couvert vivant (Ripoché *et al.* 2012). Calé sur les données de cet essai, ce modèle permet de simuler les

effets d'un changement du régime de fertilisation et/ou de fréquence de fauche. L'article figure en annexe de ce document.

Dans ce travail nous n'avons pas testé des couverts composés de légumineuses, espèces pour lesquelles on attend moins de concurrence pour l'azote du fait de leur capacité de fixation symbiotique de l'azote atmosphérique (Cadish et al., 1989, Sanginga, 1996), mais dont on connaît mal la capacité de contrôle des adventices et le comportement à l'ombrage. C'est l'objet de la partie suivante.

**Chapitre 2 : Caractérisation du potentiel de croissance pour une gamme d'espèces candidates ; traits de réponse à l'ombrage.**

## 1. Introduction

Au stade jeune, en période de croissance dans un environnement stable et sans compétition, la croissance d'une plante peut être décrite par l'équation suivante :

$$B_m(t) = B_{m0} \cdot \exp(RGR \cdot t) \quad (1)$$

Où  $B_m$  est la biomasse (en  $g \cdot m^2$ ) à le temps et RGR le Relative Growth Rate ( $g \cdot g^{-1}$ ).

Le RGR est une façon simple de décrire la croissance au démarrage, ce paramètre étant le coefficient multiplicateur du temps dans cette exponentielle. Ce taux est constant tant que l'environnement de l'individu plante est stable. Mais l'utilisation de cette équation devient difficile dès que la compétition s'installe entre les plantes. En effet, dès qu'une compétition pour la lumière intervient, ce paramètre décroît rapidement (après quelques semaines). La relation (1) est donc surtout utilisée sur des plantes isolées. Nous utiliserons d'ailleurs ce formalisme pour décrire la croissance des plantes de couverture en plante isolée et avant leur entrée en compétition dans un couvert.

En agronomie, l'étude de l'effet de la quantité de lumière interceptée sur la croissance est surtout menée à l'échelle du couvert et non à celle de l'individu, il y donc très peu d'études utilisant le RGR pour décrire la croissance d'un couvert, même si certains auteurs l'ont tenté (*e.g.* Goudriaan et Monteith, 1990). De plus, les erreurs associées à la détermination du RGR sont importantes, car son calcul dépend de faibles différences de croissance entre des observations successives, ce qui est problématique lorsqu'on veut comparer l'effet de multiples environnements.

Le fonctionnement photosynthétique de la plante résulte de celui de l'ensemble de ses feuilles. A cette échelle, ce fonctionnement est illustré par les deux graphiques suivants (*cf.* Figure 1) tirés de Kodaja et Tooming (2004) :

- le graphique de gauche montre que l'activité photosynthétique (quantité de  $CO_2$  fixée pour une quantité de PAR absorbée) en fonction de la lumière absorbée. La valeur du PAR où la pente de la courbe est la plus forte correspond à l'efficacité maximale de conversion du rayonnement. Après ce point, la photosynthèse nette continue à augmenter mais de façon asymptotique, ce qui signifie que la photosynthèse sature pour de fortes valeurs de PAR.
- le graphique de droite montre que la courbe de réponse de la photosynthèse nette d'une espèce est caractérisée par un point de compensation où l'intensité de la photosynthèse nette est nulle, correspondant au niveau de rayonnement où la photosynthèse compense la respiration. L'efficacité photosynthétique (quantité de  $CO_2$  supplémentaire fixée pour une unité additionnelle de PAR interceptée) est maximale pour les faibles éclaircissements, décroît ensuite pour de fortes valeurs du PAR lorsque la lumière sature les capacités photosynthétiques.

Les espèces ayant les plus fortes potentialités de production de biomasse ont les plus fortes activités photosynthétiques et une faible respiration comme le maïs, la canne à sucre et le sorgho (métabolisme de type C4). Les espèces tolérantes à l'ombrage sont caractérisées par un point d'efficacité maximale obtenu pour une faible valeur de rayonnement.

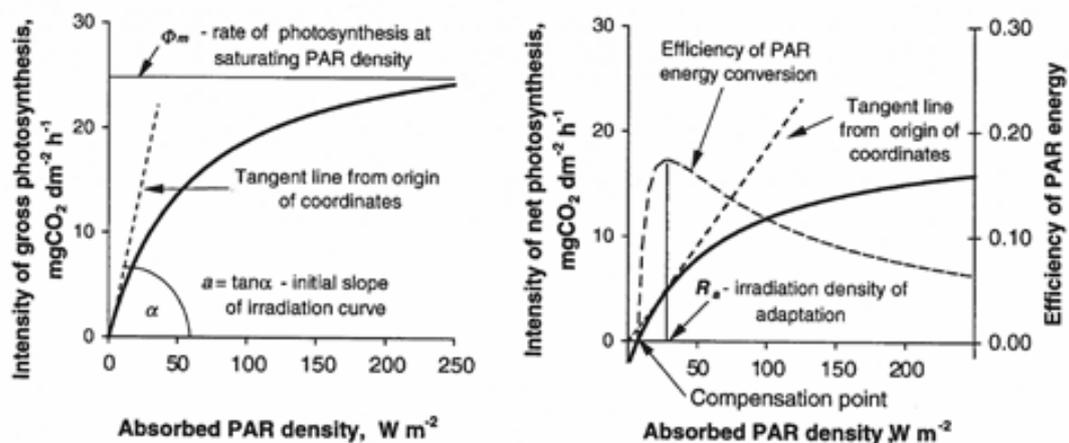


Figure 1. Réponse de l'activité photosynthétique à la lumière (Kadaja et Tooming, 2004)

L'analyse de la relation entre croissance et quantité de lumière interceptée par une espèce cultivée est généralement réalisée en peuplement, ce qui pose des problèmes d'extrapolation pour les densités faibles et pour une utilisation en couverts plurispécifiques. Ainsi, dans les conditions de nos travaux, il est plus pertinent de représenter le fonctionnement à l'échelle de l'individu.

En agronomie, la dynamique de croissance est le plus souvent décrite directement en utilisant la loi de Beer-Lambert pour calculer le coefficient d'interception de la lumière de l'espèce s'il n'est pas connu au préalable. La pente de la relation entre la quantité de lumière interceptée et la biomasse produite correspond à l'efficacité photosynthétique, la RUE (Gosse *et al.*, 1982, Ceotto *et al.*, 2013, Singer *et al.*, 2011).

Les RUE les plus élevées sont généralement obtenues par les plantes en C4 comme le maïs et le Sorgho (environ 2.5 g.MJ<sup>-1</sup>m<sup>-2</sup> selon Gosse *et al.*, 1986), les plantes en C3 ont des valeurs plus faibles (2 gMJ<sup>-1</sup>m<sup>-2</sup> pour le blé) ou les légumineuses (1.66 g.MJ<sup>-1</sup>m<sup>-2</sup> pour *Vigna sp.* et 1.05 g.MJ<sup>-1</sup>m<sup>-2</sup> pour *Vigna unguiculata*). Hors des conditions optimales, les valeurs de RUE dépendent fortement du niveau d'azote mobilisé par la culture. Par contre les coefficients d'extinction de chaque espèce ne sont pas affectés par la nutrition azotée (Fletcher et al 2013).

Cependant, ces valeurs reposent sur l'hypothèse d'une RUE constante par rapport à la variation de quantité de lumière reçue par le couvert. Or des études, par exemple celles menées sur des fourrages utilisés sous des cultures pérennes (palmier, cocotier...), ont montré qu'une baisse de l'intensité lumineuse de 25% réduit de seulement 10% la production de biomasse du fait d'un accroissement de la RUE. Cet effet a été expliqué par le fait qu'avec l'ombrage, la part de rayonnement diffus augmente et qu'une forte augmentation du rayonnement diffus accroît significativement la RUE (Healey, 1998). Cela justifie d'explicitier le fonctionnement de la plante dans une gamme de valeurs de ressource lumineuse correspondant à divers niveaux d'ombrage. C'est ce que nous proposons dans ce qui suit.

## **2. Problématique et démarche adoptée.**

Pour pouvoir étudier le fonctionnement des couverts sous bananeraie il faut donc adopter une approche basée sur la connaissance du comportement individuel des plantes qui composent le couvert. En effet, l'approche à l'échelle individuelle s'avère plus adaptée en couverts plurispécifiques et en conditions de lumière limitante (Benjamin et Park, 2007 ; Munier-Jolain *et al.*, 2014).

La voie de régulation des adventices que l'on recherche avec une couverture vivante est d'exploiter la compétition pour la lumière. Nous recherchons donc des espèces végétales atteignant rapidement une forte surface foliaire combinée si possible avec une forte occupation de l'espace (en diamètre et/ou en hauteur).

Etant donné que le contexte d'utilisation correspond à un couvert plurispécifique en bananeraie, nous recherchons en priorité des espèces permettant d'atteindre individuellement une forte surface foliaire rapidement après levée et capables de la maintenir même en conditions limitantes de ressource lumineuse.

L'évaluation des espèces sera donc centrée sur leur capacité de croissance individuelle :

- en biomasse car celle-ci est directement reliée à la demande en éléments minéraux et à une possible concurrence avec le bananier,
- en surface foliaire car celle-ci est le siège de la photosynthèse et donc de l'accroissement de biomasse, mais aussi car c'est la capture des ressources lumineuse par ces surfaces qui peut générer une compétition pour la lumière vis-à-vis des adventices,
- en surface au sol et volume explorés par les parties aériennes, car les effets de compétition pour la lumière sont générés à la fois par la quantité de surface foliaire et par sa distribution dans le volume exploré par la plante.

Pour une gamme de plantes de services candidates et pour une large gamme de ressource lumineuse (aussi bien en pleine lumière, que pour un fort ombrage comme sous bananeraie), l'objectif est de classer ces espèces par rapport à leur aptitude à capturer la lumière. En revanche, nous n'avons pas évalué la survie à long terme, ni la colonisation de l'espace par la production et la dispersion de semences.

Nous nous intéresserons aux effets du niveau de lumière sur les traits de réponse RGR et LAR (rapport de la surface foliaire sur biomasse aérienne) et leurs interactions. En effet, ces deux traits de réponse sont ceux qui traduisent le mieux les stratégies générales des plantes pour l'utilisation de la lumière et l'occupation de l'espace (Damour et al, 2015).

Pour cela, dans ce chapitre, nous présenterons dans un premier temps une expérimentation au champ, sur des plantes isolées, visant la caractérisation des traits mentionnés ci-dessus pour huit plantes de service, légumineuses potentiellement utilisables en bananeraie.

Dans un deuxième temps, après avoir sélectionné trois espèces prometteuses, toujours en travaillant sur des plantes isolées, nous exposerons les résultats d'une expérimentation dans laquelle nous avons cherché à analyser plus finement la réponse à l'ombrage. Pour ces trois espèces, nous avons établi un

modèle simplifié du fonctionnement individuel des plantes isolées sous différentes conditions d'éclairage.

Au final ce modèle de fonctionnement des plantes isolée à l'échelle individuelle, pour les espèces pour lesquelles nous aurons pu définir les valeurs de référence en conditions optimales et leurs réponses aux conditions limitantes, pourra être utilisé pour prédire la croissance des plantes et pourra être confronté à des contextes d'utilisation en couvert monospécifique.

### **3. Matériel et méthodes**

#### Gamme d'espèces choisies

Les espèces légumineuses choisies présentent une diversité de caractéristiques biologiques et d'utilisations possibles en bananeraie, illustrée dans le tableau1.

Tableau 1 : Principales caractéristiques des plantes de services évaluées

	Poids d'une graine	Port	Pérennité	Contrôle adventices	Utilisation en interculture	Utilisation en association
<i>Mucuna pruriens cv utilis (MP)</i>	0,6	Liane	Pérenne	Bon (3)(4)	Oui	Oui mais très volubile
<i>Neonotonia wightii cv cooper (NW)</i>	0,0077	Liane	Pérenne	Inconnu	Oui, possibilité de (5) (6) replantation sur couverture vivant	Oui /SCV (6) ou semis à la plantation/sol nu
<i>Pueraria phaseoloides,(PP)</i>	0,0123	Liane	Pérenne	Inconnu	Oui (5)	Oui mais assez volubile
<i>Stylosanthes guianensis (SG) cv Oxley</i>	0,0029	Erigé	Semi-pérenne	Inconnu	Oui /plantation sur mulch ou après enfouissement	Temporairement après roulage
<i>Centrosoma pascuorum (CP) cv Cavalcade</i>	0,019	Liane	Annelle	Bonne couverture (5)	Possible mais courte durée Oui mais courte durée	Oui mais couvert temporaire
<i>Cajanus cajan cv Quaqui (CC)</i>	0,126	Erigé >1m	Annelle	Bon (1)	Oui, production d'un mulch	Oui mais couvert sur l'inter-rang
<i>Vigna unguiculata cv Ebony (VU)</i>	0,06	Erigé	Annelle	Moyen (2) (3)	Non	Oui mais couvert temporaire
<i>Crotalaria spectabilis, (CS)</i>	0,018	Erigé >1m	Annelle	Moyen (2)	Oui mais courte durée (4 à 5mois)	Oui mais couvert temporaire sur l'inter-rang

(1) de Oliveira Alvino-Rayol et al., 2011, (2) Severino et al., 2004, (3) Berlingeri et al., 2008, (4) Ferreira Fernández et al., 1999, (5) Lesueur Jannoyer et al., 2011, (6) Damour et al., 2012.

#### Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental a été installé sur une parcelle de la station expérimentale CIRAD de Rivière Lézarde (en Martinique), d'environ 1000m<sup>2</sup>, sur un nitisol fertile, après un travail à la rotobèche. Il comprenait deux blocs comportant chacun trois niveaux d'ombrage (pose de deux filets) constituant les trois niveaux du facteur expérimental intensité lumineuse :

- Un filet d'ombrage de spécification commerciale 70% d'ombrage, transmettant 34% de la lumière incidente,
- Un filet d'ombrage de spécification commerciale 30% d'ombrage, transmettant 62% de la lumière incidente (cf. Figure 2),
- Une référence sans filet, où la lumière disponible correspond au rayonnement solaire.

Les filets étaient posés sur une structure à 2,5 m de hauteur, se prolongeant sur tous les côtés par un bord en pente de 45° jusqu'au niveau du sol. Les filets ont été présents sur les parcelles expérimentales pendant toute la durée de l'expérimentation. Les parcelles élémentaires correspondant à l'implantation d'une espèce faisaient 5 m<sup>2</sup>.

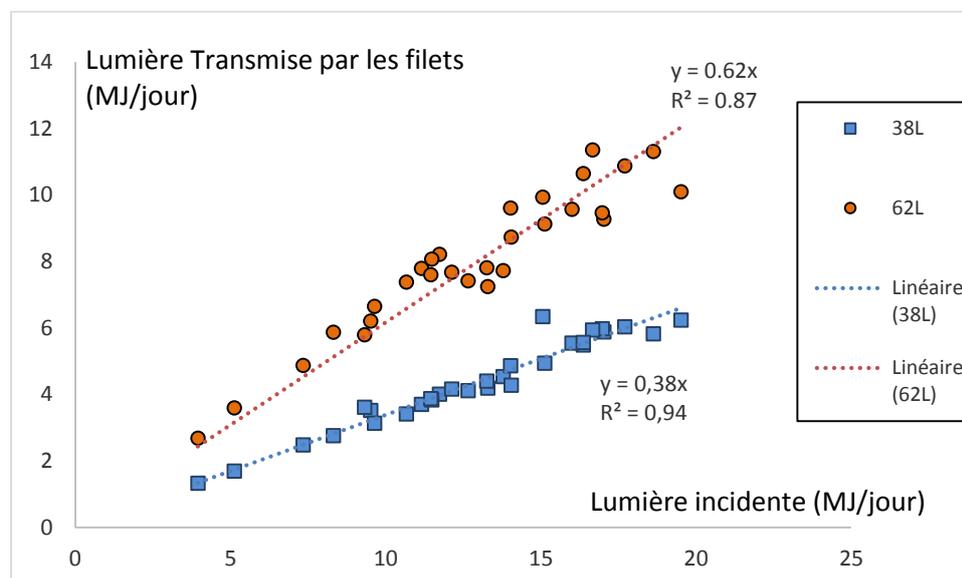


Figure 2. Mesure de l'ombrage généré par les filets exprimé en rayonnement PAR journalier

#### *Modalités d'implantation et de conduite des plantes évaluées*

Le semis a été réalisé en poquets distants de 50 cm, sur un mulch issu d'un couvert spontané détruit au glyphosate, dont l'épaisseur limitait l'émergence d'adventices. Deux semaines après semis nous avons pratiqué une sélection de plantules de taille homogène (élimination des plants de petite taille). Des désherbages manuels ont ensuite été réalisés pour éviter tout ombrage et toute concurrence d'adventices. Par la suite, sous l'effet des prélèvements pour observation ou d'éclaircissage un écartement suffisant entre les plantes est maintenu pour qu'elles ne puissent pas subir l'influence de l'ombrage de leurs voisines.

Une fertilisation de 30 Kg N.ha<sup>-1</sup> et de 60 Kg P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>.ha<sup>-1</sup> (diammonium phosphate) a été apportée avant semis, apport renouvelé 30 et 75 jours après semis. Cet apport est calculé pour pouvoir couvrir les besoins d'une plante ayant une croissance de 75 g de matière sèche à 3% d'azote sur la base d'une surface de 0.25 m<sup>2</sup> (50 cm de distance entre plantes). Pour le phosphore, avec les apports réalisés, cet élément n'est pas limitant.

Sur les 49 jours après semis, du 23/09/2011 au 11/11/2011, les plantes sans ombrage ont été soumises à un rayonnement journalier moyen de 10.5 MJ, avec un écart type de 2.47MJ, ce qui correspond tout à fait à la moyenne annuelle 10.5 MJ. Les plantes soumises au traitement expérimental 62L et 38L ont donc reçu un rayonnement journalier moyen sur cette période de respectivement 6.55 MJ et 3.96 MJ.

## Prélèvement de plantes, et variables mesurées

Les plantes ont été prélevées une première fois au stade plantule (date de premier prélèvement dépendant de la vitesse de croissance à la levée), puis deux semaines plus tard, puis toutes les trois semaines, pour un total de quatre dates de prélèvement. A chaque date, sur chaque placette, quatre plantes ont été prélevées. A l'issue des deux premiers prélèvements, l'écartement entre plantes est augmenté à 70 cm du fait de la suppression des plantes immédiatement voisines. Au dernier prélèvement l'écartement entre plantes correspondait à 1m x 1m. Malgré cela, pour les espèces ayant les croissances les plus fortes, l'évolution de l'envergure nous a parfois contraint à écourter la durée de suivi : *Vigna unguiculata*, qui avait des difficultés à rester érigée et avait tendance à retomber ; *Mucuna pruriens*, pour laquelle en raison de son port rampant et la longueur de ses lianes (malgré des interventions pour les diriger) nous ne pouvions plus éviter le chevauchement.

### Variables mesurées sur les plantes prélevées

Sur chaque individu prélevé pour observation, nous avons mesuré :

- La biomasse parties aériennes Bmpa (plante coupée au niveau du sol),
- La biomasse foliaire plante entière.

La proportion de biomasse foliaire, le LWR (Leaf Weight Ratio), a été calculé en divisant la biomasse foliaire par la biomasse totale des parties aériennes.

La surface foliaire a été évaluée par digitalisation des surfaces des feuilles (comprenant le pétiole) ou d'un sous échantillon au scanner en niveaux de gris à une résolution de 200ppp, avec traitement des images par le logiciel ImageJ (transformation en image noir/blanc par seuillage sur les niveaux de gris, évaluation du nombre de pixels noirs par scanner correspondant aux feuilles sur l'image par l'opération du menu « Analyse particules », puis transformation en surface par conversion en cm<sup>2</sup> à partir de la résolution en nombre de pixel/pouce).

Le SLA (Specific Leaf Area) a été obtenu en divisant la surface foliaire par la masse sèche des feuilles, déterminées après séchage 48h à 60°C de l'échantillon scanné. Le SLA est exprimé en cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup> de matière sèche.

Le LAR est obtenu par le produit du LWR par le SLA.

## 4. Résultats

### 4.1. Dynamique de croissance en biomasse

#### 1.1 Analyse par espèce des dynamiques de croissance en biomasse aérienne

La figure 3 présente l'allure de l'évolution de la biomasse aérienne (en échelle logarithmique) en fonction du temps. Les séries sont repérées par le nom de l'espèce étudiée et le niveau de lumière en % de l'éclairement naturel. Pour toutes les espèces et pour les trois niveaux de lumière, les courbes ont une allure linéaire pour les trois premières observations ; l'échelle des ordonnées étant logarithmique, cela indique des dynamiques de croissance exponentielles en pleine lumière comme pour les deux niveaux d'ombrage. Pour la quatrième observation (pour les espèces où cette mesure a été réalisée) il apparaît une baisse de la vitesse de croissance, en particulier pour *P. phaseoloides* et *N. Wightii*. L'effet

des différents niveaux de lumière a donc un impact important, en particulier pour *C. pascuorum* et *S. guianensis*, plus faible pour les autres espèces.

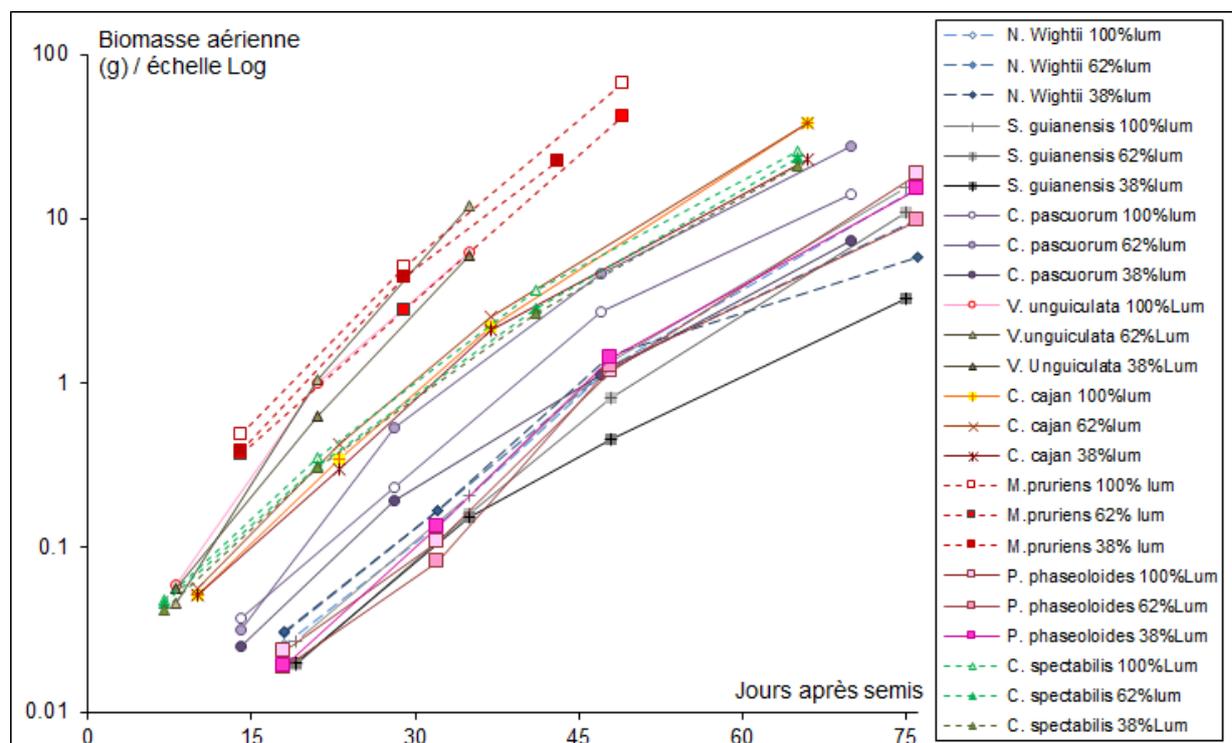


Figure 3 : Dynamique de croissance en biomasse des 8 espèces étudiées sous trois niveaux de lumière.

Pour chaque espèce, l'analyse ANCOVA sur la variable  $\ln[Bmpa]$  pour les trois premières mesures, avec en variables explicatives, le bloc et les niveaux de lumière et en covariable le temps permet d'évaluer les effets des niveaux de lumière sur la dynamique de croissance (tableau 2). Les comparaisons de moyennes permettent par ailleurs d'identifier pour chaque espèce les conditions lumineuses pour lesquelles la production de biomasse est maximale et de quantifier les effets dépressifs de l'ombrage sur la croissance.

Les espèces étudiées peuvent être regroupées en trois types de réponse à l'ombrage.

- Pour CP, VU et SG, l'ANCOVA montre un effet du niveau de lumière en interaction avec le temps ( $P < 0.005$  pour CP et VU,  $P < 0.05$  pour SG) : la pente est modifiée par le niveau de lumière. Pour chacune de ces espèces la plus forte pente de croissance en biomasse (RGR) est obtenue avec les traitements 62L et 100L. Les pentes ne sont pas significativement différentes entre ces deux modalités, alors que le traitement 38L (correspondant à 62% d'ombrage) présente une pente plus faible (cf. Tableau 2).
- Pour deux autres espèces MP et CC, un effet lumière est observé ( $P < 0.05$ ), mais sans interaction avec le temps : cela correspond à un effet dépressif du plus fort ombrage sans modification de la pente. Pour MP, la plus forte biomasse est obtenue sans ombrage. CC obtient la croissance la plus forte avec 62L, alors que la croissance en biomasse sur 38L et 100L est moins importante.
- Enfin, pour les trois espèces PP, NW et CS il n'apparaît aucun effet de la lumière sur la croissance.

Pour chacune des analyses statistiques par espèce, la linéarité de la relation avec le temps est valide pour les trois premières observations (évaluée par la normalité et la structure des résidus). Ceci traduit donc la nature exponentielle de la croissance en biomasse au cours des trois premières observations réalisées. Pour CC, et CP la linéarité reste valide plus longtemps jusqu'à respectivement 66 et 70 jours. Par la suite nous avons poursuivi l'analyse statistique en deux étapes, tout d'abord en analysant la croissance pour toutes les séries de données sans ombrage ou pour lesquelles la croissance n'a pas été affectée par l'ombrage ; dans un second temps en ne regardant que les séries pour lesquelles l'ombrage a eu un effet.

Tableau 2 : Récapitulatif des effets observés sur la biomasse et la surface foliaire de chaque espèce.

Regroupement des effets similaires sur Bm&Surf	Biomasse (analyse ln[Bms])	Surface (analyse ln[Sfol])	LAR Ratio Surface/Biomasse	Synthèse effet ombrage sur la surface et la biomasse
<b>Pas d'effet négatif ombrage/Bm</b>		<b>Effet positif ou nul/Sfol</b>		
Pueraria (PP)	Seulement effet T (R <sup>2</sup> =0.94) lnBms=-4,60+0.138t	Effet signif : T et Lum (R <sup>2</sup> =0.94) 100&62L : lnS=1.34+0.128t 38L : lnS=1.82+0.128t	Effet signif : T, Lum (R <sup>2</sup> =0.68) 100&62L lnS=383-2.82t 38L lnS=510-2.82t	Forte réponse LAR à 38L d'où effet positif SurfFol/38L
Crotolaria (CS)	Seulement effet T (R <sup>2</sup> =0.97) lnBms=-2.176+0.122t	Effet signif : T et Lum (R <sup>2</sup> =0.96) 100&62L : lnS=3.15+0.137t 38L : lnS=3.45+0.137t	Effet signif : T, Lum (R <sup>2</sup> =0.56) 100L : LAR=145+2.19t 62L : LAR=170+2.19t 38L : LAR=234+2.19t	Forte réponse LAR à 38L
Néonotonia (NW)	Seulement effet T (R <sup>2</sup> =0.94) lnBm=-4.124+0.126t	Seulement effet T (R <sup>2</sup> =0.93) lnS=1.86+0.114t	Effet signif : T, Lum (R <sup>2</sup> =0.83) 100L : LAR=337-3.65t 62L : LAR=376-3.64t 38L : LAR=478-3.65t	Forte réponse LAR
<b>Effet Lum/Bm mais pas de modification du RGR /ni sur surfFol</b>		<b>Effet positif ou nul/Sfol</b>		
Mucuna (MP)	Seulement effet T (R <sup>2</sup> =0.88) Pente 38L&62L<100L 100L : lnBms=-0.655+0.138t 62&38L: lnBm=-1.15+0.138t	Effet signif : T et Lum (R <sup>2</sup> =0.96) 62&100L : lnS=5.46+0.108t 38L : lnS=5.85+0.108t	Effet signif : Lum (R <sup>2</sup> =0.30) 100L : LAR=225 62L : LAR=278 38L : LAR=306	Réponse LAR mais juste suffisante pour SurfFol légèrement accrue/ombrage
Cajanus (CC)	Effet T et Lum (R <sup>2</sup> =0.97) 62L : lnBms=-2.22+0.138t 100L&38L: lnBm=-2.45+0.138t	Normalité problématique ; Surface finale : 38L≈62L≈100L	Effet signif : Lum (R <sup>2</sup> =0.30) 100L&62L : LAR=265-3.55t 38L : LAR=322-3.55t	Réponse LAR mais juste suffisants pour minimiser l'effet de l'ombrage/SurfFol
<b>Effet Lum/Bm → réduction du RGR</b>		ni sur Sfol		
<i>Centrosema pascuorum</i> (CP)	Effet signif : T, T*Lum (R <sup>2</sup> =0.94) Pente 38L<100L<62L 100L : lnBms=-3.46+0.131t 62L : lnBms=-3.46+0.148t 38L : lnBms=-3.46+0.117t	Pas d'effet lumière signif., seulement T, (R <sup>2</sup> =0.91) lnS=2.066+0.120t	Effet signif : T, Lum (R <sup>2</sup> =0.47) 100L : LAR=232-2.26t 62L : LAR=264-2.26t 38L : LAR=253-2.26t	La réponse LAR permet de maintenir SurfFol malgré la réduction de Bm
Vigna (VU)	Effet signif : T, T*Lum (R <sup>2</sup> =0.96) Pente 38L<100L<62L 100L : lnBms=-1.70+0.188t 62L : lnBms=-1.70+0.207t 38L : lnBms=-1.70+0.171t	Normalité problématique ; Surface finale : 38L<62L≈100L	Effet signif : T, T*Lum (R <sup>2</sup> =0.47) 100L : LAR=322-7.19t 62L : LAR=379-8.50t 38L : LAR=350-3.60t	Bm et Surface maximale à 62L, Effet dépressif 38L sur Bm et S
<b>Réduction forte Bmp et RGR et forts effets dépressifs induits sur Sfol</b>				
<i>Stylosanthes guianensis</i> (SG)	Effet signif : T, T*Lum (R <sup>2</sup> =0.94) Pente 38L<62L&100L 100&62L: lnBms=-6,315+0.132t 38L: lnBms=-6,315+0.105t	Effet signif : T, Lum et J*Lum (R <sup>2</sup> =0.93) Pente 38L<62L&100L 100&62L : lnS=0.931+0.128t 38L : lnS=1.51+0.086t	Effet signif : T, Lum (R <sup>2</sup> =0.57) 100L : LAR=210-2.62t 62L : LAR=232-2.62t 38L : LAR=232-2.62t	Faible réponse LAR

Ombr : Facteur ombrage 100L : Pas d'ombrage ; 62L : 62% de la lumière incidente ; 38L : 38% de la lumière incidente

Remarque : le T temps depuis le semis est mis en covariable ; t=DAS-14.

## 1.2 Croissance des huit espèces en l'absence d'effet de l'ombrage

Pour évaluer le potentiel de croissance de ces huit espèces, nous avons analysé les dynamiques de croissance dans les conditions lumineuses qui n'affectent pas la production de biomasse. Ceci correspond aux données issues des modalités : 100L pour SG, 62L/100L pour VU/CP/CC/CS/MP,

38L/62L/100L pour NW/PP/CS (cf. résultats analyses espèce par espèce dans le tableau 2). Pour l'analyse statistique, nous nous sommes limité aux trois premières mesures de biomasse (jusqu'à 49 jours après semis).

Après avoir vérifié avec une Ancovar sur Ln[Bmpa] qu'il n'y avait pas d'effet lumière, en ne gardant que les variables explicatives intervenant dans des effets statistiquement significatifs (espèce, le temps, ainsi que l'interaction espèces\*temps), l'analyse statistique montre :

- la bonne normalité des résidus (objectif de la transformation Ln de la variable biomasse),
- un effet très hautement significatif de l'espèce, et une interaction significative de l'espèce avec le temps,
- un effet bloc qui n'est pas significatif, et n'est donc pas conservé dans le modèle,
- un R<sup>2</sup> ajusté du modèle de 0,95.

Les dynamiques de croissance se différencient en premier lieu par l'effet espèce, ce qui correspond à l'ordonnée à l'origine pour chaque espèce, donc à la biomasse moyenne de l'espèce 14 jours après semis. L'existence d'une interaction espèce\*temps indique que la pente d'évolution de la variable Ln[Bmpa] en fonction du temps est dépendante de l'espèce.

La réponse de la croissance en biomasse d'une espèce  $i$ , peut donc être représentée par la relation suivante :

$$\text{Ln}[Bmpa_i] = Bmpa_{14_i} + \text{RGR}_{pot_i} * (\text{DAS} - 14), \quad (2)$$

où  $Bmpa_{14_i}$  correspond à la biomasse d'une espèce  $i$  à 14 jours,  
 $\text{RGR}_{pot_i}$ , est le taux de croissance relative au potentiel d'une espèce  $i$ ,  
DAS le nombre de jours après semis.

Le temps est exprimé par la variable DAS-14 car le 14<sup>ème</sup> jour après semis date de la première observation est pris comme origine des temps de la relation.

L'analyse statistique permet d'estimer les paramètres de ce modèle pour les différentes espèces:

- MP, SG et CP ont une pente correspondant à, respectivement,  $\text{RGR}=0.140$ ,  $0.130$ ,  $0.124$ , non significativement différente de celle de VU ( $\text{RGR}=0.190$ ),
- PP, CC, CS et NW, présentent une pente significativement plus faible que ces premières espèces (respectivement  $\text{RGR}=0.117$ ,  $0.115$ ,  $0.111$  et  $0.105$ ).

Sur cette période, la croissance au potentiel de la biomasse correspond donc à une croissance exponentielle, définie par deux paramètres : l'ordonnée à l'origine (la biomasse estimée 14 jours après semis,  $Bmpa_{14}$  qui peut être assimilé au poids de la plantule) et la pente (le taux de croissance relative, RGR). Pour cette gamme d'espèces, les paramètres  $Bmpa_{14j}$  et RGR ne sont pas corrélés. Le croisement de ces deux paramètres (Figure 4) permet d'identifier plusieurs stratégies d'installation qui conditionnent leur aptitude à rivaliser avec celle des adventices.

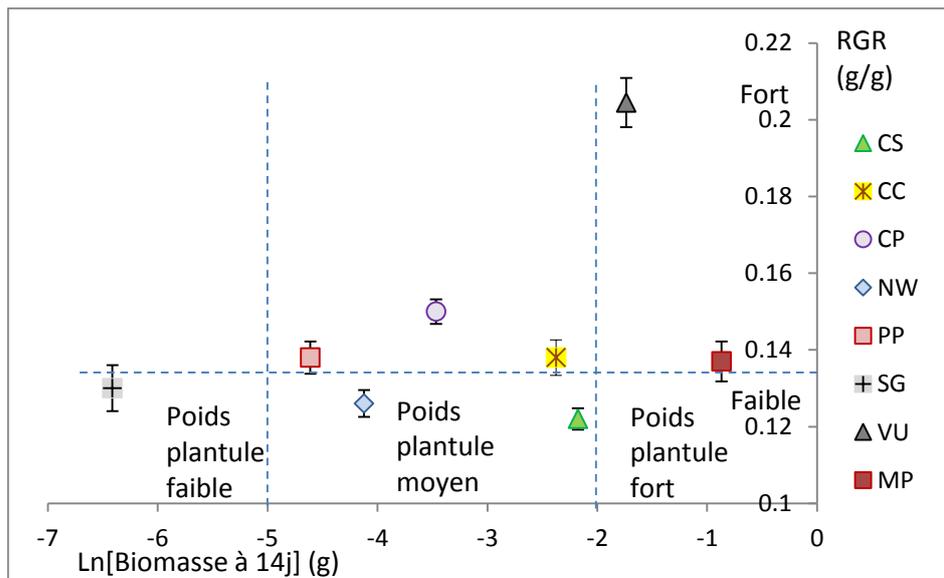


Figure 4 : Estimation du poids de la plantule et du RGR de la croissance en biomasse sur 7 semaines (Bm14j : Biomasse parties aérienne à 14 jours et RGR : taux de croissance relative).

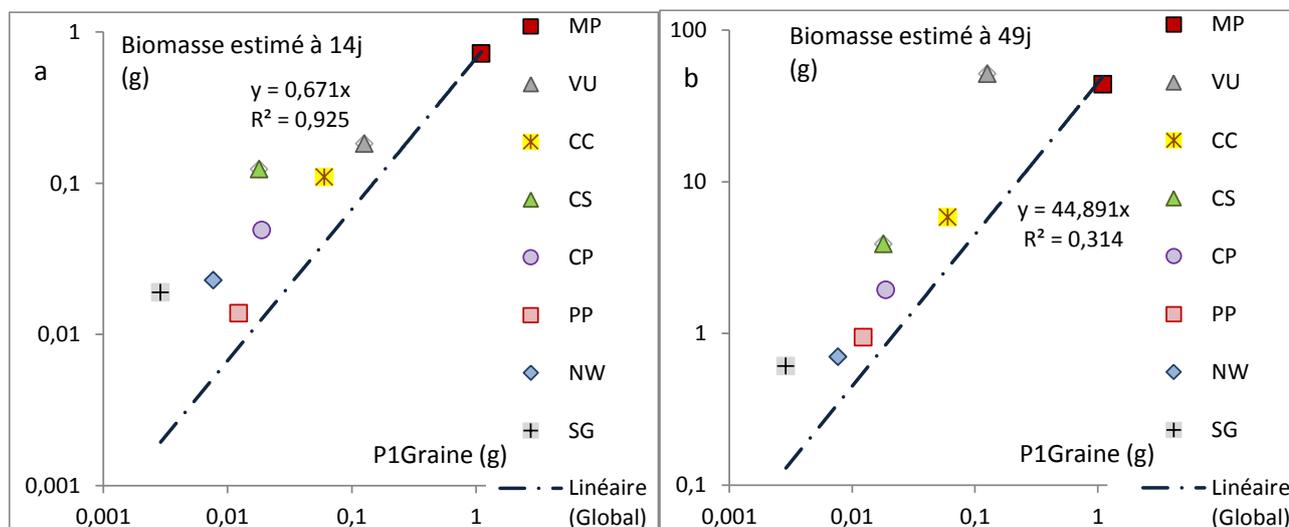
En l'absence d'ombrage on peut ainsi distinguer cinq stratégies :

- Les espèces présentant les plus forts potentiels de croissance (a priori les plus compétitives) combinent une Bmpa14 élevée à un RGR élevé, ce qui est le cas de VU, MP,
- Les espèces à faible potentiel (a priori les moins compétitives), combinent à l'inverse une Bmpa14 faible à un faible RGR, ce qui est le cas de NW,
- Des espèces à potentialités intermédiaires comme CP et CC, combinent une Bmpa14 moyenne avec un RGR intermédiaire,
- CS a un bon potentiel de croissance dès la levée avec une Bmpa14 relativement élevée, mais possédant un RGR faible,
- PP et SG ont une Bmpa14 faible à la levée ce qui leur confère un handicap au démarrage, mais elles possèdent néanmoins un RGR moyen ce qui peut permet un rattrapage à moyen terme.

Bien que des différences significatives de RGR aient été calculées, les écarts entre espèces sur ce paramètre restent limités (entre 0.10 et 0.19). Par contre, les variations sur le paramètre Bmpa14 sont très importantes. De ce fait, l'effet du taux de croissance relative ne doit pas être surestimé, car malgré les différences de taux de croissance relative entre espèces, il apparaît que la croissance résultante 49 jours après semis reste encore en partie déterminée par la biomasse 14 jours après levée (corrélation  $R^2=0.31$  pour les 8 espèces, et  $R^2=0.98$  si on exclut VU). Sur cette durée, seule la forte biomasse de VU reflète l'effet d'un fort taux de croissance relative.

La synthèse de Damour et al. (2015) souligne l'intérêt théorique du trait « poids de semence » par rapport à la stratégie d'installation d'une plante. Nous avons vérifié que la biomasse à 14 jours était très corrélée au poids de la semence (Figure 5a,  $r=0.98$ ). Une très forte corrélation est aussi trouvée pour la même durée par Turnbull et al. (2008), cette relation étant classique en écologie. Nos résultats sont donc conformes à leurs prédictions théoriques, dans le contexte de notre expérimentation.

Le RGR n'est quant à lui pas corrélé au poids de la semence ( $r=0,09$ ). Enfin, le poids de la plantule est aussi relié à la biomasse atteinte à 49 jours (Figure 5b).



Figures 5 : Relation entre poids de semence et la biomasse de la plantule (a), et la biomasse estimée à 49j (b).

### 1.3 Effet de l'ombrage

Nous avons réalisé une analyse globale regroupant l'ensemble des données des dynamiques de biomasse des cinq espèces montrant une réponse significative à au moins un des trois niveaux de luminosité. Comme précédemment nous avons analysé la croissance jusqu'à 49 jours après semis, en utilisant une covariable le temps, en prenant comme origine la date de la première observation, 14 jours après semis.

L'analyse de variance met en évidence (cf. Annexe 1):

- une normalité des résidus acceptable,
- comme attendu, un effet très hautement significatif de l'espèce et de l'interaction espèce\*temps,
- l'effet simple du niveau de lumière (lum) et l'interaction entre l'espèce (Sp) ne sont pas significatifs, ce qui indique que l'effet de la lumière n'a pas d'action directe ou d'interaction avec l'espèce de type additive,
- les interactions lum\*t et Sp\*lum\*t, sont très significatives, ce qui indique que la lumière interagit avec la variable t, y compris en interaction avec les espèces, en modifiant la pente d'action de la variable quantitative t,
- le  $R^2$  ajusté du modèle est de 0,96.

Sur cette période de la levée à 49 jours après semis, la dynamique de croissance des cinq espèces sensibles aux ombrages testés ne remet pas en cause la nature exponentielle de la croissance. Ceci correspond au schéma théorique de l'effet de la lumière sur la croissance, où l'ombrage réduit le RGR.

Cette expérimentation a montré que les réactions faces à l'ombrage sont très variées :

- CS est affectée plus fortement que les autres espèces puisqu'elle réagit dès le niveau d'ombrage le plus faible (62% de l'éclairement naturel), son RGR passant de 0,110 à 0,09,
- VU, et CC ne subissent une réduction de leurs RGR (qui passent respectivement de 0,190 à 0,170, et de 0,155 à 0,135) que pour le niveau d'ombrage maximum (38% de la lumière

naturelle). CC apparaît particulièrement adapté à l'ombrage : son RGR est le plus élevé à 62% de la lumière naturelle ; il diminue à nouveau lorsque la plante pousse en pleine lumière.

- CP subit une réduction du RGR (qui passe respectivement de 0.124 à 0.117) que pour le niveau d'ombrage maximum,
- SG est l'espèce la moins adaptée à l'ombrage : l'optimum de croissance (RGR le plus élevé) est obtenu lorsque la plante pousse en pleine lumière ; la croissance est réduite à 62L (le RGR passant de 0.138 à 0.127) et plus fortement encore à 38L (le RGR tombant à 0.117).

Dans les conditions d'ombrage évaluées, l'analyse simultanée des réponses des cinq espèces où nous avons constaté un effet dépressif montre que la limitation de la croissance après levée ne se fait qu'au travers d'une réduction du RGR. Cela permet de décrire la croissance au potentiel et en conditions limitantes de la même façon, avec une biomasse de la plantule à 14 jours qui peut être considérée comme insensible à l'ombrage, celui-ci n'affecte donc que le RGR. Ceci étant, les effets dépressifs de l'ombrage sont moins que proportionnel à la réduction de la ressource lumineuse.

#### 1.4 Limites de l'étude

Les conditions de croissance dans cette expérimentation étaient non limitantes pour l'eau et les éléments minéraux. Sur les 50 jours après semis, qu'a duré l'expérimentation, toutes les espèces évaluées ont produit moins de 25g de matière sèche, dont les besoins sont largement couverts par les 0.75 g d'azote et les 2 g de  $P_2O_5$  apportés sur l'espace affecté à chaque plante (0.25m<sup>2</sup>).

En ce qui concerne le niveau de rayonnement, pour les traitements sans ombrage, avec un rayonnement journalier moyen de 10.5 MJ/jour (cf. matériel et méthode), les conditions lumineuses sont restées favorables à l'expression des potentiels de croissance, même s'il n'est pas exclu que ceux-ci puissent être légèrement supérieurs au cours des mois de l'année où le rayonnement est le plus fort (environ 12.5 MJ/jour). Les dates de semis étant identiques, chaque espèce dispose à une date d'observation donnée de quantités de lumière disponibles identiques. Le biais lié aux variations journalières de rayonnement reste assez limité même si les toutes les observations n'ont pas pu être réalisées de façon totalement synchrone (du fait du volume d'observations). En ce qui concerne les ombrages provoqués, du fait qu'il existe des variations journalières parfois importantes du rayonnement solaire, les différents filets d'ombrage utilisés ne fournissent pas une intensité lumineuse constante, mais une proportion constante de la ressource lumineuse disponible par rapport à la situation de référence sans ombrage. Il apparaît donc que nous pouvons considérer que pour une même durée de croissance, toutes les plantes d'un même traitement expérimental correspondant à un même niveau d'ombrage ont bénéficié de la même quantité de rayonnement incident.

La portée des relations représentant la croissance au potentiel reste *a priori* limitée à la durée d'observation, qui a permis de définir ces paramètres. Néanmoins, pour CC et CP il ressort de l'analyse espèce par espèce que la croissance reste exponentielle jusqu'à respectivement 66 et 70 jours, ce qui permet d'utiliser la relation basée sur le RGR en condition optimale sur cette durée.

Une limite en termes de méthodologie, pour utiliser cette représentation de la croissance potentielle, provient de la nature destructive des mesures qui, malgré la sélection à la levée de plantes homogènes,

introduit une variabilité non maîtrisée entre individus. Le caractère destructif des mesures réalisées limite aussi le nombre d'individus observés par date, d'autant plus que nous avons pris l'option de conduire de front de l'évaluation des huit espèces. La variabilité résiduelle résultante et les faibles nombres d'individus par date d'observation (8 individus) limitent la précision d'estimation statistique du paramètre RGR et donc les capacités à mettre en évidence des différences entre espèces.

## 4.2 Croissance en surface foliaire et LAR des huit espèces évaluées

### 2.1 Croissance de la surface foliaire par espèce selon les différentes intensités lumineuses

La figure 6 présente l'évolution de la surface foliaire en fonction du temps. Comme précédemment, l'ordonnée est en échelle logarithmique. L'effet des différents niveaux de lumière n'apparaît pas très net pour la majorité des espèces, hormis pour l'espèce SG pour laquelle une réduction de l'intensité lumineuse réduit la croissance en surface, ce qui va dans le même sens que l'effet déjà relevé sur la biomasse. A l'inverse les espèces PP et NW dont les dynamiques de biomasses étaient pratiquement confondues pour les différents traitements lumineux, semblent exprimer des différences de surfaces en fonction de l'intensité lumineuse, en particulier avec de plus fortes surfaces pour la plus faible intensité lumineuse 38%L.

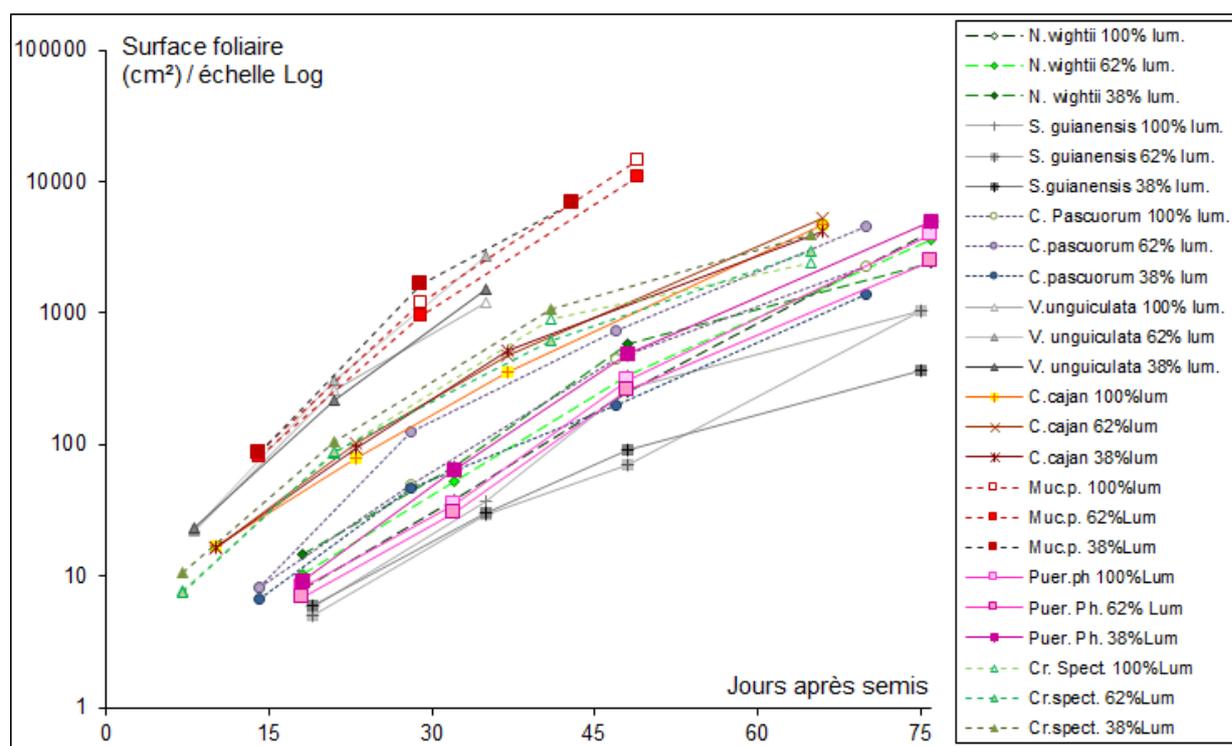


Figure 6 : Dynamique de croissance en surface des 8 espèces étudiées sous trois niveaux d'ombrages

L'analyse ANCOVA de la variable  $\ln[\text{Surface}]$ , avec en variable explicative le bloc, les niveaux de lumière et en covariable le temps permet de mettre en évidence à la fois les effets des niveaux de lumière, et la linéarité de la relation entre le temps et le logarithme de la surface (tableau 2).

Pour PP, NW, et MP, il apparaît que leur surface est plus importante sous l'effet du traitement 38L, la plus forte réduction de la ressource lumineuse, mais cet effet ne se traduit que par un accroissement de l'ordonnée à l'origine sur le traitement par rapport à 62L et 100L, sans modification de la pente de la

droite. Ces trois espèces exprimant cette réponse positive de la surface ne répondaient pas négativement à l'ombrage sur la biomasse. L'ombrage induit donc une augmentation de la surface à biomasse constante, ce qui signifie une diminution de la proportion de tige dans la biomasse aérienne et/ou une augmentation de la surface spécifique des feuilles (SLA).

CP ne présente pas d'effet négatif de l'ombrage sur la dynamique de croissance en surface, alors que parallèlement l'ombrage a un effet dépressif sur la croissance en biomasse de cette espèce. De la même manière, on s'attend ici à un effet de l'ombrage sur la proportion de tiges et ou sur la SLA.

Pour CC, la normalité des résidus pose des problèmes et ne permet pas une analyse complète de la dynamique de croissance en surface. Néanmoins, l'analyse de la surface 47 jours après semis révèle l'absence d'effet de l'ombrage sur la surface à cette date, alors que par ailleurs cette espèce présentait un effet dépressif de l'ombrage sur la croissance en biomasse, mais sans réduction du RGR (simple décalage vers le haut de la courbe de la dynamique de la surface). Cette espèce a un comportement semblable à celui de CP.

SG présente une réduction de la surface foliaire avec la réduction d'intensité lumineuse. Cette réduction de surface foliaire s'accompagne d'une réduction de la biomasse. SG réagit à la réduction de l'intensité lumineuse en faisant plus de tiges (la plante s'élève).

Pour VU, malgré une normalité problématique qui ne permet pas une analyse complète de la dynamique de croissance en surface, il ressort que 35 jours après semis, la surface foliaire est significativement inférieure sur le traitement 38L par rapport aux intensités 62L et 100%L. Cette espèce réagit de la même manière que la précédente.

Pour mieux analyser ces différences de réponses en surface, de façon moins dépendante de la réponse en biomasse, il apparaît plus judicieux d'analyser le LAR, ratio de la surface sur la biomasse, correspondant à la quantité de surface foliaire par gramme de biomasse des parties aériennes.

## 2.2 Dynamique de réponse de la variable LAR

### *a) Analyse par espèce de l'effet de l'intensité lumineuse sur le LAR des 8 PDS jusqu'à 49 jours*

L'analyse du LAR ( $LAR_{(t)} = Sfol_{(t)} / Bms_{(t)} = LWR_{(t)} * SLA_{(t)}$ ) permet d'évaluer la réponse de chaque espèce en surface par unité de biomasse, son accroissement suppose une augmentation de la proportion de biomasse allouée aux feuilles (LWR) et/ou l'accroissement de la surface des feuilles par unité de biomasse (SLA).

Nous cherchons donc à analyser l'effet de l'espèce sur la réponse de la variable LAR aux différents ombrages évalués, en tenant compte de l'effet de la variable temps, mais aussi des éventuelles interactions existant entre ces facteurs.

L'Ancovar sur la réponse du LAR (variable expliquée) aux conditions de niveau de luminosité (Lum, variable qualitative), de l'espèce (Sp, variable qualitative), du bloc (Bl) et du temps (t variable quantitative) met en évidence :

- Une normalité et une structure des résidus satisfaisantes,
- Que l'effet espèce est très significatif, et représente 55% de la variabilité expliquée,

- Que l'effet du niveau de luminosité est très significatif, mais il existe aussi une interaction Sp\*Lum significative, ce qui signifie que la réponse à la lumière est différente selon l'espèce,
- Enfin, il existe un effet très significatif du temps, auquel s'ajoute une interaction avec le temps Sp\*t, qui représente une faible part de la variabilité expliquée, correspondant à des spécificités de réponse des espèces en fonction du temps,
- L'effet bloc et l'interaction SP\*DAS\*Lum ne sont pas significatifs (cf. Annexe 2).

L'analyse de la réponse du LAR aux différents ombrages au travers du rapport LARs/LAR100L exprime la plasticité entre le LAR pour un niveau de lumière donné et le LAR sans ombrage. L'analyse de la réponse au niveau 62L montre que ce rapport et sa valeur à 100L ne sont pas corrélés ( $R^2=0.005$ ), ce qui peut provenir du fait qu'une partie des espèces ne réponde que très peu en LAR à cet ombrage (par exemple PP et CS). Par contre, le rapport LAR38L/LAR100L apparait corrélé à la valeur sans ombrage (corrélation=0,69, cf. Figure 7), ce qui signifie en premier lieu que les espèces ayant un LAR faible en l'absence d'ombrage ont tendance à avoir de faibles réponses du LAR au traitement 38L. A l'inverse les espèces comme PP et NW qui ont de fortes valeurs de LAR en plein soleil ont fortement augmenté leur LAR à 38L. Pour autant, de fortes réponses sont aussi possibles pour des valeurs intermédiaires de LAR100, comme pour MP et CC.

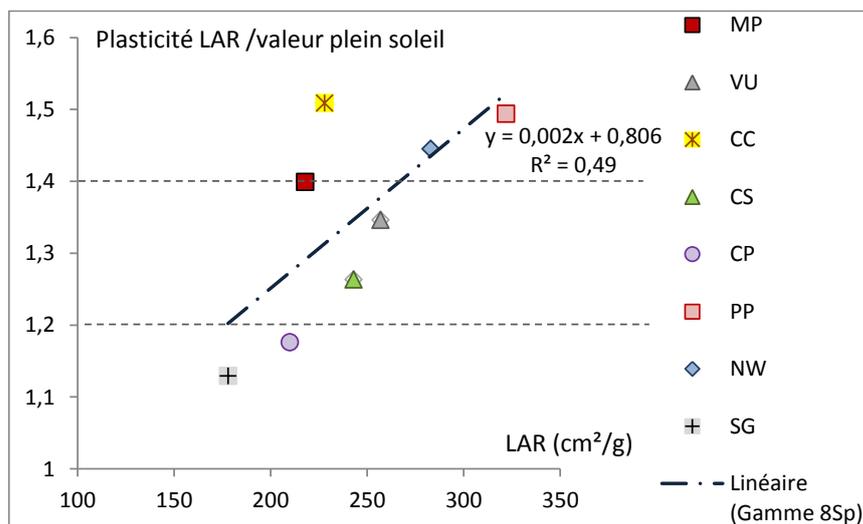


Figure 7 : Relation entre LAR100 et le rapport LAR38L/LAR100L en fonction de l'ombrage.

De façon similaire, l'analyse de variance des valeurs de LAR à la dernière observation, en fonction de l'espèce et de l'intensité lumineuse met en évidence, un effet espèce très hautement significatif, un effet niveau de lumière et une interaction entre ces deux facteurs très hautement significatifs, un  $R^2$  de 81,5%. Cette analyse permet d'obtenir une estimation des différentes valeurs de LAR des espèces à cette date pour les trois niveaux d'ombrage (cf. tableau 3).

Tableau 3: Valeur estimée du LAR en fonction de l'espèce et de l'intensité lumineuse

Espèces	LAR moyen	Réponse 100/62/38	Valeur hors ombrage et réponse à l'ombrage
NW	271A	176/275/338	Fort LAR hors ombrage et forte réponse à l'ombrage
PP	285A	221/286/329	
MP	267A	221/274/308	
CS	258 AB	233/261/279	
VU	218 BC	181/224/250	LAR moyen hors ombrage mais plasticité importante à l'ombrage
CC	198 C	154/204/235	
SG	196 CD	166/201/222	
CP	170 D	170/170/170	Capacité d'interception faible hors ombrage, pas de réponse à l'ombrage

*b) Réponse des composantes LWR et SLA du LAR à l'intensité lumineuse et résultantes sur LAR*

Si la règle générale est que LAR croît en réponse à l'ombrage, il existe néanmoins de très larges variations de réponse en fonction de l'espèce et du niveau de ressource lumineuse. Pour appréhender de façon plus précise ce qui sous-tend cette diversité de réponses, il apparaît nécessaire d'explicitier ces réponses en les décomposant sur les deux composantes du LAR que constitue le LWR (ratio de biomasse foliaire/biomasse totale des parties aérienne) et le SLA (surface spécifique des feuilles).

*Variation de LWR en fonction de l'intensité lumineuse*

L'analyse de variance sur le LWR montre un effet espèce et un effet luminosité très significatifs, ainsi qu'une interaction significative entre ces deux facteurs (cf. Figure 8a). L'interprétation de l'interaction SP\*lumière, est à relier à l'absence de réponse sur le LWR pour CC et CS (confirmé par une anova ne comprenant que ces deux espèces) alors que pour les autres espèces, la valeur du LAR traduit l'effet de l'espèce auquel s'ajoute un accroissement linéaire du LWR avec l'intensité lumineuse indépendamment de l'espèce.

*Variation de SLA en fonction de l'intensité lumineuse*

L'analyse de variance sur le SLA montre des effets espèce, luminosité et une interaction entre ces deux facteurs très significatifs. L'analyse graphique de la réponse du SLA montre que pour toutes les espèces sauf CP, le SLA croît quand l'ombrage augmente (Figure 8b). Cette réponse est linéaire.

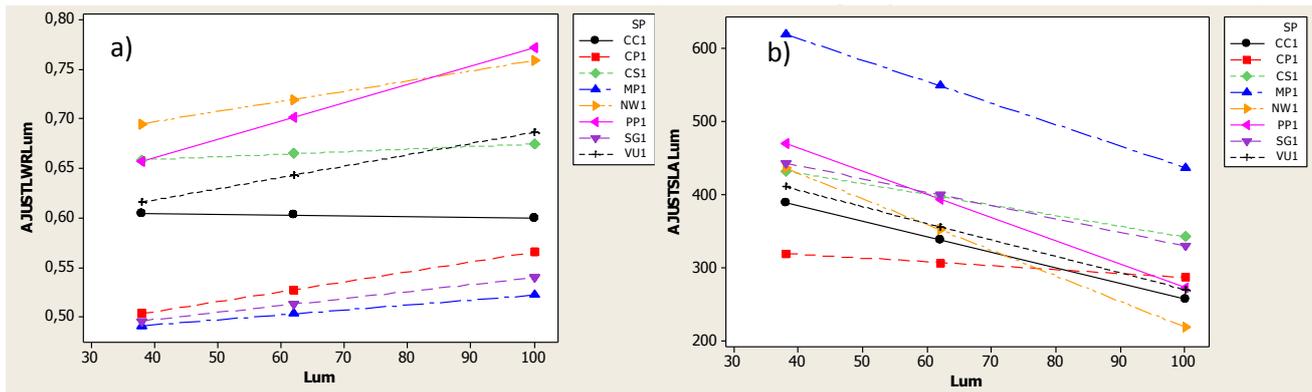


Figure 8. Réponse de LWR (a) et SLA (b) estimée par le modèle statistique

### c) Résultante sur la réponse du LAR

Sous l'effet d'une réduction de l'intensité lumineuse LWR et SLA varient donc en sens contraire (corrélation négative significative entre SLA et LWR  $R^2=-0,33$ ), ce qui a des effets opposés sur la réponse du LAR :

- LWR décroît, ce qui correspond à une réduction de la proportion de feuilles sous l'effet de l'ombrage et donc tend à réduire les surfaces d'interception pour une même biomasse aérienne,
- au contraire, SLA croît, ce qui tend à accroître la surface des feuilles, pour une même biomasse aérienne.

Cette diversité des réponses sur le LAR des espèces à un ombrage croissant s'explique la coexistence de deux stratégies de réponse des plantes à l'ombrage :

- un plus fort investissement dans les tiges correspondant à une baisse du LWR (qui vise un évitement de l'ombrage) et/ou
- un plus fort investissement dans les surfaces d'interception qui se traduit par un accroissement du SLA, qui semble assez antinomiques.

Différents compromis semblent être adoptés entre ces stratégies de réponse à l'ombrage en jouant sur les traits LWR et SLA (cf. Tableau 4):

- pas de compromis apparent avec une baisse de LWR (qui reste modeste) et un fort accroissement de SLA, stratégie typique des lianes PP, NW et MP, mais correspondant aussi à VU qui a un port érigé, mais verse sous fort ombrage,
- Dans les situations où LWR est déjà faible en pleine lumière (en général espèces érigées), il n'y a pas de baisse supplémentaire de LWR et les adaptations à l'ombrage se font exclusivement sur le SLA, comme pour CC,
- SG ou CP réalisent un compromis différent, avec une baisse de LWR (*a priori* investir plus fortement dans les tiges) et une réponse moindre sur le SLA, dont il résulte une réponse limitée du LAR à l'ombrage.

Dans la pratique, le LAR est beaucoup plus fortement corrélé avec la composante SLA ( $R^2=0.66$ ) qu'avec la composante LWR ( $R^2=0.44$ ).

Tableau 4. Synthèse de la réponse des composantes LWR et SLA des 8 espèces évaluées

Réponse du SLA	Réponse du LWR	
Accroissement avec un ombrage croissant	Pas de réponse à l'ombrage sur 100L à 38L	Réduction du LMR en réponse à l'ombrage sur 100L à 38L
Faible augmentation	CS = Faible réponse LAR à l'ombrage	CP = Pas de réponse LAR à l'ombrage
Forte augmentation	CC = Forte réponse LAR à l'ombrage	VU, SG, NW, PP, MP = Bonne réponse LAR à l'ombrage

La plus forte influence des variations du SLA sur le LAR, par rapport à celles du LWR est une règle observée sur des études en écologie reposant sur une large gamme d'espèces (Wright & Westoby, 2000).

D'une façon générale, il apparaît :

- que les espèces à forte LWR et qui ont une réponse importante en SLA maintiennent leur capacité d'interception,
- les espèces qui ont un LWR moyen ou bas, ce qui est le cas d'une majorité des espèces à port érigée, répondent à l'ombrage en privilégiant la fabrication de tiges au détriment de l'augmentation de la surface foliaire (stratégie d'évitement).

Pour nos huit espèces, les comportements de réponse à l'ombrage sont résumés dans le tableau ci-après (tableau 5).

Tableau 5 : relation entre caractéristique de l'espèce LWR et SLA et capacités de réponse à l'ombrage sur LAR

Valeur SLA Réponse du SLA à un ombrage → <b>résultante LAR</b>	Faible SLA	SLA moyen			SLA forts
	Réponse faible et seulement à 38L = CP	Faible réponse SLA à l'ombrage = CS	Forte réponse SLA à forts ombrage = VU & NW	Forte réponse dès 62L = PP, CS et SG	+ réponse ombrage moyen = MP
LWR/espèce et réponse LWR	Potentiel et/ou faible réponse LAR à l'ombrage	Potentiel d'interception limité et faible réponse ou Potentiel faible mais bonne réponses LAR à l'ombrage			Forte potentialité d'interception lumineuse et bonne adaptation globale/LAR à l'ombrage
LWR élevé NW, PP, CS		CS <b>LAR moyen et faible réponse</b>	NW <b>LAR élevé et bonne réponse à l'ombrage</b>	PP <b>LAR élevée et très bonne réponse/ombrage</b>	<b>(LAR élevé)</b>
LWR moyen VU, CC	<b>(LAR faible)</b>		VU <b>LAR moyen et réponse moyenne ombrage</b>	CC <b>LAR moyen mais forte réponse/ombrage</b>	
LWR faible CP, MP, SG	CP → <b>pas de réponse LAR</b>			SG <b>LAR faible mais forte réponse à l'ombrage</b>	MP, <b>LAR moyen mais forte réponse ombrage</b>
Espèces à faible réponse morphologiques = inadaptation ou autres adaptations?			Espèces érigées à forte réponse d'évitement SLA fort et/ou LMR		Lianes forte réponse Evitement&tolérance

### c) Conclusion sur la réponse de la surface foliaire et du LAR

Les espèces ayant la plus forte réponse du LAR correspondent aux cas où les deux ombrages évalués n'ont pas eu d'effet dépressif sur la croissance en biomasse. A l'inverse, les espèces qui ont montré les plus faibles capacités de réponse sur le LAR correspondent aux espèces où les ombrages ont eu les plus forts effets dépressifs sur la croissance en biomasse.

Après avoir étudié la réponse à l'ombrage de la vitesse de croissance (RGR), puis celle du LAR, croisons ces deux variables. En effet, elles sont intimement liées dans les plantes : si celles-ci font des feuilles c'est pour faire de la photosynthèse, moteur de la croissance.

### **4.3 Relation entre vitesse de croissance en biomasse et réponse du LAR**

Comme nous l'avons vu précédemment, pour une espèce donnée, les réponses du LAR correspondent à des adaptations morphologiques pour accroître les capacités d'interception de la plante afin de compenser totalement ou en partie une baisse du flux de lumière.

L'effet de la réponse du LAR à des intensités lumineuses limitantes sur le RGR se fait au travers de la relation qui lie interception/assimilation nette et taux de croissance relative, pour une variété  $i$ , et une intensité lumineuse  $s$ :

$$\begin{aligned} \text{RGR}_{is} &= \text{NAR}_{is} * \text{LAR}_{is} \quad \text{avec } \text{NAR}_{is} = \text{RUE}_{is} * \text{PAR}_i \\ &= \text{RUE}_{is} * \text{PAR}_i * \text{LAR}_{is}, \end{aligned} \quad (3)$$

où  $\text{NAR}_{is}$  est le taux d'assimilation nette ( $\text{g/m}^2$ ),  $\text{RUE}_{is}$  l'efficacité photosynthétique,  $\text{PAR}_i$  le rayonnement intercepté.

Selon les réponses des espèces sur le LAR sous l'effet d'intensité lumineuses limitantes, les conséquences en terme d'assimilation nette et au final sur la croissance en biomasse et en surface peuvent être très différentes :

- si il y a aucune réponse du LAR en réponse à un flux de lumière réduit, cela induit une réduction de l'assimilation nette proportionnelle à la baisse de ressource, ce qui entraîne une baisse directement proportionnelle de la croissance en biomasse et en surface (surface proportionnelle à la biomasse car  $\text{LAR}=\text{cte}$ ), le comportement de SG et CP s'approche de ce cas,
- une forte réponse de LAR permet de maintenir (dans le meilleur des cas) de l'assimilation nette, ce qui permet de maintenir une croissance en biomasse et en surface au potentiel, ce qui est observé par exemple pour NW, PP, CC, MP,
- dans les cas intermédiaires, la réponse du LAR en réponse à l'ombrage permet de minimiser l'effet de la réduction ressource lumineuse sur l'assimilation nette, et malgré un effet plus ou moins sensible sur la biomasse, la surface foliaire est peu ou pas affectée (VU et CS).

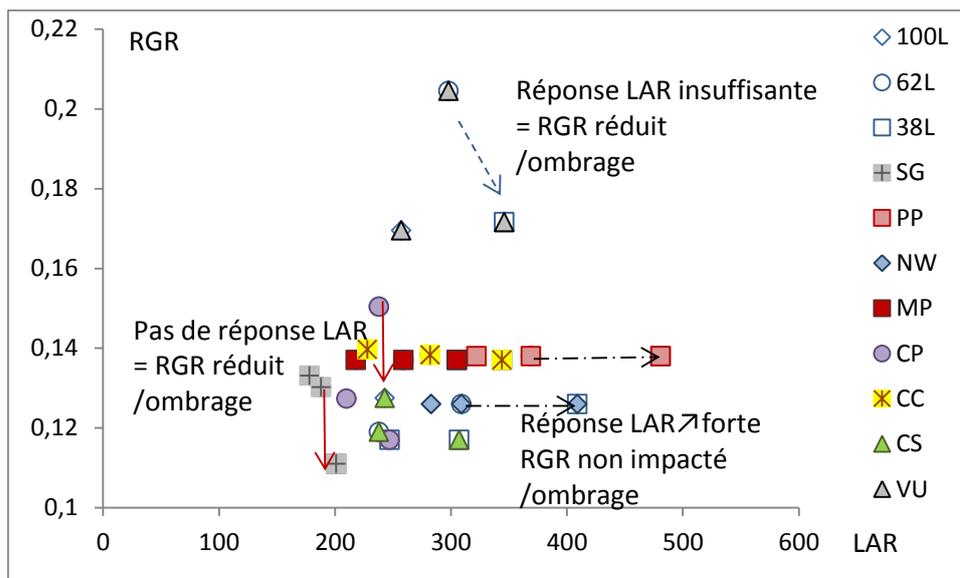


Figure 9 : Evolution du LAR et RGR pour les différentes espèces

#### 4.4 Conclusion : typologie des stratégies d'utilisation de la lumière des espèces évaluées

L'analyse qui précède permet de proposer un schéma général d'interprétation de la réponse des différentes espèces (Figure 9).

Cette typologie (tableau 6) combine :

- le potentiel de croissance en conditions optimales (rappel : ces conditions optimales ne correspondent pas forcément à 100L ; pour certaines espèces le RGR max est atteint pour la valeur intermédiaire d'ombrage), combinant RGRmax et Bmpa14 le poids de plantule.
- Le LAR et sa plasticité par rapport à l'ombrage, auquel nous avons ajouté le port (érigé ou liane).

Tableau 6: Typologie des espèces en potentiel de croissance et capacité de réponse à l'ombrage

	Réponse à l'ombrage/port				
	LAR	Fort	Moyen	Faible	
	LAR38L /LAR100L	≥1.4	1.4 < 1.2	<1.2	
	Port	Liane	Érigées	Erigé ou liane	
Potentiel de croissance combinant biomasse de la plantule et vitesse de croissance relative en biomasse	RGR max Fort	Bmpa14 fort	MP, (Stratégie 1)	VU (Stratégie 1)	
		Bmpa moyen	PP (Stratégie 3)	CC (Stratégie 2)	CP (Stratégie 2)
	RGR max faible	Bmpa14 moyen	NW (Stratégie 3)	CS (Stratégie 4)	
		Bmpa faible			SG (Stratégie 4)

Les espèces soulignées sont celles retenues pour une caractérisation plus précise dans la partie suivante

Nous proposons de classer les huit espèces étudiées en quatre types de stratégies d'adaptation à l'ombrage :

**Stratégie 1 :** Espèces à très forte biomasse au stade plantule et fort taux de croissance, ayant par ailleurs de bonnes capacités d'adaptation leur permettant de garder une croissance active à l'ombre.

**Stratégie 2 :** Espèces avec une biomasse moyenne au stade plantule, provenant d'un poids de semence élevé et/ou d'une germination rapide, combinée à un fort taux de croissance : ces espèces ont un bon potentiel de croissance à court terme, leur capacité d'adaptation est moyenne, mais suffisante pour garder une vitesse de croissance correcte à l'ombre.

**Stratégie 3 :** Espèces avec une biomasse moyenne au stade plantule, un taux de croissance moyen voire modeste, c'est essentiellement leur capacité d'adaptation à l'ombrage et leur caractère grimpant qui leur confère une bonne capacité à s'implanter dans une large gamme d'éclairement.

**Stratégie 4 :** Espèces à faible biomasse au stade plantule et un faible taux de croissance, ayant une capacité d'adaptation du LAR limitée. Mais leur RGR est néanmoins peu impacté par de forts ombrages, ce qui leur confère des capacités à croître modestement en conditions de limitation de la ressource lumineuse.

Par rapport aux connaissances en écologie sur le comportement des plantes face à l'ombrage (chapitre 1), ces quatre stratégies correspondent :

- Pour la stratégie deux à la catégorie « shade avoidance »,
- Pour les stratégies trois et quatre à la catégorie « shade tolérance ».
- Pour la stratégie une est intermédiaire entre ces deux pôles.

Par rapport à la problématique générale de cette thèse qui est la conception de systèmes bananiers consommant moins d'herbicide, il semble que les plantes ayant la stratégie 1 soient les meilleures candidates par rapport au service écosystémique de régulation des adventices. Cependant leur vigueur excessive les rend difficiles à contrôler, ce qui peut poser problème pour les interventions culturales. C'est le cas particulièrement de MP, liane grimpante qui, si elle n'est pas contrôlée, peut recouvrir le bananier.

Dans un deuxième choix, les plantes de la stratégie 2 sont intéressantes car elles conservent un très bon potentiel de croissance, même si elles sont moins adaptées à l'ombrage que les précédentes. Le risque pour ces espèces en bananeraie est qu'elles ne survivent pas à la période de plus fort ombrage sous la bananeraie (période de floraison).

Les plantes de la stratégie 3, sont également intéressantes pour les raisons inverse de la stratégie 2 : elles produisent moins de biomasse mais sont bien adaptées à l'ombrage.

Les plantes de la stratégie 4 sont moins intéressantes.

Ces résultats suggèrent que pour choisir de nouvelles espèces, il suffit d'évaluer la réponse des traits RGR et LAR à au moins deux niveaux d'ombrage 40% et 60%. Cependant, cette approche ne suffit pas, en effet ce premier tri assez grossier appelle une meilleure connaissance de la dynamique de croissance des plantes à l'ombrage afin d'affiner les choix des compromis à faire. Cela rend nécessaire la construction d'un modèle de croissance en condition de ressource lumineuse limitante. C'est l'objet de la partie qui suit. Par ailleurs, il est également nécessaire d'évaluer le comportement de ces plantes en peuplement.



### **Chapitre 3 : Proposition d'un modèle de croissance et test du comportement de trois espèces en peuplement monospécifique.**

## Introduction

L'objet de ce chapitre est de proposer un modèle de croissance des plantes de services capable de représenter i) les potentialités de croissance de chaque espèce en plante isolée, et ii) leurs performances en peuplement où l'ombrage mutuel impose un partage de la ressource lumineuse entre plantes.

Afin de déterminer les valeurs de RUE, nous avons mis en place une expérimentation comparable à celle que nous avons détaillée dans le chapitre 2, mais ne portant que sur trois espèces parmi les huit. Cette sélection de plantes aux traits contrastés comprend : *Neonotonia wightii*, *Centrosema pascuorum* et *Stylosanthes guianensis*. Un couvert implanté en bananeraie peut être exposé à un ombrage de 0 à 90%, en fonction du développement du bananier. Nous avons donc réalisé la caractérisation de ces trois espèces en reprenant la gamme d'ombrage déjà explorée précédemment que nous avons complétée par deux niveaux d'ombrage supplémentaires pour couvrir un gradient allant jusqu'à 90%. Comme précédemment, nous avons réalisé la caractérisation en plante isolée, en conditions non limitantes (disponibilité en eau et éléments minéraux).

Nous proposons un modèle de fonctionnement de peuplements végétaux monospécifiques, basé sur un paramétrage issu de nos études en plantes isolées. Il s'agit également de tester la validité de ce modèle notamment pendant la phase d'installation. Ce modèle permettra de comparer les capacités de couverture des espèces candidates et d'identifier les leviers de gestion permettant de maximiser le service attendu.

Ce chapitre est structuré en deux parties :

- Dans un premier temps, les connaissances complémentaires obtenues sur la réponse de la morphologie de ces espèces s'ajoutent à celles déjà acquises sur leurs stratégies d'adaptation pour leur surface foliaire au niveau de lumière disponible. Les différences de dynamiques de croissances morphologiques et en biomasse entre ces espèces sont sous tendues par des différences de capacités de conversion de l'énergie lumineuse qui peuvent être évaluées par l'analyse de leur activité photosynthétique nette. Pour cela, nous proposons d'évaluer l'efficacité photosynthétique nette de ces espèces en reliant l'interception lumineuse (estimée en utilisant la loi de Beer-Lambert) à l'accroissement de biomasse (Monteith, 1977) et ce à chacun des ombrages testés. Cela nous permettra de connaître la capacité de réponse à l'ombrage aussi bien sur des traits morphologiques que pour la RUE, trait physiologique majeur de l'accroissement de biomasse de la plante.
- Dans un deuxième temps, disposant de connaissances suffisantes pour représenter la croissance individuelle pour une large gamme de ressource lumineuse, nous nous proposons de réaliser un modèle de fonctionnement de ces espèces en plante individuelle pouvant aussi bien représenter le fonctionnement d'une plante isolée que celui d'une plante moyenne dans un peuplement monospécifique. Nous considérons qu'en peuplement les plantes fonctionnent de la même façon et que c'est uniquement le partage de la ressource lumineuse entre plantes qu'il convient de prendre en compte sous la forme d'un ombrage mutuel entre plantes voisines. La confrontation de ce modèle à des données expérimentales indépendantes issues d'une

deuxième expérimentation doit permettre une démarche de validation de ce modèle sur des observations en plantes isolées et en couvert monospécifique.

## **1. Etude expérimentale de la réponse de la RUE à cinq niveaux d'ombrage.**

### **1.1. Matériel et méthodes**

Pour cette expérimentation, réalisée en 2012, nous nous sommes placés dans des conditions comparables à celles de l'expérimentation précédente (évaluation en plantes isolées en 2011), sur la même parcelle, avec une conduite agronomique et des traitements d'ombrage réalisés de la même manière.

#### **a) Ombrages évalués**

Concernant l'ombrage, nous avons ajouté des niveaux d'ombrage en superposant plusieurs filets. Les niveaux d'ombages générés sont les suivants :

- 0% d'ombrage/pleine lumière (100L),
- 38% d'ombrage, soit 66% de la pleine lumière (62L),
- 62% d'ombrage, soit 38% de la pleine lumière (38L),
- 81% d'ombrage, soit 19% de la pleine lumière (19L),
- 89% d'ombrage, soit 11% de la pleine lumière (11L).

Deux répétitions ont été réalisées pour chacun de ces niveaux d'ombrage, dans deux blocs distincts.

#### **b) Matériel végétal utilisé**

Dans la liste des huit espèces étudiées précédemment, nous avons retenu trois espèces aux traits contrastés : *Neonotonia wightii* var *cooper* (NW), une liane qui répond bien à l'ombrage, *Centrosoma pascuorum* (CP) plante semi érigée intéressante pour son potentiel de croissance élevé et *Stylosanthes guianensis* (SG) plante érigée dont la stratégie de réponse à l'ombrage est différente.

Les plants ont été obtenus par un semis en serre le 30 mars 2012 dans des alvéoles sur substrat de culture (plusieurs graines par alvéoles). Les plantules ont ensuite été éclaircies après levée, en conservant le plant le plus grand pour chaque alvéole, ce qui permet de constituer des lots très homogènes. Les plants ont été installés au champ 19 jours après semis, à une distance de 50 x 35cm. Par la suite, le prélèvement de 4 plantes à chaque date d'observation a permis d'accroître la distance entre les plantes, ce qui évite qu'elles ne subissent un effet de concurrence mutuel entre voisines.

Un paillage plastique a été posé pour éviter l'émergence d'adventices et éviter des problèmes de concurrence pour la nutrition et/ou la lumière que cela pourrait poser. Avant pose du paillage un engrais organique « Humobio » a été apporté à une dose assurant un apport de 90 kg N.ha<sup>-1</sup> et de 60 kg de P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>.ha<sup>-1</sup>.

c) Prélèvement de plantes et variables mesurées

Une première observation a été réalisée après reprise des plantes après plantation, suivie de deux ou trois mesures destructives sur quatre à huit plantes par traitement expérimental et par date :

- *Stylosanthes guianensis* (SG), observations à 41, 56, 76, 105 jours après semis,
- *Centrosema pascuorum* (CP), observations à 30, 45, 65, 84 jours après semis,
- *Neonotonia wightii* (NW), observations à 35, 61, 84 jours après semis.

Comme précédemment, les durées d'observations plus courtes sur CP et NW s'expliquent par l'impossibilité de les maintenir en plante isolée sans influence des plantes voisines du fait de leur port en liane et de l'importante envergure atteinte à 80 jours (supérieure à 1m).

Les variables mesurées sur les plantes prélevées sont les mêmes que dans l'expérimentation précédente. Ont été ajoutées dans cette expérience :

- La hauteur de la plante (hauteur de la feuille fonctionnelle la plus haute),
- L'envergure, correspondant au diamètre du volume occupé par les feuilles pour les plantes érigées, ou à la distance des extrémités des tiges (voir ci-après).

Pour la mesure de l'envergure et du volume occupé par plante, nous avons assimilé la forme des plantes à un cylindre défini par sa hauteur et son diamètre, ce dernier correspondant à l'envergure de la plante (Figure 1). Cette mesure permet de prendre en compte l'espace colonisé par les plantes ces espèces ayant un port rampant (NW et CP) ou une envergure supérieure à la hauteur (SG). Pour quantifier la surface foliaire de la plante par rapport à la surface occupée, nous avons calculé par plante isolée le ratio Surface foliaire de la plante sur la surface du disque correspondant à la surface au sol correspondant à la base du cylindre occupé par la plante (SurfSol, cf. Figure 1).

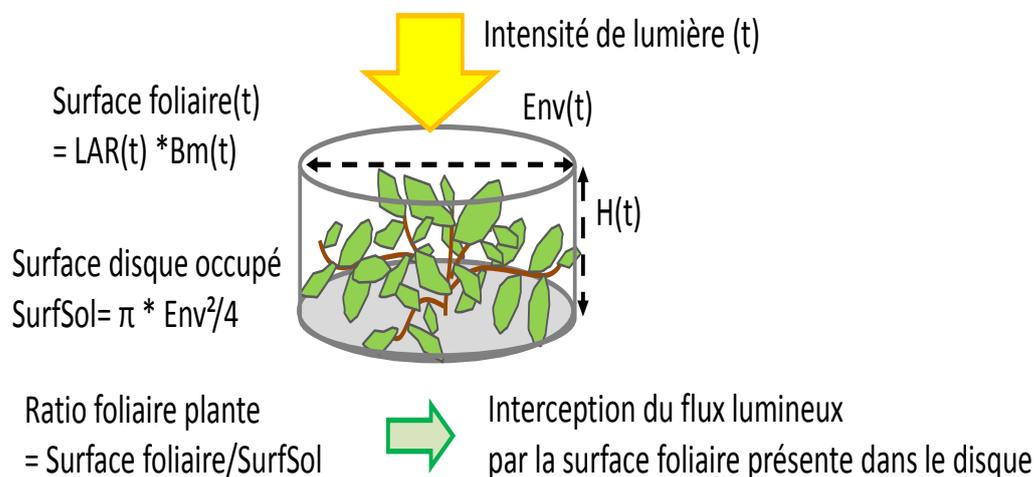


Figure 1 : Approche de l'espace occupé par plante et de sa surface foliaire

d) Réponses des traits morphologiques à l'ombrage : relations avec la biomasse

*Envergure et hauteur*

Comme cela a été montré lors de l'étude de l'effet de l'ombrage à l'échelle de l'individu pour des adventices soumises à différents contextes d'ombrage (Munier-Jolain et al, 2014), l'envergure (Env) et la hauteur (H) des plantes sont reliées à leur biomasse (Bm) par des relations puissances :

$$H = \alpha Bm^\beta, \text{ et } Env = \alpha' Bm^{\beta'} \quad (1)$$

La valeur des paramètres de cette relation est modifiée par le niveau d'ombrage. Cette relation sera étudiée grâce à une transformation en logarithme permettant sa linéarisation:

$$\ln(H) = \ln(\alpha) + \beta \ln(Bm) \quad (2)$$

$$\ln(Env) = \ln(\alpha') + \beta' \ln(Bm) \quad (3)$$

Ces relations ont été calibrées pour chaque espèce et chaque niveau d'ombrage. .

Leaf Area Ratio (LAR).

Pour le LAR, nous avons adopté une relation directe de la forme :

$$LAR = a + b \ln(Bm) \quad (4)$$

en déterminant par régression a et b pour chaque espèce et chaque intensité lumineuse.

Radiation Use Efficiency (RUE)

Nous proposons d'utiliser le ratio surface foliaire/surface occupée au sol de la plante (LAIp, équivalent d'un indice foliaire pour un couvert) pour estimer l'interception lumineuse (Figure 1) par la loi de Beer-Lambert. Cela implique que nous considérons que tout se passe comme si les feuilles étaient réparties aléatoirement dans le cylindre occupé par la plante et que la lumière interceptée correspond à l'interception d'un flux vertical entrant par la section de ce cylindre.

Le ratio surface foliaire/surface occupée ( $m^2/m^2$ ) s'écrit en fonction de l'envergure du disque occupé :

$$LAIp = LAR(t) * Bm(t) / (\pi * Env^2 / 4) \quad (5)$$

L'interception du flux lumineux par les feuilles décrite par la loi de Beer-Lambert s'écrit alors :

$$PARI(MJ) = \epsilon_i PAR_0 = \epsilon_i \max * [1 - \exp(-k * LAIp)] * SurfSol * PAR_0 \quad (6)$$

PARo et PARI respectivement le rayonnement journalier incident et intercepté,  $\epsilon_{\max}$ , taux d'interception maximal pour un indice foliaire infini est considéré égal à 1, k le coefficient d'extinction du feuillage. La valeur de k retenue pour les trois espèces testées est de 0.90, correspondant au K de l'*Arachis pintoï* qui est une autre légumineuse rampante (Fisher et Cruz, 1994).

Selon la relation établie par Monteith (1977), l'accroissement en biomasse (dBm) est proportionnel à la lumière interceptée par la plante (PARI) :

$$dBm = RUE * PARI * dt \quad (7)$$

Avec RUE l'efficacité photosynthétique nette de conversion de la lumière en biomasse.

La valeur de la RUE peut être estimée, pour une plante isolée, par la relation reliant le gain de biomasse d'une plante sur une durée d et avec l'accumulation du rayonnement intercepté chaque jour par sa surface foliaire :

$$\sum_j^d \Delta Bm_j = RUE * \sum_j^d PAR_{i,j} \quad (8)$$

- e) Elaboration d'un modèle pour représenter les potentialités de de croissance des plantes de services pour des plantes isolées et en peuplement.

*Fonctionnement du modèle pour le cas de plantes isolées*

Le fonctionnement du modèle décrivant la croissance d'une plante isolée, hors de toute concurrence pour la lumière, est basé sur les équations présentées ci avant (paramètres correspondant à une plante en pleine lumière), avec un calcul de l'interception de la lumière sur une journée en fonction de la morphologie de la plante la veille, elle-même liée à la biomasse de la plante à cette date. La quantité de lumière interceptée durant une journée donnée est convertie en gain de biomasse *via* la valeur de RUE obtenue à l'issue de la démarche précédente. Ce gain s'ajoute à la biomasse de la plante de la veille.

*Fonctionnement du modèle pour des plantes en peuplement*

Nous considérons le peuplement comme homogène, ce qui permet de conserver une approche plante moyenne pour représenter la croissance. En peuplement, après la phase initiale de croissance correspondant à celle d'une plante isolée, l'espace occupé par la plante devient supérieur à l'espace disponible (imposé par la densité de plantes) et il y a chevauchement avec les plantes voisines et partage de la ressource lumineuse avec celles-ci. Pour rester valide, le modèle doit intégrer le partage de la ressource entre plantes voisines (Figure 2).

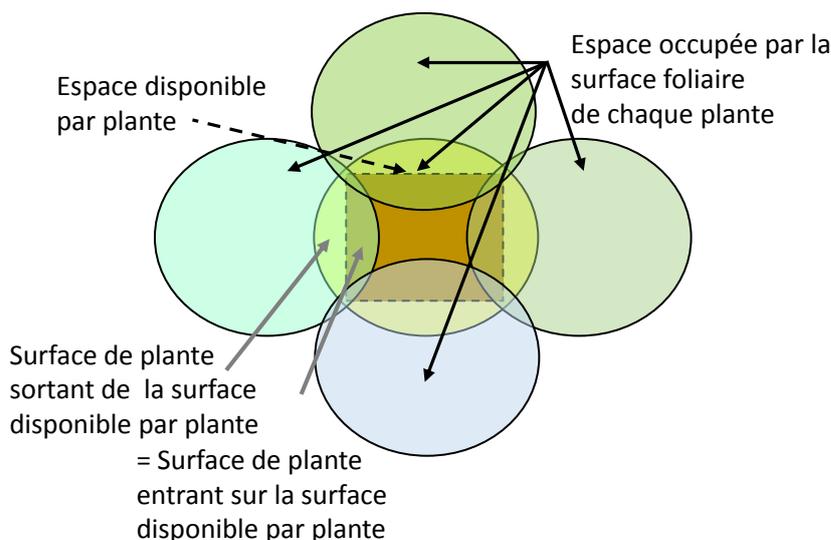


Figure 2: Recouvrement des plantes dans le peuplement

En considérant la surface disponible pour une plante, le flux de lumière entrant se répartit entre la surface foliaire de la plante présente sur cette surface et les surfaces foliaires entrantes à partir des plantes voisines (Figure 2). L'hypothèse d'homogénéité du couvert permet de considérer que les surfaces foliaires entrantes à partir des plantes voisines sur cette surface sont équivalentes à la surface foliaire sortante de la plante implantée sur cette surface. La totalité des surfaces foliaires présentes sur cette surface est donc égale à la totalité de la surface foliaire de la plante qui y est implantée. Ceci revient à considérer que cela fonctionne comme si la surface foliaire de chaque plante était confinée sur la surface disponible pour une plante.

L'interception du flux lumineux par les plantes peut alors être décrite par la loi de Beer-Lambert, qui dépend d'un indice foliaire calculé comme le rapport entre la surface foliaire (SurfFol) d'une plante et la surface disponible pour cette plante (SurfDens).

Le coefficient d'interception est alors égal à :

$$\epsilon_i = \epsilon_{i\max} * [1 - \exp(-k * LAI)] = [1 - \exp(-k * SurfFol/SurfDens)] ; \quad (9)$$

$k = 0.90$  ; le coefficient d'extinction du feuillage a la même valeur qu'en plante isolée,  $\epsilon_{i\max}=1$  (cf. plus haut).

La quantité de lumière interceptée par une plante correspond par conséquent à la proportion de lumière interceptée multipliée par la quantité de lumière incidente sur la surface disponible :

$$PAR_i(MJ) = \epsilon_i * SurfDens * PAR_o \quad (10)$$

avec  $PAR_o$  et  $PAR_i$  respectivement le rayonnement journalier incident et intercepté.

L'accroissement en biomasse est alors (Monteith, 1977) :

$$dB_{mpa} = RUE_{opti} * PAR_i * dt, \quad (11)$$

avec  $RUE_{opti}$  l'efficacité photosynthétique nette de conversion de la lumière en biomasse en situation d'éclairement optimal permettant une croissance maximale.

On peut écrire alors la relation reliant le gain de biomasse par plante aux capacités d'interception de la plante et au rayonnement incident:

$$dB_{mpa}/dt = RUE_{opti} * [1 - \exp(-k * SurfFol/SurfDens)] * SurfDens * PAR_o. \quad (12)$$

Dans le cas où le couvert est très dense, la couche inférieure de la surface foliaire est soumise à un ombrage suffisant pour que ces surfaces puissent présenter une modification de leurs capacités photosynthétiques. Nous considérons alors que l'interception des surfaces foliaires de chaque plante peut être décomposée en deux couches soumises à deux intensités lumineuses différentes :

- La strate supérieure de la surface foliaire, qui fonctionne avec une  $RUE_{opti}$  comme décrit précédemment,

- La strate inférieure soumise à l'ombrage de la couche supérieure qui fonctionne donc avec une RUEombr correspondant à la valeur d'efficacité de la plante mesurée lors de réponses à de forts ombrages.

Le LAI est réparti entre les deux strates:

$$\text{LAI} = \text{SurfFol}/\text{SurDens} = \text{LAI}_{\text{sup}} + \text{LAI}_{\text{inf}} \quad (13)$$

Le LAI de la strate supérieure est égal au LAI qui assure une interception correspondant à l'ombrage où est observé l'accroissement du RUE (RUEombr) ; le LAI de la strate inférieure correspond au reste du LAI.

Le gain de biomasse se décompose alors en deux parties :

La biomasse fabriquée avec la strate supérieure de feuilles, qui présente une RUE optimale (RUEopti) et qui intercepte une proportion de lumière incidente fonction du LAI calculé pour cette strate (LAI<sub>sup</sub>).

$$dB_{\text{mpa}}^{\text{SUP}}/dt = \text{RUE}_{\text{opti}} * \epsilon_{\text{imax}} * [1 - \exp(-k * \text{LAI}_{\text{sup}})] * \text{SurfDens} * \text{PARo} \quad (14)$$

La biomasse fabriquée avec la strate inférieure de feuilles, qui présente une RUEombr différente, car les feuilles ombrées n'ont pas la même efficacité photosynthétique que celles qui sont en pleine lumière. Ces feuilles de la couche inférieure transforment donc le reste du rayonnement transmis avec une efficacité qui correspond au niveau d'ombrage résultant de la présence de la couche supérieure. Ainsi, la partie inférieure du feuillage intercepte moins de lumière (LAI<sub>inf</sub>) que la partie supérieure et la transforme en biomasse avec une efficacité différente (RUEombr).

$$\begin{aligned} dB_{\text{mpa}}^{\text{INF}}/dt &= \text{RUE}_{\text{ombr}} * \epsilon_{\text{imax}} * [1 - \exp(-k * \text{LAI}_{\text{inf}})] * \text{SurfDens} * \text{PARo} \\ &= \text{RUE}_{\text{ombr}} * \epsilon_{\text{imax}} * [1 - \exp(-k * (\text{SurfFol}/\text{SurfDens} - \text{LAI}_{\text{sup}}))] * \text{SurfDens} * \text{PARo} \end{aligned} \quad (15)$$

Le gain total de biomasse pour la plante est la somme des deux valeurs :

$$dB_{\text{mpa}}/dt = dB_{\text{mpa}}^{\text{SUP}}/dt + dB_{\text{mpa}}^{\text{INF}}/dt$$

$$= [\text{RUE}_{\text{opti}} * [1 - \exp(-k * \text{LAI}_{\text{sup}})] + \text{RUE}_{\text{ombr}} * [1 - \exp(-k * (\text{SurfFol}/\text{SurfDens} - \text{LAI}_{\text{sup}}))]] * \text{Surfdens} * \text{PARo} \quad (16)$$

avec  $\epsilon_{\text{imax}}=1$ , comme précédemment.

## **1.2 Résultats.**

Les mesures de biomasse effectuées ont fourni des résultats tout à fait comparables à ceux obtenus dans l'expérimentation précédente pour les trois espèces obtenues. Tout au plus a-t-on observé un retard de démarrage imputable au mode d'installation des plants dont la levée a été réalisée en serre et qui ont été transplantés au champ. Cela a légèrement réduit la biomasse produite, d'environ 10%.

Pour les plantes exposées en pleine lumière les valeurs de RGR mesurées étaient comparables à ceux mesurés en 2011. Le taux de croissance relative au potentiel obtenus pour CP est quasi identique sur les

deux caractérisations. Ils sont légèrement plus faibles que précédemment pour NW d'environ 5% (0.121 en 2012 contre 0.128 en 2011) et pour SG d'environ 10% (0.114 en 2012 contre 0.126 en 2011).

Enfin, concernant la réaction à l'ombrage, les trois espèces se sont comportées conformément aux stratégies identifiées dans la partie précédente. Cependant, NW a réagi un peu plus fortement à l'ombrage dans cette expérience, montrant une réduction de croissance dès le 62L, alors qu'en 2011 aucun effet n'avait été détecté à cet ombrage.

Ainsi les conditions de cette expérimentation nous permettent d'approfondir la relation entre la croissance et la lumière en calculant la RUE. Pour ce faire nous allons tout d'abord étudier la réponse des plantes en terme d'architecture, en présentant les résultats sur la hauteur et l'envergure, ce dernier paramètre étant essentiel pour notre calcul de l'interception.

### 1.2.1 Relation entre la hauteur, l'envergure et la biomasse

L'étude de ces relations pour différents niveaux d'ombrage testés permet d'évaluer la plasticité par rapport à l'ombrage de ces deux traits. Cette approche permet de comprendre la stratégie d'acquisition de la lumière par la plante dont nous avons vu dans la partie précédente qu'elle avait le choix entre s'étaler ou gagner en hauteur, en réponse à une réduction de la ressource lumineuse.

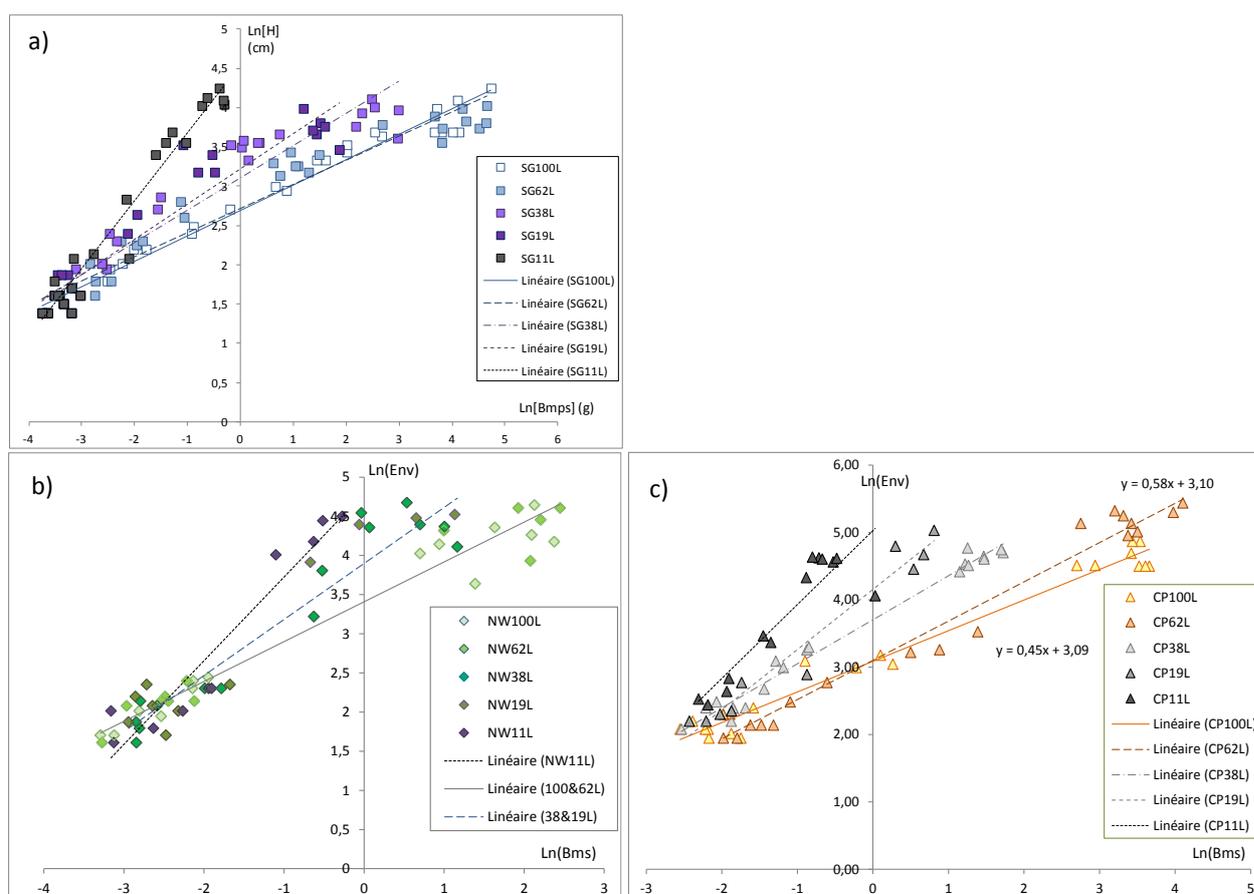


Figure 3. Relations entre la biomasse et l'envergure pour SG (a), et entre la biomasse et l'envergure pour NW (b) et CP (c), pour les cinq traitements d'ombrage

Les relations entre la variable Ln[H] et Ln[Bms] pour SG, et entre Ln[Env] et Ln[Bm] pour CP et NW apparaissent de nature linéaire et sont influencées par le niveau de ressource lumineuse subi (Figure 3a). Pour SG l'analyse statistique de la réponse de la variable Ln[H] révèle d'une part un effet du niveau d'ombrage, un effet de la variable Ln[Bmspa] et une interaction significative entre ces deux variables (Tableau 1). Cette réponse linéaire des variables transformées par la fonction Ln, indique que la relation directe entre ces variables est bien une fonction puissance, dont l'exposant est la pente de la relation (cf. Matériel et méthodes). Pour toutes ces espèces, la pente augmente quand le niveau de ressource lumineuse diminue.

Pour SG, de la même façon que pour la hauteur, l'envergure et la biomasse sont aussi liées par une fonction puissance. Pour l'espèce érigée SG, la stratégie d'adaptation à l'ombrage est basée sur l'augmentation de la hauteur, mais aussi sur celle de l'envergure.

Pour les espèces rampantes CP et NW, en revanche, ces résultats montrent une augmentation de l'envergure de la plante permettant de capter le maximum de ressource lumineuse. Les équations des relations mises en évidence par les analyses statistiques sont détaillées dans le Tableau 1.

Tableau 1 : Analyse de la relation entre dynamique de la biomasse et la réponse de l'envergure et/ou de la hauteur

Espèce	Effet modalités évaluées	Estimation de la relation $H=f[Bms(t)]$	Relation $Env=f[LnBmspa(t)]$
SG	100L&62L 38L 19L 11L Effets statistiques	$Ln[H] = 2,70+0,303 Ln[Bms]$ $Ln[H] = 3,05+0,388Ln[Bms]$ $Ln[H] = 3,22+0,449 Ln[Bms]$ $Ln[H] = 4,54+0,864 Ln[Bms]$ Ombrage $p<0,001$ Effet LnBmspa $p<0,001$ Effet Ombrage*LnBmspa $p<0,001$ $R^2=0,90$	$Ln[Env] = 2.70+0.50 Ln[Bms]$ $Ln[Env] = 2.76+0.65 Ln[Bms]$ $Ln[Env] = 2.65+0.86 Ln[Bms]$ $Ln[Env] = 3.0+0,90 Ln[Bms]$ Ombrage NS Effet Hauteur $P<0,001$ Effet Ombrage*LnBms $P<0,001$ $R^2=0,96$
NW	100L & 62L 38L, 19L & 11L Effets statistiques		$Ln[Env] = 3.36+0,469 Ln[Bms]$ $Ln[Env] = 3.89+0,655 Ln[Bms]$ Effet Lum $p<0,001$ Effet LnBms $p<0,001$ Effet Ombr*LnBms $p<0,001$ $R^2=0.92$
CP	100L & 62L 38L 19L 11L Effets statistiques		$Ln[Env] = 3,108+0,516 Ln[Bms]$ $Ln[Env] = 3,704+0,654 Ln[Bms]$ $Ln[Env] = 4,155+0,893 Ln[Bms]$ $Ln[Env] = 5,384+1,332 Ln[Bms]$ Ombrage $p<0,001$ Effet LnBmspa $p<0,001$ Effet Ombrage*LnBmspa $p<0,001$ $R^2=0,96$

Nous avons vu comment l'environnement lumineux interagit à la fois sur la colonisation du milieu et la production de biomasse. Voyons aussi, selon les contextes lumineux, comment pour chaque unité de biomasse la surface foliaire évolue.

### 1.2.2 Effet de l'ombrage sur le LAR

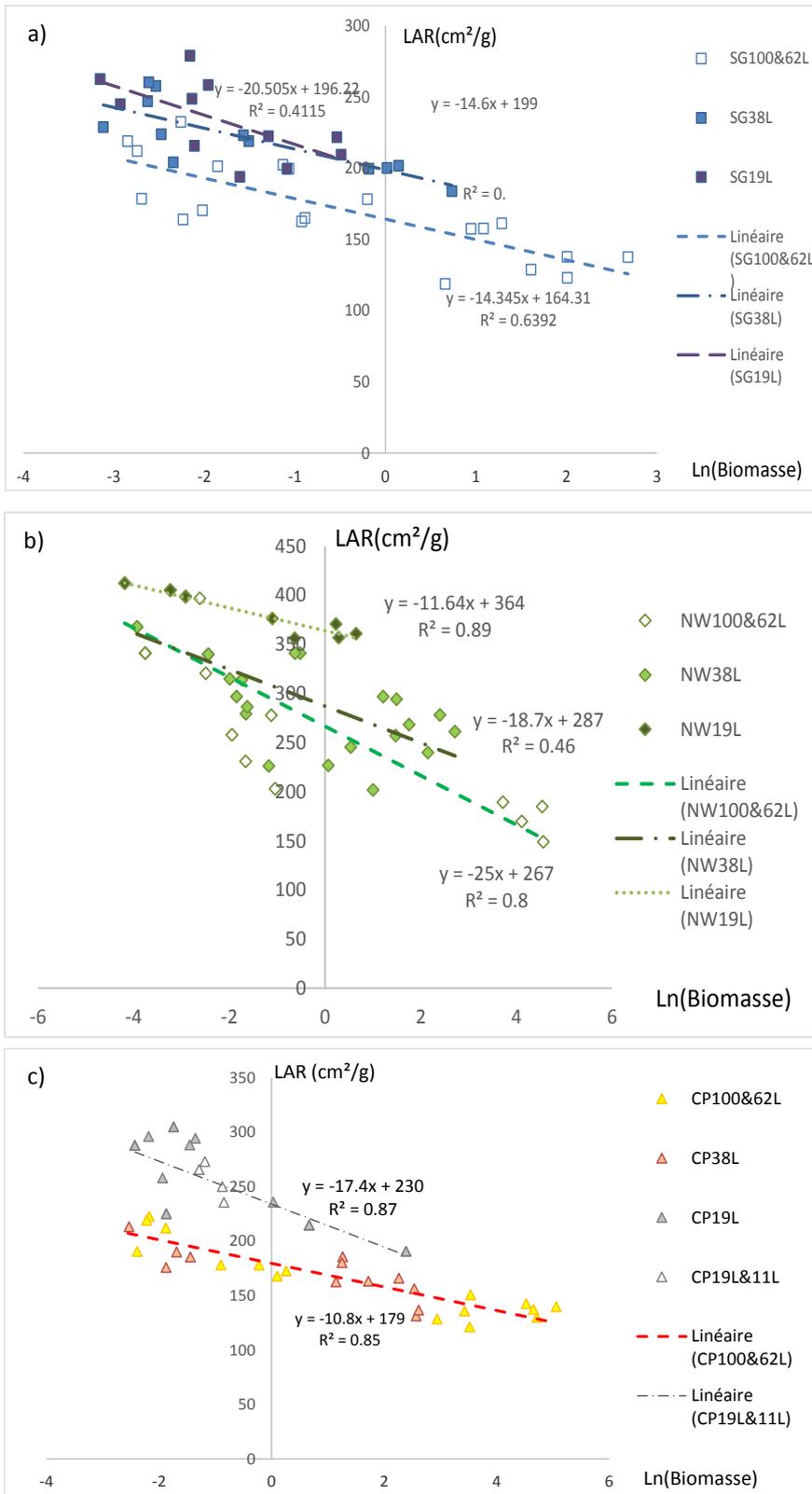


Figure 4. Relation entre le LAR et la biomasse en fonction du niveau de lumière pour SG(a), NW(b), et CP(c)

La relation entre le LAR et la biomasse représente la manière dont la surface foliaire d'une plante répond aux conditions lumineuses dans lesquelles elle croît. Comme le montre la Figure 4, la relation entre LAR et  $\ln[B_{mpa}]$  est linéaire. Cette relation est influencée par l'intensité lumineuse puisque pour une valeur de biomasse donnée, le LAR est plus élevé lorsqu'il y a de l'ombrage ce qui traduit une réponse de la plante par une augmentation de la surface foliaire pour compenser la baisse de rayonnement.

Pour SG cette compensation n'intervient qu'à partir du niveau de lumière 38L et elle est limitée puisqu'elle est du même ordre pour 38L et 19L. Par contre, NW présente une plus forte réponse à l'ombrage avec un accroissement du LAR jusqu'à 19L.

CP ne présente un accroissement du LAR pour une biomasse donnée qu'à partir du niveau de lumière 19L. La relation obtenue en pleine lumière est donc valide pour les niveaux de lumière 100L à 38L. Par ailleurs l'écart entre les deux relations se réduit avec le temps.

Les ajustements en l'absence d'ombrage et à un ombrage de 38 % (Figure 4) seront utilisés ensuite pour paramétrer la relation reliant le LAR et la biomasse pour chaque espèce sur cette gamme d'ombrage.

### **1.2.3 Effet de l'ombrage sur l'efficacité photosynthétique.**

Dans cette partie, l'estimation de la RUE est réalisée pour chaque niveau d'ombrage, c'est-à-dire en faisant l'hypothèse que le niveau d'ombrage impacte la RUE. En effet, comme vu précédemment, cette hypothèse, confortée par nos résultats expérimentaux, est nécessaire, pour :

- prendre en compte une saturation du gain en biomasse pour certaines espèces en pleine lumière, par rapport à une situation d'ombrage optimale qui permet d'atteindre une croissance en biomasse maximale,
- Evaluer parallèlement aux réponses à l'ombrage des traits morphologiques, si la RUE n'est pas modifiée sous des contextes de forts ombrages.

Pour NW, entre 35 et 81 jours après semis, comme attendu la relation entre rayonnement intercepté et gain de biomasse (cf. Figure 5a) est linéaire, ce qui conforte la pertinence de notre approche. La production de biomasse la plus élevée est obtenue pour le traitement 100L, pour lequel la pente de la relation permet d'estimer une RUE de 0.642. Les valeurs de la RUE obtenues pour les traitements 62L et 38L (cf. Tableau 3) ne s'écartent que peu de cette valeur. Une régression avec l'ensemble des points correspondant à ces trois niveaux donne une valeur de RUE de  $0.65 \text{ g.MJ}^{-1}$  qui reflète une absence de réponse de la RUE depuis la situation de plein soleil jusqu'à 62% d'ombrage. Pour les plus forts ombrages, l'estimation de la valeur de la RUE dépasse  $1 \text{ g.MJ}^{-1}$  (cf. Tableau 2), ce qui tend à réduire les effets de la baisse de ressource lumineuse. La production de biomasse s'en trouve cependant drastiquement réduite pour les forts ombrages.

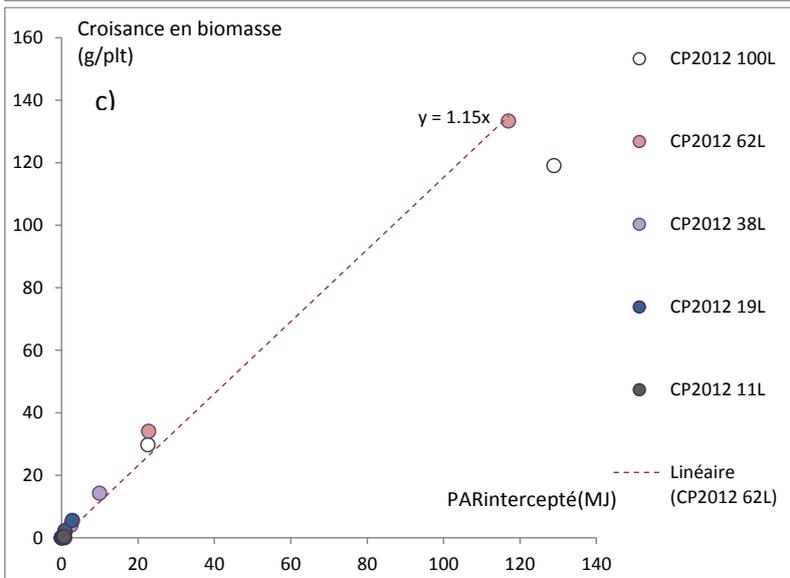
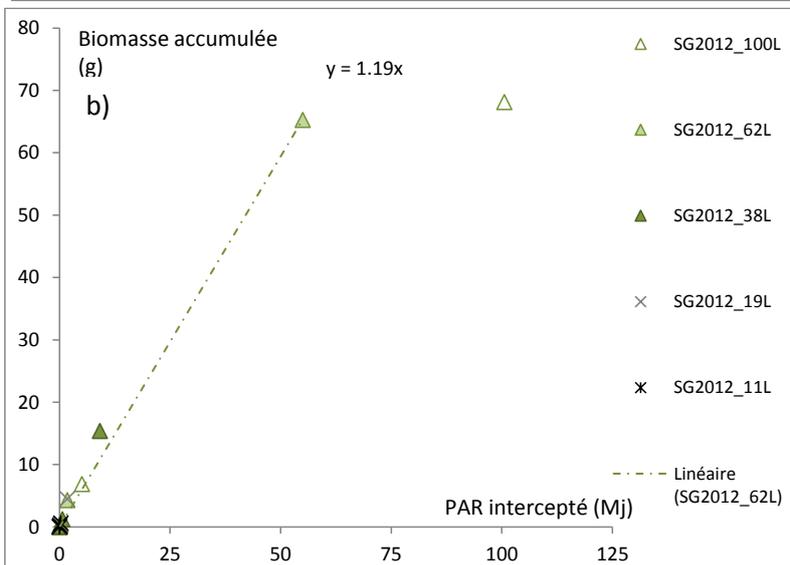
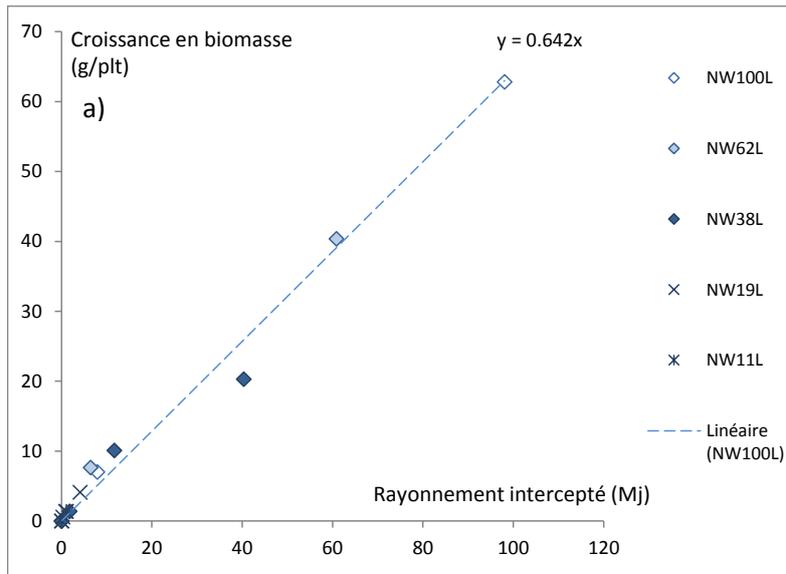


Figure 5. Relation entre lumière interceptée et croissance en biomasse pour *N.wightii*

Pour *Centrosema pascuorum* (cf. Figure 5b), sur la période 28 à 83 jours après semis, la plus forte croissance en biomasse est obtenue sur le traitement 62L, avec une valeur de la RUE estimée à 1,15 g.MJ<sup>-1</sup>. Pour 100L, malgré une quantité de lumière interceptée plus forte que sur 62L, la production de biomasse est légèrement inférieure, ce qui correspond à une RUE de 0.94 g.MJ<sup>-1</sup>. Ceci indique que pour des niveaux de ressource lumineuse supérieurs à 62L aucun gain de croissance en biomasse n'est obtenu. Ces résultats suggèrent que soit la réponse en surface à 62L est suffisante pour compenser la baisse de rayonnement soit qu'à 100L une partie de la lumière interceptée n'est pas utilisée. Pour 38L et 19L les valeurs de RUE obtenues sont supérieures à celle obtenue pour le traitement 62L (respectivement de 1.45 et 2.06 g.MJ<sup>-1</sup>, cf. tableau 2), ce qui correspond à un accroissement régulier de l'efficacité photosynthétique avec l'ombrage qui ne permet cependant pas de compenser la baisse de lumière interceptée et ses effets dépressifs sur la croissance en biomasse. Pour 11L, la RUE décroît fortement avec une valeur de 0.77 g.MJ<sup>-1</sup>.

Pour SG (Figure 5c), sur une durée d'évaluation de 41 à 104 jours après semis, l'efficacité photosynthétique est estimée à 1.88 g.MJ<sup>-1</sup> pour des niveaux de ressource lumineuse allant de 38 à 62% de la pleine lumière (cf. Table 3), avec l'obtention de la croissance maximale à 62L. En pleine lumière pour 100L, bien que la quantité de lumière interceptée soit supérieure au traitement 62L, la croissance obtenue est identique (cf. Figure 5c). Ce même niveau de croissance pour une plus forte interception lumineuse correspond à une efficacité photosynthétique plus faible avec une RUE estimée de 1.1 g.MJ<sup>-1</sup>, ce qui peut être interprété comme l'effet d'une saturation des capacités photosynthétiques sous forte intensité lumineuse. Pour les plus forts ombrages (19L et 11L), nous constatons des réductions drastiques de la croissance à respectivement 7% et 1% du potentiel obtenu à 62L. Les estimations de la RUE sont pour ces derniers ombrages supérieures à celles obtenues à 38L et 62L, ce qui indique une adaptation limitée de la plante à l'ombrage.

Tableau 2: Interprétation de la réponse de la RUE (g.MJ<sup>-1</sup>) par rapport au niveau de croissance obtenu par rapport à la croissance potentielle

Espèce	Réponse	100 L	62 L	38 L	19 L	11L
NW	Efficienc (g.MJ <sup>-1</sup> ) photosynthétique	0.64	0.67	0.86	1.03	1.22
	Interprétation	RUE caractéristique du fonctionnement en conditions optimales		Réponse à de forts ombrages sur la RUE en complément de réponses morphologiques		
SG	Efficienc (g.MJ <sup>-1</sup> ) photosynthétique	1.11	1.89	1.73	2.46	2.22
	Interprétation	Croissance limitée par le potentiel, RUE traduisant une saturation	RUE caractéristique du fonctionnement de l'espèce en conditions optimales		Réponse de la RUE à de forts ombrages	
CP	Efficienc (g.MJ <sup>-1</sup> ) photosynthétique	0.94	1.15	1.45	2.06	0.77
	Interprétation	Croissance limitée par le potentiel, RUE traduisant une saturation	RUE caractéristique du fonctionnement photosynthétique de l'espèce en conditions optimales		Réponse de la RUE aux forts ombrages	Limite des capacités de la réponse de la RUE

RUE : Efficience photosynthétique

Le graphique de la Figure 6 récapitule l'ensemble des valeurs de la RUE obtenues dans cette expérience, présentées en fonction de la valeur du PARo moyen pour chaque niveau d'ombrage.

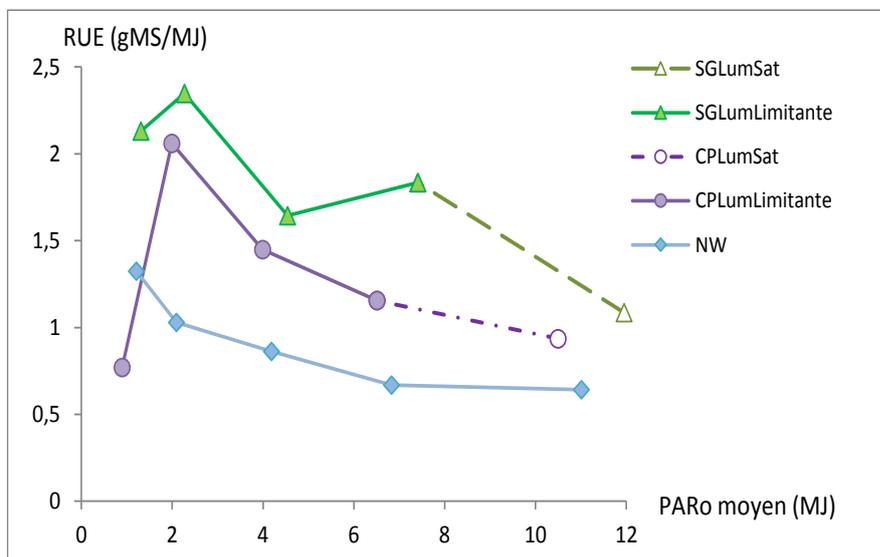


Figure 6. Relation entre niveau en lumière et efficacité photosynthétique pour trois espèces à l'ombrage

Selon les espèces, il apparaît des différences de forme de la réponse de l'efficacité photosynthétique à l'intensité lumineuse :

- pour CP, on observe un accroissement régulier de la RUE avec la réduction de l'intensité lumineuse, ce qui correspond à i) entre 100L et 62L, à une saturation des capacités de transformation de la lumière en biomasse à l'intensité 100L et/ou à l'obtention du potentiel de croissance de l'espèce dès une intensité lumineuse de 62L (à environ 6MJ.j<sup>-1</sup>), ii) un accroissement de la RUE lorsque l'intensité lumineuse décroît jusqu'à 2 MJ.j<sup>-1</sup>, révélant une adaptation de la plante pour mieux valoriser une ressource lumineuse limitante pour la croissance. Enfin à 1MJ.j<sup>-1</sup> nous observons une forte réduction de la RUE, ce qui indique l'incapacité de la plante à valoriser au mieux la lumière pour ce très fort niveau d'ombrage (90%).
- pour SG, une évolution similaire est observée, avec de la même façon i) un potentiel de croissance atteint à 62L (à environ 7MJ.j<sup>-1</sup>) et par conséquent une saturation des capacités de transformation de la lumière en biomasse à 100L, ii) un accroissement de la RUE qui intervient en réponse à des ombrage supérieurs à CP à partir d'une réduction de l'intensité au niveau 19L et pour 11L avec une valeur quasi identique.
- pour NW, aucune augmentation de la valeur de la RUE n'intervient dans un premier temps, lorsqu'on s'éloigne peu des conditions de lumière suffisantes pour une croissance au potentiel, observée en plein soleil pour une intensité lumineuse de 11MJ.j<sup>-1</sup>, alors que sous fort ombrage pour des intensités inférieures à 4MJ.j<sup>-1</sup> nous observons un accroissement de la RUE comme pour les autres espèces.

### Discussion sur la réponse sur la RUE en fonction de l'intensité lumineuse pour les trois espèces étudiées

La gamme des valeurs de la RUE obtenue est cohérente avec les valeurs connues pour les légumineuses en milieu tropical, pour lesquelles la plus forte valeur est rapportée pour *Vigna unguiculata* avec  $1.66 \text{ g.MJ}^{-1}$  de rayonnement PAR (Gosse et al, 1986), et en général de  $1 \text{ g.MJ}^{-1}$  de PAR pour les autres légumineuses (CIAT, 1994). Une valeur de RUE de  $1.1 \text{ g.MJ}^{-1}$  est rapportée pour *Arachis hypogaea* pour des conditions de forte luminosité (Hammer and Wright, 1994), et 1,44 pour le soja (Singer, 2011).

Pour une espèce donnée, en conditions de nutrition non limitante, il est généralement admis que la RUE est une caractéristique physiologique qui reste constante. C'est l'hypothèse qui sous-tend généralement les modèles de croissance des plantes classiquement utilisés en agronomie. Dans nos conditions expérimentales, où les conditions de nutrition minérale et hydrique sont favorables, nous observons effectivement que nous pouvons considérer que la RUE ne varie pas pour NW de 7 à  $12 \text{ g.MJ}^{-1}$  et pour SG de 5 à  $7 \text{ g.MJ}^{-1}$  et varie peu pour CP de 4 à  $7 \text{ g.MJ}^{-1}$ . Les réductions de RUE obtenues au-delà de  $7 \text{ g.MJ}^{-1}$  pour CP et SG correspondent au fait que la croissance de ces espèces est probablement limitée par l'obtention de leur potentiel de croissance dès une intensité de  $7 \text{ MJ.j}^{-1}$ . Cela implique une saturation des capacités photosynthétiques de ces deux espèces dans ce contexte. De la même façon, sur la culture du café, l'absence d'effet de faibles ombrages est aussi interprétée par une saturation des capacités photosynthétiques au-dessus de 45% de la lumière solaire (Righi, 2007). NW semble par contre avoir la capacité de valoriser au mieux le rayonnement en pleine lumière, ce qui correspond à ses conditions optimales de croissance.

Dans les contextes de forte luminosité (plus de  $7 \text{ MJ.j}^{-1}$  pour NW et SG, plus de  $4 \text{ MJ.j}^{-1}$  pour CP), le fonctionnement des trois espèces étudiées en plante isolée semble donc pouvoir être représenté par cette approche classique, en prenant cependant en compte les phénomènes de saturation des capacités de conversion de la lumière interceptée pour SG et CP, observées à respectivement 11 et  $12 \text{ MJ.j}^{-1}$ .

Dans les conditions expérimentales où nous avons fortement limité la ressource lumineuse, nous avons par contre pu observer un accroissement de la RUE. Cet accroissement reste cependant limité puisqu'il représente au mieux un doublement de la valeur observée en condition optimale, et qu'il s'exprime dans des contextes où la ressource lumineuse est divisée au moins par trois. Pour aucune des trois espèces étudiées, cette adaptation même combinée à la plasticité morphologique, ne permet pas de maintenir la croissance au potentiel. Cet accroissement de la RUE sous ombrage correspond à une réponse à la réduction de l'intensité lumineuse mais aussi à la nature du rayonnement qui est plus diffus sous filets d'ombrage. En effet, un accroissement de la RUE de  $0.4 \text{ g.MJ}^{-1}$  a été montré sur arachide sous l'effet de jours nuageux, qui s'expliquerait par l'augmentation du rayonnement diffus (Hammer and Wright, 1994). De la même façon, sous ombrage, pour des graminées, il a été montré que l'augmentation de la part du rayonnement diffus accroît des valeurs d'efficacité photosynthétique (Healey et al, 1998).

La quantification de la réponse de la RUE sous l'effet de l'ombrage nous permet une analyse plus complète des conséquences d'une utilisation sous un fort ombrage. L'origine de la réponse de la RUE

(quantité ou qualité de la lumière) ne peut pas être identifiée, mais cela n'est pas un problème pour évaluer les potentialités de ces plantes en vue d'une utilisation sous bananeraie.

Les réponses des plantes à l'ombrage observées sur la RUE constituent une composante de leur capacité de croissance en peuplement et d'adaptation à une utilisation en bananeraie. Ainsi, pour pouvoir réaliser une évaluation a priori des potentialités d'utilisation de ces plantes de service sur la base d'une caractérisation en plante isolée, il apparaît nécessaire de prendre en compte la réponse de la RUE à l'ombrage. De même, il est important de prendre en considération que la croissance peut être limitée par le potentiel de l'espèce et que dans ce cas elle n'est plus directement dépendante de l'efficacité photosynthétique.

En complément des réponses morphologiques précédemment décrites, la mise en œuvre de cette analyse de la réponse de l'efficacité photosynthétique à l'intensité lumineuse constitue une évaluation plus exhaustive des capacités de croissance de la plante selon le contexte de ressource lumineuse.

### **1.3 Conclusion**

#### *Stratégies de réponse des différentes espèces à l'ombrage*

Ces différents résultats obtenus pour ces trois espèces permettent d'identifier les principales étapes de la réponse des plantes aux intensités lumineuses :

- le seuil de lumière à partir duquel nous avons observé une croissance maximale, stade où la valeur de l'efficacité photosynthétique et du LAR sont caractéristiques du potentiel de l'espèce, au-dessus de ce seuil la morphologie de la plante ne présente pas de forte modification, et pour lequel, la production de biomasse étant plafonnée la RUE décroît,
- en réponse à de faibles ombrages, la plante présente une réponse morphologique qui tend à accroître ses capacités d'interception, mais sans réponse importante sur l'efficacité photosynthétique,
- lorsque la ressource lumineuse devient très limitée (forts ombrages), la plante présente alors en plus de la réponse morphologique un accroissement de l'efficacité photosynthétique, afin de pouvoir maintenir une croissance, même si elle est dans ce contexte très limitée par rapport au potentiel,
- pour les très faibles luminosités, il est apparu pour une seule des espèces que la plante finit par atteindre le maximum de ses capacités d'adaptation et que la croissance résiduelle qui en découle est extrêmement réduite, voire nulle.

Les effets de l'ombrage sur la croissance des espèces étudiées entraînent différentes stratégies de réponse ; chacune d'elles peuvent être décrites comme des intermédiaires entre deux modalités de réponses théoriques des plantes : l'une repose seulement sur des adaptations morphologiques pour accroître l'interception lumineuse, l'autre consiste à répondre par un accroissement de l'efficacité photosynthétique. Chaque espèce se différenciant en premier lieu par son potentiel de croissance et

l'intensité lumineuse nécessaire pour l'atteindre, puis par ses capacités de réponse à l'ombrage combinant ces deux voies d'adaptation dans leurs stratégies de réponse à l'ombrage (Figure 7).

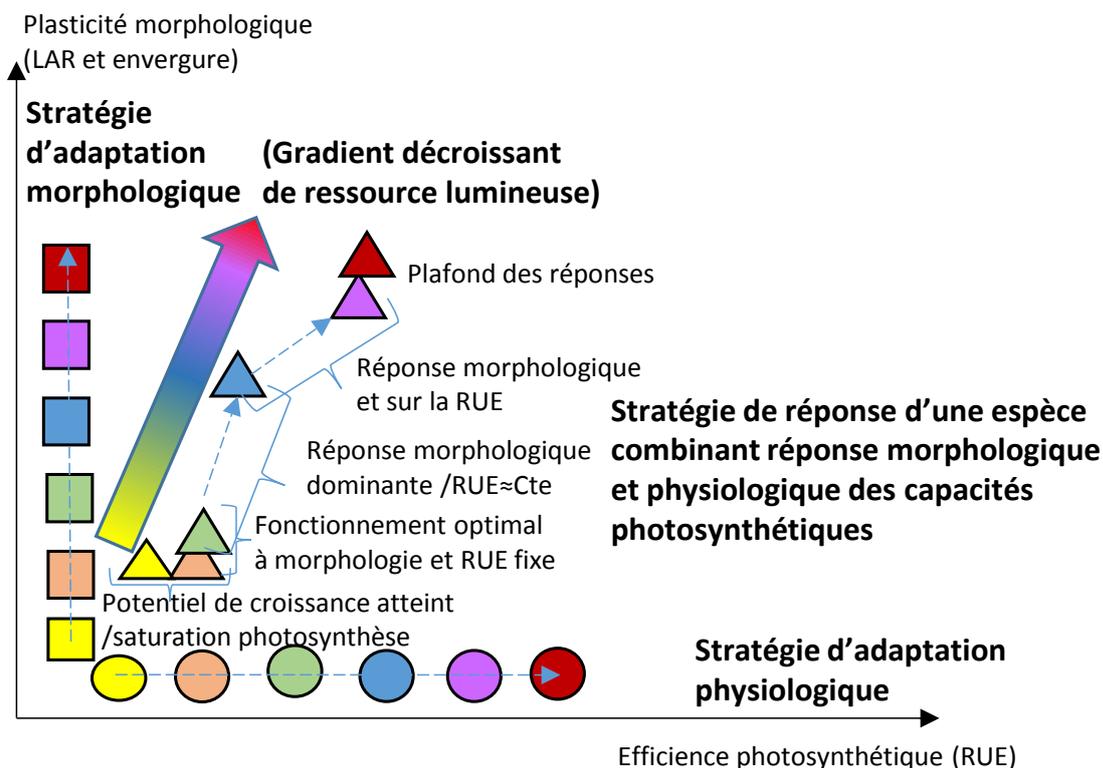


Figure 7. Représentation synthétique de différentes stratégies de réponse à l'ombrage

Pour ces trois espèces, initialement choisies pour leurs différentes réponses **morphologiques** à l'ombrage (cf. chapitre précédent), la caractérisation de la réponse **physiologique** (par la variation de l'efficacité photosynthétique, la RUE) apporte donc un angle d'analyse supplémentaire de leur capacité d'adaptation à l'ombrage.

Cela permet de mieux préciser les capacités d'adaptation à l'ombrage (cf. Figure 7) :

- SG, espèce à faible plasticité morphologique de réponse à l'ombrage, présente aussi une faible capacité de réponse sur la RUE. Cette espèce atteint son potentiel en plante isolée au-dessus de  $7 \text{ MJ.j}^{-1}$ ; en deçà de cette intensité ses faibles capacités d'adaptation à l'ombrage réduisent drastiquement la croissance ;
- CP a une faible plasticité morphologique mais présente en contrepartie une forte capacité de réponse physiologique et de ce fait, a une assez bonne capacité d'adaptation jusqu'à un ombrage de 80%, bien que cela se traduit par des réductions sensibles de sa croissance lorsque l'intensité lumineuse est inférieure à celle nécessaire pour obtenir son potentiel en plante isolée (environ  $6 \text{ MJ.J}^{-1}$ ) ;
- NW, espèce à forte plasticité morphologique de réponse à l'ombrage, présente un accroissement de la RUE en réponse à l'ombrage mais uniquement aux forts ombrages, néanmoins la combinaison de ces deux stratégies de réponses lui permet d'obtenir une assez bonne tolérance à l'ombrage même si sa croissance reste affectée.

## **2. Modélisation de la croissance des trois espèces étudiées**

### **2.1 Représentation de la compétition pour la lumière entre plantes dans un couvert cultivé**

En conditions de nutrition non limitantes, la compétition pour la ressource lumineuse constitue la principale voie d'interaction entre les plantes (bien qu'il existe aussi des interactions allélopathiques, épidémiques, microclimatiques...).

Dans la mesure où les conditions de culture visent à fournir un contexte nutritionnel favorable à la culture, celui-ci l'est aussi pour les adventices. Dans ce contexte, même en acceptant un certain empirisme pour cette approche, la compétition pour la lumière apparaît toujours être impliquée puisque les pertes de rendement sont expliquées par la surface relative des adventices après la levée de la culture (Kropff et Spitters, 1991). Il a aussi été montré que la morphologie des plantes a une forte influence sur leur capacité à entrer en compétition dans un couvert cultivé. La comparaison de l'utilisation de plusieurs espèces de trèfle comme couverture vivante dans une culture de poireau, montre que la hauteur et que la vitesse de couverture des plantes de couverture sont les deux variables expliquant le contrôle des adventices, mais d'un autre côté la hauteur maximum du couvert constitue le facteur principal déterminant la baisse de production de la culture (den Hollander *et al.*, 2007).

Il est possible de représenter la compétition pour la lumière en utilisant la loi de Beer-Lambert, mais ceci suppose une représentation de la structure du couvert en couches homogènes, ce qui n'est pas toujours adapté à des couverts plurispécifique associant une ou plusieurs adventices et une plante cultivée. Cette approche a été utilisée pour représenter la compétition pour la lumière dans un couvert associant la culture de la betterave (*Beta vulgaris*) et une adventice, *Chenopodium album* (Kropff et Spitters, 1992). Une démarche similaire a aussi permis de simuler les effets de concurrence de différentes espèces associées sur le rendement du blé, en simulant la compétition pour la lumière, pour l'eau et pour la nutrition azotée (Debaeke *et al.*, 1997). La comparaison de plusieurs modèles représentant les effets de compétition d'une adventice sur une culture par différents processus et formalismes n'a montré que de très faibles différences ce qui démontre que la compétition peut être représentée au travers de formalismes simples, même s'il ont un côté fortement simplificateur (Deen *et al.*, 2003).

De la même façon, la représentation du fonctionnement d'un couvert associant des adventices, une plante de couverture et une culture le blé a pu être réalisée sur la base d'un modèle de compétition pour la lumière similaire (Carof *et al.*, 2007). Néanmoins, dans ce type de modèle de couverts plurispécifiques divisés en plusieurs strates, l'estimation des différents paramètres du modèle n'est pas totalement maîtrisée et la démarche se révèle limitée à la représentation d'un faible nombre d'espèces (Brisson *et al.*, 2004, Abraha *et al.*, 2010).

Plus récemment, il a été proposé une approche individu centrée associée à une modélisation du microclimat lumineux pour représenter le fonctionnement de forêts composées de différentes espèces (Chave 1999). Le modèle Florsys propose une représentation similaire du fonctionnement d'un couvert associant une culture et plusieurs espèces d'adventices en représentant la réponse de croissance des adventices en fonction au contexte lumineux prévalant dans leur environnement proche sous l'effet de l'interception des plantes voisines (Munier-Jolain *et al.*, 2014). Cette approche bien que paraissant plus

adaptée, n'a pas pu être utilisée dans le cadre de cette étude du fait de la complexité du modèle à mettre en œuvre.

Pour notre étude, nous avons opté pour une démarche de modélisation capable d'assurer une bonne représentation de l'installation des plantes de couverture depuis la levée jusqu'à la formation d'un couvert assurant une interception suffisante pour contrôler des adventices d'une strate sous-jacente. A l'issue des simulations, nous chercherons à identifier les espèces et les modalités techniques d'implantation qui vont permettre la formation dans un délai suffisamment rapide d'une strate assez dense pour contenir les adventices. L'objectif est donc de disposer d'un modèle qui mobilise un faible nombre de traits, dont la caractérisation de la réponse à l'ombrage reste simple à mettre en œuvre (approche de caractérisation en plante isolée), capable de simuler le fonctionnement d'un couvert monospécifique dans une large gamme de contextes techniques.

## **2.2 Choix réalisés pour modéliser le potentiel de croissance de couverts de plantes de services**

Lorsque les plantes de service sont installées dans une bananeraie, elles forment un peuplement. A l'ombrage exercé par la présence du bananier, s'ajoute celui résultant de la compétition pour la lumière au sein de ce peuplement. Il est donc nécessaire d'en tenir compte.

A partir des connaissances acquises précédemment nous proposons un modèle de croissance des plantes de service en peuplement. Nous avons fait le choix d'une approche plante moyenne qui peut convenir pour représenter le fonctionnement d'une plante isolée, mais aussi d'une plante dans un peuplement, dans la mesure où l'organisation du peuplement et les processus de compétitions entre les plantes pour la lumière sont pris en compte dans son fonctionnement.

Pour construire ce modèle, nous nous basons sur des valeurs de traits établis à partir de plantes isolées, en faisant l'hypothèse que plus la densité est importante plus les plantes s'ombrent, ce que nous modéliserons en utilisant les valeurs établies précédemment pour des niveaux d'ombrage testés. Dans un couvert implanté par semis sur sol nu, les plantes fonctionnent sous l'influence d'un ombrage croissant avec le niveau de compétition pour la lumière. Pour certaines de nos espèces nous avons vu que pour de faibles ombrages cela ne devrait pas impacter la croissance mais que pour des niveaux de compétition plus élevés les effets sur le fonctionnement de la plante seront à prendre en compte.

## **2.3 Construction du modèle.**

### **2.3.1 Principe et structure générale du modèle**

Le modèle fonctionne à partir d'un fichier Excel sur un pas de temps journalier. Il prédit l'évolution de la biomasse et de la surface foliaire. La surface colonisée par une plante et sa surface foliaire déterminent le rayonnement lumineux intercepté, qui, en fonction de sa valeur journalière et de l'efficacité photosynthétique des feuilles, est converti en accroissement de biomasse.

La construction du modèle assure :

- la prise en compte de l'effet de saturation de la conversion lumineuse pour de forts rayonnements lorsque le contexte de croissance correspond à une situation de plante isolée (début de croissance jusqu'au recouvrement mutuel des plantes),
- le partage du rayonnement entre la plante et les autres individus du peuplement,
- la réponse des capacités photosynthétiques à la réduction de l'intensité lumineuse à l'intérieur du couvert.

Pour initialiser le modèle, on introduit la valeur de biomasse à la première observation, qui permet le calcul, à partir des relations établies précédemment, de la surface foliaire et de l'envergure nécessaires au démarrage du modèle.

### **2.3.2 Description du modèle**

A partir de la morphologie de la plante de la veille, le modèle estime le taux d'interception de la lumière par la surface foliaire de la plante en considérant que cette surface est répartie uniformément sur la surface occupée par la plante. Si l'intensité du rayonnement photosynthétique actif (PAR) sature les capacités photosynthétiques de l'espèce, le PAR est limité à la quantité maximale convertible en biomasse, puis la quantité de lumière PAR est convertie, avec la valeur de RUE en conditions optimales de l'espèce, en gain de biomasse journalier.

Lorsque la plante est en peuplement, la surface occupée par la plante peut être supérieure à la surface disponible. A partir de ce moment-là, le modèle fonctionne comme si la surface foliaire de la plante était confinée sur la surface disponible, ce qui revient au même que si les plantes se chevauchent mutuellement (cf. matériel et méthodes). L'interception lumineuse calculée à partir de l'indice foliaire est convertie directement en accroissement de biomasse en considérant le RUEopti de l'espèce, sauf si l'interception dépasse le seuil où elle génère un ombrage entraînant une modification de la RUE. Dans ce cas, l'interception par la partie supérieure de la strate correspondant à la valeur de ce seuil est convertie en biomasse avec la valeur RUEopti, et le reste est converti en considérant la valeur du RUEombr observée pour des ombrages supérieurs au seuil de réponse de la RUE (cf. formules dans la partie matériel et méthodes).

Les modes de calcul et les différentes modalités de traitement des variables dans le modèle sont présentés dans l'organigramme ci-après (Figure 8). Le descriptif des variables et les relations mobilisées sont explicités dans le tableau 1 présenté dans la partie 1.

**Partage et processus d'utilisation de la ressource lumineuse dans le couvert**

**Représentation des processus intervenant dans la croissance en biomasse des parties aériennes le jour j**

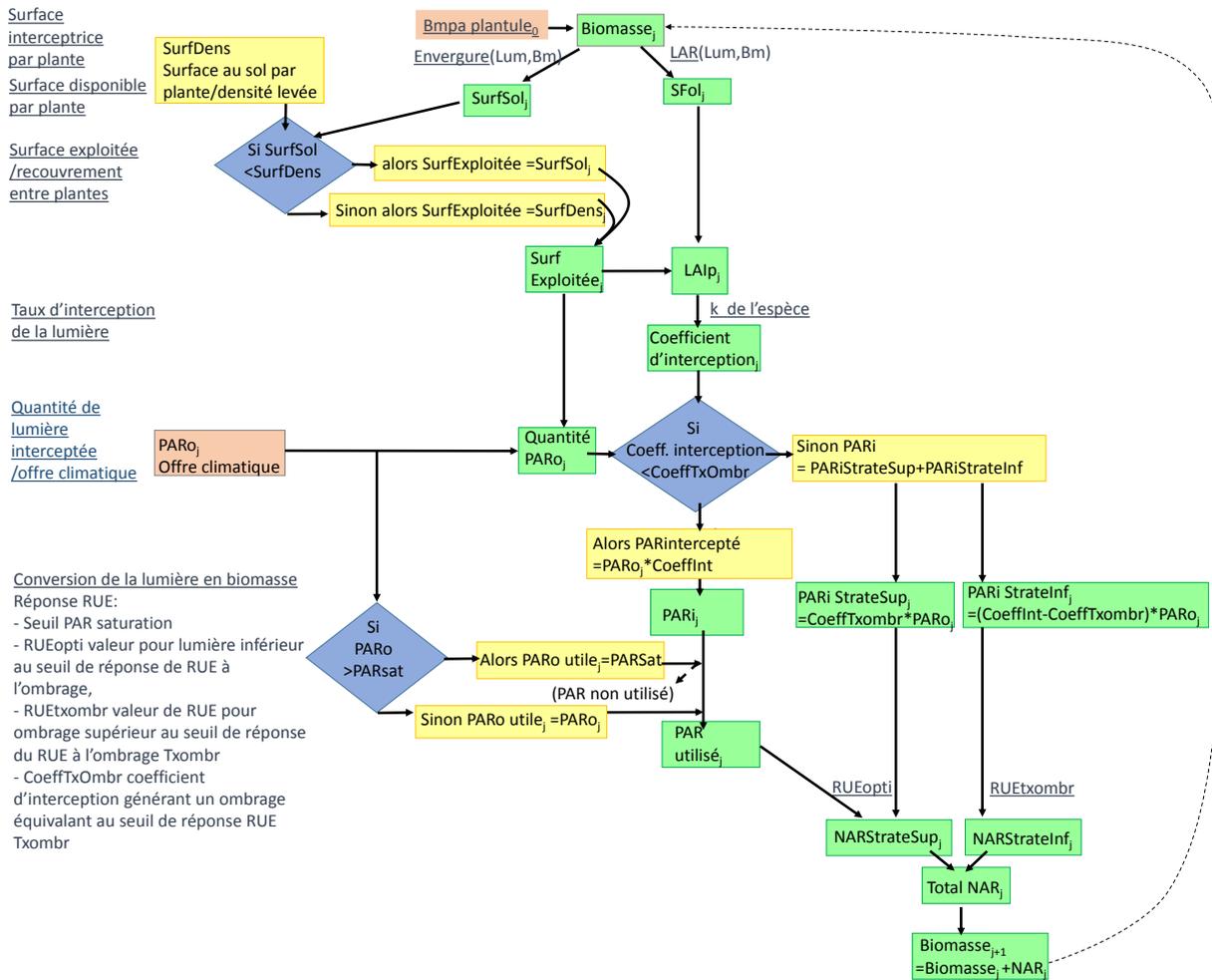


Figure 8. Schéma représentant l'organisation du modèle de fonctionnement des plantes en peuplement

Tableau 3. Descriptif des variables utilisées et de leurs calculs, origine des données et relations mobilisées

Nom de la variable Signification	Calcul/relation utilisé	Origine
Bm <sub>j</sub> (g)	$Bm_j = Bm_{j-1} + NAR_{j-1}$	Bm <sub>0</sub> Observation biomasse initiale Incrémentations journalières du modèle
LAR <sub>j</sub> (cm <sup>2</sup> /g)	$LAR_j = a + b \ln[Bm_j]$ Paramétrage caractéristique de chaque espèce	a et b obtenu par régression sur la relation avec 100L et 62L, Expérimentation caractérisation par espèce sur 5 ombrages, cf. B.2
SFol <sub>j</sub> (cm <sup>2</sup> ) Surface foliaire de la plante le jour <sub>j</sub>	$SFol_j = Bm_j * LAR_j$	Définition
Env <sub>j</sub> (cm) Envergure de la plante le jour <sub>j</sub>	$Env_j = \exp[\alpha Bm_j^\beta]$ Paramétrage caractéristique de chaque espèce	A et β obtenus par régression relation globale 100L et 62L, cf. B.1 Exp. caractérisation/5 ombrages
SurfSol <sub>j</sub> (cm <sup>2</sup> ) Surface au sol occupé par la plante	$SurfSol_j = \pi * Env_j^2 / 4$	Surface du disque de diamètre correspondant à l'envergure de la plante
SDens (cm <sup>2</sup> )	$SDens = 10000 / \text{densité}$	Densité de plantation/levée
SurfSolExploité <sub>j</sub> (m <sup>2</sup> ) Surface au sol réellement exploitée	$\text{Min}(SurfSol_j, SDens)$	Principe de la modélisation plante moyenne
Ratio SFol/SSol <sub>j</sub> Densité de surface foliaire le jour <sub>j</sub>	$\text{Ratio SFol/SSol}_j = SFol_j / SurfSolExploit_j$	Définition de l'indice foliaire dans les couverts ou extension au cas des plantes isolées
CoeffIntercept <sub>j</sub> Taux de lumière interceptée par les feuilles le jour <sub>j</sub>	$\text{CoeffIntercept}_j = [1 - \exp(-k * SFol_j / SSol_j)]$	Application de la loi de Beer-Lambert, k coefficient d'extinction de l'espèce, tiré de la bibliographie
RUEopti (g/MJ) Valeur de l'efficacité de conversion photosynthétique pour l'intensité lumineuse permettant d'atteindre le potentiel de croissance	Paramètre caractéristique de chaque espèce	Obtenu par régression relation entre accumulation de biomasse et lumière interceptée, cf. B.3 Exp. caractérisation/5 ombrages
RUExombr (g/MJ) Valeur de l'efficacité de conversion photosynthétique obtenu à partir du seuil de réponse à l'ombrage de la RUE	Paramètre caractéristique de chaque espèce	Interprétation relation accumulation de biomasse lumière interceptée, Exp. caractérisation/5 ombrages
PARo <sub>j</sub> (MJ/jour) Flux de lumière incident du climat le jour <sub>j</sub>	Donnée climatique	Relevé météo automatique lumière PAR
PARi <sub>j</sub> (MJ) Quantité de lumière interceptée par plante le jour <sub>j</sub>	$PAR_{i_j} = \text{CoeffIntercept}_j * PAR_{o_j}$	Monteith (1977)
PARutile <sub>j</sub> (MJ) PAR converti en biomasse	$PAR_{utile_j} = \text{min}(PAR_{Sat}, PAR_{o_j})$	Interprétation relation accumulation de biomasse lumière interceptée, Exp. caractérisation/5 ombrages
NAR <sub>j</sub> (g) Assimilation nette de la plante le jour <sub>j</sub>	$NAR_j = RUE * PAR_{utilisé_j}$	Monteith (1977)

## **2.4 Validation du modèle.**

Pour valider le modèle nous avons mis en place une expérimentation spécifique qui comprend deux parties :

- une partie en plante isolée en pleine lumière pour tester la capacité du modèle à décrire l'évolution de la biomasse en conditions de croissance au potentiel,
- une partie en peuplement en pleine lumière également pour tester la capacité du modèle à décrire le comportement des plantes en peuplement à partir de celui en plantes isolées.

### **2.4.1 Présentation de l'expérimentation**

#### *Traitements expérimentaux*

Les traitements expérimentaux combinent deux facteurs : l'espèce et la conduite en plante isolée ou en peuplement :

- CP Isol *Centrosema pascuorum* conduit en plantes isolées,
- CP Pop *Centrosema pascuorum* conduit en peuplement,
- NW Isol *Neonotonia wightii* conduit en plantes isolées,
- NW Pop *Neonotonia wightii* conduit en peuplement,
- SG Isol *Stylosanthes guianensis* conduit en plantes isolées,
- SG Pop *Stylosanthes guianensis* conduit en peuplement.

L'expérimentation a été conduite en 2013 sur la même parcelle que précédemment en 2012, avec les mêmes règles de conduite assurant des conditions optimales de nutrition minérales et hydriques.

Pour avoir une densité et des peuplements homogènes au démarrage des couverts, il a été choisi de réaliser ces couverts à partir de plantules produites en pépinière, plantées au stade plantule 19 jours après semis. Pour la conduite en plante isolée, une plante a été plantée tous les 40 cm, les plantes étant par la suite éclaircies à l'occasion des prélèvements à chaque date d'observations, comme précédemment. Pour la conduite en peuplement, une plante a été installée tous les 20 cm, les plantes prélevées pour observation étant échantillonnées par quatre, en respectant une bordure.

#### *Dispositif expérimental*

Le dispositif comporte six traitements répétés de façon aléatoire dans trois parcelles, plantées chacune successivement à une semaine d'intervalle.

#### *Mesures réalisées*

Quatre plantes ont été prélevées par date de prélèvement et par parcelle élémentaire sur lesquelles les traits fonctionnels intervenant dans l'interception de la lumière (biomasse aérienne, biomasse foliaire, SLA, envergure) ont été mesurés. Une première observation a été réalisée après reprise une semaine après plantation soit 26 jours après semis, puis les observations ont été réalisées à 42, 56, 84 jours après semis pour CP et NW, jusqu'à 104 jours pour SG.

### *Fertilisation et disponibilité en azote*

Deux apports de fertilisant complet 14/4/24 ont été réalisés sur la base d'une dose de 50 Kg N.ha<sup>-1</sup>. Les analyses des teneurs en azote minéral sur l'horizon 0-30 cm réalisées au cours de l'expérimentation indiquent que les teneurs en azote du sol sont restées globalement satisfaisantes (cf. Figure 9), mais la parcelle BI1 possède des valeurs légèrement plus basses que les deux autres. La teneur en phosphore assimilable (méthode Truog) était en moyenne de 19 mg P.kg<sup>-1</sup> de sol. La teneur en potassium moyenne était de 2.8 cmol eq.kg<sup>-1</sup>.

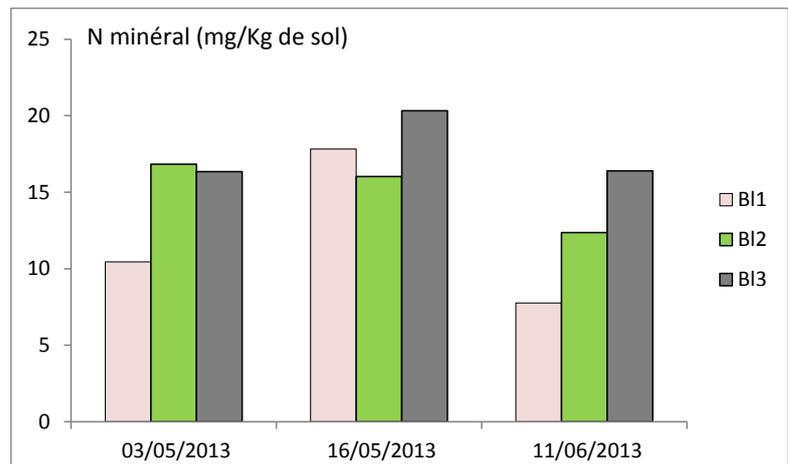


Figure 9. Evolution des teneurs en azote minéral du sol au cours de l'expérimentation

## 2.4.2 Résultats

### 2.4.2.1 Dynamique de croissance en biomasse obtenue sur l'expérimentation.

Pour présenter la croissance des espèces, nous avons choisi de distinguer deux périodes :

- De zéro à 56 jours, pour laquelle on peut considérer que la croissance est exponentielle car l'influence mutuelle des plantes est nulle à très faible (cf. les graphiques de la Figure 10 a, b et c qui présentent les courbes en échelle Log de la croissance obtenue pour chaque répétition),
- Au-delà de 56 jours où la croissance n'est plus exponentielle en plante isolée comme en peuplement (cf. les graphiques de la Figure 10 d, e et f).

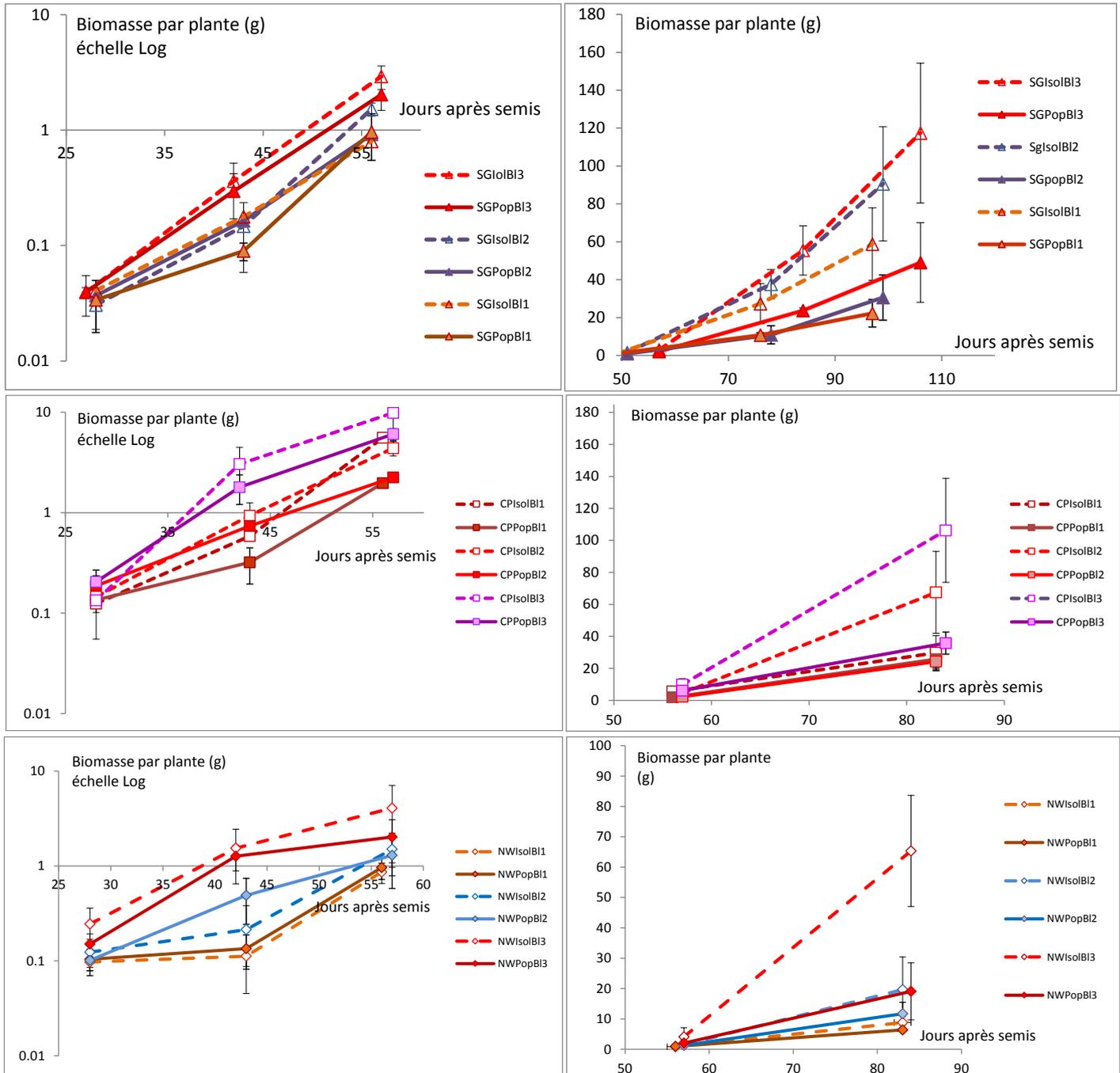


Figure 10. Croissance en biomasse des 3 espèces jusqu'à 56 jours, et de 56 à 100 jours

Les observations réalisées dans la partie de l'essai en plantes isolées montrent que deux espèces CP et NW ont moins bien poussé qu'en 2012. En effet pour ces deux espèces, les valeurs de RGR en 2013 ont été inférieures à celles obtenues lors de l'expérimentation en 2012. Par contre, SG présente dans cette expérimentation un RGR plus élevé qu'en 2012.

La fertilisation apportée a assuré une alimentation en azote, phosphore et potassium, mais les parcelles expérimentales n'ayant pas été conduites sur paillage plastique comme l'expérimentation en 2012, l'action du lessivage a pu être plus importante qu'en 2012. Le suivi des teneurs du sol en azote minéral montrent qu'elles varient peu au cours du temps (cf. Figure 9).

Bien que légèrement différentes des estimations antérieures des potentialités de croissance de ces espèces, les différentes dynamiques de croissance en plantes isolées correspondent à la croissance potentielle individuelle de ces trois espèces dans ce contexte d'expérimentation. Ce jeu de données permet donc d'évaluer le modèle paramétré à partir des données de 2012.

Dans cette expérimentation le décalage dans le temps des répétitions a permis de tester différents régimes de rayonnement reçus qui se traduisent par des différences de biomasses produites entre les répétitions. Ces différences, qui ne se révèlent qu'à partir de la seconde observation, sont bien liées à des différences de quantité de rayonnement reçues. En effet :

- les différences de températures observées entre répétitions sont minimales (25,0 à 25,8°C de moyenne),
- aucun déficit hydrique journalier supérieur à 1 mm n'est observé plus de deux jours de suite sur les répétitions B1 et B2, un déficit de 5 mm est observé pour la répétition B3 juste avant la seconde observation, ce qui ne semble pas expliquer ni la moindre croissance sur B1, ni les meilleures croissances sur B3 par rapport aux autres parcelles,
- les quantités d'azote disponibles étaient légèrement inférieures sur B1 par rapport aux deux autres répétitions mais les quantités d'azote disponibles sont restées comprises entre 30 et 50 kg N.ha<sup>-1</sup>,

Avec le décalage de l'implantation, nous avons mesuré un plus faible rayonnement 8MJ.j<sup>-1</sup> en moyenne sur B1, contre 11 à 12 MJ.j<sup>-1</sup> sur les deux autres répétitions.

Comme attendu, la compétition pour la lumière freine la croissance individuelle des plantes en peuplement. Cette réduction est plus ou moins forte et plus ou moins précoce selon les espèces.

- pour NW, la dynamique est tout à fait similaire à celle en plante isolée jusqu'à 56 jours après semis,
- pour SG, la dynamique est exponentielle de 0 à 56 jours comme pour les plantes isolées, mais avec un RGR plus faible (0.120 au lieu de 0.131),

- pour CP, la dynamique de croissance en peuplement ne reste proche de la dynamique en plante isolée que jusqu'à 42 jours après semis.

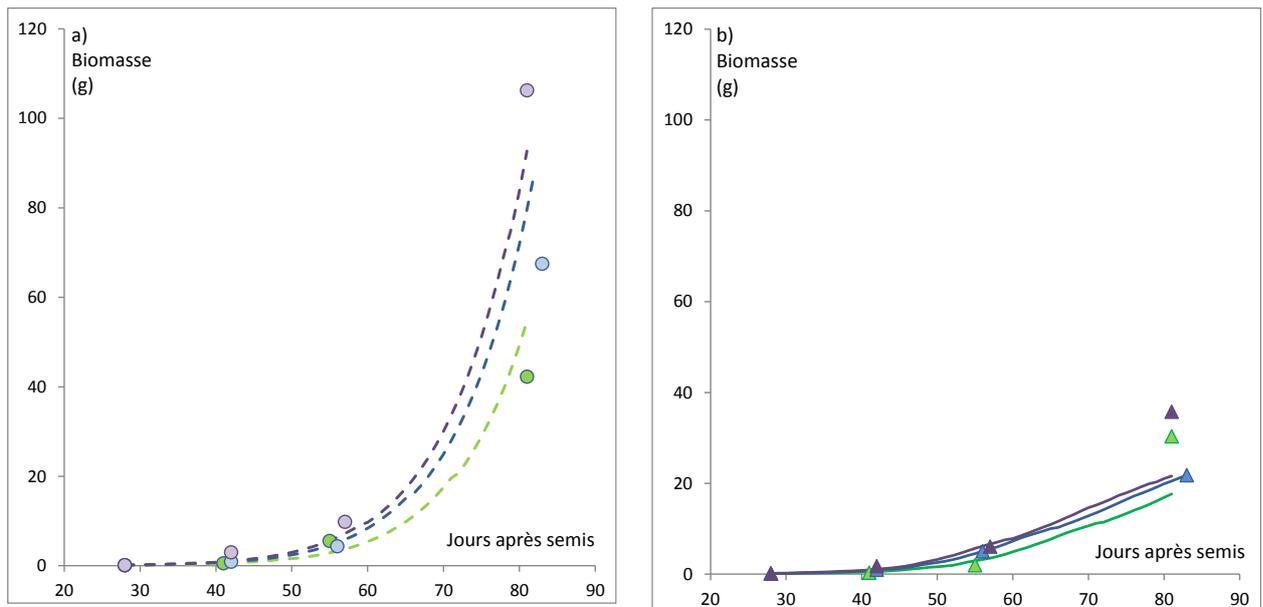
En conduite en peuplement, dès que la compétition intervient, la dynamique de croissance devient linéaire par rapport au temps. A ce stade et dans ces conditions, la plus forte vitesse de croissance est observée avec SG, suivi de CP, (respectivement 0.852 et 0.642 g.m<sup>-2</sup>/j<sup>-1</sup>), NW exprimant la plus faible vitesse de croissance en biomasse (0.342 g/m<sup>2</sup>/j). Il est à noter que les deux espèces qui ont les vitesses de croissance les plus fortes de 56 à 83 jours correspondent à celles qui ont les plus forts RGR au démarrage. Cela est peu surprenant, car il a été montré que pour des plantes dont les capacités d'interception et de photosynthèse restent relativement constantes au cours du temps, ces caractéristiques de la dynamique de croissance au stade plantule hors compétition pour la lumière entre plantes, et au stade de couvert interceptant la majorité du rayonnement incident sont intrinsèquement dépendantes (Goudriaan et Monteith, 1990).

Sur la base de ces résultats expérimentaux, il est possible de confronter les croissances en biomasse observées et les simulations de croissance obtenues. Le modèle ayant été paramétré séparément pour chacune des espèces étudiées, il est aussi évalué séparément pour chaque espèce.

Pour chaque espèce, cette démarche de simulation de la croissance en biomasse a été conduite pour chaque sous parcelle expérimentale correspondant à une date de plantation, en introduisant comme valeur initiale du modèle, la valeur de biomasse obtenue à la première observation à 28 jours sur cette parcelle (moyenne des valeurs en plante isolée et pour les plantes en peuplement).

#### 2.4.2.2 Simulation de la croissance de *Centrosema pascuorum*

La figure 11 présente les résultats des simulations du modèle de 28 à 84 jours après semis, pour des plantes isolées (a) et pour des peuplements de 25 pl.m<sup>-2</sup> (b), pour chacune des trois dates de plantation des parcelles. Les courbes correspondant aux simulations peuvent être comparées aux valeurs moyennes des biomasses mesurées aux trois dates après la première mesure utilisée pour initier le modèle.



**Figure 11. Simulation de la croissance de CP pour les plantes isolées (a) et en peuplement (b)**  
(simulations représentées par les traits, mesures représentées par les marques)

**Tableau 4. Critères d'évaluation de la qualité des estimations de biomasses fournies par le modèle CP**

	Moyenne générale	RMSE	MEF	Régression Estim (t)=f[mesuré(t)]
Isolé (n=9)	20,1	11,7	0.87	Estim(t)= 1.06 Obs(t) R <sup>2</sup> =0.92
Peuplement (n=9)	8,7	6,48	0.67	Estim(t)= 0.67 Obs(t) R <sup>2</sup> =0.92
Ensemble Isolé & Peupl. (n=12)	14,4	9,11	0.85	Estim(t)= 1,05 Obs(t) R <sup>2</sup> =0.91

Le paramétrage du modèle ayant été fait sur la base des croissances observées en plante isolée, la bonne correspondance entre les simulations du modèle et les observations en plante isolée indique que les hypothèses qui sous-tendent cette modélisation ne sont pas mises en défaut par le fonctionnement observé. Par ailleurs, bien que la RMSE soit importante, la valeur du critère MEF de qualité du modèle proche de un indique que le modèle assure une bonne estimation de la dynamique de croissance (cf. tableau 2). Par ailleurs la régression entre valeurs mesurées et valeurs estimées montre que le modèle n'apporte pas de biais important.

Pour le modèle en peuplement, la MEF reste acceptable, même si sa valeur est moins satisfaisante que pour le modèle en plante isolée. Cela provient certainement d'une assez sensible sous-estimation des biomasses par le modèle par rapport aux observations (cf. figure 11 et régression entre estimation du modèle et observations).

### C.4.2.3 Simulation de la croissance de *Stylosanthes quianensis* en plante isolée et en peuplement

La figure 12 présente les résultats des simulations du modèle de 28 à 104 jours après semis, pour des plantes isolées et pour des peuplements de 25 p/m<sup>2</sup>, pour chacune des trois dates de plantation des parcelles.

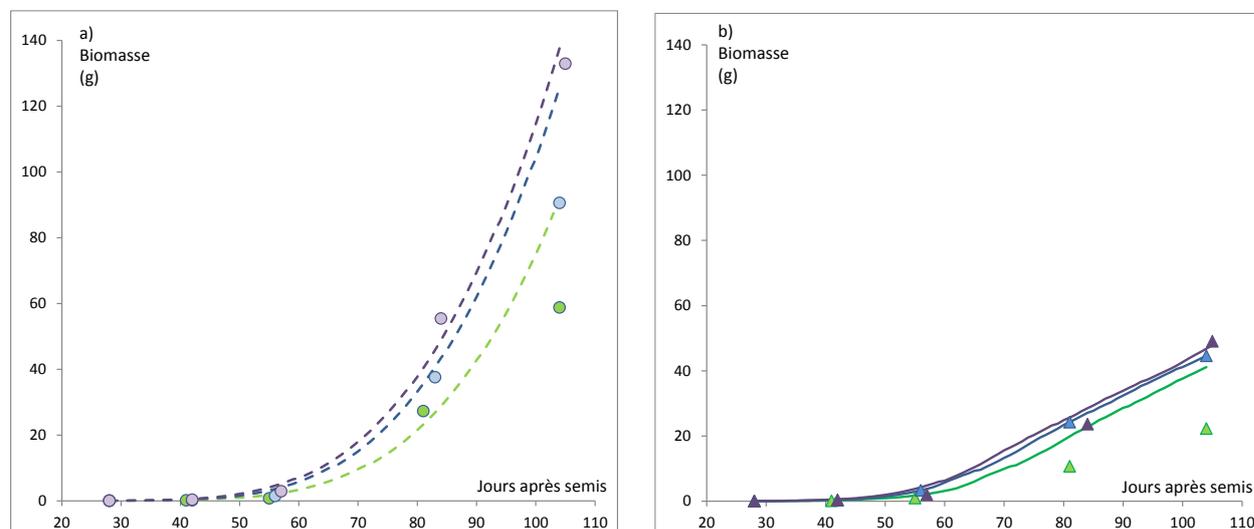


Figure 12. Simulation de la croissance de SG pour les plantes isolées (a) et en peuplement (b) (simulations représentées par les traits, mesures représentées par les marques)

Tableau 5 : Critères d'évaluation de la qualité des estimations de biomasses fournies par le modèle SG

	Moyenne générale	RMSE	MEF	Régression Estim(t)=f[mesuré(t)]
Plante isolée (n=12)	27,2	17,7	0.88	Estim(t)= 1.18 Obs(t) R <sup>2</sup> =0.96
Peuplement (n=12)	10,1	8,4	0.78	Estim(t)= 1.25 Obs(t) R <sup>2</sup> =0.88
Ensemble Isolé & Peupl. (n=24)	18,7	13.1	0.87	Estim(t)= 1.19 Obs(t) R <sup>2</sup> =0.95

Les simulations de la croissance pour les plantes isolées sont en bonne adéquation avec les observations réalisées sur deux parcelles, alors que pour la dernière le modèle surestime la biomasse finale. Bien que la RMSE soit importante, la valeur du critère MEF indique que le modèle assure une bonne estimation de la dynamique de croissance (cf. Figure 12a, Tableau 5). La régression entre valeur mesurée et valeur estimée montre que le modèle surestime légèrement la biomasse produite en plante isolée.

Les simulations de la croissance des plantes en peuplement s'écartent peu de la croissance en plante isolée jusqu'à 56 jours après semis (cf. Figure 12b). A ce stade jeune, avant qu'intervienne un recouvrement entre plantes dans le peuplement, la bonne correspondance entre observation et simulation était attendue puisque le fonctionnement est à ce stade similaire à celui de plantes isolées. À partir de 80 jours, la simulation par le modèle en peuplement exprime bien l'effet dépressif de la compétition, avec une croissance en peuplement à ce stade qui tend vers une croissance linéaire, dans

la simulation comme pour les observations de croissance en biomasse. Le plus faible RMSE du modèle peuplement par rapport à celui plante isolée et la valeur de 0.78 pour le MEF indique que la qualité des simulations en peuplement reste proche de celle obtenue pour les plantes isolées.

#### 2.4.2.4 Modèle de croissance de *Neonotonia wightii*

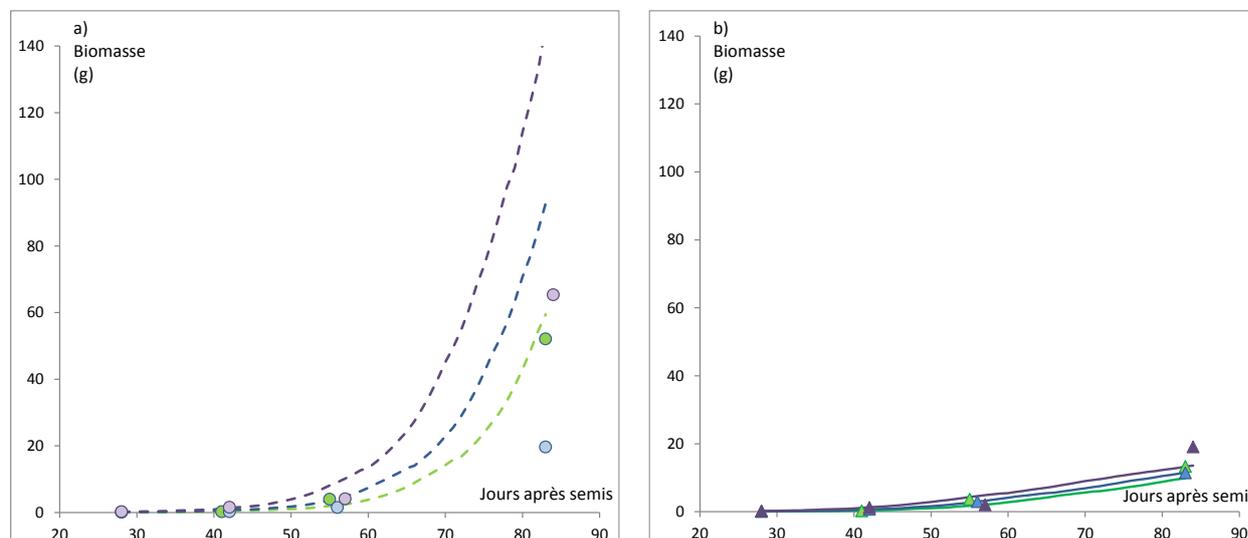


Figure 13. Simulation de la croissance de NW pour les plantes isolées (a) et en peuplement (b) (simulations représentées par les traits, mesures représentées par les marques)

Tableau 6 : Critères d'évaluation de la qualité des estimations de biomasses fournies par le modèle NW

	Moyenne générale	RMSE	MEF	Régression Estimé en fonction d'observé
Isolé (n=9)	12.4	39,4	0,40	Estim(t)= 2.06 Obs(t) R <sup>2</sup> =0.80
Peuplement (n=9)	4.5	2,53	0.79	Estim(t)= 0,78 Obs(t) R <sup>2</sup> =0.91
Ensemble Isolé & Peupl. (n=18)	8.4	24,6	0,41	Estim(t)= 1,95 Obs(t) R <sup>2</sup> =0.79

Il existe une très forte variabilité des croissances observées en plante isolée pour cette espèce sur les trois parcelles. Le modèle plante isolée surestime fortement la production de biomasse obtenue en fin d'expérimentation pour deux parcelles sur trois (cf. Figure 13a). Ceci se traduit par un très fort RMSE et un coefficient d'efficacité fortement négatif pour le modèle plante isolée (Tableau 6). Cependant, bien que le modèle n'apparaisse pas capable de prédire correctement la biomasse en fin d'expérimentation, il s'avère néanmoins que la simulation reste assez fidèle jusqu'à 56 jours après semis (cf. Figure 13a).

En peuplement, avec le même paramétrage que pour les plantes isolées, les dynamiques de biomasse en plantes isolées sont correctement expliquées pour les trois parcelles du dispositif expérimental (cf. Figure 13b). Le modèle s'avère très cohérent avec les observations réalisées, ce qui se traduit par une valeur de MEF de 0.79. Il est cependant important de savoir que ce modèle sous-estime légèrement les biomasses dans ses simulations en peuplement.

### **2.4.3 Discussion des résultats de la comparaison entre croissance observée et simulations du modèle**

#### *Utilisation du modèle pour les plantes isolées*

La bonne correspondance entre les simulations du modèle et les observations pour les espèces SG et CP conforte notre démarche de modélisation. La variabilité de la croissance obtenue sur les différentes parcelles est en grande partie représentée par les simulations du modèle, elle correspond aux effets :

- de la variabilité du rayonnement, mais celle-ci reste limitée puisqu'elle provient d'un décalage des implantations des blocs dans le temps de seulement une semaine,
- de la variabilité de la biomasse présente à la première observation, qui est utilisée comme variable d'initialisation du modèle et dont les variations peuvent dépendre des conditions de démarrage au stade plantule.

Pour ces deux espèces nous observons cependant que la valeur simulée pour la parcelle B11 apparaît surestimée par rapport à l'observation (ce qui est aussi le cas en peuplement pour SG). Or cela correspond à la parcelle qui a présenté des teneurs du sol en azote minéral plus faibles que les deux autres parcelles plantées plus tardivement (cf. Matériel et méthodes), ce qui pourrait expliquer le retard de ces deux espèces sur cette parcelle.

La variabilité résiduelle reste néanmoins assez importante ce qui est à mettre en relation avec le faible nombre de plantes observées par placette (0.25 m<sup>2</sup> prélevé, soit 4 plantes observées).

Pour NW, la forte surestimation du modèle par rapport aux observations pourrait indiquer que certaines hypothèses ne sont pas valides et/ou que la réponse aux conditions expérimentales de cette espèce a été moins bonne que pour les deux autres espèces. La surestimation du modèle par rapport aux observations provient probablement du fait qu'il s'agit d'une liane qui a de très fortes capacités à coloniser l'espace. Ce qui pose le problème d'une bonne représentation de l'espace colonisé sur la base de l'envergure, celui-ci n'est pas forcément assimilable à un disque comme cela est représenté dans le modèle. NW formant des lianes très longues, les problèmes rencontrés dans la mise en œuvre du modèle pour les plantes isolées peuvent aussi provenir de l'hypothèse de répartition de la surface foliaire sur l'ensemble de la surface : elle serait invalidée pour cette espèce dont les feuilles sont disposées le long des longues lianes. D'autres représentations de la colonisation de l'espace devraient être envisagées pour les plantes de type liane pour améliorer la représentation de leur fonctionnement par le modèle.

Bien que le modèle pour les plantes isolées n'apparaisse pas assurer une simulation très fidèle pour cette espèce, les simulations acceptables jusqu'à 56 jours et reflètent certainement une validité de nos hypothèses et représentation réaliste du fonctionnement jusqu'à ce stade de croissance. Une utilisation prudente du paramétrage utilisé dans le modèle pour les plantes isolées semble néanmoins envisageable pour la simulation de peuplements.

### *Utilisation du modèle en peuplement*

Nous observons une bonne correspondance entre les simulations du modèle et les observations en peuplement pour l'espèce SG. Le modèle simule bien l'apparition des effets de la concurrence sur la dynamique de croissance en biomasse par rapport au contexte plante isolée à partir de 60 jours, ce qui conforte notre approche qui analyse la concurrence dans le couvert comme un effet d'ombrage mutuel entre plantes. Par la suite, le modèle représente bien le passage à une croissance linéaire sous l'effet de la concurrence dans le couvert. La prise en compte de la réponse de la RUE à de forts ombrages permet de simuler correctement cette vitesse de croissance dans ces conditions de partage de la ressource lumineuse. Les écarts constatés entre simulation et observation concernent essentiellement la parcelle B11, pour laquelle il est de nouveau constaté un déficit de croissance entre la valeur observée et la simulation du même ordre que celui observé pour les plantes isolées sur la même parcelle. Cela pourrait provenir, comme nous l'avons indiqué pour ces dernières, de conditions expérimentales légèrement limitantes sur cette parcelle.

Pour CP, nous avons également observé une bonne correspondance entre les simulations du modèle et les observations en peuplement. Néanmoins, on note une certaine sous-estimation de la croissance par le modèle. Celle-ci peut provenir de la forme de la réponse de la RUE dans le modèle dont l'accroissement en réponse à un fort ombrage mutuel entre plantes dans le couvert n'est pris en compte qu'à partir d'un seuil de 80% d'ombrage, alors que cette réponse est plus progressive et, bien que limitée, commence pour cette espèce dès un ombrage de 60%.

Pour NW, nous observons une concordance acceptable entre simulation et biomasse observée en peuplement, cela indique une validité de ce modèle pour ce contexte. Les problèmes précédemment relevés de surestimation de la croissance en plante isolée limitent la capacité prédictive du modèle en peuplement. Néanmoins, la bonne conformité de la pente de la croissance en peuplement avec les observations indique que les problèmes de simulation, révélés sur l'utilisation du modèle en plante isolée, sont plus liés à des problèmes de représentation de la morphologie que de celle du fonctionnement photosynthétique. Dans ce contexte, il apparaît possible d'utiliser le modèle en peuplement, mais sans dépasser la biomasse correspondant à celle atteinte sur les parcelles de validation en peuplement (soit 13 g par plante).

La bonne correspondance entre les observations et les simulations du modèle en peuplement pour nos trois espèces conforte notre hypothèse centrale : il est possible de représenter le fonctionnement d'une plante en peuplement à partir de la connaissance de son fonctionnement en plante isolée. Le critère MEF de qualité du modèle s'écarte peu de celui obtenu en plante isolée.

### *Limites*

La confrontation des simulations du modèle et des observations sur les trois espèces apporte un niveau de validation du modèle, mais aussi laisse apparaître certaines limites d'utilisation.

Tout d'abord, la bonne qualité de prédiction obtenue pour les espèces CP et SG conforte la validité de notre approche. Comme nous l'avons mentionné dans la démarche, dans la mesure où nous étudions des plantes destinées à fournir un service de couverture, nous avons présélectionné des espèces ayant une assez forte capacité de colonisation en surface, ce qui est compatible avec l'une de nos hypothèses

simplificatrices qui consiste à négliger les effets d'interceptions latérales pour les plantes isolées. L'autre hypothèse est la répartition homogène des surfaces foliaires sur la surface occupée par la plante, qui semble être assez conforme à la morphologie de CP et SG, ce qui favorise la concordance des simulations du modèle pour ces espèces avec la réalité. Pour NW, les écarts observés indiquent que cette hypothèse n'est peut-être pas suffisamment proche du fonctionnement de la plante isolée, mais lorsque les plantes se recouvrent en peuplement la meilleure répartition des surfaces foliaires peut être plus en adéquation avec la représentation du fonctionnement adopté dans le modèle.

Concernant le modèle en peuplement, pour les trois espèces, pour un peuplement de 25 plantes par m<sup>2</sup> le modèle fournit une bonne représentation des vitesses de croissance après l'entrée en compétition entre plantes. Seule la pente obtenue pour CP semble un peu sous-estimée. L'une des limites de la démarche mise en œuvre ici et que par souci de simplification, nous n'avons pris en compte qu'un niveau de réponse de la RUE à l'ombrage. Une prise en compte plus progressive de l'augmentation de la RUE en réponse à l'ombrage dans le couvert pourrait constituer une voie d'amélioration du modèle.

L'un des avantages de la démarche de modélisation adoptée est qu'elle n'implique aucun calibrage de paramètre entre le passage de l'individu au peuplement, cela entraîne bien sûr une moindre qualité des simulations par rapport à une démarche assurant un calibrage spécifique pour une densité de peuplement. Ce modèle reposant exclusivement sur le paramétrage à partir de l'évaluation en plante isolée, cela entraîne une faiblesse inhérente aux incertitudes sur la détermination de ses paramètres, en particulier les incertitudes liées aux faibles effectifs observés à chaque date lors de la caractérisation. Ce point peut être amélioré par un accroissement des effectifs étudiés, mais il apparaît illusoire de viser par ce biais une modélisation très fidèle.

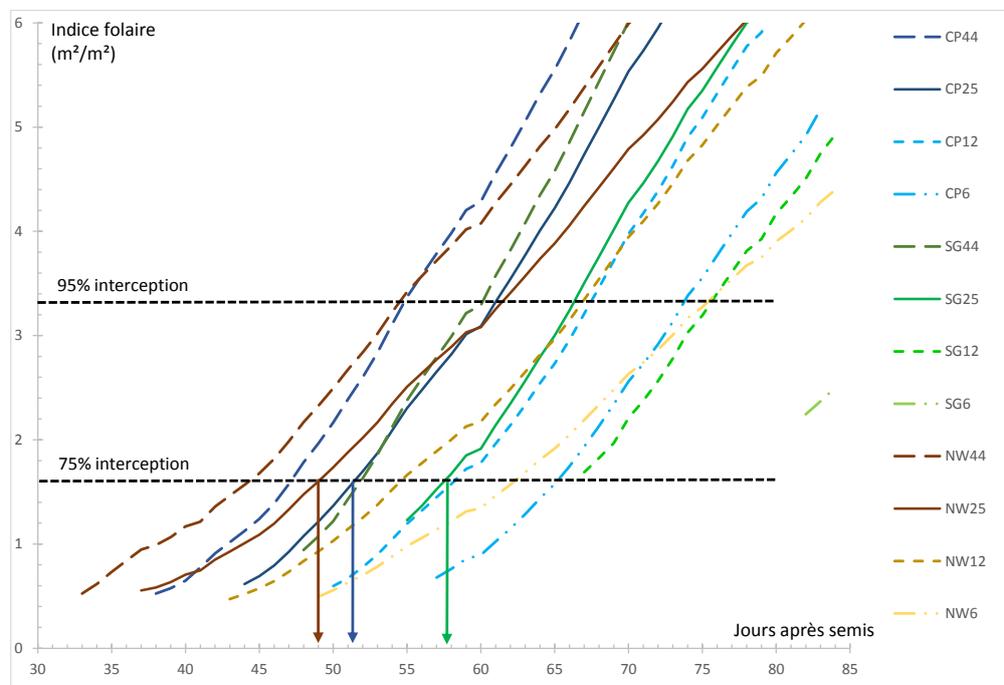
Enfin, une limite du modèle est qu'il porte essentiellement sur une représentation du fonctionnement du couvert jusqu'à ce qu'il assure une couverture, mais pas sur une représentation du fonctionnement du modèle une fois le couvert établi. Il ne prend notamment pas en compte la durée de vie des feuilles ou leur sénescence et de ce fait peut aboutir à des simulations d'indice foliaire irréalistes. Il ne peut donc pas prétendre à représenter l'évolution du couvert à plus long terme.

Enfin, ne disposant pas de jeu de données adapté, nous n'avons pas pu mettre en œuvre cette démarche de modélisation dans le cas de la mise en place de couvert en partant d'une situation où un ombrage est présent à la levée (implantation de couverts sous une bananeraie déjà établie), ou croît progressivement en même temps que le couvert (effet d'adventices ou de bananiers imposant un ombrage à la plante semée). La démarche adoptée est tout à fait adaptée à ces questions et pourra être poursuivie dans ces directions.

Notre objectif initial était de disposer d'un modèle permettant de simuler le fonctionnement de couverts sous différents contextes d'implantation, en priorité pour évaluer l'effet de la densité. Le modèle disponible ayant montré une validité des simulations satisfaisantes, nous nous proposons d'exploiter les résultats de simulations pour ces trois espèces à différentes densités.

Ce modèle a été validé en plante isolée et pour des couverts de 25 plantes/m<sup>2</sup>, pour une durée de 84 jours pour NW et CP et pour une durée de 105 jours après semis pour SG. Nous pouvons donc simuler les performances de ces espèces pour une gamme de densité sur ces durées.

Sur cette base nous avons simulé la croissance d'une plante moyenne pour quatre densités 44 p.m<sup>-2</sup> (distance entre plante de 15cm), 25 p.m<sup>-2</sup> (distance entre plante de 20cm), 12p/m<sup>2</sup> (distance entre plante de 30cm) et 6 p.m<sup>-2</sup> (distance entre plante de 40cm). Pour avoir une évaluation des potentialités de couverture de ces trois espèces, nous avons réalisé nos simulations à partir de la situation initiale correspondant au bloc 3 qui correspondait pour chaque espèce aux meilleures croissances.



**Figure 14. Simulation de l'indice foliaire des trois espèces étudiées pour quatre densités de peuplement**

Nous avons représenté sur le graphique de la Figure 14, pour les 3 espèces étudiées et pour les 4 densités évaluées, l'indice foliaire calculé à partir de la surface foliaire par plante et de la surface disponible pour chaque plante. Les courbes ne commencent qu'à partir du moment où l'envergure des plantes leur permet de couvrir la surface disponible pour une plante.

Concernant leur capacité à former un couvert qui intercepte 75% de la lumière incidente (correspondant à un indice foliaire 1,55) :

- NW atteint cette couverture à 49 jours pour 25 plantes.m<sup>-2</sup> ; augmenter la densité à 44 p.m<sup>-2</sup> permet de devancer l'obtention de ce résultat de 5 jours, la réduire de moitié ne repousse l'obtention de ce résultat que de 6 jours, dans ces simulations les biomasses des plantes ne dépassent pas 40 g par plante, valeur correspondant à la limite de validité du modèle pour cette espèce,
- CP atteint cette couverture à 51 jours pour 25 plantes.m<sup>-2</sup> soit seulement deux jours après NW ; augmenter la densité à 44 p.m<sup>-2</sup> permet d'atteindre ce résultat quatre jours plus tôt, alors qu'à l'inverse une réduction de moitié de la densité repousse l'obtention de ce résultat de 7 jours,

- SG atteint cette couverture pour 25 plantes.m<sup>-2</sup> à 57 jours soit 12 jours plus tard que pour NW ; augmenter la densité de SG à 44 p.m<sup>-2</sup> permet d'atteindre ce résultat avec 5 jours d'avance soit en même temps que pour CP à 25 plantes.m<sup>-2</sup>, réduire la densité de moitié ne permet d'atteindre cet objectif qu'au bout de 67 jours.

Les meilleures performances en couvert pour atteindre une couverture sont obtenues par NW, suivi de très près par CP qui atteint le même niveau de résultats pour 2 à 3 jours supplémentaires. CP ayant une croissance plus rapide, il rattrape par la suite NW et atteint 95% d'interception en même temps. Ces deux espèces, pour une densité de 25 p.m<sup>-2</sup>, possèdent la capacité de former une couverture qui intercepte environ 75% de la lumière en 50 jours et plus de 90% en 60 jours. Réduire de moitié cette densité retarde l'obtention de ces objectifs de moins de 7 jours.

Nous avons vu qu'il est possible pour SG d'atteindre des dynamiques de couverture proches de NW et CP à 25 p.m<sup>-2</sup> en augmentant la densité à 44 p.m<sup>-2</sup>. Cela paraît *a priori* contraignant, mais il est important de noter que pour ces résultats équivalents, cela correspond à 0,13 g de semence germée par m<sup>2</sup> pour SG, alors que cela correspond à respectivement 0,47 et 0,19 g.m<sup>-2</sup> pour respectivement CP et NW. Ces résultats montrent l'effet de levier que peut constituer la densité de semis pour les cultures (Weiner J., 2010) comme pour les Pds.

## **Chapitre 4 : Fonctionnement en pleine lumière du couvert associant plantes de service et adventices.**

## Introduction

Rappelons qu'une plante de service utilisée en couverture vivante peut être mise en place soit durant l'interculture (elle joue alors le rôle d'une jachère) soit au moment de la replantation des bananiers. Dans ce chapitre, nous étudierons dans un premier temps le fonctionnement d'une couverture en jachère sans ombrage par le bananier : cela correspond au premier de ces deux scénarios, mais également à la situation étudiée dans le chapitre précédent où la limitation pour la ressource lumineuse provenait uniquement de la compétition entre plantes. Mais nous introduirons ici une autre composante dans le couvert : les adventices, qui participent également à cette compétition.

Notre objectif est d'analyser, sous l'hypothèse d'une compétition pour la ressource lumineuse, le fonctionnement d'un couvert associant une plante de couverture et des adventices, afin de tester la capacité des espèces étudiées à réguler ces dernières. Dans le cas de la couverture sous bananeraie nous ajouterons l'étude de la compétition pour l'azote.

Dans un couvert combinant plantes de service et adventices, la présence des adventices, en modifiant l'environnement lumineux des plantes de service (dans un environnement riche en eau et en éléments minéraux), influence la dynamique de croissance et de couverture du sol de la plante de service ; et réciproquement, la présence de la plante de service affecte la croissance des adventices présentes.

Dans le cadre d'une implantation d'un couvert de Pds sur un sol fraîchement travaillé (toutes les adventices levées étant donc détruites), l'établissement du couvert dépend pour une large part de deux groupes de facteurs :

- Pour la composante Pds,
  - Un petit nombre de caractéristiques intrinsèques de l'espèce, qui, lorsque la lumière est seul facteur limitant, peuvent à elles seules expliquer la croissance en biomasse et en surface foliaire (à l'échelle de la plante ou à celle du peuplement) ; ces caractéristiques sont les traits de réponse à la lumière ;
  - les conditions techniques et environnementales lors de la mise en place du peuplement (modalité de préparation du lit de semence, profondeur de semis, humidité du sol pendant le semis, pluviométrie après semis) ;
- Pour la composante adventices,
  - Le stock semencier hérité de l'histoire culturale de la parcelle, déterminant une diversité d'espèces et leurs abondances respectives,
  - la fraction de ce stock qui est suffisamment proche de la surface pour pouvoir lever, dépendant des conditions techniques et environnementales lors de l'implantation du peuplement qui jouent aussi sur la dynamique de levée puis de croissance des adventices.

## Objectif

L'objectif est d'analyser les effets de compétitions mutuels entre une plante de service et les adventices, pour trois espèces ayant des caractéristiques contrastées, hors bananeraie.

Dans cette partie, nous présenterons et discuterons les résultats d'une expérimentation conçue pour apprécier l'effet de ces différents facteurs. Le schéma de la figure 1 présente le principe de construction de cette expérimentation. Il repose sur la mise en place, toutes choses égales par ailleurs, de trois traitements (cf. Figure 1) :

- 1. Un traitement où seules les plantes de service sont présentes (grâce à un désherbage attentif tout au long de l'expérience).
- 2. Un traitement avec un couvert associant une Pds et des adventices, obtenu en laissant pousser les mauvaises herbes dans un peuplement de Pds installé au même moment et dans les mêmes conditions que pour le traitement précédent ;
- 3. Un traitement portant seulement un couvert spontané d'adventices sur des parcelles ayant subi les mêmes interventions culturales que dans le cas des deux autres traitements (y compris le passage du semoir à vide).

Tous les traitements 1 et 2 ont été installés trois fois, avec une espèce différente de Pds à chaque fois : *Centrosema pascuorum*, *Neonotonia wightii* et *Stylosanthes guianensis*. Le traitement 3, témoin couvert spontané est aussi répété à chaque fois pour chaque à côté de l'implantation de chaque espèce.

Le traitement 1 doit permettre de mesurer **l'expression du potentiel** de couverture (i.e. hors compétition avec les adventices) des Pds étudiées. La comparaison des situations 1) et 2) permet d'évaluer **l'écart entre le potentiel exprimé en peuplement monospécifique et son expression dans un couvert associant Pds et adventices**. La comparaison des situations 2) et 3) permet d'évaluer l'effet de l'implantation d'une Pds sur la croissance des adventices, c'est-à-dire le **niveau de contrôle des adventices dans les conditions de l'expérimentation**.

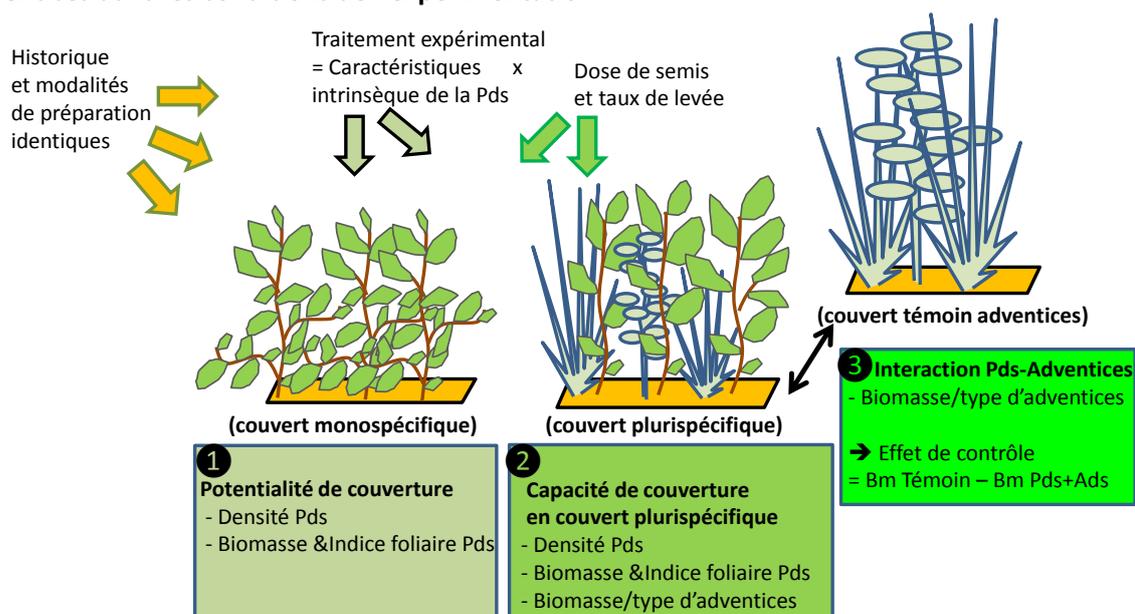


Figure 1. Présentation du principe de construction de l'expérimentation.

## 1. Matériel et méthodes

### 1.1 Installation de l'expérimentation.

Le tableau 1 récapitule l'ensemble des traitements expérimentaux mis en place, avec les abréviations correspondantes. Le dispositif expérimental comprend six blocs, installés dans les mêmes conditions que l'expérimentation précédente, sur la station expérimentale de Rivière Lézarde.

Tableau 1 : Traitements expérimentaux.

	Couvert monospécifique désherbé	Couvert associant Pds et adventices	Témoin couvert spontané
<i>Centrosema pascuorum</i>	Couvert CP seul (CP-Mono)	Couvert CP associé aux adventices (CP+Adv)	Couvert spontané (TemCP)
<i>Neonotonia wightii</i>	Couvert NW seul (NW-Mono)	Couvert NW associé aux adventices (NW+Adv)	Couvert spontané (TemNW)
<i>Stylosanthes guianensis</i>	Couvert SG seul (SG-Mono)	Couvert SG associé aux adventices (SG+Adv)	Couvert spontané (TemSG)

Les différentes placettes d'une espèce ont été semées en une seule fois au sein d'un bloc et constituent avec le témoin spontané adjacent un sous bloc (cf. Figure 2). Ces derniers ont été répartis aléatoirement au sein de six blocs principaux, constituant un dispositif expérimental en split plot.

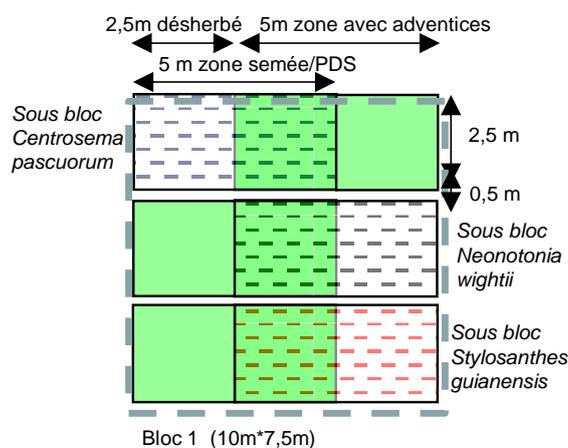


Figure 2. Schéma de répartition des modalités sur le bloc 1

Les couverts testés ont été semés sur un sol nu, tous les 15 cm au semoir manuel dont le rouleau de distribution de semence a été adapté à la dose de semis attendue. Les deux parcelles de chaque sous-bloc ont été semées en même temps (puis divisées pour constituer les deux parcelles expérimentales). Les parcelles du sous bloc ont ensuite été roulées manuellement sur toute leur surface (aussi bien la zone semée que celle n'étant pas semée). Chaque sous bloc était donc constitué de trois parcelles élémentaires carrées, ayant toutes la même dimension (2.5\*2.5m). Les blocs 1, 2 et 3 ont été implantés le 7/04, les blocs 4, 5 et 6, ont été implantés le 14/04.

#### *Doses de semis*

Le tableau suivant donne les doses de semis:

Tableau 2. Doses de semis et nombre de graines/m<sup>2</sup> semées

Expé/trmt	Dose semis (g/m <sup>2</sup> )	Poids de 1000 graines (g)	Densité de semis (Nb graines/m <sup>2</sup> )
<i>Centrosema pascuorum</i>	2.05	18.8	109
<i>Neonotonia wightii</i>	1.84	7.7	240
<i>Stylosanthes guianensis</i>	0.82	2.9	280

Le désherbage (sur la modalité Monospécifique) a été réalisé manuellement toutes les trois semaines, pour s'assurer que les adventices levées ne puissent pas atteindre une taille pouvant entraîner une concurrence.

Pour assurer une alimentation non limitante en éléments nutritifs, nous avons apporté une dose équivalente à 45 g N.m<sup>-2</sup>, 12 gP<sub>2</sub>O<sub>5</sub>.m<sup>-2</sup> et 90 g de K<sub>2</sub>O.m<sup>-2</sup> sous forme d'engrais complet ; apport renouvelé le 31 mai, soit 50 jours environ après semis.

Un réseau d'irrigation par aspersion 6m x 6m (pluviométrie de 2,2 mm/h) a été installé sur la parcelle pour fournir si nécessaire un apport d'eau complémentaire à la pluviométrie. La semaine du 15 au 21/04 étant peu pluvieuse, nous avons dû réaliser un apport par irrigation les 18, 19, 20 et 21/04/2011 à raison de 8mm/jour. Par la suite, il n'a pas été nécessaire d'apporter de complément d'irrigation, les bilans hydriques hebdomadaires (Pluviométrie-ETP) étant tous excédentaires, sauf celui de la semaine du 27/05 au 2/06 et du 3 au 9/06, mais le déficit cumulé de ces deux semaines n'excédait pas 15mm.

### **1.2. Prélèvements et mesures**

Pour l'observation des différents couverts, les prélèvements destructifs des parties aériennes des plantes du couvert ont été réalisés sur 2 placettes de 0.5 x 0.5 m<sup>2</sup> choisies sur une localisation prise au hasard dans chaque parcelle élémentaire : soit pour un sous bloc correspondant à une espèce de Pds 2 placettes sur les Pds monospécifiques, 2 placettes pour les parcelles Pds + Adventices, et 2 placettes pour les parcelles Témoin couvert spontané.

Une évaluation des densités de Pds a été réalisée à la levée.

Les prélèvements ont été effectués :

- 30 jours après semis, (DAS),
- 75-80 jours après semis, (DAS).

#### Mesure de la biomasse des Pds et indice foliaire

La Biomasse fraîche d'une Pds a été mesurée au laboratoire, après pesée, un sous échantillon de plantes a été placé à l'étuve ventilée à 70 °C pendant 72 h pour déterminer le taux de matière sèche total des plantes. La biomasse sèche (BmS) d'une plante de service a alors été calculée par le produit de la biomasse fraîche multipliée par la teneur en matière sèche, elle est ensuite exprimée par m<sup>2</sup>.

La surface spécifique foliaire a été déterminée sur quatre plantes extraites de l'échantillon prélevé. La biomasse de feuille et la biomasse de tiges sont pesées séparément. La surface des feuilles a été mesurée à l'aide d'un scanner, les feuilles étant placées, sans se toucher, sur un fond blanc et scannées en noir et blanc. L'image est ensuite traitée avec le logiciel d'imagerie numérique « ImageJ® » qui, après conversion binaire de l'image, calcule leur surface en pixels. Une simple conversion à partir de la résolution de l'image scannée (pixels/pouces) permet de connaître la surface. La matière sèche de l'échantillon scannées permet ensuite de calculer la surface spécifique des feuilles appelé aussi le SLA (Specific Leaf Area en cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup>). La matière sèche de l'échantillon de tiges, couplée à celle des feuilles permet de calculer la proportion de feuille de la plante appelé aussi le LWR (Leaf Weight Ratio).

L'indice foliaire, correspond à une surface foliaire rapportée à une surface au sol, (m<sup>2</sup>.m<sup>-2</sup>), il est calculé grâce aux mesures citées auparavant, soit :

$$\text{LAI} = \text{BmS} * \text{LWR} * \text{SLA} / 10000 \quad (1)$$

$$\text{SLA en cm}^2.\text{g}^{-1}, \text{BmS en g.m}^{-2}, \text{LWR en g.g}^{-1}$$

#### Modalités de prélèvements et d'observation des Pds et adventices

La réponse des adventices a été observée par un prélèvement destructif des adventices pour mesurer leur biomasse (prélèvement concomitant avec les Pds sur des placettes de 0.5 m\*0.5 m).

Pour mieux évaluer la réponse des adventices quantitativement les plus présentes dans les couverts issus de jachère, nous avons séparé dans la biomasse totale les catégories suivantes d'adventices :

- *Sorghum arundinaceum*, graminée de grande taille occupant la strate la plus haute lorsqu'elle est présente,
- les « petites graminées » de plus petite taille, dont *Echinochloa colona* et *Eleusine indica* sont les plus courantes, cette catégorie comprends aussi les cypéracées,
- *Cleome ruditosperma*, très présente après travail du sol en fin de jachère, pouvant dominer le couvert en l'absence des espèces précédentes,
- *Euphorbia heterophylla*, très courante après travail du sol en fin de jachère,
- *Phyllanthus amarus*, très courantes,
- Les « autres dicotylédones », correspondant à une assez forte diversité d'espèces de taille inférieure ou similaire à *C. ruditosperma*, représentant généralement une part minoritaire de la biomasse.

La Biomasse sèche d'une espèce ou d'une catégorie d'adventice a été mesurée en frais au laboratoire pour chaque placette. Un sous échantillon de plantes, a été placé à l'étuve ventilée à 70 °C pendant 72 h pour déterminer le taux de matière sèche total des plantes. La biomasse sèche d'une plante de service a alors été calculée par le produit de la biomasse fraîche multiplié par la teneur en matière sèche, elle est ensuite exprimée par m<sup>2</sup>. La biomasse totale des adventices a aussi été calculée, ainsi que la biomasse totale des adventices hors grande graminées.

## **2. Résultats**

### **2.1. Croissance des trois Pds en couvert monospécifique et en présence des adventices**

#### *Densité de peuplement*

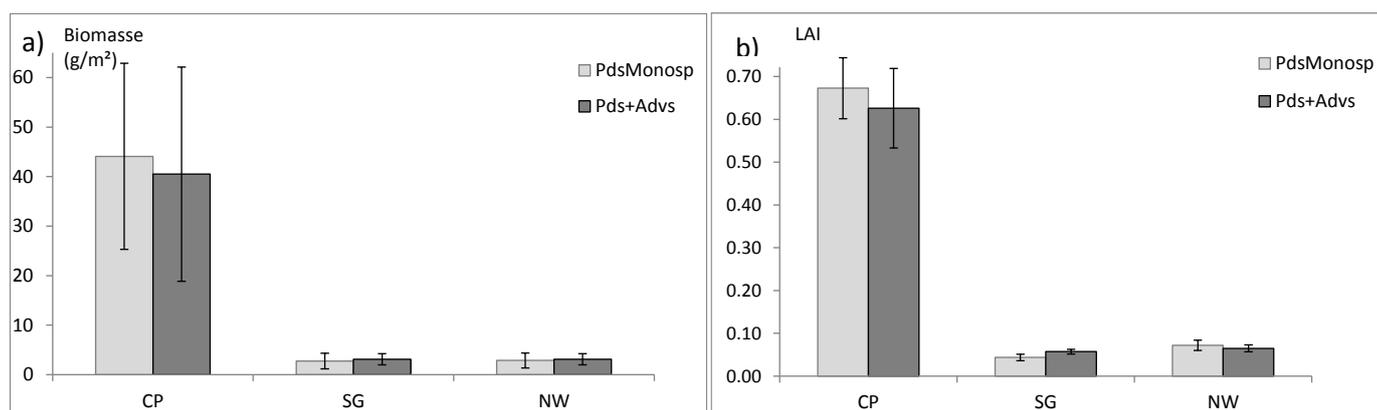
L'analyse de variance des densités des plantes un mois après semis montre un effet très significatif de l'espèce sur la densité ( $P < 10^{-7}$ , cf. annexes), indépendamment de la présence ou non des adventices ( $P = 0.1$  pour l'effet adventices et  $P = 0.6$  pour l'interaction Sp\*Adv). La densité obtenue ne dépend donc que de l'espèce. CP est caractérisé par une forte densité, alors que SG a la plus faible densité (cf. Table 1). Ces densités traduisent l'effet d'un fort taux de levée pour CP, alors que pour NW et SG les taux de levée ont été faibles, puisque la quantité de graines semées pour ces deux dernières espèces était supérieure à celle utilisée pour CP.

Tableau 3. Densités obtenues à la levée pour les différents couverts monospécifiques

Variable	Densité (nb/m <sup>2</sup> )
Espèce	HS
Adventices	NS
Esp*Adv	NS
CP	95.0 A
NW	48.5 B
SG	31.2 C

#### *Effet de la présence des adventices sur la croissance en biomasse et le LAI*

### 30 jours après semis



**Figure 3. Biomasse et indice foliaire des Pds à 30 DAS**

Sur la croissance en biomasse des PDS, l'analyse de variance révèle un effet important de l'espèce ( $p=2.5 \cdot 10^{-6}$ ), sans que ne soit relevée une influence de la présence d'adventices ni une interaction espèce\*présence d'adventice significative (cf. Figure 3a). En termes d'indice foliaire, comme pour la biomasse, nous observons un effet de l'espèce mais aucune différence entre les couverts avec et sans adventices (cf. Figure 3b).

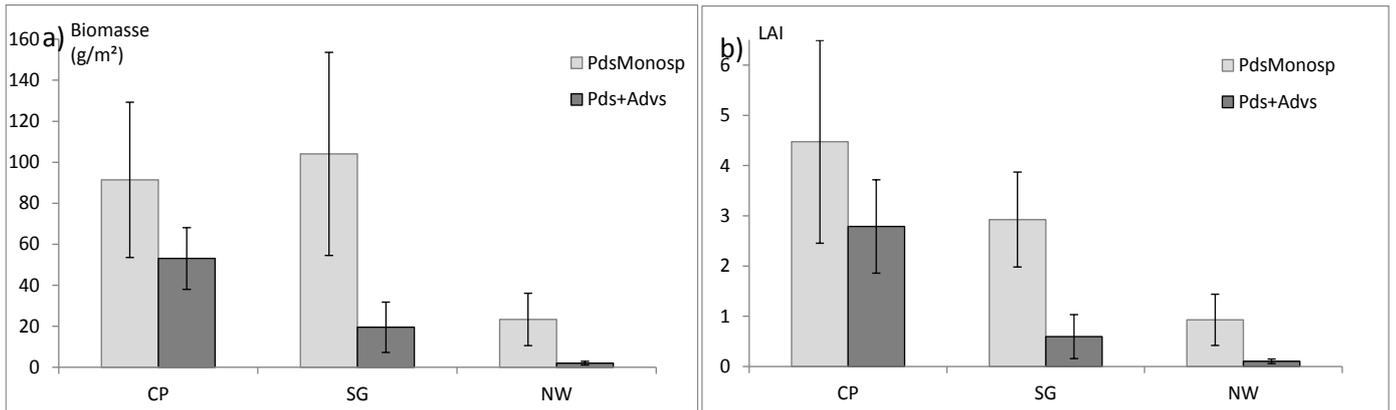
Au travers des espèces testées et des densités obtenues après levée, nous disposons sur cette expérimentation de couverts ayant des capacités de croissance en biomasse et en surface bien différentes à ce stade, qui ne sont pas influencées par la présence ou non d'adventices :

- CP qui présente à la fois une forte croissance en biomasse par plante et les plus fortes densités, obtient la plus forte biomasse surfacique ( $40 \text{ g.m}^{-2}$ ), ce qui correspond déjà à une couverture non négligeable en surface foliaire ( $\text{LAI}=0.62$ ),
- SG et NW qui ont une plus faible croissance par plante et des densités plus faibles, qui représentent à ce stade une faible biomasse (environ  $3 \text{ g.m}^{-2}$ ) et un LAI faible (inférieur à 0.1).

### 75 jours après semis

L'analyse de variance réalisée indique la production de biomasse par unité de surface des Pds est très significativement influencée par l'espèce ( $p=0.007$ ), mais aussi par la présence d'adventices ( $p=10^{-6}$ ). L'interaction espèce\*présence d'adventice significative ( $p=0.0265$ ) indique que l'effet des adventices diffère selon l'espèce (cf. Figure 4a).

En couvert monospécifique, hors compétition des adventices, SG et CP obtiennent une production de biomasse surfacique équivalente, qui est de l'ordre de  $100 \text{ g.m}^{-2}$ . Pour NW, la biomasse produite en couvert monospécifique est plus faible.



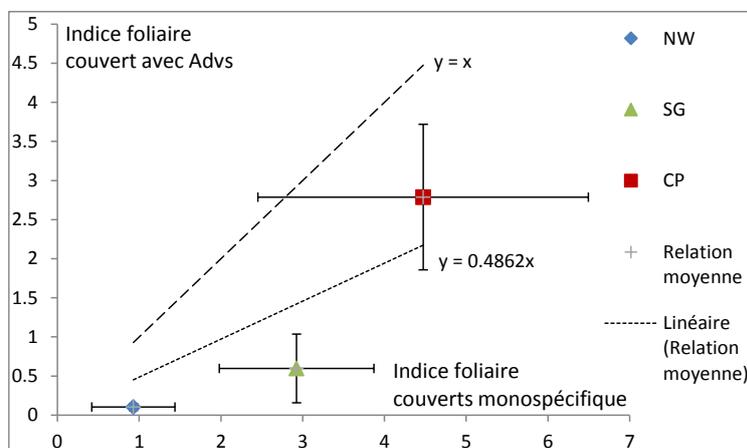
**Figure 4. Biomasse et indice foliaire des Pds à 75 DAS**

L'interaction entre espèces et la présence d'adventices sur la biomasse des Pds correspond à des effets dépressifs de la présence d'adventices d'ampleur différente selon les couverts :

- la croissance de Cp est réduite de 40 % par rapport à la situation sans adventices,
- la croissance de SG est réduite de pratiquement des trois quarts de la biomasse,
- la croissance de NW est la plus affectée, avec une réduction de pratiquement un facteur 10 (cf. Figure 4a).

Sur l'indice foliaire, l'effet de l'espèce reste très important ainsi que celui des adventices. Hors compétition avec les adventices, CP atteint à ce stade un LAI moyen supérieur à 4, alors que SG qui possède une production de biomasse équivalente atteint un LAI inférieur. NW obtient à ce stade un LAI très inférieur aux deux autres espèces. En présence d'adventices, nous observons des effets dépressifs sur l'indice foliaire très proches de ceux observés sur la biomasse.

A cette date, malgré des effets dépressifs de différentes intensités, selon les espèces, en réponse à la présence d'adventices, nous observons que l'indice foliaire moyen des espèces en couvert monospécifique est fortement corrélé à celui obtenu dans les couverts avec adventices ( $r=0.91$ , cf. Figure 5).



**Figure 5 : Relations entre indice foliaire des espèces en couvert monospécifique et en présence d'adventices**

Pour la suite de cette discussion, NW n'ayant pratiquement pas réussi à s'implanter en présence d'adventices, nous éliminons ce traitement de notre analyse. Nous analyserons seulement les effets de CP et SG sur les adventices.

*Discussion sur l'écart entre potentiel en couvert monospécifique et croissance obtenue en association avec des adventices*

En couvert monospécifique, dès 30 jours après semis, nous avons décelé de fortes différences sur la croissance en biomasse et sur l'indice foliaire entre les traitements. CP exprime la plus forte capacité de couverture du fait d'un fort potentiel de croissance des plantes et d'une forte densité obtenue dans les peuplements à la levée. Comme nous ne constatons par ailleurs aucun effet dépressif de la présence d'adventices sur la croissance, aussi bien en biomasse qu'en surface, à ce stade, la croissance de chaque espèce en présence d'adventice reste conforme au potentiel de croissance exprimé en couvert monospécifique. Cela montre que jusqu'à cette date, aux densités évaluées, il n'intervient pas d'effets décelable de la compétition interspécifique sur les capacités de couverture pour ces trois espèces.

A 75 jours, nous avons observé que les plus fortes croissances en biomasse sont obtenues pour CP et SG. Comme à 30 jours la biomasse de SG était beaucoup plus faible que cette dernière espèce, cela révèle pour SG une croissance particulièrement forte sur cette période. Malgré une biomasse très proche de ces deux couverts, CP obtient un indice foliaire moyen de plus de 4, alors que celui de SG est l'ordre de 3 ce qui correspond à l'expression de plus faibles capacités de couverture de cette espèce (ratio surface/biomasse plus faibles pour SG par rapport à CP). NW obtient à cette date un indice foliaire très faible par rapport aux deux autres traitements, ce qui provient de la faible biomasse produite à cette date. NW présente une croissance beaucoup plus faible que pour les deux espèces précédentes, qui est à relier en premier lieu à son potentiel de croissance plus faible par plante, mais aussi à une plus faible densité obtenue à la levée.

Dans les couverts avec adventices, l'effet dépressif induit sur la croissance des Pds apparaît variable selon l'espèce. CP est l'espèce qui présente le plus fort potentiel de croissance et de couverture en couvert monospécifique et qui subit les effets dépressifs les plus limités dans les couverts où sont présentes les adventices. A l'opposé, NW, qui a la plus faible croissance, subit les effets dépressifs les plus forts sous l'effet de la présence des adventices.

Sur les indices foliaires obtenus à ce stade, l'effet dépressif de la présence d'adventices est fortement expliqué par les effets induits sur la croissance en biomasse.

## 2.2. Réponse des adventices à la présence des PDS : niveau de contrôle des adventices

### Réponse des adventices 30 jours après semis

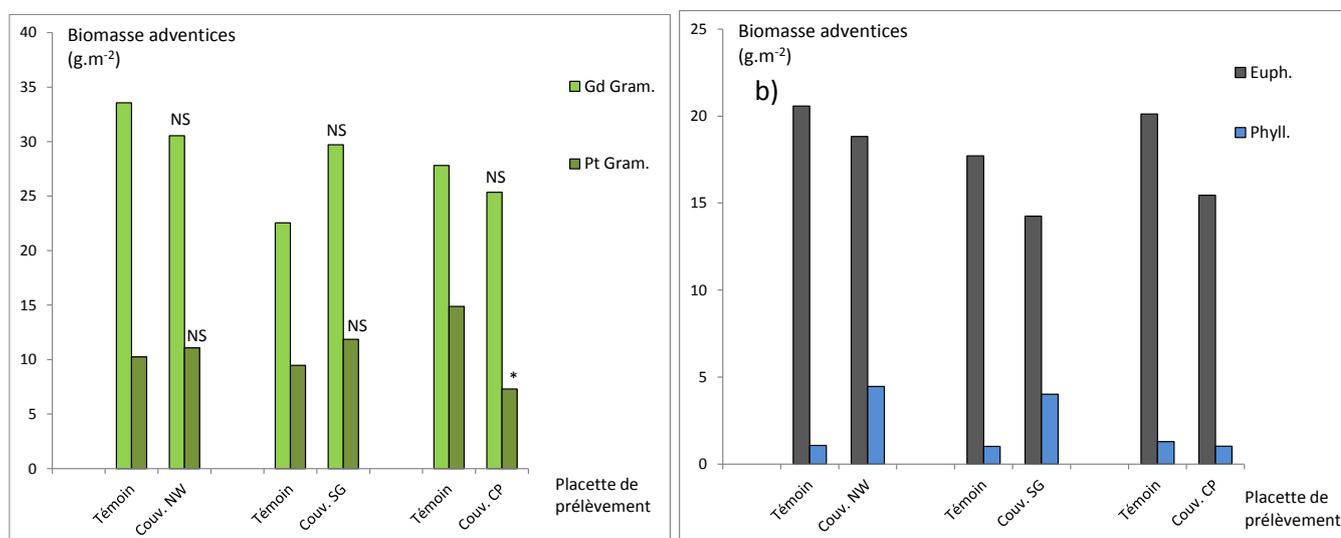


Figure 6. Réponse de la biomasse des différentes catégories d'adventices aux Pds 30 jours après semis

(Témoin : couvert spontané adjacent à chaque couvert évalué, Gd Gram. : Grandes graminées, Pt Gram. : petites graminées et cypéracées, Euph. : *Euphorbia heterophyllum*, Phyll. : *Phyllanthus amarus*, NS : non significatif, \* : significatif)

A ce stade, dans les couverts associant Pds et adventices, la biomasse surfacique totale d'adventices représente 64 g.m<sup>-2</sup>, ce qui est identique à la biomasse des adventices sur les témoins (couverts spontanés). L'absence d'effet des couverts sur la biomasse totale des adventices est confirmée par l'analyse de variance qui ne détecte aucun effet significatif de la présence de Pds. En présence de Pds nous n'observons pas non plus d'effet significatif sur les biomasses des différents groupes d'adventices : *Euphorbia heterophylla*, *Cleome ruditosperma*, *Phyllanthus amarus* et les autres dicotylédones. Nous relevons cependant une interaction significative, Présence de Pds x Espèce, sur la biomasse surfacique des petites graminées. Cela provient d'une biomasse significativement plus faible pour cette catégorie d'adventices sur les traitements CP par rapport au témoin (Figure 6).

En s'intéressant plus précisément à la répartition de cette biomasse par catégorie d'adventice sur les témoins, il apparaît que les grandes graminées contribuent pour 44% à la biomasse surfacique, *Euphorbia heterophylla* pour 27% et les petites graminées et cypéracées pour 17%. Les dicotylédones autres qu'*E. heterophylla* représentent moins de 10% de la biomasse des adventices. Aucune corrélation négative n'est relevée entre les biomasses des différentes catégories d'adventices. En revanche, nous avons constaté des corrélations positives entre la biomasse des grandes graminées et celle d'*Euphorbia heterophylla* et entre les différentes catégories de dicotylédones, dont deux sont aussi corrélées positivement à la biomasse des petites graminées (Figure 7).

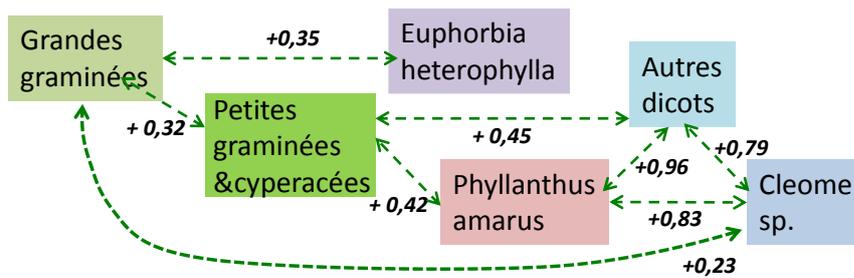


Figure 7: Corrélations entre biomasses des différentes catégories d'adventices sur les témoins à 30j (toutes les corrélations indiquées correspondent à une probabilité  $p \leq 0.05$ )

A 30 jours, sur les parcelles où ont été implanté des Pds, nous n'avons observé aucun effet significatif des couverts sur la biomasse totale des adventices ni sur celle des différentes catégories d'adventices, à l'exception des petites graminées dont la biomasse est réduite en présence de CP.

L'absence de corrélation négative entre les biomasses des différentes catégories d'adventices sur le témoin indique que la compétition entre les adventices reste insuffisante pour induire une réponse de leur croissance. Sur les parcelles où nous avons implanté des plantes de service, les surfaces et les biomasses supplémentaires qui s'ajoutent restent faibles pour SG et NW, mais sont plus conséquentes pour CP qui atteint un indice foliaire de 0.6. En l'absence d'effet sur la biomasse totale des adventices, cela indique que l'interception de lumière par les Pds reste insuffisante pour induire un effet de contrôle sur les adventices. Néanmoins, la réduction de biomasse observée sur les petites graminées sous l'effet de CP indique qu'une compétition entre les plantes commence à intervenir dans le couvert.

### Réponse des adventices 75 jours après semis

En préliminaire, nous relevons qu'à ce stade les grandes graminées représentent plus de 500 g.m<sup>-2</sup> ce qui représente 82% de la biomasse des adventices sur les témoins spontanés. Les autres catégories qui représentent de fortes contributions à la biomasse totale des adventices sont les petites graminées et cypéracées 12%, *Phyllanthus amarus* 2.5%, *Euphorbia heterophylla* 2% environ ; *Cleome sp.* et les autres dicotylédones représentent chacune moins de 1%.

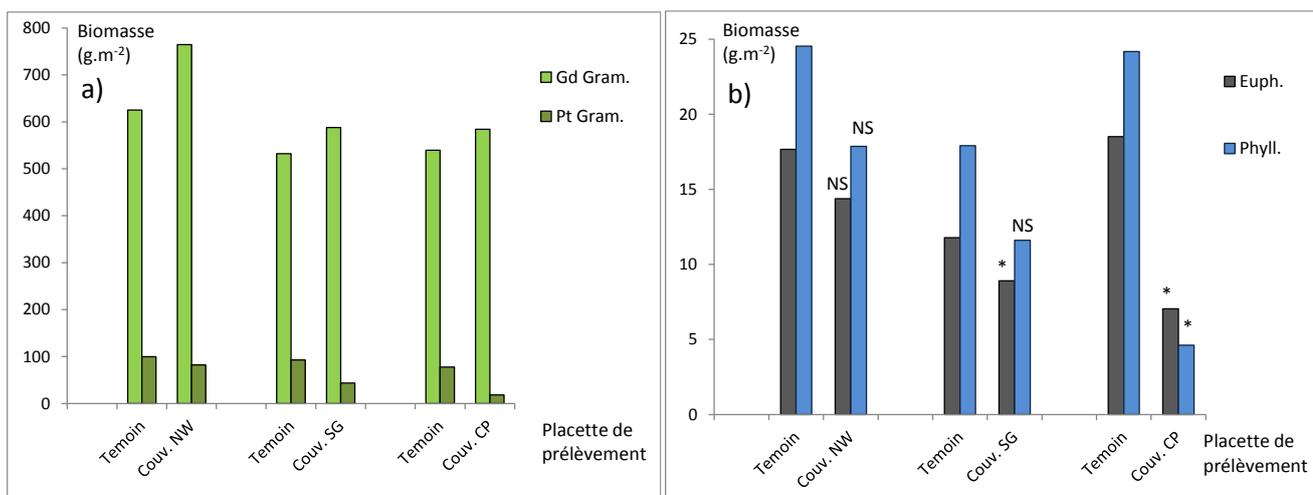


Figure 8. Réponse de la biomasse des différentes catégories d'adventices aux Pds 75 jours après semis. (Témoin : couvert spontané adjacent à chaque couvert évalué, Gd Gram. : Grandes graminées, Pt Gram. : petites graminées et cypéracées, Euph. : *Euphorbia heterophyllum*, Phyll. : *Phyllanthus amarus*, NS : non significatif, \* : significatif)

L'analyse de variance réalisée sur la biomasse totale des adventices ne révèle pas d'effet significatif des différents couverts testés par rapport aux témoins sans Pds.

Par contre, sur la biomasse totale d'adventices autre que les grandes graminées, l'analyse de variance met en évidence un effet significatif Pds, sans effet de l'espèce. C'est-à-dire qu'il n'existe aucune différence significative entre CP et SG sur le niveau de contrôle de ces adventices qui sont réduite de 40% par rapport au témoin.

Pour analyser plus précisément la réponse des différentes catégories d'adventices, nous avons réalisé des analyses de variance par catégorie d'adventices. Ces analyses révèlent que ces deux Pds réduisent significativement la biomasse des petites graminées et celle des cypéracées de 65% (Figure 8), ainsi que la biomasse d'*Euphorbia heterophylla* qui est réduite de moitié. Pour *Phyllanthus amarus*, l'analyse statistique révèle uniquement une interaction Sp\*Pds significative traduisant une réduction par CP.

#### Réponse des adventices à la présence de SG et CP 75 jours après semis

Nous avons recherché les différentes interactions existant dans le couvert en étudiant d'abord les corrélations entre les biomasses des différentes catégories d'adventices sur les témoins et sous l'effet des surfaces des plantes de service.

Sur les couverts témoins, nous observons une corrélation négative entre la biomasse des grandes graminées qui représente la majorité de la biomasse des adventices et la biomasse des autres adventices ( $r=-0.42$ ,  $P=0.03$ , figure 9). En étudiant les corrélations entre catégories d'adventices il apparait une forte corrélation négative entre la biomasse des grandes graminées et la biomasse de *Phyllanthus amarus*. Nous relevons par ailleurs des corrélations positives entre *Cleome ruditosperma* et *Phyllanthus amarus*, *Euphorbia heterophylla* ainsi qu'avec les « autres dicotylédones » qui semblent former une communauté végétale qui réagit de façon homogène (cf. Figure 9). Cette analyse des corrélations pour les couverts témoins permet de montrer qu'à ce stade, en l'absence de plante de couverture, on observe uniquement l'effet de concurrences générées par les grandes graminées qui représentent une part importante de la biomasse du couvert et qui de surcroît occupent la strate supérieure du couvert.

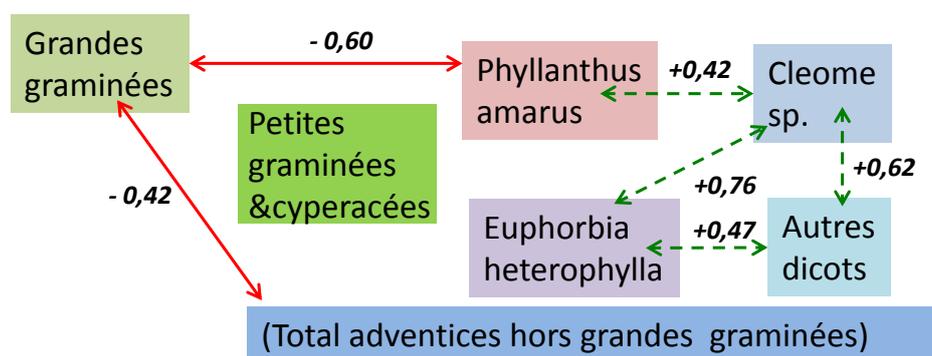


Figure 9. Corrélations entre biomasses des différentes catégories d'adventices sur les parcelles témoins à 75j (toutes les corrélations indiquées correspondent à une probabilité  $p \leq 0.05$ )

Sur les parcelles en présence de plantes de service, il n'est plus détecté de corrélation entre les grandes graminées et la biomasse des autres adventices, par contre la corrélation négative entre la biomasse de cette catégorie d'adventice et la biomasse de *Phyllanthus amarus* déjà observée sur le témoin est

conservée. Les corrélations positives entre les différentes dicotylédones du couvert sont aussi conservées. Dans ce contexte, il apparaît aussi une corrélation positive supplémentaire entre les petites graminées et cypéracées et *Phyllanthus amarus*.

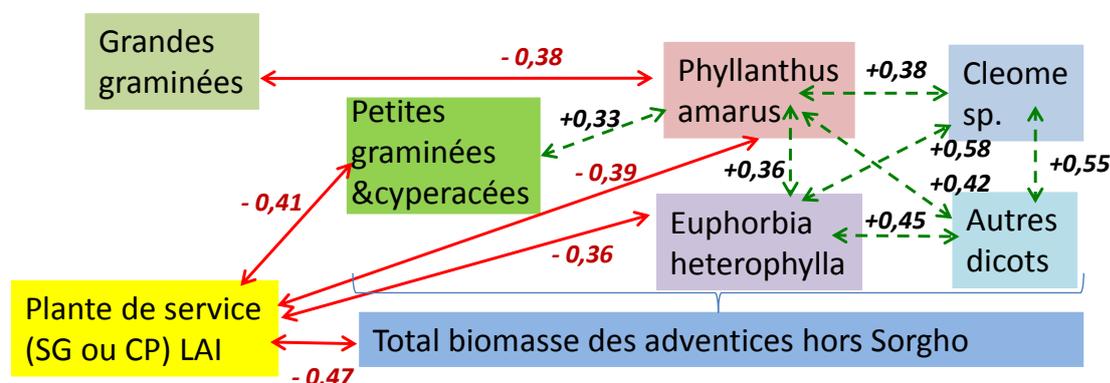


Figure 10. Corrélations entre LAI de la plante de service biomasses des différentes catégories d'adventices à 75j (toutes les corrélations indiquées correspondent à une probabilité  $p \leq 0.05$ )

Concernant l'effet de la surface des plantes de service, il n'est pas observé de corrélation ( $R=0,02$ ) entre la biomasse des grandes graminées et la surface des plantes de service.

Une corrélation négative ( $r=-0.47$ ,  $p<0.001$ ) est observée entre la surface des plantes de service et la biomasse totale des adventices autres que *S. arundinaceum*. Cette corrélation est sous tendue par une corrélation négative directe entre la surface des plantes de service et *P. amarus*, *E. heterophyllum* ainsi qu'avec les petites graminées (Figure 10).

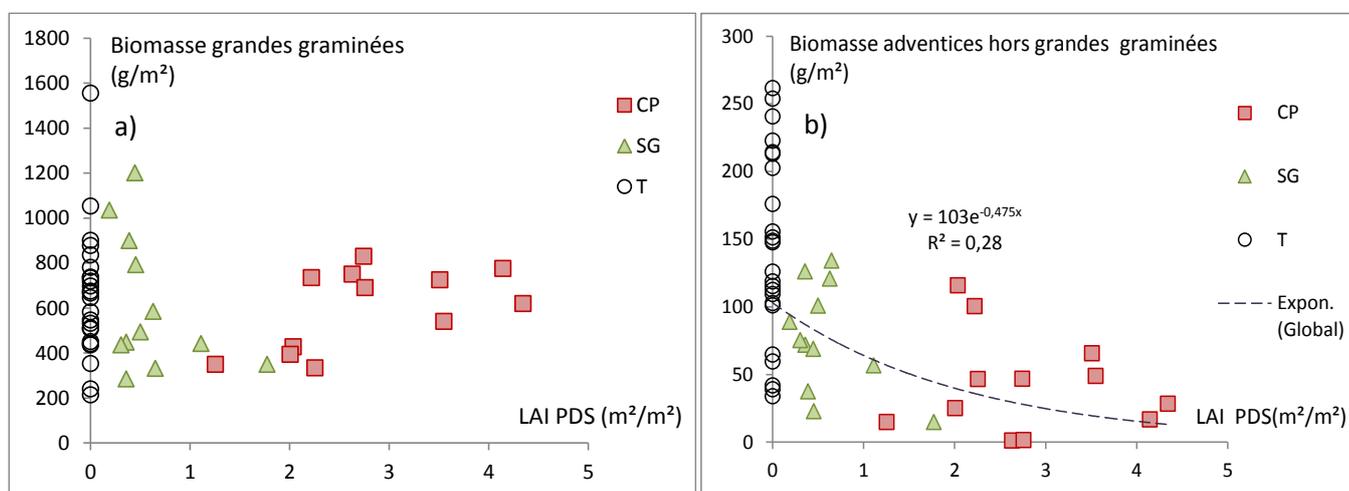


Figure 11 : Relation entre indice foliaire des Pds et contrôle de *S. arundinaceum* (a) et des autres adventices (b)

L'analyse Ancovar sur la biomasse des adventices hors grandes graminées de l'effet des couverts de CP et SG montre un effet hautement significatif de leur indice foliaire, sans effet additionnel de l'espèce, qui explique 27% de la variabilité. Le graphique de la figure 11b permet de visualiser cette relation entre l'indice foliaire des plantes de service et l'effet sur la biomasse de ces adventices, avec par exemple un indice foliaire de 3 qui permet 75% de réduction de la biomasse. Le meilleur contrôle obtenu par le couvert CP est donc à mettre en relation avec le plus fort indice foliaire qu'il atteint à cette date par rapport à celui du couvert SG.

La même analyse sur la biomasse des grandes graminées confirme l'absence d'effet sur cette catégorie d'adventices (Figure 11a).

### **3. Discussion sur le contrôle des adventices**

A 75 jours, les différents couverts n'ont eu aucun effet sur la biomasse des grandes graminées, alors que celles-ci représentent la majorité de la biomasse. Cela provient probablement de leur forte capacité de colonisation de l'espace, en particulier en hauteur, ce qui leur assure un évitement de la compétition pour la lumière générée par les deux couverts CP et SG.

Dans ce cas, l'effet dépressif de la présence d'adventices sur la croissance des Pds est probablement en partie expliqué par cet ombrage imposé par les Grandes graminées, même si cela n'a pas pu être mis en évidence par une relation statistique.

L'analyse de la réponse des différentes catégories d'adventices sur les témoins à 75 jours (sans l'ajout d'un couvert de Pds) montre qu'il existe des antagonismes entre adventices, ce qui traduit l'existence d'une compétition dans le couvert à ce stade. Avec l'ajout dans le couvert de CP et SG, qui développent rapidement une surface foliaire conséquente, nous constatons aussi des effets de compétition subis à par les adventices mais aussi en retour par les plantes de service. CP est l'espèce la moins affectée : elle possède le plus fort potentiel de croissance et de couverture. Alors que pour les peuplements de SG et de NW, qui possèdent à la fois des potentiels de croissance et des densités plus faibles, les réductions de biomasse et de surface ont été plus conséquentes.

Des travaux sur une gamme de trèfles en couverts monospécifiques, en vue d'évaluer leur potentialité de contrôle des adventices, ont montré que les deux traits les plus corrélés à l'interception lumineuse sont la vitesse relative de croissance et le temps nécessaire à atteindre un LAI de 3, alors que les traits de croissance en biomasse ou en hauteur sont moins corrélés (den Hollander *et al.*, 2007a). Par rapport à ce seuil d'indice foliaire de 3, à 75 jours en couvert monospécifique, CP est largement au-dessus de ce seuil, SG l'atteint pratiquement alors que NW est très en dessous.

Ces résultats sont cohérents avec ceux obtenus sur le fonctionnement des strates herbacées, qui montrent que les espèces les plus suppressives sont celles qui ont une forte capacité de colonisation du milieu et d'interception de la lumière (Navas et Moreau-Richard, 2005). En effet, puisque la compétition entre une espèce cultivée dans le couvert est essentiellement régie par la compétition pour la lumière, tout retard de croissance au cours de l'établissement d'un couvert a de très fortes conséquences en terme de croissance en biomasse et au final sur le nombre de semences produites (Baumann *et al.*, 2001). Nous avons vu que CP constitue très tôt une biomasse et une surface importantes, ce qui lui confère des capacités de compétition pour la lumière beaucoup plus précoces par rapport aux autres Pds. Or dans un contexte de compétition asymétrique dans le couvert, les plus grands individus s'assurent une portion des ressources disproportionnées dans le partage avec des individus de plus petite taille (Weiner *et al.*, 1990).

Pour contrôler les adventices avec une plante cultivée, il est très intéressant d'utiliser à la fois l'avantage que peut lui conférer sa taille au démarrage et de fortes densités pour faire basculer l'effet de compétition en faveur du couvert cultivé, comme cela a été montré pour le blé, pour lequel la meilleure stratégie de contrôle des adventices est celle de l'ombrage collectif à l'échelle du peuplement (Weiner,

2010). Les couverts de CP qui présentent les meilleures capacités intrinsèques de croissance et de couverture par plante, et la plus forte des densités à la levée, sont ceux avec lesquels nous avons obtenu le meilleur contrôle des adventices. Pour le couvert SG, qui présentait à la fois de plus faibles potentialités de croissance au démarrage et une plus faible densité, la couverture obtenue à 75 jours était moindre et les effets de contrôle des adventices sont apparus plus limités. NW, qui a montré une croissance nettement moins bonne que SG, n'a pas pu, malgré une meilleure densité, obtenir des résultats similaires à SG en terme de couverture et n'offre donc aucune possibilité de contrôle des adventices à 75 jours.

De la même façon, nous avons pu montrer que les effets de compétition induits par la présence des Pds impliquent différents niveaux de contrôle selon les différentes catégories d'adventices observées. L'impact des Pds, dépend des capacités de couverture des Pds exprimées dans le couvert, mais aussi d'une sensibilité propre aux différents groupes d'adventices. Ainsi l'implantation de CP et SG induit une réduction de biomasse similaire des petites graminées et d'*Euphorbia heterophylla* ; *Phyllanthus amarus* subit une réduction plus forte de biomasse sous l'incidence de CP que sous l'effet de SG. Ces relations de compétition n'expliquent cependant qu'une partie de la variabilité de la réponse de la biomasse des adventices, qui garde une forte variabilité entre parcelles.

Cette forte variabilité des biomasses est l'une des principales limites de l'analyse des effets de contrôle des adventices par les Pds telle que nous l'avons conçue dans cette expérimentation. En effet, cette forte variabilité spatiale n'a pas pu être maîtrisée au travers d'un dispositif expérimental comportant six blocs et où chaque espèce de Pds était évaluée par rapport à une parcelle témoin adjacente. Elle provient de la variabilité de la composition de la flore d'adventices selon les placettes. Pour autant, il s'avère que les biomasses des cinq catégories considérées sont corrélées positivement et qu'elles répondent de façon relativement homogène lorsqu'on les agrège pour former la biomasse totale des adventices hors grandes graminées. Ainsi l'ajout de Pds permet une réduction sensible de différentes catégories d'adventices mais aussi une réduction de la biomasse globale des adventices autres que les grandes graminées.

Malgré l'obtention d'un contrôle sur seulement une partie des adventices, nos résultats confortent notre stratégie de choix des plantes de service : des espèces qui ont autant que possible une bonne croissance initiale à la levée, un fort potentiel de croissance lors de l'installation du couvert et une capacité d'interception par unité de biomasse importante.

Nous avons aussi évoqué les effets de la structure verticale en strates du couvert qui pourrait expliquer des différences d'efficacité du contrôle sur les différentes catégories d'adventices. Nous nous sommes limités à évaluer les capacités de contrôle des adventices comme résultant uniquement des capacités d'interception des différentes communautés végétales sans situation de dominance entre elles. Or de nombreux auteurs ont montré que la hauteur des plantes a aussi un poids déterminant dans les phénomènes de compétitions entre les cultures et les adventices (den Hollander 2007b). Ce point constitue une autre faiblesse de notre analyse. Une démarche similaire qui prendrait plus explicitement en compte la croissance des Pds en hauteur, et qui utiliserait la hauteur des adventices comme base d'analyse de la réponse des adventices à l'implantation de couvert de Pds apporterait une analyse plus précise. L'enrichissement de la démarche dans ce sens semble possible, pour mieux identifier les caractéristiques favorables des Pds et pour pouvoir comparer des profils de traits de plantes candidates, avec ceux de différentes espèces dont les capacités de contrôle des adventices sont déjà connues.

Affiner cette démarche pour aboutir à une représentation plus précise, pourrait nous conduire à une démarche de modélisation qui prendrait en compte la structure du peuplement, avec la répartition verticale des surfaces foliaires et la répartition spatiale des plantes, mais aussi de façon plus explicite les réponses en croissance et en morphologie des adventices et des Pds à l'ombrage, la réalimentation des stocks de semences telle que cela est réalisé dans le modèle Florsys (Munier-Jolain *et al.*, 2013, Colbach N. *et al.*, 2014). Ce n'était pas l'objet de notre démarche, mais cela pourrait tout à fait constituer une démarche alternative qui présenterait probablement des avantages mais aussi des inconvénients par rapport à celle présentée dans ce travail, qui reste cohérente avec une mise en œuvre opérationnelle simple.



## **Chapitre 5. Etude du fonctionnement du couvert associant Pds et adventices sous bananeraie**

## Introduction

L'utilisation de plantes de service en bananeraie peut être envisagée sous de nombreuses modalités techniques. Pour rester en continuité de l'évaluation réalisée dans la partie précédente, nous avons choisi d'évaluer l'effet de couverts de plantes de services en bananeraie sur un cycle de production, implantés juste après travail du sol et juste avant la plantation des bananiers, après une jachère spontanée. Cette situation culturale, *a priori* favorable à une forte abondance d'adventices, constitue une modalité courante d'implantation des couverts en bananeraie.

Dans cette situation, nous faisons l'hypothèse que le potentiel de croissance et les modalités de mise en œuvre des Pds déterminent le niveau de contrôle des adventices, et que cela détermine la concurrence que peut exercer le couvert sur la culture pour la nutrition azotée.

Nous nous proposons ici d'évaluer en bananeraie deux couverts ayant révélé des niveaux de performances très différents lors de l'évaluation en pleine lumière :

- *Centrosema pascuorum*, qui présente une bonne capacité de couverture et de contrôle des adventices, qui a un port semi érigé, dont l'utilisation en bananeraie est limitée par son cycle annuel, d'une durée de 5 à 9 mois,
- *Neonotonia wightii*, qui présente une vitesse de croissance faible et une capacité de couverture limitées à 75 jours après implantation, il présente par contre un caractère pérenne et un port rampant favorable à la constitution d'un couvert permanent en bananeraie,

*Stylosanthes guianensis* n'a pas été retenu car il présente l'inconvénient d'avoir un port érigé et d'être une espèce non pérenne.

La principale différence avec l'évaluation précédente en plein soleil, est qu'en bananeraie les couverts vont être soumis à un ombrage croissant qui peut interagir sur les processus de compétition entre plantes de service et adventices dans le couvert.

Dans le cadre l'évaluation du service de contrôle des adventices, la situation de référence est la conduite de la bananeraie avec un couvert d'adventices sans contrôle. Néanmoins, comme il n'est pas concevable de ne réaliser la culture sans aucune limitation de l'encombrement, du couvert témoin comme des couverts évalués, pour des raisons techniques de mise en œuvre des interventions culturales sur les bananiers, nous adopterons une gestion par fauche, réalisée le plus tard possible.

Comme nous faisons l'hypothèse que les utilisations de plantes de service peuvent réduire la concurrence générée par les adventices, nous proposons aussi d'évaluer les couverts choisis en comparaison avec une référence conduite avec un désherbage chimique, renouvelé de façon systématique. Enfin nous avons encore fait le choix d'assurer des conditions de ressources minérales et hydriques non limitantes pour que les couverts puissent exprimer leur potentiel de couverture. Pour pouvoir aussi évaluer les effets de concurrence en comparant des différents traitements expérimentaux, nous adopterons un niveau de fertilisation identique pour tous les traitements, calculé pour satisfaire les besoins de la culture, sans ajouter de quantités supplémentaires de fertilisant pour couvrir les besoins des couverts. Cette expérimentation a fait l'objet d'une communication au colloque international ISHS-ProMusa « Agroecological approaches to promote innovative banana production systems », tenu du 10 au 14 Octobre 2016 à Montpellier dont le texte est présenté ci-après.

# Weed control by two cover crops *Neonotonia wightii* and *Centrosema pascuorum* in banana plantations- impact on nitrogen competition and banana productivity

Session 2: Managing plant diversity to ensure ecosystem services

R. Achard<sup>1</sup>, A. Fevrier<sup>1</sup>, J. Roger Estrade<sup>2</sup>

1 UR26 Pineapple and bananas cropping systems, CIRAD-Persyst, Campus Agroenvironnemental de la Martinique, BP214, 97285 Le Lamentin cedex 2, Martinique, [raphael.achard@cirad.fr](mailto:raphael.achard@cirad.fr)

2 UMR211 Agronomie /AgroParisTech, F-78850 Thiverval-Grignon, France

## **Abstract**

With the aim to reduce pesticide use in banana production systems, intercropping bananas with cover crops is a promising alternative to chemical weed control. In this study, we evaluated two legume species *Neonotonia wightii* (NW) and *Centrosema pascuorum* (CP) for their weed control ability in a banana plantation. The impact of these living covers on soil nitrogen content and on banana productivity was also evaluated in comparison to a spontaneous weed cover (SP) and to a chemical weed control (CWC). For the three treatments with a living cover, a grass-specific herbicide was applied at 60 days after planting, and mowing was performed at 120 days after planting. At crop emergence, NW and CP showed similar above-ground biomass per plant; thereafter the higher biomass growth rate of CP resulted in a higher covering ability. At 90 days after planting, CP had a biomass of 6 tDM.ha<sup>-1</sup>, and resulted in a 55% weed biomass reduction in comparison to SP. CP growth declined after this stage, and there was no regrowth after mowing. NW produced only 1 tDM.ha<sup>-1</sup> at 90 days after planting and provided no weed control at this stage. 240 days after planting, NW showed a good regrowth after the mowing provided a 60% reduction of weed biomass in comparison to SP. Nevertheless, NW and CP did not reduce the global nitrogen uptake of the cover in comparison to SP, and demonstrated similar negative effect as SP on the soil mineral nitrogen content compared to CWC. Both cover crops reduced the banana leaf emission rate and pseudostem girth by 24% in comparison to CWC at 131 days after planting. NW and CP has not impacted the bunch weight but delayed the flowering date by five weeks, in comparison to CWC, which corresponded to 10% of loss in the crop productivity per year.

**Key words:** Intercropping.

## **Introduction**

In the French West Indies, in conventional banana cropping systems, herbicides represent an important contributor to total pesticide use, with an average use of 3-4 Kg/ha/year (Risède, 2010). In the objective to reduce ecological impact of banana cropping systems, cover crops appear to be a promising alternative practice to control weeds and reduce herbicide pollution pressure (Barberi, 2002). Damour *et al.*, (2014) proposed that to ensure an efficient weed control, cover crop species should: i) maximize

leaf area per unit of mass, with preferably a high increase in width instead of height, to obtain a rapid covering of soil and to minimize competition for light with banana at early stage, ii) be shade-tolerant, to survive under the banana shade iii) have a low water and nutrient demand, to minimize the competition with banana for soil resources, and iv) be not favorable to bioaggressors. Those characteristics are not necessarily compatible: for instance, because favorable traits to cover ability and weed control are also correlated with biomass growth and nutrient demand (Den Hollander *et al.*, 2007). Therefore, for weed control in banana plantation, suitable cover crops are species that would provide a good trade-off between favorable and unfavorable traits (Tixier *et al.*, 2011). Tardy *et al.*, (2015) have shown that liana species were efficient for light interception, maximizing both leaf area and crown width. Therefore, like the legume *Neonotonia wightii* (NW), a liana species with sufficient shading tolerance and without a too important nutrient demand, was identified as a promising cover crop for weed control under a banana crop. Intercropping this species with bananas has shown that the cover crop demand reduced the soil mineral nitrogen in comparison to bare soil management, but in this experiment with high nitrogen fertilization the cover crop treatment impacted only on the flowering date of the banana crop without reducing their surface at flowering stage (Damour *et al.*, 2012). In the same way, *Centrosema pascuorum* (CP) another legume cover crop is similar to NW in terms of light interception but has a higher growth potential, what could be positive in regard to weed control ability, but problematic in terms of competition for soil resources. Nevertheless, as CP is annual, it could not provide a long term control of the weeds, but its higher growth potential could provide an interesting cover for the first banana crop cycle.

The aim of this study was to evaluate these two promising legume species *Centrosema pascuorum* (CP) and *Neonotonia wightii* (NW) as living cover crop for the weed control in banana plantations. In a field experiment during one banana cycle, we compared these two cover crops management to a spontaneous weed cover (SP) to assess their weeds control ability. As a control a conventional chemical weed control treatment (CWC) was added. In all treatments, we evaluated how these covers impact nitrogen resource availability, crop growth, and productivity.

## **Materials and methods.**

The study was carried out in Martinique on an experimental plot in the CIRAD experimental station (Latitude: 14.4 N, Longitude: 61.5 W), where the mean annual rainfall is 2400 mm and the mean annual temperature is 26°C. The soil of the experimental plot, derived from volcanic substrate, is classified as a nitisol (FAO soil classification), with a cationic exchangeable capacity of 15 cmol eq.kg<sup>-1</sup>, a pH of 6.2. The cationic content of the 0-30 cm layer of the soil was 3.1 cmol eq.kg<sup>-1</sup>K, 8.0 cmol eq.kg<sup>-1</sup>Ca, 2.7 cmol eq.kg<sup>-1</sup>Mg. The upper soil layer (0-30 cm) contains 2.1 % of total C, with a 11.5 C/N ratio, and 17 mg.kg<sup>-1</sup> of P, Olsen method. The two living cover have been sown on the experimental plots NW and CP on a bare soil with a seed drill at a distance of 0.35 m between lines, at respectively 13 and 11 kg.ha<sup>-1</sup>. Banana in-vitro plantlets were planted 1 week after sowing of the cover crop, with at 2.8 m x1.6 m spacing. Afterward the living covers management consisted in a grass-specific herbicide application of Fluazifop-p-butyl at 250g/ha 2 months after sowing. Four month after planting the banana plantlets, a moving of the cover has been performed in order to ensure access to the banana plants for sucker management. The conventional chemical weed management (CWC) corresponds to one diquat spraying (400g/ha) at 5 weeks, and 3 glyphosate spraying (720g.ha<sup>-1</sup>) at 9, 18 and 26 weeks after sowing date. The four

experimental treatments were randomly distributed within three blocks. Each experimental plot corresponded to two lines of 5 observed banana plants and 14 plants on the border line.

In order to reveal the impact of the competition between the weeds, the cover crop and the banana crop, we adopted the following nitrogen fertilizer program: 9 g N and 24 g P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> per plant at planting, and 28 g N, 8 g P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>, 48 g K<sub>2</sub>O per plant at 5, 11 and 20 weeks after planting, for a total amount of 200 kg N.ha<sup>-1</sup>, 75 kg P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>.ha<sup>-1</sup> and 300 kg K<sub>2</sub>O.ha<sup>-1</sup> during the first cycle of the banana crop. In regard to the nutrient soil initial content and amount of fertilizer for P and K, we assumed that the experimental condition was not limiting for crop nutrition for these elements. Mineral N content were determined by colorimetric measurement of NH<sub>4</sub> and NO<sub>3</sub> after extraction with a 0.5 M KCl solution on a composite soil sample of the 0-30 cm layer of each elementary plot. Only one soil sample was collected per block, until the first herbicide application on CWC, thereafter a sample was collected on each elementary plot. Each soil sample was collected from 12 core samples distributed among the planting line, the border and the middle of the inter-row. The sampling frequency was once every 3 weeks in order to monitor the soil mineral N content, and one weeks after each fertilizer to evaluate the induced increase in the mineral nitrogen soil content. In case of insufficient rainfall, additional irrigation was provided to complete rain until 30mm per week. In order to identify the possible role of lixiviation, we established a daily water balance considering the rainfall and irrigation water supply and reference climatic demand (cf. figure 1), on the base of the evapotranspiration factor for the banana first cycle (Allen et Puitt, 1991), adapted to the 9 month duration of this cycle in our area.

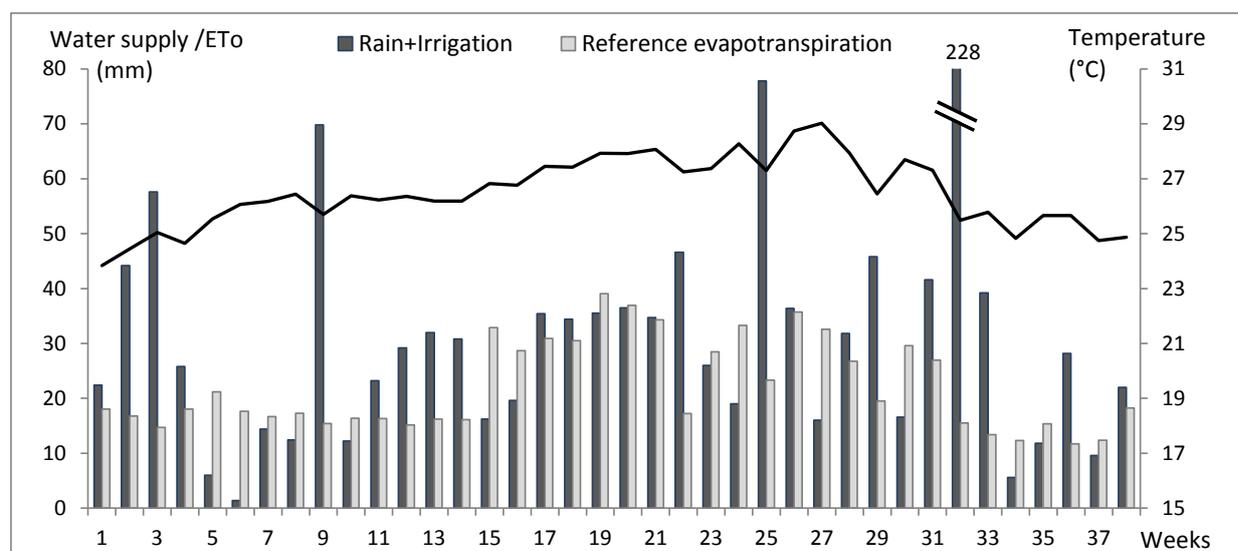


Figure 1. Weekly amount of water (rainfall + irrigation), climatic demand (reference evapotranspiration), mean temperature from the week prior to planting (sowing of the cover crop) until flowering stage of the banana crop.

The biomass growth of weeds and cover crops was evaluated by destructive observations on two samples of 0.25 m<sup>2</sup> per plots at 4, 8, 13, 18 and 34 week after sowing. The girth growth of the pseudostem and the leaf emission were measured on the observed banana plants during vegetative growth once a month and at flowering stage. At this stage, the date and the numbers of fingers per bunch were also recorded, and at harvest the bunches were weighted. Statistical anova regression was performed with Minitab software.

## **Results and discussion**

### Cover crop growth, weed biomass response and impact on total nitrogen uptake of the covers

At cover crop emergence 15 days after sowing, the density of CP and NW were respectively 50 and 22  $\text{pl.m}^{-2}$ , their plant biomass was respectively 0.054 and 0.024 g DM per plant. At 58 DAS, CP and NW biomass reach respectively 0.35 and 0.05  $\text{kg DM.m}^{-2}$  what corresponds to 12.4 and 3.0 g DM per plant (Figure 2a). At this date, the biomass of weeds has not been influenced by both cover crops and overpassed 1  $\text{kg DM.m}^{-2}$  as observed on SP; this biomass was mainly composed by grass species, which represented 75% of the total weed biomass. After the application of a grass specific herbicide, the remaining weed flora, mainly composed of *Commelina diffusa*, dicotyledonous and cyperaceous weeds, grew similarly on NW and SP plots until 90 days after planting. During this period, CP exhibited an active growth and reached 0.6  $\text{kg DM.m}^{-2}$  90 days after planting. At this time, CP significantly reduced the weed biomass, by 55% compared to NW and SP treatments (Figure 2b). At this time, NW biomass reached only 0.075  $\text{kg DM.m}^{-2}$ . This lower biomass production of NW in comparison to CP was not in accordance with the similar growth observed in monospecific cover on the same site (Lesueur Jannoyer *et al.*, 2011). NW demonstrated lower biomass growth than in monospecific cover under banana plantations (Tixier *et al.*, 2011). As their potential could be consider as similar, the low growth of NW between 58 and 90 days without weed growth reduction in comparison to the active growth of CP and its partial weed control impact at this stage show that NW has lower competition ability than CP. Weed biomass reduction is often reported to be highly correlated with cover crop biomass (Teasdale, 1996, Barberi et Mazzochioni, 2001). For CP despite the weed control provided, no significant effect of treatments was detected on the total biomass of the cover. This suggests that at this stage there is a substitution between the cover crops and the weeds. This means that with a N content of 2.43% and 2.68% for the NW and CP at this stage in the experiment, there is no substantial change in N demand on CP or NW treatments in comparison to SP. In fact, the relation between cover crop biomass N uptake and weed biomass N uptake, established on SP and CP plots, showed that an increase of the cover crop biomass corresponding to 10  $\text{g N.m}^{-2}$  involved a decrease of the N demand of weeds by 8.7  $\text{g N.m}^{-2}$  (cf. Figure 3). This means that for an average biomass of 0.6  $\text{kg DM.m}^{-2}$ , the global uptake of the grass and CP in the cover is 27  $\text{g N.m}^{-2}$  vs 25  $\text{g N.m}^{-2}$  on SP plots.

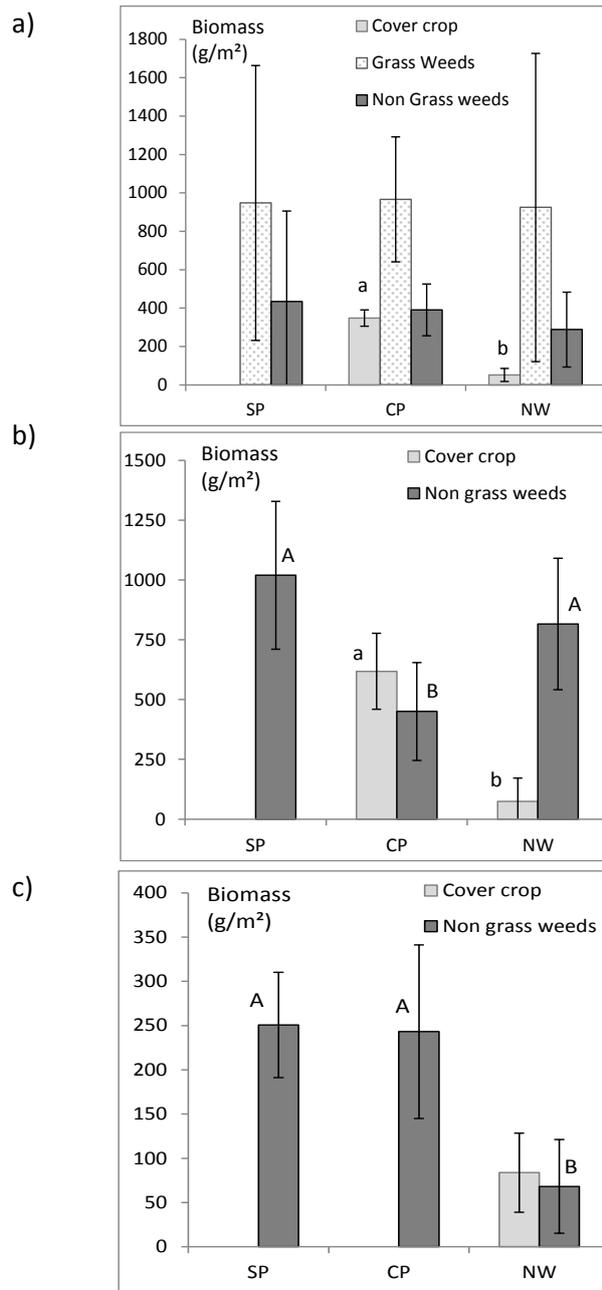


Figure 2. Cover crop and weed growth at different stages of the banana cycle.

a) at 50 DAS ; b) at 90 DAS and c) at 240 DAS.

(Treatments with different letters are significantly different at  $p=0.05$ , capital letters refer to non grass weeds biomass, small letters to cover crops biomass)

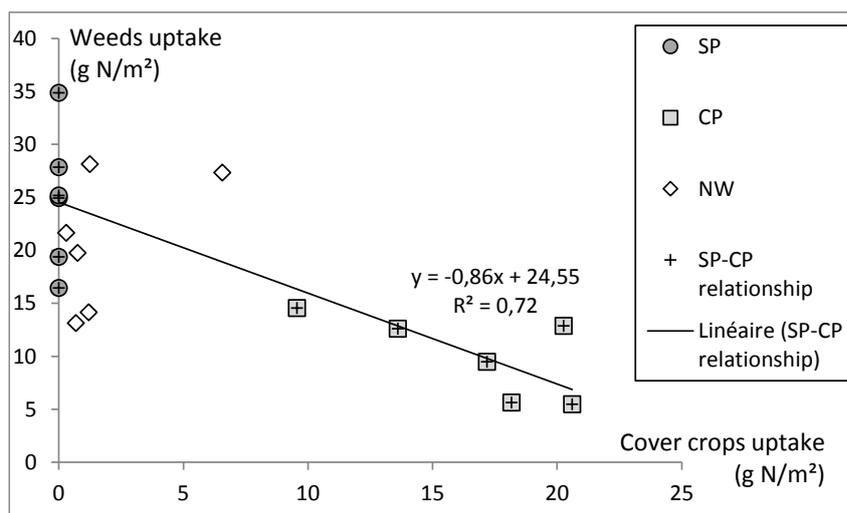


Figure 3: Relationship between cover crop and weed nitrogen uptake 90 days after planting

At 240 DAS, 90 days after mowing, the weed regrowth on SP represented only 0.25 kg DM.m<sup>-2</sup>. CP has not regrowth and the weed biomass on this treatment was similar to the one observed on SP. The regrowth of NW produced a biomass of 0.075 Kg.m<sup>-2</sup>, whereas in these plots the weed regrowth was significantly reduced, by 70%, in comparison to SP (Fig. 2c). At this stage the difference of total N uptake between SP (5.8 g N.m<sup>-2</sup>) and NW plots (the weeds and the cover crop totalized 3.8 g N.m<sup>-2</sup>) were not significant. These lower biomass production and N uptake of the cover at this stage in comparison of those observed at 90 days after planting resulted of the combining effect of the mowing, the important shading by the banana crop.

#### Impact of the different cover managements on the soil mineral N content

At 55 days after sowing, after the second fertilization, the soil mineral N content increased on CWC treatments when both cover crop treatments and SP remained unchanged (Figure 3). Between 55 and 76 days, the soil mineral N content showed an important decrease, but CWC soil content remained significantly higher than on SP and both cover crops treatments. During this period, 110 mm of cumulated rains exceeded the climatic demand of the crop by 72 mm what would have generated leaching and could explained a part of the soil mineral N decrease. In banana plantations during the first cycle, for 3 gN.m<sup>-2</sup> of fertilizer supply, it has been shown that 150 mm of cumulated rainfall induced a sufficient N leaching to recover the same soil N content prior the fertilizer supply (Godefroy et al, 1990). Nevertheless, the difference in soil N content between CWC and the living cover treatments could be only explained by the cover N uptake.

Similarly, in response to the third fertilization, between 90 and 110 days, CWC shown higher mineral N content than CP, NW and SP ; afterward these differences decreased and become non-significant from 125 to 140 DAS when the soil content dropped to 25 mg N. m<sup>-2</sup>. As the water balance at this period has generated only an insignificant surplus (cf. figure 3), the important decrease soil N mineral content could not be attributed to leaching. From 100 days to 175 days, the banana uptake increases and represents 28 g per banana plant (Thieuleux, 2006). Consequently this crop demand was satisfied by the N supply provided by the last fertilizer application. In the case of CWC, the drastic decrease of N mineral content traduced the high N demand of the crop. For SP and both cover crop treatments, at 90 DAS, the

depressing effect on soil N mineral content between CWC and each living cover treatments represented 8 to 9 g N.m<sup>-2</sup>. At this time, all the evaluated covers reached their maximum biomass production which represented a N uptake of 20 g N.m<sup>-2</sup>, as mentioned above. For SP, CP and NW cover crop covers treatments, as their soil N content after the third fertilizer application was lower than CWC and the soil N mineral finished to dropped to the same soil content until 140 DAS, it could be considered that the available soil N was reduced by the cover uptake and resulted in a lower N availability for the banana crop in comparison to CWC.

After the fourth fertilization, a transitory enrichment of the soil mineral N content was observed at 150 days, followed by a drastic decrease to 10 to 20 mg N.kg<sup>-1</sup> until 200 days.

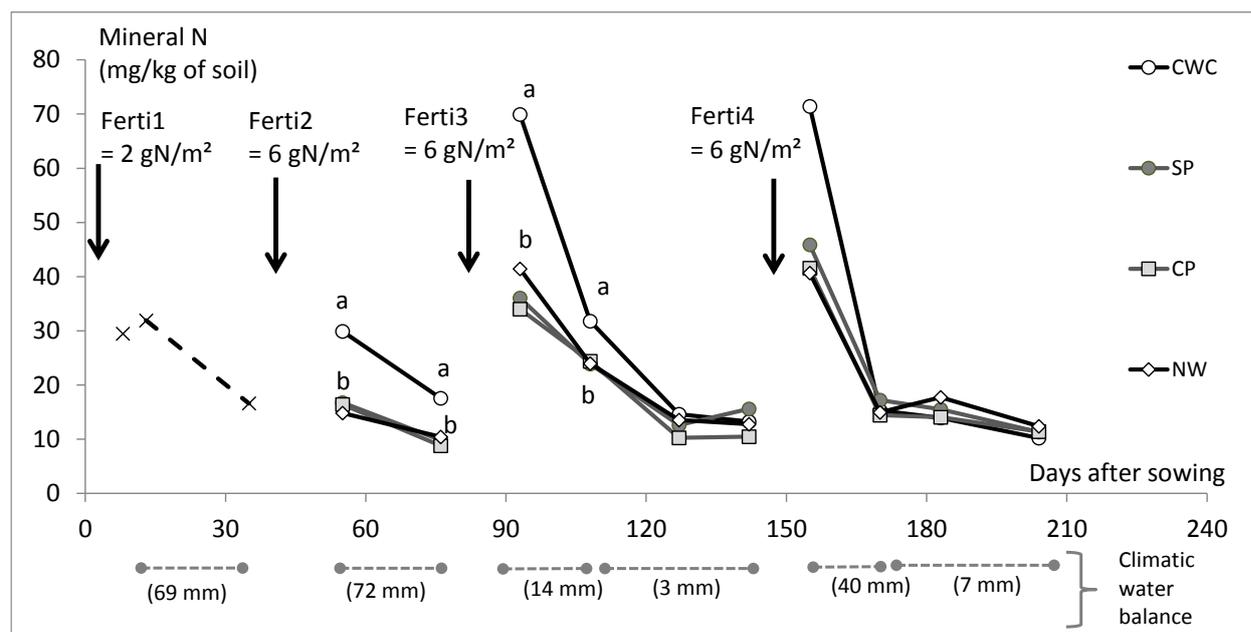


Figure 4. Soil mineral N content dynamic of the upper 0-30 cm soil layer in response to cover management and fertilizer applications.

*Treatments with different letters are statistically different at  $p=0.05$ .*

The soil N mineral content dynamic shows that the increase in N demand generated by the two cover crops and SP treatments induced a reduction of the soil available N from 55 to 110 DAS, in comparison to CWC. As the dynamic of soil available N on this reference treatment seemed not to overpass the banana crop demand, and these increase of the N demand by the living cover could be considered as exerting an important pressure on the N available resources in the agrosystem. After the mowing at 150 days and the last fertilization, the low biomass regrowth of the different covers could explain that no negative impact of the cover has been detected until flowering stage. Furthermore, the decomposition of the litter generated by the mowing of the cover could contribute to supply the soil mineral nitrogen, and to reduce the difference in soil N mineral content between living cover treatments and CWC.

#### *Banana growth and yield component responses to living covers treatments*

No significant impact of the experimental treatments was observed on the banana growth and development 50 days after planting (Table 1). At 76 days after planting, both CP and NW impacted negatively the number of emitted leaves per plant and the girth of the pseudostem in comparison to CWC. At 131 days, CP and NW, as well as SP showed a negative impact on banana growth and

development with a difference of respectively ten centimeters on the girth and two emitted leaves in comparison to CWC. At 180 days, the differences between the cover treatments and CWC remained the same, indicating that no additional impact was induced between 131 and 180 days, suggesting that the negative impact of the living cover ceased.

**Table 1. Banana growth and development response at the different cover managements**

Cover specie	50 days after planting		76 days after planting		131 days after planting		180 days after planting	
	Girth pseudostem	of Emitted leaves	Girth pseudostem	of Emitted leaves	Girth pseudostem	of Emitted leaves	Girth pseudostem	of Emitted leaves
CWC	12.9	8.6	19.0 A	12.5 A	41.3 A	22.1 A	62.8 A	29.8 A
SP	13.7	8.6	17.6 AB	12.1 AB	31.3 B	20.1 B	51.2 B	27.6 B
CP	12.4	8.1	15.6 B	11.2 B	31.4 B	19.9 B	53.4 B	27.3 B
NW	12.3	8.2	16.3 B	11.3 B	31.9 B	20.1 B	51.0 B	27.8 B
Statistics	NS	NS	P<0.001	P<0.001	P<0.001	P<0.001	P<0.001	P<0.001

*NS: not significant, P level of significance of the fisher test for treatment factor. Treatments with different letters are statistically different at p=0.05.*

During the interval of 76 to 131 days, we have observed a concomitant impoverishment of the soil mineral nitrogen content and a reduction of 10% of leaf emission rate on NW, CP and SP treatments in comparison of CWC (Table 1). This relationship is confirmed by a positive correlation observed between the mean leaf emission rate and the soil mineral N (R=0.59, P<0,001, data not shown). At the same time, NW, CP and SP also impacted the pseudostem growth the by a 24% reduction at 131 days after planting.

**Table 2: Growth and development at flowering stage, bunch size and weight at harvesting**

	Planting to flowering (weeks)	Height of pseudostem (cm)	Pseudostem Girth (cm)	Total emitted leaves	Number of fingers the bunch	Bunch weight (kg)
CWC	31.4 B	250 B	56.1 B	33.3 B	144	24.1
CP	37.1 A	260AB	58.0 AB	36.0 A	152	25.5
NW	35.6 A	265 A	59.2 A	35.4 A	146	25.7
SP	34.3 AB	251 AB	56.6 AB	35.2 A	134	23.9
	HS P<0.001	S P=0.03	HS P=0.007	HS P=0.001	NS	NS

*NS: not significant, P level of significance of the fisher test for treatment factor. Treatments with different letters are statistically different at p=0.05.*

A significant delay of approximately 5 weeks of the flowering date was observed (Table 2) on CP and NW, in comparison to CWC. SP did not show a significant delay compared to CWC. On all living cover treatments (CP, NW and SP), the banana plants emitted two (three for CP) more leaves than CWC. At flower emergence, NW banana plants exhibited a higher height and girth than CWC; on other cover treatments the bananas showed no differences of height and girth.

On all the living cover plots, the flowering time appeared to be delayed in comparison to CWC. In the cover treatment during this longer vegetative phase banana plants emitted two more leaves in average compared to CWC. Furthermore the final height and girth of pseudostem was comparable in all treatments and higher in NW in comparison to CWC. Finally, the crop response resulted in a similar number of fruits per bunch and a bunch weight of 25 kg on all treatments. This bunch weight corresponds of to the average bunch weight expected for the first cycle in this region with a non-limiting N fertilization (Godefroy *et al.*, 1989). Nevertheless, while there was no direct negative impact on crop productivity through the bunch size, the harvest date was delayed due to the flowering delay which impacted banana productivity. This increase of the cycle duration by 5 weeks without any change in bunch weight represents a reduction of approximately 10% of the productivity.

The same impact of living cover crop on soil N mineral content and the date of flowering has already been observed with a monospecific cover of *N. wightii* (Dorel *et al.*, 2008). In this experiment it is surprising to observe such nitrogen depletion with legume cover crops. For NW the cover crop was overruled by the weeds which took up the main part of the nitrogen in this treatment. Furthermore we observed a poor symbiotic fixation in this treatment. In the CP treatment, we assume that, in this rich nitrogen environment the nitrogen fixation was not effective. This assumption is supported by the important fertilizer rate adopted, which is known to depress the symbiotic nitrogen fixation (Armenta-Bojorquez, *et al.* 2016).

A previous study on the impact of nitrogen availability and its interaction mowed management of the weeds on banana productivity cropping systems, has proposed to taking into account the temporary additional nitrogen uptake of the cover during its establishment and the progressive release of nutrient from cover residues decomposition, through the parametrisation of this process in a banana-cover crop model, to schedule adequate fertilizer supply in order to maintain banana yield without increase the N leaching risk (Ripoche *et al.*, 2012). The integration of our results in a similar model approach could provide new guidelines to adapt the fertilization to this new management options.

## **Conclusion**

In our experimental conditions, after a spontaneous fallow, we observed a very fast growth of the weeds, reaching 1 kg DM/m<sup>2</sup> 90 days after planting, which represented an uptake higher than 20 g N/m<sup>2</sup>. Only *Centrosema pascuorum* showed a sufficient growth and covering potential, to provide a significant weed control 90 days after planting. However, its growth declined after this stage and this cover could not correctly control weeds during the whole first banana cycle. *Neonotonia wightii* shown a lower growth and weed control ability, but in combination with mowing, it should provide sufficient weeds control until banana flowering. The lower nitrogen availability observed in the two cover crops and in the spontaneous cover treatments suggest that the negative impact on the banana growth and productivity could be explained by the competition for nutrients, generated by the living cover during the beginning of the first banana cycle.



## **CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES**

Une enquête récente, menée auprès d'un échantillon de 36 producteurs martiniquais a montré que 22 d'entre eux étaient prêts à adopter les Pds dans leurs bananeraies. Ils attendent de cette pratique un certain nombre d'effets bénéfiques (de services) : effet sur l'activité biologique, amélioration (ou préservation) de la structure du sol, enrichissement de ce dernier en azote minéral, protection contre l'érosion. Mais la principale attente porte sur le contrôle des adventices pour diminuer le recours aux herbicides de synthèse (figure 1).

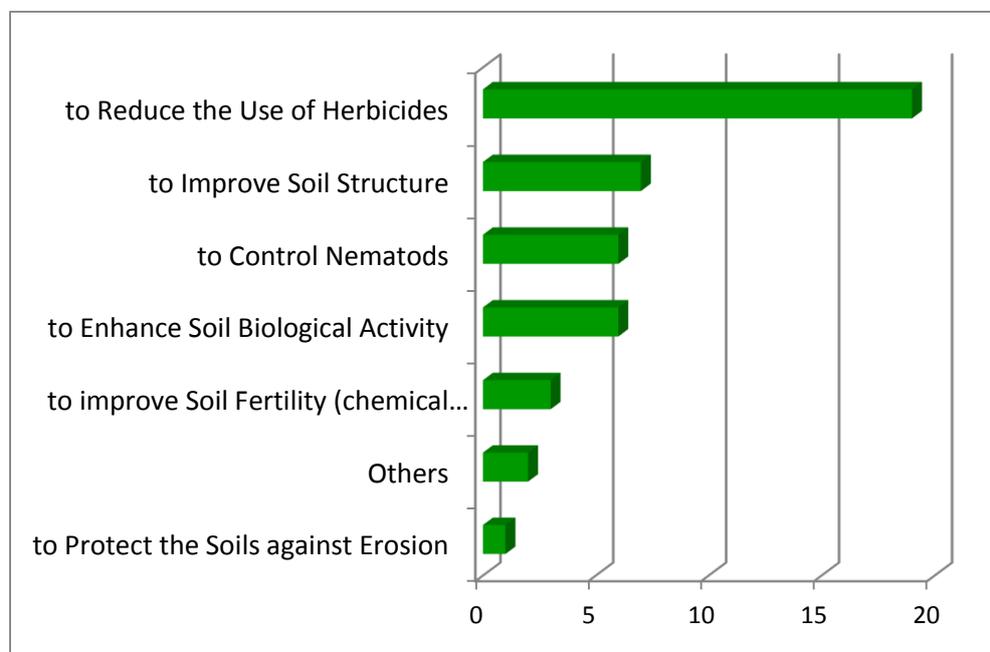


Figure 1 : Réponse à la question « Pourquoi seriez-vous prêts à utiliser une plante de couverture vivante en bananeraie ? », posée à un échantillon de 22 producteurs de bananes dites d'export en Martinique (Tran Quoc *et al.*, 2016). L'abscisse exprime le nombre de réponse en pourcentage du sous échantillon des 22 agriculteurs prêts à adopter la technique.

Dans cette enquête, 14 agriculteurs ont déclaré qu'ils n'étaient pas prêts à installer des plantes de couverture dans leur bananeraie. Les raisons avancées sont de plusieurs ordres (Figure 2) ; les principales sont le manque de temps, de moyens financiers ou d'équipement, mais aussi le manque de connaissances sur la maîtrise d'un tel système de culture.

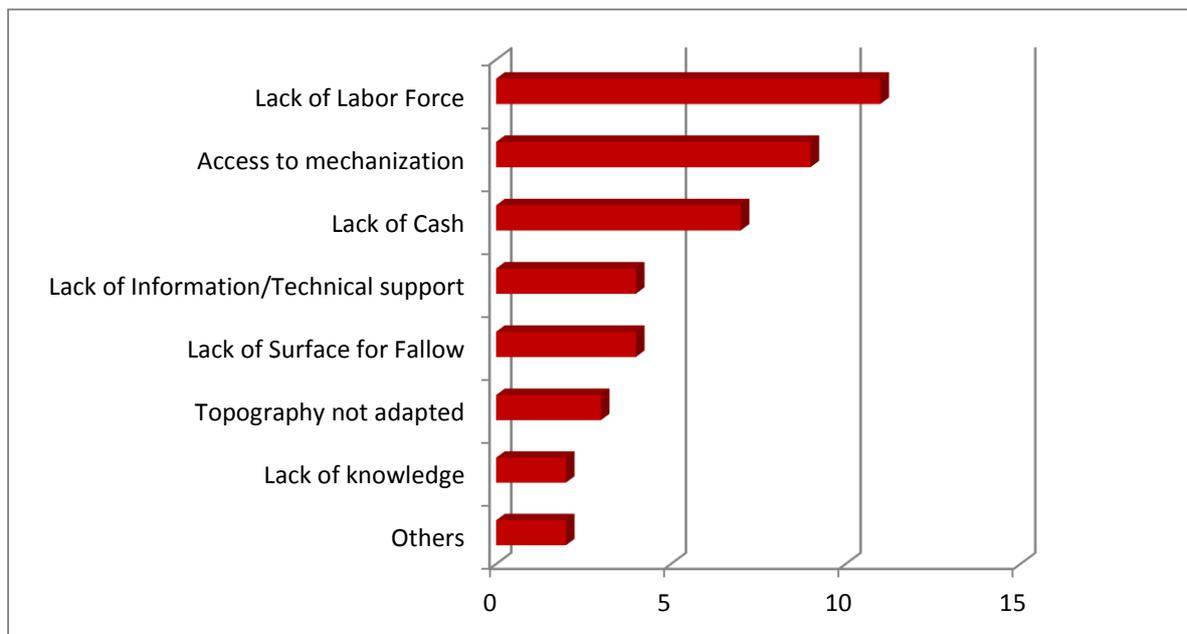


Figure 2 : Réponse à la question Pourquoi ne voulez-vous pas utiliser une plante de couverture vivante en bananeraie ?, posée à un échantillon de 14 producteurs de bananes dites d'export en Martinique (Tran Quoc *et al.*, 2016). L'abscisse exprime le nombre de réponse en pourcentage du sous échantillon des 14 agriculteurs.

Ces résultats justifient le travail entrepris dans le cadre de cette thèse. Le principe d'un système de culture bananier avec couverture vivante séduit une proportion significative de planteurs, le principal service attendu est bien le contrôle des adventices (sachant que la couverture peut rendre d'autres services) et le développement de cette innovation passe par un accroissement des connaissances sur le fonctionnement d'agrosystèmes conduits de cette façon.

Dans l'introduction générale de ce mémoire, nous avons présentés les cinq objectifs de ce travail.

1. Il s'agissait tout d'abord de comprendre les effets réciproques sur la croissance et la production du bananier et de deux espèces de graminées utilisées en association.

Sur ce point nos recherches ont montré que le plus fort potentiel de croissance de *Brachiaria Decumbens* (BD) par rapport à *Cynodon dactylon* (CD) s'est bien traduit dans un premier temps par une plus forte production de biomasse de la première, mais que cette différence s'est estompée au cours du temps et qu'en fin de premier cycle les deux espèces produisaient la même biomasse. Cette évolution traduit un effet dépressif de l'ombrage des bananiers plus marqué sur BD, que sur CD. Les deux couverts ayant des teneurs en azote très similaires, ces différences de dynamique de biomasse ont induit des différences de prélèvement d'azote par les couverts. Ces résultats confirment que la dynamique de croissance des deux Pds est bien influencée par le potentiel de croissance en pleine lumière des espèces utilisées et par leur sensibilité à l'ombrage.

Elles ont aussi montré que la présence d'une couverture de Pds génère de compétition qui s'exprime sur l'indicateur de nutrition azoté du bananier et provoque un effet dépressif sur la croissance et le développement en phase végétative. Pour autant, à la fin du premier cycle, le bananier n'exprime aucun

effet sur la croissance à la floraison et le nombre de fruits du régime n'est affecté que sur le traitement avec *Cynodon dactylon*. En revanche nous avons constaté un retard de floraison de 7 semaines, ce qui reste préjudiciable à la productivité. Cet effet inattendu de l'impact des couverts est lié à un plus grand nombre de feuilles émises par le bananier au moment de la floraison dont nous faisons l'hypothèse qu'il résulte essentiellement de la concurrence pour l'azote. Durant le second cycle, la présence des couverts n'a induit à la floraison aucun effet sur la croissance du bananier ni, à la récolte, sur le nombre de fruits du régime. Cette absence d'effet de compétition sur la culture provient d'une plus faible biomasse des couverts, mais aussi d'une contribution effective de la minéralisation des résidus de fauche à la nutrition minérale des bananiers et des couverts.

Notre expérimentation montre donc la faisabilité d'une conduite de bananeraie avec une couverture de graminées entretenue par fauche sans nuire fortement à la productivité. Néanmoins, dans ce contexte d'installation de la couverture vivante à la plantation des bananiers, un problème de concurrence du couvert se pose en premier cycle car c'est à ce moment-là qu'il s'installe, qu'il est le mieux éclairé et qu'il a ses plus forts besoins en éléments minéraux. Cette concurrence sur le premier cycle semble pouvoir être corrigée par le levier de la fertilisation et/ou en modifiant la fréquence de fauche, voie qui a été explorée à l'aide d'un modèle, SIMBA-IC (Ripoche *et al.*, 2012), à la construction duquel nous avons contribué. L'autre option envisageable est de choisir une espèce capable de fournir une couverture suffisante pour réguler la croissance des adventices tout en limitant, autant que possible, la demande en azote du couvert. C'est cette voie que nous avons explorée dans la suite de notre travail de thèse, en centrant notre analyse sur les légumineuses tropicales.

2. Le deuxième objectif était d'identifier les traits morphologiques déterminant le contrôle des adventices par la couverture vivante et de modéliser le fonctionnement écophysiologique de légumineuses candidates, en prenant en compte la réponse physiologique à l'ombrage.

Nous considérons en effet que le principal facteur de compétition dans un couvert de légumineuses est la lumière, dans un milieu ombré mais bien pourvu en éléments minéraux et en eau comme cela est le cas en bananeraie. Cela nous a conduit à privilégier l'analyse des capacités d'interception lumineuse des espèces candidates (réponse morphologique) puis à mieux cerner la réponse physiologique à l'ombrage (à travers l'efficacité photosynthétique/Radiation Use Efficiency). Nous avons choisi une démarche de caractérisation en plantes isolées car elle permet de s'affranchir des problèmes de choix de densité pour des espèces pour lesquelles les informations initialement disponibles sont souvent très partielles.

Le premier enseignement de notre caractérisation au champ, sous trois niveaux d'ombrage, du comportement de huit espèces de légumineuses tropicales est que, pour la plupart des espèces, la croissance en biomasse n'est pas significativement réduite sous un ombrage interceptant 38 % de la lumière incidente. La dynamique de croissance en biomasse est exponentielle et a donc pu être décrite au travers de deux paramètres : la biomasse de la plantule à 14 jours après semis (très corrélée au poids de graine, un trait classique) et le RGR (Relative Growth Rate). Entre espèces, de fortes différences de RGR ont été mises en évidence, sur la période allant du démarrage des plantules à 49 jours après semis. Lorsque l'ombrage rend le facteur lumière limitant, c'est uniquement le RGR qui est réduit.

Le LAR (Leaf Area Ratio) est un trait qui permet l'analyse de la dynamique de croissance en surface foliaire (et non plus en biomasse). Nos travaux ont montré de fortes différences entre espèces en l'absence d'ombrage et de fortes différences de plasticité à l'ombrage : certaines espèces y répondent par un plus fort investissement dans les tiges et un faible accroissement du SLA (Specific Leaf Area).

Cette réponse correspond à une stratégie d'évitement de l'ombrage par la plante qui tente d'atteindre le haut de la strate de la végétation. A l'inverse les autres espèces répondent par une stratégie d'adaptation en accroissant le SLA sans augmenter leur taille. Nos travaux permettent d'intégrer explicitement les stratégies d'adaptation à l'ombrage aux critères de choix des espèces candidates pour constituer des couverts sous bananier. Combinant capacité de croissance et réponse à l'ombrage, nous proposons une typologie des plantes de service basée sur quatre stratégies d'utilisation de la lumière. Cette typologie, basée sur un petit nombre de traits devrait pouvoir être utilisée pour choisir d'autres espèces candidates pour une couverture en bananeraie que celles que nous avons étudiées. Elle devra également être confortée par des expérimentations semblables à celles que nous avons mises en place en élargissant la gamme des espèces étudiées.

Mais, à cette adaptation morphologique à l'ombrage, s'ajoute une adaptation physiologique : lorsque la lumière devient facteur limitant, les plantes modifient l'efficacité avec laquelle elles transforment le rayonnement intercepté en biomasse (mesurée par la RUE, Radiation Use Efficiency). Nous l'avons mesuré sur trois espèces, choisies parmi les huit précédentes, en les soumettant à 5 niveaux d'ombrage différents. Le principal résultat de notre étude est la mise en évidence d'une adaptation physiologique à l'ombrage se traduisant, pour certaines espèces, par une augmentation de la RUE lorsque la lumière vient à manquer. Le seuil d'ombrage correspondant dépend de l'espèce. Ces travaux complètent donc très utilement ceux de nos collègues ayant travaillé sur le fonctionnement des couvertures vivantes en bananeraie, dans la mesure où il permet une compréhension finalement assez fine du comportement vis-à-vis du principal facteur réglant la croissance, la lumière. Compréhension acquise dans des conditions proches de celles régnant sous les bananiers.

Ces résultats portant sur l'adaptation, tant morphologique que physiologique, à l'ombrage, nous ont conduit à proposer un modèle de croissance des plantes de service en conditions d'éclairage limité. Basé sur les lois classiques qui décrivent la croissance d'une plante et l'interception de la lumière, paramétrées à partir des résultats précédents, et validé par ceux d'une expérimentation au champ, ce modèle, bien qu'imparfait s'est avéré suffisamment robuste pour envisager son utilisation comme outil d'aide à la décision pour le choix d'espèce ou celui de leur densité de plantation. Ce travail de modélisation ouvre des perspectives et doit être poursuivi en prenant en compte un pas de temps plus long ou d'autres processus comme la senescence des feuilles.

3. Le troisième objectif était celui d'évaluer expérimentalement le comportement de quelques Pds pour mieux apprécier leur efficacité à contrôler les mauvaises herbes. Il répondait au constat de l'absence d'études au champ dans des conditions proches de celles de la production des effets sur les mauvaises herbes de plantes candidates. Cet objectif s'est avéré difficile à atteindre du fait même des contraintes imposées par les conditions expérimentales. Ainsi il est difficile au champ de maîtriser la variabilité spécifique du stock de graines d'adventices. Il a quand même permis de montrer que le contrôle par une couverture vivante était possible et dépendait bien du potentiel de démarrage de la Pds comme nous en avons fait l'hypothèse. Il a confirmé la diversité des profils de comportement des plantes. Les plus agressives ont les meilleures chances de procurer un contrôle précoce (à 75 jours). Il suggère des pistes pour la conduite de l'agrosystème, telle que l'adoption de mesures de fauche adaptées pour donner un avantage compétitif aux plantes de service. Cette démarche expérimentale au champ a également mis en évidence un fait que nous n'avions pas prévu à l'origine : l'importance des relations interspécifiques au sein de la communauté des adventices. Les recherches pour mettre au point des systèmes de culture innovants avec couverture vivante ayant pour objectif la maîtrise des adventices

doivent aussi porter sur l'écologie de cette communauté particulière. Il y a là un champ d'investigation où écologues et agronomes doivent collaborer.

Le quatrième objectif de ce travail portait sur l'évaluation de la capacité de quelques Pds à contrôler les adventices en même temps que leur impact sur le rendement de la culture dans des conditions proches de celles de la production de bananes, en mettant l'accent sur le partage des ressources lumière et azote. Cette expérimentation, menée avec deux espèces de légumineuses tropicales, *Centrosema pascuorum* (CP) et *Neonotonia wightii* (NW), a confirmé une partie des résultats obtenus auparavant : l'effet de la couverture sur le retard de floraison par exemple, ou l'importance de l'effet de compétition pour l'azote ou le faible impact de la couverture sur le rendement de la culture. Elle a aussi montré les limites de la technique proposée : les adventices de type « grande graminée » n'ont pu être contrôlées autrement que chimiquement, CP n'a permis le contrôle qu'en début de cycle (90 jours après le semis), alors que NW dépassé au début par les adventices, a pu reprendre le dessus après une fauche, 240 jours après le semis. Ces résultats suggèrent que, pour progresser dans la mise au point de systèmes de culture innovants avec couverture vivante, il faut poursuivre les recherches, non seulement sur les relations entre la couverture et le bananier mais également sur la conduite de l'agrosystème avant l'implantation de la culture principale : la gestion de la jachère qui précède doit « préparer le terrain » avant la mise en place du couvert, en le débarrassant des graminées de grande taille par exemple. Des recherches dont nous préconisons qu'elles aient lieu au champ dans des conditions aussi proches que possible de celle de la production, sont ici nécessaires, en complément des recherches plus fondamentales sur le fonctionnement des plantes de couverture.

Pour conclure, revenons sur les limites de ces travaux. Nous en identifions trois principales :

- La durée de nos investigations sur le fonctionnement des plantes et leur adaptation à l'ombrage était trop faible : il faut poursuivre ces expérimentations sur un pas de temps plus long, de l'ordre de quelques mois pour mieux prendre en compte la croissance des plantes ;
- D'autres processus de fonctionnement des plantes que ceux que nous avons étudiés doivent être pris en compte, en particulier la durée de vie verte des feuilles.
- Enfin, il faut se pencher davantage sur le rôle du mulch constitué par les résidus de la litière provenant de la plante de couverture, non seulement sur le blocage de la levée des adventices mais aussi sur le cycle de l'azote, sévèrement modifié par la présence du couvert.



## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abraha M.G., Savage M.J., 2010. Validation of a three-dimensional solar radiation interception model for tree crops. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 139, 636–652.
- Aguilar, V., Staver C., Milberg P., 2003. Weed vegetation response to chemical and manual selective ground cover management in a shaded coffee plantation, *Weed Research* 43: 68–75.
- Allen R. and Pruitt W., 1991. FAO-24 Reference Evapotranspiration Factors, *J. Irrig. Drain Eng.*, 117:5, 758-773.
- Altieri M.A., Liebman M. 1988. *Weed management in agroecosystems: Ecological approaches*. Boca Raton: CRC Press Inc., Boca Raton, Florida, USA, 1988. Pp. 354.
- Amossé C., Jeuffroy M.H., Celette F., David Ch., 2013. Relay-intercropped forage legumes help to control weeds in organic grain production. *Eur. J. Agr.* 49,158– 167.
- Armenta-Bojorquez A., Camacho-Baez, R., Mundo-Ocampo M., Garcia-Guiterrez C. and Armenta-Medina A., 2016. Organic versus synthetic fertilization of beans (*Phaseolus vulgaris*) in Mexico. *Expl Agric.* 52 (1), pp. 154–162.
- Bàrberi P., 2002. Weed management in organic agriculture: are we addressing the right issues? *Weed Research* 2002 42, 177–193.
- Bàrberi P., Mazzoncini M., 2001. Changes in weed community composition as influenced by cover crop and management system in continuous corn. *Weed Science*, 49(4):491-499.
- Baruch, Z. and O. Guenni 2007. Irradiance and defoliation effects in three species of the forage grass *Brachiaria*. *Tropical Grasslands* 41: 269–276.
- Baumann, D.T., Bastiaans L. and Kropff M.J., 2001. Effects of Intercropping on Growth and Reproductive Capacity of Late-emerging *Senecio vulgaris* L., with Special Reference to Competition for Light. *An. Bot.* 87: 209-217.
- Benjamin, L.R., Park, S.E., 2007. The conductance model of plant growth and competition in monoculture and species mixtures: a review. *Weed Res.* 47,284–298.
- Berlinger C., Yuncosa N., 2008. Pérez T., Evaluation of five legumes as cover crop for weed control in the Motatan River Plains, Trujillo, Venezuela. *Agronomía Trop.* 58(2): 117-123.
- Brisson N., Bussièrè F., Ozier-Lafonfaine H., Tournebize R., Sinoquet H., 2004. Adaptation of the crop model STICS to intercropping. Theoretical basis and parameterization. *Agronomie* 24, 409-421 409.
- Cadish G., Sylvester-Bradley R. and Nosberger J.N., 1989. 15N-Based Estimation of Nitrogen Fixation by Eight Tropical Forage-Legumes at Two Levels of P'K Supply. *Field Crops Research*, 22: 181-194.

- Campiglia E., Caporali F., Radicetti E., Mancinelli R., 2010. Hairy vetch (*Vicia villosa* Roth.) cover crop residue management for improving weed control and yield in no-tillage tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) production. *Eur. J. Agr.* 33, 94–102.
- Carof, M., S. de Tourdonnet, P. Saulas, D. Le Floch, and J. Roger-Estrade 2007. Undersowing wheat with different living mulches in a no-till system. II. Competition for light and nitrogen. *Agronomy for Sustainable Development* 27: 357–365.
- Caussanel J.P. 1989. Nuisibilité et seuils de nuisibilité des mauvaises herbes dans une culture annuelle : situation de concurrence. *Agronomie*, EDP Sciences, 1989, 9 (3), pp.219-240.
- Ceotto E., Di Candilo M., Castelli F., Badeck F.W., Rizzad F., Soavee C., Volta A., Villani G., Marletto V., 2013. Comparing solar radiation interception and use efficiency for the energy crops giant reed (*Arundo donax* L.) and sweet sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). *Field Crops Research* 149: 159–166
- Celette F., Findeling A., Gary C., 2009. Competition for nitrogen in an unfertilized intercropping system: The case of an association of grapevine and grass cover in a Mediterranean climate. *Europ. J. Agronomy* 30: 41–51.
- Chabrier C., Queneherve P., 2003. Control of the burrowing nematode (*Radopholus similis* Cobb) on banana: impact of the banana field destruction method on the efficiency of the following fallow. *Crop Protection* (22) 121–127.
- Charpentier J.M., Goderfroy J. et Menillet Y., 1970. Intérêt de la couverture du sol par un film de polyéthylène sur bananeraie de Côte d'Ivoire. *Fruits* Vol. 25, pp. 77-85.
- Cierjacks, A., M. Pommeranz, K. Schulz and J. Almeida-Cortez, 2016. Is crop yield related to weed species diversity and biomass in coconut and banana fields of northeastern Brazil? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 220:175–183.
- Clermont-Dauphin C., Suvannang N., Pongwichian P., Cheylan V., Hammecker C., Harmand J.M., 2016. Dinitrogen fixation by the legume cover crop *Pueraria phaseoloides* and transfer of fixed N to *Hevea brasiliensis*—Impact on tree growth and vulnerability to drought. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 217: 79–88.
- Colbach N., Collard A., Guyot S.H.M., Mézière D., Munier-Jolain N., 2014. Assessing innovative sowing patterns for integrated weed management with a 3D crop:weed competition model. *Europ. J. Agronomy* (53) 74– 89.
- Damour G., Guérin C., Dorel M., 2016. Leaf area development strategies of cover plants used in banana plantations identified from a set of plant traits. *Europ. J. Agronomy* 74: 103–111.
- Damour G., Garnier E., Navas M.L., Dorel M., and Risède J.M., 2015. Using Functional Traits to Assess the Services Provided by Cover Plants: A Review of Potentialities in Banana Cropping Systems. *Advances in Agronomy*, Volume 134.

- Damour G., Ozier-Lafontaine H., Dorel M., 2012. Simulation of the growth of banana (*Musa* spp.) cultivated on cover-crop with simplified indicators of soil water and nitrogen availability and integrated plant traits. *Field Crops Research* 130, 99–108.
- Debaeke P., Caussanel, J.P., Kiniry J.R., Kafiz B., Mondragon G., 1997. Modelling crop:weed interactions in wheat with ALMANAC. *Weed Research*, Volume 37, Issue 5, pages 325–341.
- Deen W., Cousens R, Warringa J., Bastiaans L., Carberry P., Rebel K., Riha S., Murphy C., Benjamin L.R. Cloughley C., Cussan J., Forcella F., Hunt T., Jamieson P., Lindquist J., Wang E., 2003. An evaluation of four crop : weed competition models using a common data set. *Weed Research* 43, 116–129.
- den Hollander N.G., Bastiaans L. Kropff M.J., 2007a. Clover as a cover crop for weed suppression in an intercropping design I. Characteristics of several clover species. *Europ. J. Agronomy* 26, 92–103.
- den Hollander N.G., Bastiaans L. Kropff M.J., 2007b. Clover as a cover crop for weed suppression in an intercropping design. II. Competitive ability of several clover species. *Europ. J. Agronomy* 26 (2007) 104–112.
- Direction de l'Alimentation de l'Agriculture et de la Forêt de la Martinique, 2013. La filière banane : du tout production vers un mieux produire Agreste Martinique, Numéro 4 - septembre 2013.
- Dorel M., Lakia S., Pétéтин C., Bouamer S., Risède J.M., 2009. No-till banana planting on crop residue mulch: effect on soil quality and crop functioning. *Fruits*, vol. 65 (2).
- Dorel, M., Achard R., Tixier P., 2008. SIMBA-N: Modeling nitrogen dynamics in banana populations in wet tropical climate. Application to fertilization management in the Caribbean. *European Journal of Agronomy* 29: 38-45.
- Dorel M., Roger-Estrade J., Manichon H., Delvaux B., 2000. Porosity and soil water properties of Caribbean volcanic ash soils. *Soil Use and Management*, 16, 133-140.
- Ferreira Fernandes M., Barreto A.C., Filho J., 1999. Fitomassa de adubos verdes e controle de plantas daninhas em diferentes densidades populacionais de leguminosas. *Pesq. agropec. bras.*, v.34, n.9, p.1593-1600.
- Fisher M.J., Cruz, P.A., 1994. Some ecophysiological aspects of *Arachis pintoi*. In: Kerridge, Peter C.; Hardy, Bill (eds.). *Biology and agronomy of forage Arachis*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, CO. p. 53-70. (CIAT publication no. 240).
- Fletcher A. L., Johnstone P.R., Chakwizira E., Brown H.E., 2013. Radiation capture and radiation use efficiency in response to N supply for crop species with contrasting canopies. *Field Crops Research* 150: 126–134.
- Fongod, A. G. N., Focho D. A., Mih A. M., Fonge B. A., Sama Lang P., 2010. Weed management in banana production: The use of *Nelsonia canescens* (Lam.) Spreng as a non-leguminous cover crop. *African Journal of Environmental Science and Technology* 4:167-173.

- FOURNET J., 1993. Caractérisation phytoécologique des peuplements de mauvaises herbes des champs de canne à sucre et des bananeraies de la Basse Terre (Guadeloupe). *Weed Research* 33 : 383-395.
- Godefroy J. and Dormoy M., 1989. Dynamique des éléments fertilisants dans le complexe « sol-bananeraie-climat ». Application à la fumure. IV Cas des sols bruns à halloysite. *Fruits* vol 41 n°1 : 3-11.
- Gosse G., Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Chartier M., Allirand J.M., Lemaire G., 1986. Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie* N°6 : 47-56.
- Gosse G., Chartier M., Varlet-Grancher C., Bonhomme R., 1982. Interception du rayonnement utile à la photosynthèse chez la luzerne : variations et modélisation. *Agronomie* N°2 : 583-588.
- Goudriaan J. and Monteith J.L., 1990. A Mathematical Function for Crop Growth Based on Light Interception and Leaf Area Expansion. *Annals of Botany* 66, 695-701.
- Guillermot J., 1975. Test sur l'efficacité et la phytotoxicité de quelques herbicides en bananeraie, *Fruits*, 30, 75-81.
- Healey K.D., Rickert K.G., Hammer G. L., Bange M.P., 1998. Radiation use efficiency increases when the diffuse component of incident radiation is enhanced under shade. *Australian Journal of Agricultural Research* 49(4).
- Hiltbrunner J., Liedgens M., Bloch L., Stamp P., Streit B., 2007. Legume cover crops as living mulches for winter wheat: Components of biomass and the control of weeds. *Europ. J. Agronomy* 26 (2007) 21–29.
- Ilnicki R.D. and Enache A.J., 1992. Subterranean clover living mulch: an alternative method of weed control. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 40: 249-264.
- Isaac, W. A. P., Brathwaite R. A. I., Cohen J. E., Bekele I., 2007. Effects of alternative weed management strategies on *Commelina diffusa* Burm. infestations in Fairtrade banana (*Musa* spp.) in St. Vincent and the Grenadines. *Crop Protection* 26:1219–1225.
- Kadaja J., et Tooming H., 2004. Potato production model based on principle of maximum plant productivity. *Agricultural and Forest Meteorology* 127: 17–33.
- Kropff M.J. and Spitters C.J.T. 1992. An eco-physiological model for interspecific competition to the influence of *Chenopodium album* L. on sugar beet. I. Model description and parameterization. *Weed Research*, Volume 32, 437-450.
- Kropff M.J. and Spitters C.J.T. 1991. Simple model of crop loss by weed competition from early observations on relative leaf area of the weeds. *Weed Research*, Volume 31. 97-105.
- Kruidhof, H. M. Bastiaan L., and Kropff M.J., 2008. Ecological weed management by cover cropping: effects on weed growth in autumn and weed establishment in spring, *Weed Research* 48, 492–502.

- Lahav, E. 1995. Banana nutrition. In : Bananas. (Gowen S. ed.), Chapman et Hall (London) pp 258-316.
- Lassoudière A. et Pinon A., 1971. Indications préliminaires sur des essais de désherbage chimique en bananeraie, *Fruits* - Vol. 26, pp. 333-348.
- Le Bellec, F., Rajaud A., Ozier-Lafontaine H., Bockstaller C., Malezieux E., 2012. Evidence for farmers' active involvement in co-designing citrus cropping systems using an improved participatory method, *Agronomy for Sustainable Development* 32:703-714.
- Lesueur Jannoyer, M., F. Le Bellec, C. Lavigne, R. Achard and E. Malézieux 2011. Choosing cover crops to enhance ecological services in orchards: a multiple criteria and systemic approach applied to tropical areas. *Procedia Environmental Sciences* 9:104-112.
- Liebman M. A. and Dyck E., 1993. Crop Rotation and Intercropping Strategies for Weed Management. *Ecological Applications*, Vol. 3, pp. 92-122.
- 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. *Europ. J. Agronomy* 71, 96–105.
- Mazzoncini M., Canali S., Giovannetti M., Castagnoli M., Tittarelli F., Antichi D., Nannelli R. n Cristani C., Barberi P., 2011. Comparison of organic and conventional stockless arable systems: A multidisciplinary approach to soil quality evaluation *Applied Soil Ecology* 44 (2010) 124–132.
- Meteo France 2016. Climat Martinique. [Online]  
<http://www.meteofrance.com/climat/outremer/martinique/972/normales> (browsed on June 27, 2016).
- Monteith J.L., 1977, Climate and the Efficiency of Crop Production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, Volume 281, Issue 980, pp. 277-294
- Mottes C. 2013. Evaluation des effets des systèmes de culture sur l'exposition aux pesticides des eaux à l'exutoire d'un bassin versant. Thèse AgroparisTech, pp. 183.
- Munier-Jolain N.M., Collard A., Busset H., Guyot S.H.M., Colbach N., 2014. Investigating and modelling the morphological plasticity of weeds. *Field Crops Research*, 155 90–98.
- Munier-Jolain N.M., Guyot S.H.M., Colbach N., 2013. 3D model for light interception in heterogeneous crop:weed canopies: Model structure and evaluation. *Ecological Modelling*, 250 101–110.
- Murungu F.S., Chiduza C., Muchaonyerwa P., Mkeni P.N.S., 2011. Mulch effects on soil moisture and nitrogen, weed growth and irrigated maize productivity in a warm-temperate climate of South Africa. *Soil & Tillage Research* 112, 58–65.
- Navas M.L., Moreau-Richard J., 2005. Can traits predict the competitive response of herbaceous Mediterranean species ? *Acta Oecol-Int J Ecol* 27:107–114.
- Neil Harker K., and O'Donovan J.T., 2013. Recent Weed Control, Weed Management, and Integrated Weed Management, *Weed Technology* 2013 27:1-11.

- Nguyen T.H., Nguyen, Maloneenna J.M., Boutsalis P., Shirley N., and Prestona C., 2016. Temperature influences the level of glyphosate resistance in barnyardgrass (*Echinochloa colona*). *Pest. Manag. Sci.*; 72: 1031–1039
- Oliveira Alvino-Rayol F., dos Santos Rosa L., Pinto Rayol B., 2011. Efeito do espaçamento e do uso de leguminosas de cobertura no manejo de plantas invasoras em reflorestamento de *Schizolobium amazonicum*. *Revista Árvore*, Viçosa-MG, v.35, n.3, p.391-399.
- Office De l'Eau Martinique, Décembre 2013. Les produits phytosanitaires dans les cours d'eau de Martinique. [http://www.eaumartinique.fr/IMG/pdf\\_Atlas\\_pesticides.pdf](http://www.eaumartinique.fr/IMG/pdf_Atlas_pesticides.pdf)
- Raphael, L., Sierra J., Recous S., Ozier-Lafontaine H., Desfontaines L., 2012. Soil turnover of crop residues from the banana (*Musa* AAA cv. Petite-Naine) mother plant and simultaneous uptake by the daughter plant of released nitrogen. *European Journal of Agronomy* 38:117-123.
- Righi C.A., Bernardes M.S., Pereira A.M., Pereira C.R., Neto D.D., Favarin L., 2007. Measurement and simulation of solar radiation availability in relation to the growth of coffee plant in an agroforestry system with rubber trees. *Revisat Arvore* 31 pp. 195-207.
- Ripoche A., Achard R., Laurens A., Tixier P., 2012. Modeling spatial partitioning of light and nitrogen resources in banana cover-cropping systems. *Eur. Journ. Agr.* Vol 41, August 2012, Pages 81-91.
- Risede, J. M., Lescot T., Cabrera Cabrera J., Guillon M., Tomekpé K., Kema G. H. J., Côte F., 2010. Challenging short and mid-term strategies to reduce pesticides in bananas: Endure Case Study Guide N°5, pp. 8. [Online] [http://www.endure-network.eu/endure\\_publications/endure\\_publications2](http://www.endure-network.eu/endure_publications/endure_publications2) (browsed on March 15, 2016).
- Robinson, J. C. and V. Galan Sauco 2010. Nutritional requirements. In: *Bananas and Plantains* (Robinson, J. C., Galan Sauco, V., ed.), CABI (Wallingford), UK, pp. 161–176.
- Saggar S., Hedley M.J., White R.E., Perrott K.W., Gregg P.E.H., Cornforth I.S., Sinclair A.G., 1999. Development and evaluation of an improved soil test for phosphorus, 3: field comparison of Olsen, Colwell and Resin soil P tests for New Zealand pasture soils. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 55:35-50.
- Sanginga N., Wirkom L.E., Okogun A., Akobundu I.O., Carsky R.J., Tian G., 1996. Nodulation and estimation of symbiotic nitrogen fixation by herbaceous and shrub legumes in Guinea savanna in Nigeria. *Biol Fertil Soils* 23:441-448
- Schroth G., Teixeira W.G., Seixas R., da Silva L.F., Schaller M., Macêdo J.L.V. and Zech W., 2000. Effect of five tree crops and a cover crop in multi-strata agroforestry at two fertilization levels on soil fertility and soil solution chemistry in central Amazonia. *Plant and Soil* 221: 143–156.
- Severino F.J., Christoffoleti P.J., 2004. Weed suppression by smother crops and selective herbicides. *Sci. Agric. (Piracicaba, Braz.)*, v.61, n.1, p.21-26.
- Sierra J., Daudin D., Domenach A.M., Nygren P., Desfontaines L., 2007. Nitrogen transfer from a legume tree to the associated grass estimated by the isotopic signature of tree root exudates: A

- comparison of the  $^{15}\text{N}$  leaf feeding and natural  $^{15}\text{N}$  abundance methods. *Europ. J. Agronomy* 27: 178–186.
- Singer W., Meek D.W., Sauer T.J., Prueger J.H., Hatfield J.L., 2011. Variability of light interception and radiation use efficiency in maize and soybean. *Field Crops Research* 121, 147–152.
- Stover, R.H. and Simmonds, N.W., 1987. In: *Bananas: Third edition*, Longman scientific (London), 469 p.
- Sweeney, R. A., 1989. Generic combustion method for determination of crude protein in feeds: Collaborative study. *Journal of the Association of Official Analytical Chemists* 72: 770-774.
- Tardy F., Moreau D., Dorel M., Damour G., 2015. Trait-based characterisation of cover plants' light competition strategies for weed control in banana cropping systems in the French West Indies. *Europ. J. Agronomy* 71: 10–18.
- Teasdale, J.R., Mohler, C.L., 2000. The quantitative relationship between weed emergence and the physical properties of mulches. *Weed Science* 48, 385-392.
- Teasdale, J. R. 1996. Contribution of cover crops to weed management in sustainable agricultural systems. *J. Prod. Agric.* 9:475–479.
- Teasdale, J.R. and Daughtry C.S.T., 1993. Weed suppression by live and desiccated hairy vetch. *Weed Sci.* 41:207-212.
- Tehranchian P., Norsworthy J.K., Palhano M., Korres N.E., McElroy S., Zhang H., Bagavathiannan M.V., and Scott R.C., 2016. The Evidence for Reduced Glyphosate Efficacy on Acetolactate Synthase-Inhibiting Herbicide-Resistant Yellow Nutsedge (*Cyperus esculentus*). *Weed Science* 2016 64:389–398.
- Ternisien E. et Melin P., 1989. Etude des rotations culturales en bananeraie. Première partie : Bilan des cultures de rotation. *Fruits*, 44 (7-8) : p. 373-383.
- Thieuleux, L., 2006. Biodisponibilité de l'azote en cultures bananières sur nitisol. Ph.D. Thesis. Université des Antilles et de la Guyane, Guadeloupe, France.
- Thomas, R. J. and Asakawa N. M., 1993. Decomposition of leaf litter from tropical forage grasses and legumes. *Soil Biology and Biochemistry* 25:1351-1361.
- Tixier P., Lavigne C., Alvarez S., Gauquier A., Blanchard M., Ripoche A., Achard R., 2010. Model evaluation of cover crops, application to eleven species for banana cropping systems. *Europ. J. Agronomy* 34 (2011) 53–61.
- Tixier P., Malezieux E., Dorel M., 2004. SIMBA-POP : a cohort population model for long-term simulation of banana crop harvest. *Ecol. Mod.* 180, 407-417.
- Tran Quoc H., Dural D., Gervais L., Hery M., Vincent K., Gandini G., Dorel, M., 2016. Introducing cover crops in the Caribbean Banana fields: which determinants for adoption of innovative banana cropping systems in the French West Indies and Dominican Republic? X International

Symposium on Banana / ISHS-ProMusa symposium. Agroecological approaches to promote innovative banana production systems. Montpellier, France, 10 - 14 October 2016.

Turnbull, L.A., Paul-Victor, C., Schmid, B., Purves, D.W., 2008. Growth rates, seed size, and physiology: do small-seeded species really grow faster? *Ecology* 89, 1352-1363.

Turner, D. W. 1995. The response of the plant to the environment. In : Bananas. (Gowen S. ed.), Chapman et Hall (London) pp. 258-316.

Uchino H., Iwama K., Jitsuyama Y., Yudate T., Nakamura S., Gopal J., 2015. Interseeding a Cover Crop as a Weed Management Tool is More Compatible with Soybean than with Maize in Organic Farming Systems. *Plant Production Science*, 18:2, 187-196.

Van Reeuwijk, L. P., 2002. Procedures for Soil Analysis. International Soil Reference and Information Centre (ISRIC), Technical paper, no. 9, ISRIC, 119 p.

Weiner J., Andersen S.B., Wille W.K.M., Griepentrog H.W., Olsen J.M., 2010. Evolutionary agroecology: the potential for cooperative, high density, weed-suppressing cereals. *Evol. Appl.*3(5-6):473-479.

Weiner J (1990) Asymmetric competition in plant populations. *Trends Ecol Evol* 5:360-364.

Wong C. C., 1991. Shade tolerance of tropical forages: a review. In: SHELTON, H.M., STÜR, W.W. (eds.). ACIAR Proceedings N°32 Canberra, (Proceedings of a Workshop, 1990, Bali) Forages for plantation crops, n.32 p. 64-69.



Contents lists available at SciVerse ScienceDirect

European Journal of Agronomy

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/eja](http://www.elsevier.com/locate/eja)

## Modeling spatial partitioning of light and nitrogen resources in banana cover-cropping systems

Aude Ripoche\*, Raphaël Achard, Aude Laurens, Philippe Tixier

CIRAD, UPR 26, Quartier Petit Morne, BP 214, F-97285 Le Lamentin, Martinique, France

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 26 September 2011

Received in revised form 14 March 2012

Accepted 3 April 2012

#### Keywords:

Intercropping

Resources partitioning

Nitrogen

Banana cover cropping system

Modeling

### ABSTRACT

In banana cropping systems, cover crops are introduced mainly to manage weeds and mitigate the use of herbicides. But this introduction modifies the structure of the field, its biophysical functioning and then farmers' practices. We designed the SIMBA-IC model to simulate nitrogen and light partitioning and crop management, which can differ across the different zones of the field (banana row, small and large inter-rows), and to assess agronomic and environmental performances of banana cover cropping systems under scenarios of different spatial arrangement. We calibrated and validated the model using independent data sets from a fertilizer and an intercropping experiment, respectively. Results showed that SIMBA-IC realistically simulated the differences between treatments in terms of crop cycle duration (for flowering date, RMSE = 2.3 weeks in the calibration and validation steps) and biomass produced (RMSE = 0.67 and 0.94 kgDM ha<sup>-1</sup> at flowering in calibration and validation steps, respectively). We simulated different management options related to the four field zones to optimize fertilization and cover crop management and ensure a tradeoff between agronomic (banana yield) and environmental (N leaching mitigation) performances. Simulations showed that yield was maximal and N leaching was reduced when fertilization was applied in the banana row. When cover crops were mowed according to the banana N stress, agronomic and environmental performances were higher than when mowing was based on the cover crop leaf area index, but the former approach led to very frequent mowing. Future studies should consider the impacts of these cropping systems from a socio-economic point of view to assess their feasibility and ability to be adopted.

© 2012 Elsevier B.V. All rights reserved.

### 1. Introduction

There is currently a surge in reintroducing biodiversity in agricultural systems to reduce chemical inputs, suppress pests, and close biogeochemical cycles (Altieri, 1999; Tilman *et al.*, 2002). Cover crops are a concrete way to reintroduce biodiversity in fields (Teasdale, 1996) and are a frequent option for weed management (Moonen and Barberi, 2008). Cover crops generate different services (e.g. mitigate soil erosion, Derpsch *et al.*, 1986; increase soil carbon and nitrogen and improve microbial activity, Ramos *et al.*, 2010) and they have the potential to decrease chemical control of weeds and pests. Nevertheless, adding cover crops alters the functioning of the system, especially flows of water and nutrients (Celette *et al.*, 2008; Mazzoncini *et al.*, 2011; Singer *et al.*, 2011). If cover crops are introduced, farmers have to adapt their practices of fertilization, irrigation, and weed management. As different zones can be defined within a banana field according to the plant they

hold (banana, cover crop, or none), spatial differentiation of cultural practices is an interesting option to manage 'cultivated crop-soil-cover crop' interactions. Management of fertilization, irrigation, or cover crop mowing related to the different zones of the field can help minimize the competition between cover crop and cultivated crop (Ripoche *et al.*, 2011) and the environmental impacts (especially nutrient losses). Spatialization of cultural practices is particularly suitable for row-cultivated plants, e.g. orchards, vineyards, palm trees, and bananas.

Export bananas cover nearly one million ha worldwide. Banana cropping systems remain based on bare soil and thus use large quantities of herbicides, 3–4 kg ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> of herbicide active products in the French West Indies (Chabrier, Pers. Com.). Environment quality is adversely affected by the frequent applications of these herbicides and by soil and plant management practices that may lead to severe erosion. These risks are magnified in fragile, tropical, insular conditions such as those found in Guadeloupe and Martinique, where inhabited areas, coral reefs, and rainforests are close to agro-systems (Bonan and Prime, 2001; Bocquene and Franco, 2005). In this context, farmers and extensionists require that the sustainable cropping systems designed allow maintaining a satisfactory level of banana yield and mitigate the use of pesticides.

\* Corresponding author. Present address: CIRAD UPR SCA, Avenue Agropolis, TA B 102/02 (Bât. 7, Bur. 13) – 34398 Montpellier Cedex 5, France.  
Tel.: +33 4 67 61 71 28; fax: +33 4 67 61 56 66.

E-mail address: [aude.ripoche@cirad.fr](mailto:aude.ripoche@cirad.fr) (A. Ripoche).

Models are increasingly used to assist the design of innovative cropping systems (Wery and Langeveld, 2010). Models are useful tools to explore innovative assemblages of cultural practices and to optimize particular ones (Dorel et al., 2008; Tixier et al., 2008, 2011). Most crop models consider nitrogen in a field through a single compartment (Parton and Rasmussen, 1994) or through horizontal layers (Brisson et al., 2003). More complex models include a vertical two-dimension or a three-dimension representation of water and nitrogen flows over the fields (Doltra and Munoz, 2010). There are very few models linking the functioning of different zones with farmers' practices differentiated between zones and that remain tractable to calibration and validation. Horizontal zones are relevant units of simulation because they correspond to the level at which farmers manage their fields.

In this paper, we describe and validate a zone model called SIMBA-IC that simulates banana and cover crop growth, and their interaction in exploitation of nitrogen (N) resources according to four contrasted horizontal zones. We assume that modeling the four zones within the field allows representing and testing different spatial field managements, and assessing their agronomic and environmental performances. This model aims at helping design of cover cropping systems in terms of both environmental (reducing N leaching) and productive (yield) criteria. Here, we explored how the spatial organization of practices (fertilization, cover crop and crop residue management) can optimize the performances of cropping systems. The model was built by assembling existing and new modules, both specifically designed for banana cropping systems, with an emphasis on biologically meaningful parameters. The model was calibrated and validated using two distinct datasets, a fertilization experiment and an intercropping experiment. We propose an application of the model to evaluate the banana yield and nitrogen losses for scenarios of cover crop management and fertilization differentiated between zones.

## 2. Materials and methods

### 2.1. Field data

Two independent data sets from Martinique (experimental station of Rivière Lézarde, French West Indies) were used to calibrate and validate the SIMBA-IC model: a fertilizer experiment and an intercropping experiment. The fertilizer experiment was carried out in a field called Pavé (14°39'32"N–60°59'33"W) during 2005 and 2006. The intercropping experiment was carried out in a field called Ponterre (14°39'44"N–60°59'57"W) during 2006–2008. The details of sampling are presented in Table 1. Temperature, rainfall, evapo-transpiration (ETP), and solar radiation (Rg) were recorded on the fields by a Campbell Scientific™ meteorological station (Sheperd, UK) beside the plot at one meter above the ground.

#### 2.1.1. Fertilizer experiment

In this two-year experiment, four nitrogen fertilization treatments were tested with four replicates; ten banana crops were observed in each unit plot. Four contrasted levels of nitrogen fertilizer were tested: 30 (F0), 170 (F1), 300 (F2), and 440 kgN ha<sup>-1</sup> (F4). At planting, in vitro plantlets received as starter fertilization 6 kgN ha<sup>-1</sup> and 30 kgP ha<sup>-1</sup>. After two weeks, all treatments received N fertilizer and the same amount of P and K fertilizer (150 kgP ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> and 600 kgK ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>) split in monthly applications to ensure a non limited nutrition in P and K. Amounts and week of application of N in the different treatments are detailed in Table 2. Banana crop residues were spread all over the surface of the field. Basal girth of banana pseudo-stems, leaf length, and leaf width were measured monthly until flowering. Bunches were harvested and weighed. A relationship between basal girth and fresh

biomass was previously established (Achard, Pers. Com.), and the fresh biomass was estimated according the following equation:

$$\text{FBiom} = a \times \text{BasalGirth} + b$$

where  $a=2.07$  and  $b=-73.79$  before flowering, and  $a=3.28$  and  $b=-109.52$  at flowering.

#### 2.1.2. Intercropping experiment

In this three-year experiment, three treatments were tested with five replicates. Twenty banana crops were observed in each unit plot. A common P and K fertilizer program ensured non limited nutrition in P and K: 150 kgP ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> and 600 kgK ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> split in monthly applications. The tested treatments included two intercropping treatments with cover crops (*Brachiaria decumbens*, BD, and *Cynodon dactylon*, CD), and a bare soil treatment (BS). The cover crops were sown all over the field 1 December 2005. Schedules of fertilizer applications and mowing, and amounts of N applied are presented in Table 2. Cover crop residues were left in their area of growing after mowing whereas banana residues were moved into the small inter-row at harvest. Basal girth of banana pseudo-stems, leaf length, and leaf width were measured monthly until flowering. Fresh biomass was estimated from the same equation as for the fertilizer experiment. Bunches were harvested and measured. Fresh cover crop biomass was measured by cutting the cover at soil level into two parcels per plot of 0.5 m × 0.5 m, before and after mowing during two cropping cycles (week 1, 9, 30, 34 and 54). Dry biomass was estimated on the basis of dry matter content of a 100 g fresh aliquot of the two samples cut in each unit plot.

## 2.2. Model description

### 2.2.1. Model structure

SIMBA-IC was developed using STELLA® (software environment from High Performance System®, Lebanon, NH). SIMBA-IC was designed to take into account the different zones that can be defined within a field (Fig. 1) and therefore their different N dynamics according to the management operated on each zone: fertilizer application, cover crop management, banana growth. This model simulates banana and cover crop growth and N dynamics in soil at weekly steps; its general structure is represented in Fig. 2. The different modules used to build SIMBA-IC were built at weekly steps. This corresponds to the precision that farmers use to manage their fields and is sufficient for cropping systems design. The light available for the cover crop was calculated taking the shading effect of banana into account for each of the four zones. In each of the four zones defined in SIMBA-IC, it is possible to carry out distinct operations (fertilization, cover cropping, mowing, restitution of banana and cover crop residues). For N resources, the partitioning allows representing the banana N uptake variations in relation to soil exploration by banana roots. The cover crop is assumed to explore

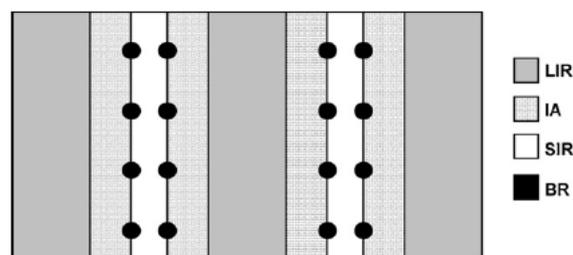


Fig. 1. Description of the different zones in a banana field, with BR, SIR, IA, and LIR corresponding to banana row, small inter-row, intermediate area, and large inter-row, respectively.

**Table 1**  
Data sets used for calibration and validation of SIMBA-IC.

Field	Treatment	Number of crop cycles observed	Number of data samplings	Uses
Pavé	F0 (30 kgN ha <sup>-1</sup> )	2	12	Calibration
	F1 (170 kgN ha <sup>-1</sup> )	2	13	Calibration
	F2 (300 kgN ha <sup>-1</sup> )	2	13	Calibration
	F3 (440 kgN ha <sup>-1</sup> )	2	11	Calibration
Ponterre	Bare soil (BS)	3	11	Validation
	Cover cropped with <i>Bracharia decumbens</i> (BD)	3	11	Validation
	Cover cropped with <i>Cynodon dactylon</i> (CD)	3	11	Validation

**Table 2**  
Fertilization schedules for fertilizer and intercropping experiments. In the intercropping experiment, the three treatments received the same quantity of fertilizer.

	Week of mowing	Week of fertilizer application	Amount of N mineral (kgN ha <sup>-1</sup> )			
Pavé (fertilizer experiment)	-	0	3			
		After week = 2, every 4 weeks	F0 = 1.2	F2 = 8.1	F2 = 15	F3 = 21.9
Ponterre (intercropping experiment)	1-9-18-30-34-44-54-67-76-95-115	0	17			
		4-7	27			
		From week 10 to 34, every 4 weeks	34			
		From week 41 to 95, every 4 weeks	27			

**Table 3**  
Description of the parameters used in the SIMBA-IC model.

Parameters	Unit	Description	Value	Source
aban; bban	-	Parameters of banana biomass production as a function of PAR <sub>in,t</sub>	-0.2211; 25.525	Adapted from Nyombi et al. (2009)
acc; bcc	-	Parameters of cover crop biomass production as a function of PAR <sub>in,t</sub>	acc <sub>bd</sub> = -5E-5; bcc <sub>bd</sub> = 0.01 acc <sub>cd</sub> = -9.29E-5; bcc <sub>cd</sub> = 8.18E-3	Tixier et al. (2011)
k	-	Extinction coefficient of banana crop	0.7	Nyombi et al. (2009)
kcc	-	Extinction coefficient of cover crop	kcc <sub>bd</sub> = kcc <sub>cd</sub> = 0.5	Tixier et al. (2011)
ksen	LAI w <sup>-1</sup>	Senescence rate before/after flowering	0.013; 0.025	Observed in Pavé experiment
ksu <sub>min</sub>	-	Minimal allocation rate at floral initiation to sucker for the first/following cropping cycles	0/0.1	Calibrated in Pavé experiment
ksu <sub>max</sub>	-	Maximal allocation rate at flowering to sucker for the first/following cropping cycles	0.25/0.35	Calibrated in Pavé experiment
LAI <sub>max,t</sub>	m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup>	Leaf area index for maximal photosynthetically active radiation intercepted by banana in zone 't'	LAI <sub>max,sir</sub> = 2; LAI <sub>max,ia</sub> = 3; LAI <sub>max,lir</sub> = 5	Tixier (pers. comm.)
nstress	kg ha <sup>-1</sup>	Minimal amount of mineral nitrogen available for banana crop	38	Calibrated in Pavé experiment
p	-	Proportion of PAR intercepted	0.456	Monteith (1972), Tixier et al. (2011)
Pint <sub>max,t</sub>	-	Proportion of maximal PAR intercepted by banana in zone 't'	Pint <sub>max,sir</sub> = 0.7; Pint <sub>max,ia</sub> = 0.7; Pint <sub>max,lir</sub> = 0.6	Tixier (pers. comm.)
pz <sub>t</sub>	%	Percentage of the field attributed to the zone 't'	pz <sub>br</sub> = 20; pz <sub>sir</sub> = 20; pz <sub>ia</sub> = 20; pz <sub>lir</sub> = 40	Observed in Pavé experiment
pl	%	Percentage of leaves	pz <sub>br</sub> = 23; pz <sub>sir</sub> = 10; pz <sub>ia</sub> = 19; pz <sub>lir</sub> = 48	Observed in Ponterre experiment Pavé
pn	%	Percentage of nitrogen in tissues	pn <sub>bd</sub> = 1.65; pn <sub>cd</sub> = 1.06	Tixier et al., 2011
SF <sub>JF</sub>	m <sup>2</sup>	Foliar surface for floral initiation (1st crop cycle/following ones)	12/15	Adapted from Jannoyer (1995)
sla	m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup>	Massic surface	7.4	Observed in Pavé experiment
sub	m <sup>2</sup> plant <sup>-1</sup>	Surface of a banana crop	Pavé: 5.05 Ponterre: 5.435	
SUMT IFF	°C	Sum of degree-days between floral initiation and flowering (1st crop cycle/following ones)	600/800	Observed in Pavé experiment
SUMT FH	°C	Sum of degree-days between flowering and harvest (1st crop cycle/following ones)	950/1000	Observed in Pavé experiment

With t, the zone considered in the model; BR=banana row, SIR=small inter-row, IA=intermediate area, LIR=large inter-row, Bd=Bracharia decumbens, Cd=Cynodon dactylon.

**Table 4**  
Description of the variables simulated by the SIMBA-IC model.

Variables	Unit	Description
$Inhib_{n,t}$	–	Inhibition coefficient of the sucker by the “main” banana during crop cycle ‘n’ at step ‘t’
$Kstress_t$	–	Banana N stress at step ‘t’
$Kstresscc_{i,t}$	–	Cover crop N stress in zone ‘i’ at step ‘t’
$Ksu_{n,t}$	–	Allocation coefficient for bunch biomass
$Kveg_{n,t}$	–	Allocation coefficient for vegetative biomass
$Pint_{i,t}$	%	Percentage of PAR intercepted by banana crop in zone ‘i’ at step ‘t’
$Rl_{i,t}$	%	Percentage of soil explored by banana root length
$\Delta biom_{n,t}$	kgDM plant <sup>-1</sup>	Biomass newly formed during crop cycle ‘n’ at step ‘t’
$\Delta biomveg_{n,t}$	kgDM plant <sup>-1</sup>	Vegetative biomass newly formed during crop cycle ‘n’ at step ‘t’
$\Delta biombun_{n,t}$	kgDM plant <sup>-1</sup>	Bunch biomass newly formed during crop cycle ‘n’ at step ‘t’
$\Delta biomsu_{n,t}$	kgDM plant <sup>-1</sup>	Sucker biomass newly formed during crop cycle ‘n’ at step ‘t’
$Biomveg_{n,t}$	kgDM plant <sup>-1</sup>	Vegetative biomass during crop cycle ‘n’ at step ‘t’
$Biombun_{n,t}$	kgDM plant <sup>-1</sup>	Bunch biomass during crop cycle ‘n’ at step ‘t’
$F_{i,t}$	kgN ha <sup>-1</sup>	Mineral N fertilized at step ‘t’
$\Delta LAl_{n,t}$	m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup>	LAI newly formed during crop cycle ‘n’ at step ‘t’
$LAl_t$	m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup>	Total banana leaf area index at step ‘t’
$LAl_{n,t}$	m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup>	Banana leaf area index during crop cycle ‘n’ at step ‘t’
$LAlcc_{i,t}$	m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup>	Cover crop leaf area index in zone ‘i’ at step ‘t’
$L_{i,t}$	kgN ha <sup>-1</sup>	Mineral N leached in zone ‘i’ at step ‘t’
$Ncci,t$	kgN ha <sup>-1</sup>	Mineral N cover crop demand in zone ‘i’ at step ‘t’
$Nmin_{i,t}$	kgN ha <sup>-1</sup>	Soil mineral N in zone ‘i’ at step ‘t’
$Nminban_{i,t}$	kgN ha <sup>-1</sup>	Soil mineral N available for banana crop in zone ‘i’ at step ‘t’
$Ntotban_{i,t}$	kgN ha <sup>-1</sup>	Soil mineral N available for banana crop at step ‘t’
$PAR_{i,t}$	J m <sup>-2</sup>	Photosynthetically active radiation intercepted at step ‘t’
$PAR_{i,n,t}$	J m <sup>-2</sup>	Photosynthetically active radiation intercepted by banana during crop cycle ‘n’ at step ‘t’
$PAR_{i,cc,t}$	J m <sup>-2</sup>	Photosynthetically active radiation intercepted by cover crop at step ‘t’
$Rban_{i,t}$	kgN ha <sup>-1</sup>	Mineralized N from banana residues in zone ‘i’ at step ‘t’
$Rcc_{i,t}$	kgN ha <sup>-1</sup>	Mineralized N from cover crop residues in zone ‘i’ at step ‘t’
$Rg_t$	J m <sup>-2</sup>	Total radiation at step ‘t’
$S_{i,t}$	kgN ha <sup>-1</sup>	Mineralized N from soil organic matter in zone ‘i’ at step ‘t’
$Uban_{i,t}$	kgN ha <sup>-1</sup>	Mineral N uptake by banana in zone ‘i’ at step ‘t’
$Ucc_{i,t}$	kgN ha <sup>-1</sup>	Mineral N uptake by cover crop in zone ‘i’ at step ‘t’

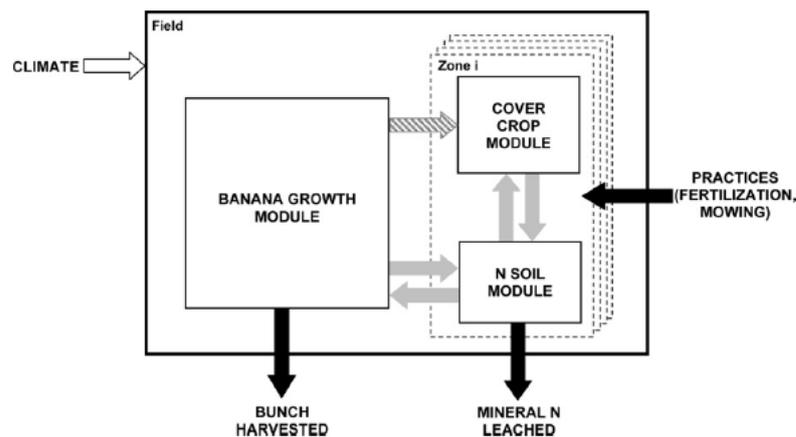
With  $t$  the time step of the model in weeks,  $n$  the cropping cycle, and  $i$  the zone considered in the model.

exclusively soil in the zone in which it is growing, as was observed and simulated for vineyard cropping systems (Celette et al., 2008, 2010). All parameters and variables are described in Tables 3 and 4.

### 2.2.2. Banana growth module

The algorithms to simulate banana growth were adapted from Tixier et al. (2008). The main equations are presented in Table 5. The banana phenology is driven by growth variables and temperature. Floral initiation is simulated when the total foliar surface produced since planting exceeds a threshold (Jannoyer, 1995); then, floral initiation-flowering interval and flowering-harvest interval

are driven by degree-days (base temperature = 14 °C, Ganry, 1980). The biomass produced is calculated according to the radiation intercepted by banana (Eq. (1)) and its conversion into biomass, according to a parabolic relationship (Eq. (2)). From floral initiation until flowering, we assumed that the biomass newly produced was allocated to vegetative and reproductive biomass ( $Biomveg_{n,t}$  and  $Biombun_{n,t}$ , respectively). A part of reproductive biomass was also allocated to the sucker ( $Biomsu_{n,t}$ ; see Eqs. (3) to (8)) according to the coefficient  $Kveg_{n,t}$ , which varies from 1 to 0 between floral initiation and flowering. At flowering, we assumed that the biomass produced was exclusively allocated to reproductive biomass and



**Fig. 2.** General structure of the SIMBA-IC model. The white arrow represents climate inputs (radiation, temperature, rainfall and evapo-transpiration); black arrows represent inputs related to practices (e.g., fertilization or mowing activation) and outputs of nitrogen or biomass; gray arrows represent nitrogen flows within the system; the hatched arrow represents the shading effect of banana on cover crop.

Table 5

List of SIMBA-growth and SIMBA-N modules; all parameters and variables are described in Tables 2 and 3.

Equation	
Growth module (adapted from Tixier et al., 2008)	
$PAR_{i,n,t} = p \cdot Rg_t \cdot (1 - \exp^{-k \cdot LAI_{n,t}}) - PAR_{i,n-1,t}$	(1)
$\Delta biom_{n,t} = (aban \cdot PAR_{i,n,t} + bban \cdot PAR_{i,n,t}) \cdot Inhib_{n,t} \cdot Kstress_t + \Delta biomsu_{n-1,t}$	(2)
$\Delta biomveg_{n,t} = Kveg \cdot \Delta biom_{n,t}$	(3)
$\Delta biombun_{n,t} = (1 - Kveg_{n,t}) \cdot (1 - Ksu_{n,t}) \cdot \Delta biom_{n,t}$	(4)
$\Delta biomsu_{n,t} = (1 - Kveg_{n,t}) \cdot Ksu_{n,t} \cdot \Delta biom_{n,t}$	(5)
$Biomveg_{n,t} = Biomveg_{n,t-1} + \Delta biomveg_{n,t}$	(6)
$Biombun_{n,t} = Biombun_{n,t-1} + \Delta biombun_{n,t}$	(7)
$Biomsu_{n,t} = Biomsu_{n,t-1} + \Delta biomsu_{n,t}$	(8)
$\Delta LAI_{n,t} = (\Delta biomveg_{n,t} \cdot pl \cdot sla) / sub$	(9)
$LAI_{n,t} = LAI_{n,t-1} + \Delta LAI_{n,t} - LAI_{n,t-1} \cdot ksen$	(10)
$LAI_t = \sum_{n=1}^5 LAI_{n,t}$	(11)
Cover crop module (adapted from Tixier et al., 2011)	
$Pint_{i,t} = Pintmax_i / LAImax_i \cdot LAI_t$	(12)
$PARicc_{i,t} = (p \cdot Rg_t - PAR_{i,t} \cdot Pint_{i,t}) \cdot (1 - \exp^{-kcc \cdot LAIcc_{i,t}})$	(13)
$\Delta biomcc_{i,t} = (acc \cdot PARicc_{i,t} + bcc \cdot PARicc_{i,t}) \cdot Kstresscc_{i,t}$	(14)
$Biomcc_{i,t} = Biomcc_{i,t-1} + \Delta biomcc_{i,t}$	(15)
$Ncc_{i,t} = \Delta biomcc_{i,t} \cdot pz_i \cdot pn \cdot 10000$	(16) <sup>a</sup>
$Kstresscc_{i,t} = \text{If}(Ncc_{i,t} = 0) \text{Then}(1) \text{Else}(Ncc_{i,t} / Ucc_{i,t})$	(17)
N module (adapted from Dorel et al., 2008)	
$Nmin_{i,t} = F_{i,t} + S_{i,t} + Rcc_{i,t} + Rban_{i,t} - L_{i,t} - Uban_{i,t} - Ucc_{i,t}$	(18)
$Nminban_{i,t} = Nmin_{i,t} \cdot Rl_{i,t}$	(19)
$Ntotban_t = \sum_{i=1}^4 Nminban_{i,t}$	(20)
$Kstress_t = \text{If}(Ntotban_t < nstress) \text{Then}(Ntotban_t / nstress) \text{Else}(1)$	(21)

With  $t$  the time step of the model in weeks,  $n$  the cropping cycle, and  $i$  the zone considered in the model.<sup>a</sup> The unit of this constant = m<sup>2</sup>.

therefore allocated to bunch and sucker. The coefficient  $Ksu_{n,t}$  represents the biomass allocation to sucker between floral initiation and flowering and varies from  $Ksu_{min}$  to  $Ksu_{max}$ . We assumed that priority was given to bunch during the first cropping cycle, and the values of  $Ksu_{min}$  to  $Ksu_{max}$  were therefore lower than for the following cropping cycles (Table 3). This module also includes the inhibition of sucker by mother banana, which varies according to banana N stress and phenological stage. The inhibition coefficient  $Inhib_{n,t}$  varies from 0 to 0.5 between floral initiation and harvest according to the N stress applied on banana. We assumed that if the  $nstress$  parameter was severe (Tables 4 and 5) and lower than 0.5, the inhibition was total ( $Inhib_{n,t} = 0$ ). At harvest, as the mother plant is cut,  $Inhib_{n,t}$  no longer has an effect on sucker biomass ( $Inhib_{n,t} = 1$ ; see Table 5, Eq. (2)). Leaf area index (LAI) is calculated with the biomass newly produced at every time step and is reduced by senescence (Eqs. (9) to (11)). Two senescence rates were considered (before and after flowering) according to measured data (unpublished data).

### 2.2.3. Cover crop growth module

Equations describing cover crop growth were adapted from Tixier et al. (2011). In each zone, radiation intercepted by cover crop was calculated as a proportion of the banana LAI (Eq. (12), Table 5). The maximal value of PAR intercepted by banana and banana LAI differed between zones (Table 3). The cover crop biomass was calculated according to a radiation interception equation and its conversion into biomass according to a parabolic relationship (Eqs. (13) to (15)). The N stress coefficient applied to cover crop was defined in relation to the cover crop N demand and the available mineral N in the considered zone (Eqs. (16) and (17)).

### 2.2.4. Nitrogen balance module

Nitrogen balance module was adapted from Dorel et al. (2008) and Raphael et al. (2012); it simulates for each zone the

mineral N dynamics in soil based on inputs (fertilization, soil organic matter, banana and cover crop residues mineralization) and outputs (crop uptakes, leaching; Eq. (18), Table 5). The mineral N available for banana in each zone depends on the banana roots' exploration (Eq. (19)). The higher the distance from the banana row, the lower the ability for banana roots to uptake N (Fig. 3). The total N available for banana is the sum of the N available in all zones (Eq. (20)). Banana and cover crop residues are produced according to harvest and mowing dynamics and are thus mineralized according to their time after return to soil, with the same equation as in Dorel et al. (2008). As for cover crops, N stress coefficient applied to banana is calculated using the ratio between N demand and mineral N available for banana crop (Eq. (21), Table 5).

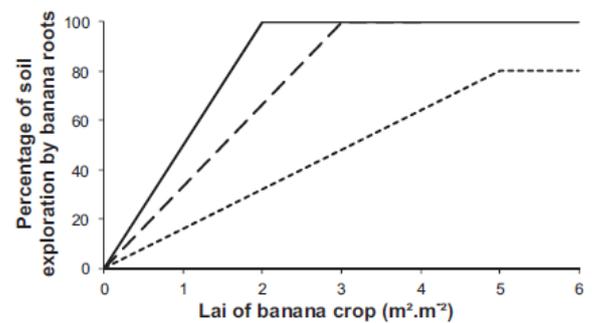


Fig. 3. Percentage of soil exploration by banana roots related to the LAI of banana crop related to the zone considered in the field: large inter-row (---), intermediate area (-.-.-), small inter-row (-). For the banana row, the percentage is maximal whatever the banana LAI.

### 2.3. Statistical analysis and modeling procedures

#### 2.3.1. Model calibration

Most parameters were calibrated using literature values (Dorel et al., 2008; Tixier et al., 2008, 2011).  $n_{\text{stress}}$ ,  $ksu_{\text{min}}$ , and  $ksu_{\text{max}}$  were estimated using an iterative procedure in order to minimize the root mean square error (RMSE) of the banana vegetative biomass over the four treatments of the fertilizer experiment (Table 1 and Section 2.1.1).

#### 2.3.2. Model evaluation

SIMBA-IC was evaluated with data from the intercropping experiment carried out over three crop cycles in 2006–2008 (Table 1 and Section 2.1.2). We compared the observed and predicted value of banana and cover crop vegetative biomass and calculated the RMSE. We also evaluated the model relative to the flowering date and banana vegetative biomass at flowering, which is an accurate yield indicator (Nyombi et al., 2009).

### 2.4. Cropping system design

Simulations were carried out over three banana crop cycles, using the climate inputs (solar radiation, evapotranspiration, air temperature and rainfall) of Rivière Lézarde (14°N, 60°W), which is representative of the growing condition of central Martinique, from 2008 to 2010.

#### 2.4.1. Fertilization efficiency: effects of the amount and the zone of application

Simulations were carried out over three banana crop cycles to assess the efficiency of fertilization according to the zone of application and the amount of fertilizer. In this simulation study, the banana field was maintained on bare soil. The fertilizer amount varied between 0 and 450 kgN ha<sup>-1</sup> with a 5 kgN ha<sup>-1</sup> step. Fertilization occurred every month. Banana residues were left in the small inter-row at harvest. The evolution of banana yield, flowering date, and biomass at flowering as well as the N leached at field scale were analyzed for the three crop cycles simulated on the four zones considered in the model.

#### 2.4.2. Efficiency of the layout of cover crop residues

In these simulations, the cover crop tested was *Brachiaria decumbens*, parameterized with parameter values from Tixier et al. (2011), sown at the beginning of the simulation (as banana plants) in the small and large inter-row as well as in the transition zone. Mowing was activated two ways: related to the cover crop LAI (mowing activated when LAI > 5) or related to the banana nitrogen stress (mowing activated when banana stress was lower than 0.5). After mowing, residues were left in the zone of cover crop growth, or concentrated in the small inter-row, the large inter-row, or the transition zone. Banana residues after harvest were applied in the small inter-row. Three contrasted levels of fertilization were tested: 150, 300, and 450 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>. Fertilization was applied every month. The evolution of banana yield, flowering date, and biomass at flowering for the three crop cycles simulated were analyzed on the four zones considered in the model, as the amount of N leached.

## 3. Results

### 3.1. Model calibration

The iterative procedure allowed determining the  $n_{\text{stress}}$  parameter at 38 kgN ha<sup>-1</sup>,  $ksu_{\text{min}}$  at 0 then 0.1, and  $ksu_{\text{max}}$  at 0.25 then 0.35 for the first and following cycles, respectively. The comparisons between observed and predicted dynamics of vegetative biomass of banana were satisfactory for both crop cycles

studied (Fig. 4). The observed and predicted values of biomass at flowering showed satisfactory results, with a low value of RMSE (RMSE = 0.67 kgDM plant<sup>-1</sup>, Fig. 5a). As for observed values, the simulated biomass of the first cropping cycle remained lower than that of the second cropping cycle for all treatments (7.0 ± 0.5 kgDM plant<sup>-1</sup> vs. 9.6 ± 0.1 kgDM plant<sup>-1</sup> on average, respectively). The comparison between observed and predicted date of flowering also showed that the dynamics of vegetative biomass were well simulated (RMSE = 2.3 weeks, Fig. 5b) except for F0, for which the flowering of the second cropping cycle was simulated with 5 weeks of delay.

### 3.2. Model evaluation

Fig. 6 presents comparisons between observed and predicted values of vegetative banana and cover crop biomass in the case of the intercropping experiment. Observed and predicted values of vegetative banana biomass at flowering and date of flowering were compared (Fig. 6a and b). The model slightly underestimated the biomass at flowering but predictions were satisfactory (bias = -0.62 and RMSE = 0.94 kgDM plant<sup>-1</sup>; Fig. 6a). The difference between the first and the following crop cycles in terms of vegetative biomass produced was well simulated (6.5 ± 0.4 kgDM plant<sup>-1</sup> vs. 9.6 ± 0.2 and 11.4 ± 0.03 kgDM plant<sup>-1</sup> for the first, second, and third cropping cycles, respectively). Dates of flowering were accurately simulated (RMSE = 2.3 weeks; Fig. 6b). Nevertheless, the flowering of the second and third cropping cycles of CD treatments was simulated four weeks earlier. Comparison between observed and predicted values of cover crop biomass showed that the model was able to simulate the variations in cover crop biomass production due to mowing (Fig. 6c) despite a trend in underestimation (bias = -0.07 and -0.25 tDM ha<sup>-1</sup> for CD and BD treatments, respectively). No treatment effect was observed between treatments.

### 3.3. Cropping system design

#### 3.3.1. Fertilization efficiency

Simulation results showed that fertilization was more efficient in terms of agronomic performances when applied in the banana row (Figs. 7 and 8). For all zones, the higher the fertilization level, the earlier the flowering dates. The highest differences were observed when fertilization was applied under banana row, as flowering date occurred 43, 61, and 78 weeks earlier when fertilization was 450 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> than when fertilization was null. For the first banana crop cycle and the highest fertilization amount, flowering date occurred on average 11, 17, and 24 weeks earlier when fertilization was applied under banana row than when fertilization was applied in small inter-row, transition zone, and large inter-row, respectively (Fig. 7). When fertilization was applied under banana row, flowering date remained relatively stable above 300 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> of fertilization for the three crop cycles.

Fertilization under banana row was also more efficient in terms of yield and N leached. Lower performances were observed when fertilization occurred in the large inter-row (Fig. 8). For fertilization between 70 and 300 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>, the annual average N leached was always lower when fertilization was applied under banana row than in the other zones of the field. The higher the level of fertilizer applied, the higher the differences between treatments in terms of N leaching (up to 146 ± 3 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> vs. 221 ± 29 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> of N leached with fertilization of 70 and 300 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>, respectively). With fertilization of 70–300 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>, yields varied from 10 to 20, 19, 18, and 17 tDM ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> when fertilizer was applied under banana row, transition zone, small or large inter-row, respectively.

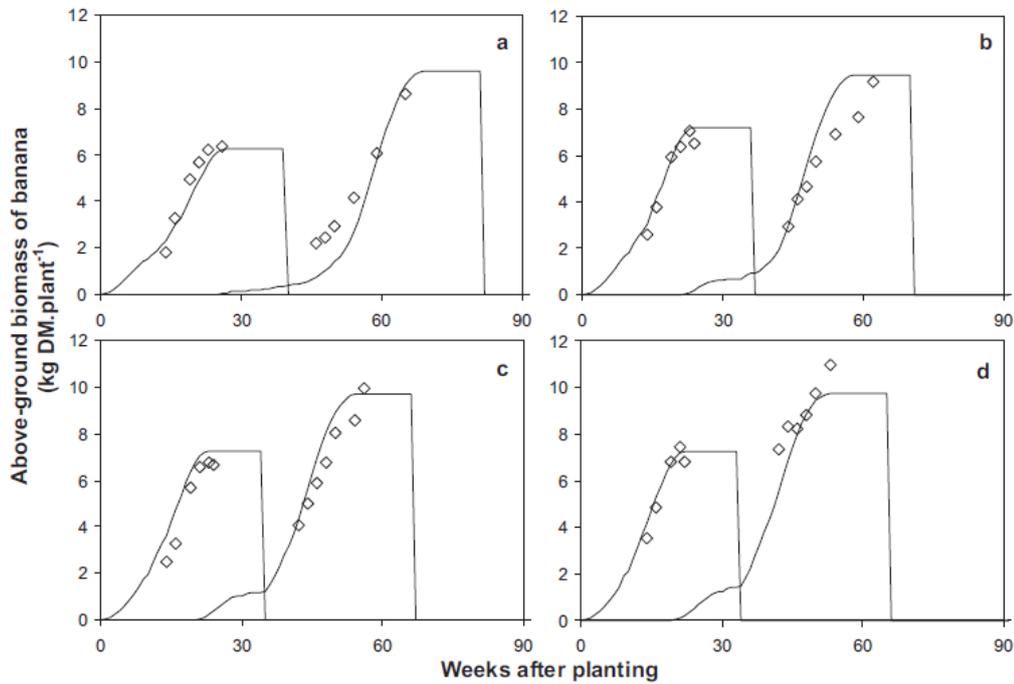


Fig. 4. Simulated and observed (◊) dry matter (DM) of above-ground biomass in banana cropping systems over two successive crop cycles under four levels of fertilization (a) 30 kgN ha<sup>-1</sup>, (b) 170 kgN ha<sup>-1</sup>, (c) 300 kgN ha<sup>-1</sup>, (d) 440 kgN ha<sup>-1</sup>.

3.3.2. Efficiency of layout of the cover crop residues

For fertilization of 150 and 300 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>, yields and N leaching were similar when mowing was based on banana nitrogen stress whatever the zone where cover crop residues were left (average yield = 9.8 and 13.7 kgDM ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>, and average N leaching = 81.6 and 137.0 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> for fertilization of 150 and 300 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>, respectively; Fig. 9). In contrast, when mowing was based on cover crop LAI, applying cover crop residues in intermediate area and small inter-row was more efficient than in the large inter-row or in the cover crop growth zone. For fertilization of 450 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> and the two ways of mowing, yields were higher when residues were left in small inter-row and intermediate area (19.3 kgDM ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> on average) whereas N leaching was 30 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> higher than when

residues were left in large inter-row or in the zone of cover crop growth (Fig. 9). N losses by leaching tended to be higher when mowing was based on banana N stress than on cover crop LAI (from 2.3 to 24.8 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> on average); the highest differences were observed for the lowest level of fertilization (i.e., 150 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>).

In terms of management, the number of mowings (over the simulated period) was always higher when mowing was based on banana N stress rather than on cover crop LAI (data not shown). In both cases, the higher the amount of fertilization, the lower the frequency of mowings during the three banana crop cycles (every 5–10 weeks and 13–17 weeks on average for fertilization of 150–450 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>, when mowing was based on banana N stress and cover crop LAI, respectively). When mowing was based

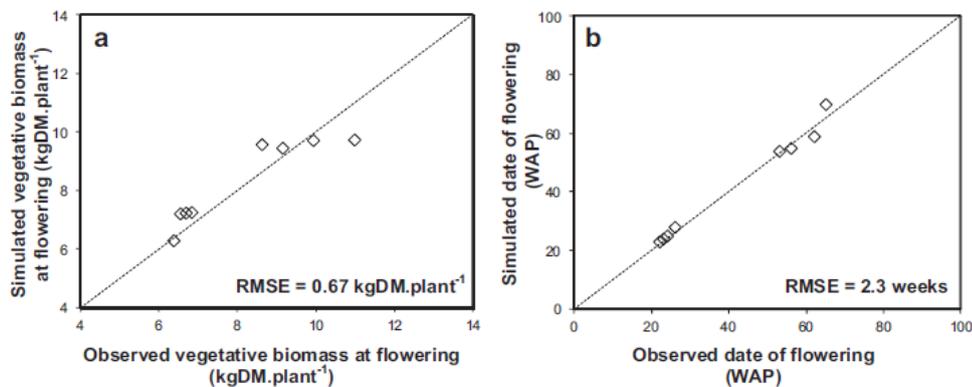


Fig. 5. Observed and simulated (a) vegetative biomass of banana crop at flowering (kgDM plant<sup>-1</sup>) and (b) date of flowering in the fertilizer experiment. WAP = weeks after planting. The dotted line shows the 1:1 line.

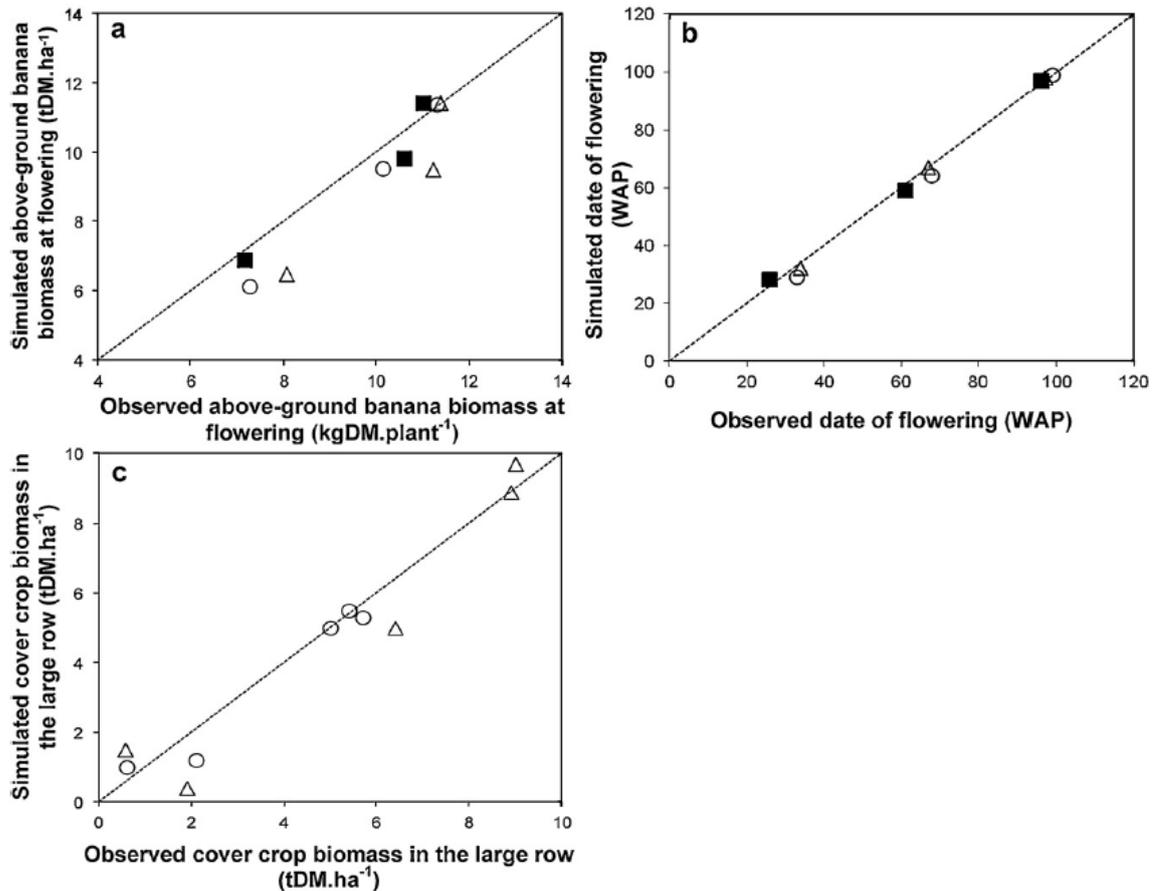


Fig. 6. Observed and simulated values of (a) dry matter of above-ground banana biomass at flowering ( $\text{kgDM plant}^{-1}$ ), (b) date of flowering, and (c) cover crop biomass in large inter-row in cropping systems with *Brachiaria decumbens* ( $\Delta$ ) or *Cynodon dactylon* ( $\circ$ ) as cover crop or on bare soil ( $\blacksquare$ ). The dotted line shows the 1:1 line. WAP = weeks after planting.

on cover crop LAI, the number of mowings varied between the different field zones. Mowing frequency was higher in the zone where residues were left after mowing, particularly when residues were left in the large inter-row (up to 9 mowings of difference) and similar in the other zones for all levels of fertilization. In the case residues were left in the zone where cover crop grew, the number of mowings was similar in all zones (around 15, 8, and 6 for a fertilization of 150, 300, and 400  $\text{kgN ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$ , respectively).

#### 4. Discussion

##### 4.1. Model calibration and validation

The results of the “nstress” parameter calibration were close to those of Godefroy and Dormoy (1983, 40  $\text{kgN ha}^{-1}$ ). Differences in the crop cycle duration between the treatments (different levels of fertilization in calibration and presence of cover crops in the validation) were correctly simulated. The standard deviation calculated from experimental data was close to the error of the model (2.2 vs. 2.3 weeks). The highest difference observed in F0 (5 weeks late), could be due to an overestimation of the N stress applied to banana between the harvest of the first cropping cycle and the floral initiation during the second cropping cycle.

The validation procedure showed that despite the N stress overestimation, simulation results were consistent with field

observations. The difference between simulations and observations in the CD treatment could be explained by an allelopathic effect of *Cynodon dactylon* on banana growth. This effect was not considered for experimentation as no study was available that considered this effect on banana. Nevertheless, allelopathy of *C. dactylon* was already observed in different situations; it can inhibit growth of other crops like pecan trees, cotton, or corn (Smith et al., 2001; Vasilakoglou et al., 2005). As this effect is not taken into account in the model, it may overestimate the biomass produced and the growth rate during the crop growth cycle. The allelopathic effect could also explain the early date of flowering in simulations and the difference of biomass at flowering (lower in the simulations). Nevertheless, despite the trend in underestimating the biomass at flowering, the difference between observed and predicted value remained low (<10% of the biomass on average, all treatments taken together). The partitioning of light and nitrogen resources in SIMBA-IC allowed us to simulate the overall functioning of the field as close as possible to the one observed in experiments. Comparison between observed and simulated mineral N stock in soil for fertilizer experiments showed that the model was able to reproduce the difference observed between treatments. Considering the functioning under banana row, the dynamics was well simulated despite a trend to overestimate the N stock during the second crop cycle (RMSE = 24  $\text{kgN ha}^{-1}$ ). Given the results of the simulations carried out to calibrate and evaluate the model, SIMBA-IC can be considered

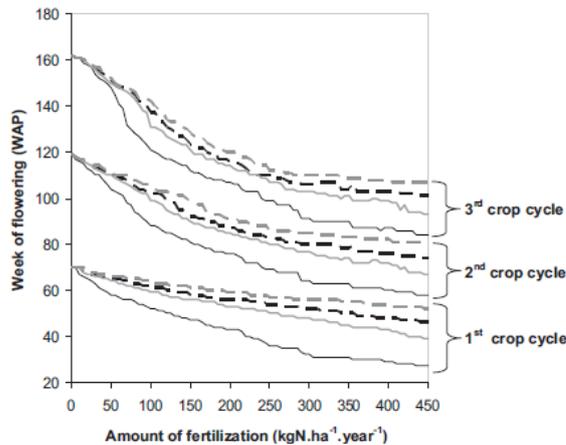


Fig. 7. Dynamics of the flowering date of banana related to fertilization amount (kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>) and the zone of application (banana row: —, intermediate area: - - -, small inter-row: ·····, and large inter-row: - · - · -). WAP=weeks after planting.

accurate and realistic enough to simulate banana cropping systems and to explore a range of cropping systems.

#### 4.2. Resource partitioning

Nutrient and light partitioning in cover cropping systems are a main issue in realistically reproducing the interactions between the different crops in the system. In SIMBA-IC, light partitioning is semi-empirical; the influence of banana shading on suckers or on cover crops in the different field zones was based on the LAI. This allowed taking into account the dynamics of light partitioning between the mother banana, suckers, and cover crops. In the case of banana, vegetation strata are well differentiated and there is an asymmetric effect on light partitioning, i.e. banana crops are above cover crops. Thus, we did not have to take into account the possible shading of

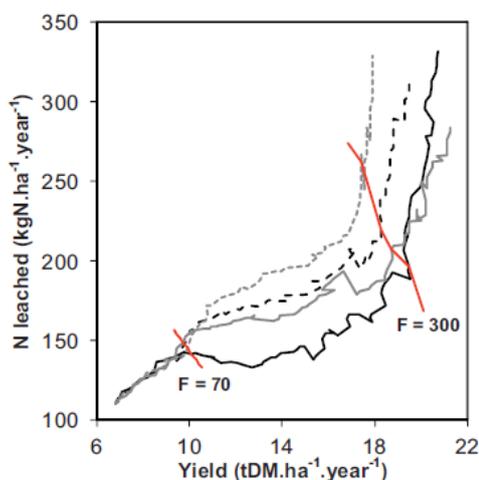


Fig. 8. Dynamics of banana yield (tDM ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>) and N leached (kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>) related to the N fertilization applied (F, from 0 to 450 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>) and the zone of application (banana row: —, intermediate area: - - -, small inter-row: ·····, and large inter-row: - · - · -). The red lines indicate when fertilization was 70 and 300 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>.

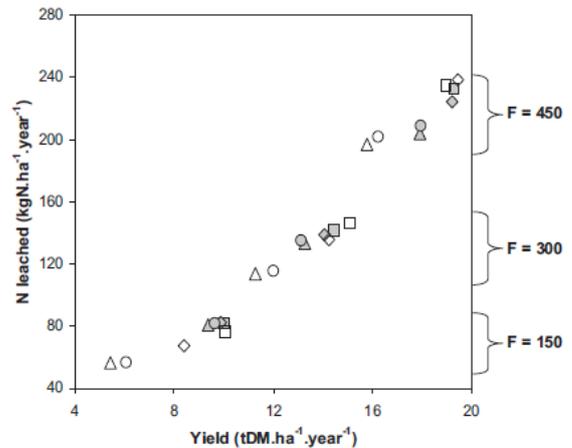


Fig. 9. Relationship between banana yield (tDM ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>) and N leached (kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>) related to the N fertilization applied (F, in kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>) and the zone where cover crop residues were left after mowing: intermediate area (◇), small inter-row (□), large inter-row (△), and growth zone (i.e., all zones except banana row, ○). Symbols are white when mowing relates to cover crop LAI (mowing if LAI ≥ 5), (b) and gray when mowing relates to banana nitrogen stress (mowing if stress < 0.5).

the cover crop on the cultivated crop, as in other cropping systems, e.g. wheat/maize or pea/barley (Corre-Hellou et al., 2009; Knorz et al., 2011). This approach is in line with other modeling studies on intercropping systems based on tall, for example intercropped vineyards (Celette et al., 2010).

The zoning of the cover crop and N dynamics allowed representing spatialized management of the field. The N mineralization was adapted from Dorel et al. (2008) and Raphael et al. (2012), developed for banana cropping systems in the same climate and soil context. Nevertheless, determining the relationships between the different soil layers could improve our understanding of the interactions between banana and cover crop roots, as in the DSSAT model (Jones et al., 2003; Cabrera et al., 2007). Adding the N<sub>2</sub> fixation could also improve the model in cases of intercropping with legume plants. Corre-Hellou et al. (2009) added a relationship in the STICS intercrop model (Brisson et al., 2004) between N<sub>2</sub> fixation and crop growth rate to simulate pea/barley cropping systems. In our case, this modification requires new experimental data on legume cover crop, especially on the effect of the N available and the rate of atmospheric N fixation. Furthermore, it could be of interest to go further into the mechanisms of competition for resources between banana and cover crop. Such studies could include interaction at the level of roots systems.

#### 4.3. Cropping system design

Managing plurispecific cropping systems is a major issue for research and farmers. Modeling is a powerful tool to explore a large range of cropping systems; in the case of banana intercropped systems, the model allowed exploring their layout to optimize nutrient resources and cover crop management. Several authors have used models to explore different management options considering fertilization, crop sowing date, or intercrop management (Nesme et al., 2006; Launay et al., 2009; Ripoche et al., 2011). Van der Laan et al. (2011) showed that for sugarcane, the Canegro-N model allowed optimal fertilization management to be determined based on inorganic N level or a delay of fertilization between crop growth cycles accounting for the remaining inorganic N. The results of the fertilization optimization based

on amount and zone of application showed that a large leeway exists (between 100 and 300 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>) to propose banana cropping systems that satisfy environmental and agronomic performances. Simulations based on different levels of fertilization and two possible managements of cover crop growth (mowing activation based on cover crop LAI or banana nitrogen stress) suggest also that a management can be found to achieve satisfactory agronomic and environmental performances by applying cover crop residues in small inter-row or intermediate area even at low level of fertilization. The yields simulated at 300 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> are slightly higher than observed in Martinique (Agreste, 2011) where the level of fertilization currently used by farmers is close to this. The model, however, predicts that when mowing is based on banana N stress, farmers need to mow the cover crop very often, sometimes every five weeks. Such practices are not acceptable by farmers, especially because of their economic cost. In contrast, mowing based on cover crop LAI tended to let the cover crop compete strongly with banana. Nevertheless, this competition may be partially compensated by the application of residues in appropriate zones (small inter-row or intermediate area) or by a higher fertilization (e.g. 300 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>) as banana benefits from nitrogen resources and grows faster. Banana N stress and cover crop LAI were chosen as indicators for mowing, but they are not currently used by farmers. For N stress, such practices could be supported by the use of plant measures, such as SPAD chlorophyll meters. Further work has to be done to determine an easy-to-use indicator on field for cover crop management as cover crop height or a percentage of soil cover. These results imply that farmer's practices between these two cover crop management strategies should induce nitrogen stress for banana, and consequently an acceptance of a minimum yield loss. The model is currently being used in interaction with extension services to help design intercropping systems. Yet, more simulations are needed to explore flexibility in fertilization and cover crop management. A more adaptive management, i.e., flexible rules for fertilization and cover crop mowing according to the needs of banana crop over the crop cycle, could help limit N losses and competition for nutrients with cover crop. This type of work has been done for vineyard intercropping systems (Ripoche et al., 2011), in which a rule was created for users to choose between mowing or intercrop destruction according to grapevine water status. The water status was checked every two weeks to react rapidly and avoid compromising grapevine performances. Nevertheless, this could imply more constraints for farmers, as observed in our simulations when mowing was based on banana N stress. In future studies, this economic issue should be included as an evaluation criterion.

## 5. Conclusion

The SIMBA-IC model, with the representation of the different zones of a banana field, allows designing banana cover cropping systems taking into account differences in resource dynamics (light, nitrogen). The model validation showed that SIMBA-IC realistically simulates the impact of cover crop or fertilization on the performances of the cropping systems (agronomic: yield, environmental: leaching). Future research should focus on the relationships between the growth of crops and their management as well as on technical constraints related to the latter (labor, time required for cover crop management). Their implementation in the model could then help to assess the socio-economic performances of these cropping systems. Considering the design of innovative cropping systems, future works should consider the challenging issue of cropping systems based on a mixture of cover crop species.

## Acknowledgments

This work was funded by the InterReg Project "Caribbean sustainable banana", and by the Project "Sustainable cropping systems design" from E.U. FEFER. We thank Gary Burkhart for the linguistic support.

## References

- Agreste, 2011. La banane, un pilier de l'agriculture des Antilles. Ministère de l'agriculture, de l'alimentation, de la pêche, de la ruralité et de l'aménagement du territoire [http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf\\_primeur262.pdf](http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf_primeur262.pdf). 4 p.
- Altieri, M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture Ecosystems & Environment* 74 (1–3), 19–31.
- Bocquene, G., Franco, A., 2005. Pesticide contamination of the coastline of Martinique. *Marine Pollution Bulletin* 51 (5–7), 612–619.
- Bonan, H., Prime, J.-L., 2001. Rapport sur la présence de pesticides dans les eaux de consommation humaine en Guadeloupe. Ministère de l'aménagement du territoire et de l'environnement, 77 pp.
- Brisson, N., Gary, C., Justes, E., Roche, R., Mary, B., Ripoche, D., Zimmer, D., Sierra, J., Bertuzzi, P., Burger, P., Bussièrre, F., Cabidoche, Y.M., Cellier, P., Debaeke, P., Gaudillère, J.-P., Hénault, C., Maraux, F., Seguin, B., Sinoquet, H., 2003. An overview of the crop model STICS. *European Journal of Agronomy* 18, 309–332.
- Brisson, N., Bussièrre, F., Ozier-Lafontaine, H., Tournebize, R., Sinoquet, H., 2004. Adaptation of the crop model STICS to intercropping. Theoretical basis and parameterisation. *Agronomie* 24 (6–7), 409–421.
- Cabrera, V.E., Jagtap, S.S., Hildebrand, P.E., 2007. Strategies to limit (minimize) nitrogen leaching on dairy farms driven by seasonal climate forecasts. *Agriculture Ecosystems & Environment* 122 (4), 479–489.
- Celette, F., Gaudin, R., Gary, C., 2008. Spatial and temporal changes to the water regime of a Mediterranean vineyard due to the adoption of cover cropping. *European Journal of Agronomy* 28 (4), 153–162.
- Celette, F., Ripoche, A., Gary, C., 2010. WaLIS—a simple model to simulate water partitioning in a crop association: the example of an intercropped vineyard. *Agricultural Water Management* 97 (11), 1749–1759.
- Corre-Hellou, G., Faure, M., Launay, M., Brisson, N., Crozat, Y., 2009. Adaptation of the STICS intercrop model to simulate crop growth and N accumulation in pea-barley intercrops. *Field Crops Research* 113 (1), 72–81.
- Derpsch, R., Sidiras, N., Roth, C.H., 1986. Results of studies made from 1977 to 1984 to control erosion by cover crops and no-tillage techniques in Paraná, Brazil. *Soil & Tillage Research* 8, 253–263.
- Doltra, J., Muñoz, P., 2010. Simulation of nitrogen leaching from a fertigated crop rotation in a Mediterranean climate using the EU-Rotate\_N and Hydrus-2D models. *Agricultural Water Management* 97 (2), 277–285.
- Dorel, M., Achard, R., Tixier, P., 2008. SIMBA-N: modeling nitrogen dynamics in banana populations in wet tropical climate. Application to fertilization management in the Caribbean. *European Journal of Agronomy* 29 (1), 38–45.
- Ganry, J., 1980. Note de synthèse: le développement du bananier en relation avec les facteurs du milieu: action de la température et du rayonnement d'origine solaire sur la vitesse de croissance des feuilles. Etude du rythme de développement de la plante. *Fruits* 35, 727–744.
- Godefroy, J., Dormoy, M., 1983. Dynamique des éléments minéraux fertilisants dans les sols des bananeraies martiniquaises. *Fruits* 38 (6), 451–459.
- Jannoyer, M., 1995. Déterminisme du nombre d'organes reproducteurs d'une inflorescence de bananier (*Musa acuminata*, cv 'Grande Naine') INA-PG, Paris, 199 pp.
- Jones, J.W., Hoogenboom, G., Porter, C.H., Boote, K.J., Batchelor, W.D., Hunt, L.A., Wilkens, P.W., Singh, U., Gijsman, A.J., Ritchie, J.T., 2003. The DSSAT cropping system model. *European Journal of Agronomy* 18, 235–265.
- Knorzer, H., Grozinger, H., Graeff-Honninger, S., Hartung, K., Piepho, H.P., Claupein, W., 2011. Integrating a simple shading algorithm into CERES-wheat and CERES-maize with particular regard to a changing microclimate within a relay-intercropping system. *Field Crops Research* 121 (2), 274–285.
- Launay, M., Brisson, N., Satger, S., Hauggaard-Nielsen, H., Corre-Hellou, G., Kasynova, E., Ruske, R., Jensen, E.S., Gooding, M.J., 2009. Exploring options for managing strategies for pea-barley intercropping using a modeling approach. *European Journal of Agronomy* 31 (2), 85–98.
- Mazzoncini, M., Sapkota, T.B., Barberi, P., Antichi, D., Risaliti, R., 2011. Long-term effect of tillage, nitrogen fertilization and cover crops on soil organic carbon and total nitrogen content. *Soil & Tillage Research* 114 (2), 165–174.
- Monteith, J.L., 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 9 (3), 747–766.
- Mooen, A.C., Barberi, P., 2008. Functional biodiversity: an agroecosystem approach. *Agriculture Ecosystems & Environment* 127 (1–2), 7–21.
- Nesme, T., Brisson, N., Lescourret, F., Bellon, S., Crété, X., Plénet, D., Habib, R., 2006. Epistix: a dynamic model to generate nitrogen fertilisation and irrigation schedules in apple orchards, with special attention to qualitative evaluation of the model. *Agricultural Systems* 90 (1–3), 202–225.
- Nyombi, K., van Asten, P.J.A., Leffelaar, P.A., Corbeels, M., Kaizzi, C.K., Giller, K.E., 2009. Allometric growth relationships of East Africa highland bananas (*Musa AAA-EAHB*) cv. Kisansa and Mbwazirume. *Annals of Applied Biology* 155 (3), 403–418.

## ANNEXE 2 : Liste des publications

### Liste de publications dans des revues à comité de lecture et facteur d'impact dans le domaine de l'agronomie :

Carval D., Resmond R., **Achard R.**, Tixier P., 2016. Cover cropping reduces the abundance of the banana weevil *Cosmopolites sordidus* but does not reduce its damage. *Biological Control*, 99 : p. 14-18.

Dépigny S., **Achard R.**, Lescot T., Djomessi M.T., Tchotang F., Ngando D.E., Poix C., 2015. In vivo assessment of the active foliar area of banana plants (*Musa* spp.) using the OTO model. *Scientia Horticulturae*, Volume 181, p. 129–136.

Djigal D., Chabrier C., Duyck P.F., **Achard R.**, Quénéhervé P., Tixier P. 2012. Cover crops alter the soil nematode food web in banana agroecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*. vol. 48 : p. 142-150. < <http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.01.026> >

Ripoche A., **Achard R.**, Laurens A., Tixier P. 2012. Modeling spatial partitioning of light and nitrogen resources in banana cover-cropping systems. *European journal of agronomy*. vol.41 : p. 81-91. < <http://dx.doi.org/10.1016/j.eja.2012.04.001> >

Duyck P.F., Lavigne A., Vinatier F., **Achard R.**, Okolle J., Tixier P. 2011. Addition of a new resource in agroecosystems: Do cover crops alter the trophic positions of generalist predators? *Basic and applied ecology*. vol.12:n°1 : p. 47-55. < <http://dx.doi.org/10.1016/j.baae.2010.11.009> >

Jannoyer-Lesueur M., Le Bellec F., Lavigne C., **Achard R.**, Malézieux E., 2011. Choosing cover crops to enhance ecological services in orchards : A multiple criteria and systemic approach applied to tropical areas. *Procedia Environmental Sciences*. vol.9 : 104-112.  
<<http://dx.doi.org/10.1016/j.proenv.2011.11.017> >

Quénéhervé P., Barrière V., Salmon F., Houdre F., **Achard R.**, Gertrude J.C., Marie-Luce S., Chabrier C., Duyck P.F., Tixier P., 2011. Effect of banana crop mixtures on the plant-feeding nematode community. *Applied soil ecology*. vol.49:n°1 : p. 40-45. < <http://dx.doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.07.003> >

Tixier P., Lavigne C., Alvarez S., Gauquier A., Blanchard M., Ripoche A., **Achard R.**, 2011. Model evaluation of cover crops, application to eleven species for banana cropping systems. *European journal of agronomy*. vol.34:n°1 : p. 53-61. < <http://dx.doi.org/10.1016/j.eja.2010.10.004> >

### Liste des communications à congrès :

**Achard R.**, Fevrier A., Roger Estrade J., 2016. Weed control ability of two cover crops *Neonotonia wightii* and *Centrosema pascuorum* in banana plantations; Effects on nitrogen competition and on banana productivity. X International Symposium on Banana / ISHS-ProMusa symposium. Agroecological approaches to promote innovative banana production systems. Montpellier, France, 10 - 14 October 2016. Cette communication sera soumise sous forme d'article pour publication dans un numéro de *Acta Horticulturae* prévu à la suite de ce Symposium.

**Achard R.**, Resmond R., Blanchard M., Gertrude J.C., Birba O., Damour G., Dorel M., Roger Estrade J. 2014. From a trait-based approach of cover plant potential to on field evaluation of weed control in

banana cropping systems. In : Book of abstracts of the ESA XIIIth Congress, 25-29 August 2014, Debrecen, Hungary. Péter Pepo, Jozsef Csajbok (eds.). : ESA, Résumé, 81-82. ISBN 978-963-473-723-0.

Damour G., Meynard C., **Achard R.**, Tardy F., 2014. A trait-based method to choose cover plants the best adapted to a cropping system. In : Book of abstracts of the ESA XIIIth Congress, 25-29 August 2014, Debrecen, Hungary. Péter Pepo, Jozsef Csajbok (eds.). s.l. : ESA, Résumé, 345-346. ISBN 978-963-473-723-0.

Tixier P., Alvarez S., Blanchard M., Ripoché A., **Achard R.**, 2010. Evaluation of banana cover-cropping systems and model based selection of cover-crop species. In Proceedings of Agro 2010 : the XIth ESA Congress, August 29th - September 3rd, 2010, Montpellier, France. - Montpellier : Agropolis international, 2010, p. 275-276

**Titre :** Etude du fonctionnement d'associations entre le bananier et une couverture vivante ; évaluation des potentialités et stratégies d'utilisation de plantes de service pour contrôler les adventices.

**Mots clés:** Adventices, Plantes de service, Bananiers, Compétition, Traits morphologiques, Association culturale, Interception lumineuse

**Résumé :** L'objectif de cette thèse est de proposer une démarche pour identifier des plantes de service (Pds) utilisables en couverture vivante pour contrôler les adventices en bananeraie.

Nous avons d'abord quantifié les effets de compétition réciproque entre le bananier et une couverture contrôlée par fauchage pour *Brachiaria decumbens* et *Cynodon dactylon*. Ces couverts ont eu des effets dépressifs sur la nutrition azotée du bananier et la productivité en premier cycle, le second cycle n'étant pas affecté.

Dans un deuxième temps nous avons caractérisé au champ, en plantes isolées, la croissance en biomasse de huit légumineuses candidates sous différentes intensités lumineuses. En conditions lumineuses non limitantes, chaque espèce répondait à une dynamique exponentielle, définie par la biomasse 14 jours après semis et le taux de croissance relative (RGR). En conditions

d'ombrage limitant, le RGR est réduit et le rapport surface foliaire sur biomasse aérienne croît. Ces réponses permettent de définir quatre stratégies d'adaptation à l'ombrage et d'identifier les Pds adaptées sous bananeraie. Pour trois de ces espèces, sur la base de la réponse de l'efficacité photosynthétique, nous proposons un modèle de croissance en fonction de la ressource lumineuse.

En peuplement, en présence d'adventices, aucune espèce évaluée n'a pu contrôler les grandes graminées, *Stylosanthes guianensis* et *Centrosema pascuorum* ont cependant réduit la biomasse des autres adventices de 60%. En bananeraie, les deux espèces évaluées ont exercé un contrôle sur les adventices mais ont réduit la productivité du premier cycle. Pour autant, ces résultats sont encourageants pour l'utilisation de Pds en bananeraie à des fins de contrôle des adventices.

**Title :** Study of the functioning of an intercropped living cover and a banana crop ; evaluation of the ability and the strategy of use of cover crops to control weeds.

**Key words:** Weeds, Cover crops, Banana, Competition, Morphological traits, Intercropping, Light interception

**Abstract :** The objective of this PhD thesis was to provide an approach to identify suitable cover crops (Pds) for weed control use in banana plantations.

Firstly, we quantified the reciprocal effects between the banana crop and a grass cover controlled by mowing, for *Brachiaria decumbens* or *Cynodon dactylon*. These cover crops have had similar depressive effects on the nitrogen nutrition and on the productivity of the first cycle, but not afterward during the second cycle.

Second step, we carried out a field characterization of eight legume cover crops, on isolated plants, under a range of light intensity. In non-limited light growth conditions, the biomass growth corresponded to an exponential dynamic, mathematically defined for each species by the biomass 14 days after sowing, and the relative growth rate (RGR). When affected by the shade,

the RGR was reduced and the ratio between Leaf area and aerial plant biomass increased. We defined four adaptive strategies of the cover crops to the shade, what constitute criteria guidelines for cover crop use in banana cropping systems. For three of these species, on the basis of the response of the radiation use efficiency, we are proposing a plant growth model without any limiting factor other than light resource.

In stands with the presence of weeds, neither of this cover crops was able to control the tall gramineous, but *Stylosanthes guianensis* and *Centrosema pascuorum* reduced the biomass of other weeds by 60%. Finally, in banana plantations, the two evaluated species provided a control of the weeds but reduced the productivity of the first cycle. Our results are comforting for the use of cover crops in banana plantation as a mean for weed control.