



**HAL**  
open science

# Approche fonctionnelle du choix de l'espèce associée au soja et arrangement spatial dans les associations de cultures : impact sur les services obtenus pendant et après la culture.

Timothée Cherièrè

## ► To cite this version:

Timothée Cherièrè. Approche fonctionnelle du choix de l'espèce associée au soja et arrangement spatial dans les associations de cultures : impact sur les services obtenus pendant et après la culture.. Sciences agricoles. Université d'Angers, 2020. Français. NNT : 2020ANGE0018 . tel-03193207

**HAL Id: tel-03193207**

**<https://theses.hal.science/tel-03193207v1>**

Submitted on 8 Apr 2021

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

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

# THESE DE DOCTORAT DE

L'UNIVERSITE D'ANGERS

ECOLE DOCTORALE N° 600  
*Ecole doctorale Ecologie, Géosciences, Agronomie et Alimentation*  
Spécialité : Sciences agronomiques

Par

**Timothée CHERIERE**

**Approche fonctionnelle du choix de l'espèce associée au soja et arrangement spatial dans les associations de cultures : impact sur les services obtenus pendant et après la culture.**

Thèse présentée et soutenue à Angers, le 18 décembre 2020  
Unité de recherche : USC LEVA – ESA - INRAE  
Thèse N° : 211707

## Composition du Jury :

Rapporteurs avant soutenance :

Muriel Valantin-Morison  
Christian Gary

Directrice de recherche, INRAE, Thiverval-Grignon  
Directeur de recherche, INRAE, Montpellier

Examineurs :

Gaëlle Damour  
Lionel Alletto  
Anis Limami

Chercheuse, CIRAD, Montpellier  
Directeur de recherche, INRAE, Toulouse  
Professeur des Universités, Université d'Angers

Dir. de thèse :

Guénaëlle Corre-Hellou

Enseignante-Chercheuse, ESA, Angers

Invité :

Mathieu Lorin

Enseignant-Chercheur, ESA, Angers (co-encadrant)





Trois associations de soja en rangs alternés avec de la lentille (en haut à gauche), du sarrasin (en haut à droite) et du sorgho (en bas). Photos : Timothée Cheriére.



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



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

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





## Financement de la thèse

Ce travail de thèse a été financé en partie par le Conseil régional des Pays de la Loire, ainsi que par deux projet Européens H2020 : DiverIMPACTS (RUR-06-2016- Grant agreement ID: 727482) et DIVERSify (SFS-02-2016 Grant agreement ID: 727284).





## Remerciements

Si cette thèse a pu se faire, c'est grâce au concours de très nombreuses personnes, qui toutes à leur niveau m'ont apporté leur soutien, leurs encouragements, m'ont ramené sur terre, changé les idées, écouté, qui ont posé des questions en tous genres, participé aux travaux. À vous toutes et tous, même si vous n'êtes pas directement nommés, ces premiers mots sont pour vous exprimer ma gratitude.

Mes tous premiers remerciements vont à Guénaëlle Corrre-Hellou ma directrice de thèse et Mathieu Lorin, co-encadrant, qui m'ont donné l'opportunité de participer à cette aventure qu'est la thèse. J'ai beaucoup apprécié leur manière de m'accompagner dans ce travail, des travaux au champ à la rédaction, la liberté qu'ils m'ont laissé dans les choix d'orientation du travail, leur disponibilité et la souplesse dont ils ont fait preuve à chaque document envoyé en dernière minute. J'ai aussi beaucoup apprécié tous les échanges scientifiques très stimulants et motivants que nous avons eu tout au long de ces trois années. Grâce à cette expérience, j'ai beaucoup appris, autant sur les sujets scientifiques que sur moi-même. Pour toute cette aventure, merci !

Je remercie Muriel Valantin-Morison et Christian Gary d'avoir accepté d'évaluer mon travail en tant que rapporteurs et Gaëlle Damour, Lionel Alletto et Anis Limami de participer au jury comme examinateurs. Merci également à Safia Médiène, Noémie Gaudio, Philippe Debaeke, Erik Steen Jensen et Georg Carlsson d'avoir contribué au bon déroulement de ce projet lors des comités de suivi de thèse. Nos discussions ont toujours été très enrichissantes tant pour ma culture scientifique que pour le projet de thèse. À nouveau un très grand merci à Erik Steen Jensen et Georg Carlsson pour votre accueil à Alnarp, et à Nicolas, Carolina, Raj, Ana, Nawa et tous les membre du laboratoire avec qui j'ai beaucoup appris.

Pour réaliser les travaux présentés dans cette thèse, ce ne sont pas moins 6947 échantillons de plantes et de sols prélevés sur 3 années, et de très nombreuses chouquettes partagées au champ pendant les pauses. Tout ce travail n'aurait pas été possible sans la super équipe technique du LEVA, Julien, Vincent et Sylvie, accompagnés un temps d'Antonin et Yoann, que je remercie énormément ainsi que toutes les personnes qui ont pris part ponctuellement aux travaux de collecte des échantillons.

Je souhaite remercier Apolline Lévêque, Alexandre Ploteau et Alexandre Lachmann qui ont tous les trois très bien travaillé sur des volets différents de cette thèse, toujours dans la bonne humeur. Merci à Joëlle et Marie pour l'assistance administrative et tout le travail qui nous permet de chercher sereinement. Merci également à Nathalie, Mathieu et Guénaëlle de m'avoir offert l'opportunité de m'essayer à l'enseignement, une expérience d'autant plus intéressante que quelques années auparavant, j'assistais à ces mêmes cours. Bien entendu je remercie tous les membres du labo que je n'ai pas nommé ici, avec qui les discussions sont toujours agréables.

Qu'est-ce que serait une thèse sans compagnon de galère ? Je ne saurais vous dire puisque j'ai eu la chance d'avoir une super équipière, Céline Lefort avec qui partager le bureau, les galères, les joies, les doutes, les conseils, les pauses, le thé et nombre de choses de la vie de thèse qui font qu'on se sent moins seul dans cette aventure pleine de remous. Un immense merci pour ces trois années à ramer ensemble. Courage, tu y es bientôt !

Un grand merci à Serge Bouet et la FNAMS pour les conseils et l'accompagnement technique pour la réalisation des essais. Merci à RAGT Semences, AgriObtentions et Syngenta pour m'avoir offert les semences des variétés cultivées dans mes essais et Euralis Semences pour l'inoculum. Je remercie également la plate-forme PLATIN' (Plateau d'Isotopie de Normandie) pour les analyses isotopiques réalisées.

J'adresse un énorme merci à tous mes amis, les copains de l'ESA, les angevins thésards et de la 1S1. C'est toujours un plaisir de vous voir et vous m'avez bien aidé à oublier la thèse, l'espace de quelques jours, à chaque fois qu'on se voyait. À bientôt !

Les plus grands remerciements vont à ceux sans qui je ne serai jamais arrivé où je suis aujourd'hui : ma famille. Merci à mes parents, Véronique et Dominique pour tout, Natha, Tho et Agathe qui ont tous participé à ce projet plus ou moins directement. Un petit bonus pour mon papa, le relecteur officieux de tous mes travaux agronomiques. Merci à mes grands-parents qui m'ont transmis très tôt à leur manière la passion des plantes et de l'agriculture et à mes oncles agriculteurs.

J'ai une pensée particulière pour mon oncle Jean-Luc...

## Valorisation de la thèse

### Article :

**Cheriere Timothée**, Lorin Mathieu, Corre-Hellou Guénaëlle, 2020. Species choice and spatial arrangement in soybean-based intercropping: Levers that drive yield and weed control. *Field Crops Research*, 256, 107923. doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107923.

### Article en préparation :

**Cheriere Timothée**, Lorin Mathieu, Corre-Hellou Guénaëlle. Choosing the right associated crop in soybean-based intercrops: using functional approach to understand crop competitive dynamics. Pour une soumission au journal "Field Crops Research".

### Présentations orales en congrès internationaux :

**Cheriere Timothée**, Lorin Mathieu, Corre-Hellou Guénaëlle, (2019). Soybean as a diversification crop for western France: using intercropping to mitigate risks linked to the introduction of a new crop. European Conference on Crop Diversification, Budapest, Hongrie.

**Cheriere Timothée**, Lorin Mathieu, Corre-Hellou Guénaëlle, 2020. Intercropping: a tool for cropping system diversification. XVI European Society for Agronomy Congress, 1-3 September 2020, (Webinaire en raison de la Covid-19) (Seville, Espagne)

### Posters:

**Cheriere Timothée**, Lorin Mathieu, Corre-Hellou Guénaëlle, (2018). Associer le soja avec des plantes de services récoltées : levier agronomique pour faciliter l'introduction du soja dans les systèmes de culture et améliorer la maîtrise des adventices ? Rencontres Francophones des Légumineuses #2, Toulouse, France.

**Cheriere Timothée**, Lorin Mathieu, Corre-Hellou Guénaëlle, (novembre 2018). Associer le soja avec des plantes de services récoltées : levier agronomique pour faciliter l'introduction du soja dans les systèmes de culture et améliorer la maîtrise des adventices ? Colloque vers des Systèmes de culture agroécologiques, Rennes, France.

**Cheriere Timothée**, Lorin Mathieu, Cassagne Nathalie, Corre-Hellou Guénaëlle, (2019). Soybean based intercrops effects on soil mineral nitrogen pool for the following crop. Third International Legume Society Conference ILS3, Poznań, Pologne.

**Cheriere Timothée**, Lorin Mathieu, Cassagne Nathalie, Corre-Hellou Guénaëlle, (juillet 2019). Soybean based intercrops effects on soil mineral nitrogen pool for the following crop. Journées Scientifiques de l'ED EGAAL, Rennes, France.

**Cheriere Timothée**, Lorin Mathieu, Cassagne Nathalie, Corre-Hellou Guénaëlle, (octobre 2019). Soybean based intercrops effects on soil mineral nitrogen pool for the following crop. Journées des Doctorants de la SFR QUASAV, Angers, France.

Interventions orales :

Présentation de la thèse et des premiers résultats à des étudiants de master en 2018 et 2019 (M1 & M2 ; 3 x 1h30).

Présentation des problématiques de recherche et des premiers résultats aux membres du département « Biosystems and Technology » de la Swedish University of Agricultural Sciences (SLU) à Alnarp, Suède.

Animation Scientifique :

Nuit Européenne des Chercheurs 2018 et 2019 à Angers : Conception et animation d'ateliers en liens avec les thèmes de recherche du laboratoire, poster de vulgarisation et participation à « Histoire dans le noir ».

Ma thèse en 3 minutes, un concours interne à l'ESA, basé sur le format « Ma thèse en 180 sec ».

<b>INTRODUCTION GENERALE .....</b>	<b>17</b>
<b>SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE .....</b>	<b>19</b>
<b>1. De la simplification à la diversification des systèmes de culture .....</b>	<b>19</b>
1.1. Retour historique .....	19
1.2. Conséquences agronomiques et environnementales de la simplification des systèmes de culture .....	20
1.3. L'approche agroécologique .....	21
1.4. Diversification des systèmes de culture .....	22
1.5. Freins à la diversification .....	23
<b>2. Diversifier les systèmes de culture en y insérant des légumineuses à graines .....</b>	<b>24</b>
2.1. Les légumineuses et leur intérêt pour les systèmes de culture .....	24
2.2. Le soja .....	24
2.3. L'association de cultures comme outil pour la diversification des systèmes de culture .....	26
<b>3. Associer le soja pour pallier les freins à son introduction dans les systèmes de culture .....</b>	<b>29</b>
3.1. Panorama partiel d'associations de cultures à base de soja .....	29
3.2. Leviers mobilisables pour le pilotage des associations et l'obtention des services souhaités .....	30
<b>4. Insertion d'associations à base de soja dans les systèmes de culture .....</b>	<b>33</b>
4.1. Devenir de l'azote des légumineuses .....	33
4.2. Association de cultures et effet précédent lié à l'azote .....	34
<b>5. Mobiliser l'écologie fonctionnelle pour concevoir et piloter des associations de culture innovantes .....</b>	<b>35</b>
5.1. L'écologie fonctionnelle appliquée aux agroécosystèmes .....	35
5.2. Concevoir une association de cultures dans le cadre d'une approche par les traits .....	38
<b>PROBLEMATIQUE .....</b>	<b>40</b>
<b>DEMARCHE EXPERIMENTALE ET ORGANISATION DU MANUSCRIT .....</b>	<b>45</b>
<b>1. Associations de cultures à base de soja .....</b>	<b>45</b>
1.1. Choix des espèces associées .....	45
1.2. Arrangement spatial des cultures associées .....	46
1.3. Modalités testées .....	47
1.4. Conduite de culture .....	47
1.5. Principales mesures .....	48
<b>2. Étude de l'impact de l'association sur la décomposition des résidus et la disponibilité en N pour le blé suivant .....</b>	<b>48</b>
<b>3. Organisation du manuscrit .....</b>	<b>49</b>
<b>CHAPITRE I : CHOIX DE L'ESPECE ET ARRANGEMENT SPATIAL DANS LES ASSOCIATIONS A BASE DE SOJA : DES LEVIERS QUI INFLUENT LE RENDEMENT ET LE CONTROLE DES ADVENTICES. ....</b>	<b>51</b>
<b>1. Introduction .....</b>	<b>52</b>
<b>2. Materials &amp; Methods .....</b>	<b>53</b>
2.1. Site and soil .....	54
2.2. Experimental design .....	54
2.3. Measurements and analysis .....	55
2.4. Calculations and statistical analysis .....	55
<b>3. Results .....</b>	<b>57</b>
3.1. Soybean productivity .....	57
3.2. Weed biomass .....	59
3.3. Trade-off between soybean production and weed control .....	61
3.4. Crop height in relation to soybean productivity and weed control .....	62
<b>4. Discussion .....</b>	<b>63</b>
4.1. Weed control .....	63
4.2. Soybean production .....	64
4.3. Interactions between grain productions and weed control .....	64
4.4. Soybean intercropping management for grain production and weed control .....	65
<b>5. Conclusion .....</b>	<b>65</b>

## **CHAPITRE II : CHOISIR L'ESPECE ASSOCIEE PERTINENTE POUR LES ASSOCIATIONS A BASE DE SOJA : UTILISATION DE L'APPROCHE FONCTIONNELLE POUR COMPRENDRE LES DYNAMIQUES DE COMPETITION DES CULTURES ..... 69**

<b>1.</b>	<b>Introduction .....</b>	<b>70</b>
<b>2.</b>	<b>Materials &amp; Methods .....</b>	<b>71</b>
2.1.	Site and soil .....	71
2.2.	Experimental design .....	71
2.3.	Measurements.....	73
2.4.	Growth curve fitting and data analysis .....	74
<b>3.</b>	<b>Results.....</b>	<b>75</b>
3.1.	Growth dynamics.....	75
3.2.	Associated crop functional traits .....	81
<b>4.</b>	<b>Discussion .....</b>	<b>83</b>
4.1.	Intercrop growth dynamics .....	83
4.2.	Associated crop biomass accumulation dynamics and plant traits .....	84
4.3.	Perspectives.....	85
<b>5.</b>	<b>Conclusion .....</b>	<b>85</b>

## **CHAPITRE III : REPONSE DES TRAITS FONCTIONNELS AUX PRATIQUES CULTURALES ET A LA DATE DE PRELEVEMENT..... 87**

<b>1.</b>	<b>Introduction .....</b>	<b>87</b>
<b>2.</b>	<b>Material &amp; Methods.....</b>	<b>88</b>
2.1.	Site and soil .....	88
2.2.	Experimental design .....	90
2.3.	Measurements.....	91
2.4.	Growth curve fitting and data analysis .....	91
<b>3.</b>	<b>Results.....</b>	<b>92</b>
3.1.	Leaf traits variability among our five candidate-species measured in sole crops .....	93
3.2.	Response of species leaf traits to intercrop design and date of sampling .....	93
3.3.	Are the leaf trait species rankings maintained? .....	95
3.4.	Plant height growth dynamic.....	98
<b>4.</b>	<b>Discussion .....</b>	<b>100</b>
4.1.	Crop species ranking and sampling date effect .....	100
4.2.	Soybean response traits .....	100
4.3.	Associated crops response traits .....	101

## **CHAPITRE IV : IMPACT DE L'ASSOCIATION DE CULTURES SUR LA COMPOSITION DES RESIDUS ET LEUR DEGRADATION, ET LA CULTURE DE BLE SUIVANTE..... 103**

<b>1.</b>	<b>Introduction .....</b>	<b>103</b>
<b>2.</b>	<b>Matériel &amp; Méthodes.....</b>	<b>105</b>
2.1.	Site expérimental et conditions météorologiques .....	105
2.2.	Cultures précédentes .....	106
2.3.	Conduite culturale du blé.....	106
2.4.	Prélèvements et analyses .....	107
2.5.	Calculs .....	108
2.6.	Statistiques.....	108
<b>3.</b>	<b>Résultats.....</b>	<b>109</b>
3.1.	Exportation de l'azote dans les grains par les cultures .....	109
3.2.	Biomasse et quantité d'azote accumulé dans les résidus .....	110
3.3.	Bilans partiels azotés .....	112
3.4.	Caractéristiques biochimiques des résidus et dynamiques de décomposition .....	112
3.5.	LDMC Pondéré des associations.....	115
3.6.	Azote minéral du sol .....	116
3.7.	Impact sur le rendement du blé .....	118
<b>4.</b>	<b>Discussion .....</b>	<b>120</b>
4.1.	Associer le soja influence-t-il les bilans d'azote ? .....	120
4.2.	Qualité des résidus, décomposition et LDMC.....	121
4.3.	Dynamique de l'azote dans le sol .....	122
4.4.	Blé suivant.....	122

<b>DISCUSSION GENERALE .....</b>	<b>125</b>
<b>1. L'association, outil d'aide à la diversification ? .....</b>	<b>125</b>
1.1. Retour sur les hypothèses liées aux leviers de gestion des associations .....	125
1.2. Antagonismes et synergies entre services .....	126
1.3. Éléments de réflexion sur l'intérêt de l'association au service de la diversification temporelle .....	126
1.4. Évolution de l'association une fois la diversification réussie .....	128
1.5. Réflexions méthodologiques sur l'étude des services des cultures associées <i>via</i> une approche expérimentale .....	128
1.6. Conclusion sur le potentiel de l'association comme outil d'aide à la diversification .....	130
<b>2. Mobilisation de l'approche fonctionnelle .....</b>	<b>131</b>
2.1. Rappel des principaux résultats .....	131
2.2. Profils fonctionnels .....	131
2.3. Prise en compte de la réponse temporelle et de la réponse aux pratiques de la valeur des traits .....	133
2.4. Règles d'assemblage dans les associations .....	134
2.5. Vers une application pratique ? .....	135
<b>3. Perspectives de recherche .....</b>	<b>136</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE .....</b>	<b>137</b>
<b>ANNEXES .....</b>	<b>155</b>



## **Introduction générale**

Dans le contexte de la transition agroécologique et de la demande d'amélioration de la durabilité des productions agricoles, la diversification temporelle des systèmes de culture est un levier particulièrement important afin de gérer les différentes problématiques de ravageurs et d'adventices et de maintenir la fertilité des sols (MacLaren et al., 2020; Wezel et al., 2014; Yang et al., 2020). Cependant des freins s'opposent à la diversification à de multiples niveaux d'organisation de l'exploitation et de la filière (Magrini et al., 2016; Meynard et al., 2018; Morel et al., 2020). Pour les cultures de diversification dans les parcelles agricoles, ces freins sont liés entre autres à la maîtrise des bioagresseurs et à l'apprentissage de nouvelles techniques de conduites propres à ces nouvelles cultures. Ceci engendre des rendements parfois très variables entre les années et les parcelles et réduit de fait l'attractivité de ces cultures pour les agriculteurs (Meynard et al., 2013). Afin de pallier ces problèmes, nous explorons l'utilisation de l'association de cultures comme outil d'aide à la diversification temporelle. En effet l'association de cultures possède des propriétés pouvant répondre à de nombreuses limites liées à l'introduction de cultures de diversification. Par divers mécanismes, les associations de cultures permettent de réduire la nuisibilité des adventices et des insectes, de stabiliser les rendements et même d'augmenter la productivité par unité de surface (Boudreau, 2013; Cadoux et al., 2015; Liebman and Dyck, 1993; Raseduzzaman and Jensen, 2017).

Bénéficiant d'un contexte favorable (plan protéine national) et de l'augmentation de l'offre variétale, le soja est une culture de diversification potentielle pour les systèmes de culture français (Martin, 2015; Terres Univia, 2018). Cependant, jusqu'ici, dans les systèmes de culture européens, le soja est confronté à une très forte variabilité des rendements (Cernay et al., 2015) qui nuit à son attractivité pour les agriculteurs. Aussi le fait de l'associer, comme cela est couramment pratiqué dans les systèmes de culture en Asie, en Afrique et en Amérique du sud, pourrait représenter une bonne opportunité pour accroître les surfaces cultivées en Europe.

Afin d'obtenir les services souhaités par cette association, il est nécessaire de piloter les relations de compétition, de complémentarité et de facilitation qui peuvent exister entre les plantes. Pour cela, des leviers techniques existent, notamment l'arrangement spatial des plantes dans les associations et le choix de l'espèce à associer. Seulement, ces leviers ont été relativement peu étudiés. Étant données les différentes caractéristiques des espèces cultivées, leur valorisation potentielle par l'agriculteur et le contexte pédoclimatique de la parcelle, le choix de l'espèce peut représenter un levier particulièrement utile pour piloter les services délivrés par l'agroécosystème.

De manière à faciliter et accélérer la conception de systèmes de cultures multi-services, l'utilisation de l'approche fonctionnelle est de plus en plus plébiscitée (Damour et al., 2018; Gaba et al., 2015). Les traits fonctionnels des plantes permettent en effet d'appréhender leurs fonctions et stratégies. Les fonctions des plantes peuvent par la suite être liées au fonctionnement du peuplement et aux services qui en découlent. Une compréhension fine des liens qui peuvent exister entre les traits des plantes et les performances des cultures devrait faciliter la sélection d'espèces compatibles entre elles. Cependant, ces traits fonctionnels pourraient répondre aux modifications de l'environnement liées par exemple à la diversité des pratiques mises en œuvre par les agriculteurs. La compréhension de cette variabilité constitue donc un enjeu important pour adapter les décisions prises pour la gestion de ces associations.

Enfin, lors de la diversification temporelle des systèmes de culture une partie des services recherchés concernent « l'effet précédent ». Toutefois, l'association d'une légumineuse à une autre espèce pourrait modifier cet effet précédent.

Les travaux présentés dans cette thèse visent à tester l'idée que l'association peut être un outil facilitant la diversification, tant spatiale que temporelle, des systèmes de culture. En considérant le cas du soja, deux leviers sont plus particulièrement testés pour l'association : l'espèce à associer au soja et l'arrangement spatial des associations. Les services liés au rendement et à la gestion des adventices sont étudiés ainsi que l'impact de l'association sur l'effet précédent en lien avec la dynamique de l'azote.

# Synthèse bibliographique

## 1. De la simplification à la diversification des systèmes de culture

### 1.1. Retour historique

Durant la seconde moitié du vingtième siècle, l'agriculture Française et européenne a évolué à partir d'une agriculture basée sur des systèmes en polycultures élevage vers des systèmes de production spécialisés, avec des régions entières orientées vers l'élevage et d'autres vers les grandes cultures. Cette évolution est liée à de très nombreux facteurs parmi lesquels on peut citer : la volonté politique d'atteindre l'autosuffisance alimentaire et de réduire le nombre de fermes, la mécanisation et la motorisation, la baisse des prix de l'énergie, les progrès agronomiques et zootechniques, des rapports de prix plus favorables aux productions végétales qu'animales, la recherche de meilleures conditions de travail et les accords commerciaux internationaux (Chatellier and Gaigné, 2012; Schott et al., 2018). Parmi ces nombreux facteurs, certains sont particulièrement importants pour comprendre l'évolution des systèmes de culture et leur état actuel. Premièrement, les accords commerciaux internationaux adoptés par la Communauté Économique Européenne (CEE) et plus tard l'Union Européenne ont eu un impact majeur dans l'évolution des systèmes agricoles. Un des résultats des négociations du 'Cycle de Dillon' (1960-1962) dans le cadre de l'Accord général sur les tarifs douaniers et le commerce (GATT) a été la suppression des tarifs douaniers sur l'importation de certains produits agricoles des Etats-Unis, principalement des produits servant à nourrir le bétail, dont le soja et les tourteaux de soja, en échange de la protection des productions céréalières Européennes *via* la Politique Agricole Commune (PAC) (Hache, 2015; Josling et al., 1996). La disponibilité en aliments du bétail importés, la réduction du cheptel français d'herbivores (très forte dans les régions favorables aux productions végétales) et les évolutions des pratiques d'élevage ont eu pour conséquences une forte diminution des surfaces allouées à la production de fourrages, avec un net recul des surfaces de prairies permanentes et de luzerne au profit de la production de maïs ensilage, ainsi que la quasi-disparition de la betterave fourragère et du chou fourrager (Chatellier and Gaigné, 2012; Schott et al., 2018). À l'inverse les prix garantis pour le blé ont contribué à l'augmentation des surfaces de cette culture.

En 1973, l'embargo sur les exportations de soja américain a fait prendre conscience aux états membres de la CEE de leur dépendance aux importations de soja (Hache, 2015). Dès lors, des programmes de soutien à la culture d'oléo-protéagineux ont été mis en place, ce qui a permis de développer les surfaces de ces cultures (colza, pois protéagineux, lupin, féverole, tournesol) (Chatellier and Gaigné, 2012; Hache, 2015; Thomas et al., 2013). Cependant, de nouvelles négociations internationales (Blair House agreement 1992) et l'évolution de la PAC ont limité les aides allouées à ces cultures, ce qui, associé à des problématiques agronomiques (*Aphanomyces euteiches* sur le pois par exemple) a engendré une chute des surfaces de ces cultures secondaires, à l'exception du colza (Schott et al., 2010; Thomas et al., 2013).

En conséquence, les systèmes de culture français sont aujourd'hui dominés par les céréales (blé tendre et blé dur, orge et escourgeon, maïs grain) et le colza qui représentaient un peu plus de 10 millions d'hectares sur les 12 532 000 hectares alloués aux grandes cultures (Agreste, 2020). Cela engendre un déficit structurel dans la

production française de protéines végétales qui ne représentaient que 227 000 ha pour les protéagineux, auxquels s'ajoutaient 154 000 ha de soja en 2018. En conséquence la production française de légumineuses est largement déficitaire par rapport à la consommation en France et en Europe (Voisin et al., 2013). Enfin cette spécialisation des productions végétales a engendré une simplification des systèmes de culture, dont l'impact sur l'environnement est loin d'être négligeable.

## 1.2. Conséquences agronomiques et environnementales de la simplification des systèmes de culture

La spécialisation des régions agricoles s'est accompagnée de changements profonds dans la structure des exploitations et du paysage. Outre la réduction du nombre de cultures associée à l'augmentation de l'utilisation des intrants de synthèses (engrais minéraux, pesticides...) et l'homogénéisation des pratiques culturales, les parcelles ont été agrandies au gré des remembrements, certaines ont été drainées, des prairies permanentes ont été retournées, etc., tout ceci a des conséquences marquées sur l'environnement (Chatellier and Gaigné, 2012; Schott et al., 2018, 2010; Stoate et al., 2001; Storkey et al., 2018). Hormis les problématiques déjà bien connues de pollution de l'air, des sols, de l'eau, l'érosion des sols et le déclin général de l'agrobiodiversité, la simplification des systèmes de culture a des conséquences agronomiques qui limitent la productivité et peuvent aggraver ces problèmes (Kronberg and Ryschawy, 2018; Schott et al., 2010; Stoate et al., 2001; Storkey et al., 2018).

L'homogénéisation des habitats constitués par les cultures et des pratiques culturales moins diversifiées a contribué à la sélection des adventices, des ravageurs et des maladies les mieux adaptés aux quelques cultures présentes (Storkey et al., 2018). Ainsi la faible diversité des successions culturales tend à sélectionner des communautés d'adventices qui leurs sont adaptées (Fried et al., 2012, 2009; Murphy and Lemerle, 2006). Aussi l'utilisation courante des mêmes substances actives dans les herbicides favorise la sélection de communautés résistantes à ces molécules, comme c'est le cas pour le très utilisé Glyphosate (Murphy and Lemerle, 2006; Norsworthy et al., 2012). De la même manière, pour les ravageurs et maladies, le retour régulier de la même culture, ou de plantes hôtes pour les maladies, entretient ces communautés qui peuvent à nouveau se développer lorsque les conditions sont favorables. De plus, des résistances aux insecticides se développent également, réduisant ainsi leur efficacité (e.g.: Thieme et al., 2010).

Il faut aussi considérer la dégradation de la fertilité du sol, *via* l'épuisement de certains éléments minéraux mais aussi *via* la dégradation de la structure du sol et l'érosion. L'ensemble de ces mécanismes contribue à la stagnation voire à la régression des rendements des cultures (Bennett et al., 2012). Ces pertes de rendement impactent directement la rentabilité des cultures. En conséquence les agriculteurs pourraient être tentés d'augmenter les doses de produits ou le nombre de traitements afin de remédier à ces problèmes. Cela se pratique déjà pour prévenir les dégâts occasionnés par certains bioagresseurs comme la méligèthe du colza par exemple, qui cause encore d'importants dégâts sur cette culture malgré l'augmentation du nombre de traitements (Thieme et al., 2010). Aussi certaines maladies réduisent la capacité des plantes à valoriser les ressources, incitant les agriculteurs à l'augmentation des doses de fertilisants pour maintenir la productivité, comme pour le piétin échaudage (Schoeny et al., 2003). Cela a un coût direct pour l'agriculteur *via* la baisse de rentabilité de la culture mais aussi indirect pour la société *via* l'aggravation de l'impact des cultures sur l'environnement puisque l'utilisation de plus fortes doses de produits due à leur moindre efficacité engendre de plus grands risques de pollution des milieux (Wilson and Tisdell, 2001).

La simplification des systèmes de culture et le recours trop fréquent aux mêmes pratiques culturelles, quelles qu'elles soient, semblent faire l'objet d'un large consensus quant à leurs conséquences sur la productivité des cultures. La stratégie à adopter pour régler ces problèmes et *in fine* nourrir une population mondiale croissante, fait débat entre les partisans des biotechnologies (e.g.: Long et al., 2015) et les tenants d'une approche agroécologique (Jacobsen et al., 2013). De plus, la possibilité de breveter les innovations issues des biotechnologies et leur facilité d'application dans le fonctionnement actuel des systèmes agricoles permettent à ces dernières de bénéficier d'investissements en recherche et développement plus importants que l'agroécologie qui requiert un changement de paradigme et dont les effets sont visibles à moyen et long terme (Vanloqueren and Baret, 2009). Contrairement aux biotechnologies qui ciblent un nombre restreint de problématiques à une échelle très précise, l'approche holistique de l'agroécologie permet d'aborder une multitude de problématiques à la fois, ce qui en fait une approche de choix pour traiter les questions de diversification des systèmes de culture.

### 1.3. L'approche agroécologique

L'agroécologie, que ce soit la science, le mouvement ou les pratiques, a (ré)émergé durant la seconde moitié du XXème siècle en réaction aux conséquences environnementales, économiques et sociales de la spécialisation et l'industrialisation des systèmes de production agricole (Wezel et al., 2009). Le présent travail va principalement mobiliser les principes de l'agroécologie en tant que pratiques qui pourraient être définies comme des « *pratiques ou techniques contribuant à améliorer la durabilité des systèmes de production en en réduisant l'impact sur l'environnement* » (Francis et al., 2003; Wezel et al., 2014, 2009). En complément, nous allons également mobiliser une définition restreinte de l'agroécologie en tant que science, qui est « *l'application des concepts de l'écologie pour la conception et la gestion d'agroécosystèmes durables* » (Gliessman, 1997).

La notion de services écosystémiques – *définis comme les bénéfiques que les humains tirent des écosystèmes (production, régulation, support et culturel)* (Millennium Ecosystem Assessment, 2005) – est un outil particulièrement utile pour avoir une vue d'ensemble de l'impact des activités humaines sur l'environnement. Ces services écosystémiques sont les résultats de processus écologiques qui ont lieu à différentes échelles, tels que la purification de l'eau, le maintien de la qualité de l'air pour les processus à l'échelle d'un territoire, ou encore la fourniture de matières premières, la régulation des bioagresseurs et l'entretien de populations de pollinisateurs pour des services à une échelle plus localisée comme la parcelle ou les éléments de paysages semi-naturels. Les écosystèmes peuvent aussi engendrer des dis-services tels que la production de grandes quantités de pollens allergènes par les prairies ou certains arbres.

Contrairement aux écosystèmes naturels, les agroécosystèmes sont gérés de manière intensive, dans le sens où les interventions humaines sont régulières, de façon à maximiser les services de production. Ainsi, afin de prendre en compte les services et les dis-services qui peuvent découler de cette gestion mais aussi affecter l'agroécosystème, un cadre particulier aux agroécosystèmes a été proposé (Lavorel et al., 2008; Zhang et al., 2007). D'une part, dans ce cadre l'agroécosystème fournit des services qui contribuent directement au revenu agricole et qui correspondent principalement aux services de production et ses caractéristiques (stabilité, qualité...) (Lavorel et al., 2008). Il produit également des services hors revenu agricole liés à la valeur esthétique du paysage, la régulation de la qualité des eaux... D'autre part, l'agroécosystème bénéficie de services intrants qui contribuent à la production *via* le maintien des ressources physico-chimiques du milieu (le champ) et la régulation des interactions biotiques. De même que pour les écosystèmes naturels, des dis-services peuvent

affecter les agroécosystèmes, c'est le cas de la compétition pour l'eau entre écosystèmes naturels et agroécosystèmes ou encore des dégâts de la faune sauvage. De plus, les agroécosystèmes peuvent être à l'origine de dis-services comme la pollution de l'air et des sols ou encore la réduction de populations d'insectes non-cible par l'utilisation de produits phytosanitaires (Zhang et al., 2007). Dans un agroécosystème, chaque culture peut fournir des services et des dis-services, qui dépendent entre autres de l'identité de l'espèce considérée. Par exemple, les légumineuses sont connues pour leur capacité à fixer de l'azote et leur production de graines riches en protéines mais sont aussi associées à des problématiques d'infestations d'adventices (Zimmer et al., 2016). Dans le cas des couverts d'interculture, Finney et al. (2017) ont montré que certains services étaient associés entre eux, que d'autres étaient antagonistes et que la diversité fonctionnelle des couverts permettait de réduire ces antagonismes.

En considérant le système de culture dans son ensemble ainsi que les services et dis-services engendrés, l'approche agroécologique permet de piloter le système de culture afin d'en améliorer la durabilité. De fait, l'approche la plus intuitive pour contrecarrer les effets négatifs de la simplification des systèmes de culture est de réintroduire de la diversité dans ces systèmes (Altieri, 1999; Gaba et al., 2015; Isbell et al., 2017, 2011; Malézieux et al., 2009).

#### 1.4. Diversification des systèmes de culture

La diversité biologique est donc nécessaire à l'obtention de multiples services rendus par les agroécosystèmes. Cette diversification peut se faire à de nombreuses échelles temporelles et spatiales. La diversification temporelle consiste à allonger le temps qui sépare deux cultures d'une même espèce. Par exemple, passer d'une rotation blé-maïs à colza-blé-maïs-orge permet d'allonger le délai de retour aux cultures de blé et de maïs, de deux années.

La diversification spatiale peut prendre des formes très différentes en fonction de l'échelle considérée. Au sein de la parcelle, elle peut prendre la forme de mélanges de variétés utilisées pour une espèce donnée, un mélange d'espèces annuelles (associations de cultures, couverts d'intercultures...), ou encore des mélanges pluriannuels, comme les prairies multi-espèces ou l'agroforesterie (Lin, 2011; Wezel et al., 2014). Enfin, la diversification peut se faire à l'échelle du paysage et du territoire avec une modification de la mosaïque paysagère, avec le découpage des parcelles en plus petites parcelles, l'intégration d'éléments semi-naturels, etc. (Lin, 2011; Wezel et al., 2014). Les différents types de diversification n'apportent pas les mêmes types de services. La diversification spatiale permet la réduction des maladies et de la croissance des adventices, une plus grande résilience aux aléas et une meilleure valorisation des ressources grâce à la complémentarité qui peut exister entre les plantes (Lazzaro et al., 2018; Lin, 2011; Rodriguez et al., 2020; Sapoukhina et al., 2010). Divers mécanismes entrent en jeu tels que les compétitions pour les ressources ou les effets allélopathiques contre les adventices, les perturbations physiques et l'attraction vers des cultures pièges pour la gestion d'insectes et de maladies (MacLaren et al., 2020; Ratnadass et al., 2012).

La diversification temporelle tend à interrompre les cycles de reproduction des bioagresseurs, qui se trouvent sans hôte ou sans possibilité de se reproduire au cours des cultures de diversification, réduisant leur présence pour les années suivantes (Ratnadass et al., 2012; Weisberger et al., 2019).

Cependant cela peut aussi entretenir certaines maladies *via* la présence de différentes plantes hôtes (Ratnadass et al., 2012). De même, le stock de semences d'adventices présent dans le sol peut augmenter si les adventices

ne sont pas correctement maîtrisées dans la culture de diversification, exposant potentiellement les cultures suivantes à de plus fortes pressions d'adventices. Comparés à des systèmes très simplifiés, les systèmes de culture diversifiés ont une productivité plus importante (Beillouin et al., 2019; Bennett et al., 2012; Isbell et al., 2017; Zhao et al., 2020) sans pour autant affecter la rentabilité économique (Davis et al., 2012). Ainsi la diversification des systèmes de culture devrait fournir une diversité des services écosystémiques qui permettent d'accompagner la réduction de l'utilisation de produits phytosanitaires sans compromettre la production (Stoate et al., 2009; Strehlow et al., 2020).

Enfin, la diversification des systèmes de culture contribue au maintien de la fertilité des sols (Yang et al., 2020), à l'augmentation de la résilience face aux aléas climatique (Lin, 2011) et à la préservation de la biodiversité, notamment des pollinisateurs (Isbell et al., 2017).

## 1.5. Freins à la diversification

Malgré un certain consensus sur l'intérêt de la diversification des systèmes de culture, cette dernière ne semble pas augmenter. Comme évoqué plus haut, les évolutions historiques ont favorisé le développement des cultures céréalières en Europe. Cela a enclenché un long processus de verrouillage technologique des filières de grandes cultures autour de quelques cultures dominantes (céréales, colza et maïs ; Magrini et al., 2016). Dès lors, les filières se sont structurées de manière à valoriser au mieux ces productions. De l'amont à l'aval de la filière, la recherche autour de ces cultures a été plus importante que pour les autres cultures.

Ainsi, à l'opposé des cultures dominantes, les cultures dites secondaires ou de diversification, disposent d'une offre limitée de variétés, de solutions mécaniques et chimiques pour leur conduite culturale. De plus, les connaissances techniques sont moins bien maîtrisées par les agriculteurs et les conseillers, et les infrastructures de collecte, stockage, mise en marché et valorisation peuvent manquer sur le territoire (Meynard et al., 2018; Morel et al., 2020).

Au niveau de l'exploitation des freins existent, liés entre autres, au matériel et aux ressources disponibles. À l'échelle de la parcelle, la nécessité d'apprendre à gérer la culture et le manque potentiel de solutions pour la gestion des bioagresseurs, contribuent à la variabilité des rendements. Aussi, des rendements trop irréguliers ou perçus comme décevants par les agriculteurs contribuent à l'abandon des cultures de diversification. Enfin, le manque de références locales pour les agriculteurs sur les bénéfices agronomiques de la culture de diversification *via* l'effet précédent est aussi un frein à leur adoption et maintien (Meynard et al., 2013; Morel et al., 2020).

## 2. Diversifier les systèmes de culture en y insérant des légumineuses à graines

### 2.1. Les légumineuses et leur intérêt pour les systèmes de culture

Parmi les cultures peu présentes dans les systèmes de culture français car elles ont été très affectées par les changements historiques présentés ci-dessus (Magrini et al., 2016; Voisin et al., 2013), les légumineuses sont des candidates particulièrement intéressantes pour la diversification. D'un point de vue purement agronomique, la réintroduction des légumineuses dans les systèmes de culture peut permettre de bénéficier des effets de la diversification précédemment cités auxquels s'ajoute la capacité des plantes de cette famille à fixer l'azote atmosphérique. En effet, la symbiose entre les légumineuses et des bactéries du sol, (des genres *Rhizobium* ou *Bradyrhizobium*) conduit à la formation de nodosités sur les racines des plantes. Dans ces nodosités, les plantes fournissent des sucres aux bactéries qui permettent la fixation du diazote disponible dans l'atmosphère et qui est, par la suite, utilisé par les plantes et les bactéries. Cette fixation est inhibée par la présence d'azote minéral dans le sol, ce qui incite à ne pas utiliser d'engrais azotés lors de la culture de légumineuses. Cela permet de réduire l'impact sur l'environnement des systèmes de culture comprenant des légumineuses car la production d'engrais azotés de synthèse est responsable d'une part importante des émissions de gaz à effets de serre de l'agriculture, de pertes d'azote dans l'atmosphère et dans les nappes phréatiques, ce qui engendre des pollutions pouvant être importantes (Stagnari et al., 2017). Par conséquent, l'introduction de légumineuses dans les systèmes de culture peut réduire l'impact environnemental à l'échelle de la rotation *via* la réduction des besoins en fertilisation azotée, en complément des autres effets attendus (Nemecek et al., 2008). Enfin les légumineuses sont connues pour leur effet précédent qui permet une augmentation du rendement de la culture suivante, tout en réduisant, dans certains cas, les besoins d'apports en azote (Cernay et al., 2018; Preissel et al., 2015; Zhao et al., 2020). Néanmoins certains problèmes sont assez caractéristiques de cette famille dans leur gestion agronomique. Sont souvent cités comme points de blocage pour les agriculteurs : la maîtrise des adventices, les problèmes de récolte, l'irrégularité des rendements, plus importante que pour les céréales, les risques accrus de lixiviation de l'azote et une rentabilité plus faible que celle des céréales lorsqu'elle est évaluée à l'année (Cernay et al., 2015; Guinet et al., 2020; Preissel et al., 2015; Zimmer et al., 2016).

### 2.2. Le soja

#### 2.2.1. Le soja : ses atouts, son attrait, ses limites

Le soja (*Glycine max* (L.) Merill.) est une légumineuse originaire de Chine où elle est traditionnellement cultivée depuis des milliers d'années. Cette culture produit des graines contenant environ 40% de protéines et 21% d'huiles (proportions rapportées à la matière sèche), ce qui les rend utilisables pour de nombreux débouchés (huiles alimentaires, tourteaux, graines entières, agrocarburants, ingrédients divers...). La forte teneur en protéines des tourteaux de soja, leur profil en acides aminés et les traitements permettant d'éliminer les éléments anti-nutritifs (trituration, toastage) rendent l'utilisation du soja très attrayante pour l'alimentation du bétail (Heuzé et al., 2017).

La culture du soja a pris son essor à partir du vingtième siècle aux Etats-Unis, jusqu'à en devenir le premier producteur mondial, suivi de près par le Brésil et l'Argentine, dont la production a fortement augmenté depuis les

années 1970 (FAOStat, 2020). En France, la production de soja représentait à peine plus de 154 000 hectares en 2018 avec une production totale de 400 000 tonnes, alors qu'étaient importés près de 700 000 tonnes de graines de soja et un peu moins de 3 millions de tonnes de tourteaux (FAOStat, 2020). La majeure partie du soja produit en France est destinée à l'alimentation humaine et l'alimentation animale locale, valorisant la production de soja non OGM (Labalette et al., 2010). Depuis 2010, des plans de soutien à la production de légumineuses ont été mis en place, renforçant l'intérêt pour cette culture. De plus, le soja bénéficie d'un contexte favorable pour le développement de sa culture en Europe du fait des demandes sociétales croissantes pour des productions plus locales et respectueuses de l'environnement (Martin, 2015).

En France, le développement de l'offre de variétés de soja, avec 42 variétés inscrites entre 2015 et 2020, dont 19 font partie des groupes de variétés très précoces (00 & 000 ; GEVES, 2020), couplé au réchauffement climatique, permet d'étendre sa zone de culture à des latitudes plus élevées (Lamichhane et al., 2020; Moriondo et al., 2010). De plus, la « Charte soja de France », mise en place en 2018 par Terres Univia, l'interprofession des huiles et protéines végétales, vise à faire reconnaître et valoriser la production Française de soja (Terres Univia, 2018). Enfin, en septembre 2020, un « plan protéines végétales » visant à améliorer la souveraineté de la France en production de légumineuses a été doté de 100 millions d'euros pour structurer les filières et améliorer la compétitivité de leur production (Terres Univia, 2020).

Enfin le soja ne semble pas être sensible à *Aphanomyces euteiches*, un champignon responsable de la pourriture racinaire du pois, qui a contribué à la réduction des surfaces de pois protéagineux en France (Schott et al., 2010). Cela permet d'implanter du soja dans des terres infestées par ce champignon, où la culture d'autres légumineuses n'est plus possible.

Cependant au niveau de la parcelle, le soja fait face à certains freins. En effet le soja est connu pour avoir des rendements très variables en Europe de l'ouest parmi les grandes cultures (Cernay et al., 2015). Le principal stress biotique affectant le rendement du soja est la compétition exercée par les adventices, avec une réduction de la production potentielle de 37% (Oerke, 2006). En culture de soja biologique, dans une étude multisite et pluriannuelle, la variabilité des rendements était en partie imputée à la variabilité de croissance des adventices (Carkner and Entz, 2017). Les auteurs de cette étude émettent l'hypothèse que la date d'émergence des adventices est un facteur impactant la compétition entre le soja et les adventices, appuyant l'idée qu'un bon contrôle des adventices en début de cycle de culture est nécessaire. De plus, une trop forte présence d'adventices peut rendre la récolte difficile et faire augmenter drastiquement le stock semencier d'adventices. En outre, l'itinéraire technique de cette culture n'est pas aussi bien maîtrisé par les agriculteurs que ceux des cultures dominantes (blé, orges, maïs, colza) ; l'inoculation des semences et la récolte présentent parfois des difficultés pour les agriculteurs (Meynard et al., 2013). La récolte du soja peut s'avérer délicate du fait de la faible hauteur des premières gousses du soja (moins de 10 cm du sol) et un mauvais réglage de la barre de coupe peut faire perdre une part importante du rendement (Rebilas et al., 2020).

Enfin, il existe un manque de références précises sur l'effet précédent du soja pour les cultures suivantes (Meynard et al., 2013). Le soja bénéficie donc d'atouts incontestables pour la diversification des systèmes de culture mais la variabilité des rendements, due à plusieurs facteurs, contribue néanmoins à ralentir son adoption.

### 2.2.2. Caractéristiques de la culture

Le soja est une culture d'été dont la plage de température optimale de croissance se situe entre 22 et 32°C (Schoving, 2020). Le soja est une plante ramifiée à port érigé. Après l'apparition des cotylédons, la première paire de feuilles est unifoliée et insérée sur le même nœud ; les feuilles suivantes sont alternes et trifoliées. À l'aisselle des feuilles, de toutes petites fleurs autogames, se transforment en gousses contenant les graines. Le système racinaire est un système pivotant qui développe des nodosités, siège de la fixation symbiotique du diazote atmosphérique, quand il est mis en contact avec *Bradyrhizobium japonicum*, une bactérie du sol. Cette fixation symbiotique de l'azote permet en moyenne de couvrir 50 à 60 % des besoins en azote du soja (Salvagiotti et al., 2008). Du fait de la teneur élevée en protéines des graines de soja, la fixation symbiotique du soja ne couvre pas toujours les exportations liées aux grains (Ciampitti and Salvagiotti, 2018).

Les variétés cultivées en France sont très majoritairement des variétés indéterminées, ce qui signifie que la phase végétative se poursuit tant que les conditions le permettent et ne s'arrête pas au moment de la floraison. Le développement de la plante comprend trois phases : une phase végétative, suivie d'une phase de floraison, puis de la phase de remplissage des grains. Pour les types indéterminés, la floraison débute avant la fin de la phase végétative. Cette phase de floraison conditionne le nombre de grains par plante et est suivie de la phase de remplissage des grains qui détermine la masse des graines (Singh, 2010; Van Roekel et al., 2015). La photopériode joue un rôle fondamental dans le développement et la croissance du soja, puisqu'elle détermine le début de la floraison ainsi que sa durée pour les types indéterminés.

La description des différents stades de la culture a été proposée par Fehr and Caviness (1977), scindant le cycle en deux phases, la phase végétative allant du stade « VC », où les cotylédons ont émergé et les premières feuilles unifoliées sont partiellement déroulées, puis de « V1 » à « V(n) » avec 1 et n correspondant au nombre de nœuds dont la feuille est totalement développée. À partir de l'ouverture de la première fleur, sur n'importe quel nœud de la plante, la phase reproductive commence et est alors notée de « R1 » à « R8 ». Trois stades de la phase de reproduction sont particulièrement importants, avec « R1 » marquant le début de la floraison, « R5 » la fin de la floraison et approximativement le début de remplissage rapide des graines, et « R8 » la maturité des graines.

### 2.2.3. Conclusion : le soja un candidat intéressant pour la diversification

La diversification des systèmes de culture paraît essentielle afin de réduire les impacts environnementaux des systèmes simplifiés et pallier certaines problématiques agronomiques telles que la baisse des rendements et l'apparition de communautés de bioagresseurs de plus en plus difficiles à gérer *via* les méthodes classiques. Pour cela, la diversification temporelle des systèmes de culture par l'introduction d'une légumineuse comme le soja semble être une solution pertinente. En effet, le soja bénéficie d'une forte demande, n'a pas besoin d'apport d'azote au cours de sa culture et constitue en tant que légumineuse, un précédent favorable pour les cultures suivantes. Cependant des difficultés liées à la maîtrise des adventices et certaines techniques culturales particulières comme l'inoculation et la récolte peuvent faire varier très fortement les rendements du soja.

## 2.3. L'association de cultures comme outil pour la diversification des systèmes de culture

Les freins identifiés à l'échelle de la parcelle s'opposent au maintien ou à l'introduction de cultures de diversification ; ces dernières sont définies ici d'une part comme cultures minoritaires (pour l'importance qu'on

leur accorde, leurs surfaces...) dans le système de culture considéré, d'autre part comme espèces peu présentes dans le territoire considéré. Nous proposons donc ici de mobiliser l'association de cultures, une forme de diversification spatiale, pour faciliter la diversification temporelle.

### 2.3.1. Propriétés des associations

L'association de cultures – *la culture simultanée de deux cultures ou plus pour une partie significative de leur cycle* (Willey, 1979) – a une diversité de formes et des propriétés qui peuvent contribuer à lever les freins évoqués au niveau parcellaire. En premier lieu, l'association de cultures permet de produire plus par unité de surface par rapport aux mêmes cultures cultivées séparément (Li et al., 2020; Martin-Guay et al., 2018). En second lieu, les associations de cultures ont tendance à stabiliser la production par rapport à des cultures pures (Isbell et al., 2017; Raseduzzaman and Jensen, 2017). De plus, l'association de cultures est connue pour sa capacité à réduire le croissance et la prolifération des adventices, des ravageurs et des maladies par rapport à des cultures pures (Boudreau, 2013; Isbell et al., 2017; Liebman and Dyck, 1993; Lithourgidis et al., 2011; Stomph et al., 2020; Trenbath, 1993). Enfin, d'autres services peuvent découler de l'association de cultures comme par exemple, la fonction de tuteur pour des cultures ayant tendance à verser (Vandermeer, 1989) ou encore l'amélioration de l'accès aux nutriments de certaines cultures (Bedoussac et al., 2015; Cu et al., 2005).

Partant du constat que l'association, sous ses nombreuses formes – de la plante compagne à l'agroforesterie –, est déjà utilisée pour répondre à des problématiques telles que la gestion des adventices dans les cultures (Carton, 2017; Verret et al., 2017), pour la réduction des dégâts d'insectes dans le colza et l'apport d'azote (Cadoux et al., 2015) ou encore améliorer la qualité des produits comme la teneur en protéine du blé (Bedoussac et al., 2015; Stomph et al., 2020), **l'association de cultures pourrait être considérée comme un outil permettant de faciliter l'introduction d'une culture de diversification en levant certains freins existant au niveau parcellaire en culture pure.**

Ainsi pour certaines problématiques agronomiques rencontrées par une culture de diversification (irrégularité des rendements, sensibilité vis-à-vis des bioagresseurs, verse...), l'association pourrait contribuer à réduire leur présence et leur impact. L'association de cultures réduirait ainsi la dépendance à l'utilisation de produits phytosanitaires et contribuerait au maintien ou à l'introduction d'une culture de diversification. De cette manière, la diversité spatiale introduite dans les parcelles pourrait contribuer à la diversification temporelle des systèmes de culture.

### 2.3.2. Mécanismes en jeu au sein des associations de cultures

Les interactions entre les plantes composant une association de cultures (cultures et adventices) peuvent être vues comme l'effet d'une espèce sur l'environnement et la réponse des autres composantes à ces changements de l'environnement (Bedoussac et al., 2015; Vandermeer, 1989). Trois grands types de relations peuvent exister entre les plantes au sein d'une association : **la compétition**, lorsque les composantes utilisent la même ressource, ainsi une plante qui puise l'azote minéral du sol en réduit sa disponibilité pour les autres plantes dont la croissance peut être affectée par la moindre disponibilité de cette ressource (Vandermeer, 1989); **la complémentarité**, lorsque les composantes diffèrent dans leur utilisation des ressources nécessaires à la croissance, avec par exemple l'utilisation de l'azote minéral par une céréale et l'utilisation de l'azote atmosphérique *via* la fixation symbiotique par une légumineuse, permettant une meilleure utilisation globale des

ressources disponibles (Rodriguez et al., 2020; Willey, 1979) ; **la facilitation**, lorsqu'une plante modifie l'environnement de telle manière que l'une des autres composantes en tire un bénéfice (Bedoussac et al., 2015; Vandermeer, 1989), par exemple, le lupin a la capacité de mobiliser du phosphore non disponible pour le blé et le fait apparemment en excès par rapport à ses besoins, rendant ainsi une partie de ce phosphore disponible pour le blé qui lui est associé (Cu et al., 2005). Les exemples fournis concernent les nutriments du sol mais ces mécanismes sont valables pour l'ensemble des ressources nécessaires à la croissance des plantes (eau, lumière, nutriments...) et la facilitation peut même s'appliquer à des mécanismes de répulsion de ravageurs d'une plante A par une plante B ou encore un support physique fourni par une plante A à une plante B (e.g. : le blé sert de tuteur à la lentille dans l'association blé-lentille) (Vandermeer, 1989).

Enfin, la nature de ces interactions peut varier au cours du temps : par exemple une légumineuse a besoin de temps pour mettre en place la symbiose permettant la fixation d'azote ; pendant cette période son développement et sa croissance reposent sur les réserves d'azote de la semence et sur l'azote du sol. En association, la légumineuse peut se trouver en situation de compétition pour l'azote du sol avec une céréale puis en situation de complémentarité *via* l'utilisation de deux sources différentes d'azote par les deux composantes de l'association (Bedoussac et al., 2015). L'étude dynamique des composantes d'une association est donc très utile pour comprendre les performances finales de l'association (Connolly et al., 1990; Trinder et al., 2013).

En jouant sur ces relations de compétition, complémentarité et facilitation, il est possible d'orienter les services obtenus *via* l'association de cultures. De fait, en fonction des services attendus, l'objectif consistera à maximiser la complémentarité dans l'utilisation des ressources et minimiser la compétition entre cultures tout en favorisant la compétition envers les adventices si leur maîtrise est attendue. Ainsi, dans l'objectif de réduire la croissance des adventices dans des cultures de protéagineux, l'insertion d'une céréale va permettre l'acquisition rapide de l'azote minéral et une couverture rapide du sol pour intercepter le rayonnement et ainsi réduire la disponibilité de ces ressources pour les adventices (Bedoussac and Justes, 2010; Carton, 2017).

En fonction des objectifs donnés à l'association de cultures, des leviers techniques sont à mobiliser afin de piloter les relations entre composantes de l'association.

### 3. Associer le soja pour pallier les freins à son introduction dans les systèmes de culture

#### 3.1. Panorama partiel d'associations de cultures à base de soja

Les associations de cultures à base de soja ont déjà fait l'objet de nombreuses études, notamment en Chine (Tableau 0.1). Cependant, très peu ont été réalisées en Europe. Les associations à base de soja ont principalement été étudiées dans le cadre d'associations en bandes, avec des ratios allant d'un rang de soja pour un rang de l'autre culture à six rangs de chaque culture. L'espèce associée au soja la plus utilisée est le maïs, mais le blé, le sorgho et le tournesol sont aussi représentés parmi les publications disponibles. Le soja est aussi très souvent associé en relai avec une autre culture. Enfin, la grande majorité des travaux portant sur les associations à base de soja visent à optimiser la conduite et la productivité des associations en bande avec le maïs (Du et al., 2018; Xu et al., 2020).

En France, quelques agriculteurs cultivent des associations à base de soja, avec du sarrasin, de la cameline, de la lentille, du tournesol, et diverses céréales (Waligora and Archambeaud, 2014). Cependant très peu de références scientifiques sont disponibles pour comprendre ces associations.

**Tableau 0.1: Liste non-exhaustive d'articles publiés sur la période 2000-2020 dont l'objet d'étude est une association à base de soja.** Sont inclus les articles référencés dans les premières pages de résultats de recherche sur Google Scholar « Soybean AND Intercrop\* ». Les articles portant sur des associations à vocation fourragère ont été exclus.

Référence	Thématique étudiée	Plante associée au soja	Arrangement spatial ; nombre de rangs (Soja:Autre)	Décalage temporel ? (première culture semée)	Pays
Andrade et al., 2012	Partage des ressources	Tournesol	2:1	Oui (Tournesol) & Non	Argentine
Bedoussac et al., 2013	Productivité	Tournesol	2:2 & 4:2	Non	France
Caviglia et al., 2004	Partage des ressources	Blé	1:4	Oui (Blé)	Argentine
Chang et al., 2020	Bioagresseurs	Maïs	2:2	Oui (Maïs)	Chine
de la Fuente et al., 2014	Productivité, Bioagresseurs	Tournesol	2:1	Oui (Tournesol)	Argentine
Echarte et al., 2011	Productivité	Maïs Tournesol	2:1	Oui (Maïs & Tournesol)	Argentine
Egbe, 2010	Conduite de culture	Sorgho	1:1	Non	Nigeria
Gao et al., 2010a	Partage des ressources	Maïs	3:1	Non	Chine
Gao et al., 2010b	Partage des ressources	Maïs	3:1 & 3:2	Non	Chine
Ghosh et al., 2006b	Productivité	Pigeon pea	2:1	Non	Inde

**Tableau 0.1 : Suite.**

Ghosh et al., 2006a	Productivité	Sorgho	3:1	Non	Inde
Ghosh et al., 2009	Partage des ressources	Sorgho	3:1	Non	Inde
Jean Pierre et al., 2018	Variétés	Maïs	1:1	Non ?	Kenya
Jurik and Van, 2004	Caractérisation des micro-environnements	Maïs Avoine	4-5 rang par bande	Non	USA
Kermah et al., 2017	Conduite de culture	Maïs	Mixed & 1:1	Non	Ghana
Li et al., 2001	Productivité	Blé	2:6	Oui (Blé)	Chine
Liu et al., 2017	Partage des ressources	Maïs	1:1 & 2:2	Non	Chine
Liu et al., 2018	Partage des ressources	Maïs	1:1 & 2:2	Non	Chine
Mbah et al., 2007	Fertilisation	Maïs	1:1	Non	Nigeria
Monzon et al., 2014	Conduite de culture	Maïs	2:1	Oui (Maïs) & Non	Argentine
Prasad and Brook, 2005	Conduite de culture	Maïs	3:1	Non ?	Népal
Rahman et al., 2017	Partage des ressources	Maïs	2:2	Oui (Maïs)	Chine
Ren et al., 2017	Partage des ressources	Maïs	4:2 & 2:2 & 2:4	Non	Chine
Sastawa et al., 2004	Bioagresseurs	Millet	1:1 & 1:2 & 1:3	Oui (Millet) & Non	Nigeria
Vachon and Oelbermann, 2011	Résidus de cultures	Maïs	2:1 & 3:2	Oui (Maïs)	Argentine
Wu et al., 2017	Variétés	Maïs	2:2	Oui (Maïs)	Chine
Yang et al., 2014	Partage des ressources	Maïs	1:1 & 2:2	Oui (Maïs)	Chine
Yang et al., 2015	Productivité	Maïs	2:2	Oui (Maïs)	Chine
Yang et al., 2017	Partage des ressources	Maïs	1:1 & 2:2	Oui (Maïs)	Chine
Zhang et al., 2015	Conduite de culture	Maïs	6:2 & 6:4 & 6:6	Non	Chine

## 3.2. Leviers mobilisables pour le pilotage des associations et l'obtention des services souhaités

### 3.2.1. De multiples leviers mobilisables pour piloter les associations

Le pilotage des relations de compétition, complémentarité et facilitation entre les plantes composant l'association est nécessaire afin d'orienter les performances de l'association de cultures vers les services recherchés. Pour cela, la conception de l'association peut reposer sur la mobilisation de plusieurs leviers techniques : la séparation temporelle des cycles de cultures, la séparation spatiale des cultures, l'apport de fertilisation et le moment de cet apport dans le cycle de l'association, les densités de semis de chaque espèce et la densité totale de semis, le choix des cultivars utilisés pour chaque espèce et bien entendu, le choix des espèces associées entre elles.

Afin de réduire la compétition entre les espèces associées, la première solution est de valoriser les différences temporelles qui peuvent exister dans les cycles des cultures. En effet, en semant et/ou en récoltant une espèce avant l'autre, une période du cycle des cultures se fait sans la compétition de la culture associée. Ainsi, dans les associations céréales-légumineuses, la compétitivité de la première culture semée est augmentée et celle de la seconde semée amoindrie (Yu et al., 2016). Plus la différenciation temporelle est importante, mieux les ressources sont réparties entre les 2 plantes, permettant une plus grande productivité. Et plus la différenciation temporelle est importante, plus l'augmentation de productivité par unité de surface, comparée aux mêmes cultures pures, est importante (Yu et al., 2015).

La fertilisation des associations peut influencer les relations de compétition entre les composantes de l'association. La dose et la date de l'apport d'azote dans les associations céréales-légumineuses influencent la proportion de chaque espèce dans le mélange récolté (Pelzer et al., 2014; Yu et al., 2016). En conséquence, en fonction des objectifs de l'association, l'apport d'azote peut se faire plus ou moins tardivement pour augmenter la proportion de la céréale dans le mélange et/ou sur la fin du cycle pour augmenter la teneur en protéines de la céréale. Si la production de la légumineuse est prioritaire, aucun apport n'est réalisé. En effet un apport d'azote favorise la céréale au détriment de la légumineuse (Malagoli et al., 2020; Naudin et al., 2010).

Les densités de semis de chaque espèce influencent également la compétition. Dans les associations céréales-légumineuses, l'augmentation de la densité relative – *densité en association divisée par la densité en culture pure* – d'une espèce réduit la productivité de l'espèce associée, quelle que soit l'espèce concernée (Bedoussac et al., 2015; Yu et al., 2016). Toutefois, la densité de chaque espèce est à raisonner en fonction de leur compétitivité et des conditions du milieu (notamment de la richesse en azote du milieu). Enfin, l'arrangement spatial des cultures associées et le choix de l'espèce à associer ont fait l'objet de moins de travaux.

### 3.2.2. Importance du choix des espèces à associer

Une très grande majorité de travaux réalisés sur les associations concernent les associations céréales-légumineuses, avec une exception pour l'Asie où les familles de plantes associées sont plus diverses (Yu et al., 2015). Aussi, la tendance générale dans les travaux sur les associations est de choisir une association puis chercher à l'optimiser *via* différents leviers. Relativement peu d'études comparent différentes espèces pour l'association mais des exemples existent (Andrade and Ferreiro, 1996; Kermah et al., 2017). De telles comparaisons sont bien plus communes pour les travaux portant sur les couverts d'interculture ou encore les plantes compagnes (Lorin et al., 2015; MacLaren et al., 2019; Tribouillois, 2014). Pour les associations où les deux cultures sont récoltées pour les graines, certaines études ont exploré l'effet de différents génotypes sur les performances des associations (Carton, 2017; Hauggaard-Nielsen and Jensen, 2001). Dans le cadre théorique de l'utilisation de l'association de cultures comme outil d'aide à la diversification, le choix de l'espèce associée représente un facteur clé de l'obtention des services visés. En effet, la combinaison des espèces doit répondre aux fonctions visées pour obtenir les services souhaités (Gaba et al., 2015). Certaines espèces sont plus à même de délivrer certains services que d'autres. Par exemple, l'association avec une légumineuse pourra améliorer l'utilisation des ressources azotées *via* la mobilisation de deux sources (diazote de l'air et azote minéral du sol) mais sera probablement une piètre compétitrice vis-à-vis des adventices (Corre-Hellou et al., 2011). Au contraire, l'utilisation d'une espèce aux propriétés allélopathiques pourra probablement réduire la croissance d'adventices mais aussi avoir des effets négatifs sur la culture de diversification (Falquet et al., 2015). Les dynamiques de

croissance des espèces conditionnent aussi leurs comportement en association, avec une amplification de la différenciation de niche pour certaines combinaisons d'espèces par exemple (Dong et al., 2018).

La comparaison de différentes espèces devrait apporter des éclairages sur les facteurs de choix de l'espèce à associer en fonction des services recherchés. Cependant, ce choix pourrait être facilité par l'approche fonctionnelle comme proposée par de récents travaux (Damour et al., 2018; Gaba et al., 2015). Au final, l'intérêt de tester une gamme d'espèces très différentes repose sur l'utilisation de cette approche fonctionnelle afin d'identifier les caractéristiques d'espèces clés, déterminantes pour la constitution des associations.

### **3.2.3. L'arrangement spatial des cultures dans les associations**

L'arrangement spatial des cultures composant les associations peut prendre des formes très variées, allant d'un mélange très intime, avec les deux espèces mélangées aléatoirement sans distinction de rangs, à une séparation des cultures en bandes de plusieurs mètres de large. Parmi tous les arrangements spatiaux possibles, le mélange dans le rang des espèces (que l'on appellera dans ce document « association en mélange dans le rang », en anglais « within-row intercropping » ; WR) et l'implantation des cultures en rangs alternés (« association en rangs alternés » en anglais « alternate-row intercropping » ; AR) sont deux options très pertinentes dans le contexte de l'agriculture mécanisée occidentale. Les associations en bandes ont fait l'objet de plus de travaux (Du et al., 2018; Yu et al., 2015). Dans l'objectif d'obtenir plusieurs services, l'arrangement spatial des cultures doit permettre de minimiser la compétition entre cultures tout en maximisant les interactions positives (Gaba et al., 2015). De fait la modulation entre associations en mélange dans le rang et en rangs alternés semble offrir la possibilité d'un ajustement fin des relations entre plantes pour maximiser l'obtention des services visés tout en réduisant les dis-services.

En Europe, l'arrangement spatial le plus utilisé dans les études sur l'association de cultures est le mélange dans le rang, suivi par l'association en rangs alternés (Yu et al., 2015). Dans cette méta-analyse, les auteurs mettent en avant une tendance générale à l'augmentation de la productivité relative par unité de surface avec la séparation spatiale des cultures dans les associations. Les associations intimement mélangées produisent significativement moins que les associations en bandes, les associations en rangs alternés se situent entre les deux. Cependant, les auteurs notent que l'effet de l'arrangement spatial est sûrement confondu avec l'augmentation de la densité relative pratiquée en association en bandes. Enfin, cette étude se concentrait sur la productivité totale de l'association, sans distinguer les effets d'une espèce sur l'autre en fonction de l'arrangement spatial.

Alors que pour les autres leviers présentés plus haut (densités de semis, fertilisation), des principes généraux ont été identifiés principalement dans le cadre d'associations céréales-légumineuses, peu d'études comparant le mélange dans le rang et les rangs alternés sont disponibles.

Il devient alors intéressant de comprendre l'impact de l'arrangement spatial sur les deux composantes de l'association. Dans une étude comparant différentes espèces de légumineuses associées au maïs, les deux composantes de l'association étaient en général plus productives en rangs alternés qu'en mélange dans le rang (Kermah et al., 2017). À l'opposé, une étude canadienne n'a mis en valeur aucune différence de rendement liée à l'arrangement spatial dans une association pois-orge (Chapagain and Riseman, 2014). Enfin, pour une association orge-féverole, le rendement de l'orge n'était pas affecté par l'arrangement spatial tandis que celui de la féverole était plus important en rangs alternés, procurant un avantage productif à l'association en rangs alternés par rapport au mélange dans le rang (Martin and Snaydon, 1982).

Enfin, ces études se sont principalement concentrées sur la productivité des associations, sans aborder la question des adventices. Peu de travaux comparant l'effet de l'arrangement spatial sur les adventices sont disponibles. Seule une étude rapporte que l'arrangement spatial a peu d'effet sur la croissance du coquelicot dans des associations récoltées pour le fourrage (Dhima et al., 2018). Au vu de la diversité de résultats existant dans la littérature et la diversité d'espèces utilisées, il est probable qu'il existe une interaction entre l'arrangement spatial et le choix de l'espèce.

## 4. Insertion d'associations à base de soja dans les systèmes de culture

### 4.1. Devenir de l'azote des légumineuses

L'un des avantages recherchés à la culture des légumineuses est l'amélioration de l'état du milieu pour la culture suivante. En effet, les légumineuses sont connues pour leur effet précédent positif *via* notamment l'enrichissement du sol en azote (Köpke and Nemecek, 2010; Preissel et al., 2015; Zimmer et al., 2016). Dans leur revue de la littérature sur le sujet, Preissel et al. (2015) faisaient état de la possibilité d'économiser entre 23 et 31 kg ha<sup>-1</sup> d'azote pour un blé suivant une légumineuse à graines par rapport à un blé de blé tout en constatant un gain de rendement de 0,5 à 1,6 tonnes ha<sup>-1</sup> pour le blé suivant une légumineuse. Une méta-analyse récente chiffrait l'augmentation de rendement d'une céréale suivant une légumineuse à 29% de plus qu'une céréale suivant une autre céréale (Cernay et al., 2018).

Trois phénomènes sont proposés pour expliquer l'effet azote des légumineuses (Chalk, 1998). Premièrement, il peut s'agir d'un enrichissement du milieu *via* la fixation symbiotique, qui permet de couvrir les exportations de l'azote des graines, et d'enrichir le milieu. Dans ce cas de figure, à la récolte de la culture, le bilan azoté est positif et la quantité d'azote post-récolte est supérieure à celle au moment du semis de la légumineuse. Le deuxième cas de figure correspond à des bilans neutres, pour lesquels, la quantité initiale d'azote présent dans la parcelle avant la culture correspond à la quantité d'azote restant dans le champs après récolte de la culture, c'est ce qui est appelé le « sparing effect » (Chalk, 1998). Cela arrive lorsque les exportations d'azote sont couvertes par la fixation symbiotique. Enfin Green et Blackmer (1995) suggèrent une troisième possibilité liée à la nature des résidus des légumineuses. Puisque les résidus de légumineuses sont plus facilement décomposables que d'autres résidus, l'azote contenu dans ces derniers est plus rapidement disponible pour la culture suivante, qui en bénéficie pour sa croissance.

Cependant cet enrichissement du milieu en azote peut engendrer des problèmes de lixiviation de l'azote, dus à un délai important entre la récolte de la légumineuse et les besoins de la culture suivante, notamment lorsqu'il s'agit d'une céréale d'hiver, et aussi à la dégradation rapide des résidus (Guinet et al., 2020; Köpke and Nemecek, 2010; Nemecek et al., 2008). En effet les résidus de légumineuses, dont le ratio C/N est plus faible que celui d'autres espèces, libèrent plus rapidement l'azote qu'ils contiennent. Si la culture suivante n'est pas en capacité d'absorber l'azote alors disponible, cet azote peut être perdu par lixiviation (Guinet et al., 2020).

Le soja fixe en moyenne 50 à 60% de ses besoins en azote (Salvagiotti et al., 2008). Cependant la forte teneur en azote de ses graines, exportées de la parcelle, fait que le bilan azoté de la culture est légèrement négatif

(Ciampitti and Salvagiotti, 2018). En effet l'indice de récolte de l'azote, qui correspond à l'azote contenu dans les graines divisé par l'azote total des parties aériennes, est en moyenne de 0,75 (Tamagno et al., 2017). De plus cette plante est capable de bien valoriser l'azote minéral du sol pour sa croissance (Guinet et al., 2018). En conséquence plus le sol est pourvu en azote moins le soja fixe d'azote et plus il exporte d'azote minéral. Malgré cela, le soja génère un gain de rendement de 23% en moyenne sur la céréale suivante par rapport à une céréale cultivée après une céréale (Cernay et al., 2018).

Enfin, il semble que les résidus de soja aient un ratio C/N relativement élevé par rapport à d'autres légumineuses, du fait de la forte remobilisation de l'azote vers les graines. En effet, toutes les légumineuses n'ont pas les mêmes effets précédents compte tenu de leurs dynamiques de croissance aérienne et racinaire, de leur capacité de fixation et de capture de l'azote du sol, et de transfert de cet azote dans les grains. Des différences ont été récemment décrites sur une gamme de légumineuses en cultures pures (Guinet et al., 2018). On dispose en revanche de peu de références sur l'impact de l'association sur les effets précédents liés à la dynamique de l'azote.

## 4.2. Association de cultures et effet précédent lié à l'azote

L'association de cultures peut permettre de résoudre certaines problématiques rencontrées lors de la culture des légumineuses mais peut aussi impacter les effets sur les cultures suivantes. En effet, la présence de deux cultures différentes dans la même parcelle modifie la manière dont les ressources sont utilisées et exportées. Dans les associations de cultures de type céréales-légumineuses à graines, la quantité totale d'azote atmosphérique fixée est réduite par rapport à la même légumineuse cultivée seule, du fait de la réduction de densité de plantes et de la compétition entre les espèces associées (Rodriguez et al., 2020). En revanche, la proportion d'azote issu de la fixation symbiotique dans les légumineuses est augmentée dans les associations par rapport aux cultures de légumineuses pures. Cela s'explique par la compétition exercée par les céréales sur l'azote minéral du sol, réduisant sa disponibilité pour les légumineuses qui sont donc forcées de s'appuyer plus fortement sur la fixation symbiotique pour couvrir leurs besoins (Rodriguez et al., 2020). Combiné avec des exportations d'azote différentes par la culture associée, le bilan azoté des associations de cultures pourrait être différent de celui de des cultures pures.

L'association modifie également la quantité et la composition des résidus de culture laissés au champ. En effet, dans le cas d'une association soja-maïs, le maïs produisant de grandes quantités de résidus riches en carbone, les résidus de l'association seront plus riches en carbone que les résidus de soja pur, ce qui modifie d'autant le ratio C/N global (Vachon and Oelbermann, 2011). Dans cette même étude, les auteurs mettent en avant la modification de la dynamique de décomposition des résidus, avec une libération plus rapide de l'azote par les résidus de soja pur comparé aux résidus de soja associé au maïs. Des résultats similaires ont été rapportés par Regehr et al. (2015), suggérant que la composition de l'association joue sur la composition des résidus laissés au champ, sur leur dynamique de décomposition et leur libération de l'azote au profit de la culture suivante.

Pour une association féverole-orge, les effets sur le rendement et la teneur en azote du ray-grass suivant ainsi que sur la lixiviation de l'azote étaient intermédiaires par rapport aux deux cultures conduites en pur (Mariotti et al., 2015). À l'inverse, aucune différence liée à l'association de pois avec de l'orge n'a été rapportée sur le seigle suivant, en comparaison aux effets des deux cultures pures (Hauggaard-Nielsen et al., 2003).

## 5. Mobiliser l'écologie fonctionnelle pour concevoir et piloter des associations de culture innovantes

### 5.1. L'écologie fonctionnelle appliquée aux agroécosystèmes

Afin de réduire les impacts négatifs des systèmes de culture sur l'environnement, l'agroécologie en tant que science propose « *l'application des concepts de l'écologie pour la conception et la gestion d'agroécosystèmes durables* » (Gliessman, 1997). En écologie, des travaux ont cherché à associer la diversité fonctionnelle des plantes constituant les écosystèmes aux services écosystémiques qui peuvent en découler (Garnier and Navas, 2013; Lavorel et al., 2007). En effet, les traits fonctionnels – *une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique qui impacte la valeur sélective d'une espèce indirectement via ses effets sur la croissance, la reproduction ou la survie* (Violle et al., 2007) – qui les caractérisent peuvent être reliés aux fonctions remplies par l'organisme (Lavorel et al., 2007; Violle et al., 2007). Par la suite, ces fonctions peuvent permettre de comprendre et d'éclairer les processus ou mécanismes biologiques en jeu et les services écosystémiques rendus (Garnier et al., 2004). L'une des particularité de l'approche fonctionnelle est que les traits des espèces n'ont pas à être définis en fonction d'un environnement donné (Violle et al., 2007).

Partant de ces constats et démarches mis en avant pour les écosystèmes naturels et/ou peu anthropisés, de nombreux auteurs travaillent depuis à l'application de ces concepts aux agroécosystèmes (Garnier and Navas, 2012; Wood et al., 2015). L'approche fonctionnelle est de plus en plus utilisée pour l'étude des prairies (e.g. Duru et al., 2012, 2010; Louarn et al., 2020), des adventices (e.g. Gaba et al., 2014; MacLaren et al., 2020; Pakeman et al., 2015), des couverts végétaux d'interculture (Storkey et al., 2015; Tribouillois, 2014) et plus récemment pour l'étude des associations à base de plantes de service (Dayoub et al., 2017; Lorin, 2015; Tardy et al., 2015). Enfin, cette approche commence à être utilisée pour les associations de cultures de vente (Carton et al., 2018). L'approche fonctionnelle est mise en avant comme étant un moyen d'accroître la généralité des résultats observés pour une faible gamme d'espèces et de conditions de milieu, en passant ainsi d'une approche basée sur l'autoécologie à une approche basée sur l'écologie fonctionnelle comparative (Garnier and Navas, 2013). Ainsi, les choix qui ont trait à la conception d'une association comme la sélection des espèces à planter, la densité de semis ou encore l'arrangement spatial, peuvent être assistés par l'approche fonctionnelle en fonction des services recherchés (Damour et al., 2018; Gaba et al., 2015). De plus, elle ne se substitue pas aux connaissances plus fines nécessaires aux décisions à prendre en cours de culture telles que le pilotage de la fertilisation, de l'irrigation, de la gestion des bioagresseurs...

Récemment, un cadre général d'application de cette approche fonctionnelle pour les agroécosystèmes a été proposé, dans lequel deux modules sont définis (Damour et al., 2018 ; Figure 0.1). Le module biophysique décrit les mécanismes et les filtres impactant la constitution des communautés de plantes. Dans le module décisionnel, ce sont les contraintes imposées par la gestion de l'agroécosystème qui sont prises en compte.

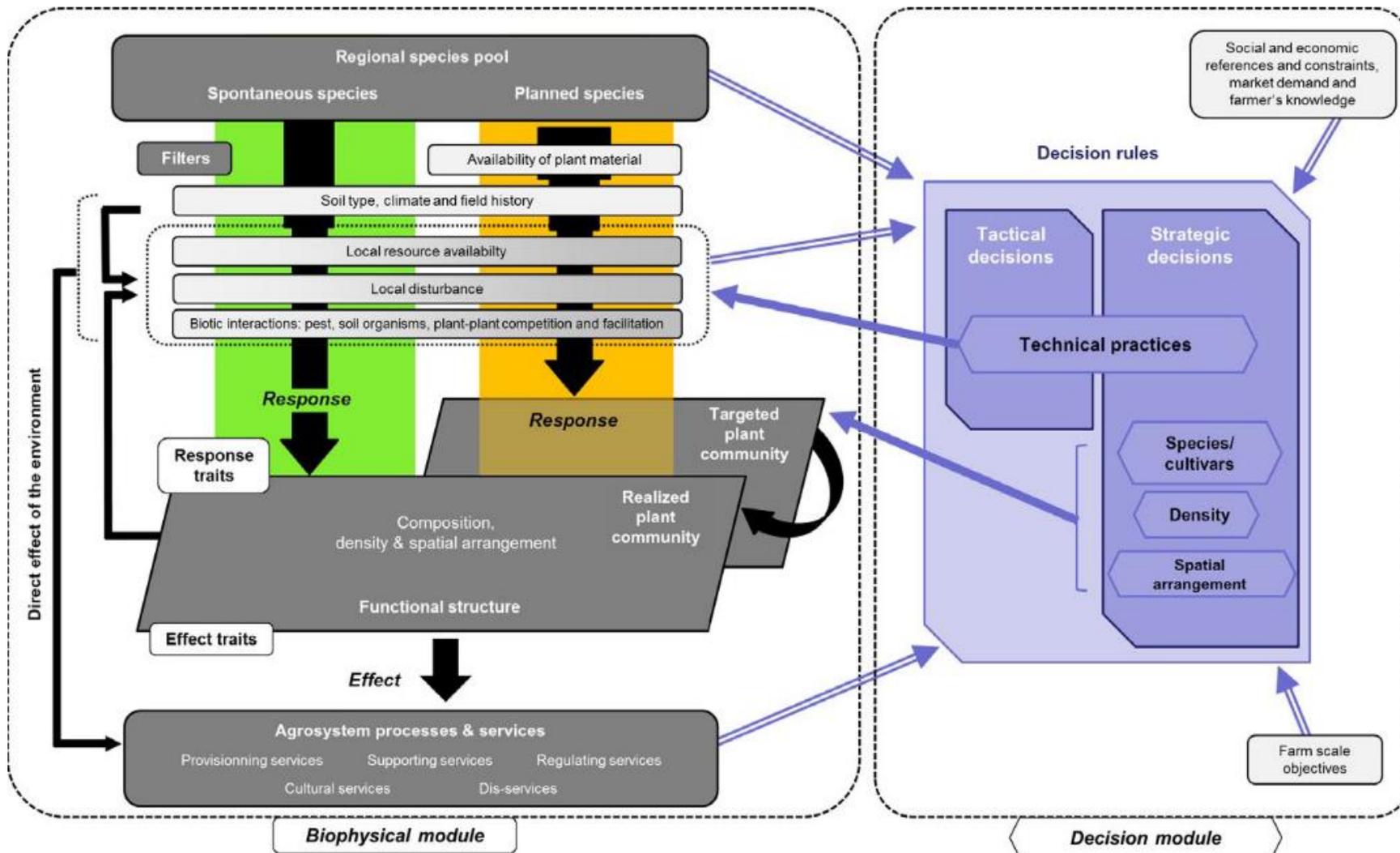


Figure 0.1: Cadre théorique de l'approche basée sur les traits dans les agroécosystèmes (Damour et al., 2018).

Lorsqu'un agriculteur prend la décision d'implanter une culture, quelle qu'elle soit, il vise un ou des services (production, couverture du sol, recyclage des éléments minéraux, etc). Les services obtenus découleront de la composition de la communauté de plantes dite « réalisée » et de sa diversité fonctionnelle. L'identification des traits d'effet – *traits qui reflètent les effets d'une plante sur les conditions environnementales, la communauté ou les propriétés de l'écosystème* (Violle et al., 2007) – qui sont à même d'indiquer des fonctions des plantes nécessaires à l'obtention de ces services, permet de sélectionner les espèces les plus pertinentes pour les usages définis. Ainsi, Damour et al. (2014) ont utilisé les traits d'effet de plantes compagnes (ou plantes de service) afin d'obtenir différents services parmi lesquels figurait la régulation des adventices et des nématodes, ce qui a permis d'identifier, *a priori*, les meilleures espèces candidates pour obtenir ces services dans diverses conditions d'utilisation. Dans les couverts végétaux d'interculture, des cultures pures d'une espèce présentant les traits liés aux fonctions et services désirés permettent d'obtenir ces services, mais ces derniers peuvent être associés à des dis-services. L'augmentation de la diversité fonctionnelle, permet de limiter ces dis-services et d'élargir la gamme de services écosystémiques potentiellement rendus (Blesh, 2018; Finney et al., 2017).

En conséquence, appliquée aux associations de cultures, la connaissance des traits d'effet des espèces associées pourrait permettre d'anticiper les relations de compétition/facilitation entre plantes et ainsi orienter les choix de l'espèce à associer au soja en fonction des services visés, voire dépasser le cadre précis de ces espèces et contribuer à identifier des règles générales de conception d'associations.

Cependant, de nombreux filtres s'appliquent avant d'obtenir la « communauté réalisée » (Figure 0.1). Ainsi, une sélection des espèces se fait parmi l'ensemble des plantes locales, cultivées et/ou spontanées, au travers de quatre filtres communs à toutes les espèces : les conditions pédoclimatiques et l'historique de la parcelle, la disponibilité des ressources, les perturbations locales et enfin les interactions biotiques. Les trois derniers filtres sont directement affectés par les pratiques de l'agriculteur.

Une association de cultures conçue et implantée, en fonction des objectifs mais aussi des filtres connus et des pratiques mises en œuvre par l'agriculteur, va avec la croissance éventuelle d'adventices constituer la communauté de plantes réalisée. Elle est caractérisée par des traits de réponse – *traits dont la valeur varie en fonction des modifications de l'environnement* (Violle et al., 2007) – qui traduisent l'effet de l'ensemble des filtres imposés à cette communauté. Les traits des espèces cultivées peuvent répondre et varier en fonction des conditions de milieu, affectant en retour leurs traits de performances (biomasse végétative, la production de graines et la survie ; Violle et al., 2007).

Les pratiques mises en œuvre par les agriculteurs ont pour objectif de modifier l'environnement dans lequel se développent les plantes, pour le rendre plus favorable à leur croissance. Ces pratiques culturales peuvent engendrer une réponse de la part des cultures. La connaissance et la prise en compte de la variabilité de la réponse des espèces cultivées aux différents filtres environnementaux, *a fortiori* au sein du champ cultivé fortement anthropisé, représentent ainsi un enjeu majeur pour affiner l'utilisation de l'approche fonctionnelle dans le champ des décisions opérationnelles des agriculteurs.

## 5.2. Concevoir une association de cultures dans le cadre d'une approche par les traits

### 5.2.1. Traits fonctionnels fondamentaux

Dans une association de cultures, les relations de compétition entre plantes sont déterminantes pour comprendre les relations de dominance entre espèces puis les services obtenus à travers le mélange. De fait, des traits qui traduisent la stratégie d'acquisition des ressources des différentes plantes, notamment le rayonnement lumineux et l'azote, peuvent fournir des informations utiles pour orienter les relations de compétition/facilitation entre espèces. En effet, chaque composante de l'association agit sur les ressources en fonction de sa propre stratégie écologique, influençant la compétition exercée sur les autres composantes. Ces stratégies des plantes pour l'acquisition et l'utilisation des ressources peuvent être appréhendées par des traits simples (Garnier and Navas, 2012; Westoby, 1998; Wright et al., 2004).

La hauteur de la plante traduit ainsi directement la stratégie d'acquisition du rayonnement et donc du carbone (Westoby et al., 2002). À cause de la nature unidirectionnelle de la distribution de ce rayonnement, une plante plus haute que ses voisines accède à plus de rayonnement mais réduit également la disponibilité de cette ressource pour les plantes situées à des niveaux inférieurs dans la canopée (Violle et al., 2009; Westoby et al., 2002).

Les traits fonctionnels foliaires du « syndrome économique foliaire » sont également particulièrement informatifs sur la stratégie d'acquisition et de conservation des nutriments (Wright et al., 2004). En effet à la base de ce syndrome il y a un compromis fondamental entre la teneur en matière sèche des feuilles, le LDMC (Leaf Dry Matter Content, exprimé en mg de matière sèche par g de matière fraîche), et la surface spécifique foliaire (SLA ; Specific Leaf Area exprimé en mm<sup>2</sup> par mg de matière fraîche) au sein du règne végétal. Plus les plantes ont un SLA élevé et un LDMC faible, plus elles acquièrent rapidement les ressources et moins elles les conservent (Wright et al., 2004). De leur vivant les plantes ayant un LDMC élevé conservent longtemps les nutriments dans leurs tissus et cela se poursuit après la mort de l'organe concerné. En effet l'aptitude à la décomposition des résidus décroît avec l'augmentation de la valeur de LDMC de la feuille (Kazakou et al., 2009). Enfin, la surface de la feuille (LA ; Leaf Area, exprimée en mm<sup>2</sup>), est un trait foliaire positivement relié à la surface foliaire totale de la plante, qui rentre en jeu dans l'interception du rayonnement (Westoby and Wright, 2003).

Ainsi, cette approche fonctionnelle repose sur la mobilisation de quelques traits fonctionnels simples qui permettent de prévoir la stratégie des plantes vis-à-vis de l'acquisition des ressources et de leur rétention pendant et après le cycle de vie. Ces informations paraissent ainsi très utiles pour anticiper les relations de compétition entre espèces et pour concevoir des associations de cultures multi-performantes en fonction des services visés lors de l'année de culture et sur la culture suivante.

### 5.2.2. Variabilité des attributs des traits

L'une des difficultés liées à l'utilisation de cette approche fonctionnelle pour concevoir des associations plurispécifiques réside dans la variabilité des attributs – *valeur prise par un trait dans un environnement donné* (Violle et al., 2007) – de ces traits.

En restant à l'échelle de l'espèce, les traits varient en fonction des modifications de l'environnement ; ce sont les traits de réponse. Par exemple, le SLA a tendance à augmenter avec l'augmentation de la fertilité du milieu et à diminuer avec l'augmentation de la quantité de rayonnement disponible (d'un milieu ombragé à un milieu

ensoleillé) (Violle et al., 2009). De même, la hauteur maximale des plantes tend à augmenter avec l'augmentation de la fertilité du milieu (Garnier and Navas, 2013). Le LDMC répond à la fertilité du sol et au régime de pluies (Pakeman, 2013). Enfin, les traits peuvent également répondre aux modifications de l'environnement directement liées aux pratiques culturales de l'agriculteur. Dans les associations de soja-maïs, le SLA du soja est plus élevé pour les associations avec un rang de soja pour un rang de maïs par rapport aux associations alternant deux rangs de chaque culture (Liu et al., 2017). La variabilité intraspécifique des traits en réponse aux gradients environnementaux provient de la variabilité génétique de ce trait entre génotypes et de la plasticité de ce trait au sein d'un génotype (Albert et al., 2011).

Enfin, les attributs des traits peuvent varier tout au long de la vie de la plante. C'est le cas de la hauteur des plantes mais aussi des traits foliaires tels que le SLA dont la valeur évolue de différentes manières en fonction des espèces tout au long de la saison (Römermann et al., 2016), rendant potentiellement difficile leur utilisation. L'une des étapes préalables à l'utilisation des traits fonctionnels pour concevoir et comprendre le fonctionnement des associations de cultures consiste donc à appréhender la variabilité temporelle des valeurs mesurées au cours du cycle cultural.

### 5.2.3. Règles d'assemblage des communautés végétales

L'assemblage des communautés dans les écosystèmes naturels se fait en réponse à des filtres environnementaux qui sélectionnent les espèces présentant des traits qui permettent leur survie (Garnier and Navas, 2012). La compétition entre ces espèces exerce également une pression de sélection supplémentaire. Cela donne des communautés dont les traits se sont naturellement assemblés en fonction de la valeur sélective qu'ils conféraient aux individus.

Au contraire des écosystèmes naturels, les agroécosystèmes sont des milieux très anthropisés dans lesquels les agriculteurs cherchent à orienter la communauté cultivée vers l'obtention de services écosystémiques bien définis. Au sein des peuplements monospécifiques, la sélection de l'espèce et de la variété pour ses traits d'effet reste relativement simple. Cependant, dès lors qu'on souhaite implanter une association plurispécifique (prairie, association culture de vente-plante de service, couverts végétaux d'interculture, association de cultures de vente, etc) au sein de laquelle les relations de compétition/facilitation et la variabilité des effets des conditions de milieu sont difficiles à appréhender, la connaissance de règles d'assemblage des traits des communautés peut permettre de faciliter les choix d'espèces compatibles avec l'obtention des services visés. Par exemple, il semblerait que la convergence des valeurs de hauteur des plantes soient un gage de maximisation de la productivité dans les prairies (Louarn et al., 2020). Pour d'autres traits, liés à l'acquisition des ressources, la divergence dans la valeur des traits, afin de maximiser les complémentarités, serait à favoriser (Litrico and Violle, 2015). L'exemple typique est la capacité des légumineuses à fixer de l'azote, à associer avec une culture non fixatrice. L'identification de ces règles d'assemblage des traits représente un enjeu de taille pour la généralisation de l'utilisation de l'approche fonctionnelle pour la conception de peuplements plurispécifiques.

## Problématique

La diversification des systèmes de culture semble impérative pour continuer à produire les denrées alimentaires et non-alimentaires nécessaires à la vie d'une population mondiale croissante, tout en répondant aux attentes sociétales de réduction de l'impact environnemental des activités agricoles. Toutefois, l'introduction de ces cultures dites de diversification se heurte à de nombreux freins sociotechniques : variabilité des rendements, manque de références et de solutions techniques sur ces cultures, etc.

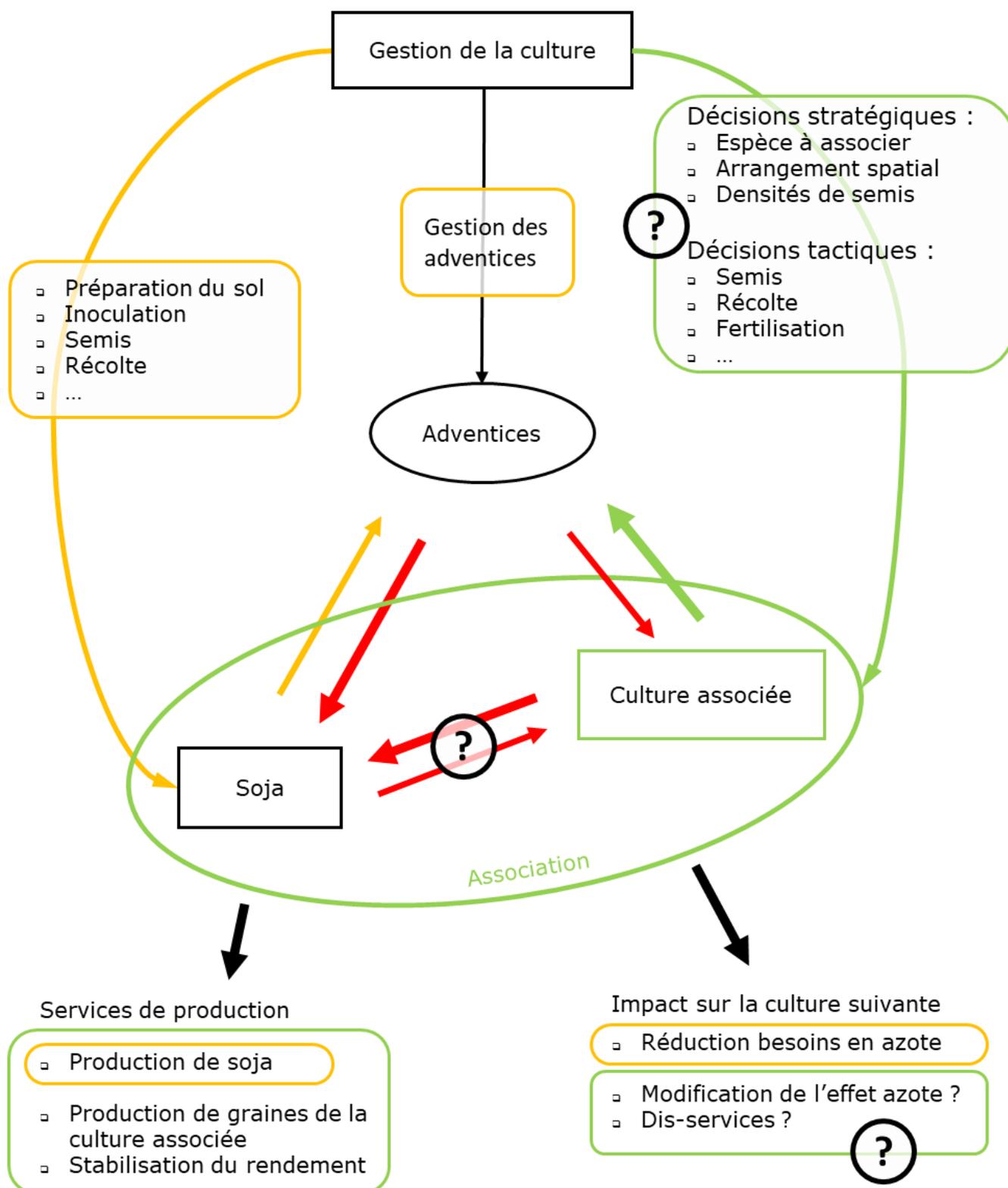
L'association de cultures constitue un levier déjà largement mis en avant pour diversifier les systèmes de culture, *via* l'utilisation d'associations de cultures annuelles, les mélanges de couverts végétaux en interculture, l'introduction de plantes compagnes dans des cultures de vente, les associations en relais, etc. Ses propriétés générales comme l'augmentation de la production, la stabilisation des rendements, la réduction de la pression exercée par les adventices, ravageurs et maladies, ouvrent de plus la porte à une conception originale de l'association de cultures : un outil d'aide à l'introduction d'une culture de diversification.

Le soja, culture connue pour ses rendements variables (Cernay et al., 2015) et avec un enjeu important sur la gestion des adventices (Oerke, 2006 ; Figure 0.2 : partie orange), pourrait être associé à une **autre culture récoltée dont la production de grains aurait pour objectif d'assurer une récolte en cas de mauvaises performances du soja**, et de laquelle serait attendu un **service de réduction des adventices** (Figure 0.2 ; partie verte), tout en permettant au soja de croître afin qu'il fournisse les services habituellement attendus lors de son introduction dans le système de culture : la **production de grains riches en protéines et l'effet précédent lié à l'azote** pour la culture suivante (Figure 0.2).

**Ce travail de thèse se place dans un cadre théorique où l'association est considérée comme un outil d'aide à l'introduction d'une culture de diversification : le soja. L'objectif global est d'apporter de nouvelles connaissances afin de discuter la pertinence de l'association comme stratégie pour la diversification des systèmes de culture et de contribuer à mieux guider la conception des associations au regard des services visés qui sont : i) la production de protéines végétales *via* les grains de soja, ii) l'amélioration de la gestion des adventices, iii) l'effet précédent azote pour la culture suivante et, iv) l'assurance d'une récolte *via* la production de grains de la deuxième culture.**

Ainsi, avec l'objectif de limiter les risques liés à l'introduction d'une nouvelle culture ou éviter l'abandon d'une culture confrontée à des problèmes agronomiques (productivité irrégulière, maîtrise des adventices, etc.), l'association de cultures doit être soigneusement conçue afin de favoriser l'obtention des services recherchés tout en minimisant les dis-services potentiels (Figure 0.2 ; cadres verts).

Le pilotage des relations de compétition entre les cultures composant l'association est primordial afin d'arriver aux services souhaités (Figure 0.2 ; flèches rouges). Parmi les différents leviers techniques mobilisables pour influencer les performances des associations de cultures, le choix de l'espèce à associer est un choix clé mais a fait l'objet de peu de recherches dans le cas du soja. Le plus souvent, les travaux portent sur une combinaison de deux espèces pour laquelle on cherche à comprendre le fonctionnement et les performances et à en optimiser la gestion. L'étude de la dynamique de croissance des trois composantes (deux espèces cultivées et adventices) permettrait de mieux comprendre leurs interactions en lien avec les leviers testés. L'utilisation d'une approche fonctionnelle pour accompagner le choix des plantes pourrait permettre de sélectionner plus facilement les



**Figure 0.2 : Schéma conceptuel de l'utilisation de l'association de cultures pour faciliter l'introduction du soja dans les systèmes de culture.** En orange, est représentée la situation lorsque le soja est introduit en pur dans le système de culture avec les difficultés potentielles indiquées dans les cadres orange. En vert, sont matérialisés les changements liés à l'utilisation de l'association et les bénéfices potentiels. Les flèches matérialisent la compétition entre composantes ; la compétition qu'il faudrait minimiser est représentée en rouge. Les points d'interrogations correspondent à des questionnements qui émergent de la conception de l'association comme outil d'aide à la diversification. On retrouve les questions de conception et conduite de ces associations, de pilotage de la compétition entre espèces cultivées et d'effet sur la culture suivante.

cultures à associer à partir de leurs traits. En effet, l'identification de traits fonctionnels simples permettrait d'appréhender le comportement des espèces en termes de stratégie d'acquisition et de conservation des ressources au cours de leur vie et au-delà et ainsi de concevoir des règles d'assemblage plus robustes et génériques dans le but d'aider à construire des associations d'espèces multi-performantes. Cependant, ces traits d'effet, marqueurs de la stratégie des plantes, pourraient aussi se révéler être des traits de réponse aux conditions environnementales et notamment aux pratiques culturales des agriculteurs, ce qui pourrait avoir pour conséquence d'altérer la valeur prédictive de ces traits d'effet.

L'arrangement spatial constitue également un levier de gestion de la compétition/facilitation au sein des associations qui pourrait être mobilisé. Cependant il pourrait également constituer un filtre environnemental faisant varier les traits de réponse des espèces associées. Or, il a jusqu'à présent été peu étudié. La meilleure compréhension de l'effet de l'arrangement spatial sur la dynamique de croissance de chaque espèce dans l'association permettrait d'actionner ce levier en complément du choix de l'espèce pour atteindre les objectifs visés.

**En utilisant le soja comme plante de diversification, ce travail vise à apporter des éléments nouveaux (services obtenus, interactions entre services, effets de certains leviers de gestion sur les services) pour appuyer ce concept d'association comme outil d'aide à la diversification des systèmes de culture. Le fil conducteur de ce travail repose sur l'utilisation de traits fonctionnels bien connus pour comprendre les dynamiques de croissance et de compétition des composantes de l'association et guider les choix de gestion d'une association de cultures multi-services.**

Les questions de recherche et les hypothèses présentées ici sont représentées ensembles sur la Figure 0.3.

Ainsi, le premier chapitre de cette thèse a pour but de caractériser les services de production de soja, de contrôle des adventices et de production de graines de la culture associée, en fonction de deux leviers de gestion des associations jusqu'ici peu étudiés : le choix de l'espèce associée et l'arrangement spatial. Ce chapitre vise à répondre à **la première question de recherche :**

**Quelle est l'influence du choix de l'espèce associée au soja et de l'arrangement spatial sur les services de production du soja, de contrôle des adventices et de production de l'espèces associée ?**

*Hypothèse 1 : le choix de l'espèce, l'arrangement spatial et leur interaction, déterminent le niveau d'obtention des services recherchés.*

*Hypothèse 2 : des variables agronomiques simples permettent d'expliquer les services obtenus.*

Afin de mieux comprendre et d'apporter plus de généralité aux observations agronomiques faites dans le premier chapitre, le deuxième chapitre aura pour objectif d'analyser les dynamiques de croissance des différentes composantes de l'association et d'identifier les traits d'effet des espèces associées explicatifs de ces dynamiques, en liens avec les services obtenus. En effet, les propriétés des traits permettraient de s'affranchir des conditions environnementales et permettraient une plus grande généralité des règles d'assemblage des espèces.

**La seconde question de recherche est donc : L'utilisation de traits fonctionnels permet-elle de comprendre et caractériser les dynamiques de croissances des espèces associées et leurs effets sur les services recherchés ?**

*Hypothèse 3 : les dynamiques de croissances des composantes de l'association (soja, culture associée et adventices) sont différentes en fonction des espèces associées, ce qui explique la variabilité des niveaux de services obtenus.*

*Hypothèse 4 : des traits fonctionnels tels que la hauteur et les traits foliaires du « syndrome économique foliaire » (SLA, LA, LDMC) permettent de caractériser la dynamique de croissance des populations de plantes cultivées au sein de l'association.*

Les traits fonctionnels varient, pour une même espèce, dans le temps et en fonction des modifications de l'environnement. Les pratiques culturales telles que le choix de l'espèce à associer au soja ou l'arrangement spatial, modifient les états du milieu et la compétition entre les espèces associées. De fait, ces choix techniques modifient les relations de compétition/dominance entre espèces et peuvent générer une variabilité en termes de traits de réponse.

**La troisième question de recherche est donc : Les traits de réponse des espèces associées répondent-ils aux modifications de l'intensité de la compétition entre plantes cultivées générées par deux pratiques culturales : le choix de l'espèce associée au soja et l'arrangement spatial ?**

*Hypothèse 5 : les traits fonctionnels sélectionnés ont des valeurs différentes quand ils sont mesurés sur des plantes cultivées en culture pure par rapport aux mêmes traits mesurés sur des plantes en association.*

*Hypothèse 6 : dans les associations, les traits fonctionnels sélectionnés répondent aux pratiques culturales : le choix de l'espèce et arrangement spatial.*

Enfin, peu de références sont disponibles sur l'impact de l'association de cultures sur la culture suivante. En faisant l'hypothèse que le soja impacte la culture suivante principalement *via* la décomposition des résidus et la dynamique de l'azote minéral dans le sol, le dernier chapitre va explorer l'impact du choix de l'espèce associée au soja sur l'apport d'azote et sa synchronisation avec les besoins de la culture suivante.

**La quatrième question de recherche est : Est-ce que l'association du soja et le choix de la culture avec laquelle il est associé impactent la décomposition des résidus, la dynamique de l'azote minéral et la disponibilité en azote pour la culture suivante ?**

*Hypothèse 7 : l'impact de l'espèce associée au soja dépend de plusieurs facteurs, la quantité totale de résidus produits, la proportion de résidus de soja et la composition biochimique des résidus.*

*Hypothèse 8 : le LDMC des espèces du mélange permet d'anticiper la persistance des résidus de cultures.*

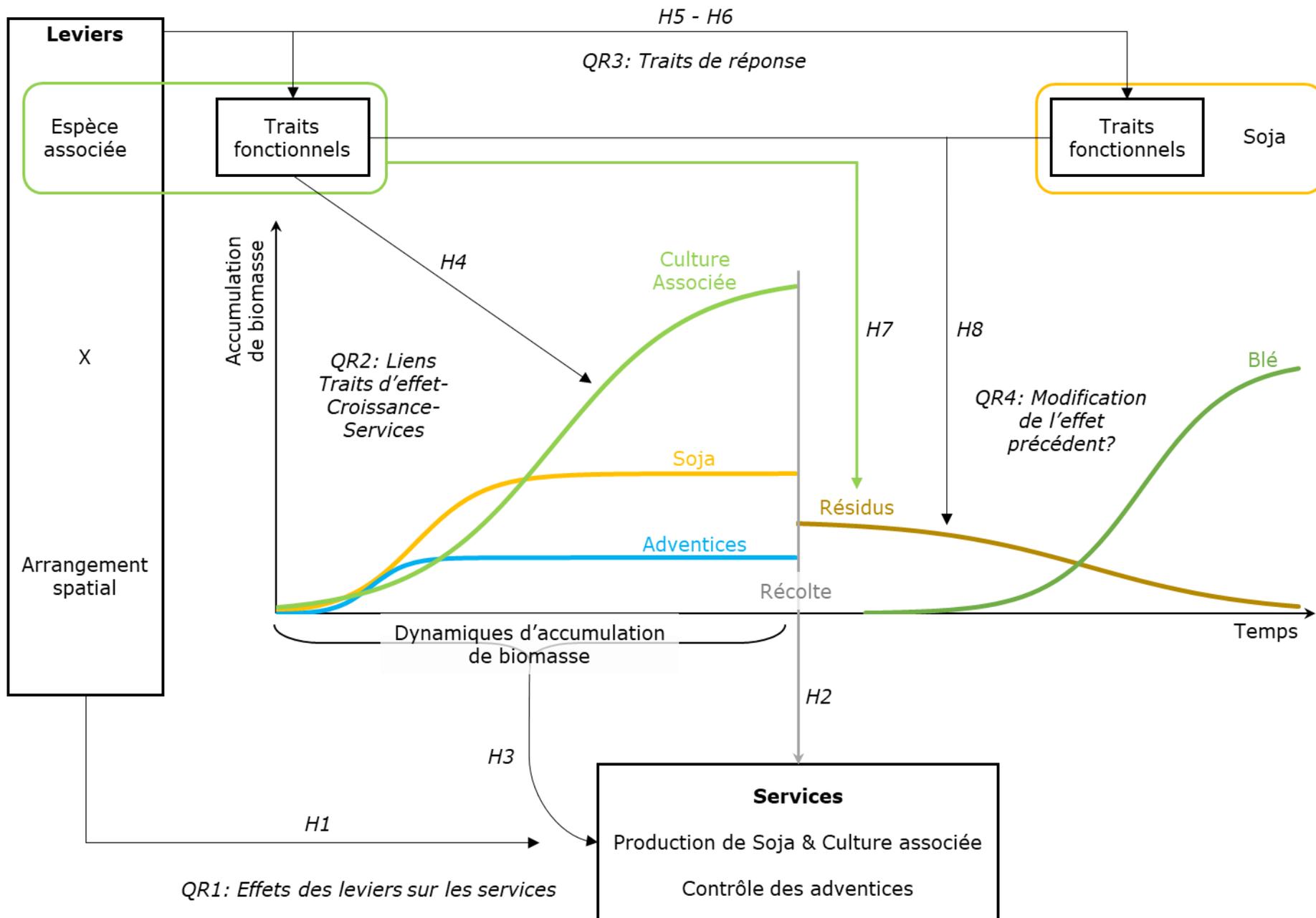


Figure 0.3 : Schéma des liens entre questions de recherches et hypothèses

## Démarche expérimentale et organisation du manuscrit

Le travail présenté ici se compose de trois grands axes, un premier visant à quantifier les services de production de grains par les associations de cultures à base de soja et leur capacité à contrôler la croissance des adventices ; un second visant à identifier les traits d'effet des plantes associées pour comprendre leurs dynamiques de croissance et leur possible réponse à la gestion des associations et ; un troisième cherchant à caractériser les réponses de la culture de blé suivante à l'association de cultures. Afin de répondre aux différentes questions soulevées, un dispositif expérimental analytique a été mis en place à Brain sur l'Authion dans le Maine-et-Loire, à la station expérimentale de la FNAMS (Fédération Nationale des Agriculteurs Multiplicateurs de Semence). La région est caractérisée par un climat océanique dégradé avec 660 mm de précipitation moyenne annuelle et une température annuelle de l'air de 12°C en moyenne. Les sols des parcelles utilisées étaient sablo-limoneux avec une faible teneur en matière organique. Cette expérimentation, répétée deux fois, couvrait le cycle de culture des associations à base de soja puis du blé comme culture suivante, courant sur 15 mois au total. Les grandes lignes de ce dispositif sont exposées dans cette section et les détails seront présentés dans chacun des chapitres.

### 1. Associations de cultures à base de soja

La première partie de l'expérimentation a consisté à concevoir et implanter des associations de cultures permettant de tester deux facteurs : le choix de l'espèce associée au soja et l'impact de la séparation spatiale des cultures.

#### 1.1. Choix des espèces associées

Deux catégories de critères ont guidé le choix de l'espèce à associer au soja.

D'une part, les espèces associées devaient permettre de répondre à des contraintes de gestion et aux services attendus d'elles. Le service principal attendu de l'espèce associée était la production de grains afin d'assurer et de stabiliser la production et éventuellement contribuer à la réduction de la quantité d'adventices. La démarche était donc de se placer dans un cadre le plus réaliste possible, en prenant en compte les contraintes opérationnelles qu'un agriculteur peut rencontrer lorsqu'il cultive une association. Ainsi, les espèces candidates devaient répondre à plusieurs critères :

- il fallait que la durée de leur cycle corresponde à peu près à celle du soja afin de pouvoir semer et récolter les deux cultures en même temps,
- leurs graines devaient avoir des tailles différentes pour faciliter le tri de la récolte, et leur commercialisation relativement simple,
- il fallait que ces cultures puissent se développer dans les conditions pédoclimatiques locales.

Ces contraintes ont fortement filtré les espèces candidates.

D'autre part, l'approche fonctionnelle originale de ce travail nécessitait de choisir des espèces aux traits contrastés. Afin de favoriser les contrastes entre les espèces associées au soja, les espèces ont été choisies dans des familles botaniques différentes en favorisant les différences de hauteur maximale, de forme et taille des feuilles.

Enfin, le choix des espèces a été fortement influencé par des associations déjà pratiquées par des agriculteurs, dont les expériences ont été rapportées dans des journaux agricoles ou *via* des témoignages (e.g. Waligora and Archambeaud, 2014).

La variété de soja (*Glycine max* (L.) Merr.) choisie, RGT Sirelia, est une variété très précoce (groupe de maturité 000) recommandée pour les Pays de la Loire avec plusieurs années de références pour ses performances.

Nous avons sélectionné les espèces suivantes pour les associer au soja :

- La lentille (*Lens culinaris* Medik., variété Rosana), de la famille des *Fabaceae* et capable de fixer l'azote atmosphérique, est une plante courte, produisant de nombreuses ramifications, avec de petites feuilles composées.
- Le sarrasin (*Fagopyrum esculentum* Moench, variété Harpe), de la famille des *Polygonaceae*, est une culture annuelle avec une croissance très rapide, des effets allélopathiques et une très bonne compétitivité vis-à-vis des adventices (Falquet et al., 2015). C'est une plante à tige dressée avec des feuilles relativement petites et qui se ramifie.
- Le sorgho (*Sorghum bicolor* (L.) Moench, variété RGT Iggloo), de la famille des *Poaceae*, a été choisie parmi les variétés à grains. C'est une plante à port dressé et relativement courte, émettant des talles. Ses feuilles sont linéaires à lancéolées et très longues.
- Le tournesol (*Helianthus annuus* L., variété SY Valeo), de la famille des *Asteraceae*, est une plante haute avec de feuilles très grandes et larges.

## 1.2. Arrangement spatial des cultures associées

Parmi la diversité d'arrangements spatiaux possibles pour les associations de cultures, nous avons porté notre choix sur la comparaison entre le mélange dans le rang (Within-row, WR pour la suite du document), qui est la manière d'associer la plus commune dans les études européennes sur les associations de cultures, et les rangs alternés (Alternate-row, AR par la suite), car c'est un moyen de garder les plantes à proximité tout en les séparant un minimum afin de modifier la compétition précoce entre les deux cultures (Figure 0.4). Ces deux arrangements spatiaux des cultures ont rarement été comparés. Le mélange sur le rang est le plus pratiqué par les agriculteurs mais quelques semis en rangs alternés ont aussi été observés chez certains agriculteurs pratiquant les associations de cultures.

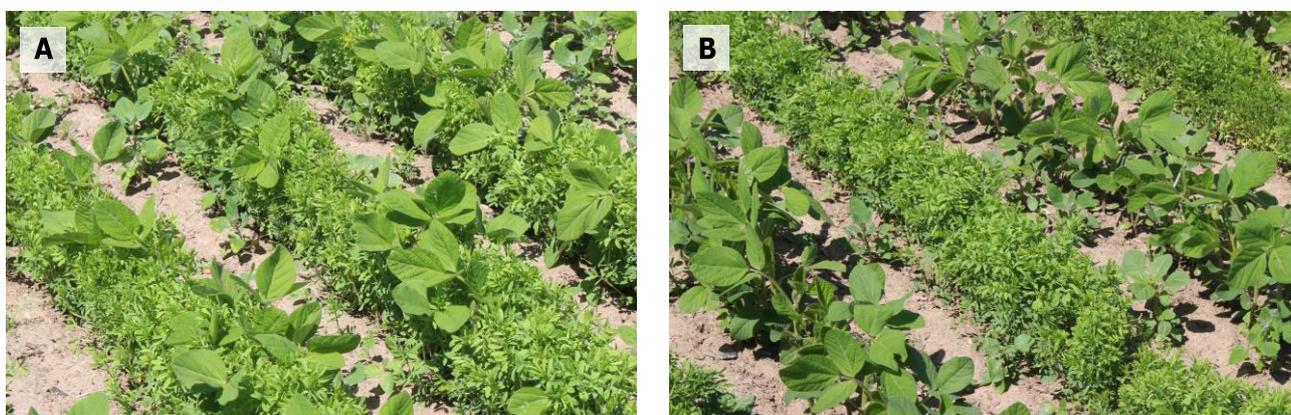


Figure 0.4 : Illustration du mélange des espèces dans le rang (A) et en rangs alternés (B) pour l'association lentille-soja.

### 1.3. Modalités testées

Dans le dispositif expérimental mis en place, les facteurs « espèces associées » et « arrangement spatial » ont été croisés engendrant 8 modalités d'associations différentes (4 espèces associées x 2 arrangements spatiaux). À ces associations, nous avons ajouté les cultures pures de chaque espèce afin d'avoir une référence de rendement dans les mêmes conditions de culture que les associations et pouvoir mesurer les traits pour chaque espèce sans l'influence de l'espèce associée (conformément aux protocoles standardisés de mesure de ces traits disponibles dans la bibliographie (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2013)). Nous avons aussi inclus une modalité « sol nu » sur laquelle les adventices étaient libres de se développer afin d'évaluer le potentiel de croissance de ces dernières. En complément, deux modalités de soja en pur semées à 50% de la densité optimale, selon les deux arrangements spatiaux définis, ont été mises en place pour vérifier si la variabilité des traits du soja en association provenait de la réduction de la densité de soja et donc de la compétition intraspécifique ou bien de la compétition provenant de l'espèce associée.

Chaque modalité était présente dans chacun des 4 blocs constituant un dispositif en blocs complets randomisés. Ce dispositif a été reproduit de la même manière en 2018 et 2019.

### 1.4. Conduite de culture

La conduite des cultures a été réalisée de la même manière pour toutes les modalités ; le couvert de moutarde et de féverole précédant les associations a été détruit mécaniquement et le sol travaillé à plusieurs reprises afin de détruire toutes les adventices présentes. Les densités de semis choisies étaient basées sur les recommandations régionales pour chaque espèce. Dans les associations, toutes les espèces ont été implantées à 50% de la densité de la culture pure. Ce design substitutif permet aussi de favoriser l'identification de l'effet espèce par rapport à un effet lié à l'augmentation de la densité de cultures sur la compétition envers les adventices (e.g. Gomez and Gurevitch, 1998). Le soja a été inoculé afin d'assurer un bon développement des nodosités. Du fait de la présence régulière de légumineuses dans la parcelle, la lentille n'a pas été inoculée.

Chaque parcelle mesurait 18 m de long pour 2,88 m de large, ce qui permettait d'implanter 8 rangs pour chaque modalité. Les rangs étaient écartés de 36 cm, un compromis entre les écartements recommandés pour chacune des espèces et les possibilités techniques. Le semis a été réalisé mi-mai pour les 2 années. Les parcelles ont directement été recouvertes d'un filet afin de les protéger des dégâts d'oiseaux et le filet a été retiré une fois que les premières feuilles vraies du tournesol et du soja sont apparues.

Une fois les cultures implantées, seules des irrigations ont été réalisées sur l'ensemble des blocs quand cela était nécessaire ; elles étaient décidées sur la base d'une évaluation visuelle de l'état des plantes et du sol.

Pour les modalités de cultures pures et d'associations en rangs alternés, quatre rangs étaient dédiés aux mesures réalisées la première année et les quatre autres rangs étaient manuellement désherbés au moment de la floraison du soja afin de garantir le bon développement des cultures et un impact réduit des adventices pour l'étude de l'influence des associations sur le blé suivant.

Enfin, dans chaque modalité, une placette était régulièrement désherbée manuellement dès le début du cycle de culture afin d'y mesurer les traits des cultures, sans que ces dernières ne subissent l'influence des adventices.

## 1.5. Principales mesures

Les traits de performance et les traits fonctionnels mesurés ont été sélectionnés par rapport à leurs liens avec les fonctions nécessaires à l'obtention des services recherchés (Tableau 0.2). Des prélèvements de biomasse ont été réalisés à 5 dates différentes au cours du cycle de culture afin d'assurer un suivi dynamique de l'accumulation de biomasse des cultures et des adventices. Deux prélèvements ont eu lieu pendant la phase végétative du soja, deux autres pendant la phase reproductive et le dernier, à maturité des cultures pour quantifier les rendements et résidus produits. Des mesures de hauteurs sont aussi faites aux 5 dates de prélèvement de biomasse.

Les mesures de traits foliaires ont été réalisées pendant la phase végétative du soja et au moment où toutes les cultures avaient entamé leur phase reproductive, au moment de la floraison du sorgho. Les mesures de traits foliaires ont été faites selon les protocoles internationaux disponibles (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Les traits ont tous été mesurés en cultures pures et en cultures associées pour évaluer la réponse aux filtres de gestion imposés (le choix de l'espèce associée et l'arrangement spatial).

**Tableau 0.2: Présentation des relations entre services, fonctions et traits fonctionnels mesurés.**

Service	Fonction	Trait de performance	Traits fonctionnel impliqués
Contrôle des adventices	Compétition pour les ressources (rayonnement et nutriments)	Biomasse végétative	Surface spécifique foliaire (SLA) Surface d'une feuille (LA) Hauteur maximum ( $H_{max}$ )
Production de grains	Reproduction et acquisition des ressources.	Biomasse végétative	Surface spécifique foliaire (SLA) Surface d'une feuille (LA) Hauteur maximum ( $H_{max}$ )
		Succès reproducteur	Nombre de grains PMG
Effet précédent	Décomposition des résidus	Biomasse végétative	Leaf Dry Matter Content (LDMC) Composition biochimique Teneur en azote des pailles
	Exportation de l'azote	Succès reproducteur	Teneur en azote des graines (Indice de récolte de l'azote ; NHI)

## 2. Étude de l'impact de l'association sur la décomposition des résidus et la disponibilité en N pour le blé suivant

Après la récolte des associations de cultures et le broyage des résidus, un blé a été implanté sur toutes les modalités, en semis direct, sans travail préalable du sol. Seules les modalités de cultures pures et les associations en rangs alternés étaient considérées pour l'étude de l'effet précédent. Deux régimes de fertilisation devaient être appliqués, avec une moitié de chaque bloc non fertilisée et l'autre moitié avec une fertilisation légèrement inférieure aux besoins prévisionnels du blé afin de le mettre en situation de légère carence en azote. Cependant ces traitements n'ont pas pu être appliqués la première année (2018/2019). La seconde année (2019/2020),

deux blocs ont été abandonnés à cause de la levée trop irrégulière du blé (due à un excès d'humidité au cours de l'automne 2019). L'étude de la dégradation des résidus s'est faite grâce à l'utilisation de litterbags. Des prélèvements de sols réguliers ont été réalisés pour suivre l'évolution de la teneur du sol en azote minéral. Enfin des échantillons de blé ont été récoltés à différents stades de la culture.

### **3. Organisation du manuscrit**

Le manuscrit est composé de 4 chapitres dont les trois premiers sont présentés sous la forme d'articles scientifiques rédigés en anglais.

Le premier chapitre a pour objectif de décrire les services de production de soja, de maîtrise des adventices et de production d'une deuxième culture, obtenus dans les associations à base de soja. Il rend compte de l'interaction entre les services, et l'effet du choix de l'espèce et de l'arrangement spatial sur ces services, répondant ainsi à la première question de recherche.

Le second chapitre se concentre sur l'identification de traits d'effet des espèces associées permettant de caractériser leur dynamique d'accumulation de biomasse. Le troisième chapitre explore la réponse de ces traits d'effet aux filtres de gestion de l'association que sont le choix de la culture associée et l'arrangement spatial. Ils répondent donc aux questions de recherche 2 et 3.

Enfin, le quatrième chapitre présente les résultats de l'expérimentation liés à l'effet précédent des associations sur une culture de blé, apportant des éléments de réponse à la quatrième question de recherche.

Finalement, une discussion générale fait la synthèse des résultats et ouvre la voie à de futurs travaux de recherche.



# Chapitre I : Choix de l'espèce et arrangement spatial dans les associations à base de soja : des leviers qui influencent le rendement et le contrôle des adventices.

Ce chapitre correspond à l'article accepté dans *Field Crops Research* le 21 juillet 2020.

## Species choice and spatial arrangement in soybean-based intercropping: levers that drive yield and weed control.

### Highlights

- The species intercropped with soybean affected soybean production and weed control
- Soybean yield and weed control are related to the associated crop biomass and height
- The higher the soybean production was, the larger the weed biomass was
- The spatial arrangement only affected soybean production, not weed control
- Alternate-row limit the trade-off in sorghum and buckwheat intercrops

### Abstract

Soybean is prone to weed infestations and yield variability. With the proposition of using intercropping to overcome these problems, this study explored the effects of combinations of different associated crop species and spatial arrangements on grain production and weed control.

In a two-year field experiment in western France, soybean was intercropped with buckwheat, lentil, sorghum and sunflower in two spatial arrangements: within-row intercropping and alternate-row intercropping, to investigate their effects on weed control and soybean production.

The results showed that the highest soybean yield occurred in the intercropping with lentil, followed by sorghum and sunflower, and finally buckwheat, but this effect varied by year. The opposite species order was obtained for weed control, revealing a trade-off between soybean production and weed control. We also demonstrated that associated species height was related to soybean yield and weed control. Alternate-row intercropping helped to increase soybean production without compromising weed control for sorghum and buckwheat, which have small height difference with soybean.

Finally, our paper showed that combining associated species choice and spatial arrangement allows farmers to manage the trade-off between soybean yield and weed control.

**Key words:** Intercropping, Cropping systems diversification, Soybean, Spatial pattern

# 1. Introduction

Intercropping - *the growing of two or more crops in the same field for a significant part of their life cycles* (Willey, 1979) - is gaining an increasing interest in Europe. Several studies have demonstrated the multiple benefits of intercropping such as a better weed control and improvement of productivity and yield stability compared to sole crops, especially in low input systems (Lithourgidis et al., 2011; Raseduzzaman and Jensen, 2017). Thus, intercropping could be proposed as a tool to facilitate the introduction of a crop known for its yield variability and low competitive ability against weeds notably when there are few mechanical or chemical solutions available. Legumes are well known for their potential positive impact on crop rotations and their improvement of cropping system sustainability (Nemecek et al., 2008) but are also known for their low competitiveness toward weeds and their high yield variability. Soybean (*Glycine max* (L.) Merr.), producing protein-rich grain, is still rarely cultivated in France (about 154 000 ha in 2018; Agreste, 2020). The development of early cultivars, the global increase in temperatures (Moriondo et al., 2010) and a favourable market for locally produced protein crops (Martin, 2015) are opportunities to increase its production area, even in regions where it has not been cultivated in the past. However, soybean has been shown to have the second most variable yield among the major legume crops of Western Europe (Cernay et al., 2015). In addition, Oerke, (2006) demonstrated that weed competition was the main biotic source of soybean yield losses, before pathogens, animal pests and viruses.

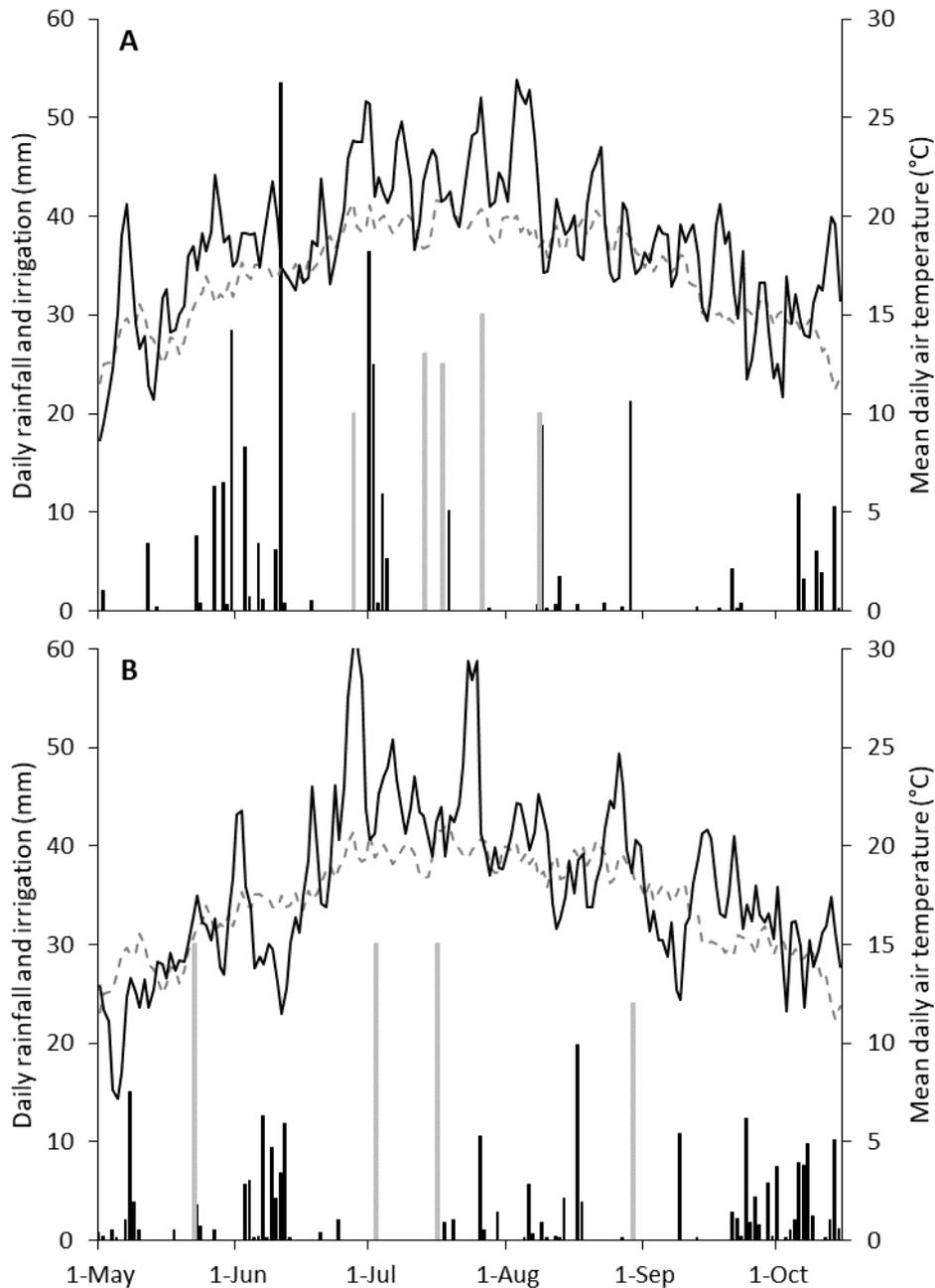
While pea- and faba bean-cereal intercropping have been the subjects of numerous studies, intercropping soybean with another species is an innovative practice that has received little attention in Europe. Moreover, previous studies dealing with cereal-grain legume intercrops often focused on one particular species combination and tried to optimize it (Carton, 2017; Yu et al., 2016, 2015). The originality of our approach is to explore a wide range of associated species, with different competitive abilities, imposing different levels of competition to soybean and weeds. This approach should help better understand how grain yield and weed control can be altered in intercrops depending on the competitive ability of the associated crop. The level of crop biomass and crop height are expected to influence the level of inter-species competition – crop-crop and crop-weeds – and, as a consequence, change soybean yield and weed control obtained. In previous studies on cereal-grain legumes intercrops, the difference in plant height between the two species was usually low and there is a lack of references for intercropped species having very contrasted heights in temperate agricultural conditions.

In addition to the choice of the associated species, other technical levers can influence the level of competition and therefore the expected soybean production and weed control. Some options have been extensively studied, including through meta-analysis for cereal-grain legume intercropping: relative density and relative sowing time (Echarte et al., 2011; Yang et al., 2017; Yu et al., 2015) and fertilisation (Gomez and Gurevitch, 1998; Pelzer et al., 2014). Amongst the different spatial arrangements - the way crops are mixed together in intercropping (Andrews and Kassam, 1976) – row intercropping is particularly relevant for mechanised agriculture where farmers may be constrained by available farm machinery for their intercrop management choices. Combining crops within the same row or sowing them one row out of two may affect the competition between crops and has been rarely compared. In addition, no consensus can be drawn from the available literature concerning the effects of within-row and alternate-row intercropping on productivity and weed control (Chapagain and Riseman, 2014; Kermah et al., 2017; Martin and Snaydon, 1982). Given the diversity of species used in these studies, we argue that there might be an interaction between species and spatial arrangement. Hence, using a diversity of crops in

both spatial arrangements should clarify the effect of spatial arrangement on intercrops performances when varying the level of competition.

The objective of this work was to study soybean grain production, associated crop yield and weed control obtained from soybean-based intercropping as affected by species choice, spatial arrangement and their combination through field experiments carried out in western France in 2018 and 2019.

## 2. Materials & Methods



**Figure 1.1: Mean daily air temperature and daily rainfall recorded in 2018 (A) and 2019 (B) in Brain-sur-l'Authion, France (47°28'N, 0°23'W).** Black bars correspond to rainfall; grey ones to irrigation. Black continuous line represents the mean daily temperature for the cropping season and the grey dashed line, the mean daily air temperature over a ten-years period, from 2008 to 2017.

## 2.1. Site and soil

The experiments were carried out in 2018 and 2019 in Brain-sur-l'Authion, France (47°28'N, 0°23'W). Over ten years (2008 to 2017), the mean annual rainfall was 660 mm on the experimental site, and the mean annual air temperature was 12°C. The air temperature, rainfall and irrigation recorded during the time of the experiments are shown in Figure 1.1. In 2018, the second half of May and June were particularly humid and warm compared to the normal. In 2019, late May and early June were cooler than in 2018, and early June temperatures were below normal. We thus have experienced contrasted early growth conditions. In both years, July was warmer than the 10-year average.

Two different fields were used for the experiments, one per year. In both fields, the soil was at least 90 cm deep. The topsoil (0-30 cm) of the field used in 2018 was a sandy loam with 7.7% clay, 18.3% silt, 24.9% fine sand and 49.1% coarse sand. The organic matter content was 1.2%, and the pH of the soil in water was 7.3. In 2019, the soil texture was also sandy loam, with 16.9% clay, 21.5% silt, 24% fine sand and 37.6% coarse sand. There was 1.9% organic matter, and the pH of the soil in water was 7.9. Soil mineral nitrogen content in the 0-90 cm soil layer before sowing was 84 kg ha<sup>-1</sup> in 2018 and 94 kg ha<sup>-1</sup> in 2019. In both years, P, K and Mg were present in the soil with values above the locally recommended thresholds of fertilisation for these elements. The preceding crop was a spring barley in 2018 and winter wheat in 2019. In both fields, a mustard-faba bean cover crop was sown in July after the harvest of the preceding crop and mechanically destroyed in March before soil preparation.

## 2.2. Experimental design

Soybean cv. Sirelia, a very early maturing cultivar (maturity group 000; recommended for the local pedoclimatic conditions) with an indeterminate growth habit, was chosen to be intercropped with four crops. The four intercrop species were selected from different families for their differences in morphology and competitive ability (amount of biomass produced, height, growth habit) and nitrogen fixation capacity, in order to obtain different levels of competition. The ability to complete their cropping cycle at the same time as soybean was also a major criterion for cultivar choice. These crops were buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench cv. Harpe), lentil (*Lens culinaris* Medik. cv. Rosana), grain sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench cv. RGT Iggloo) and sunflower (*Helianthus annuus* L. cv. SY Valeo). These four crops will hereafter be referred to as "associated crops".

All five crops were grown as sole crops, and soybean was intercropped with each of the four associated crops in two spatial arrangements: mixed within-row, where both crops were randomly sown within the same row (i.e.: there was no specific pattern between plants within the rows), and in alternate-row, with each crop being sown in every other row. The intercropping systems were designed following the replacement principle, with 50% of the sole soybean crop density replaced with 50% of the sole associated crop density.

The seeding rates for the sole crops were based on the densities recommended by local agricultural institutes to farmers. The sole crop seeding densities were 68, 168, 350, 42 and 7.2 seeds m<sup>-2</sup> for soybean, buckwheat, lentil, sorghum and sunflower, respectively. The soybean seeds were inoculated with *Bradyrhizobium japonicum* (strain G49; Force 48 Inoculum Soja NPPL®, Euralis Semences). Due to the regular presence of leguminous crops in the fields used for the study, decision was made not to inoculate lentil. Later on, nodule presence was confirmed for soybean and lentil.

Before sowing, the soil of the experimental fields was tilled to completely destroy the cover crop and get rid of any weed present in the field. On May 16<sup>th</sup> 2018 and May 15<sup>th</sup> 2019, the five sole crops, the eight intercrops and a bare soil treatment were sown in a randomized complete block design with 4 replicates in each year. The bare soil treatment received exactly the same mechanical treatment as the other ones; the seed-drill went through "bare soil" plots, without seeds. The plots were 18.0 m long by 1.44 m wide, with four rows sown 36 cm apart. A north-south row orientation was maintained for both years. The crops were managed without fertilizers, fungicides, insecticides nor chemical or mechanical weed control, except for the seed treatments present on sunflower and sorghum seeds. Irrigation was provided for all treatments at once when needed, based on visual observation of the state of the crops, mainly soybean, and soil (Figure 1.1).

### 2.3. Measurements and analysis

Soybean, associated crop and weed above-ground biomass samples were taken in every plot at soybean flowering (R1; Fehr and Caviness, 1977) and soybean maturity (R8) from the two central rows and from inter-rows over one meter long (1 m x 0.72 m). In 2018, R1 occurred on July 4<sup>th</sup> and R8 occurred on September 19<sup>th</sup>. In 2019, R1 occurred on July 8<sup>th</sup> and R8 on September 25<sup>th</sup>. All samples were dried at 70°C for 48 hours before weighing. At soybean maturity, crop samples were threshed using a stationary thresher (Type 350C-S.R.C. sas, Mayet, France) before drying. The soybean grain samples were ground down to 120 µm (universal cutting mill "Pulverisette 19"; variable-speed rotor mill "Pulverisette 14"-Fritsch, Idar-Oberstein, Germany) and then analysed through isotope ratio mass spectrometry for their total N content.

At soybean flowering, the names of the main weeds present in the field were recorded, based on a rapid visual assessment of plant number and size. Also, crop height was recorded for five randomly chosen plants of each crop species per plot. Height was measured as the longest distance from the soil to the highest standing part of the plant, meaning that prostrated plants would not be straightened up before measurement.

### 2.4. Calculations and statistical analysis

The soybean seed protein content was calculated by multiplying the soybean grain nitrogen content by 5.5, a conversion factor suggested by Mariotti et al. (2008).

Statistical analysis were conducted on crop yields, crop biomasses at flowering and weed biomasses at flowering and harvest using linear mixed models with the lme4 package in R software (Bates et al., 2015; R Core Team, 2019). For each year separately, we used the following linear mixed model:

$$y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \alpha\beta_{ij} + B_k + \epsilon_{ijk}$$

where  $\mu$  is the intercept,  $\alpha_i$ , the main effect of the  $i^{\text{th}}$  associated crop species and  $\beta_j$ , the main effect of the  $j^{\text{th}}$  spatial arrangement and  $\alpha\beta_{ij}$ , the associated crop species by spatial arrangement interaction, which are all fixed factors.  $B_k$  correspond to the  $k^{\text{th}}$  block, the random factor and  $\epsilon_{ijk}$  is the residual error of  $y_{ijk}$ .  $\epsilon_{ijk}$  and  $B_k$  are assumed to be independent from each other and normally distributed around 0 with unknown variance parameters.

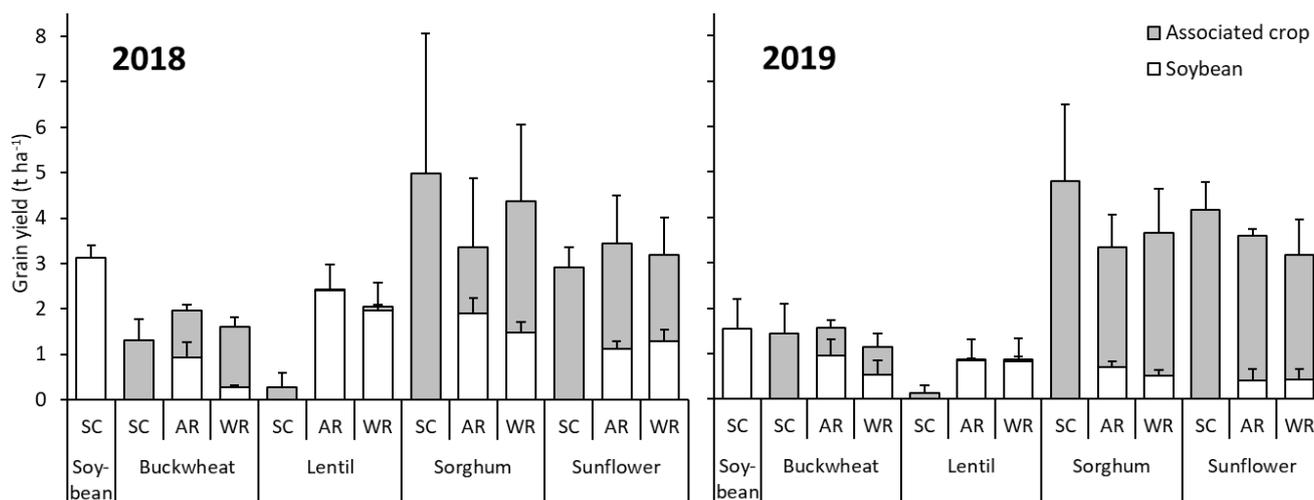
ANOVA was performed on the fixed part of the model to determine the significance of each factor and their interaction. To deal with the few missing data points, Type II sum of squares was used for the ANOVA (Langsrud, 2003).

To check the model assumptions, the residuals were tested for normality with the Shapiro test and for homoscedasticity through the Bartlett test. When the assumptions were not met, transformation using the Box-Cox procedure was performed (Box and Cox, 1964). In the situations where homoscedasticity and normality of the residuals were not met after the Box & Cox transformation, Kruskal-Wallis test was used. Post hoc comparison of the different factors was performed with Tukey's HSD.

To go beyond species and spatial arrangement effects and to investigate mechanisms responsible for the grain production and weed control variations, relationships between soybean yield and weed biomass as response variable and crop characteristics (crop above-ground biomass, associated crop proportion in the mixture) as explanatory variables were tested using a simple linear mixed model. For all models, the explanatory variable was the fixed part of the model and Block was the random part. Relationships were investigated within experimental years considering all measured intercropping treatments and repetitions. The response variables were tested without transformation and log transformed. The residuals were inspected to assess the normality and heteroscedasticity of their distribution. The marginal  $R^2$  of the model, representing the variance explained by the fixed part of the model, was calculated using the `r.squaredGLMM` function based on Nakagawa et al. (2017). The model with the highest marginal  $R^2$  was selected.

To compare the grain production and weed control obtained from intercropping to those obtained from the sole soybean crop, three indices were calculated: the soybean production, the weed control and the associated crop production indices. Following the recommendations of Jensen et al. (2020), all indices were calculated, for a given year, from the average of the values obtained from the four blocks. Thus, soybean production index was obtained by dividing the averaged soybean yield in a given intercrop by the average yield of soybean in the sole crop. Similarly, weed control index was calculated as 1 minus the averaged above-ground weed biomass at harvest in a given intercrop divided by the averaged weed biomass at harvest in the soybean sole crop. The associated crop production index was, for a given associated crop, the ratio of its averaged yield in a given intercrop to its averaged yield in the corresponding sole crop. Thus, whether it is for crop yields or weed control, the higher the indices, the better the situation.

### 3. Results



**Figure 1.2: Grain yields of soybean, buckwheat, lentil, sorghum and sunflower in sole crops (SC) and intercropping in two spatial arrangements: alternate-row intercropping (AR) and within-row intercropping (WR).** In the cumulated histograms, error bars represent the standard deviation.

#### 3.1. Soybean productivity

The soybean sole crop yielded  $3.12 \text{ t ha}^{-1}$  in 2018 and  $1.56 \text{ t ha}^{-1}$  in 2019 (Figure 1.2). In the intercropping treatments, the soybean yield ranged from  $0.26$  to  $2.40 \text{ t ha}^{-1}$  in 2018 and from  $0.40$  to  $0.95 \text{ t ha}^{-1}$  in 2019. The choice of the associated crop species significantly affected soybean yield in both years (Table 1.1). Soybean yield was the highest with lentil in both years and the lowest with buckwheat in 2018 and sunflower in 2019. Spatial arrangement also had an effect on soybean yield, but this effect was significant only in 2018 (Table 1.1). Alternate-row intercropping increased soybean yield by 31% compared to that in within-row intercropping in 2018.

**Table 1.1: Species and spatial arrangement effects on soybean yield within intercropping treatments.** Significance levels are: \*  $<0.05$ , \*\*  $<0.01$  and \*\*\*  $<0.001$ . Different letters amongst species or spatial arrangements indicate significant differences with Tukey-HSD ( $p < 0.05$ ).

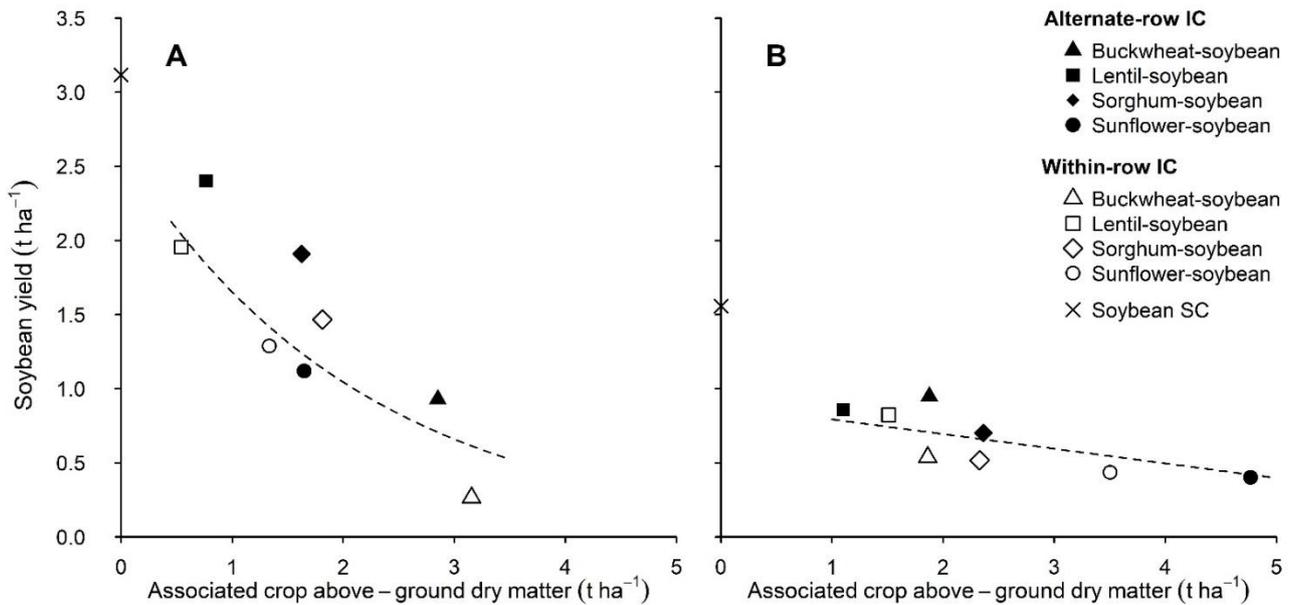
	Soybean yield ( $\text{t ha}^{-1}$ )	
	2018	2019
<b>Species significance</b>	$<0.001$ ***	0.028 *
Lentil-soybean	2.18 <b>a</b>	0.84 <b>a</b>
Sorghum-soybean	1.69 <b>ab</b>	0.61 <b>ab</b>
Sunflower-soybean	1.22 <b>b</b>	0.42 <b>b</b>
Buckwheat-soybean	0.6 <b>c</b>	0.74 <b>ab</b>
<b>Spatial arrangement significance</b>	0.010 *	0.128
Alternate-row	1.62 <b>a</b>	0.73
Within-row	1.24 <b>b</b>	0.58
<b>Interaction significance</b>	0.211	0.378

Soybean yield decreased with the increase in associated crop above-ground dry matter measured at soybean flowering (Figure 1.3). The relationship linking soybean yield to the associated crop biomass explained more variance in 2018 than in 2019 (Figure 1.3). Buckwheat in 2018 and sunflower in 2019 had the highest crop biomass (Table 1.2) and entailed the higher yield reduction. As early as flowering, soybean biomass was affected by buckwheat growth in within-row intercropping in 2018 (Table 1.2). In both years, lentil produced the smallest amount of biomass at soybean flowering and displayed the highest soybean yield.

The protein content of soybean seeds was high and rather stable, on average 40.9 ( $\pm 2.3$ ) % in 2018 and 34.6 ( $\pm 3.4$ ) % in 2019. Neither the intercropped species nor the spatial arrangement had a significant impact on soybean protein content. As a consequence, the total protein production was closely related to the soybean yield.

**Table 1.2: Soybean, associated crop and weed biomasses at soybean flowering.** Mean and standard deviation (in brackets) values are presented. SC stands for sole crop, AR for alternate-row and WR for within-row. Significance levels are shown for each factor and their interaction: N.S. stands for non-significant ( $\alpha > 0.05$ ). Small bold letters distinguish treatments which are significantly different according to Tukey's HSD and capital bold letters identify species with significant differences according to Tukey's HSD. † Non-significant according to Kruskal-Wallis test.

		2018							
		Soybean (t ha <sup>-1</sup> )		Associated crop (t ha <sup>-1</sup> )				Weeds (t ha <sup>-1</sup> )	
Soybean	SC	2.497	(0.42)					0.597	(0.33)
Buckwheat-soybean	AR	1.039	(0.17)	<b>ab</b>	2.850	(0.63)	<b>A</b>	0.307	(0.07)
	WR	0.417	(0.21)	<b>b</b>	3.154	(0.99)		0.330	(0.24)
Lentil-soybean	AR	1.452	(0.19)	<b>a</b>	0.765	(0.18)	<b>C</b>	0.687	(0.21)
	WR	1.395	(0.35)	<b>a</b>	0.540	(0.14)		0.561	(0.28)
Sorghum-soybean	AR	1.153	(0.39)	<b>a</b>	1.625	(0.65)	<b>B</b>	0.525	(0.21)
	WR	1.441	(0.42)	<b>a</b>	1.812	(0.46)		0.417	(0.10)
Sunflower-soybean	AR	1.142	(0.27)	<b>ab</b>	1.647	(0.95)	<b>BC</b>	0.595	(0.54)
	WR	1.560	(0.32)	<b>a</b>	1.333	(0.28)		0.545	(0.27)
<b>Species</b>		< 0.001		< 0.001				N.S.	
<b>Spatial arrangement</b>		N.S.		N.S.				N.S.	
<b>Interaction</b>		0.013		N.S.				N.S.	
		2019							
Soybean	SC	0.995	(0.20)					2.241	(0.99)
Buckwheat-soybean	AR	0.738	(0.16)		1.876	(0.47)	<b>BC</b>	0.740	(0.51)
	WR	0.419	(0.10)		1.861	(0.99)		0.929	(0.94)
Lentil-soybean	AR	0.690	(0.25)		1.100	(0.16)	<b>C</b>	1.067	(0.42)
	WR	0.582	(0.18)		1.509	(0.83)		0.905	(0.25)
Sorghum-soybean	AR	0.612	(0.10)		2.36	(0.43)	<b>B</b>	0.898	(0.36)
	WR	0.678	(0.03)		2.328	(0.53)		1.026	(0.34)
Sunflower-soybean	AR	0.508	(0.17)		4.767	(0.56)	<b>A</b>	0.510	(0.15)
	WR	0.506	(0.11)		3.503	(0.86)		0.832	(0.32)
<b>Species</b>		N.S.		< 0.001				-	
<b>Spatial arrangement</b>		N.S.		N.S.				-	
<b>Interaction</b>		N.S.		N.S.				N.S.†	



**Figure 1.3: Soybean yield as a response to associated crop dry matter at soybean flowering.** IC stands for intercropping, and SC stands for sole crop. **A** corresponds to 2018 and **B** to 2019. Each symbol corresponds to the averaged values of each treatment. The dashed lines represent the regressions fitted with all intercropping measurements. The soybean sole crop was not included in the regression calculation. In 2018,  $\log(Y) = -0.459 * X + 0.962$  ( $R^2 = 0.443$ ;  $p$ -value  $< 0.001$ ); in 2019,  $Y = -0.099 * X + 0.892$  ( $R^2 = 0.122$ ;  $p$ -value = 0.023).

### 3.2. Weed biomass

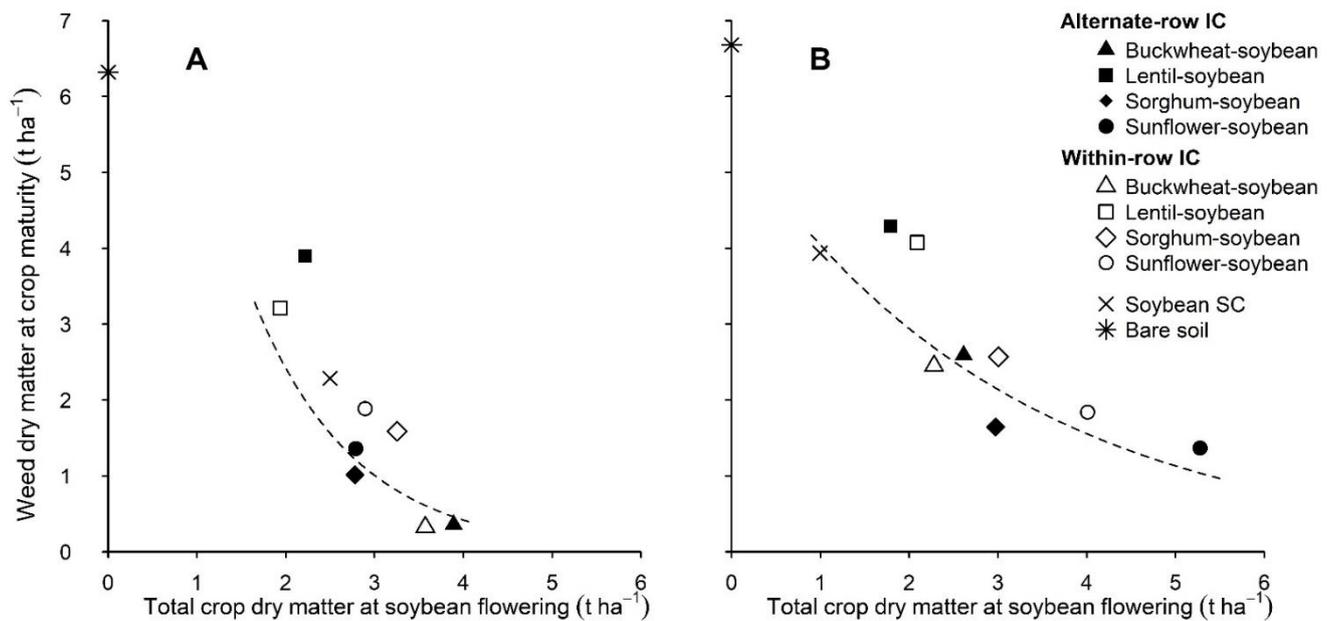
At crop maturity, the weed potential measured on bare soil was similar in both years, with values of 6.32 and 6.68  $t\ ha^{-1}$  in 2018 and 2019, respectively. The main weed species occurring in both years were lamb's quarters (*Chenopodium album* L.) and lady's thumb (*Polygonum persicaria* L.). The weed biomass in the soybean sole crop reached 2.29  $t\ ha^{-1}$  in 2018 and 3.94  $t\ ha^{-1}$  in 2019. In the intercropping treatments, weed biomass varied greatly by treatment from 0.32 to 3.90  $t\ ha^{-1}$  in 2018 and from 1.37 to 4.29  $t\ ha^{-1}$  in 2019.

**Table 1.3: Species and spatial arrangement effects on weed dry matter at crop maturity within intercropping treatments.** Significance levels are: \*  $< 0.05$ , \*\*  $< 0.01$  and \*\*\*  $< 0.001$ . Different letters amongst species or spatial arrangements indicate significant differences with Tukey-HSD ( $p < 0.05$ ).

	Weed dry matter ( $t\ ha^{-1}$ )	
	2018	2019
<b>Species significance</b>	$< 0.001$ ***	$< 0.001$ ***
Lentil-soybean	3.55 <b>a</b>	4.18 <b>a</b>
Sorghum-soybean	1.3 <b>b</b>	2.11 <b>b</b>
Sunflower-soybean	1.66 <b>b</b>	1.6 <b>b</b>
Buckwheat-soybean	0.34 <b>c</b>	2.52 <b>b</b>
<b>Spatial arrangement significance</b>	0.419	0.516
Alternate-row	1.68	2.47
Within-row	1.75	2.73
<b>Interaction significance</b>	0.080	0.705

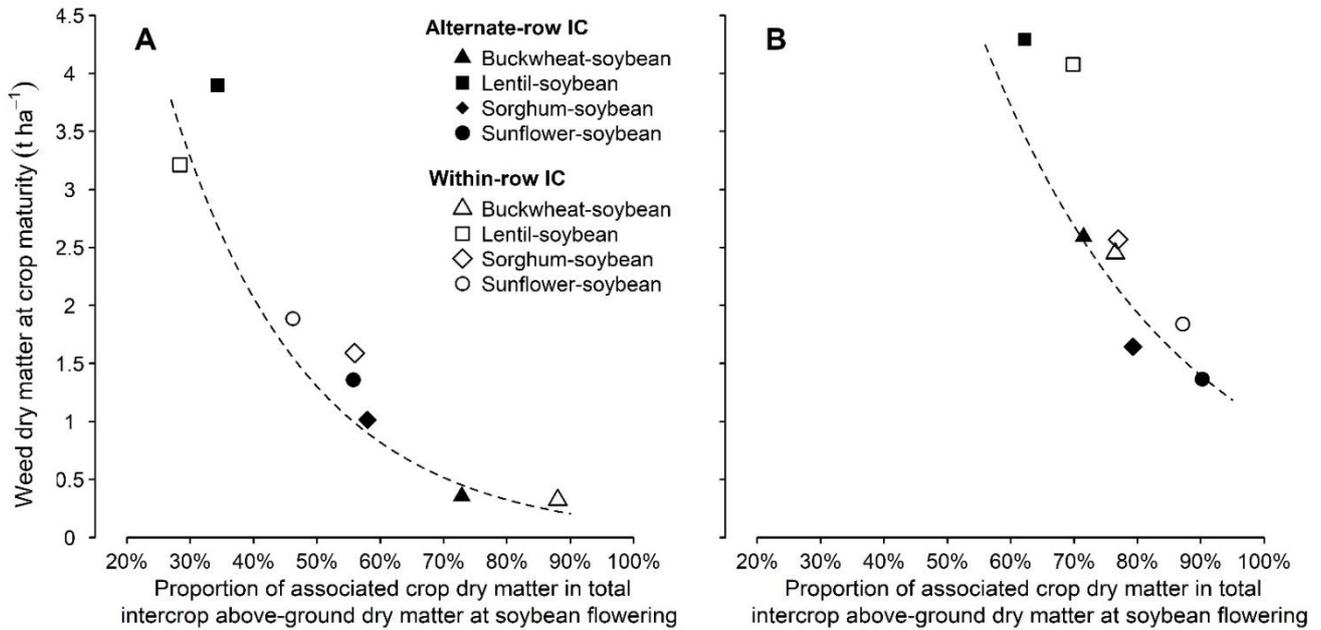
The choice of the species intercropped with soybean had an effect on weed biomass measured at crop harvest in the intercropping treatments which was significant both years (Table 1.3). The lentil-soybean intercrop had a significantly higher weed biomass in both years than the other intercropping treatments. Sorghum and sunflower intercropped with soybean had comparable weed control abilities, while buckwheat significantly lowered weed biomass in 2018 compared to the other crops, but this was not the case in 2019. Spatial arrangement had no significant effect on weed biomass at harvest (Table 1.3).

At soybean flowering, no significant effects of species, spatial arrangement, nor their interactions were found on the weed biomass (Table 1.2). The effect of associated species occurred after flowering.



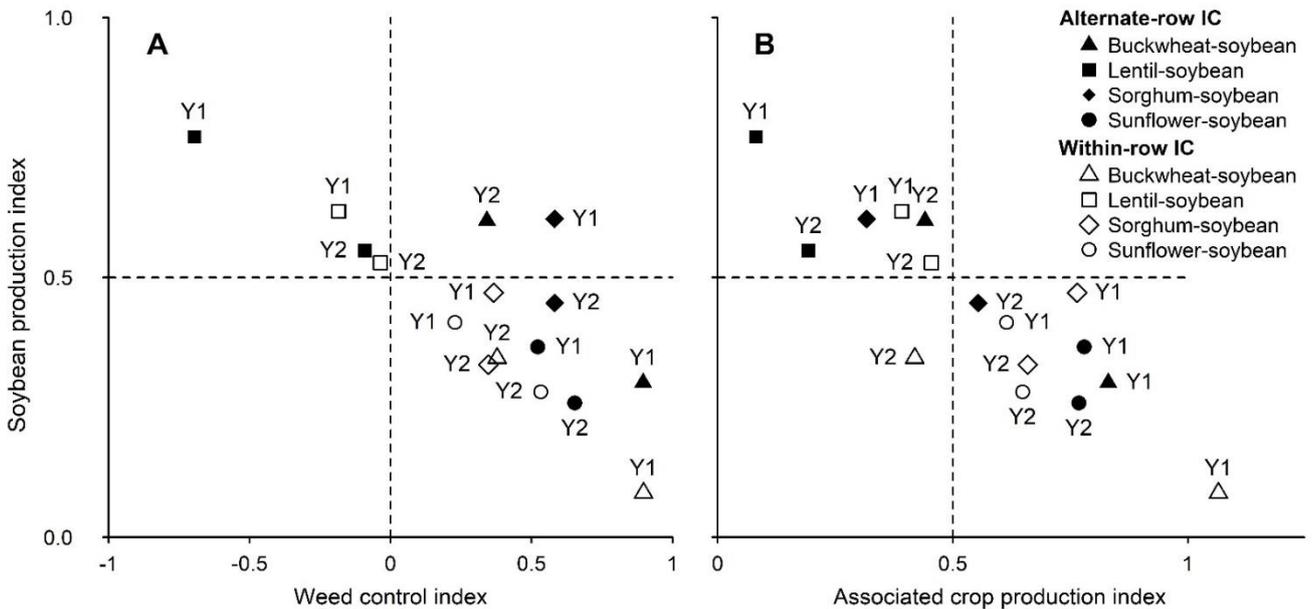
**Figure 1.4: Weed dry matter at as a response to total crop dry matter at soybean flowering.** Total crop dry matter corresponds to above-ground dry matter of soybean summed with the associated crop above-ground dry matter in intercropping treatments or to soybean above-ground dry matter for sole soybean crop. IC stands for intercropping and SC for sole crop. **A** corresponds to 2018 and **B** to 2019. Each symbol corresponds to the averaged values of each treatment. The dashed lines represent the regressions fitted with all intercropping measurements. Soybean sole crop was included for the regression calculation but not bare soil. In 2018,  $\log(Y) = -0.877 * X + 2.637$  ( $R^2 = 0.411$ ;  $p$ -value < 0.001) and in 2019,  $\log(Y) = -0.318 * X + 1.716$  ( $R^2 = 0.359$ ;  $p$ -value < 0.001).

Overall, weed dry matter decreased with the increasing accumulation of dry matter by crops measured at soybean flowering (Figure 1.4). Low crop biomass (about 2 t ha<sup>-1</sup>) was associated with a low competitive ability of lentil-soybean intercropping in both years. The other intercropping combinations had higher weed control ability due to their higher crop biomass. The buckwheat-soybean intercrops produced less total biomass in 2019 than in 2018, 4.89 and 3.73 t ha<sup>-1</sup> respectively, while the sunflower-soybean intercrops showed the opposite trend with an average of 2.84 t ha<sup>-1</sup> in 2018 and 4.64 t ha<sup>-1</sup> in 2019. Thus, the level of weed control for a given intercropping treatment differed between years based on the level of crop biomass. In addition, the weed biomass decreased as the associated crop dry matter proportion in the total crop biomass at soybean flowering increased (Figure 1.5). In 2018, the associated crop dry matter proportion varied from 28% to 88% in lentil-soybean within-row and buckwheat-soybean within-row, respectively. In 2019, the range was smaller, from 62% in lentil-soybean alternate-row intercrop to 90% in sunflower-soybean alternate-row intercrop.



**Figure 1.5: Response of weed dry matter at crop maturity to associated crop dry matter proportion of the total intercropped dry matter at soybean flowering.** IC stands for intercropping. **A** corresponds to 2018 and **B** to 2019. Each symbol corresponds to the averaged values of each treatment. The dashed lines represent the regressions fitted for all intercropping measurements. In 2018,  $\log(Y) = -4.619 * X + 2.574$  ( $R^2 = 0.591$ ;  $p$ -value  $< 0.001$ ); in 2019,  $\log(Y) = -3.270 * X + 3.276$  ( $R^2 = 0.254$ ;  $p$ -value = 0.003).

### 3.3. Trade-off between soybean production and weed control



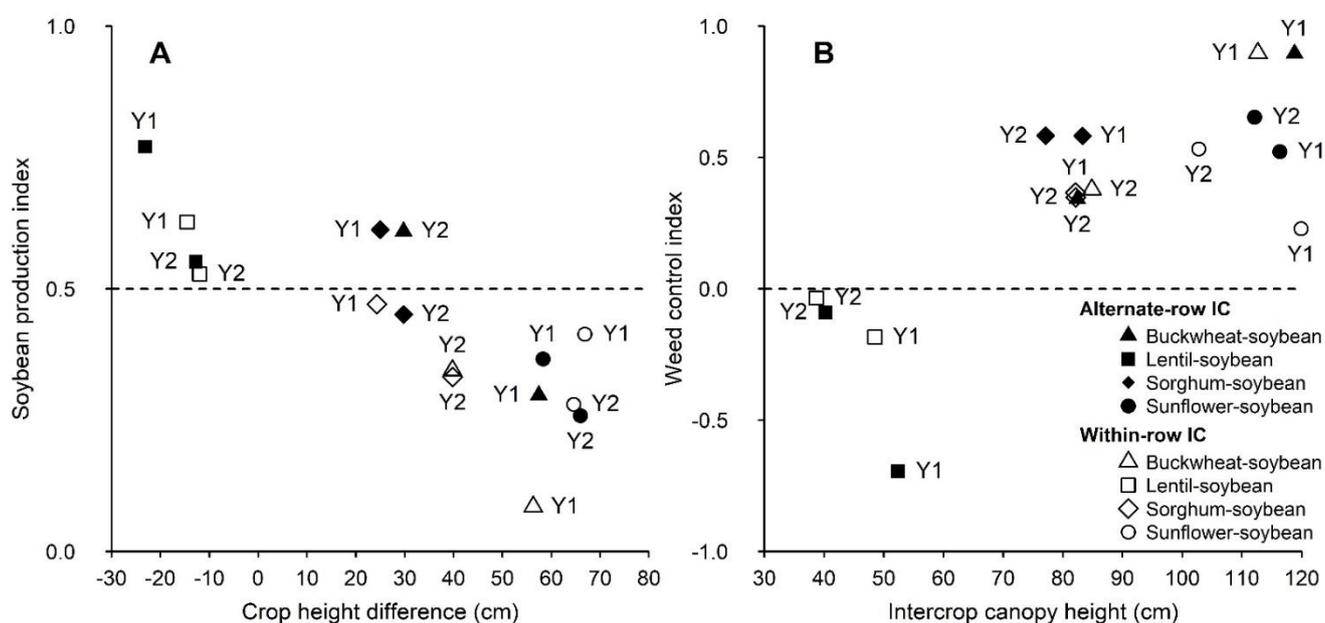
**Figure 1.6: Soybean production of intercropping treatments in relation to weed control (A) and to the associated crop productivity (B).** The soybean production index value was obtained as the ratio of the soybean yield in a given intercropping treatment to the soybean yield in the sole crop. The weed control index value is 1 minus the ratio of final weed biomass within a given intercropping treatment divided by that in soybean sole crop. Associated crop production index corresponds to the yield of the associated crop in a given intercropping divided by the yield of the corresponding sole crop. Each symbol corresponds to the averaged values of each treatment. IC stands for intercropping, AR for alternate-row intercropping and WR for within-row intercropping. Points labelled Y1 correspond to 2018 and Y2 to 2019.

When considering within-row intercropping, soybean production appeared to be related to weed control (Figure 1.6-A). Specifically, the higher the level of weed control, the stronger the reduction of soybean grain yield. However, in the case of alternate-row intercropping, two situations were observed. On the one hand, sunflower-soybean alternate-row and lentil-soybean alternate-row followed approximately the same trend as within-row intercropping. On the other hand, alternate-row sorghum-soybean and alternate-row buckwheat-soybean had higher soybean production indices than their respective within-row intercropping treatments, with similar weed control indices (Figure 1.6-A).

As shown in Figure 1.2, associated crops production was different between species. In intercrops, the associated crop yielded, on average, 0.04 t ha<sup>-1</sup> for lentil, 0.90 t ha<sup>-1</sup> for buckwheat, 2.54 t ha<sup>-1</sup> for sorghum and 2.56 t ha<sup>-1</sup> for sunflower. Statistical comparison of associated crop yields did not reveal interaction between spatial arrangement and species both years. Spatial arrangement had a significant effect in 2018 only, with the associated crops producing in within-row intercropping an average of 38% more than in alternate-row intercropping.

Associated crop production index ranged from 0.08 to 1.07 in 2018 and from 0.19 to 0.77 in 2018 (Figure 1.6-B). The treatments with a high reduction in the soybean grain production index had high associated crop production index. Thus, as weed control increased in the intercropping treatments, soybean grain production decreased, but the associated crop production index increased.

### 3.4. Crop height in relation to soybean productivity and weed control



**Figure 1.7: Soybean production in relation to crop height difference within intercrops (A) and weed control in relation to intercrop canopy height (B).** The soybean production index value was obtained as the ratio of the soybean yield in a given intercropping treatment to the soybean yield in the sole crop. The weed control index value is 1 minus the ratio of final weed biomass within a given intercropping treatment divided by that in soybean sole crop. Height difference was calculated the following way: Associated crop height - Soybean height. Each symbol corresponds to the averaged values of each treatment. IC stands for intercropping, AR for alternate-row intercropping and WR for within-row intercropping. Points labelled Y1 correspond to 2018 and Y2 to 2019.

Crop heights at soybean flowering averaged over all treatments were 55 ( $\pm 5$ ) and 43 ( $\pm 7$ ) cm for soybean, 117 ( $\pm 10$ ) and 85 ( $\pm 11$ ) cm for buckwheat, 31 ( $\pm 3$ ) and 28 ( $\pm 3$ ) cm for lentil, 83 ( $\pm 5$ ) and 80 ( $\pm 4$ ) cm for sorghum

and 119 ( $\pm 7$ ) and 106 ( $\pm 7$ ) cm for sunflower in 2018 and 2019, respectively. As shown in Figure 1.7-A, lentil was thus the only crop smaller than soybean, the other ones were on the contrary taller, up to 67 cm for sunflower. We found significant ( $p$ -value  $< 0.001$  in 2018 and  $p$ -value  $< 0.01$  in 2019) negative correlation between soybean production index and the height difference between the associated crop (Figure 1.7-A) while weed control index increased as maximum canopy height increased (Figure 1.7-B).

## 4. Discussion

Our study highlighted that soybean yield and weed suppression depended on management options. The choice of the intercropped species and the spatial arrangement are key levers for influencing the level of competition between species and, consequently, grain production and weed control. Thanks to the range of contrasted species studied, we observed a strong negative correlation between soybean yield and weed suppression. A key result is that the trade-off between soybean production and weed control can be, in some situations, managed through spatial arrangement. Also, it appears that the level of biomass and height of the associated species influenced soybean production and weed control.

### 4.1. Weed control

Weed control by intercropping depends on the total biomass of the mixture. Our results showed that a high total intercrop biomass in the first part of the crop cycle (up to soybean flowering) was associated with a low final weed biomass. A fast growth in early stages is often considered as a strong advantage in weed-crop competition but such correlations have been mainly investigated in sole crops (e.g. Pérez et al., 2006), in intercrops with companion crops (Hiltbrunner et al., 2007; Lorin et al., 2015) or in studies dealing with cover crops (Finney et al., 2016; MacLaren et al., 2019). The use of highly contrasted species allowed us to cover a wide range of crop biomass and demonstrate its effect on weed control. Another result is that the level of biomass accumulation by the associated species appears crucial; indeed, weed biomass was negatively strongly correlated to the percentage of the associated crop in total intercrop biomass, which is in line with previous studies including cover crops (MacLaren et al., 2019).

Among the studied species, buckwheat was the most competitive species in relation to a fast early growth ; this species is known for its high ability to compete early for growth resources (Falquet et al., 2015). Lentil, the least competitive against weeds, had a low biomass production and a short canopy. Moreover, due to its ability to fix a great part of its own nitrogen requirements by  $N_2$  fixation, a large amount of soil N was probably available for weeds. Previous studies have demonstrated that the low competitive ability of legumes for soil N contribute to their low competitive ability against weeds (Corre-Hellou et al., 2011).

Canopy height has been shown to be an important factor in plant competition for light (Violle et al., 2009). This crop trait is especially determinant in weed-crop competition when weed community is dominated by tall weed species. Sunflower canopy height, being superior to the two dominant weed species maximum height (Kleyer et al., 2008), gave it a competitive advantage over both *Chenopodium album* and *Polygonum persicaria* while sorghum and buckwheat had this advantage on *Polygonum persicaria* only. Lentil, being shorter than the two dominant weed species could not compete for light with them.

Despite our hypothesis that within-row mixtures would provide a more regular soil shading than alternate-rows of crops, especially for crops with low sowing densities, no effect of spatial arrangement was found on weed control. In fact, regardless of the species, intercrops biomass was not affected by spatial arrangement at soybean flowering, which in turn did not influence weed growth. Hence, weed biomass accumulation was probably more related to the ability of associated species to produce biomass and capture resources all along the cropping cycle than an early change in canopy structure.

## 4.2. Soybean production

We demonstrated that weed growth was affected by the associated crop, and the same was true for soybean. A level of biomass higher than 1.5 t ha<sup>-1</sup> for the associated crop at soybean flowering entailed soybean yields in intercrops below 50% of soybean sole crop yield. Thus, soybean, known to have slow early growth at the beginning of its cropping cycle (Hock et al., 2006; Jannink et al., 2000), was easily outcompeted by an early fast-growing crop such as buckwheat in 2018 and to a lesser extent in 2019, especially in within-row intercropping (Table 1.2). An associated crop with relatively slow early growth will probably be better tolerated by soybean than one with early vigour. Our result showed also that the crops with the largest difference in height with soybean at flowering did impact the most soybean production. Very high differences in heights were obtained in soybean-sunflower intercrop. A large part of light is certainly intercepted by such a dominant species (Geier et al., 1996). Unlike weed control, soybean production was affected by the spatial arrangement. Globally, soybean was more productive in alternate-row. Thus, resource acquisition by soybean might be improved by the spatial separation of soybean from the associated crop. In contrast, the associated crop yield tended to be higher in within-row intercropping, suggesting that soybean was generally less competitive than the associated crop. Like Martin and Snaydon (1982), we argue that the spatial separation of crops reduced the competitive advantage of the most competitive crop in the intercropping system by allocating a given space with corresponding resources to each species, thereby delaying interactions (positive or negative) until one species was able to reach the resource pool of the other.

## 4.3. Interactions between grain productions and weed control

As detailed above, associated crop biomass and height are involved in competition against both weeds and soybeans, thus contributing to weed control but impeding soybean production. This is in line with the trade-off between soybean production and weed control we highlighted. Such trade-offs have not yet been demonstrated through a range of species in intercropping systems except in systems integrating cover crops (Finney et al., 2017). den Hollander et al. (2007) highlighted a trade-off between weed control and leek production in leek intercropped with different clover species. In their study, they linked the reduction in leek biomass to clover species height which was also involved in weed control. In winter oilseed rape-living mulch intercrops, Lorin (2015) also highlighted the importance of the living mulch crop biomass growth rate as a key indicator for the delivery of weed control and grain production.

Nonetheless, our results also revealed that the soybean production could be improved by spatial separation of crops without compromising weed control, for soybean intercropped with sorghum and buckwheat. Thus, spatial arrangement can be a lever to modulate the level of antagonisms between soybean production and weed control.

However, we argue that crop characteristics may play an important part in the success of spatial arrangement implementation. Indeed, for soybean-sorghum and sorghum-buckwheat intercrops, the differences in height were moderate. By contrast, in soybean-sunflower intercrop, the sunflower was much taller than soybean and exhibited a strong and similar competition on soybean whatever the spatial arrangement. These results suggest that response to spatial arrangement is dependent on the level of differences in crop height between species and crop early competitiveness. The analysis of the distance between values of different traits between species and the plasticity of traits in response to crop management options could help to understand performances and trade-offs occurring in intercrops (Damour et al., 2014; Gaba et al., 2015; Malézieux et al., 2009).

There was also an antagonistic relationship between soybean production and associated crop production, as shown by the values of the production indices (Figure 1.6-B). However, this can be seen as positive for farmers because the associated crop can improve the total yield and potentially the income at the field level and provide some sort of production insurance in the case of a low yield from the main crop.

#### **4.4. Soybean intercropping management for grain production and weed control**

From our results, some recommendations can be made as regard to intercrops design. For weed control, overall intercrop biomass should be maximized and canopy height should be as high as possible. Hence, an additive design should be favoured (e.g. Gomez and Gurevitch, 1998). Soybean, should be favoured by being separated in space (alternate-row) from a more competitive associated crop, ideally being the tallest crop of the mix and could be fostered by increasing the soybean density proportion in the mixture. The associated crop should be added in sufficient density if a grain harvest is expected, but less in proportion than soybean to avoid strong competition with it (Bedoussac et al., 2015; Yu et al., 2016). Also, it should be producing as much biomass as possible, with a height inferior or equal to that of soybean. Other levers can be used: inter-row width is expected to delay or increase crop interactions (Elmore and Jackobs, 1984) and sowing soybean first can give a head start to soybean, for higher tolerance to the associated crop competitiveness (Yu et al., 2016). Cultivar choice can also play a role in associated crop tolerance (Hauggaard-Nielsen and Jensen, 2001).

Despite the potential benefits on yield, the intercropping of soybean with another legume crop is not recommended unless chemical weed control can be applied. Further research on intercrops composed of two grain legumes crops should be conducted to use the existing variability among legumes for early growth (Dayoub et al., 2017; Hiltbrunner et al., 2007).

Given that many legumes crops present the same problems than soybean, the results obtained in this study should be rather easily transferred to other crops. However, the difficulties encountered with other intercrops also have to be addressed such as machinery issues for sowing, harvesting and grain sorting.

## **5. Conclusion**

Soybean production and weed control are both driven by the associated crop biomass production and as a consequence are antagonists. Nonetheless, relevant combinations of different management options, amongst which spatial separation of crops in alternate rows and the choice of an associated specie with comparable height, can help modulate these antagonistic relationships and obtain higher soybean yield while maintaining weed

control. The identification of these management options requires further investigation of the competition between different cropping system components in terms of their respective crop traits.

*Dans ce premier chapitre nous avons vu que le choix de l'espèce et de l'arrangement spatial pour les associations à base de soja sont des leviers ayant un impact important sur les performances globales des associations de cultures. En effet l'espèce associée au soja influence fortement la productivité du soja ainsi que la production de biomasse d'adventices. Ces deux services sont liés à la capacité de chaque espèce associée à produire de la biomasse. Plus la culture associée produit de biomasse, meilleur est le contrôle des adventices mais plus forte est la réduction de la production de soja. Cette relation met en exergue le compromis qui existe pour ces associations de cultures entre la productivité du soja et la maîtrise des adventices. Cependant, l'arrangement spatial a été identifié comme un levier technique actionnable pour moduler la compétition entre les espèces dans certaines associations. Ainsi la séparation spatiale du soja vis-à-vis du sarrasin et du sorgho a permis une meilleure croissance du soja sans pour autant compromettre le niveau de contrôle des adventices permis par ces cultures. Enfin, il semble que la hauteur du couvert soit un trait important dans l'obtention du service de régulation des adventices mais aussi pour les performances du soja comme cela a été démontré grâce aux forts contrastes de hauteur des espèces étudiées.*

*La capacité de la plante associée au soja à produire de la biomasse est donc un trait de performance très important pour la compétition vis-à-vis du soja et des adventices. De plus, la hauteur de la plante associée, un trait fonctionnel relié à la stratégie d'interception du rayonnement lumineux, est aussi impliquée dans les niveaux de services obtenus. Par extension, l'identification d'autres traits fonctionnels caractérisant les performances des cultures associées pourrait faciliter la présélection de cultures candidates à l'association avec une culture donnée compte tenu des services attendus.*

*Le chapitre II explore les dynamiques de croissance des différentes composantes de l'association pour mieux comprendre la variabilité des services obtenus et chercher à identifier des traits d'effets de l'espèce associée au soja, qui expliquent les dynamiques de croissance observées.*



## **Chapitre II : Choisir l'espèce associée pertinente pour les associations à base de soja : utilisation de l'approche fonctionnelle pour comprendre les dynamiques de compétition des cultures**

Ce chapitre correspond à un article en préparation pour une soumission au journal *Field Crops Research*.

### **Choosing the right associated crop in soybean-based intercrops: using functional approach to understand crop competitive dynamics**

#### **Abstract**

1. Intercropping can contribute to crop production increase and stabilisation while reducing biotic stresses such as weeds. In soybean-based intercrops, identification and characterisation of the functional traits affecting crop growth dynamics could help in the choice of the right crop for the desired outcome.

2. Soybean, associated crop and weed growth dynamics were characterized in eight soybean-based intercrops differing in associated species (buckwheat, lentil, sorghum and sunflower) and spatial arrangement (alternate-row and within-row mixtures). Leaf traits and plant height were measured for the four associated crops and related to growth dynamics.

3. Growth dynamics of the associated crops were highly contrasted, driving the responses of both weeds and soybean biomass accumulation. Soybean growth parameters were higher in buckwheat-soybean and sorghum-soybean intercrops when crops were separated in alternate-rows. LA (Leaf Area) and maximum height were positively related to final biomasses of the associated crops while SLA (Specific Leaf Area) was negatively related to it.

4. Understanding the growth dynamics that is best suited for the delivery of expected services in the intercrops will facilitate the choice of the species to be intercropped with soybean. Furthermore, thanks to the links existing between traits and growth curves dynamics, this selection can be even easier.

**Keywords** Crop growth dynamics, functional traits, intercropping, soybean

# 1. Introduction

Intercropping is a promising practice to sustainably increase productivity of cropping systems (e.g.: Li et al., 2020; Martin-Guay et al., 2018). Indeed, intercropping can contribute to weed control, pests and diseases mitigation while improving resource use efficiency (Bedoussac et al., 2015; Lithourgidis et al., 2011). Furthermore, it can be a way to overcome problems observed in sole crops, especially for species known for their high yield variability or sensitivity to biotic factors (Cadoux et al., 2015; Raseduzzaman and Jensen, 2017). Nonetheless, to achieve desired outcome of intercropping, its design must be carefully considered.

Different levers such as the choice of the associated crop, crop densities or spatial arrangement can influence biomass accumulation of the different components and the delivery of the expected services. Moreover plant competition is a dynamic process and the single measurement of biomasses outcome fails to describe how competition takes place throughout plant growth (Connolly et al., 1990; Trinder et al., 2013). Thus, a dynamic approach of crop growth is needed to deepen the understanding of competition processes underlying the effect of different levers on performances such as yield and weed suppression. In addition, trait based approaches are increasingly recommended for multifunctional agroecosystem design (Damour et al., 2018; Gaba et al., 2015). Plant functional traits – *any trait which impacts fitness indirectly via its effects on growth, reproduction and survival* (Violle et al., 2007) – are indicators of plant ecological strategies including resource acquisition and conservation, and could be useful to better understand plant competitive abilities and thus, services delivery in intercrops.

First, plant height is widely recognised as a trait indicative of the plant ability to compete for light, as being taller than its neighbour provides a greater access to light and is associated with light extinction down the canopy, reducing light availability for shorter plant competitors (Garnier and Navas, 2012; Violle et al., 2009). Second, leaf functional traits are proxies to resource acquisition and conservation strategies of plants, with specific leaf area (SLA) related to the former and leaf dry matter content (LDMC) to the latter. Low SLA and high LDMC are linked to a slow acquisition and high conservation of resources and associated with slow photosynthetic rates (Wright et al., 2004). Finally, leaf area (LA) is positively correlated to total leaf area of the plant, which is also involved in light interception (Westoby and Wright, 2003).

Previous works have successfully linked plant functional traits to their relative and absolute growth rates, mainly in sole crops. For instance, the positive relation between SLA and relative growth rate (RGR) is well established (e.g. Lambers and Poorter, 2004; Simpson et al., 2020). Plant height, LDMC and SLA were related to plant absolute growth rate for grassland species (Prieto et al., 2017). In a study of cover crop species, Tribouillois et al. (2015b) also found a correlation between leaf area and crop absolute growth rate (AGR), measured as a population level parameter. The interest to use leaf traits and height to understand growth dynamics and their consequences on expected services has never been investigated in annual intercropping systems.

In a previous paper, we investigated the impact of two levers for soybean-based intercrop management: associated species choice and spatial arrangement (Cheriere et al., 2020). We highlighted that regardless

of the identity of the species intercropped with soybean, the biomass accumulated by the associated crop drove the responses of soybean and weeds.

Thus, this work aims at: i) studying the growth dynamics of the three components measured in soybean-based intercrops and improve our understanding of the impact of both associated species choice and spatial arrangement on weed and soybean biomass accumulation and; ii) investigating the links between functional plant traits indicative of crop resource acquisition strategies and the growth curves parameters of the intercropped species.

## 2. Materials & Methods

### 2.1. Site and soil

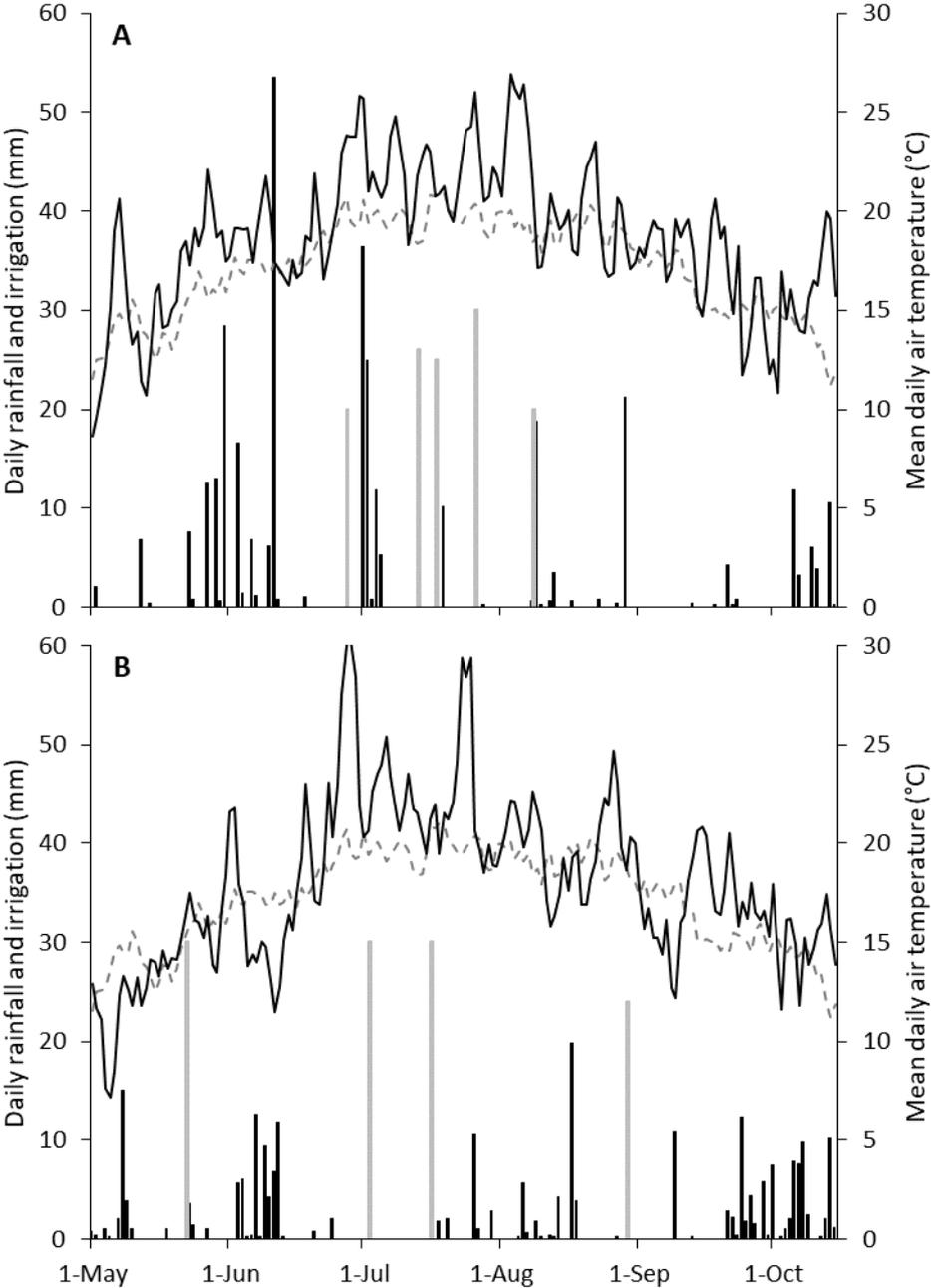
The experiments were carried out in 2018 and 2019 in Brain-sur-l'Authion, France (47°28'N, 0°23'W). Over ten years (2008 to 2017), the mean annual rainfall was 660 mm on the experimental site, and the mean annual air temperature was 12°C. The air temperature, rainfall and irrigation recorded during the time of the experiments are shown in Figure 2.1. In 2018, the second half of May and June were particularly humid and warm compared to the normal. In 2019, late May and early June were cooler than in 2018, and early June temperatures were below normal. We thus have experienced contrasted early growth conditions. In both years, July was warmer than the 10-year average.

Two different fields were used for the experiments, one per year. In both fields, the soil was at least 90 cm deep. The topsoil (0-30 cm) of the field used in 2018 was a sandy loam with 7.7% clay, 18.3% silt, 24.9% fine sand and 49.1% coarse sand. The organic matter content was 1.2%, and the pH of the soil in water was 7.3. In 2019, the soil texture was also sandy loam, with 16.9% clay, 21.5% silt, 24% fine sand and 37.6% coarse sand. There was 1.9% organic matter, and the pH of the soil in water was 7.9. Soil mineral nitrogen content in the 0-90 cm soil layer before sowing was 84 kg ha<sup>-1</sup> in 2018 and 94 kg ha<sup>-1</sup> in 2019. In both years, P, K and Mg were present in the soil with values above the locally recommended thresholds of fertilisation for these elements. The preceding crop were spring barley in 2018 and winter wheat in 2019. In both fields, a mustard-faba bean cover crop was sown in July after the harvest of the preceding crop and mechanically destroyed in March before soil preparation.

### 2.2. Experimental design

Soybean cv. Sirelia, an early maturing cultivar (maturity group 000; recommended for the local pedoclimatic conditions) with an indeterminate growth habit, was chosen to be intercropped with four crops. The four associated crop species were selected from different families for their differences in morphology and with different trait values. The ability to complete their cropping cycle at the same time as soybean was also a major criterion for cultivar choice. These crops were buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench cv. Harpe), lentil (*Lens culinaris* Medik. cv. Rosana), grain sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench cv. RGT Iggloo) and sunflower (*Helianthus annuus* L. cv. SY Valeo).

All five crops were grown as sole crops, and soybean was intercropped with each of the four associated crops in two spatial arrangements: mixed within-row, where both crops were randomly sown within the same row (i.e.: there was no specific pattern between plants within the rows), and in alternate-row, with each crop being sown in every other row. The intercropping systems were designed following the replacement principle, with 50% of the sole soybean crop density replaced with 50% of the sole associated crop density.



**Figure 2.1: Mean daily air temperature and daily rainfall recorded in 2018 (A) and 2019 (B) in Brain-sur-l’Authion, France (47°28’N, 0°23’W).** Black bars correspond to rainfall; grey ones to irrigation. Black continuous lines represent the mean daily temperature for the cropping season and the grey dashed lines, the mean daily air temperature over a ten-years period, from 2008 to 2017.

The seeding rates for the sole crops were based on the densities recommended by local agricultural institutes to farmers. The sole crop seeding densities were 68, 168, 350, 42 and 7.2 seeds m<sup>-2</sup> for soybean, buckwheat, lentil, sorghum and sunflower, respectively. The soybean seeds were inoculated with *Bradyrhizobium japonicum* (strain G49; Force 48 Inoculum Soja NPPL®, Euralis Semences). Due to the regular presence of leguminous crops in the fields used for the study, decision was made not to inoculate lentil. Later on, nodule presence was confirmed for soybean and lentil.

Before sowing, the soil of the experimental fields was tilled to completely destroy the cover crop and get rid of any weed present in the field. On May 16<sup>th</sup> 2018 and May 15<sup>th</sup> 2019, the five sole crops and the eight intercrops were sown in a randomized complete block design with four replicates in each year. The plots were 18.0 m long by 1.44 m wide, with four rows sown 36 cm apart. A north-south row orientation was maintained for both years. The crops were managed without fertilizers, fungicides, insecticides nor chemical or mechanical weed control, except for the seed treatments present on sunflower and sorghum seeds. Irrigation was provided for all treatments at once when needed, based on visual observation of the state of the crops, mainly soybean, and soil (Figure 2.1).

Within each sole crop treatment, a small subplot was kept weed free during the entire growing season, for crop leaf traits measurements.

## 2.3. Measurements

### *Samplings for growth dynamics*

Soybean, associated crop and weed above-ground biomass samples were taken in every intercropping plot throughout the growing season, with five sampling dates corresponding to soybean growth stages V2, V4, R1, R3 and R8 (Fehr and Caviness, 1977) from the two central rows and from inter-rows over one meter long (1 m x 0.72 m). In 2018, sampling dates were June 7<sup>th</sup>, June 19<sup>th</sup>, July 4<sup>th</sup>, July 23<sup>rd</sup> and September 19<sup>th</sup> for V2, V4, R1, R3 and R8, respectively. In 2019, sampling dates were June 14<sup>th</sup>, June 25<sup>th</sup>, July 8<sup>th</sup>, July 23<sup>rd</sup> and September 25<sup>th</sup>. All samples were dried at 70°C for 48 hours before weighing. In 2018, due to water lodging before crop emergence on half of each treatment in one block, biomass samples were only taken in R3 and R8 (traits sampling plots were maintained).

### *Traits measurements*

Four crop traits were measured on the four associated crops grown in sole crop plots. Maximum height of plants ( $H_{max}$ ), reproductive parts included, was recorded on July 22<sup>nd</sup> both years.  $H_{max}$  was recorded for five randomly chosen plants of the associated crop per plot. Height was measured as the longest distance from the soil to the highest standing part of the plant, meaning that prostrated plants would not be straightened up before measurement. Also, lodged lentil plants were not considered for height measurement.

Each year, in each block, five leaves were collected on five different plants, from the weeded plot dedicated to traits measurements. Samples were collected on July 23<sup>rd</sup> and 24<sup>th</sup> 2018 and on July 24<sup>th</sup> and 25<sup>th</sup> 2019. Leaf area (LA), specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC) were measured according to standardized protocols (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). For LA, SLA and LDMC measures, only the leaf lamina was considered, when present, the petiole was removed before weighing for fresh mass.

## 2.4. Growth curve fitting and data analysis

### 2.4.1. Growth curve fitting

For the growth curves fitting, time was expressed as growing degree days (GDD; °C) from sowing time, calculated on base 6°C. We considered a logistic function of the form  $M_t = \frac{K}{1 + e^{r(t_{max} - t)}}$ , where  $M_t$  (t ha<sup>-1</sup>) is the standing biomass at a time  $t$ ,  $K$  (t ha<sup>-1</sup>) the maximal biomass accumulated by the crop stand given the environmental conditions and management,  $r$  (GDD<sup>-1</sup>) the initial relative growth rate ( $dM_t/dt \times 1/M_t$ ) and  $t_{max}$  (GDD) corresponds to the inflection point of the curve, when  $M_t = K/2$  and more interestingly when the instantaneous absolute growth rate reaches its maximum ( $AGR_{max}$ ; t ha<sup>-1</sup> GDD<sup>-1</sup>). It also corresponds to the time of maximum ability of the population to capture growth resources and convert them into biomass.

Growth curve fitting and parameters estimation was done using nonlinear least squares with R software (R Core Team, 2019), following the procedure and scripts provided by Paine et al. (2012). Growth curve fitting for each block was not yielding satisfying results when plotting averaged growth curve parameters to the measured biomass means. This was most probably due to the within block heterogeneity in plant crop growth and the heterogeneity of weeds influence on crops. As a consequence, for each year separately, fitting was performed at the treatment level, rendering statistical comparisons of growth curves parameters impossible.

### 2.4.2. Principal component analysis

Covariation between growth curve parameters of all intercrop components were analysed with a principal component analysis (PCA). These analysis were made in R with the package FactoMineR (Lê et al., 2008). A second PCA was done to evaluate the covariation between associated crop growth curves parameters with the crop traits measured in sole crops.

### 2.4.3. Plant traits comparison

Species traits mean values were compared amongst each other using analysis of variance. This ANOVA was performed on the fixed part of a linear mixed model including the species as fixed part and block for the random part. Each year were treated separately. Model residuals were tested for normality with the Shapiro test and for homoscedasticity through the Bartlett test. When the assumptions were not met, transformation using the Box-Cox procedure was performed (Box and Cox, 1964). In the situations where homoscedasticity and normality of the residuals were not met after the Box & Cox transformation, Kruskal-Wallis test was used. Post hoc comparison of the different factors was performed with Tukey's HSD for ANOVA and through Nemenyi test after a Kruskal-Wallis test.

## 3. Results

### 3.1. Growth dynamics

#### 3.1.1. Associated crop

Associated crop growth dynamics were highly contrasted between species and were, to a moderate extent, affected by spatial arrangement (Figure 2.2).

Maximum biomass of the associated crops ( $K_{AC}$ ) varied 16 folds in 2018 and 10 folds in 2019 between species (Table 2.1 & Figure 2.2). With the exception of buckwheat, species ranking was maintained between 2018 and 2019 in terms of final biomass, with lentil having the lowest  $K_{AC}$  and sunflower the highest. Maximum absolute growth rate ( $AGR_{max-AC}$ ) varied seven folds both years, with buckwheat in 2019 and lentil both years having the lowest values and sunflower within-row intercropping having the largest maximum absolute growth rate both years (Table 2.1 & Figure 2.3).

Thermal time necessary to reach maximum absolute growth rate ( $t_{max-AC}$ ) ranged from 440 to 868 in 2018 and from 285 to 786 GDD in 2019. Species effect was important and their ranking was maintained both years, with lentil having the lowest values, followed by buckwheat and finally, sorghum and sunflower, both having similar values. Finally, both years, the initial relative growth rate of the associated species ( $r_{AC}$ ) varied about four folds, with lentil having the highest values both years. The species with the lowest values changed between years.

Although not very clear, within-row intercropping tended to display higher values for growth parameters compared to alternate-row intercropping.

#### 3.1.2. Soybean

Soybean crop growth differed between 2018 and 2019. The highest maximum biomass ( $K_{Soy}$ ) reached 5.1 t ha<sup>-1</sup> in 2018 and only 1.8 t ha<sup>-1</sup> in 2019. Soybean growth was affected by the associated species and to a moderate extent by spatial arrangement (Table 2.1, Figures 2.2 & 2.3). The differences among treatments were higher in 2018 than in 2019.

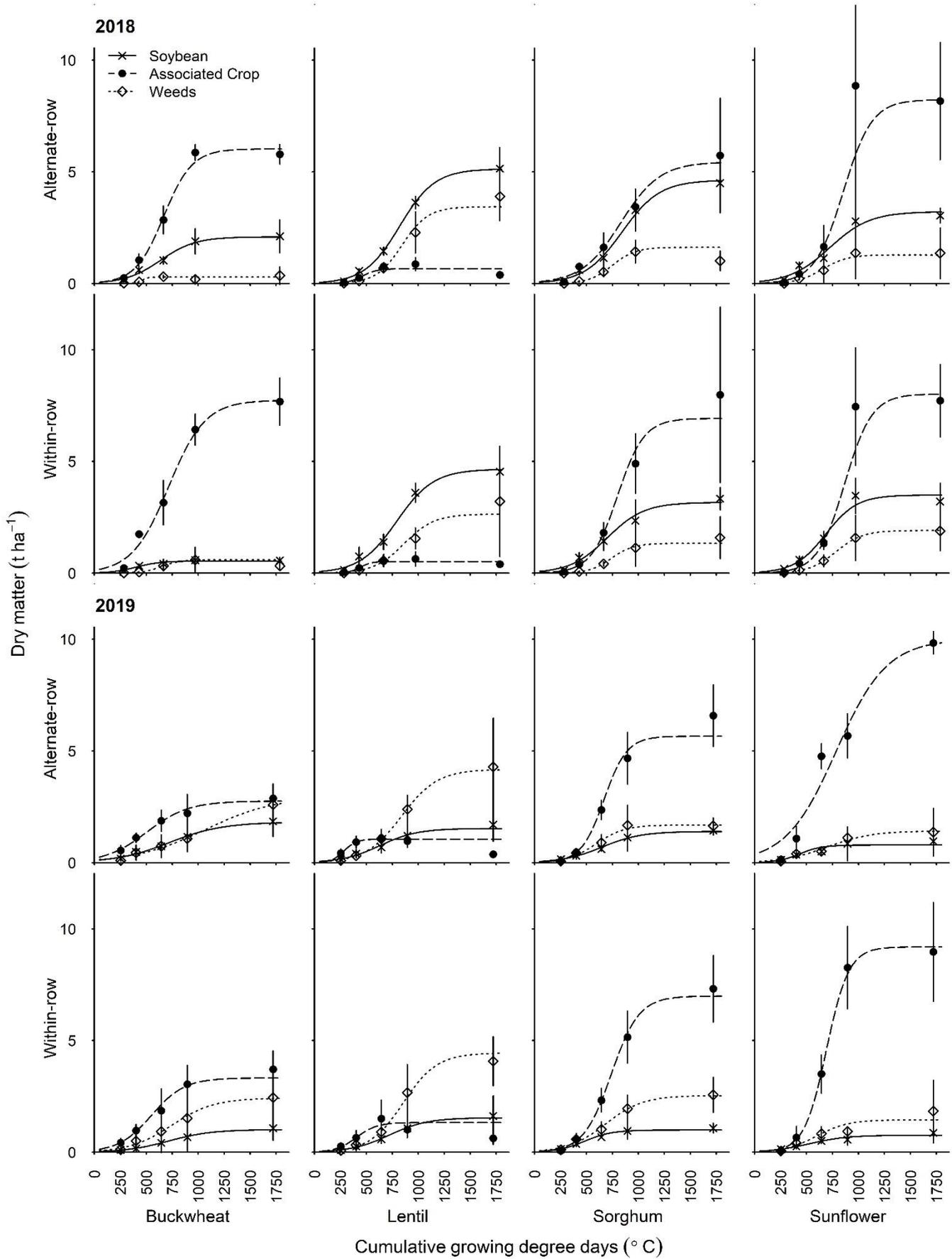
In 2018,  $K_{Soy}$  and  $AGR_{max-Soy}$  varied 10 and six folds respectively, for both parameters, soybean having the highest values when intercropped with lentil and the lowest when intercropped with buckwheat. In 2019,  $K_{Soy}$  and  $AGR_{max-Soy}$  varied about two folds with soybean intercropped with sunflower having the lowest  $K_{Soy}$  and soybean intercropped in alternate-row with buckwheat the highest.

No clear influence of species intercropped with soybean could be highlighted for the initial growth rate. Concerning the time to reach maximal absolute growth rate, soybean intercropped with buckwheat in 2018 and with sunflower in 2019 had the lowest values.

Alternate-row intercrops favoured a faster and higher soybean growth than within-row intercrops in 2018 but this was not clear for 2019. Indeed, in 2018,  $K_{Soy}$  and  $AGR_{max-Soy}$  were higher in alternate-row compared to within-row intercropping except for soybean intercropped with sunflower. Moreover, the time to reach maximum growth rate of soybean ( $t_{max-Soy}$ ) was higher in alternate-row than in within-row intercrops for all combinations.

**Table 2.1: Growth curve parameters of associated crops (AC), soybean (Soy) and weeds; for different intercrops and spatial arrangement (AR: alternate-row, WR: within-row).** GDD: growing degree days ( $^{\circ}\text{C}$ ; base 6),  $r$ : initial relative growth rate,  $AGR_{max}$ : maximum absolute growth rate,  $t_{max}$ : time to reach  $AGR_{max}$ ,  $K$ : final biomass.  $R^2$  indicates the quality of growth curves fitting.

	Intercrop	Spatial arrangement	Associated crop				Soybean					Weeds					
			$r_{AC}$ ( $\times 10^{-3}$ ; GDD $^{-1}$ )	$t_{max-AC}$ (GDD)	$K_{AC}$ (t ha $^{-1}$ )	$AGR_{max-AC}$ ( $\times 10^{-3}$ ; t ha $^{-1}$ GDD $^{-1}$ )	$R^2$	$r_{Soy}$ ( $\times 10^{-3}$ ; GDD $^{-1}$ )	$t_{max-Soy}$ (GDD)	$K_{Soy}$ (t ha $^{-1}$ )	$AGR_{max-Soy}$ ( $\times 10^{-3}$ ; t ha $^{-1}$ GDD $^{-1}$ )	$R^2$	$r_{Weeds}$ ( $\times 10^{-3}$ ; GDD $^{-1}$ )	$t_{max-Weeds}$ (GDD)	$K_{Weeds}$ (t ha $^{-1}$ )	$AGR_{max-Weeds}$ ( $\times 10^{-3}$ ; t ha $^{-1}$ GDD $^{-1}$ )	$R^2$
2018	Lentil-Soybean	AR	14.1	460	0.7	2.3	0.54	5.9	820	5.1	7.6	0.95	8.0	844	3.4	6.9	0.84
		WR	18.4	440	0.5	2.4	0.58	5.6	793	4.6	6.5	0.92	6.9	864	2.6	4.6	0.47
	Buckwheat-Soybean	AR	7.4	668	6.0	11.1	0.97	6.0	638	2.1	3.1	0.77	34.5	461	0.3	2.5	0.31
		WR	5.7	715	7.7	11.0	0.94	8.7	402	0.5	1.2	0.60	11.1	649	0.6	1.7	0.45
	Sorghum-Soybean	AR	5.3	830	5.4	7.2	0.75	5.5	843	4.6	6.4	0.92	8.9	748	1.6	3.6	0.85
		WR	7.9	799	6.9	13.6	0.70	5.6	701	3.2	4.5	0.85	9.5	742	1.3	3.2	0.54
2019	Sunflower-Soybean	AR	7.3	854	8.2	14.9	0.90	5.2	724	3.2	4.2	0.88	8.3	654	1.3	2.7	0.39
		WR	7.7	868	8.0	15.4	0.95	6.6	686	3.5	5.8	0.86	7.7	783	1.9	3.7	0.68
	Lentil-Soybean	AR	16.8	285	1.0	4.4	0.74	5.5	630	1.5	2.1	0.64	5.8	840	4.2	6.0	0.74
		WR	10.1	405	1.3	3.4	0.49	5.5	721	1.5	2.1	0.65	6.1	856	4.4	6.8	0.86
	Buckwheat-Soybean	AR	5.0	508	2.8	3.4	0.75	3.9	724	1.8	1.8	0.76	2.9	1068	3.0	2.2	0.81
		WR	6.3	552	3.3	5.2	0.74	4.8	717	1.0	1.2	0.66	5.0	746	2.4	3.0	0.54
2019	Sorghum-Soybean	AR	9.1	670	5.7	12.9	0.86	5.3	650	1.4	1.9	0.74	7.2	593	1.7	3.1	0.71
		WR	7.5	739	7.0	13.1	0.93	7.6	483	1.0	1.9	0.77	5.6	685	2.5	3.5	0.81
	Sunflower-Soybean	AR	4.1	786	10.0	10.3	0.92	9.3	433	0.8	1.8	0.32	4.7	703	1.4	1.7	0.52
		WR	9.3	692	9.2	21.4	0.91	5.5	527	0.8	1.0	0.54	6.5	597	1.5	2.4	0.42



**Figure 2.2: Growth curves of soybean, associated crop and weeds for all intercrops and two spatial arrangement during 2 years (2018 and 2019).** The different point on fitted growth curves indicate the mean measured biomass. The vertical bars represent the standard error.

### 3.1.3. Weeds

Weeds growth curves were influenced by the species intercropped with soybean, particularly in 2018 (Table 2.1 & Figure 2.2). Spatial arrangement had little effect on them. Also, variations were greater in 2018 than in 2019 with respectively five- and two-folds variations for initial relative growth rate of weeds, 11- and three-folds variations for maximum weed biomass. In 2018 weeds growing in buckwheat-soybean intercrops had the highest  $r_{Weeds}$ . Both years lentil-soybean intercrops had the highest  $K_{Weeds}$  while the lowest was for buckwheat-soybean intercrop in 2018 and sunflower-soybean intercrop in 2019.

Weeds growing in lentil-soybean intercrops had the highest maximum absolute growth rate both years, which was four times the value of the lowest  $AGR_{max-Weeds}$ , attributed to weeds growing with buckwheat-soybean intercrops in 2018 and with sunflower-soybean intercrops in 2019 (Table 2.1 & Figure 2.3). Time to reach weeds maximum absolute growth rate varied two folds both years, with the highest values obtained for weeds growing in buckwheat-soybean intercrops in 2019 and lentil-soybean intercrops both years and the lowest with buckwheat-soybean intercrops in 2018 only.

### 3.1.4. Comparison of growth dynamics of the three components

The absolute growth rates dynamics of all intercrops components are shown in Figure 2.3. The contrasts between the components (soybean, associated crop and weeds) differed between intercrops and evolved along the entire cycle. The associated species (except lentil) displayed a higher growth rate than soybean. The largest differences were observed within sunflower-soybean intercrops (Figure 2.3). For two combinations (buckwheat-soybean and sorghum-soybean), the differences between the associated crop and soybean were reduced in alternate-row intercrops compared to within-row intercrops. In 2018, weed growth rate was lower than the other components growth rates in most situations but weed curves were not so far than soybean curves. In 2019, weed growth rate overlapped soybean growth rate during a large part of the cycle for all intercrops.

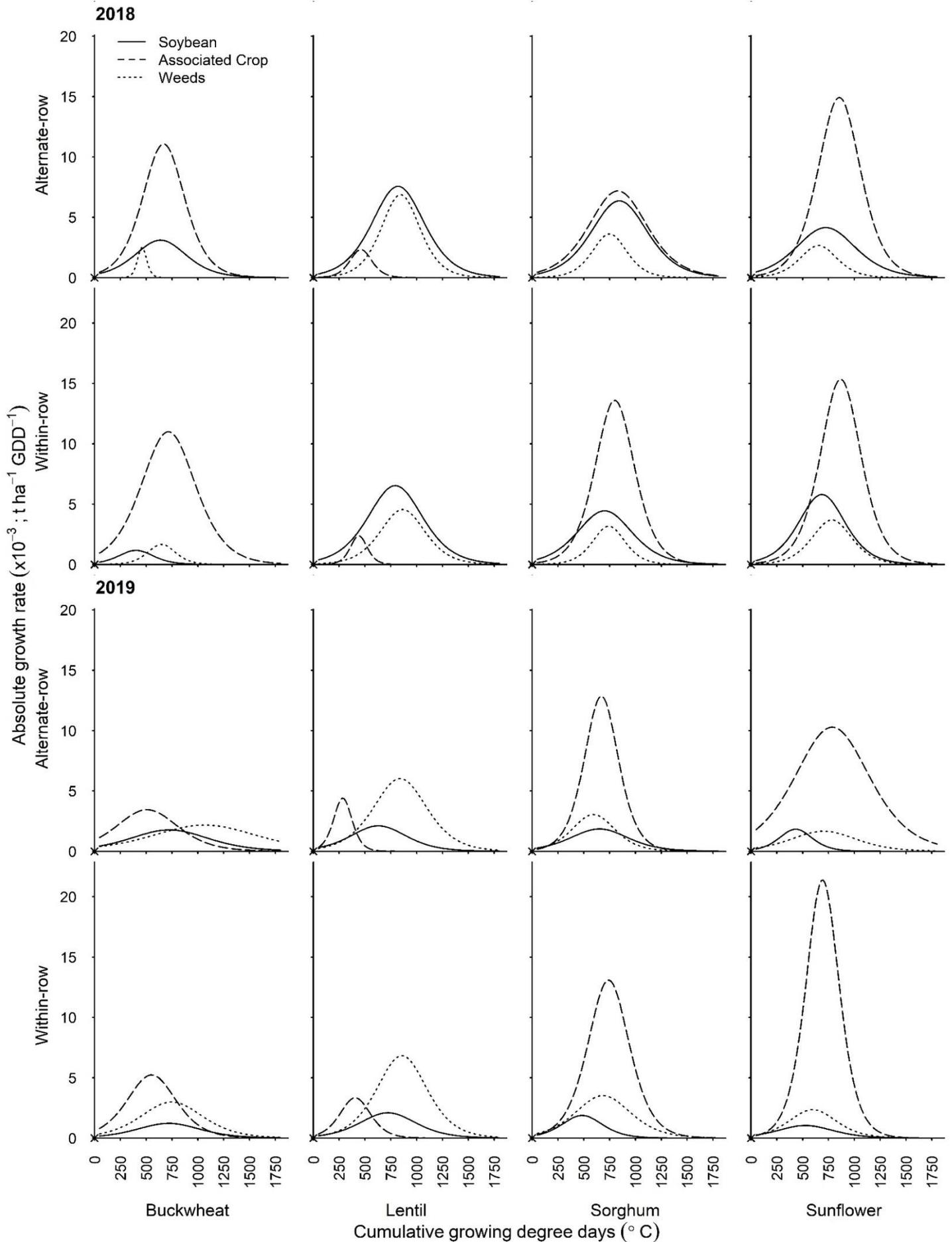
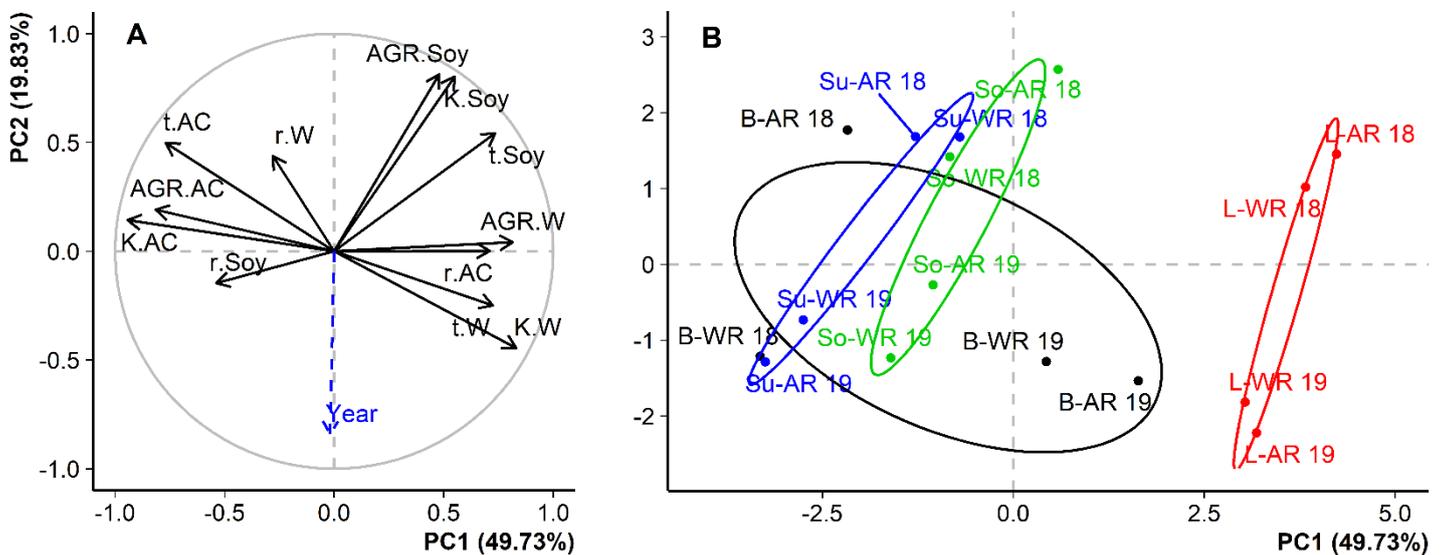


Figure 2.3: Absolute growth rates of soybean, associated crop and weeds for all intercroops and two spatial arrangement during 2 years (2018 and 2019).

### 3.1.5. Relations between all intercrop component growth curve parameters

All growth curves parameters of all intercrop components were included in a principal component analysis (Figure 2.4). The first two PC axis comprised 69.5% of the variability. The first component (PC1, 49.73% of the variability) consisted mostly of the growth curves parameters of the associated crops and parameters of weeds. Thus, weed growth parameters (maximum biomass, absolute growth rate, time to reach maximum absolute growth rate) were negatively correlated to the associated crop parameters. The initial growth rate of the associated species was not determinant to explain the variability. Soybean growth parameters were less correlated to the associated species than weed growth parameters. The associated crops species and their effects were well separated along the first dimension of the PCA ( $p$ -value < 0.05; Figure 2.4-B) representing a gradient of competitive ability. Sunflower-soybean intercrops were characterised by high associated crop biomass and low weed and soybean biomasses while the converse was applied to lentil-soybean intercrops. The results of buckwheat-soybean intercrops were not well represented by the first dimension because of the variability of the results according to the year and the additional effect of spatial arrangement in this combination. 19.83% of the variation, accounted for in PC2, was mainly due to year effect (supplementary variable) and soybean growth. Even though spatial arrangement did not explain a significant part of any dimension of the PCA, the graph of individuals indicated a separation of within-row and alternate-row intercrops especially for buckwheat-soybean and sorghum-soybean intercrops. For buckwheat-soybean, in 2018, alternate-row intercrops allowed an increased level of soybean biomass for a same level of weed suppression compared to within-row intercrops.



**Figure 2.4: PCA Analysis of relations between growth curves parameters of soybean, associated crop and weeds (A) and individuals (B) for all intercropping systems.**

Figure part A, r: initial relative growth rate, AGR: maximum absolute growth rate, t: time to reach AGR, K: final biomass. AC: associated crop, Soy: soybean and W: weeds.

Figure part B, treatments names are composed with the associated crop species (B: buckwheat, L: lentil, So: sorghum and Su: sunflower), followed by the spatial arrangement of the intercrop (AR: alternate-row and WR: within-row) and completed by the year (18 for 2018 and 19 for 2019). For example: L-AR 18 corresponds to Lentil-soybean alternated-row intercropping of 2018.

### 3.2. Associated crop functional traits

**Table 2.2: Difference between leaf traits and height values for lentil, buckwheat, sorghum and sunflower measured in 2018 and 2019.**  $H_{max}$ : maximum height, LDMC: leaf dry matter content, LA: leaf area and SLA: specific leaf area. Sd: standard deviation. Bold-letters indicated significant differences between crops. † differences highlighted through Kruskal-Wallis test.

		$H_{max}$ (cm)		LDMC <sup>†</sup> (mg g <sup>-1</sup> )		LA (mm <sup>2</sup> )		SLA <sup>†</sup> (mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )					
		Mean	sd	Mean	sd	Mean	sd	Mean	sd				
2018	Lentil	25.2	6.7	<b>c</b>	205.9	27.0	<b>b</b>	248.7	89.2	<b>d</b>	28.3	5.5	<b>a</b>
	Buckwheat	119.2	22.5	<b>b</b>	209.2	57.8	<b>b</b>	1145.3	366.9	<b>c</b>	32.0	15.8	<b>a</b>
	Sorghum	122.1	10.5	<b>b</b>	307.9	15.6	<b>a</b>	10588.9	2626.0	<b>b</b>	16.9	1.0	<b>b</b>
	Sunflower	180.8	9.2	<b>a</b>	189.1	7.9	<b>b</b>	29637.6	9513.9	<b>a</b>	12.3	1.5	<b>c</b>
2019	Lentil	29.4	3.4	<b>d</b>	238.5	23.1	<b>b</b>	184.7	64.8	<b>d</b>	21.3	3.8	<b>ab</b>
	Buckwheat	119.8	13.0	<b>b</b>	189.9	19.0	<b>c</b>	1741.3	554.6	<b>c</b>	23.0	1.9	<b>a</b>
	Sorghum	94.9	8.2	<b>c</b>	304.2	8.3	<b>a</b>	9719.6	2398.8	<b>b</b>	18.1	1.7	<b>bc</b>
	Sunflower	149.4	11.5	<b>a</b>	177.5	9.1	<b>c</b>	23718.4	7470.5	<b>a</b>	12.3	1.6	<b>c</b>

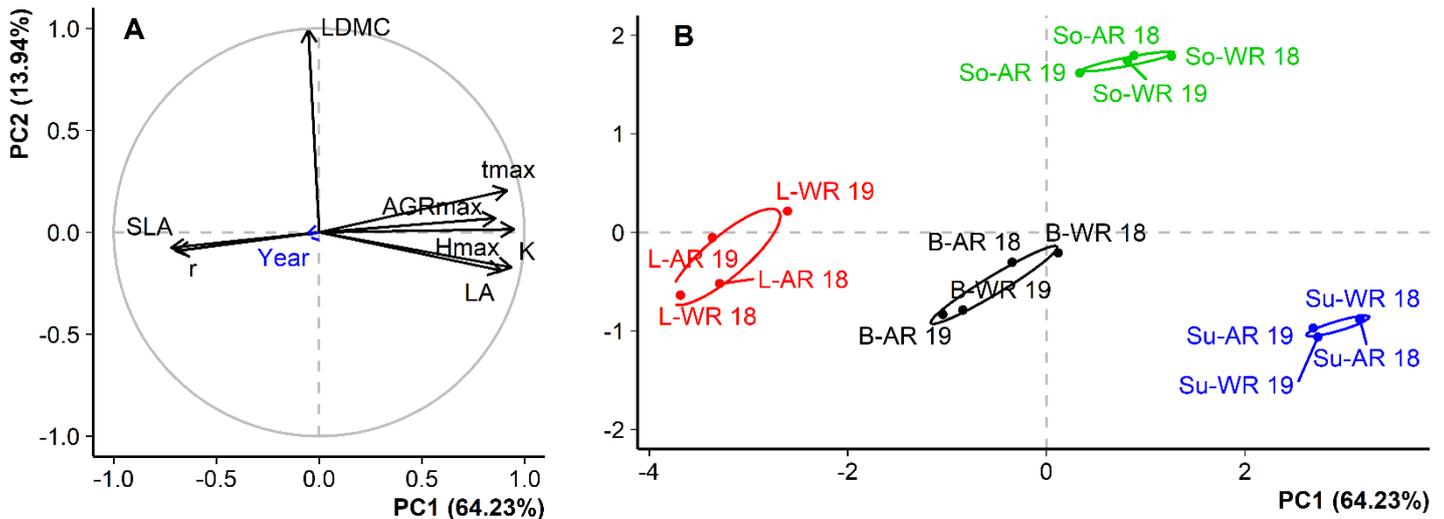
The associated species covered a wide range of traits values (Table 2.2). The maximum height ( $H_{max}$ ) ranged from 25 cm to 181 cm in 2018 and from 29 cm to 149 cm in 2019 for lentil and sunflower respectively. Buckwheat and sorghum had similar  $H_{max}$  in 2018 while in 2019, sorghum was smaller than buckwheat. Thus, species ranking was not maintained for  $H_{max}$  between years. LDMC values ranged from 189.1 mg g<sup>-1</sup> to 307.9 mg g<sup>-1</sup> in 2018 and from 177.5 mg g<sup>-1</sup> to 304.2 mg g<sup>-1</sup> in 2019 for sunflower and sorghum respectively. Lentil and buckwheat had intermediate and similar values in 2018 while in 2019, buckwheat LDMC value was significantly smaller than that of lentil. Leaf area is the trait with the highest differences between species, with values varying more than 100 folds among species both years and the ranking of species was consistent across years. Sunflower LA was higher than the other species. SLA ranged from 12.3 mm<sup>2</sup> mg<sup>-1</sup> for sunflower both years to 32.0 mm<sup>2</sup> mg<sup>-1</sup> in 2018 and to 23.0 mm<sup>2</sup> mg<sup>-1</sup> in 2019 for buckwheat. Despite changes in significant group differences between 2018 and 2019, species ranking remained consistent both years for SLA.

#### 3.2.1. Relationship between associated crop biomass accumulation dynamics and functional traits

A second principal component analysis (Figure 2.5) was performed to investigate correlations between growth parameters of the associated crops and their functional traits. The first two PC axis comprised 78.2% of the variability. Growth parameters and leaf traits but LDMC contributed to the first PC (64% of the variability). The associated species growth dynamics were highly related to all functional traits but LDMC. Growth curves parameters corresponding to high levels of biomass production were associated to tall plants having a large leaf area and a low specific leaf area. Moreover, SLA was positively associated with initial relative growth rate. Associated species were well separated along this axis, with lentil in lentil-soybean intercrops located at the negative end of the axis (high SLA and  $r_{AC}$ , and low LA, low  $H_{max}$ , low  $t_{max-AC}$ , low  $AGR_{max-AC}$ ) and sunflower in sunflower-soybean intercrops at the positive end of this spectrum (low SLA and  $r_{AC}$ , and high LA, high  $H_{max}$ , high  $t_{max-AC}$ , high  $AGR_{max-AC}$ ; Figure 2.5-B).

The second axis, which explained an extra 13.9% of the data variability, separated species through LDMC only, with sorghum having higher LDMC values than the other associated species (Figure 2.5-A).

Associated crop species was the best qualitative variable to illustrate the distances between individuals, while spatial arrangement did not allow clear differentiation between individuals (Figure 2.5-B).



**Figure 2.5: PCA analysis of relations between associated crop functional traits and their growth curve parameters.** Principal components plot (A), SLA: specific leaf area, LA: leaf area, LDMC: leaf dry matter content,  $H_{max}$ : maximum plant height,  $r$ : initial relative growth rate,  $AGR_{max}$ : maximum absolute growth rate,  $t_{max}$ : time to reach  $AGR_{max}$ ,  $K$ : final biomass. In the text,  $r$ ,  $AGR_{max}$ ,  $t_{max}$  and  $K$  are referred as  $r_{AC}$ ,  $AGR_{max-AC}$ ,  $t_{max-AC}$  and  $K_{AC}$  as they are the parameters of associated crops. Graph of individuals (B), treatments names are composed with the associated crop species (B: buckwheat, L: lentil, So: sorghum and Su: sunflower), followed by the spatial arrangement of the intercrop (AR: alternate-row and WR: within-row) and completed by the year (18 for 2018 and 19 for 2019). For example: L-AR 18 corresponds to Lentil-soybean alternated-row intercropping of 2018.

### 3.2.2. Correlation coefficients between associated crop growth curves parameters and traits

$AGR_{max-AC}$ ,  $t_{max-AC}$  and  $K_{AC}$ , were highly positively correlated with each other while  $K_{AC}$  and  $AGR_{max-AC}$  were negatively correlated to  $r_{AC}$  (Table 2.3). LA and SLA were negatively correlated and  $H_{max}$  was correlated positively to LA and negatively to SLA. LDMC was not correlated to any trait nor growth curve parameters. Biomass growth curve parameters  $AGR_{max-AC}$ ,  $t_{max-AC}$  and  $K_{AC}$ , were all positively correlated to  $H_{max}$  and LA and negatively correlated to SLA.  $r_{AC}$  was only negatively correlated to  $H_{max}$ . For the associated crops considered here, having a high ability to capture and transform resources into biomass, and longer growing time was related to higher performances while having high initial relative growth rate was linked to low final performance and low maximum ability to produce biomass.

**Table 2.3: Pearson correlation coefficients between traits and logistic growth curve parameters of the associated crops.** Stars indicate significance levels: \* 0.05, \*\* 0.01 and \*\*\* 0.001. SLA: specific leaf area, LA: leaf area, LDMC: leaf dry matter content,  $H_{max}$ : maximum plant height,  $r_{AC}$ : initial relative growth rate,  $AGR_{max-AC}$ : maximum absolute growth rate,  $t_{max-AC}$ : time to reach  $AGR_{max-AC}$ ,  $K_{AC}$ : final biomass.

	$r_{AC}$	$t_{max-AC}$	$K_{AC}$	$AGR_{max-AC}$	$H_{max}$	LDMC	LA
SLA	0.30	-0.53 *	-0.58 *	-0.59 *	-0.56 *	-0.08	-0.85 ***
LA	-0.36	0.75 ***	0.81 ***	0.79 ***	0.78 ***	-0.20	
LDMC	-0.01	0.14	-0.08	-0.01	-0.23		
$H_{max}$	-0.76 ***	0.86 ***	0.88 ***	0.76 ***			
$AGR_{max-AC}$	-0.38	0.76 ***	0.89 ***				
$K_{AC}$	-0.65 **	0.89 ***					
$t_{max-AC}$	-0.69 **						

## 4. Discussion

Our results confirm the predominant role of the associated species identity and their growth dynamics to understand soybean and weeds biomass accumulation dynamics. Spatial arrangement had also an impact but lower than the choice of the associated species; the combination of these two levers may influence soybean growth in some situations. Moreover, a key result is that plant functional traits can provide valuable information on plant growth dynamics. Leaf area and maximum plant height were the two traits best related to associated crop growth curve parameters.

### 4.1. Intercrop growth dynamics

The dynamic study of intercrops components confirmed and precise the contrasted behaviours of the associated crop species and the variation of soybean and weed responses documented in Cheriére et al. (2020). Furthermore, it highlighted the differences in temporal use of resources between the different species. Both sorghum and sunflower had high biomass accumulation with a rather slow growth dynamic, allowing weed growth but maintaining competition throughout the entire cropping cycle. Lentil was characterised by a short growth period with a high initial relative growth rate and low overall biomass accumulation, leaving soybean as the only competitor to weeds rapidly in the cropping cycle. Buckwheat was a crop growing faster than sorghum and sunflower and which had the potential to accumulate high level of biomass, depending on the year. This resulted in a strong competition against weeds and soybean in 2018 but not in 2019. Thus, in a situation where weeds are left uncontrolled from the beginning of the cropping cycle, a high initial relative growth rate is not sufficient to guarantee high weed suppression. It needs to be combined to the crop ability to produce high quantity of biomass and acquire large quantities of resources. This is coherent with experiments on cover crops (MacLaren et al., 2019).

Soybean growth curves characterized by a low final soybean biomass, were associated with a biomass accumulation which stopped early in the cropping cycle (low  $t_{max-Soy}$  values), and negatively associated with the higher resource capture and biomass production abilities of the associated crop. Spatial arrangement separation of crops was favourable to soybean in 2018 as indicated by longer growth period and higher maximum absolute growth rates for most treatments, resulting in higher final biomass. On the contrary, within-row intercropping seemed to favour biomass accumulation of the associated crop.

In our situation, year played a role in soybean development and growth, with 2019 being associated with lower soybean biomasses than 2018. This is to be linked to cooler temperatures at the beginning of the growing season which contributed to slower soybean growth (Figure 2.1). Also, buckwheat biomass was likely reduced due to the lower temperatures at the beginning of the cropping cycle in 2019 resulting in lower values than in 2018 and more weed growth. This emphasizes that despite advantageous plant characteristics, early growth conditions play an important role in the final outcome.

Associated crop growth dynamic was the main driving force for the competition between intercrop components. Nevertheless, soybean and weed growth parameters tended to be in opposition as well, along the second PCA axis, suggesting that favourable conditions for soybean development increased the competitiveness of the intercrop towards weeds. Furthermore, spatial arrangement was a differentiating factor for buckwheat-soybean and sorghum-soybean intercrops, implying that spatial separation of crops reduces the interspecific competition.

This is supported by the globally higher values of most of the soybean growth curve parameters observed in 2018 in alternate-row compared to within-row intercropping for all associated species but sunflower. Hence, favouring the growth of both crops by spatial separation in alternate-row should contribute to the overall competitiveness of the intercrop against weeds.

The analysis presented in this paper is promising to better understand the crop growth features involved in the competition between the three components of intercrops and spatial arrangement. However, statistical comparison between growth curves parameters were lacking to add precisions on the effect of spatial arrangement. More sampling dates should be considered to insure the possibility of fitting curves per block and allow statistical comparisons of parameters (Dong et al., 2018; Paine et al., 2012).

## 4.2. Associated crop biomass accumulation dynamics and plant traits

We found correlations between growth parameters and plant traits. Despite differences in absolute growth rate calculation methods, our results are in accordance with previous works, as leaf area (LA) was positively correlated to absolute growth rate ( $AGR_{max}$ ) and maximum biomass ( $K$ ) (Lorin, 2015; Tribouillois et al., 2015b). Nonetheless, contrary to Tribouillois et al. (2015b), our results show that species with high leaf area take longer to reach their maximum absolute growth rate, with higher values of  $AGR_{max}$  and  $K$ , suggesting that species with high LA are also species that have the ability to accumulate larger quantities of biomass than species with low LA.

Also, growth parameters ( $AGR_{max}$  and  $K$ ) were correlated to the maximum height ( $H_{max}$ ) in accordance with the finding of Prieto et al. (2017) on grassland species. Plant height is an important trait for light interception, providing a competitive advantage to tall crops, thus facilitating biomass production (Violle et al., 2009).

Also, LA and maximum height of the associated species were correlated with each other, which is in line with the results obtained for a large plant dataset (Díaz et al., 2016). Furthermore, they both are the defining traits for the position of the species along the "competitors" strategy axis in the CSR triangle (Hodgson et al., 1999; Pierce et al., 2013). Hence, the use of only one of the two traits could be sufficient.

SLA was negatively correlated to growth curve parameters which is coherent with a study on grasses where species able to accumulate large amount of biomass had low SLA and high LDMC values (Simpson et al., 2020). But it contrasted with another study on grassland species which found SLA positively correlated to  $AGR_{max}$  but not  $K$  (Prieto et al., 2017). On top of that, even though SLA is known to be related to relative growth rate (Lambers and Poorter, 2004), it was not correlated to initial relative growth rate obtained from the curve fitting. This is most likely due to the fact that SLA is linked to the relative growth rate of the plant at the moment of the trait measure as suggested by the mathematical relations showed in Lambers and Poorter (2004). Finally, SLA is known to be a plastic trait, changing during the year in a species-specific manner (Römermann et al., 2016) and in changing environmental conditions (Violle et al., 2009), which brings questions on: i) the importance of the trait response; ii) the timing at which trait should be measured to inform on the species relative growth rate of that specific moment.

Contrary to the finding of Tribouillois et al. (2015b), LDMC was not correlated to any other traits or growth parameters. In addition, LDMC was not negatively correlated to SLA contrary to the global leaf economic spectrum (Wright et al., 2004). Indeed, crop selection may have changed the leaf economic spectrum, uncoupling SLA and LDMC (Tribouillois et al., 2015b).

### 4.3. Perspectives

Our results showed that SLA, LA and  $H_{\max}$  were associated to crop biomass accumulation dynamics. Thus, we believe that considering species traits can successfully help with the understanding of biomass accumulation and thus with the choice of associated species. Nonetheless, our comparison took place in a very specific set-up where crop densities corresponded to 50% of the optimal plant population for maximized production. The prediction quality of the traits probably depends on the intercrop design. Thus, for a wide range of crops, the effect of sowing density on population growth parameters in relation to traits should be investigated. Also, other management practices (fertilisation, relative sowing time...) may have an impact on the growth dynamics.

In addition, our experiment considered the entire associated growth cycle giving the advantage to high LA and  $H_{\max}$ , and low SLA crops. Nonetheless, for other cropping practices where different biomass accumulation dynamics may be required, such as companion cropping, crop selection based on traits could also facilitate the identification of the best candidates with probably other optimal combinations of attributes. Establishing functional profile of crops is a way to go further and favour multiple services delivery (Damour et al., 2014).

Finally, for intercropping design, the trait values of both crops should be considered together and the investigation of assembly rules is necessary to guide the choices of species to intercrop together. Indeed, some traits such as height seem to result in higher intercrop productivity when they converge toward the same value (Louarn et al., 2020) while some other traits may need to be divergent to insure resource use complementarity (Litrice and Violle, 2015).

## 5. Conclusion

Our results confirmed the predominant impact of associated species growth dynamics on the outcome of the intercrops with, in some cases, the possibility to tune the competition between soybean and the associated species with spatial arrangement. Furthermore, we found that LA,  $H_{\max}$  and SLA were indicators of associated crop growth dynamic and could be used for easier selection of associated crops, according to its expected growth dynamic.

*Dans ce deuxième chapitre, l'étude dynamique de l'accumulation de biomasse des plantes qui composent les associations a permis de préciser les caractéristiques importantes des espèces associées dans la compétition envers le soja et les adventices. Il en ressort que le démarrage rapide de la culture associée et la capacité de celle-ci à accumuler de grandes quantités de biomasse sont des caractéristiques ayant un rôle important dans les relations de compétition vis-à-vis du soja et des adventices. En outre, l'arrangement spatial semble retarder l'entrée en compétition entre les deux cultures lorsque ces dernières sont séparées. Certains traits fonctionnels, la hauteur maximale et la surface d'une feuille, sont particulièrement explicatifs de la dynamique de d'accumulation de biomasse de ces espèces.*

*Les traits fonctionnels de ces cultures peuvent donc être des indicateurs pertinents des performances potentielles auxquelles s'attendre. Cependant, ces traits fonctionnels d'effet mis en évidence pourraient également répondre aux variations des conditions environnementales en interaction avec les pratiques culturales. L'un des enjeux consiste donc à quantifier la variabilité de cette réponse aux différents filtres environnementaux, en particulier ceux qui sont générés par les pratiques culturales mises en jeu dans ces associations (choix de l'espèce associé et arrangement spatial).*

## Chapitre III : Réponse des traits fonctionnels aux pratiques culturales et à la date de prélèvement

### Functional traits response to crop management practices and sampling time

#### 1. Introduction

In cropping systems, crop management aims at modifying the environment in which the crop develops to better suit its needs, reduce stresses and increase productivity. A large variety of technics are available to modify environmental conditions of crops, with, for example, tillage to modify soil structure, fertilisers to increase nutrient availability, or pests and weed controls methods to reduce their abundance. In intercropping – *the growing of two or more crops in the same field for a significant part of their life cycles* (Willey, 1979) – each crop modifies its environment which is also the growing environment of the other crop. These modifications are linked to resource availability such as changes in nutrient concentrations and light depletion. Such modifications of the environment by the crops in intercropping systems result in competition or facilitation between the component crops of the intercrop with consequences on productivity (Vandermeer, 1989).

To understand the effect of plants on the environment and their response to environmental conditions changes, a response/effect framework was developed for comparative functional ecology (Lavorel and Garnier, 2002) and later adapted to agroecosystems (Damour et al., 2018). Indeed, plant have effect traits – *any trait which reflects the effects of a plant on environmental conditions* (Violle et al., 2007) – which provide valuable information on plant strategies for resource acquisition, conservation and depletion (Violle et al., 2009; Wright et al., 2004). Characterisation of plant effect traits is a promising method to predict different services and has been used in numerous studies on crop-weed interaction, cover crops or cash crop-companion crop mixtures (Damour et al., 2014; Gaba et al., 2014; Lorin, 2015; Pakeman et al., 2015; Tribouillois et al., 2015b). For intercropping design, effect traits can facilitate the choice of the species depending on the services expected. For soybean-based associations, we demonstrated that crop growth dynamics of associated crops are linked to species traits (Chapter II).

Nonetheless, traits values of some widely used effect traits such as SLA (Specific Leaf Area), LDMC (Leaf Dry Matter Content) or plant height are known to respond to environmental changes (Pakeman, 2013; Violle et al., 2009). Traits of which values can be modified by variation in the environmental conditions are called response traits (Violle et al., 2007). Response traits expresses the plant response to different growing conditions (pedoclimatic conditions, farmers practices, etc). For example, in pastures, increase in fertility is associated with an increase in plant height, SLA and a decrease of LDMC (Garnier and Navas, 2013; Pakeman, 2013). In

agroecosystems, most of the studies on response traits to neighbour plant effect traits were focusing on weeds (reviewed by: Gaba et al., 2014; MacLaren et al., 2020). Weed response to environmental changes induced by barley has revealed shifts in SLA, LDMC and plant height values towards more resource conservative strategy (reduced height, lower SLA value and higher LDMC), which could ultimately result in a reduced accumulation of biomass and reproductive output (Pakeman et al., 2015). Focusing on only one weed species responding to several cover crop species, Tardy (2015) highlighted differences in response of several traits, including SLA and plant height. These results suggest that functional traits can be subject to variations due to changes in plant growth environment. However, cash crops response traits to management practices have been less studied.

For a given cultivated species, trait variability comes from two sources: genetic variability, existing between various genotypes and phenotypic plasticity, occurring within a given genotype (Albert et al., 2011). Contrary to weeds, crops underwent an artificial selection process and are often cultivated as a single genotype population. Thus, in response to management practices, the response trait variability is expected to come primarily from the phenotypic plasticity of traits.

In addition to the response to environmental changes due to management practices, trait value may also evolve throughout the season with, in some cases, changes in species ranking (Fajardo and Siefert, 2016; Garcia et al., 2020; Römermann et al., 2016). For example, plant height is a highly dynamic trait throughout the growing season. Hence, the timing in plant trait measurement may be important in understanding the plant response to management.

Trait based approach is increasingly used to assist in the selection of service crops and for intercropping (Damour et al., 2014; Lorin, 2015; Tribouillois et al., 2015, Chapter II). However, traits are often characterised in sole crop conditions, in accordance to standardized protocols (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2013) while intercropped crops may modify their growth environment and management choices have an impact on the competitive relationships between species. One study reports that soybean SLA is modified by intercrop design in soybean maize intercropping (Liu et al., 2018). Therefore, with regard to the current knowledge on trait variability in response to changes in environmental conditions, we ask the following question: Do the effect traits identified as important for the provision of services, respond to intercropping and the management practices?

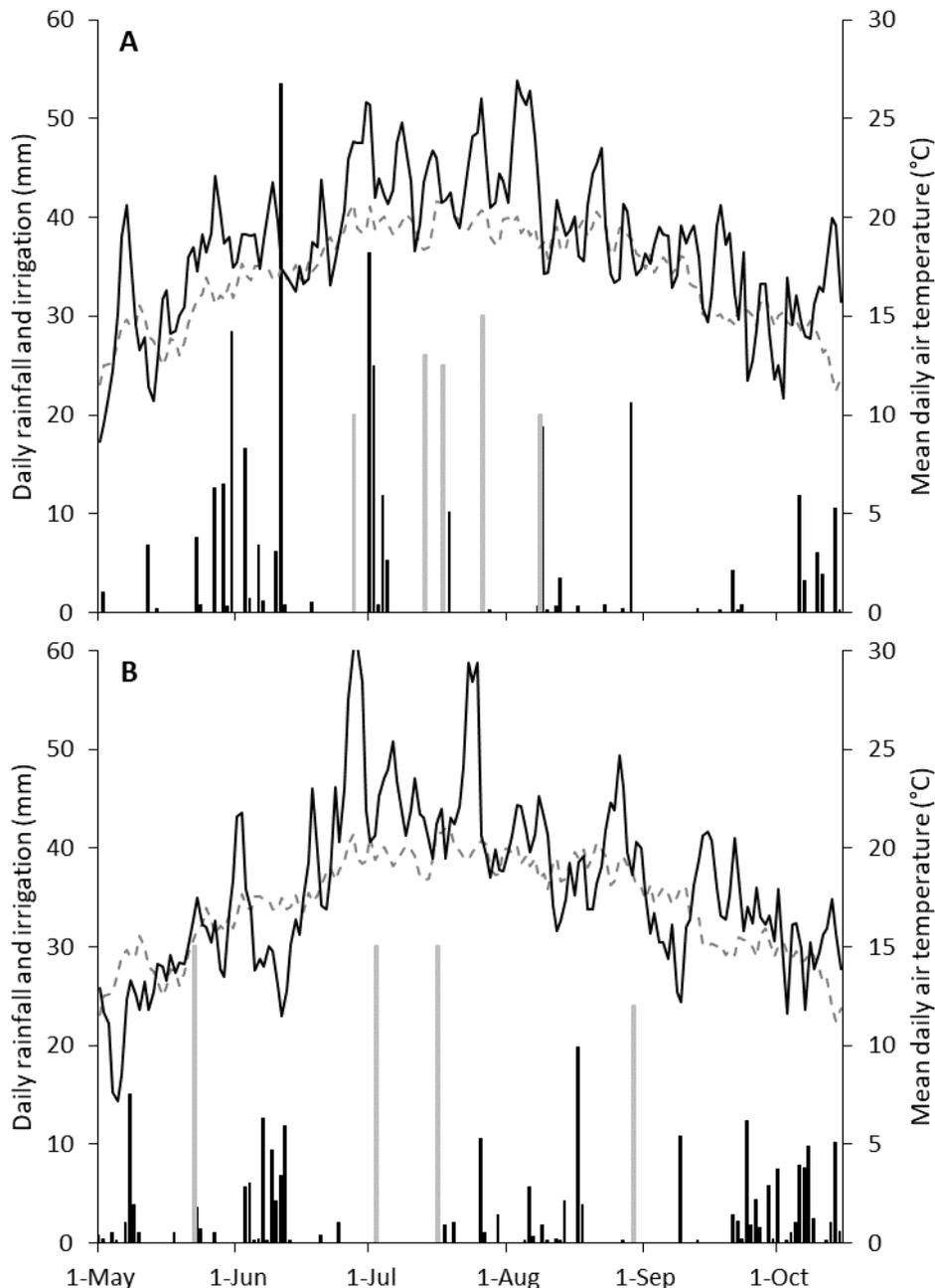
In a previous paper, we identified effect traits related to growth dynamics (a performance trait) for contrasted species to be intercropped with soybean (Chapter II). In the present paper, we aim at investigating the response of the same functional traits (Height, LA, SLA and LDMC) of soybean and the associated crop to intercropping and to spatial arrangement, a lever used in intercropping to manage competition between crops. Finally, we will also investigate the effect of the choice of the sampling date on trait response.

## **2. Material & Methods**

### **2.1. Site and soil**

The experiments were carried out in 2018 and 2019 in Brain-sur-l'Authion, France (47°28'N, 0°23'W). Over ten years (2008 to 2017), the mean annual rainfall was 660 mm on the experimental site, and the mean annual air temperature was 12°C. The air temperature, rainfall and irrigation recorded during the time of the experiments are shown in Figure 3.1. In 2018, the second half of May and June were particularly humid and warm compared to the normal. In 2019, late May and early June were cooler than in 2018, and early June temperatures were

below normal. We thus have experienced contrasted early growth conditions. In both years, July was warmer than the 10-year average.



**Figure 3.1: Mean daily air temperature and daily rainfall recorded in 2018 (A) and 2019 (B) in Brain-sur-l'Authion, France (47°28'N, 0°23'W).** Black bars correspond to rainfall; grey ones to irrigation. Black continuous line represents the mean daily temperature for the cropping season and the grey dashed line, the mean daily air temperature over a ten-years period, from 2008 to 2017.

Two different fields were used for the experiments, one per year. In both fields, the soil was at least 90 cm deep. The topsoil (0-30 cm) of the field used in 2018 was a sandy loam with 7.7% clay, 18.3% silt, 24.9% fine sand and 49.1% coarse sand. The organic matter content was 1.2%, and the pH of the soil in water was 7.3. In 2019, the soil texture was also sandy loam, with 16.9% clay, 21.5% silt, 24% fine sand and 37.6% coarse sand. There was 1.9% organic matter, and the pH of the soil in water was 7.9. Soil mineral nitrogen content in the 0-90 cm soil layer before sowing was 84 kg ha<sup>-1</sup> in 2018 and 94 kg ha<sup>-1</sup> in 2019. In both years, P, K and Mg were present

in the soil with values above the locally recommended thresholds of fertilisation for these elements. The preceding crop were spring barley in 2018 and winter wheat in 2019. In both fields, a mustard-faba bean cover crop was sown in July after the harvest of the preceding crop and mechanically destroyed in March before soil preparation.

## 2.2. Experimental design

Soybean cv. Sirelia, a very early maturing cultivar (maturity group 000; recommended for the local pedoclimatic conditions) with an indeterminate growth habit, was chosen to be intercropped with four crops. The four associated crop species were selected from different families for their differences in morphology and with different trait values. The ability to complete their cropping cycle at the same time as soybean was also a major criterion for cultivar choice. These crops were: buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench cv. Harpe), lentil (*Lens culinaris* Medik. cv. Rosana), grain sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench cv. RGT Iggloo) and sunflower (*Helianthus annuus* L. cv. SY Valeo).

All five crops were grown as sole crops, and soybean was intercropped with each of the four associated crops in two spatial arrangements: mixed within-row, where both crops were randomly sown within the same row (i.e.: there was no specific pattern between plants within the rows), and in alternate-row, with each crop being sown in every other row. The intercropping systems were designed following the replacement principle, with 50% of the sole soybean crop density replaced with 50% of the sole associated crop density.

The seeding rates for the sole crops were based on the densities recommended by local agricultural institutes to farmers. The sole crop seeding densities were 68, 168, 350, 42 and 7.2 seeds m<sup>-2</sup> for soybean, buckwheat, lentil, sorghum and sunflower, respectively. The soybean seeds were inoculated with *Bradyrhizobium japonicum* (strain G49; Force 48 Inoculum Soja NPPL®, Euralis Semences). Due to the regular presence of leguminous crops in the fields used for the study, decision was made not to inoculate lentil. Later on, nodule presence was confirmed for soybean and lentil.

Before sowing, the soil of the experimental fields was tilled to completely destroy the cover crop and get rid of any weed present in the field. On May 16<sup>th</sup> 2018 and May 15<sup>th</sup> 2019, the five sole crops and the eight intercrops were sown in a randomized complete block design with 4 replicates in each year. Two additional treatments were considered: soybean Half-density, where soybean was sown as if it was intercropped with another crops (50% density and following the two spatial arrangements) but without actually sowing any associated crop. The plots were 18.0 m long by 1.44 m wide, with four rows sown 36 cm apart. A north-south row orientation was maintained for both years. The crops were managed without fertilizers, fungicides, insecticides nor chemical or mechanical weed control, except for the seed treatments present on sunflower and sorghum seeds. Irrigation was provided for all treatments at once when needed, based on visual observation of the state of the crops, mainly soybean, and soil (Figure 3.1).

Within each treatment, a small subplot was kept weed free during the entire growing season, for crop leaf traits measurements.

## 2.3. Measurements

### 2.3.1. Traits measurements

Crop height was measured on five different dates throughout the cropping cycle. In 2018, sampling dates were June 7<sup>th</sup>, June 19<sup>th</sup>, July 4<sup>th</sup>, July 23<sup>rd</sup> and September 19<sup>th</sup>, corresponding to soybean growth stages V2, V4, R1, R3 and R8, respectively (Fehr and Caviness, 1977). In 2019, sampling dates were June 14<sup>th</sup>, June 25<sup>th</sup>, July 8<sup>th</sup>, July 23<sup>rd</sup> and September 25<sup>th</sup>. Plant height was recorded in all treatments, on five randomly chosen plants of each crop present in the plot. Height was measured as the longest distance from the soil to the highest standing part of the plant, reproductive parts included, meaning that prostrated plants would not be straightened up before measurement. Also, lodged lentil plants were not considered for height measurement.

Each year, in each block, 5 leaves were collected on 5 different plants for each crop, from the weeded plot dedicated to leaf traits measurements. Samples were collected on June 25<sup>th</sup> and 26<sup>th</sup>, and July 23<sup>rd</sup> and 24<sup>th</sup> 2018 and on July 2<sup>nd</sup> and 3<sup>rd</sup>, and July 24<sup>th</sup> and 25<sup>th</sup> 2019. The first sampling date was chosen to be during the vegetative phase of soybean, hence when all crops were still producing new leaves and expanding, and the second sampling date was chosen so that all crops would have reached their final height and be in their reproductive phase. Leaf area (LA), specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC) were measured according to standardized protocols (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). For LA, SLA and LDMC measures, only the leaf lamina was considered, when present, the petiole was separated before weighing for fresh mass.

## 2.4. Growth curve fitting and data analysis

### 2.4.1. Dynamic height evolution in time

For each block, height values were fitted to a logistic growth model with time expressed as growing degree days (GDD; °C) from sowing time, calculated on base 6°C. We considered a logistic function of the form :

$$H_t = \frac{H_{max}}{1 + e^{-r(t_{1/2} - t)}}$$

where  $H_t$  (cm) is the crop height at a time  $t$ ,  $H_{max}$  (cm) the maximum height of the crop,  $r$  (GDD<sup>-1</sup>) the initial height relative growth rate ( $dH_t/dt \times 1/H_t$ ) and  $t_{1/2}$  (GDD) corresponds to the inflection point of the curve, when  $H_t = H_{max}/2$ . Growth curve fitting and parameters estimation was done using nonlinear least squares with R software (R Core Team, 2019), following the procedure and scripts provided by Paine et al. (2012).

### 2.4.2. Spearman correlations

Spearman correlation coefficient was used for comparisons between years and between sampling dates of species ranking for the three leaf traits and the maximum plant height. These species rankings were done on sole crops traits mean values.

### 2.4.3. Plant traits comparison

Using R software, species traits mean values were compared amongst each other using analysis of variance. This ANOVA was performed on the fixed part of a linear mixed model including the species, or the species and spatial arrangement interaction for soybean, as fixed part and bloc nested within year for the random part for the leaf traits comparisons. For height dynamics, each year were treated separately. Model residuals were plotted to assess the normality and homoscedasticity assumptions. When the assumptions were not met, transformation

using the Box-Cox procedure was performed (Box and Cox, 1964). In the situations where homoscedasticity and normality of the residuals could not be assumed even after the Box & Cox transformation, Kruskal-Wallis test was used. Post hoc comparison of the different factors was performed with Tukey's HSD for ANOVA and through Nemenyi test after a Kruskal-Wallis test.

### 3. Results

**Table 3.1: Soybean leaf traits under different combinations of associated crops species and two spatial arrangements for two sampling dates: the first during the vegetative phase and the second during the reproductive phase of the crops.** For each sampling date, the leaf traits values are averaged over the two years. Half-density soybean correspond to soybean at 50% of the sole crop density, cultivated without any associated species and following the two spatial arrangements. Results of the 2 factors ANOVA are represented by bold uppercase letters, indicating significant differences between the effects of associated species. Bold lowercase letters indicate significantly different groups when interaction was significant. SC: sole crop soybean, AR: alternate-row, WR: within-row, SLA: specific leaf area, LA: leaf area and LDMC: leaf dry matter content, Sd: standard deviation, N.S.: Non-significant.

	Associated Species	Spatial arrangement	SLA (mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )			LA (mm <sup>2</sup> )			LDMC (mg g <sup>-1</sup> )				
			Mean			Mean			Mean				
1st sampling	Lentil	AR	25	±	4	<b>cde</b>	13550	±	2750	216	±	25	<b>AB</b>
		WR	23	±	3	<b>e</b>	13889	±	4415	217	±	23	
	Buckwheat	AR	29	±	4	<b>ab</b>	14148	±	3005	219	±	18	<b>A</b>
		WR	30	±	7	<b>a</b>	12749	±	3267	215	±	22	
	Sorghum	AR	26	±	4	<b>bcd</b>	14439	±	2625	217	±	16	<b>AB</b>
		WR	26	±	4	<b>cd</b>	13830	±	3219	214	±	21	
	Sunflower	AR	27	±	4	<b>bc</b>	13755	±	3136	214	±	21	<b>AB</b>
		WR	26	±	3	<b>cd</b>	13776	±	2651	210	±	18	
	Half-density	AR	25	±	3	<b>cde</b>	14938	±	3244	209	±	21	<b>B</b>
		WR	24	±	4	<b>de</b>	13672	±	3339	208	±	22	
SC	SC	25	±	3		14742	±	2621	208	±	17		
<b>Species</b>			<b>&lt; 0.001</b>			<b>N.S.</b>			<b>0.02</b>				
<b>Spatial arrangement</b>			<b>N.S.</b>			<b>0.01</b>			<b>AR &gt; WR</b>				
<b>Species * Spatial arrangement</b>			<b>0.04</b>			<b>N.S.</b>			<b>N.S.</b>				
2nd sampling	Lentil	AR	22	±	4	<b>C</b>	10667	±	2144	241	±	19	<b>bcd</b>
		WR	23	±	5		10595	±	1965	233	±	16	
	Buckwheat	AR	24	±	5	<b>B</b>	12667	±	2605	253	±	32	<b>abc</b>
		WR	25	±	5		12212	±	1968	263	±	25	
	Sorghum	AR	23	±	4	<b>BC</b>	11440	±	2027	255	±	24	<b>ab</b>
		WR	23	±	4		12842	±	2316	250	±	23	
	Sunflower	AR	28	±	5	<b>A</b>	12938	±	3193	230	±	20	<b>de</b>
		WR	27	±	7		13231	±	3506	234	±	23	
	Half-density	AR	22	±	3	<b>BC</b>	11678	±	2353	241	±	18	<b>cd</b>
		WR	24	±	4		12514	±	2640	225	±	19	
SC	SC	23	±	4		12976	±	3361	236	±	19		
<b>Species</b>			<b>&lt; 0.001</b>			<b>&lt; 0.001</b>			<b>&lt; 0.001</b>				
<b>Spatial arrangement</b>			<b>N.S.</b>			<b>N.S.</b>			<b>N.S.</b>				
<b>Species * Spatial arrangement</b>			<b>N.S.</b>			<b>N.S.</b>			<b>&lt; 0.001</b>				

### 3.1. Leaf traits variability among our five candidate-species measured in sole crops

Species studied in our field trial showed high variability in terms of leaf functional traits measured in sole crops (Table 3.1, Table 3.2 and Figure 3.2). Overall, specific leaf area (SLA) values ranged from 12.3 to 32 mm<sup>2</sup> mg<sup>-1</sup> in 2018 and from 12.2 to 25 mm<sup>2</sup> mg<sup>-1</sup> in 2019. Leaf area (LA) ranged from 249 to 31862 mm<sup>2</sup> in 2018 and from 185 to 24701 mm<sup>2</sup> in 2019. Leaf dry matter content varied from 179 to 307.9 mg g<sup>-1</sup> in 2018 and from 177.5 to 304.2 mg g<sup>-1</sup> in 2019. The species had contrasting combinations of trait attributes. Lentil had high values for SLA, very low values for LA and intermediate values for LDMC. At the opposite, sunflower had low values for SLA and very high values for LA and low values for LDMC. Buckwheat had high values for SLA, low values for LA and intermediate values for LDMC. Sorghum had intermediate values for SLA and LA and high values for LDMC. Soybean had intermediate values for all traits (Figure 3.2).

### 3.2. Response of species leaf traits to intercrop design and date of sampling

#### 3.2.1. Soybean response

The values of soybean traits evolved with time. SLA and LA values decreased at the second sampling date (on average -7 and -13% respectively) whereas LDMC values increased on average by 13% compared to the first sampling.

In general, except for leaf area for the first sampling, the associated specie always had a significant effect on soybean leaf traits values (Table 3.1). Thus, soybean SLA increased by 34% (from 23 to 30 mm<sup>2</sup> mg<sup>-1</sup>) between the lowest (found in lentil-soybean WR intercropping) and the highest value (found in buckwheat-soybean WR) measured at the first sampling and by 26% (from 22 to 28 mm<sup>2</sup> mg<sup>-1</sup>) at the second sampling (lentil and sunflower treatments respectively; Table 3.1). However spatial separation had no significant effect on SLA (Table 3.1).

LA values varied by 17% (from 12749 to 14938 mm<sup>2</sup>) and 25% (from 10595 to 13231 mm<sup>2</sup>) between the lowest and the highest values recorded at the first sampling and the second sampling dates, respectively. Leaf area was not significantly influenced by the associated species but by spatial arrangement at the first sampling date ( $p=0.009$ ) with spatial separation of crop favouring larger soybean leaves. At the second sampling date, associated species had a significant effect on soybean leaf area with soybean intercropped with lentil having significantly lower leaf area than the other treatments. Spatial separation had no more significant effect at the second sampling date.

Finally, despite lower variability compared to the other leaf traits (LDMC varied by 5% at the first sampling date and by 17% at the second one), LDMC values were found to be significantly affected by associated species. The highest values were recorded for soybean intercropped with buckwheat at both sampling dates followed by soybean intercropped with sorghum at the second sampling date. In both samplings, LDMC recorded in soybean half-density sole crops – no matter the spatial arrangement – highlighted the lowest LDMC values.

For the three leaf traits, soybean sole cropped (full density) trait values were not significantly different from soybean half-density regardless the spatial arrangement (data not shown; values in Table 3.1).

**Table 3.2: Associated crops leaf traits under different intercrop design with soybean and for two sampling dates: the first during the vegetative phase and the second during the reproductive phase of the crops.** Trait values are averaged over years. Results of the 2 factors ANOVA (intercrop design and sampling date) for each associated crop are represented by bold letters groups. SC: sole crop, AR: alternate-row and WR: within-row. SLA: specific leaf area, LA: leaf area, LDMC: leaf dry matter content. Sd: standard deviation, N.S: non-significant. † Obtained through Kruskal-Wallis test.

		SLA (mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )				LA (mm <sup>2</sup> )			LDMC (mg g <sup>-1</sup> )				
		Mean				Mean			Mean				
Lentil	SC	28	±	5	<b>a</b>	380	±	89	212	±	21	<b>a</b>	
	AR	29	±	6	<b>a</b>	393	±	98	206	±	21	<b>b</b>	
	WR	30	±	7	<b>a</b>	379	±	114	202	±	30	<b>b</b>	
	SC	25	±	6	<b>b</b>	217	±	83	222	±	30	<b>a</b>	
	AR	30	±	11	<b>a</b>	195	±	63	211	±	46	<b>b</b>	
	WR	30	±	8	<b>a</b>	235	±	97	214	±	41	<b>b</b>	
<b>Intercrop design effect &lt; 0.001</b>						<b>N.S</b>			<b>0.013</b>				
<b>Sampling date effect 0.013</b>				<b>1<sup>rst</sup>&gt;2<sup>nd</sup></b>	<b>&lt; 0.001</b>			<b>1<sup>rst</sup>&gt;2<sup>nd</sup></b>	<b>0.025</b>		<b>1<sup>rst</sup>&lt;2<sup>nd</sup></b>		
<b>Interaction 0.033</b>						<b>N.S</b>			<b>N.S</b>				
Buckwheat	SC	24	±	4		4450	±	1736	199	±	29		
	AR	25	±	4		3746	±	1365	204	±	28		
	WR	24	±	4		3822	±	1108	197	±	23		
	SC	27	±	12		1443	±	554	200	±	44		
	AR	29	±	9		1372	±	596	191	±	41		
	WR	31	±	18		1364	±	766	186	±	47		
<b>Intercrop design effect N.S†</b>						<b>N.S†</b>			<b>N.S†</b>				
<b>Sampling date effect N.S†</b>					<b>&lt; 0.001</b>			<b>1<sup>rst</sup>&gt;2<sup>nd</sup></b>	<b>&lt; 0.001</b>		<b>1<sup>rst</sup>&gt;2<sup>nd</sup></b>		
<b>Interaction N.S†</b>						<b>N.S†</b>			<b>N.S†</b>				
Sorghum	SC	19	±	2	<b>a</b>	23586	±	5882	236	±	16		
	AR	18	±	3	<b>b</b>	23947	±	5740	239	±	17		
	WR	19	±	2	<b>ab</b>	22649	±	5487	235	±	17		
	SC	17	±	1	<b>a</b>	10154	±	2521	306	±	12		
	AR	17	±	1	<b>b</b>	9714	±	3122	311	±	16		
	WR	17	±	1	<b>ab</b>	9119	±	3042	307	±	14		
<b>Intercrop design effect 0.041</b>						<b>N.S</b>			<b>N.S</b>				
<b>Sampling date effect &lt; 0.001</b>				<b>1<sup>rst</sup>&gt;2<sup>nd</sup></b>	<b>&lt; 0.001</b>			<b>1<sup>rst</sup>&gt;2<sup>nd</sup></b>	<b>&lt; 0.001</b>		<b>1<sup>rst</sup>&lt;2<sup>nd</sup></b>		
<b>Interaction N.S</b>						<b>N.S</b>			<b>N.S</b>				
Sunflower	SC	15	±	2		28281	±	6651	<b>b</b>	186	±	14	<b>a</b>
	AR	15	±	2		28061	±	6675	<b>ab</b>	182	±	12	<b>ab</b>
	WR	15	±	1		30096	±	6063	<b>a</b>	181	±	8	<b>b</b>
	SC	12	±	1		26678	±	8959	<b>b</b>	183	±	10	<b>a</b>
	AR	12	±	1		25677	±	9986	<b>ab</b>	179	±	8	<b>ab</b>
	WR	12	±	1		29975	±	7417	<b>a</b>	180	±	8	<b>b</b>
<b>Intercrop design effect N.S</b>						<b>0.038</b>			<b>0.032</b>				
<b>Sampling date effect &lt; 0.001</b>				<b>1<sup>rst</sup>&gt;2<sup>nd</sup></b>	<b>N.S</b>			<b>N.S</b>		<b>N.S</b>			
<b>Interaction N.S</b>						<b>N.S</b>			<b>N.S</b>				

### 3.2.2. Response of the associated crops leaf traits to intercrop design and sampling date

The response of the associated species leaf traits to intercrop design and sampling date varied, depending on species and leaf trait considered (Table 3.2). From a general point of view, this variability, for a given species considered, was always more related to the intercrop factor (i.e. species cultivated as sole crop or intercropped with soybean) than spatial arrangement in intercrops (i.e. within-row or alternate-row management)

Buckwheat did not show any response to intercrop design for any leaf trait. Nevertheless, the sampling date had a significant effect on LA and LDMC measurements. Leaves sampled in the first date had larger area and showed higher dry matter content than in the second date.

Lentil SLA responded to the intercrop design on the second sampling date with intercropped lentils having SLA values, on average, 20% higher than in sole crop. In a similar way, LDMC for lentil sole crop was in average 4% higher than that of intercropped lentil at both sampling dates. Finally, lentil leaf area strongly depended on the sampling date, with data collected in the first sample being much lower than in the second one.

Sorghum SLA was significantly affected by crop management. SLA was significantly higher, 5 and 2% for the first and the second sampling dates respectively, in sorghum sole crop compared to alternate-row intercrops. Results finally showed a strong effect of sampling procedures on the three leaf traits recorded: in the first sampling date, sorghum highlighted higher SLA and LA and lower LDMC than in the second sampling date.

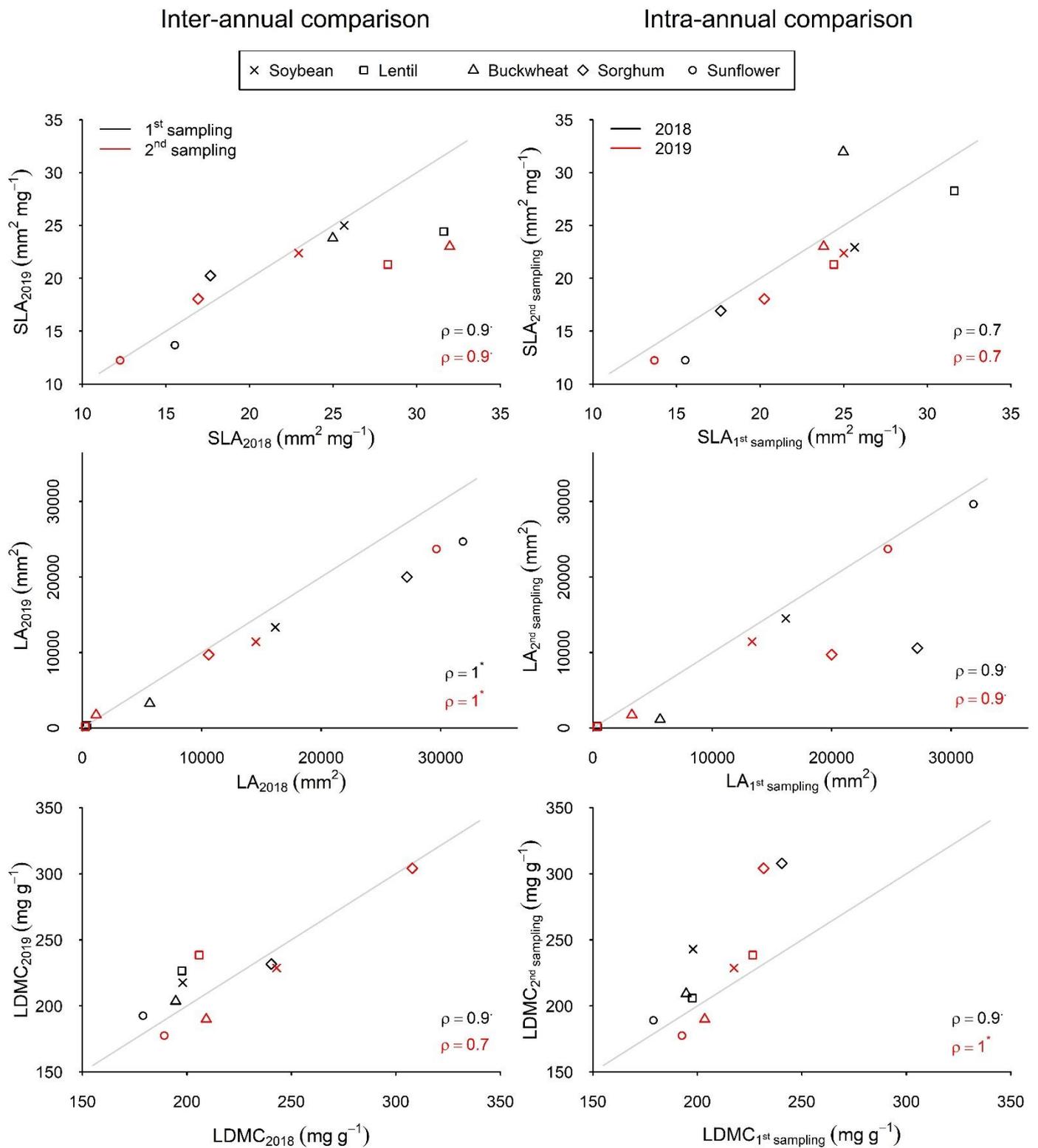
Finally, LA and LDMC of sunflower both responded to intercrop design. Within-row intercropped sunflower had significant higher LA values and lower LDMC values than for sole cropped sunflower (6 and 12% increase for LA in the first and second sampling dates respectively and 2% decrease for LDMC).

In general, sampling date effect was significant for most leaf traits of most species (Table 3.2). LA values tended to be smaller at the second sampling date compared to the first one while the effect of sampling date on values of both SLA and LDMC was species dependent.

### 3.3. Are the leaf trait species rankings maintained?

Generally speaking, species ranking was preserved between years and between sampling dates (Figure 3.2). Nonetheless, when comparing sampling dates within years, species ranking was not well preserved for SLA ( $p = 0.7$ ) compared to the other traits. Indeed, trait values evolved for each species between the two sampling dates but not in the same pattern. SLA values increased for buckwheat whereas these values decreased for the other species. Species ranking of LDMC between years at the second sampling date had also a low and non-significant  $p$  value, suggesting a non-conservation of species ranking between 2018 and 2019. However, due to the low number of species involved ( $n=5$ ), correlation coefficients and their significance levels must be considered carefully.

Despite the effect of intercrop design (species and spatial arrangement) on some traits, the species ranking was maintained in sole crops and in intercrops. However, the distance between two species was modified for some combinations and some traits. Thus, the higher values of SLA of soybean when intercropped with buckwheat and sunflower increased the distance between soybean and these species regarding this trait in intercrops compared to sole crops. The higher values of LDMC of soybean when intercropped with another species increased the distance with sunflower and reduced the distance with sorghum for this trait.

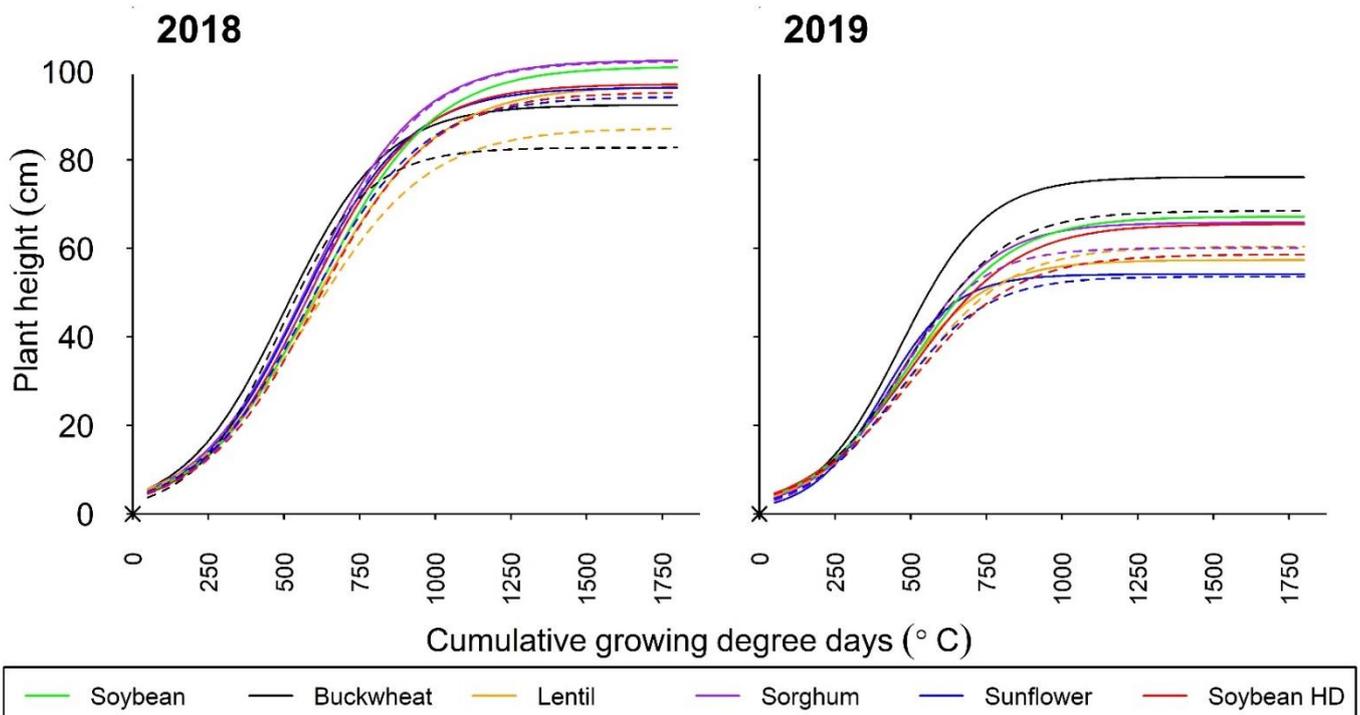


**Figure 3.2: Inter-annual and intra-annual leaf traits variations of studied species cultivated in sole crop conditions.** Spearman's rank coefficients ( $\rho$ ) are indicated in each plot, for both years in intra-annual comparisons and for both sampling dates for inter-annual comparisons ;  $\rho = 1$  and  $\rho = 0.9$  were significant at 0.05 and 0.1, respectively. The grey line is the  $y=x$  axis. SLA: Specific Leaf Area, LA: Leaf Area, LDMC: Leaf Dry Matter Content.

**Table 3.3: Crop height growth curves parameters.** AR stands for alternate-row, WR for within-row, SC for sole crop and GDD for growing degree days. Lowercase letters indicate significant differences between treatments for a given species. In the IC (intercropping) columns uppercase letters indicate significant differences between species within the intercrop while lowercase letters differentiate treatment when the interaction between species and spatial arrangement was significant. † for these treatments, spatial arrangement effect was significant, with values in WR > AR. † obtained with Kruskal-Wallis test.

		$H_{max}$ (cm)			$r$ ( $10^{-3}$ ; $GDD^{-1}$ )			$t_{1/2}$ (GDD)					
		Soybean		Associated crop	Soybean		Associated crop	Soybean		Associated crop			
		Mean		Mean	Mean	Mean	Mean	Mean		IC			
2018	Soybean	SC	101 ± 7	<b>ab</b>		5.3 ± 0.2		612 ± 28	a				
		AR	97 ± 3	<b>abc</b>		5.7 ± 0.7		587 ± 23	a				
		WR	95 ± 8	<b>abc</b>		5.3 ± 0.1		606 ± 17	a				
	Lentil	SC			26 ± 2	<b>b</b>		13.0 ± 2.5			336 ± 46		
		AR			27 ± 2	<b>b</b>	<b>c</b>		11.9 ± 1.8			331 ± 19	<b>c</b>
		WR			34 ± 5	<b>a</b>	<b>c</b>		11.9 ± 2.6	<b>A</b>		377 ± 32	<b>b</b>
	Buckwheat	AR	97 ± 7	<b>abc</b>		<b>a</b>	5.0 ± 0.3		605 ± 18	a		<b>a</b>	
		WR	87 ± 10	<b>bc</b>		<b>b</b>	5.0 ± 0.3		582 ± 31	a		<b>a</b>	
		SC			121 ± 8			12.5 ± 1.3			405 ± 14		
	Sorghum	AR			121 ± 5			12.5 ± 0.9			411 ± 21		
		WR			119 ± 6		<b>A</b>	12.7 ± 1.4		<b>A</b>	436 ± 55	<b>B</b>	
		AR	92 ± 3	<b>abc</b>		<b>B</b>	6.0 ± 0.4		507 ± 17	b		<b>A</b>	
	Sunflower	WR	83 ± 7	<b>c</b>		<b>B</b>	7.0 ± 1.9		515 ± 61	b		<b>A</b>	
		SC			132 ± 6			6.3 ± 0.4			574 ± 43		
		AR			134 ± 5		<b>A</b>	5.9 ± 0.6			585 ± 47		
	Soybean	WR			134 ± 8			5.8 ± 0.5			578 ± 39		
		AR	103 ± 3	<b>a</b>		<b>B</b>	5.5 ± 0.6		585 ± 29	a			
		WR	102 ± 4	<b>a</b>		<b>B</b>	5.7 ± 0.4		597 ± 29	a			
Sunflower	SC			175 ± 7			8.4 ± 0.4			559 ± 29			
	AR			178 ± 7		<b>A</b>	7.7 ± 0.5		<b>A</b>	570 ± 23			
	WR			176 ± 8		<b>A</b>	8.2 ± 0.5		<b>A</b>	557 ± 13			
2019	Soybean	AR	96 ± 6	<b>abc</b>		<b>B</b>	5.7 ± 0.8		<b>B</b>	568 ± 33	ab		
		WR	94 ± 1	<b>abc</b>		<b>B</b>	5.4 ± 0.3		<b>B</b>	582 ± 24	a		
		SC			67 ± 8	<b>abc</b>		6.0 ± 0.7	<b>b</b>		503 ± 86		
	Lentil	AR			66 ± 5	<b>abc</b>		5.7 ± 1.3	<b>b</b>		521 ± 99		
		WR			59 ± 7	<b>bc</b>		5.7 ± 1.5	<b>b</b>		518 ± 90		
		SC			29 ± 2				14.1 ± 4.8		280 ± 14	<b>ab</b>	
	Buckwheat	AR			29 ± 1		<b>B</b>		11.5 ± 3.1		253 ± 20	<b>b</b>	
		WR			28 ± 2		<b>B</b>		10.9 ± 3.7	<b>A</b>	295 ± 31	<b>a</b>	
		AR	57 ± 7	<b>bc</b>		<b>A</b>	6.6 ± 0.8	<b>ab</b>		<b>B</b>	450 ± 50		
	Sorghum	WR	60 ± 6	<b>bc</b>		<b>A</b>	6.0 ± 0.9	<b>b</b>		<b>B</b>	501 ± 45		
		SC			109 ± 10				8.5 ± 1.1		413 ± 16		
		AR			109 ± 11		<b>A</b>		7.6 ± 1.6		428 ± 59		
	Sunflower	WR			109 ± 11		<b>B</b>		7.9 ± 0.7		444 ± 33		
		AR	76 ± 7	<b>a</b>		<b>B</b>	7.1 ± 1.1	<b>ab</b>			476 ± 54		
		WR	68 ± 8	<b>ab</b>		<b>B</b>	6.3 ± 0.7	<b>ab</b>			493 ± 45		
	Soybean	SC			94 ± 10				9.4 ± 1.6		438 ± 22		
		AR			97 ± 11		<b>A</b>		9.3 ± 2.8		437 ± 43		
		WR			96 ± 5		<b>A</b>		9.5 ± 0.7	<b>A</b> †	440 ± 25	<b>B</b>	
Sunflower	AR	66 ± 6	<b>abc</b>		<b>B</b>	6.7 ± 0.7	<b>ab</b>		<b>B</b> †	478 ± 23			
	WR	60 ± 7	<b>bc</b>		<b>B</b>	7.3 ± 1.1	<b>ab</b>		<b>B</b> †	463 ± 46			
	SC			148 ± 8				7.6 ± 0.5	<b>b</b>	509 ± 6	<b>a</b>		
Soybean	AR			146 ± 2		<b>A</b>		8.6 ± 0.5	<b>a</b>	472 ± 17	<b>b</b>		
	WR			141 ± 2		<b>A</b>		8.5 ± 0.5	<b>ab</b>	501 ± 13	<b>a</b>		
	AR	54 ± 2	<b>bc</b>		<b>B</b>	8.4 ± 1.2	<b>a</b>		<b>B</b>	414 ± 29			
Sunflower	WR	54 ± 5	<b>c</b>		<b>B</b>	6.7 ± 1.1	<b>ab</b>		<b>B</b>	462 ± 26			

### 3.4. Plant height growth dynamic

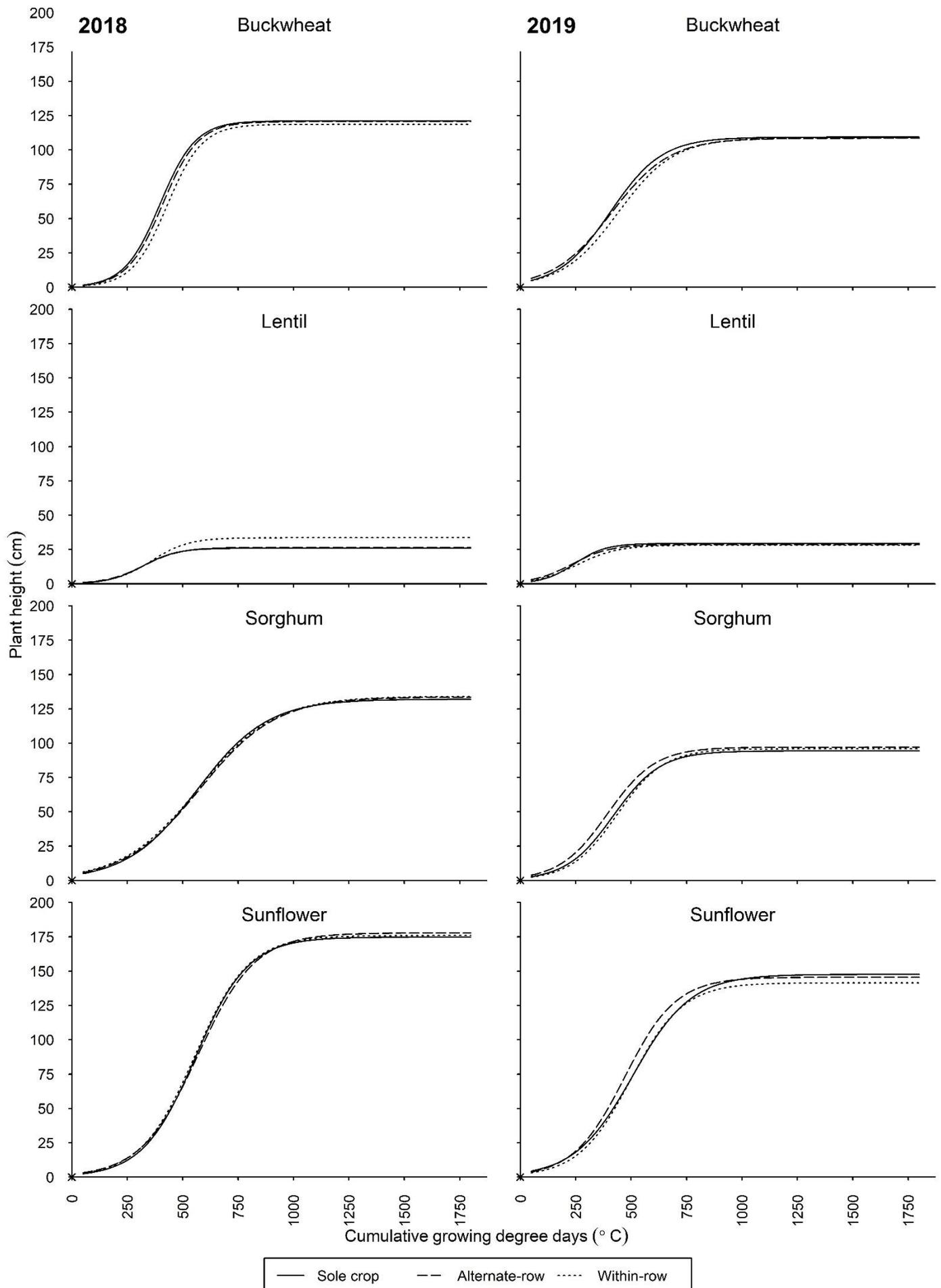


**Figure 3.3: Height growth curves of soybean for all intercropping treatments and two years (2018 and 2019).** Dashed lines represent within-row intercrops and full line for alternate-row intercrops. Degree days were calculated on base 6°C. HD: Half-density soybean.

Plant height growth curves representing the evolution of plant height throughout time are different between species (Figures 3.3 & 3.4). Thus, height growth parameters of the five sole crop species showed highly contrasted results (Table 3.3). Hence, the plant maximum height ( $H$ ) ranged from 26cm for lentil to 175cm for sunflower in 2018 and from 29cm for lentil and 148cm for sunflower in 2019. Spearman correlation coefficient ( $\rho = 0.9$ ;  $p$ -value=0.083) applied to maximum height ( $H_{max}$ ) of the five sole cropped species indicates that species ranking was maintained between years for maximum crop height (data not shown). The  $t_{1/2}$  parameter (i.e. the cumulated degree-day to achieve half the maximum height) varied between 348 GDD for lentil in 2018 and 579 GDD for sorghum on average in 2018 and from 276 GDD to 494 GDD for lentil and sunflower respectively in 2019.

Comparison of plant maximum height within intercrops showed that both years, soybean was significantly smaller than buckwheat, sorghum and sunflower, and significantly taller than lentil (Table 3.3; column IC). No matter the second crop species, the soybean height initial growth rate was always lower than second crop one (but not significantly for sorghum-soybean in 2018 and buckwheat-soybean in 2019). Time to reach half of maximum height was higher for soybean than for the associated crop in lentil-soybean and buckwheat-soybean intercrops in 2018 and for lentil-soybean, and sorghum-soybean in 2019.

Height growth curves parameters of associated species to soybean were little affected by treatments (Table 3.3 & Figure 3.4). On the contrary, soybean maximum height was significantly affected by treatments both years (Figure 3.3 and Table 3.4). In 2018, smallest soybean plants were found in within-row intercropping with lentil and buckwheat while the tallest were found in sole crop and in intercrop with sorghum. In 2019, the tallest soybeans were measured in buckwheat-soybean intercrops and the smallest ones in sunflower-soybean intercrops. In 2019 only, initial height growth rate of soybean was affected by treatments, with soybean intercropped in alternate-row with sunflower being significantly higher than soybean sole crops. Finally, in 2018,



**Figure 3.4: Height growth curves of all crops in sole crop and intercropping for two years (2018 and 2019).** Degree days were calculated on base 6°C.

the time to reach half the maximum height ( $t_{1/2}$ ) of soybean was significantly lower in buckwheat-soybean intercrops compared to other treatments. The difference reached around 80 growing degree days between soybean buckwheat and soybean sole crop.

The species ranking for maximum height was maintained in sole crops and in intercrops. However, as for leaf traits, the distance between species observed in sole crops was modified for some combinations in intercrops. It was the case for soybean-buckwheat WR intercrops where the distance between the two species for maximum height was increased (+80%) compared to the distance observed in sole crops.

## 4. Discussion

Our results showed that species ranking was maintained between years and sampling dates, for most of the traits. Nevertheless, the other important result of the present work is that crop traits used to determine plant strategy are, for some species, response traits to intercropping. Response was mainly driven by the associated species for soybean and by the change between sole cropping and intercropping for the associated species traits. Spatial arrangement generated very little response from the traits considered.

### 4.1. Crop species ranking and sampling date effect

We showed that for the set of crops studied in this paper, and for most traits, species ranking was preserved between years and sampling dates. This result is globally in accordance with previous works investigating similar questions (Garcia et al., 2020). However, contrary to our results, they did not find a conservation a species ranking for height between years. This may come from the fact that we compared few highly contrasted domesticated crops with about 150 cm of height difference between the smallest and the tallest while they compared spontaneous and sown interrow cover species with variation ranges of maximum 50 cm.

However, as traits values are affected by sampling date, it must be carefully considered when using trait based approach, especially when trait values are to be use in predictive models (e.g. Tribouillois et al., 2015a). Moreover, for SLA, species ranking was different between sampling dates. It advocates for careful consideration of measurement date of such trait as it evolves throughout the season (Römermann et al., 2016). In this study, the values of traits evolved but not with the same pattern for all species. The choice of the sampling date for such an approach should be better considered.

### 4.2. Soybean response traits

Leaf traits of soybean all responded to the different treatments and the response was mainly due to the identity of the associated crop. Moreover, our results showed that functional traits recorded in soybean sole crop half-density treatments in both spatial arrangements were not different from those of soybean in sole crop (full density), we thus argue that intraspecific competition did not result in trait response differences. Only interspecific competition had entailed a response on soybean traits.

SLA is known to increase with the reduction of light coming through the canopy (e.g. Violle et al., 2009), which is coherent with our results. Indeed, at both sampling dates, soybean SLA was higher for soybean intercropped with buckwheat and sunflower which were crops with large height difference with soybean and/or with strong early height growth dynamic differences with soybean.

LDMC is also known to shift with changes in nutrients and water availability (Pakeman, 2013). In our study, soybean LDMC was highest in intercrops with buckwheat at the first sampling date and with both buckwheat and sorghum at the second sampling date. This suggests that competition for water and/or nutrients with these crops probably forced soybean to adopt a more conservative resource strategy compared to the other situations.

Soybean height modification did depend on the height growth characteristics of the associated crop. Indeed, the smallest soybeans were recorded in intercropping with crop being quickly taller than soybean; sunflower both years and buckwheat in 2018 (Table 3.3). This suggests that these associated crops intercepted light in such manner that soybean was not able to continue growing. On the contrary, the tallest soybeans were measured in intercropping with sorghum in 2018 and with buckwheat in 2019. These two crops, despite being taller than soybean, had similar growth patterns than soybean, with no difference in the time to reach half maximum height. This suggests that light resource was better shared during the entire growth in height, without any of the crops taking advantage over the other through reaching higher canopy height more quickly.

### 4.3. Associated crops response traits

Few traits of the associated crops responded to cropping situations and it was species dependent. Only lentil and sunflower had height growth parameters that varied. Taller lentils in within-row intercropping with soybean compared other lentil crops results from competition for light from soybean. The more homogeneous soybean canopy probably intercepted light more evenly in within row intercropping, forcing the understorey lentil to grow. We also could argue that the tutor effect of soybean stem allowed the thin lentil stems to grow higher without lodging. As lentil SLA was higher in intercrops than in sole crops, competition for light may be the main reason for the response of lentil.

The leaf traits of sorghum and sunflower which responded to intercropping did it with a really small increase or decrease (less than 12%) in their value compared to sole crop one. First, it suggests that trait response for these crops is very small and might have a neglectable effect on the intercrop functioning. Second, for all sorghum and sunflower treatments, the value taken by their traits was homogeneous (as confirmed by the coefficients of variation < 15% for SLA and LDMC) probably due to the fact that sorghum and sunflower are hybrids and were selected for their competitiveness.

In this study, we considered trait response within species and identified response mainly to intercropping for the associated crop and to the species intercropped for soybean traits. We observed that the various responses to intercrop design may influence the distance between two species intercropped compared to the distance observed in sole crops for SLA and maximum height. Thus, as the agroecosystem functioning depends on trait diversity at community scale, the next step would be to consider the effect of the response traits on the community trait value and functioning. For example, when trait value divergence is to be favoured, does the response of the traits amplify the difference existing between the traits compared to a difference established based on traits measured on sole crops?

We demonstrated that species traits may respond to intercropping design but this highly depends on the crop and the trait considered. Also, the influence of such variation on crop performance remains to be quantified to decide if it is worth taking response trait into account when designing intercrops using trait-based approach. Crop modelling could help to quantify the impacts of variations of a given trait on relative competitive abilities of intercropped species and the services obtained.

*Dans ce troisième chapitre, nous avons caractérisé la réponse des différents traits considérés dans le Chapitre II. Pour les espèces associées au soja, nous avons observé que la réponse des traits était relativement faible (comparaison des traits de l'espèce en association avec le soja et traits en culture pure). L'arrangement spatial n'a pas généré de réponse suffisamment contrastée pour être détectée. Pour le soja, en réponse à la gamme d'espèces contrastées associées au soja, les variations de valeurs de traits étaient importantes entre modalités, de l'ordre de 20 à 30%. Ce sont la surface spécifique foliaire et la surface d'une feuille qui variait le plus fortement. La réponse du soja était principalement liée à l'identité de l'espèce qui lui était associée. La réponse à l'arrangement spatial était bien plus faible.*

## Chapitre IV : Impact de l'association de cultures sur la composition des résidus et leur dégradation, et la culture de blé suivante.

### 1. Introduction

De nombreuses études ont montré une augmentation du rendement des céréales cultivées après une légumineuse comparé à des céréales cultivées après une autre céréale. Cet « effet précédent » provient de nombreux facteurs parmi lesquels on peut citer la rupture des cycles des bioagresseurs, les effets sur la structure du sol et la disponibilité en éléments minéraux (Angus et al., 2015; Kirkegaard et al., 2008). Les légumineuses sont particulièrement connues pour leur effet précédent lié à l'amélioration de la disponibilité en azote minéral du sol pour la culture suivante, qui impacte positivement le rendement de la céréale suivante tout en permettant de diminuer la quantité totale d'engrais nécessaire de 23 à 31 kg/ha d'azote (Preissel et al., 2015). Dans le cas du soja, une méta-analyse récente fait état d'une augmentation moyenne de 23% du rendement de la céréale suivant une culture de soja par rapport à une céréale de céréale (Cernay et al., 2018).

L'effet précédent lié à l'azote des légumineuses peut venir de trois phénomènes. D'une part, les légumineuses fixent l'azote atmosphérique *via* leur symbiose avec des bactéries du sol, les *Rhizobium* ou *Bradyrhizobium*, qui forment des nodosités au travers desquelles la plante échange des sucres avec les bactéries qui s'en servent pour fixer le diazote de l'atmosphère et fournissent à la plante une forme d'azote assimilable. Grâce à cette fixation de l'azote, les légumineuses n'ont pas besoin de fertilisation et peuvent potentiellement enrichir le système en azote (Chalk, 1998). Cependant, dans le cas du soja, la teneur en protéines des graines est très élevée ce qui fait que l'exportation des graines hors de la parcelle contribue à l'exportation de grandes quantités d'azote. Bien que la fixation symbiotique moyenne du soja s'élève à 50 à 60% de ses besoins en azote, cette dernière couvre à peine les exportations lors de la récolte, ce qui engendre un bilan légèrement négatif ou nul en terme d'azote (Ciampitti and Salvagiotti, 2018; Salvagiotti et al., 2008).

L'effet lié à l'azote du soja sur la culture suivante résulterait donc principalement de l'effet « sparing », qui correspond à une faible mobilisation de l'azote minéral du sol pour couvrir les exportations et/ou de la plus courte immobilisation de l'azote lors de la décomposition des résidus de soja par rapport à d'autres cultures (Chalk, 1998; Ciampitti and Salvagiotti, 2018; Green and Blackmer, 1995).

Associer le soja à une autre espèce peut influencer l'effet précédent lié à l'azote. En effet, l'association d'une céréale avec une légumineuse augmente la proportion d'azote fixé par cette dernière mais réduit la quantité totale d'azote fixée (Rodriguez et al., 2020). Aussi, les exportations d'azote *via* les graines peuvent

être modifiées en fonction du rendement et de la teneur en azote des grains des espèces composant l'association. Enfin, les quantités de résidus produits et leur qualité, qui dépendent des performances de chaque espèce et des traits de ces espèces, peuvent aussi être modifiées par rapport à une culture pure. Par exemple, la quantité totale de carbone et d'azote apportée par les résidus serait modifiée en association et tendrait à être intermédiaire entre les quantités apportées par les cultures pures respectives (Chapagain and Riseman, 2014; Vachon and Oelbermann, 2011).

La décomposition des résidus de cultures est un phénomène complexe influencé par de nombreux facteurs. L'azote présent dans les résidus en décomposition est minéralisé et peut être immobilisé par les organismes du sol qui en ont besoin pour la dégradation des éléments carbonés, ou bien il est disponible dans le sol lorsque la minéralisation est supérieure à l'immobilisation. Parmi les facteurs en jeu, la composition biochimique des résidus est primordiale (Jensen et al., 2005; Redin et al., 2014; Trinsoutrot, 2000). Ainsi, la teneur en lignine des résidus ne semble pas affecter leur taux de décomposition (Redin et al., 2014; Trinsoutrot, 2000). Au contraire, des résidus riches en azote et en composés solubles auront une minéralisation rapide de l'azote (Abiven et al., 2005; Redin et al., 2014). Enfin, la concentration en hémicellulose, en cellulose et en hollocellulose (hémicellulose + cellulose) des résidus explique bien la dynamique de minéralisation du carbone (Jensen et al., 2005; Redin et al., 2014). Cependant, ces composés sont aussi liés à une plus forte immobilisation de l'azote puisqu'il y a plus de composés carbonés à décomposer. Redin et al. (2014) suggèrent que la modification de la dynamique de décomposition des résidus dans des associations est due à la présence de résidus de différentes qualités biochimiques, modifiant les équilibres des différents composés, plutôt qu'à des effets synergiques.

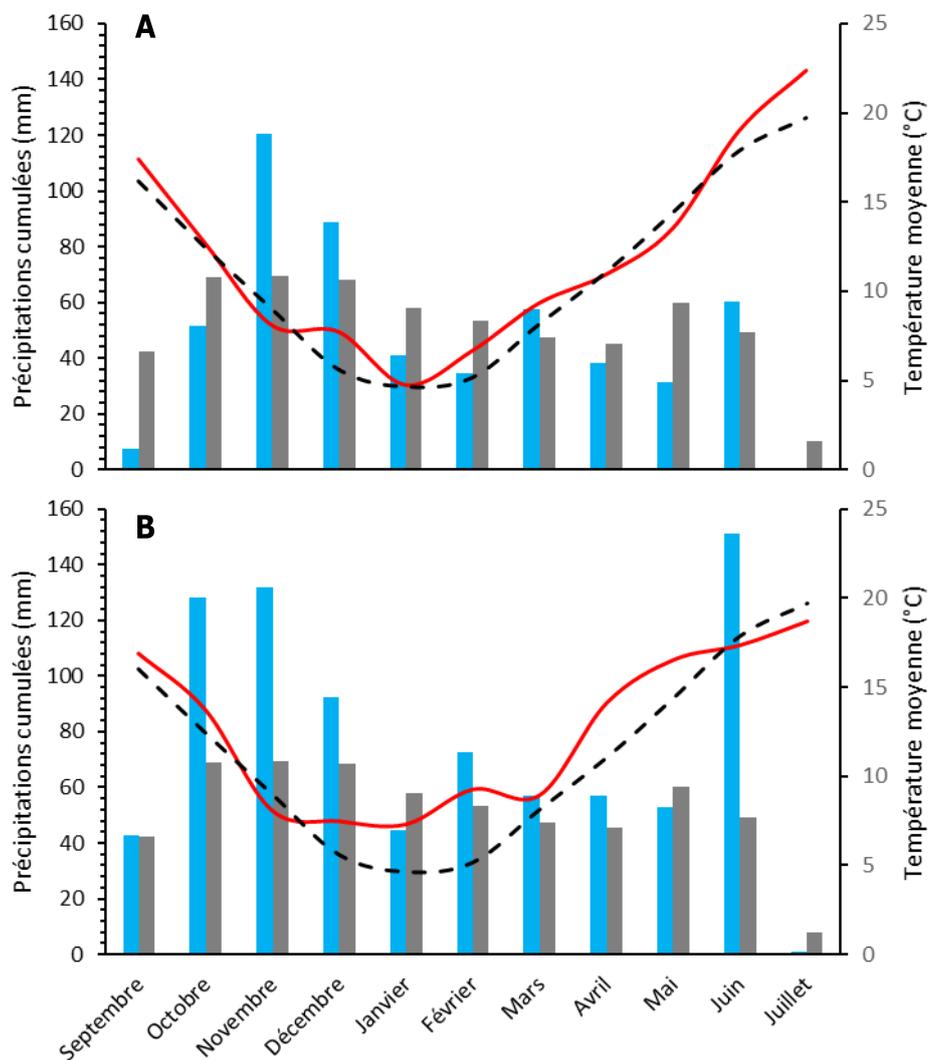
La teneur en matière sèche d'une feuille (LDMC pour leaf dry matter content), un trait du syndrome économique foliaire, est relié à une stratégie de conservation des ressources par les plantes (cette propriété se conservant au-delà de la vie de la plante). Ce trait fonctionnel foliaire est également relié à la facilité de décomposition de la matière organique et aussi à la teneur des résidus en hémicellulose (Kazakou et al., 2009; Laughlin, 2011) ; il pourrait donc constituer un autre indicateur de la vitesse de dégradation et de minéralisation de l'azote contenu dans les résidus. Dans le cas d'associations d'espèces, l'agrégation de la valeur des traits des plantes dominantes dans une communauté permettrait d'obtenir une bonne indication du fonctionnement de cette communauté (Duru et al., 2010; Garnier et al., 2004). Fortunel et al. (2009) ont ainsi observé une corrélation négative entre le LDMC agrégé et la facilité de décomposition des résidus dans des prairies Européennes.

L'objectif de ce travail consiste donc à étudier les effets de différentes associations à base de soja et leurs cultures pures correspondantes sur (i) la quantité de N<sub>2</sub> fixée et les exportations d'azote par les grains, ii) la quantité et la qualité des résidus et leur décomposition, iii) la dynamique de l'azote dans le sol, iv) les conséquences sur les performances du blé suivant.

## 2. Matériel & Méthodes

### 2.1. Site expérimental et conditions météorologiques

Les expérimentations ont été réalisées sur une station expérimentale à Brain-sur-l'Authion, près d'Angers. Ces expérimentations ont eu une durée totale de 15 mois entre le semis des cultures et des associations d'été et la récolte du blé suivant. Deux couples cultures d'été (récoltes 2018 et 2019) - blé (récoltes 2019 et 2020) ont été suivis. Les conditions météorologiques pendant les cycles de cultures d'été et les conditions du sol sont présentées dans les chapitres précédents (voir par exemple le Chapitre I, section 2.1). Les données météorologiques des cycles de culture des blés suivants sont résumées dans la Figure 4.1.



**Figure 4.1 : Données météorologiques mesurées au cours de la culture du blé en 2018/2019 (A) et 2019/2020 (B).** Les courbes représentent la température mensuelle moyenne : en rouge pour l'année considérée, en pointillés noirs pour les 10 années précédant les essais. Les histogrammes représentent les précipitations cumulées mensuelles avec en bleu les mesures de l'année et en gris la moyenne de la décennie précédente.

L'année 2018/2019 a été caractérisée par les mois de novembre et décembre plus pluvieux que la normale (Figure 4.1-A), mais des températures conformes à la normale. En 2019/2020, les températures hivernales

et printanières étaient plus élevées que la normale (Figure 4.1-B). De plus, les précipitations en automne étaient particulièrement abondantes.

## 2.2. Cultures précédentes

Les cultures pures et les associations à base de soja précèdent le blé, considérées dans ce chapitre, ont été conduites de la manière décrite dans les chapitres précédents. Cependant, quelques ajustements ont été faits pour ce travail. Les zones de chaque culture, dédiées à la préparation de l'étude de l'effet précédent ont été désherbées manuellement à la floraison du soja (le 5/07/2018 et le 3/07/2019) afin de garantir le bon développement des cultures et éviter l'interférence des adventices dans l'effet précédent évalué.

Les placettes ont ensuite été récoltées avec la moissonneuse batteuse expérimentale afin d'extraire les graines de la parcelle. Les résidus de culture ont été broyés.

## 2.3. Conduite culturale du blé

Seules les cultures pures et les associations en rangs alternés ont été prises en compte pour l'étude de l'effet précédent, ce qui ramenait le nombre de modalités à 9 par bloc.

Trois blocs ont été implantés en 2018/2019 puisqu'un bloc a été retiré de l'expérimentation à cause d'une mauvaise levée des cultures d'été. En 2019/2020, les 4 blocs ont été implantés.

Le blé (*Triticum aestivum* L., variété : Descartes) suivant les associations de cultures et les cultures pures a été implanté en semis direct le 26 octobre 2018 à une densité de 300 grains/m<sup>2</sup> et le 20 novembre 2019 avec une densité de 360 grains/m<sup>2</sup>. La date de semis tardive du blé en 2019 est due à un mois d'octobre très pluvieux (Figure 4.1-B). L'écartement entre rangs était de 16,1 cm. Un désherbage en post-semis prélevée a été réalisé puis un désherbage de rattrapage a eu lieu en sortie hiver. Un traitement fongicide a été appliqué la première année.

Lors de la première année d'expérimentation, le blé a reçu 115 kg/ha d'azote au stade épi 1 cm puis 30 kg/ha supplémentaires à la floraison. La seconde année, chaque parcelle a été divisée en deux zones ; une moitié n'est pas fertilisée (0N) et l'autre (75N) reçoit 75 kg/ha d'azote au stade épi 1 cm.

Les difficultés de semis du blé lors de la deuxième année ont engendré une mauvaise levée du blé sur 2 blocs, qui ont été retirés de l'expérimentation après le prélèvement de sol « sortie hiver ».

## 2.4. Prélèvements et analyses

### 2.4.1. Cultures d'été

À maturité, les échantillons de cultures d'été (pures et associées) ont été prélevés sur les deux rangs centraux, sur une longueur de 1 m, afin de mesurer le rendement en grains et en pailles puis de collecter le matériel nécessaire aux analyses biochimiques et à la fabrication des litterbags. Pour faciliter la lecture de ce chapitre, cette placette est appelée « PSoj ».

Les pailles des cultures d'été ont été analysées avec la méthode Van Soest and McQueen (1973), afin de déterminer les proportions de composés solubles, de cellulose, d'hémicellulose et de lignine. Pour les associations de cultures, le mélange de résidus analysé était composé des résidus de chaque culture selon la proportion respective de chacune dans la biomasse totale des résidus, mesurée à la récolte.

#### *LDMC*

Les valeurs de LDMC ont été mesurées selon les protocoles internationaux disponibles (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2013), sur les cultures pures de chacune des cultures d'été comme présenté dans le Chapitre II.

### 2.4.2. Blé

Les biomasses de blé ont été relevées à trois reprises dans le cycle de culture : à épi 1 cm, à floraison et à maturité. Pour chaque prélèvement quatre rangs ont été prélevés sur une longueur de 50 centimètres. Après séchage à 70°C pendant 48h les échantillons ont été pesés pour déterminer la biomasse sèche. À épi 1 cm et à floraison, la teneur en azote du blé des échantillons prélevés a été analysée par spectrométrie de masse. À récolte, les grains étaient séparés des pailles avant séchage des deux éléments pour connaître le rendement.

Les différentes composantes de rendement du blé ont été mesurées : à épi 1 cm, le nombre de plantes a été compté sur deux des quatre rangs prélevés et le nombre de talles viables (talles ayant plus de 3 feuilles) a été compté pour 10 pieds de blé par placette. À maturité, le nombre d'épis par mètre carré et le PMG ont été mesurés.

### 2.4.3. Azote minéral du sol

À la récolte du soja, la quantité d'azote minéral dans le sol a été mesurée sur les placettes utilisées pour l'expérimentation présentée au Chapitre I. Ensuite, cette quantité a été mesurée dans le blé, au semis du blé, en entrée hiver, en sortie hiver à la floraison du blé et à la récolte du blé. En 2019, le semis tardif du blé coïncidait avec le prélèvement de sol entrée hiver, par conséquent un seul prélèvement a été réalisé. Lors de chaque prélèvement de sol, le sol était prélevé sur trois horizons différents : 0-30 cm, 30-60 cm et 60-90 cm, puis l'azote minéral du sol a été mesuré par un analyseur de flux continu.

### 2.4.4. Litterbags

Des sachets de résidus de cultures, les litterbags, ont été constitués après la récolte des cultures d'été (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Chaque litterbag était composé de 20 grammes de matière fraîche de

résidus. Pour les associations, la masse de chaque culture utilisée pour la fabrication des litterbags était basée sur la proportion de matière fraîche de résidus mesurés à la récolte. Les résidus sont insérés dans des sachets en nylon de dimension 15x10 cm et de maille de 3 mm de côté. Les litterbags ont été fabriqués et mis en place dans les placettes, posés sur le sol, dans les jours suivant la récolte des cultures.

Trois litterbags par modalité ont été fabriqués afin de les relever en entrée hiver, en sortie hiver et à la récolte du blé. À chaque ramassage de litterbag, ces derniers étaient séchés pendant 48h, débarrassés de la terre puis pesés pour déterminer la matière sèche restante.

## 2.5. Calculs

Les quantités d'azote exportées par les grains et laissées sur la parcelle par les pailles ont été calculées en multipliant la biomasse de graines ou de pailles mesurée sur « PSoj » par la teneur en azote des graines et des pailles respectivement. La teneur en azote des pailles et des graines utilisées a été mesurée sur les placettes dédiées à l'expérimentation du Chapitre I.

L'indice de récolte de l'azote (NHI) correspond à la quantité d'azote contenue dans les graines de la culture divisée par la quantité d'azote contenue dans les graines et les pailles.

Un bilan partiel de l'azote a été calculé de deux manières différentes. La première est :

$$\text{Bilan partiel} = \text{Quantité d'azote fixé par la culture (kg/ha)} - \text{Quantité d'azote dans les graines (kg/ha)}$$

La quantité d'azote fixé a été calculée en multipliant la quantité d'azote des résidus de légumineuses (mesuré en PSoj) par la valeur du taux de fixation mesurée sur les échantillons prélevés dans le dispositif du Chapitre I. L'estimation de la fixation d'azote s'est faite après analyse isotopique pour connaître l'enrichissement en azote 15 ( $\delta^{15}\text{N}$ ) des échantillons de légumineuse et de la plante de référence (le tournesol). La proportion d'azote fixé par le soja et la lentille a été calculé de la manière suivante :

$$\% \text{ N fixé} = \frac{\delta^{15}\text{N}_{\text{Référence}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{Légumineuse}}}{\delta^{15}\text{N}_{\text{Référence}} - \beta_{\text{fix}}}$$

avec une valeur de  $\beta_{\text{fix}}$  de -1,83 pour le soja et -0,56 pour la lentille (Unkovich et al., 2008).

Pour la seconde méthode de calcul, nous avons inclus l'azote contenu dans les racines avant d'appliquer le taux de fixation. Pour la proportion d'azote dans les racines par rapport à l'azote total de la plantes (N pailles + N grains + N racines), nous avons choisi les valeurs suivantes : 24% pour le soja (Rochester et al., 1998) et 9% pour la lentille (Guinet, 2019).

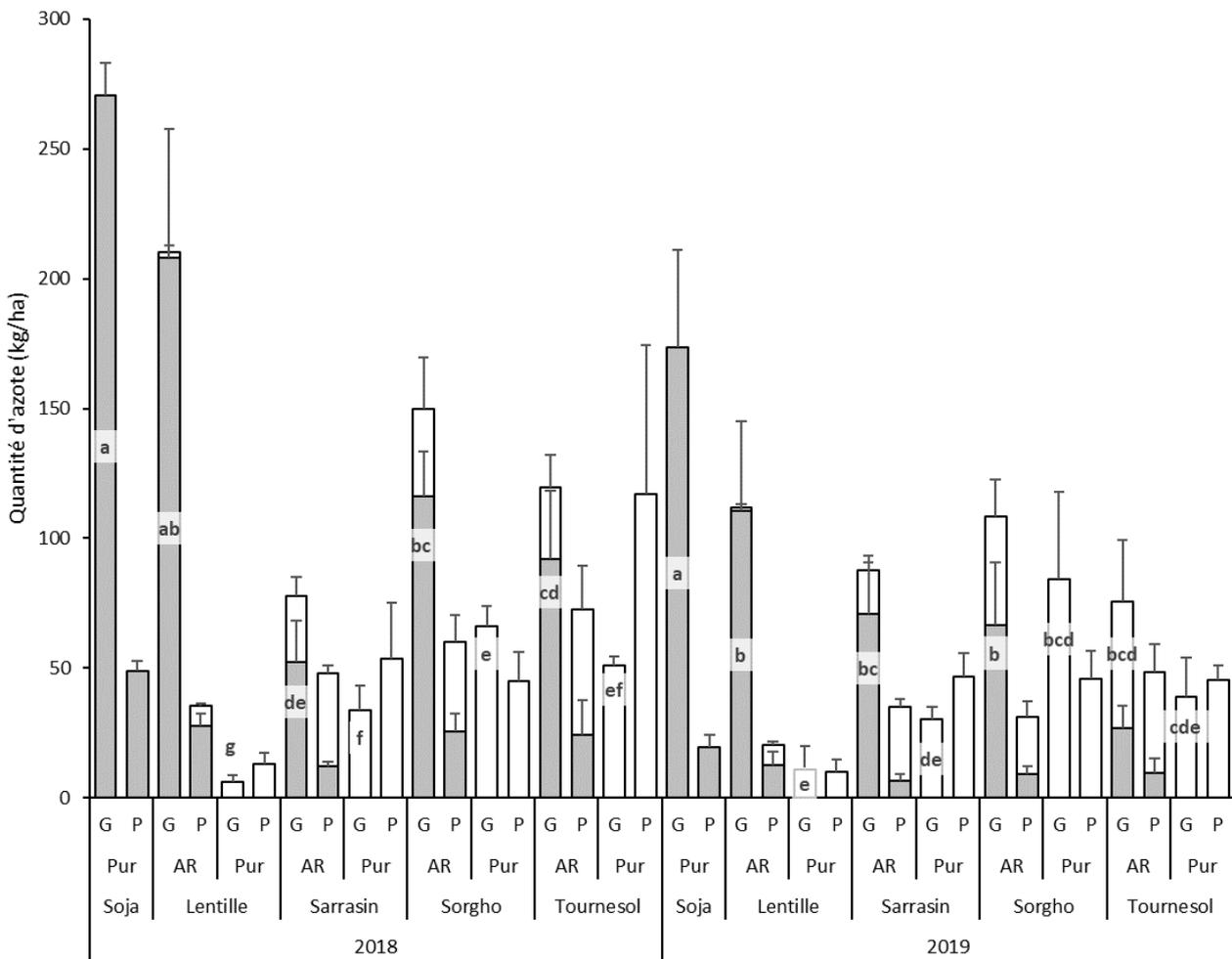
Le LDMC pondéré a été calculé de la manière suivante :

$$\text{LDMC Pondéré} = \frac{\text{MS pailles soja}}{\text{MS paille association}} * \text{LDMC}_{\text{Soja}} + \frac{\text{MS pailles culture associée}}{\text{MS paille association}} * \text{LDMC}_{\text{culture associée}}$$

## 2.6. Statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées par des ANOVA avec R (R Core Team, 2019). Lorsque les conditions d'utilisation de l'ANOVA n'étaient pas remplies, un test de Kruskal-Wallis a été utilisé. Enfin, les coefficients de corrélation de Pearson ont été calculés entre les variables.

### 3. Résultats



**Figure 4.2 : Quantités d'azote présent dans les graines et les pailles des cultures dans les différentes modalités de culture.** En gris, les quantités d'azote du soja et en blanc celles de la culture associée. G indique les Graines et P les Pailles. AR signifie « Alternate-row » et indique les associations de cultures. Au sein de chaque année, les lettres minuscules différentes distinguent les modalités ayant des quantités cumulées d'azote différentes pour les graines. Les différences statistiques pour les pailles sont présentées dans le tableau 2.

#### 3.1. Exportation de l'azote dans les grains par les cultures

Parmi les cultures pures, les deux années de répétition de l'essai, le soja a exporté les plus grandes quantités d'azote avec 271 kg/ha en 2018 et 173 kg/ha en 2019 (Figure 4.2). La lentille pure a exporté le moins d'azote *via* ses graines avec 6 kg/ha en 2018 et 11 kg/ha en 2019. La quantité totale d'azote exportée par les graines dans les différentes associations était très variable et élevée, allant de 78 kg/ha à 210 kg/ha en 2018 et de 75 kg/ha à 112 kg/ha en 2019. Dans la majorité des cas, la quantité d'azote exportée par les graines des associations était significativement inférieure à celle du soja pur et supérieure à celle de la culture pure de l'espèce associée. Enfin, ce sont les graines de soja qui exportaient la plus grande proportion d'azote accumulé dans les associations (Figure 4.2).

Les indices de récolte de l'azote (NHI) varient en fonction des modalités (Tableau 4.1). Le soja pur a exporté respectivement 85% et 90% de l'azote contenu dans ses parties aériennes en 2018 et 2019. Les

deux années, les associations lentille-soja et sorgho-soja avaient un NHI proche de celui du soja pur. Les NHI des associations sarrasin-soja et tournesol-soja étaient significativement inférieurs à celui du soja pur. Les NHI les plus faibles étaient ceux de la lentille, de sarrasin et du tournesol en cultures pures.

**Tableau 4.1 : Indice de récolte de l'azote (NHI) des différentes cultures.** Les lettres différentes distinguent des groupes statistiquement différents les uns des autres selon le test de Tukey ( $\alpha = 0,05$ ).

	2018			2019		
	Moyenne	Écart type		Moyenne	Écart type	
<b>Soja Pur</b>	0,85	0,01	<b>a</b>	0,90	0,03	<b>a</b>
<b>Lentille Pure</b>	0,31	0,03	<b>c</b>	0,47	0,12	<b>ef</b>
<b>Lentille-Soja</b>	0,85	0,02	<b>a</b>	0,84	0,06	<b>ab</b>
<b>Sarrasin Pur</b>	0,39	0,07	<b>c</b>	0,40	0,01	<b>f</b>
<b>Sarrasin-Soja</b>	0,62	0,04	<b>b</b>	0,71	0,06	<b>bcd</b>
<b>Sorgho Pur</b>	0,60	0,06	<b>b</b>	0,64	0,05	<b>cd</b>
<b>Sorgho-Soja</b>	0,71	0,01	<b>ab</b>	0,77	0,03	<b>abc</b>
<b>Tournesol Pur</b>	0,33	0,13	<b>c</b>	0,45	0,11	<b>f</b>
<b>Tournesol-Soja</b>	0,63	0,06	<b>b</b>	0,61	0,01	<b>de</b>

### 3.2. Biomasse et quantité d'azote accumulé dans les résidus

La quantité totale de résidus variait respectivement de 0,8 t/ha à près de 13 t/ha en 2018 pour la lentille pure et le tournesol pur, et de 0,5 t/ha à 7,4 t/ha en 2019 pour la lentille pure et le sorgho pur (Tableau 4.2). Le soja pur a produit 4 t/ha de résidus en 2018 et 3 t/ha en 2019. Dans les associations les quantités totales de résidus étaient intermédiaires par rapport aux quantités de résidus des cultures pures correspondantes. Enfin, la part de résidus de soja dans les résidus d'associations était variable en fonction des modalités. Les résidus de lentille-soja avaient la plus forte proportion de soja les deux années ; la plus faible proportion de soja est mesurée en 2018 pour l'association sarrasin-soja et en 2019 pour le tournesol-soja.

Dans les pailles produites, la quantité d'azote allait respectivement de 13 à 117 kg/ha en 2018 pour la lentille pure et le tournesol pur et de 10 à 47 kg/ha pour la lentille pure et le sarrasin pur en 2019 (Figure 4.1 ; Tableau 4.2). Ces différences de quantité totale d'azote laissée par les pailles sont principalement liées à la quantité totale de résidus puisque la teneur en azote des pailles ne variait que de 0,5 à 2 % de la masse, quelle que soit l'espèce (données non présentées). Pour les associations, la gamme était plus restreinte, variant de 36 à 73 kg N/ha en 2018 et de 20 à 48 kg N/ha en 2019 et présentait peu de différences significatives. Enfin, le soja pur a laissé respectivement 49 et 20 kg N/ha dans ses résidus en 2018 et 2019. Alors que des différences importantes étaient observées sur la quantité d'azote exporté dans les grains, les modalités des associations et du soja pur ont donc peu différé sur la quantité d'azote total restant au champ *via* les résidus.

La part d'azote provenant des résidus de soja était significativement plus grande dans l'association lentille-soja que dans les autres associations (Tableau 4.2).

**Tableau 4.2 : Résidus restant après récolte des cultures d'été et bilans partiels d'azote.** Bilan Partiel = N fixé dans les parties aériennes – N exporté. Bilan Partiel racines = N fixé dans la totalité de la plante – N exporté. On considère que 9% de l'azote total est présent dans les racines pour la lentille (Guinet, 2019) et 24% pour le soja (Rochester et al., 1998). MS : matière sèche, N : azote.

Culture précédente	MS totale de pailles (t/ha)			% MS Soja			N total pailles (kgN/ha)		% N provenant du Soja			Bilan Partiel (kgN/ha)		Bilan Partiel racines (kgN/ha)				
	Moy.	Ecart.		Moy.	Ecart.		Moy.	Ecart.	Moy.	Ecart.		Moy.	Ecart.	Moy.	Ecart.			
<b>Soja Pur</b>	4,05	0,14	<b>bc</b>				48,89	3,83	<b>ab</b>			-73,60	15,21	<b>c</b>	-11,34	16,62	<b>ab</b>	
<b>Lentille Pure</b>	0,81	0,22	<b>d</b>				12,89	4,52	<b>c</b>			3,78	2,92	<b>a</b>	4,75	3,46	<b>a</b>	
<b>Lentille-Soja</b>	3,35	0,45	<b>c</b>	89%	3%	<b>a</b>	35,63	3,67	<b>b</b>	78%	5%	<b>a</b>	-70,79	11,24	<b>bc</b>	-27,32	8,98	<b>abc</b>
<b>Sarrasin Pur</b>	7,67	2,26	<b>ab</b>				53,73	21,61	<b>ab</b>				-33,57	9,56	<b>ab</b>	-33,57	9,56	<b>abcd</b>
2018 <b>Sarrasin-Soja</b>	7,07	0,49	<b>ab</b>	15%	3%	<b>c</b>	47,89	3,37	<b>ab</b>	26%	4%	<b>b</b>	-40,32	5,34	<b>bc</b>	-28,43	4,94	<b>abcd</b>
<b>Sorgho Pur</b>	9,44	1,49	<b>a</b>				45,00	11,30	<b>ab</b>				-66,09	7,67	<b>bc</b>	-66,09	7,67	<b>d</b>
<b>Sorgho-Soja</b>	7,43	2,15	<b>ab</b>	31%	8%	<b>b</b>	60,19	9,37	<b>ab</b>	43%	13%	<b>b</b>	-62,08	19,05	<b>bc</b>	-34,43	18,50	<b>bcd</b>
<b>Tournesol Pur</b>	12,65	4,96	<b>a</b>				117,00	57,23	<b>a</b>				-50,88	3,48	<b>bc</b>	-50,88	3,48	<b>cd</b>
<b>Tournesol-Soja</b>	8,15	2,36	<b>ab</b>	21%	4%	<b>bc</b>	72,70	28,42	<b>ab</b>	32%	7%	<b>b</b>	-45,52	25,37	<b>bc</b>	-22,10	27,28	<b>abc</b>
<b>Soja Pur</b>	3,00	0,59	<b>ef</b>				19,66	4,64	<b>bc</b>				-68,05	28,37	<b>bc</b>	-34,76	29,55	<b>ab</b>
<b>Lentille Pure</b>	0,51	0,29	<b>g</b>				9,97	4,88	<b>c</b>				-3,34	1,98	<b>a</b>	-2,58	1,47	<b>a</b>
<b>Lentille-Soja</b>	2,05	0,30	<b>fg</b>	81%	4%	<b>a</b>	20,26	4,93	<b>bc</b>	62%	10%	<b>a</b>	-30,43	8,36	<b>ab</b>	-5,34	10,62	<b>a</b>
<b>Sarrasin Pur</b>	5,08	0,73	<b>bcd</b>				46,74	8,94	<b>a</b>				-30,38	4,84	<b>ab</b>	-30,38	4,84	<b>ab</b>
2019 <b>Sarrasin-Soja</b>	4,01	0,58	<b>def</b>	26%	7%	<b>ab</b>	35,06	5,56	<b>ab</b>	18%	6%	<b>b</b>	-45,85	12,91	<b>abc</b>	-32,65	12,43	<b>ab</b>
<b>Sorgho Pur</b>	7,36	0,74	<b>a</b>				46,02	10,53	<b>a</b>				-84,35	33,50	<b>c</b>	-84,35	33,50	<b>c</b>
<b>Sorgho-Soja</b>	4,83	1,25	<b>cde</b>	23%	6%	<b>ab</b>	31,13	5,60	<b>ab</b>	30%	11%	<b>b</b>	-70,62	22,94	<b>bc</b>	-58,64	22,79	<b>bc</b>
<b>Tournesol Pur</b>	6,94	0,94	<b>ab</b>				45,63	5,40	<b>a</b>				-39,04	15,01	<b>ab</b>	-39,04	15,01	<b>abc</b>
<b>Tournesol-Soja</b>	6,31	1,26	<b>abc</b>	10%	2%	<b>b</b>	48,25	16,75	<b>a</b>	19%	5%	<b>b</b>	-58,49	22,20	<b>bc</b>	-53,12	21,93	<b>bc</b>

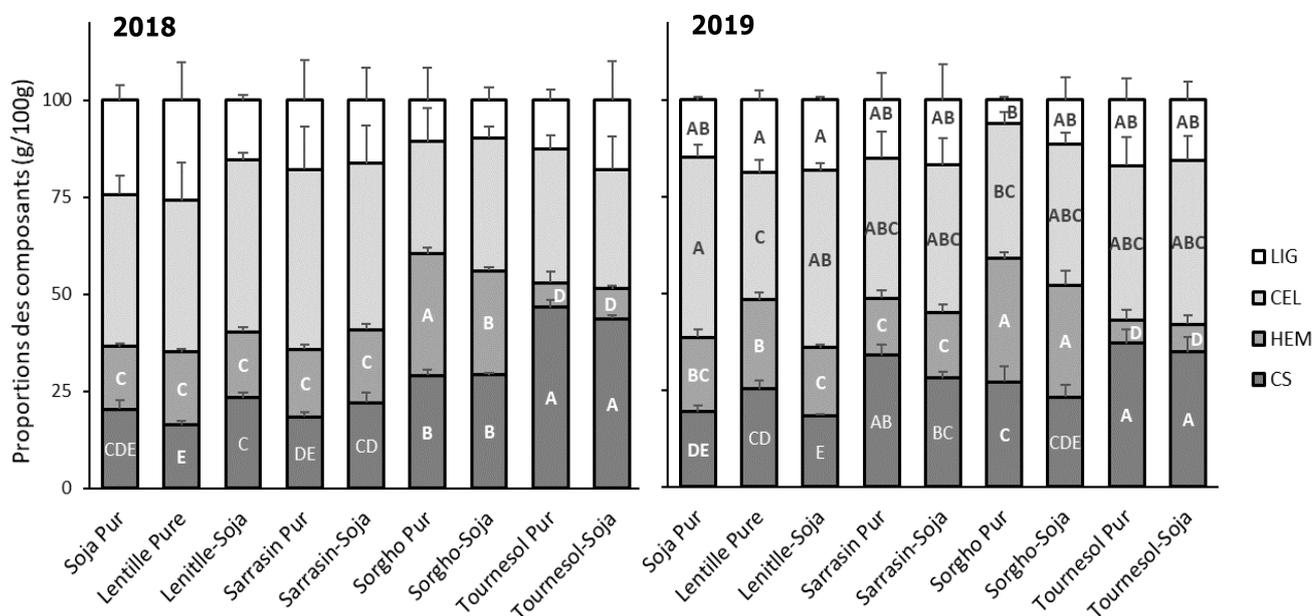
### 3.3. Bilans partiels azotés

En moyenne, 60% de l'azote contenu dans les parties aériennes du soja provenait de la fixation en 2018. En 2019, 52% de l'azote avait été fixé. Il n'y avait pas de différences significatives entre les taux de fixation de l'azote entre les différentes modalités (données non présentées).

Deux bilans azotés ont été calculés. Le premier, ne prenant pas en compte l'azote fixé contenu dans les racines, plaçait le soja en culture pure, -74 et -68 kg N/ha d'azote en 2018 et 2019 respectivement, parmi les modalités ayant le bilan le plus négatif (Tableau 4.2). Les bilans des associations étaient tous négatifs et variaient de -40 à -71 kg N/ha en 2018 et de -30 à -71 kg N/ha en 2019, sans présenter de différences significatives entre associations.

La prise en compte de l'azote fixé présent dans les racines change le bilan du soja pur et des associations. Le bilan partiel « racines » du soja pur est moins négatif et atteint en 2018 -11 kg N/ha et -35 kg N/ha en 2019. L'appauvrissement du sol en azote par l'effet des associations semble alors plus important que celui observé en culture pure de soja, bien que les différences ne soient pas statistiquement significatives (Tableau 4.2).

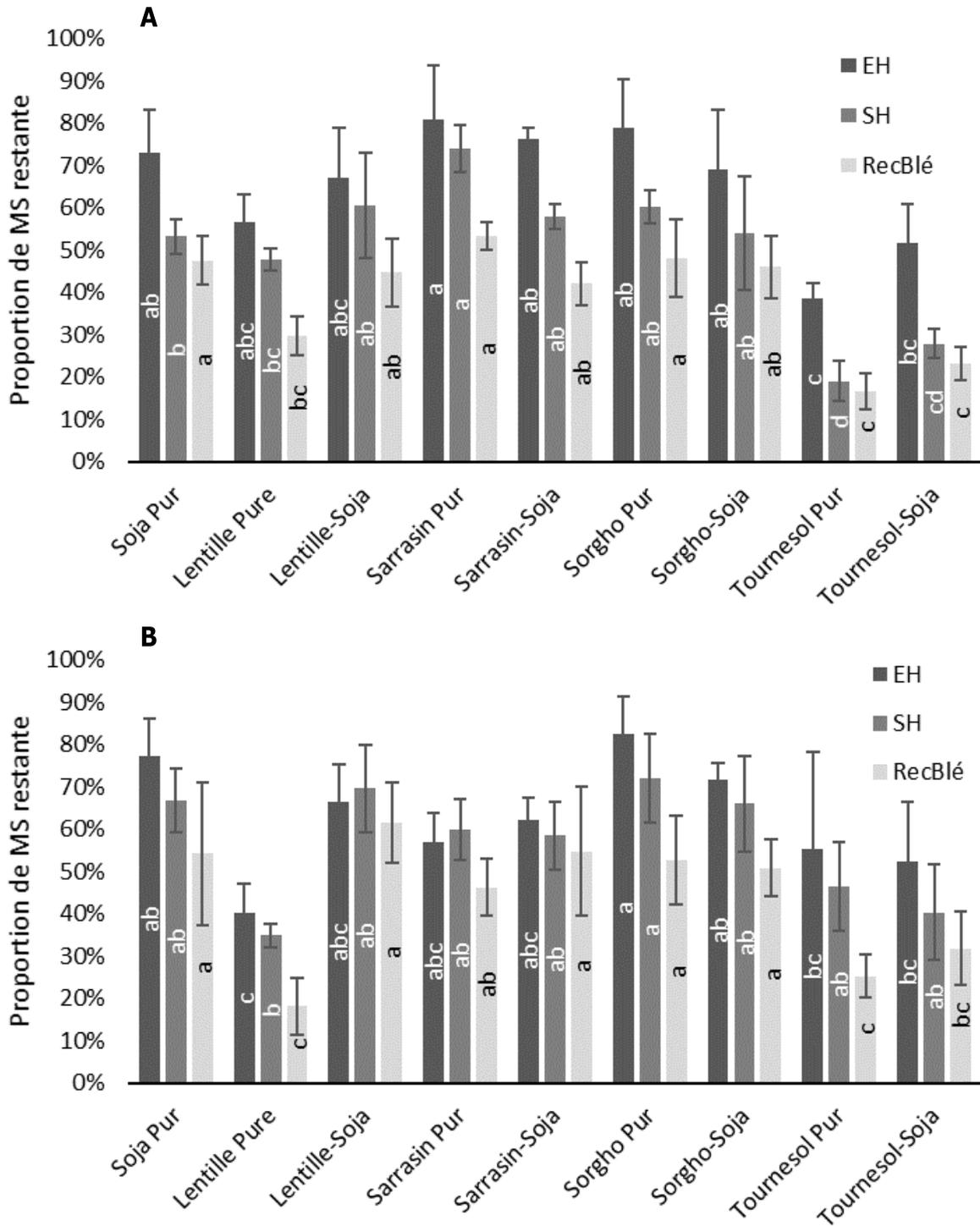
### 3.4. Caractéristiques biochimiques des résidus et dynamiques de décomposition



**Figure 4.3 : Composition biochimique des résidus de cultures.** LIG : Lignine, CEL : Cellulose, HEM : Hémicellulose, CS : Composés solubles. Les lettres majuscules indiquent les modalités significativement différentes les unes des autres pour un composant biochimique, au sein d'une année donnée. En 2019, les différences entre modalités pour la lignine ont été obtenues par le test de Kruskal-Wallis. Pour toutes les autres situations, ils ont été obtenus *via* une ANOVA.

En 2018, les résidus produits par les différentes modalités se différençaient par leur teneur en composés solubles et en hémicellulose (Figure 4.3). En 2019, des différences entre modalités existaient pour tous les composants biochimiques. Les résidus de cultures avec du tournesol étaient caractérisés par une forte proportion de composés solubles et très peu d'hémicellulose. Les deux années, les résidus de cultures contenant du sorgho avaient les teneurs en hémicellulose les plus élevées. Les lentilles présentaient la valeur minimale les deux années. Pour la lignine et la cellulose, les différences étaient moins marquées entre modalités ; le sorgho se distingue néanmoins par sa faible proportion en lignine. En règle générale, la composition biochimique des résidus des associations était intermédiaire entre la composition des cultures pures des espèces composant les associations et tendait à avoir les caractéristiques de la culture dominante. Par exemple, les résidus de l'association tournesol-soja, composés à plus de 80% de paille de tournesol ont un profil biochimique très proche de celui des pailles de tournesol pur (Figure 4.3).

Au sein d'une année, les proportions de matière sèche des résidus restant au sol avant l'hiver, après l'hiver et à la récolte du blé suivant, étaient différentes en fonction des cultures (Figure 4.4). La proportion de matière sèche de résidus restant au champ avant l'hiver variait de 39 à 82% les deux années, et de 19 à 74% en 2018 et de 35 à 72% en 2019 pour la proportion restante en sortie hiver. Enfin, à la récolte du blé, elle variait respectivement de 17 à 53% et de 25 à 62% en 2018 et 2019. De manière générale, les résidus de sorgho persistaient le plus longtemps au champ et ceux de tournesol se dégradèrent très rapidement.



**Figure 4.4: Dynamiques de dégradation des résidus au cours de la culture du blé en 2018/2019 (A) et 2019/2020 (B).** EH : Entrée Hiver, SH : Sortie Hiver, RecBlé : Récolte du Blé, MS : Matière sèche. En 2019, les comparaisons SH ont été faites avec un test de Kruskal-Wallis.

**Tableau 4.3 : Coefficients de corrélation de Pearson entre les quantités de matières sèche restantes et les paramètres de qualité des résidus.** MS : Matière sèche, Res : Résidus restants EH : Entrée Hiver, SH : Sortie hiver, RB : Récolte blé, SOL : Composés solubles, HEM : Hémicellulose, CEL : Cellulose, LIG : Lignine, LDMCPond : Leaf Dry Matter Content Pondéré. Le nombre d'étoiles indique le niveau de significativité de la corrélation : \* : 0,05, \*\* : 0,01 et \*\*\* : 0,001.

2018								
	LDMCPond	HEM+CEL	LIG	CEL	HEM	SOL	%MS-Res-RB	%MS-Res-SH
%MS-Res-EH	0,48 *	0,62 ***			0,62 ***	-0,60 ***	0,87 ***	0,89 ***
%MS-Res-SH	0,41 *	0,74 ***		0,38 *	0,64 ***	-0,78 ***	0,89 ***	
%MS-Res-RB	0,56 **	0,68 ***			0,66 ***	-0,67 ***		
SOL		-0,72 ***		-0,49 *	-0,50 **			
HEM	0,85 ***	0,64 ***						
CEL		0,72 ***						
LIG		-0,43 *						
HEM+CEL	0,40 *							
2019								
	LDMCPond	HEM+CEL	LIG	CEL	HEM	SOL	%MS-Res-RB	%MS-Res-SH
%MS-Res-EH	0,48 **	0,60 ***	-0,46 **		0,43 *	-0,38 *	0,49 **	0,63 ***
%MS-Res-SH	0,46 **	0,58 ***			0,46 **	-0,52 **	0,82 ***	
%MS-Res-RB		0,46 **			0,33 *	-0,54 ***		
SOL	-0,55 ***	-0,77 ***			-0,57 ***			
HEM	0,93 ***	0,73 ***	-0,47 **					
CEL		0,43 **						
LIG	-0,46 **	-0,65 ***						
HEM+CEL	0,71 ***							

La dynamique de décomposition des résidus était liée à la composition biochimique de ces derniers (Tableau 4.3). En effet, plus la part de composés solubles dans les résidus était grande, plus la proportion de résidus restant au champ était faible, quelle que soit la date. Des corrélations positives existent aussi entre les proportions de résidus restants et les proportions d'hémicellulose dans ces résidus. Enfin, des corrélations positives ont été mises en évidence entre la proportion de résidus restant aux différentes dates et la proportion d'hémicellulose (HEM+CEL). Peu de liens ont été identifiés entre les proportions de MS restante et les proportions de lignine et cellulose.

### 3.5. LDMC Pondéré des associations

Le LDMC des cultures pures s'élevait respectivement en 2018 et en 2019 à 202 et 238 mg/g pour la lentille, 207 et 190 mg/g pour le sarrasin, 248 et 229 mg/g pour le soja, 314 et 304mg/g pour le sorgho, 187 et 178 mg/g pour le tournesol. Pour les associations de lentille-soja, le LDMC pondéré était de 243 en 2018 et 231 mg/g en 2019, de 213 et 200 mg/g pour les associations sarrasin-soja, de 294 et 287 mg/g pour le sorgho-soja et de 200 et 182 mg/g pour le tournesol-soja en 2018 et 2019 respectivement. Du fait de la méthode de calcul des LDMC pondérés, la valeur prise par une association se rapproche de la valeur de la culture produisant le plus de pailles dans le mélange. Les proportions de biomasse de résidus non

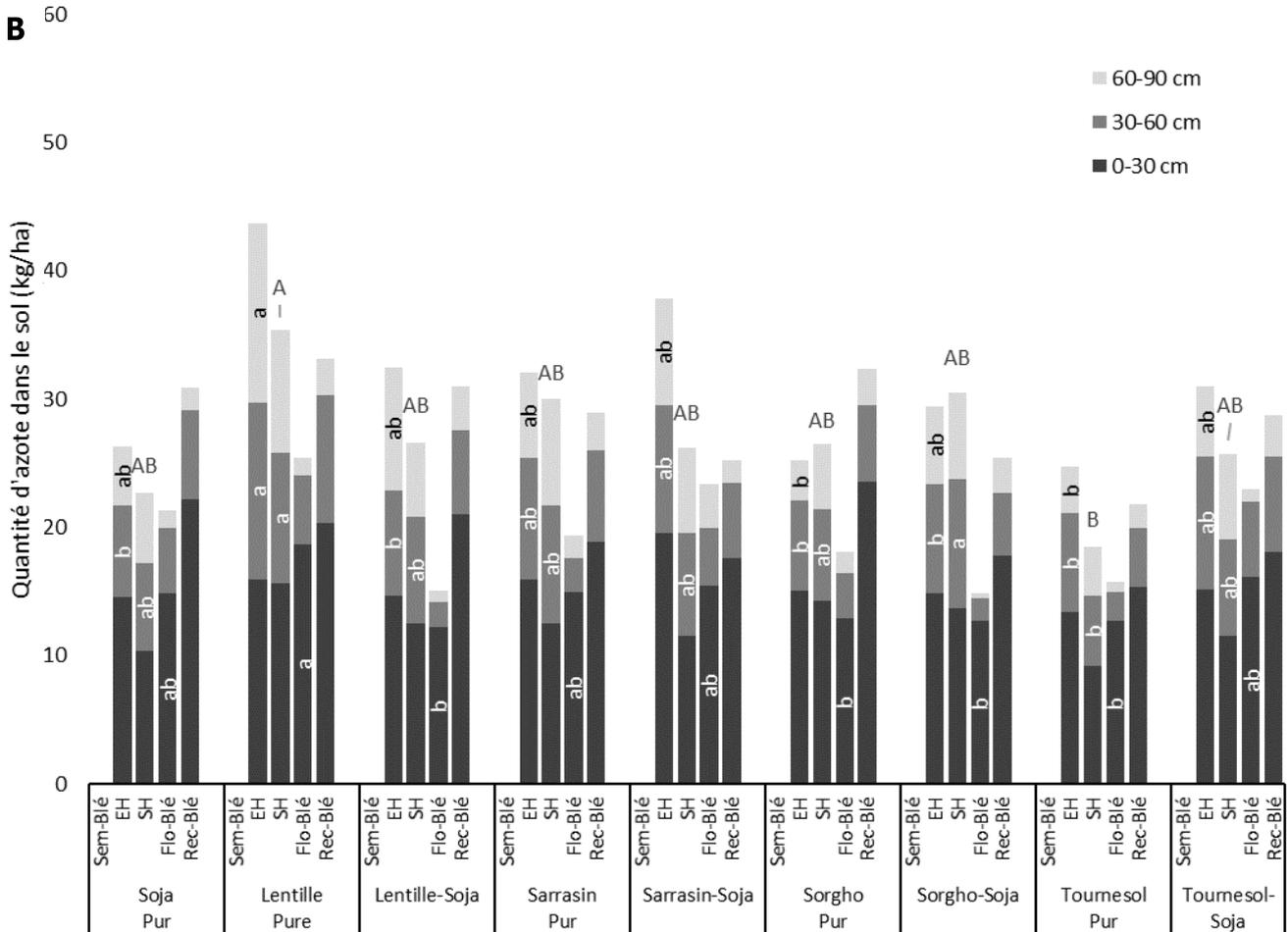
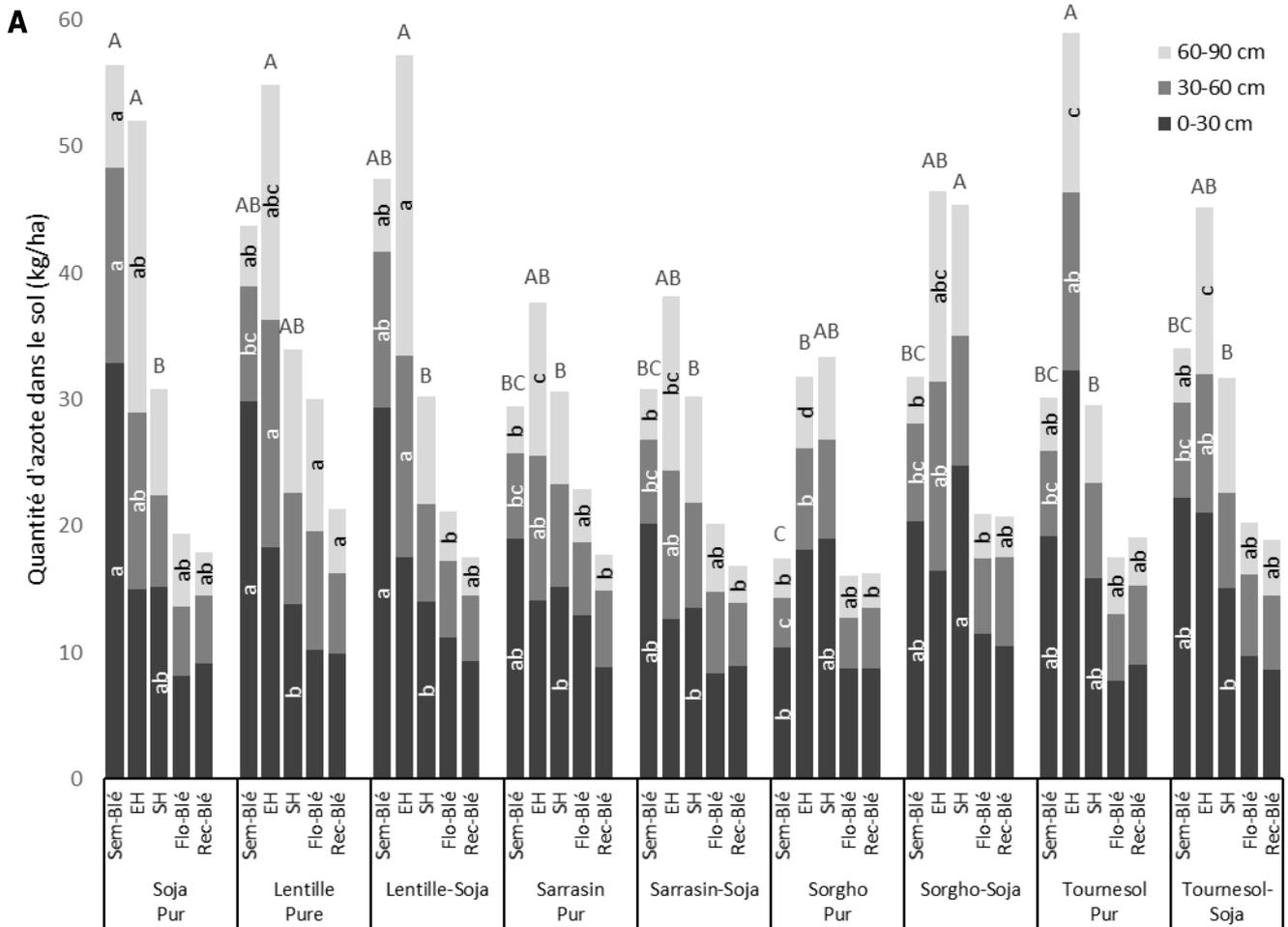
dégradés et les proportions d'hémicellulose et d'hollocellulose sont positivement corrélées au LDMC pondéré.

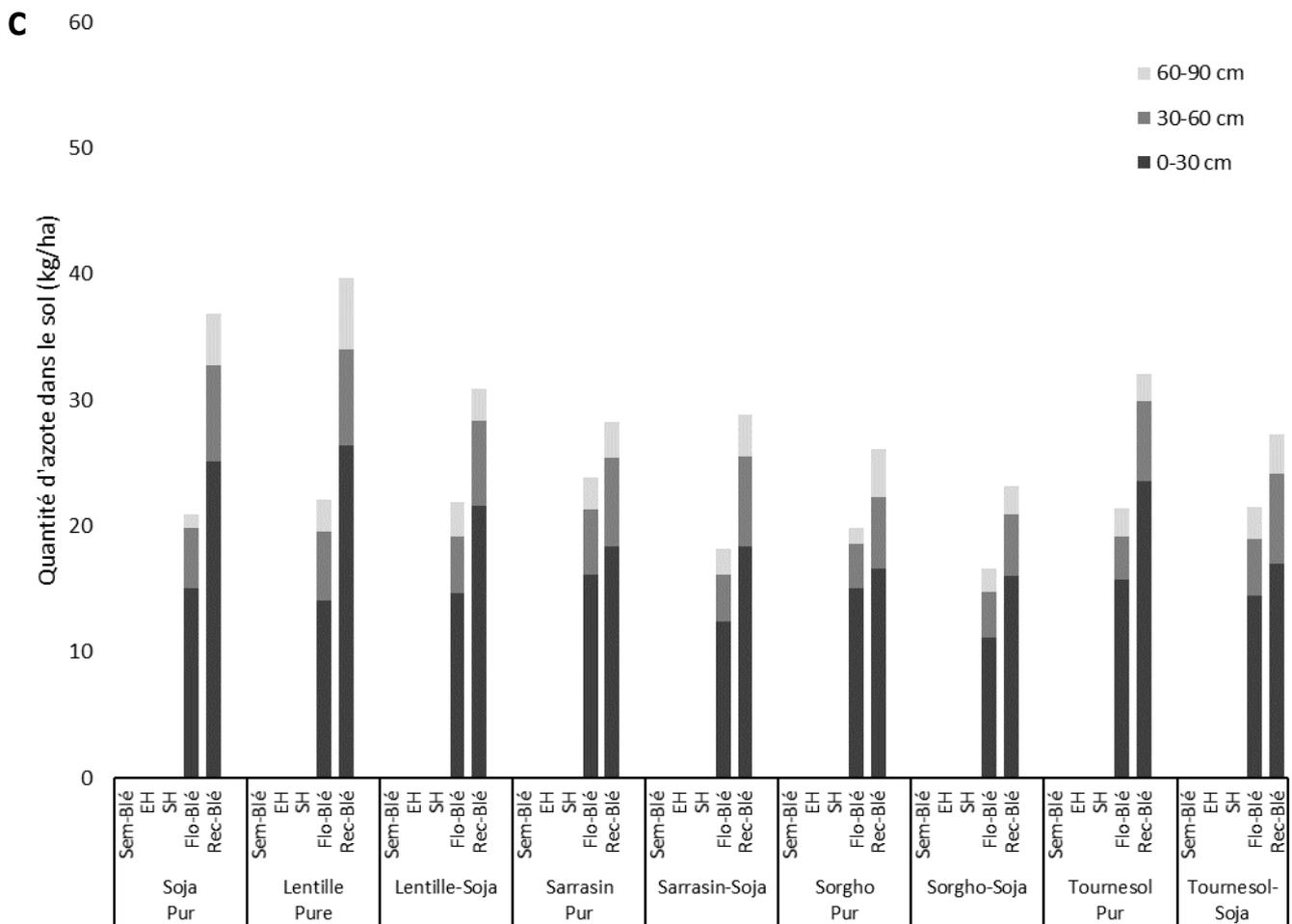
### 3.6. Azote minéral du sol

À la récolte du précédent de la culture de blé, la quantité moyenne d'azote minéral restant dans le sol, toutes modalités confondues, était de 20 ( $\pm 4$ ) kg N/ha en 2018 et de 27 ( $\pm 6$ ) kg N/ha en 2019, sur la profondeur 0-90 cm. En 2018, il n'y avait pas de différences significatives entre les modalités et en 2019, seuls la lentille pure et le tournesol pur étaient significativement différents.

Des différences de dynamiques d'azote minéral dans le sol ont ensuite été observées en fonction du précédent. Ainsi, en 2018/2019, la quantité d'azote minéral du sol sur 0-90 cm de profondeur au semis du blé variait de 17 (précédent sorgho pur) à 56 kg N/ha (précédent soja pur) (Figure 4.5-A). Les valeurs les plus élevées ont été observées après les précédents soja pur, lentille pure et l'association lentille-soja, mais seul le soja pur était significativement supérieur aux autres modalités. Au début de l'hiver, la quantité d'azote minéral du sol a globalement augmenté et variait de 32 (précédent sorgho pur) à 59 kg N/ha (tournesol pur). Après les trois cultures composées de légumineuses uniquement et l'association tournesol-soja, les valeurs les plus élevées ont été obtenues mais elles étaient significativement différentes du précédent sorgho pur seulement. En sortie d'hiver, les écarts entre modalités étaient plus faibles, avec la plupart des modalités ayant des valeurs proches de 30 kg N/ha. Le précédent association sorgho-soja se distinguait des autres modalités avec une quantité d'azote minéral de 45kg/ha. Pour cette date de mesure, seules les quantités d'azote minéral de la couche superficielle du sol (0-30 cm) présentaient des différences significatives. À la floraison et à la récolte du blé, la quantité d'azote dans le sol était inférieure à 20 kg N/ha pour la majorité des traitements et peu variable.

Les tendances observées en 2018/2019 ne se retrouvent pas sur les mesures de 2019/2020 (Figure 4.5-B). Le semis du blé ayant eu lieu tardivement, la mesure de la quantité d'azote minéral du sol à ce moment-là coïncidait avec la mesure du sol pour l'entrée hiver. Au début de l'hiver, la gamme de quantité totale d'azote minéral du sol était de 25 (précédent tournesol pur) à 44 kg N/ha (précédent lentille pure), sans différences significatives. Néanmoins, en regardant les horizons profonds (30-60 et 60-90 cm), la modalité précédent lentille présentait des quantités d'azote minéral plus grandes que la plupart des autres modalités. Après l'hiver, la gamme de quantité d'azote minéral du sol était de 19 (précédent tournesol pur) à 35 kg N/ha (précédent lentille pure), avec une différence significative entre ces deux modalités seulement. À la floraison du blé, que ce soit en modalités fertilisées ou non fertilisées, la quantité d'azote minéral du sol était d'environ 20 kg N/ha sans différences significatives entre les cultures précédentes. À la récolte du blé, aucune différence significative n'a été mise en évidence avec des valeurs d'environ 30kgN/ha quel que soit le niveau de fertilisation.





**Figure 4.5: Azote minéral dans le sol aux différents stades de la culture du blé.** Sem-Blé : Semis du blé, EH : Entrée Hiver, SH : Sortie Hiver, Flo-Blé : Floraison Blé, Rec-Blé : Récolte Blé. La figure **A** correspond aux mesures de 2018/2019, la **B** aux mesures de 2019/2020 sans azote et **C** de 2019/2020 sur les placettes ayant reçu de l'azote. Les lettres majuscules noires différentes identifient les modalités significativement différentes les unes des autres pour l'azote minéral présent sur 0-90 cm de profondeur. Les lettres minuscules blanches identifient les groupes pour une profondeur donnée. Toutes les comparaisons entre modalités ont été faites au sein d'une date de prélèvement donnée.

### 3.7. Impact sur le rendement du blé

Dans l'ensemble, le blé n'a pas été affecté par la nature de la culture précédente, quel que soit le niveau de fertilisation (Tableau 4.4). En 2018/2019, les valeurs des différentes composantes de rendement et du rendement étaient très stables entre modalités. Le rendement de blé le plus faible, 6,4 t/ha, a été mesuré après la culture de l'association de sarrasin-soja et le rendement maximum, 7,2 t/ha, a été enregistré pour les blés de soja pur et de sorgho pur, aucune différence significative n'ayant été mise en évidence.

**Tableau 4.4 : Rendements, composantes de rendement et teneur en azote du blé suivant les associations d'été.** PMG : Poids de mille grains, Moy. : Moyenne, Ecart. : Ecart-type, N : azote. 145N, 75N et 0N (N pour Azote) indiquent les niveaux de fertilisation du blé. N.S. : non significatif. Les lettres minuscules indiquent des différences entre modalités liées à la culture précédente.

		Culture précédente		Pied/m <sup>2</sup>		Talles viables/pied		Rendement (t/ha)		Épis/m <sup>2</sup>		PMG (g)		Teneur N épi 1 cm (%)		Teneur N Floraison (%)			
		Moy.	Ecart.	Moy.	Ecart.	Moy.	Ecart.	Moy.	Ecart.	Moy.	Ecart.	Moy.	Ecart.	Moy.	Ecart.	Moy.	Ecart.		
2018/ 2019	145 N	Soja Pur	228	20,0	1,8	0,5	7,2	1,3	480,3	90,1	32,2	0,4	2,6	0,1	1,4	0,3			
		Lentille Pure	240	3,6	2,0	0,6	6,7	0,7	425,5	16,1	33,3	0,8	2,7	0,1	1,4	0,2			
		Lentille-Soja	288	36,4	2,5	0,8	6,8	0,4	455,5	15,9	32,6	0,2	2,5	0,4	1,4	0,0			
		Sarrasin Pur	298	64,5	1,8	0,3	7,0	1,0	501,0	59,4	32,4	0,2	2,7	0,6	1,4	0,0			
		Sarrasin-Soja	267	27,1	2,2	0,7	6,4	0,2	418,2	28,0	32,7	0,8	2,8	0,2	1,4	0,1			
		Sorgho Pur	257	62,2	2,2	0,8	7,2	0,9	504,1	20,7	32,4	1,0	2,9	0,4	1,4	0,3			
		Sorgho-Soja	279	53,8	2,3	0,5	7,1	0,9	501,0	41,2	32,2	0,3	2,5	0,4	1,2	0,0			
		Tournesol Pur	259	28,0	1,8	0,5	6,9	0,3	464,8	34,6	32,0	0,4	2,5	0,2	1,3	0,1			
		Tournesol-Soja	284	12,9	2,4	0,7	6,9	0,5	460,7	31,9	32,5	0,8	2,6	0,1	1,3	0,2			
		<b>Culture précédente</b>		N.S.		N.S.		N.S.		N.S.		N.S.		N.S.		N.S.		N.S.	
2019/ 2020	0N	Soja Pur	186	52,7	2,2	0,6	3,6	0,4	<b>ab</b>	229,8	30,7	35,7	2,2	2,6	0,0	1,1	0,1		
		Lentille Pure	137	35,1	1,9	0,1	4,0	0,1	<b>a</b>	242,2	30,7	36,3	2,9	2,8	0,0	1,1	0,2		
		Lentille-Soja	165	109,8	1,7	0,2	2,9	0,2	<b>ab</b>	228,3	19,8	34,6	1,6	2,5	0,7	1,1	0,1		
		Sarrasin Pur	124	0,0	1,3	0,1	3,4	0,5	<b>b</b>	222,0	15,4	34,9	1,0	2,9	0,2	1,1	0,1		
		Sarrasin-Soja	127	48,3	1,9	1,0	3,8	0,3	<b>ab</b>	250,0	6,6	34,6	1,2	2,7	0,0	1,3	0,2		
		Sorgho Pur	93	26,4	1,4	0,1	3,7	0,4	<b>ab</b>	260,9	22,0	33,0	3,3	2,7	0,2	1,2	0,0		
		Sorgho-Soja	158	30,7	1,6	0,2	3,0	1,1	<b>ab</b>	203,4	15,4	26,5	10,2	2,6	0,2	1,0	0,1		
		Tournesol Pur	87	8,8	1,5	0,0	3,2	0,5	<b>ab</b>	270,2	35,1	33,5	4,4	2,8	0,0	1,1	0,1		
		Tournesol-Soja	103	4,4	1,6	0,4	3,6	0,1	<b>ab</b>	222,0	2,2	34,4	0,3	2,6	0,0	1,3	0,0		
		<b>Culture précédente</b>		N.S.		N.S.		0,031		N.S.		N.S.		N.S.		N.S.		N.S.	
<b>Fertilisation</b>						< 0,001		<b>75N&gt;0N</b>		0,015		<b>75N&gt;0N</b>		0,015		<b>75N&lt;0N</b>			
<b>Culture préc. * Fertilisation</b>						N.S.		N.S.		N.S.		N.S.		N.S.		<0,001		<b>75N&gt;0N</b>	

En 2019/2020, le rendement du blé suivant la culture de lentille pure était significativement supérieur à celui du blé suivant le sarrasin pur, respectivement 5,9 et 3,7t/ha après la fertilisation à 75 kg N/ha. Bien qu'il n'y ait pas eu d'interaction détectée entre le niveau de fertilisation et le précédent du blé, dans les modalités non fertilisées, le rendement maximal de blé, 4 t/ha, était aussi rapporté pour le blé suivant la lentille pure mais le rendement minimal a lui été mesuré pour le blé suivant l'association lentille-soja (Tableau 4.4). Les composantes de rendement étaient plus variables, avec le nombre de plantes par mètre carré variant du simple au double, sans pour autant présenter de différences significatives, compte tenu de la forte variabilité observée. En 2019/2020, la densité de plantes par mètre carré, 131 pieds/m<sup>2</sup>, était très faible par rapport à l'objectif (360 gr/m<sup>2</sup> semés). La teneur en azote de la biomasse de blé mesurée en cours de végétation, en moyenne 2,6% et 2,7% à épi 1cm en 2018 et en 2019 respectivement et 1,3% et 1,1% (1,5% avec fertilisation) au stade floraison du blé en 2018 et en 2019 respectivement, n'a pas été affectée par la nature du précédent (Tableau 4.4). A épi 1 cm, les biomasses du blé n'étaient pas différentes en réponse aux modalités les deux années. À floraison, seule la biomasse du blé mesurée en 2019 après l'association sarrasin-soja était significativement différente de la biomasse du soja pur (données non présentées).

## 4. Discussion

Nous avons montré, dans ce chapitre, que les associations de cultures modifient différents postes qui contribuent à l'effet précédent azoté. Les quantités d'azote exporté par les grains diffèrent entre associations et sont plus faibles que celles du soja pur. Au contraire, les quantités d'azote dans les résidus présentent une plus faible variabilité et sont peu différentes dans les modalités d'associations et celle du soja pur.

De plus, la quantité et la qualité des résidus apportés varient en fonction de l'association et de sa composition. Nous avons également montré que le LDMC pondéré était corrélé avec la proportion d'hémicellulose, d'hollocellulose et avec la quantité de matière sèche non décomposée. Enfin, la quantité d'azote minéral dans le sol varie selon les modalités durant l'automne et relativement peu au printemps de l'année suivante et le rendement du blé n'est pas affecté par les différentes modalités.

### 4.1. Associer le soja influence-t-il les bilans d'azote ?

Nos résultats montrent que le soja pur et les associations à base de soja exportent de grandes quantités d'azote de la parcelle *via* les graines. Les bilans partiels (avec et sans prise en compte de l'azote contenu dans les racines), prenant en compte les exportations d'azote des graines et l'apport d'azote *via* la fixation symbiotique montrent que l'azote exporté n'est pas totalement compensé par la fixation, aussi bien pour le soja pur que pour les associations. Ces résultats sont cohérents avec le constat fait par Ciampitti et Salvagiotti (2018) : le soja est une culture qui est à même de réduire le pool d'azote présent dans une parcelle si le niveau de fixation d'azote atmosphérique n'est pas suffisamment élevé. Les taux de fixations rapportés dans notre étude corroborent ce résultat puisque seuls les sojas avec un taux de fixation supérieur à 72% avaient un bilan nul en moyenne dans l'étude de Ciampitti et Salvagiotti (2018). Par conséquent, l'effet précédent bénéfique du soja sur la croissance de la culture suivante ne vient *à priori* pas d'un enrichissement de l'environnement en azote.

Le soja a un indice de récolte azoté particulièrement élevé, 0,75 en moyenne (Tamagno et al., 2017). Des espèces à fort indice de récolte azoté ne favorisent pas une restitution importante d'azote au sol. Les autres espèces

étudiées ont présenté des NHI plus faibles. Ainsi des associations ayant une proportion de biomasse aérienne totale de la deuxième espèce élevée ont un NHI plus faible que le soja pur. Le NHI peut être considéré comme un indicateur intéressant pour apprécier l'équilibre entre deux services antagonistes : la production d'une grande quantité de grains riches en protéines et restitution importante d'azote *via* les résidus. L'association permet de concilier plus facilement ces deux services par la combinaison de deux espèces qui se distinguent dans l'allocation de l'azote dans la plante.

Les quantités et compositions des résidus étaient variables en fonction des espèces. La quantité d'azote contenu dans ces résidus n'était toutefois pas très différente entre les associations et le soja pur. En revanche, la comparaison de la qualité biochimique des résidus a montré qu'il existait des différences dans les proportions des différents constituants biochimiques entre les résidus du soja et ceux issus d'associations. Cependant, l'estimation de la quantité de résidus et de leur qualité ne prend pas en compte les parties racinaires qui ont des qualités propres, avec une dynamique de décomposition différente (Abiven et al., 2005).

Pour estimer la contribution racinaire dans les bilans azotés, nous avons considéré que l'azote contenu dans les racines représentait 24% de l'azote total présent dans les plantes (Rochester et al., 1998) mais une estimation récente montrait que 38% de l'azote total du soja se trouvait dans les racines (Guinet, 2019). De plus, les feuilles du soja tombent plusieurs semaines avant la récolte, ce qui fait qu'elles n'ont pas été prises en compte dans l'estimation des bilans azoté du soja, ce qui a contribué à sous-estimer le bilan (Ciampitti and Salvagiotti, 2018). La forte teneur en azote minéral du sol après les cultures de soja pur et de lentille-soja, au semis du blé, peut en partie s'expliquer par le fait que les feuilles sont tombées au sol relativement tôt dans le cycle et que ces dernières produisent rapidement une minéralisation nette de l'azote par rapport aux tiges et aux racines du soja (Abiven et al., 2005). La culture étant en fin de cycle, l'azote rapidement minéralisé n'est pas capté par des plantes et peut facilement être entraîné en profondeur par les pluies.

## 4.2. Qualité des résidus, décomposition et LDMC

Les résidus contenant le plus de composés solubles ont été dégradés plus rapidement, ce qui était attendu (Abiven et al., 2005; Redin et al., 2014). À l'inverse, ceux ayant de grande quantité d'hémicellulose et de cellulose tendaient à être plus lents pour se décomposer, ce qui correspond aux résultats d'autres études (Jensen et al., 2005).

Aussi, nous avons pu montrer que le LDMC pondéré était bien relié aux caractéristiques des résidus des associations, ce qui est cohérent avec les résultats montrant que le LDMC était positivement corrélé à la teneur en hémicellulose des résidus (Kazakou et al., 2009). Cependant, contrairement à d'autres résultats concernant les communautés prairiales qui montrent des relations entre le LDMC pondéré et les composés lignifiés (Fortunel et al., 2009), nous n'avons pas observé ce type de relation. Bien qu'il faille poursuivre la caractérisation de la relation entre le LDMC pondéré et les caractéristiques des résidus, l'agrégation de la valeur des traits à l'échelle d'une communauté permet d'en approcher le fonctionnement (Duru et al., 2010; Fortunel et al., 2009; Garnier et al., 2004). Par conséquent, l'utilisation de cet indicateur simple, calculé par rapport à la biomasse des pailles des cultures présentes dans l'association, pourrait constituer un indicateur de la qualité des résidus laissés au champ. Cet indicateur, accompagné de clés de décisions pourrait contribuer à faciliter la gestion des résidus de culture par les agriculteurs.

Les résidus de l'association sorgho-soja présentaient une teneur élevée en hémicellulose et en cellulose. Ces caractéristiques sont associées à une décomposition lente de résidus et potentiellement une immobilisation de l'azote plus importante, retardant sa minéralisation (Redin et al., 2014). Cela concorde avec l'augmentation de l'azote minéral du sol en sortie hiver qui a été observée la première année.

### 4.3. Dynamique de l'azote dans le sol

Les différences de quantité d'azote dans le sol, liées à la culture précédente, se sont exprimées au début du cycle de culture du blé, entre le semis et la sortie hiver. De fortes précipitations automnales ont caractérisé les deux années de culture (Figure 4.1). Combinés à la nature sableuse du sol, moins propice à la rétention de l'azote, ces éléments nous amènent à penser qu'une partie de l'azote minéralisé en automne a été lixiviée pendant l'hiver, engendrant des pertes d'azote pour le système. Ces résultats sont cohérents avec ceux de Guinet et al. (2020) qui ont constaté de plus grandes quantités d'azote lixivié après des légumineuses précédentes un blé lors d'un automne pluvieux. De plus, la faible quantité d'azote minéral du sol à la récolte des cultures précédentes suggère que c'est principalement l'azote minéralisé des résidus qui a été perdu à travers la lixiviation hivernale.

En 2018, la quantité d'azote minéral plus élevée après l'association sorgho-soja en sortie hiver suggère qu'une partie de l'azote de ces résidus a été immobilisée pendant l'hiver et minéralisée au printemps. Cela peut s'expliquer par la composition biochimique des résidus, plus riches en hémicellulose et plus particulièrement en hémicellulose. L'addition de pailles de sorgho permet d'immobiliser de l'azote plus longtemps et potentiellement de le préserver de la lixiviation. De plus, la minéralisation printanière de cet azote pourrait permettre une meilleure synchronisation avec les besoins du blé.

Les pertes d'azote contenu dans les résidus amplifient la balance azotée négative du soja et des cultures associées. La réduction de ces pertes, *via* l'association avec des espèces dont les résidus sont plus difficiles à décomposer comme ceux du sorgho, et avec une capacité à immobiliser plus d'azote pourrait permettre la préservation de l'azote dans le système.

### 4.4. Blé suivant

Dans l'ensemble, la croissance et l'élaboration du rendement du blé n'ont pas été modifiées par la nature du précédent. Cela suggère d'une part, que le blé n'a pas été en mesure de valoriser l'azote libéré rapidement par les légumineuses pures (soja et lentille), ce qui appuie la thèse d'une perte importante de ce surplus d'azote par lixiviation. Cela concorde également avec le fait que les besoins en azote du blé sur la première partie de son cycle sont facilement couverts par l'azote de la graine et le reliquat d'azote minéral du sol ; ce n'est qu'à partir du stade épi 1 centimètre que les besoins et les capacités de capter l'azote deviennent élevés. Ces résultats sont en accord avec ceux de Jensen et Hauggaard-Nielsen, (2003) qui n'ont pas trouvé d'effet de l'association par rapport aux cultures pures sur le seigle suivant. En revanche, ils contrastent avec les résultats présentés par Mariotti et al. (2015) qui ont constaté un effet intermédiaire de l'association de cultures de féverole-orge sur le rendement fourrager de la culture suivante par rapport à l'orge pure et la féverole pure. Dans ces deux études, les quantités d'azote lixivié n'étaient pas affectées par la culture précédente.

Dans notre expérimentation, il est fort probable que la fertilisation de la première année ait masqué les effets liés à l'azote puisque la dose apportée se rapproche du seuil de 150 kg/ha proposé par Cernay et al. (2018), au-

dessus duquel les bénéfices des légumineuses liés à l'azote sont négligeables. La deuxième année, on peut faire l'hypothèse que les difficultés d'implantation du blé ayant engendré un faible peuplement (moitié moins qu'en première année), hétérogène, a probablement réduit la compétition intraspécifique qui pouvait exister entre les pieds de blé pour l'azote du sol, et donc limité l'expression d'effets potentiels de la culture précédente sur le blé suivant.

Dans l'optique de ne pas perdre l'azote issu des résidus de culture, ce qui représente un risque particulièrement élevé après une légumineuse pure (Nemecek et al., 2008), l'association peut jouer un rôle sur la dynamique de minéralisation en apportant des résidus plus riches en composés carbonés afin d'améliorer la synchronisation entre la minéralisation des résidus et les besoins de la culture suivante. L'association avec du sorgho, par exemple, semble intéressante de ce point de vue. D'autres pratiques peuvent bien sûres être mobilisées telles que l'utilisation de cultures pièges à nitrates ou bien le choix de cultures de vente plus nitrophiles, implantées rapidement après la récolte du soja. L'effet précédent dépend aussi des caractéristiques de la culture suivante. Le blé, utilisé ici, n'est pas une culture présentant une croissance précoce et une capacité d'absorption rapide de l'azote très élevées. Raisonner les traits de couples de culture (précédent-suivant) pourrait permettre d'aller plus loin dans le raisonnement de l'insertion de la légumineuse en culture pure et en culture associée dans un système visant à valoriser davantage la fixation symbiotique et limiter les pertes par lixiviation. Au-delà de l'approche expérimentale développée ici, la modélisation serait également intéressante pour mieux prédire l'effet précédent en accédant à des variables difficiles à estimer expérimentalement telle que la lixiviation en interaction avec les variables climatiques. La modélisation permettrait aussi d'étudier plus facilement l'impact de différents traits des espèces liés par exemple à la qualité des résidus sur les services visés.

*Dans le chapitre IV, nous avons étudié l'impact de l'association de cultures sur l'effet précédent. Associer le soja modifie la quantité et la qualité des résidus de culture laissés sur la parcelle mais ne modifie pas la quantité totale d'azote laissée dans les résidus. En outre, la qualité biochimique des résidus est modifiée et par conséquent la dynamique de décomposition des résidus l'est aussi. La qualité des résidus d'une association peut être appréhendée via le calcul du LDMC pondéré de l'association. Enfin, nous montrons pour les modalités riches en légumineuses une augmentation de l'azote minéral du sol en automne principalement, à un moment où le blé ne peut pas l'absorber. Par conséquent cet azote est particulièrement exposé à des risques de lixiviation durant l'hiver. En revanche, le mélange de résidus sorgho-soja semble offrir une minéralisation plus lente de l'azote, avec une augmentation de la quantité de l'azote du sol plus tardive, en sortie hiver. L'insertion de légumineuses en association avec une culture dont les résidus sont riches en carbone pourrait permettre de conserver l'azote plus longtemps dans le système. Nos résultats suggèrent qu'il est possible d'associer le soja avec une autre culture sans pour autant affecter la croissance du blé suivant comparativement à un précédent de soja pur.*

## Discussion générale

### 1. L'association, outil d'aide à la diversification ?

#### 1.1. Retour sur les hypothèses liées aux leviers de gestion des associations

Les travaux réalisés dans le cadre de cette thèse se sont intéressés à des services spécifiquement choisis pour faciliter l'introduction du soja dans les systèmes de culture, en prenant en compte deux de ses problèmes majeurs en Europe : la variabilité du rendement et le salissement des parcelles par les adventices. Nous cherchions donc à introduire le soja pour produire des graines et bénéficier de l'effet précédent positif du soja sur la culture suivante. L'implantation de ce soja en association visait à aider à la régulation des adventices et à sécuriser la production grâce à une deuxième espèce récoltée.

La première question de recherche s'intéressait à **l'influence du choix de l'espèce associée au soja et de l'arrangement spatial sur les services de production du soja, de contrôle des adventices et de production de l'espèce associée.**

La diversité d'espèces associées au soja considérée nous a permis d'obtenir une grande variabilité dans les services obtenus. Dans le Chapitre I, nous avons bien montré que le choix de l'espèce, de l'arrangement spatial et leur interaction, déterminent le niveau d'obtention des services recherchés (*H1*). En effet l'espèce associée a été identifiée comme un levier qui impacte les trois services étudiés. L'arrangement spatial n'a eu, en revanche, d'effet que pour la productivité du soja et de la culture associée en 2018. Afin de mieux comprendre la variabilité des services obtenus, des variables agronomiques simples ont été étudiées dans un premier temps. Ainsi la biomasse aérienne et la hauteur de l'espèce associée ont été identifiées comme des variables clés pour comprendre l'obtention du service de contrôle des adventices et la compétition générée vis-à-vis du soja. De plus, un résultat marquant est l'identification du compromis existant entre le service de production du soja et le service de contrôle des adventices, tous deux liés à la même variable agronomique : la biomasse de la culture associée. Dans le Chapitre II, nous avons mis en évidence que les dynamiques de croissance des composantes de l'association (soja, culture associée et adventices) étaient différentes en fonction des modalités étudiées. La dynamique de croissance de l'espèce associée au soja est déterminante dans la variabilité des niveaux de services obtenus (*H2*). Par ailleurs le rôle de l'arrangement spatial dans les relations de compétition entre cultures et avec les adventices a été précisé. Les espèces associées qui accumulent beaucoup de biomasse étaient très compétitives envers le soja, réduisant sa croissance, mais pour certaines combinaisons, telles que les associations sarrasin-soja et sorgho-soja, la séparation spatiale semblait retarder la compétition entre les cultures.

Enfin, le Chapitre IV visait à savoir si **l'association du soja et le choix de la culture avec laquelle il est associé impactent la décomposition des résidus, la dynamique de l'azote minéral et la croissance du blé suivant.** Nous avons mis en évidence que la quantité totale de résidus produite, la proportion de résidus de soja et la qualité biochimique des résidus ont été affectés par l'espèce associée (*H7*). Cependant aucun effet n'a été mesuré sur la croissance du blé. En outre, un service potentiel supplémentaire de l'association a été identifié à travers la modification de la dynamique de minéralisation des résidus dans l'association sorgho-soja. Ce service pourrait permettre de limiter les pertes d'azote par lixiviation après une légumineuse.

## 1.2. Antagonismes et synergies entre services

Dans le premier chapitre, nous avons montré que la productivité du soja était antagoniste de la productivité de la culture associée et du contrôle des adventices. En effet, c'est l'accumulation de biomasse par la culture associée qui orientait la dynamique d'accumulation de biomasse du soja et des adventices (Chapitre I & II). Une espèce associée compétitive aura plus de facilité à capter les ressources, les rendant indisponibles pour les adventices et le soja, tout en les utilisant pour sa propre reproduction, produisant ainsi plus de graines relativement à sa densité. De fait, cet antagonisme peut sembler intrinsèquement inévitable. Des antagonismes entre services ont été mis en valeur dans d'autres types d'associations de cultures : les couverts d'interculture (Finney et al., 2017; Hayden et al., 2014; White et al., 2017) et dans les systèmes avec des cultures pérennes (Damour et al., 2015; Rapidel et al., 2015).

Néanmoins, il existe des leviers techniques qui permettent de gérer et réduire ces antagonismes entre services. Dans ce travail, nous avons mis en évidence l'intérêt de la séparation spatiale des cultures dans certaines combinaisons d'espèces (sorgho-soja et sarrasin-soja) afin de favoriser la productivité du soja tout en maintenant le même niveau de contrôle des adventices. D'autres leviers ont été identifiés dans d'autres contextes mais ces derniers pourraient être facilement applicables aux associations de cultures annuelles : la densité relative de chacune des composantes (Hayden et al., 2014) ou encore la sélection des espèces à utiliser et la gestion des ressources au cours de la culture précédente (White et al., 2017).

La diversité des systèmes de culture et des contextes dans lesquels ils s'inscrivent font qu'il existe une multitude de combinaisons de services recherchés et autant d'antagonismes entre services possibles. Des synergies sont aussi possibles entre services, auquel cas, leur maximisation sera l'enjeu principal. Leur prise en compte dans la conception des systèmes de culture sera de plus en plus nécessaire dans le futur puisque les questions de multifonctionnalité de l'agriculture prennent une place de plus en plus importante (Huang et al., 2015; Huylenbroeck et al., 2007; Jordan and Warner, 2010). Par conséquent, l'identification et la caractérisation des antagonismes et des synergies entre services et de leurs « driver » principaux est nécessaire pour faciliter leur gestion (Bennett and Garry, 2009). Pour ce faire, la valorisation des savoirs et techniques utilisés par les agriculteurs pour l'obtention de plusieurs services et la gestion des antagonismes et synergies est un point de départ très utile pour identifier les antagonismes puis les caractériser plus finement par des essais ou de la modélisation puis concevoir ou adapter les systèmes de culture (Lamé et al., 2015; Rapidel et al., 2015).

## 1.3. Éléments de réflexion sur l'intérêt de l'association au service de la diversification temporelle

### 1.3.1. Un outil polymorphe

Tout l'intérêt de l'idée d'utiliser l'association de culture comme outil d'aide à la diversification des systèmes de culture réside dans la multitude de formes que peut prendre cette pratique culturelle. Grâce à la diversité de combinaisons d'espèces possibles, augmentée des nombreux leviers de gestion des relations de compétition entre plantes, les formes sont quasiment infinies, et peuvent s'adapter aux différents filtres qui s'imposent dans le contexte de l'agriculteur et à son savoir-faire.

Par exemple, la culture de luzerne peut être délicate à implanter à cause du développement des adventices en début de cycle. L'implantation sous une orge de printemps ou un tournesol est proposée comme solution afin de

faciliter sa mise en place suffisamment tôt dans l'année pour éviter un salissement automnal trop important (Tinniere and Battegay, 2017). Dans la suite du cycle, la luzerne peut être sensible au salissement hivernal car sa croissance est fortement ralentie pendant cette période. Afin de remédier à ce problème et augmenter la production, on peut implanter une céréale d'hiver ou un méteil en les semant directement dans la luzerne afin que la céréale capte les ressources disponibles et concurrence ainsi les adventices, puis au printemps récolter le mélange sous forme d'ensilage par exemple, laissant le champ libre pour un nouveau développement de la luzerne (RAGT Semences, 2020).

Au-delà de l'introduction de cultures de diversification, l'association de cultures peut permettre de pallier des problématiques rencontrées par des cultures présentes dans les systèmes de culture pour lesquelles les approches traditionnelles ne fonctionnent plus. Par exemple, des agriculteurs se tournent vers les plantes compagnes dans le colza afin de réduire la pression des adventices et des ravageurs, dans des régions où ces derniers sont tolérants aux insecticides disponibles. Une autre pratique qui est expérimentée pour réduire les dégâts d'oiseaux sur les jeunes plants de tournesol est le semis de ce dernier dans un couvert jeune de blé ou d'orge, qui est détruit une fois les plants de tournesol suffisamment vigoureux.

### **1.3.2. Interrogations nouvelles liées à l'effet précédent des associations**

En complément des questions relatives à la dégradation des résidus et la disponibilité de l'azote pour la culture suivante, de nombreuses questions peuvent être soulevées quant à l'impact d'une association sur la culture suivante.

En effet, l'objectif initial de la diversification des systèmes de culture est de réduire la pression de maladies, de ravageurs, d'adventices, améliorer la structure du sol etc. En fonction des objectifs de l'agriculteur et des espèces choisies pour être associées les unes aux autres, ces effets recherchés pourraient ne pas être obtenus. En effet, la culture associée à la culture de diversification pourrait se révéler être une plante hôte pour des maladies ou insectes dont on voudrait réduire la présence, diminuant de fait l'effet de la diversification temporelle du système (Ratnadass et al., 2012). Néanmoins, parce que la culture associée vient en appui à la culture de diversification, sa densité sera relativement faible par rapport à une culture pure (50% dans notre cas) pour éviter une trop forte concurrence de la culture de diversification. Par conséquent, on peut émettre l'hypothèse que malgré la présence d'une plante hôte, qui permet aux bioagresseurs de se reproduire, leur présence sera simplement maintenue voire légèrement réduite. En effet la diversification stimule la fertilité du sol ce qui améliore la résistance des cultures à certains pathogènes (Ratnadass et al., 2012).

Aussi, la plus grande diversité de plantes au sein de la parcelle peut être le support de développement d'un plus grand nombre d'insectes auxiliaires de cultures (Letourneau et al., 2009; Luquet, 2019; Moussart et al., 2019). Ces auxiliaires ont un impact sur les communautés d'insectes lors de l'association. On peut émettre l'hypothèse que cette plus forte présence d'auxiliaire pourrait avoir un impact sur les ravageurs de la culture suivante dans certaines conditions, principalement si ces auxiliaires trouvent des habitats où se réfugier entre les deux cultures. Enfin, un dis-service potentiel de la culture associée est la présence de repousses lors de l'implantation de la culture suivante. En effet, le sarrasin et la lentille ont laissé de nombreuses graines au sol du fait de leur plus grande précocité que le soja. Dans le blé suivant, implanté en semis direct, les repousses de sarrasin et de lentilles étaient nombreuses et ont pu concurrencer le développement du blé sur les premières parties du cycle, jusqu'à leur destruction par le gel ou l'herbicide de rattrapage au printemps. En généralisant un peu ce phénomène, on

peut anticiper que si les plantes de service implantées avec la culture de diversification finissent leur cycle avant la culture de diversification et leurs graines ne sont pas récoltées, ces dernières pourraient contribuer à augmenter le stock semencier d'adventices. Enfin, en affectant le développement et la reproduction de la communauté d'adventices ainsi que sa composition, l'association de cultures peut contribuer à la gestion de la communauté d'adventices pour les cultures suivantes (Poggio, 2005). Peu de références bibliographiques sont néanmoins disponibles sur le sujet.

## 1.4. Évolution de l'association une fois la diversification réussie

Pour diverses raisons, l'agriculteur ayant introduit une culture de diversification *via* une association peut vouloir faire évoluer sa conduite de la culture, par exemple pour s'assurer de la pureté de la récolte pour la valoriser en alimentation humaine. Ainsi, récolter plusieurs graines différentes peut représenter un frein important. Il peut alors considérer de passer la culture de diversification en culture pure mais c'est potentiellement s'exposer à des problèmes qu'il cherchait à éviter en utilisant l'association.

Encore une fois, la diversité des formes de l'association de cultures peut permettre l'adaptation graduelle de la conduite de culture de la plante de diversification en fonction de l'évolution des besoins et objectifs de l'agriculteur. De nombreuses alternatives peuvent être considérées ; leur forme dépendra des services souhaités, du contexte, du matériel et savoir-faire à disposition. La séparation des cultures dans le temps à travers les associations en relai, permet de récolter une seule culture à la fois, ne compromettant ainsi pas ou peu la pureté spécifique de la récolte. Le choix de traits permettant la récolte de chacune des cultures séparément, comme des hauteurs différentes peut aussi être un moyen de solutionner cette problématique. Enfin, la transition d'une culture associée récoltée à une plante de services peut aussi être considérée.

## 1.5. Réflexions méthodologiques sur l'étude des services des cultures associées *via* une approche expérimentale

### 1.5.1. Choix du design : substitutif ou additif ?

Le design choisi dans ce travail est un design substitutif où chaque espèce est semée à 50% de la densité préconisée en culture pure. Ce design a été choisi pour faciliter l'étude de la compétitivité des différentes espèces et d'isoler plus facilement l'effet de l'association d'espèces de l'effet de l'augmentation de la densité de plantes. Toutefois ce choix peut impacter les services obtenus. Un dispositif additif peut être plus pertinent quand on recherche à maximiser la production d'une espèce que l'on juge principale. Une association additive avec la légumineuse à 100% de sa densité optimale et l'ajout d'une autre espèce à une densité de 50% ou moins de sa densité en pur, faciliterait l'atteinte d'un service élevé de production de soja.

### 1.5.2. Choix des espèces

Pour cette étude, nous avons fait le choix de travailler avec une gamme d'espèces contrastées. Les dynamiques de croissance aérienne et de hauteur montrent des contrastes effectivement importants. C'est une des originalités du travail, les travaux antérieurs sur les associations céréale-légumineuse récoltées en grain visaient surtout à optimiser la conduite d'un seul couple. Travailler sur une gamme d'espèces impose de connaître leurs cycles, leurs besoins et les particularités de leur conduite pour identifier si elles sont pertinentes (services attendus et faisabilité) pour le travail envisagé. Différentes contraintes ont ainsi été prises en compte dans le choix des

espèces sans que les questions techniques ne freinent trop les choix et donc la gamme explorée. Ainsi les contraintes techniques à la récolte seront davantage à prendre en compte pour le développement de ce type de pratiques. En effet, une des problématiques majeures que nous avons rencontrées a été la récolte avec la moissonneuse-batteuse expérimentale. En effet le soja doit être fauché au plus proche du sol afin de ne pas perdre les premières gousses (Rebilas et al., 2020). À l'inverse, le sorgho et le tournesol se récoltent relativement haut pour ne pas récolter trop de tiges qui pourraient apporter des impuretés dans la récolte et encombrer le batteur de la machine. Ces différences combinées dans la même parcelle ont engendré des difficultés de récolte. Dans des conditions agricoles, la récolte simultanée de ces deux cultures ne serait probablement pas envisageable dans les arrangements spatiaux proposés. Une plus forte séparation spatiale des deux cultures *via* la culture en bande est une solution pour permettre la récolte de telles associations (Bedoussac, 2013).

### 1.5.3. Interaction conduite x services obtenus

Certains services peuvent être délicats à quantifier notamment en raison de l'interaction avec la conduite. C'est le cas notamment du service de contrôle des adventices. Premièrement, dans nos essais, les adventices ont été laissées libres de se développer dès le début du cycle des cultures. Cela était vraiment intéressant pour identifier les caractéristiques des dynamiques d'accumulation de biomasse associées à leur contrôle et la période du cycle au cours de laquelle le service a eu lieu. Mais deux problèmes se posent : d'une part l'émergence des adventices et la composition de la communauté d'adventices peuvent varier fortement sur de petites zones. Par conséquent, cette variation peut avoir lieu au sein même d'une micro-parcelle. Le suivi dynamique de l'accumulation de biomasse des adventices et de leur influence sur les cultures est alors sujet à une plus forte variabilité parce que la communauté, sa densité et son accumulation de biomasse ne sont pas homogènes sur l'ensemble de la micro-parcelle. C'est probablement une des raisons qui explique la mauvaise qualité d'ajustement des courbes d'accumulation de biomasse par blocs dans le Chapitre II. D'autre part l'absence totale d'opération de contrôle des adventices, même en début de culture, combiné à des conditions météorologiques différentes en 2018 par rapport à 2019, a radicalement changé leur croissance et leur compétition sur les cultures (Chapitre I & II). Enfin, l'émergence et la croissance des adventices sur l'interrang a probablement masqué l'effet potentiel de l'arrangement spatial sur leur croissance puisque l'interrang représentait une plus grande surface relativement aux rangs et donc plus de biomasse d'adventices. L'étude du mélange des espèces dans le rang par rapport à leur séparation en rangs alternés dans un dispositif avec un contrôle des adventices dans l'interrang pourrait apporter des précisions sur l'effet de l'arrangement spatial sur les adventices. En effet, on peut émettre l'hypothèse que deux cultures sur le même rang améliorent la compétitivité des cultures envers les adventices sur ce rang par rapport à un rang de la culture pure.

Pour l'étude de l'impact de l'association sur les résidus, l'azote du sol et la culture suivante, les différences de gestions de la fertilisation entre les deux années, les conditions difficiles d'implantation du blé la deuxième année et la réduction du nombre de blocs les deux années (3 et 2 en 2018/2019 et 2019/2020, respectivement au lieu de 4 initialement prévus) ont réduit la puissance des comparaisons statistiques, ce qui a peut-être occulté certaines différences d'intérêt.

#### **1.5.4. Couplage expérimentation-modélisation**

Ce travail repose uniquement sur une approche expérimentale. Une démarche de modélisation pourrait être complémentaire au travail réalisé. En effet, des modèles ont été développés ou adaptés ces dernières années pour simuler le fonctionnement de cultures associées (e.g. Louarn et al., 2020). L'utilisation de modèles de culture permettrait de simuler la dynamique de croissance de différentes combinaisons dans des contextes différents et élargir ainsi les situations comparativement à l'approche expérimentale. La modélisation est aussi utile pour simuler des variables difficiles à mesurer au champ telles que la lixiviation (Brisson et al., 2003). Enfin, les données acquises en dynamique sur des espèces contrastées en culture pure et en culture associées pourront alimenter les bases de données des modèles existants.

#### **1.5.5. Nécessité d'essais systèmes pour explorer l'interaction entre diversification temporelle et spatiale**

Pour poursuivre l'idée de la diversification spatiale au service de l'introduction de nouvelles cultures dans une rotation, des essais systèmes en complément d'essais analytiques comme ceux étudiés ici, seront nécessaires. Ils permettront de tester une combinaison de stratégies de diversification, aujourd'hui souvent testées séparément. Les présents travaux contribueront à éclairer les choix de combinaisons à réaliser en lien avec les services attendus par la diversification des systèmes.

### **1.6. Conclusion sur le potentiel de l'association comme outil d'aide à la diversification**

L'association de cultures a donc le potentiel de fournir des services variés, en fonction des besoins de l'agriculteur, et peut faciliter l'introduction de cultures de diversification ou le maintien de cultures secondaires dans les systèmes de culture afin de bénéficier des avantages de la diversification temporelle des systèmes de culture. De plus, la combinaison de formes différentes de diversification, améliore la productivité des systèmes de culture (Beillouin et al., 2019). La grande diversité de formes d'association permettrait de l'adapter à de nombreuses situations différentes. C'est un outil de plus dans une panoplie large de pratiques agroécologiques pour l'amélioration de la durabilité des systèmes (Wezel et al., 2014). Cependant, la conception d'une telle association doit répondre à de multiples contraintes au premier rang desquelles on retrouve la détermination des services attendus, les matériels et savoir-faire disponibles. Cet outil permet d'ajuster la stratégie de l'agriculteur et sa gestion de son système, ce n'est pas une solution toute faite. Il faut donc développer les connaissances et les outils nécessaires à la composition et la conduite des associations les mieux adaptées aux services souhaités. Cela passe par l'identification des antagonismes et synergies existants entre services et des leviers pour les influencer. L'approche fonctionnelle que nous avons mobilisée dans ces travaux est prometteuse pour orienter la conception de l'association. Ensuite, une fois la culture de diversification insérée dans le système de culture, la composition de l'association peut s'ajuster en fonction de l'évolution des besoins de l'agriculteur. Enfin, cette stratégie de diversification soulève de nouvelles questions quant à l'effet précédent des associations sur les divers bioagresseurs, quant au soutien communautés d'auxiliaires des cultures ou encore la disponibilité de l'azote pour la culture suivante.

## 2. Mobilisation de l'approche fonctionnelle

### 2.1. Rappel des principaux résultats

Nous avons mobilisé l'approche fonctionnelle dans ce travail afin d'identifier des traits fonctionnels des espèces associées au soja, indicateurs de la capacité de la culture à accumuler de la biomasse. Nous avons montré préalablement que la biomasse de la culture associée au soja était un trait de performance impliqué dans l'obtention du service de contrôle des adventices et dans le dis-service de compétition avec le soja (Chapitre I). Cette approche fonctionnelle permet de généraliser les résultats à d'autres espèces sur la base de la valeur de leurs traits mesurés en cultures pures. Cependant, nous avons aussi montré que les traits d'effet peuvent répondre aux pratiques de gestion de l'agriculteur, réduisant potentiellement leur valeur prédictive lorsqu'ils sont mesurés en culture pure.

À travers la seconde question de recherche **qui explorait l'utilisation des traits fonctionnels pour comprendre et caractériser les dynamiques de croissances des espèces associées**, nous avons identifié la hauteur maximale et la surface d'une feuille (LA) comme traits indicateurs de la dynamique de croissance des cultures associées au soja et de leurs biomasses finales (H4). De plus, les paramètres indiquant une forte accumulation de biomasse étaient négativement corrélés à la surface spécifique foliaire (SLA) (Chapitre II).

Dans le Chapitre I, nous avons montré aussi le rôle de la hauteur des plantes dans la variabilité des services obtenus. La productivité du soja peut en partie être expliquée par la différence de hauteur entre le soja et la culture associée (Chapitre I).

Dans le Chapitre III, nous avons étudié **la réponse des traits des espèces associées aux modifications de l'intensité de la compétition entre plantes cultivées générées par deux pratiques culturales : le choix de l'espèce associée au soja et l'arrangement spatial**. Nous avons montré que la valeur des traits considérés était modifiée dans l'association par rapport aux cultures pures (H5). Cependant, cette réponse était dépendante de l'espèce et du trait considéré. Les traits du soja ont répondu différemment en fonction de l'espèce associées mais l'arrangement spatial a eu peu d'impact, quelle que soit l'espèce considérée (H6).

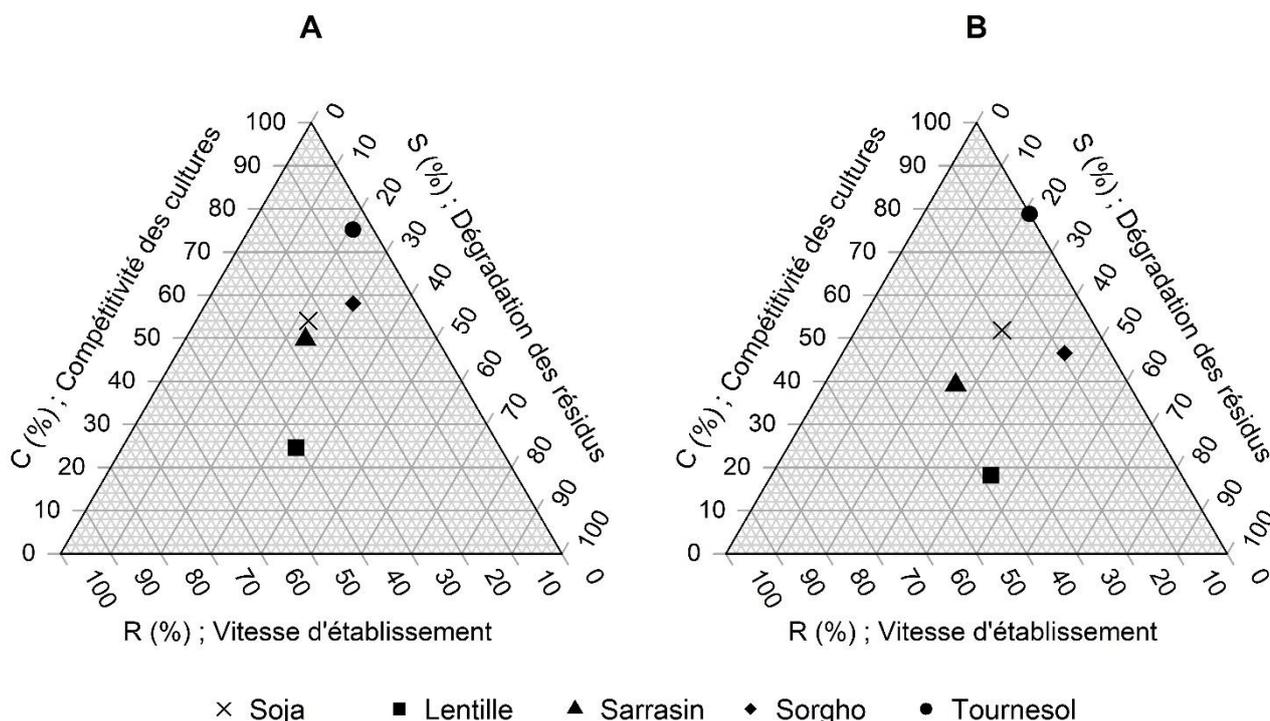
Enfin, nous avons montré dans le Chapitre IV que l'utilisation de la valeur pondérée du LDMC pour les associations de cultures était un indicateur de la qualité des résidus, qui conditionne leur dynamique de décomposition (H8). L'indice de récolte de l'azote (NHI) est par ailleurs aussi un indicateur intéressant car il informe sur la capacité d'une espèce à laisser de l'azote dans la parcelle à travers ses résidus ou à l'inverse à exporter beaucoup d'azote dans ses grains.

### 2.2. Profils fonctionnels

Dans notre étude, nous nous sommes intéressés à des services pour lesquels la compétition pour les ressources et leur conservation étaient les mécanismes principaux en jeu. Par conséquent, nous avons fait l'hypothèse que les trois traits foliaires utilisés pour construire le triangle Grime ou CSR (Pierce et al., 2013), la surface d'une feuille (LA), la surface spécifique foliaire (SLA) et la teneur en matière sèche de la feuille (LDMC), qui permettent de classer les espèces suivant leur stratégie d'acquisition des ressources, ainsi que la hauteur maximale, pouvaient suffire à construire des profils fonctionnels d'espèces à associer au soja et à comparer les espèces candidates entre elles. Le positionnement des espèces sur ce triangle permet de visualiser les différences entre

espèces cultivées (Tribouillois et al., 2015b). De plus, les trois traits fonctionnels foliaires ont l'avantage de pouvoir être facilement mesurés ensemble sur une même feuille et des protocoles simples standardisés sont disponibles (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

Pour synthétiser les résultats obtenus et discuter cette approche, nous avons donc positionné les espèces dans le triangle de CSR (Figure 5.1), pour les deux dates de mesure des traits. Cette représentation pourrait constituer un outil d'aide à la conception de peuplements plurispécifiques et multifonctionnels. Cette méthode permettrait d'anticiper le fonctionnement des associations en fonction des espèces qui les composent et anticiper les services potentiels.



**Figure 5.1: Positionnement des espèces sur le triangle CSR, en lien avec les services étudiés pour deux dates de mesures des traits foliaires ; en phase végétative (A) et en phase reproductive (B).** C : « Competitors », S : « Stress tolerators » et R : « Ruderals ». Chaque axe est associé à une fonction. Les valeurs présentées de traits correspondent à la moyenne des deux années.

La compétitivité des espèces associées au soja et leur impact sur les services de production de soja et de contrôle des adventices étaient liés à leur capacité à accumuler de la biomasse et cette dernière était liée à la hauteur et au LA (Chapitres I & II), représentés sur l'axe « Competitors (C) » du triangle de Grime (Figure 5.1). Cela rejoint également les résultats d'une étude récente de classement d'espèces utilisées comme cultures intermédiaires (Tribouillois et al., 2015b).

Le SLA est associé avec les espèces rudérales (R) qui s'installent très rapidement après une perturbation du milieu (Garnier and Navas, 2013). Dans le Chapitre II, nous avons montré que la capacité d'une espèce à accumuler de grandes quantités de biomasse était négativement corrélée au SLA. De plus, les espèces avec un SLA élevé tendaient à avoir une dynamique de croissance rapide au début de leur cycle et à atteindre leur pic de croissance très rapidement, ce qui correspond aux caractéristiques des espèces rudérales : une aptitude à une croissance précoce et rapide (Garnier and Navas, 2013; Pierce et al., 2013). Sur le triangle CSR, le LDMC permet le positionnement des plantes sur l'axe correspondant à la « tolérance au stress (S) ». Le LDMC, associé dans la

bibliographie à la conservation des ressources pendant et après la vie des plantes (Fortunel et al., 2009; Kazakou et al., 2009) a été relié à la persistance des résidus après la culture (Chapitre IV). Par conséquent nous avons placé la dégradabilité des résidus sur l'axe défini par le LDMC.

### 2.3. **Prise en compte de la réponse temporelle et de la réponse aux pratiques de la valeur des traits**

Dans le Chapitre III, nous avons montré que la valeur de certains traits et certaines espèces répondaient à la gestion des cultures. Cette réponse était liée à l'association de cultures et l'espèce associée dans le cas du soja. L'effet de l'arrangement spatial était négligeable. En fonction de l'utilisation de la valeur des traits la prise en compte de cette réponse peut être nécessaire. Nous avons montré que le classement des espèces était conservé pour les différents traits mais aussi que la valeur absolue des traits était modifiée en fonction des traitements considérés. Si le classement ou la valeur relative des traits est l'information principale recherchée, la prise en compte de la réponse des traits n'est pas cruciale. Toutefois, la distance entre deux espèces d'une association était parfois modifiée (amplifiée ou minimisée) pour un trait donné par rapport à la distance mesurée en cultures pures pour ce trait. D'autre part, dans des démarches de modélisation, qui requièrent les valeurs absolues des traits, la prise en compte de cette réponse peut s'avérer indispensable.

Nous avons aussi mis en valeur les différences temporelles qui existent entre traits. L'évolution temporelle de la valeur des traits peut caractériser une évolution de la stratégie de la plante dans l'acquisition des ressources (Pakeman et al., 2015). L'évolution temporelle de la valeur des traits constitue un défi pour l'utilisation des traits et particulièrement de la position des espèces sur le triangle CSR pour la conception d'associations de cultures. En effet, la position des espèces considérées dans notre travail est modifiée selon la date de mesure des traits ; au cours de la phase végétative (Figure 5.1-A) et la phase reproductive (Figure 5.1-B). Une solution pour s'affranchir de cette problématique serait de mesurer les plantes au stade correspondant à leur utilisation finale. Cela signifie que pour concevoir des associations de cultures récoltées pour les graines, la mesure des traits devrait se faire sur les plantes adultes, comme nous l'avons fait dans ce travail. Par contre, pour la composition de mélanges d'espèces pour les couverts végétaux la mesure des traits serait à réaliser au plus proche du stade de destruction du couvert.

Néanmoins, cette approche remet en cause l'utilisation des valeurs de traits, disponibles dans les bases de données internationales, qui sont mesurés dans des conditions particulières définies par des protocoles standardisés (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Ceci suggère l'intérêt de mettre en place des recommandations particulières pour caractériser les traits selon l'utilisation prévue des cultures et les services qui en sont attendus.

Puisque nous avons conçu des associations pour que les deux cultures aillent au bout de leur cycle, pour la suite de cette discussion nous allons considérer le triangle présentant la position des espèces dans leur phase reproductrice (Figure 5.1-B).

## 2.4. Règles d'assemblage dans les associations

Au-delà de la comparaison des espèces entre elles et de leur stratégie d'acquisition des ressources, ce mode de représentation de leur profil fonctionnel pourrait ainsi orienter les choix des espèces à associer entre elles en fonction des services recherchés.

### 2.4.1. Axe C

Dans le premier chapitre, nous avons observé que plus la différence entre la hauteur des espèces associées était importante plus la productivité du soja était favorisée (cas du soja > lentille) ou réduite (cas du soja < tournesol). Dans l'ensemble, ces différences se retrouvent sur l'axe C du triangle CSR, où le soja, le sorgho et le sarrasin avaient des valeurs proches et le tournesol et la lentille avaient des valeurs respectivement supérieures et inférieures au soja (Figure 5.1-B). Considérer les distances entre espèces sur cet axe donne une indication de la relation de compétition entre espèces. Nos résultats ont aussi montré que l'arrangement spatial avait principalement eu un effet sur les associations sorgho-soja et sarrasin-soja. Ces trois espèces (soja, sorgho et sarrasin) ont des compétitivités similaires. Les différences de réponse des différentes associations étudiées à l'arrangement spatial seraient liées aux écarts de compétitivité entre espèces. L'arrangement spatial aurait un effet dans le cas d'espèces ayant une compétitivité proche mais n'aurait pas d'effet quand la distance entre espèces est très forte (soja et tournesol par exemple dans notre étude). On peut donc poser l'hypothèse que l'effet de certains leviers de gestion des associations puissent être anticipés en fonction de la position des espèces de l'association sur les axes du triangle. En plus de l'arrangement spatial, la densité relative des espèces pourrait aussi être associée à la position des espèces de l'association sur l'axe C puisqu'augmenter la densité de semis d'une espèce la favorise vis-à-vis de l'autre espèce (e.g. Yu et al., 2016).

### 2.4.2. Axe R

L'axe de la rudéralité, associé au SLA permet de distinguer les espèces en fonction de leur vitesse d'établissement. La différence qui peut exister entre deux espèces sur cet axe apporte des informations sur l'espèce à même de s'établir le plus rapidement. Dans la Figure 2.3 du Chapitre II, nous pouvons constater que la lentille et le sarrasin atteignent leur taux de croissance absolu plus précocement que le soja alors que le sorgho et le tournesol ont des dynamiques proches de celle du soja, voire plus tardives. Cela correspond aux différents positionnements des espèces sur l'axe R (Figure 5.1-B). Aussi, puisque les différences des espèces sur cet axe correspondent principalement à la différence temporelle d'établissement des espèces, un levier de gestion des associations qui pourrait y être rattaché est le semis en décalé des espèces. En effet, en semant un premier l'espèce la plus lente à s'établir, le rapport de compétition lui serait alors plus favorable (Gillhaussen et al., 2014; Yu et al., 2016). Appliqué à nos associations, semer le soja avant le sarrasin devrait permettre au soja de mieux se développer avant l'émergence du sarrasin et donc le soja subirait moins la compétition du sarrasin et le service de production du soja en serait amélioré.

### 2.4.3. Axe S

Enfin, sur l'axe S, on retrouve le soja et le sarrasin avec des valeurs très proches. Le tournesol a une valeur faible sur cet axe, et le sorgho et la lentille, des valeurs plus élevées que le soja (Figure 5.1-B). Nous avons associé cet axe à la vitesse de dégradation des résidus dans la parcelle. L'utilisation de ce trait peut s'avérer plus délicate

que pour les axes C et S. En effet, dans les associations c'est le LDMC pondéré en fonction de la biomasse qui permettrait d'avoir une information sur la dégradabilité des résidus produits. Ce LDMC pondéré se calcule sur la base des quantités de résidus produits par chacune des cultures à la fin de leur cycle. L'utilisation d'un LDMC pondéré, *a priori*, serait au mieux hasardeuse dans l'objectif de prévoir le comportement des résidus d'un mélange d'espèces. En effet, les méthodes utilisées pour pondérer la valeur d'un trait à l'échelle d'un mélange d'espèces dépend beaucoup des rapports de compétitivité/dominance entre ces espèces (Lorin, 2015). Néanmoins, en regardant les positions des deux cultures sur l'axe S, on peut avoir une idée de la dégradation des résidus par rapport à d'autres combinaisons. Par exemple la dégradation des résidus de l'association tournesol-soja sera plus rapide par rapport à l'association sorgho-soja, puisque la valeur moyenne du premier couple d'espèces est inférieure à celle du second.

#### 2.4.4. Utilisation de la position de l'espèce dans le triangle

Le fait de considérer la position de chaque espèce sur chacun des axes séparément permet d'obtenir de nombreuses informations pouvant orienter les choix pour la constitution et la conduite des associations. Néanmoins, l'intégration de la position des espèces dans le triangle devrait permettre d'affiner les décisions pertinentes pour la conception de l'association de cultures. Par exemple, la lentille s'établit *a priori* plus rapidement que le soja (axe R) mais a une compétitivité bien inférieure (axe C), la séparation temporelle pour donner l'avantage au soja, n'apparaît pas essentielle pour cette combinaison d'espèces, qui peuvent être semées à la même date. Au contraire, le sarrasin, le sorgho et le soja ont une compétitivité similaire mais des vitesses d'établissement différentes. La séparation spatiale des espèces semble donc pertinente mais la séparation temporelle pour donner l'avantage au soja ne semble utile que pour l'association sarrasin-soja puisque le sarrasin s'établit plus vite que le soja. La prise en compte des positions des espèces sur chacun des axes dépend des services attendus des associations.

### 2.5. Vers une application pratique ?

L'utilisation de la position des espèces sur le triangle de Grime comme outil d'aide à la conception d'associations s'inscrit dans le cadre théorique proposé par Damour et al. (2018), pour assister les décisions stratégiques. Nos résultats suggèrent en effet que le choix des espèces et de certains leviers pourrait être orienté grâce aux positions relatives des différentes espèces sur le triangle CSR.

Cependant, nous avons aussi montré que pour certaines espèces, la valeur des traits était modifiée par l'insertion de la culture en association (Chapitre III). De fait la prise en compte de la valeur absolue des traits mesurés en culture pure pour prévoir le comportement d'une espèce en association peut biaiser le résultat final. La valeur prédictive de la mesure des traits en culture pure dépend du trait considéré et de l'espèce considérée.

Afin de faciliter le choix des espèces pour la conception d'agroécosystèmes multiservices, un profil fonctionnel (au sens proposé par Damour et al., 2014) générique pourrait être défini en fonction de traits d'effet clés pour des fonctions données. En complément des traits foliaires qui permettent d'établir les stratégies d'acquisition des ressources des plantes et leur positionnement sur le triangle CSR, d'autres traits devraient être considérés en relation avec les fonctions liées aux services potentiellement attendus. Un socle de fonctions considérées pour la description des espèces pourrait inclure entre autres, la production de biomasse, la compétition pour les ressources clés (eau, rayonnement, N,P,K...), le support des communautés d'insectes, de bactéries du sol,

d'éventuels pathogènes... L'identification d'une gamme de traits fonctionnels liés à ces fonctions permettrait d'établir le profil fonctionnel générique servant à caractériser les espèces considérées. Enfin, afin d'améliorer la généralité de ces résultats, les caractérisations des profils fonctionnels devraient se faire sur plusieurs sites, incluant l'ensemble des espèces à décrire, à la manière des essais variétaux.

### 3. Perspectives de recherche

Ce travail propose et défend l'idée d'utiliser l'association de cultures comme outil d'aide à la diversification des systèmes de culture. Néanmoins, cette conception originale de l'association de cultures soulève des questionnements quant à la manière de concevoir ces associations et l'impact de cette pratique sur le système de culture dans lequel il est intégré.

Dans cette optique, nous avons mobilisé une approche fonctionnelle qui nous a permis d'identifier des traits simples pour caractériser les espèces et les positionner sur le triangle de Grime. Aussi, nous ouvrons la voie à l'utilisation de ce triangle pour faciliter la sélection des espèces à associer entre elles en fonction des objectifs donnés à l'association.

Plusieurs axes d'approfondissement s'imposent afin de rendre cette idée applicable :

- Premièrement, il paraît important de poursuivre la compréhension des liens entre les traits des plantes, les fonctions et les services associés pour une diversité de combinaisons d'espèces afin de gagner en généralité. Nous avons associé les fonctions liées aux services étudiés dans ce travail aux différents axes du triangle de Grime mais d'autres fonctions pourraient être reliées aux traits définissant les axes CSR. Par exemple, la hauteur des plantes est positivement corrélée à la profondeur d'enracinement (Garnier and Navas, 2013). La hauteur est l'un des traits associés avec l'axe de la compétitivité, on pourrait donc supposer que la position des espèces sur cet axe indique aussi leur capacité à explorer des horizons profonds et d'en valoriser l'eau et les éléments minéraux.
- Deuxièmement, la recherche et l'identification des leviers de gestion de l'association liés aux différentes stratégies des plantes serait un apport primordial pour cet outil. En effet, disposer des espèces positionnées sur le triangle ainsi que des leviers à mobiliser en fonction des différents axes du triangle permettrait d'avoir deux entrées pour son utilisation. La première entrée "espèces" commencerait par le choix des espèces à associer ; la seconde entrée "leviers de gestion de la compétition entre espèces" permettrait à l'agriculteur ou au conseiller d'adapter le choix des espèces en fonction des services visés, des connaissances techniques et du matériel disponible. Cette approche fonctionnelle originale combinant le choix des espèces et des leviers de gestion (souvent étudiés séparément) serait intéressante à approfondir et à tester pour différents contextes et différents services visés par l'association.
- Enfin, Isaac et al. (2018) ont montré que les agriculteurs peuvent mobiliser les traits fonctionnels à leur manière pour adapter leur gestion de l'agroécosystème. Par conséquent une nouvelle opportunité de recherche, en complément de l'approche expérimentale, serait d'identifier les connaissances empiriques des agriculteurs en relation avec les traits et fonction des espèces pour comprendre leur raisonnement des règles d'assemblage des espèces.

## Bibliographie

- Abiven, S., Recous, S., Reyes, V., 2005. Mineralisation of C and N from root , stem and leaf residues in soil and role of their biochemical quality 119–128. <https://doi.org/10.1007/s00374-005-0006-0>
- Agreste, 2020. MÉMENTO 2019. Paris, France.
- Albert, C.H., Grassein, F., Schurr, F.M., Vieilledent, G., Violle, C., 2011. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 13, 217–225. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.04.003>
- Altieri, M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 74, 19–31. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00028-6](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00028-6)
- Andrade, F.H., Ferreiro, M.A., 1996. Reproductive growth of maize, sunflower and soybean at different source levels during grain filling. *F. Crop. Res.* 48, 155–165. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(96\)01017-9](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(96)01017-9)
- Andrade, J.F., Cerrudo, A., Rizzalli, R.H., Monzon, J.P., 2012. Sunflower-soybean intercrop productivity under different water conditions and sowing managements. *Agron. J.* 104, 1049–1055. <https://doi.org/10.2134/agronj2012.0051>
- Andrews, D.J., Kassam, A.H., 1976. The Importance of Multiple Cropping in Increasing World Food Supplies, in: Papendick, I.R., Sanchez, P.A., Triplett, G.B. (Eds.), *Multiple Cropping*. pp. 1–10. <https://doi.org/10.2134/asaspecpub27.c1>
- Angus, J.F., Kirkegaard, J.A., Hunt, J.R., Ryan, M.H., Ohlander, L., Peoples, M.B., 2015. Break crops and rotations for wheat. *Crop Pasture Sci.* 66, 523–552. <https://doi.org/10.1071/CP14252>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J. Stat. Softw.* 67, 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bedoussac, L., 2013. Soybean intercropped with sunflower is an efficient solution to increase global grain production in low input systems. *Legum. Perspect.* 45–46.
- Bedoussac, L., Journet, E.-P., Hauggaard-Nielsen, H., Naudin, C., Corre-Hellou, G., Jensen, E.S., Prieur, L., Justes, E., 2015. Ecological principles underlying the increase of productivity achieved by cereal-grain legume intercrops in organic farming. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 911–935. <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0277-7>
- Bedoussac, L., Justes, E., 2010. Dynamic analysis of competition and complementarity for light and N use to understand the yield and the protein content of a durum wheat-winter pea intercrop. *Plant Soil* 330, 37–54. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0303-8>
- Beillouin, D., Ben-Ari, T., Makowski, D., 2019. Evidence map of crop diversification strategies at the global scale. *Environ. Res. Lett.* 14. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab4449>
- Bennett, A.J., Bending, G.D., Chandler, D., Hilton, S., Mills, P., 2012. Meeting the demand for crop production: the challenge of yield decline in crops grown in short rotations. *Biol. Rev.* 87, 52–71. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00184.x>
- Bennett, E.M., Garry, D., 2009. REVIEW AND Understanding relationships among multiple ecosystem services 1394–1404. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01387.x>
- Blesh, J., 2018. Functional traits in cover crop mixtures: Biological nitrogen fixation and multifunctionality. *J.*

- Appl. Ecol. 55, 38–48. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13011>
- Boudreau, M.A., 2013. Diseases in Intercropping Systems. *Annu. Rev. Phytopathol.* 51, 499–519. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-082712-102246>
- Box, G.E.P., Cox, D.R., 1964. An Analysis of Transformations. *J. R. Stat. Soc. Ser. B* 26, 211–252.
- Brisson, N., Gary, C., Justes, E., Roche, R., Mary, B., Ripoche, D., Zimmer, D., Sierra, J., Bertuzzi, P., Burger, P., Bussi re, F., Cabidoche, Y., Cellier, P., Debaeke, P., Gaudill re, J., H nault, C., Maraux, F., Seguin, B., Sinoquet, H., 2003. An overview of the crop model stics. *Eur. J. Agron.* 18, 309–332. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(02\)00110-7](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(02)00110-7)
- Cadoux, S., Sauzet, G., Valantin-Morison, M., Pontet, C., Champolivier, L., Robert, C., Lieven, J., Fl net, F., Mangenot, O., Fauvin, P., Land , N., 2015. Intercropping frost-sensitive legume crops with winter oilseed rape reduces weed competition, insect damage, and improves nitrogen use efficiency. *Ocl* 22, D302. <https://doi.org/10.1051/ocl/2015014>
- Carkner, M.K., Entz, M.H., 2017. Growing environment contributes more to soybean yield than cultivar under organic management. *F. Crop. Res.* 207, 42–51.
- Carton, N., 2017. Interactions induites par l’association du lupin avec une c r ale, effets sur les adventices et cons quences sur la productivit . Doctoral dissertation. Angers.
- Carton, N., Naudin, C., Piva, G., Baccar, R., Corre-Hellou, G., 2018. Differences for traits associated with early N acquisition in a grain legume and early complementarity in grain legume-triticale mixtures. *AoB Plants* 10, 1–17. <https://doi.org/10.1093/aobpla/ply001>
- Caviglia, O.P., Sadras, V.O., Andrade, F.H., 2004. Intensification of agriculture in the south-eastern Pampas: I. Capture and efficiency in the use of water and radiation in double-cropped wheat-soybean. *F. Crop. Res.* 87, 117–129. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2003.10.002>
- Cernay, C., Ben-Ari, T., Pelzer, E., Meynard, J., Makowski, D., 2015. Estimating variability in grain legume yields across Europe and the Americas. *Sci. Rep.* 5, 11171. <https://doi.org/10.1038/srep11171>
- Cernay, C., Makowski, D., Pelzer, E., 2018. Preceding cultivation of grain legumes increases cereal yields under low nitrogen input conditions. *Environ. Chem. Lett.* 16, 631–636. <https://doi.org/10.1007/s10311-017-0698-z>
- Chalk, P.M., 1998. Dynamics of biologically fixed N in Legume-cereal rotations: a review. *Aust. J. Agric. Res.* 49, 303–316. <https://doi.org/10.17700/jai.2015.6.1>
- Chang, X., Yan, L., Naeem, M., Khaskheli, M.I., Zhang, H., Gong, G., Zhang, M., Song, C., Yang, W., Liu, T., Chen, W., 2020. Maize/Soybean Relay Strip Intercropping Reduces the Occurrence of Fusarium Root Rot and Changes the Diversity of the Pathogenic Fusarium Species. *Pathogens* 9, 211. <https://doi.org/10.3390/pathogens9030211>
- Chapagain, T., Riseman, A., 2014. Barley–pea intercropping: Effects on land productivity, carbon and nitrogen transformations. *F. Crop. Res.* 166, 18–25. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.06.014>
- Chatellier, V., Gaign , C., 2012. Les logiques  conomiques de la sp cialisation productive du territoire agricole fran ais. *Innov. Agron.* 22, 185–203.
- Cheriere, T., Lorin, M., Corre-Hellou, G., 2020. Species choice and spatial arrangement in soybean-based intercropping: Levers that drive yield and weed control. *F. Crop. Res.* 256, 107923. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107923>

- Ciampitti, I.A., Salvagiotti, F., 2018. New Insights into Soybean Biological Nitrogen Fixation 1185–1196. <https://doi.org/10.2134/agronj2017.06.0348>
- Connolly, J., Wayne, P., Murray, R., 1990. Time course of plant-plant interactions in experimental mixtures of annuals: density, frequency, and nutrient effects. *Oecologia* 82, 513–526. <https://doi.org/10.1007/BF00319795>
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurrich, D.E., Reich, P.B., Ter Steege, H., Morgan, H.D., Van Der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G., Pooter, H., 2003. Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide . *Aust J Bot A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide*. *Aust. J. Bot.* 51, 335–380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- Corre-Hellou, G., Dibet, A., Hauggaard-Nielsen, H., Crozat, Y., Gooding, M., Ambus, P., Dahlmann, C., von Fragstein, P., Pristeri, A., Monti, M., Jensen, E.S., 2011. The competitive ability of pea-barley intercrops against weeds and the interactions with crop productivity and soil N availability. *F. Crop. Res.* 122, 264–272. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.04.004>
- Cu, S.T.T., Hutson, J., Schuller, K.A., 2005. Mixed culture of wheat (*Triticum aestivum* L.) with white lupin (*Lupinus albus* L.) improves the growth and phosphorus nutrition of the wheat. *Plant Soil* 272, 143–151. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-4336-8>
- Damour, G., Dorel, M., Quoc, H.T., Meynard, C., Risède, J.-M., 2014. A trait-based characterization of cover plants to assess their potential to provide a set of ecological services in banana cropping systems. *Eur. J. Agron.* 52, 218–228. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2013.09.004>
- Damour, G., Garnier, E., Navas, M.L., Dorel, M., Risède, J.M., 2015. Using Functional Traits to Assess the Services Provided by Cover Plants: A Review of Potentialities in Banana Cropping Systems. *Adv. Agron.* 134, 81–133. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2015.06.004>
- Damour, G., Navas, M.L., Garnier, E., 2018. A revised trait-based framework for agroecosystems including decision rules. *J. Appl. Ecol.* 55, 12–24. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12986>
- Davis, A.S., Hill, J.D., Chase, C.A., Johanns, A.M., Liebman, M., 2012. Increasing Cropping System Diversity Balances Productivity, Profitability and Environmental Health. *PLoS One* 7, 1–8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047149>
- Dayoub, E., Naudin, C., Piva, G., Shirtliffe, S.J., Fustec, J., Corre-Hellou, G., 2017. Traits affecting early season nitrogen uptake in nine legume species. *Heliyon* 3, e00244. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2017.e00244>
- de la Fuente, E.B., Suarez, S.A., Lenardis, A.E., Poggio, S.L., 2014. Intercropping sunflower and soybean in intensive farming systems: Evaluating yield advantage and effect on weed and insect assemblages. *NJAS - Wageningen J. Life Sci.* 70–71, 47–52. <https://doi.org/10.1016/j.njas.2014.05.002>
- de Vida, F.B.P., Laca, E.A., Mackill, D.J., Fernández, G.M., Fischer, A.J., 2006. Relating rice traits to weed competitiveness and yield: a path analysis. *Weed Sci.* 54, 1122–1131. <https://doi.org/10.1614/WS-06-042R.1>
- den Hollander, N.G., Bastiaans, L., Kropff, M.J., 2007. Clover as a cover crop for weed suppression in an intercropping design II. Competitive ability of several clover species. *Eur. J. Agron.* 26, 104–112. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2006.08.005>
- Dhima, K., Vasilakoglou, I., Gatsis, T., Gougoulas, N., 2018. Faba Bean-Barley Intercrops for High Productivity

- and Corn Poppy Suppression. *Exp. Agric.* 54, 163–180. <https://doi.org/10.1017/S0014479716000132>
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J.H.C., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Colin Prentice, I., Garnier, E., Bönisch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P.B., Moles, A.T., Dickie, J., Gillison, A.N., Zanne, A.E., Chave, J., Joseph Wright, S., Sheremet'ev, S.N., Jactel, H., Baraloto, C., Cerabolini, B., Pierce, S., Shipley, B., Kirkup, D., Casanoves, F., Joswig, J.S., Günther, A., Falczuk, V., Rüger, N., Mahecha, M.D., Gorné, L.D., 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529, 167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Dong, N., Tang, M., Zhang, W., Bao, X., Wang, Y., Christie, P., Li, L., 2018. Temporal Differentiation of Crop Growth as One of the Drivers of Intercropping Yield Advantage. *Sci. Rep.* 8, 3110. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21414-w>
- Du, J. bo, Han, T. fu, Gai, J. yi, Yong, T. wen, Sun, X., Wang, X. chun, Yang, F., Liu, J., Shu, K., Liu, W. guo, Yang, W. yu, 2018. Maize-soybean strip intercropping: Achieved a balance between high productivity and sustainability. *J. Integr. Agric.* 17, 747–754. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(17\)61789-1](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(17)61789-1)
- Duru, M., Cruz, P., Theau, J.P., 2010. A simplified method for characterising agronomic services provided by species-rich grasslands. *Crop Pasture Sci.* 61, 420. <https://doi.org/10.1071/CP09296>
- Duru, M., Theau, J.P., Cruz, P., 2012. Functional diversity of species-rich managed grasslands in response to fertility, defoliation and temperature. *Basic Appl. Ecol.* 13, 20–31. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2011.10.006>
- Echarte, L., Maggiora, A. Della, Cerrudo, D., Gonzalez, V.H., Abbate, P., Cerrudo, A., Sadras, V.O., Calviño, P., 2011. Yield response to plant density of maize and sunflower intercropped with soybean. *F. Crop. Res.* 121, 423–429. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.01.011>
- Egbe, O.M., 2010. Effects of plant density of intercropped soybean with tall sorghum on competitive ability of soybean and economic yield at Otobi, Benue State, Nigeria. *J. Cereal. Oilseeds* 1, 1–10.
- Elmore, R.W., Jackobs, J.A., 1984. Yield and Yield Components of Sorghum and Soybeans of Varying Plant Heights when Intercropped 1. *Agron. J.* 76, 561–564. <https://doi.org/10.2134/agronj1984.00021962007600040012x>
- Fajardo, A., Siefert, A., 2016. Phenological variation of leaf functional traits within species. *Oecologia* 180, 951–959. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3545-1>
- Falquet, B., Gfeller, A., Pourcelot, M., Tschuy, F., Wirth, J., 2015. Weed Suppression by Common Buckwheat: A Review. *Environ. Control Biol.* 53, 1–6. <https://doi.org/10.2525/ecb.53.1>
- FAOStat, 2020. Base de données FAO [WWW Document]. URL <http://www.fao.org/faostat/en/#compare> (accessed 8.8.20).
- Fehr, W.R., Caviness, C.E., 1977. Stages of soybean development. *Spec. Rep.* 87, 3–11.
- Finney, D.M., Murrell, E.G., White, C.M., Baraibar, B., Barbercheck, M.E., Bradley, B.A., Cornelisse, S., Hunter, M.C., Kaye, J.P., Mortensen, D.A., Mullen, C.A., Schipanski, M.E., 2017. Ecosystem Services and Disservices Are Bundled in Simple and Diverse Cover Cropping Systems. *Agric. Environ. Lett.* 2, 170033. <https://doi.org/10.2134/aer2017.09.0033>
- Finney, D.M., White, C.M., Kaye, J.P., 2016. Biomass Production and Carbon/Nitrogen Ratio Influence Ecosystem Services from Cover Crop Mixtures. *Agron. J.* 108, 39–52. <https://doi.org/10.2134/agronj15.0182>
- Fortunel, C., Arnier, E.R.I.C.G., Offre, R.I.J., Azakou, E.L.K., Uested, H.E.Q., Rigulis, K.A.R.L.G., 2009. Leaf traits

- capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe 90, 598–611. <https://doi.org/10.1890/08-0418.1>
- Francis, C., Lieblein, G., Gliessman, S., Breland, T.A., Creamer, N., Harwood, R., Salomonsson, L., Helenius, J., Rickerl, D., Salvador, R., Wiedenhoef, M., Simmons, S., Allen, P., Altieri, M., Flora, C., Poincelot, R., 2003. Agroecology: The Ecology of Food Systems. *J. Sustain. Agric.* 22, 99–118. [https://doi.org/10.1300/J064v22n03\\_10](https://doi.org/10.1300/J064v22n03_10)
- Fried, G., Chauvel, B., Reboud, X., 2009. A functional analysis of large-scale temporal shifts from 1970 to 2000 in weed assemblages of sunflower crops in France. *J. Veg. Sci.* 20, 49–58. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05284.x>
- Fried, G., Kazakou, E., Gaba, S., 2012. Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices. *Agric. Ecosyst. Environ.* 158, 147–155. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.06.005>
- Gaba, S., Fried, G., Kazakou, E., Chauvel, B., Navas, M.L., 2014. Agroecological weed control using a functional approach: A review of cropping systems diversity. *Agron. Sustain. Dev.* 34, 103–119. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0166-5>
- Gaba, S., Lescourret, F., Boudsocq, S., Enjalbert, J., Hinsinger, P., Journet, E.-P., Navas, M.-L., Wery, J., Louarn, G., Malézieux, E., Pelzer, E., Prudent, M., Ozier-Lafontaine, H., 2015. Multiple cropping systems as drivers for providing multiple ecosystem services: from concepts to design. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 607–623. <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0272-z>
- Gao, Y., Duan, A., Qiu, X., Liu, Z., Sun, J., Zhang, J., Wang, H., 2010a. Distribution of roots and root length density in a maize/soybean strip intercropping system. *Agric. Water Manag.* 98, 199–212. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2010.08.021>
- Gao, Y., Duan, A., Qiu, X., Sun, J., Zhang, J., Liu, H., Wang, H., 2010b. Distribution and use efficiency of photosynthetically active radiation in strip intercropping of maize and soybean. *Agron. J.* 102, 1149–1157. <https://doi.org/10.2134/agronj2009.0409>
- Garcia, L., Damour, G., Kazakou, E., Fried, G., Bopp, M.C., Metay, A., 2020. Seasonal and interannual variations in functional traits of sown and spontaneous species in vineyard inter-rows. *Ecosphere* 11. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3140>
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.P., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630–2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Garnier, E., Navas, M., 2013. Diversité fonctionnelle des plantes. de boeck.
- Garnier, E., Navas, M.L., 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: Concepts, methods and applications for agroecology. A review, *Agronomy for Sustainable Development*. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0036-y>
- Geier, P.W., Maddux, L.D., Moshier, L.J., Stahlman, P.W., 1996. Common Sunflower (*Helianthus annuus*) Interference in Soybean (*Glycine max*). *Weed Technol.* 10, 317–321.
- GEVES, 2020. Le catalogue officiel des espèces et variétés cultivées en France. [WWW Document].
- Ghosh, P.K., Manna, M.C., Bandyopadhyay, K.K., Ajay, Tripathi, A.K., Wanjari, R.H., Hati, K.M., Misra, A.K., Acharya, C.L., Subba Rao, A., 2006a. Interspecific interaction and nutrient use in soybean/sorghum

- intercropping system. *Agron. J.* 98, 1097–1108. <https://doi.org/10.2134/agronj2005.0328>
- Ghosh, P.K., Mohanty, M., Bandyopadhyay, K.K., Painuli, D.K., Misra, A.K., 2006b. Growth, competition, yield advantage and economics in soybean/pigeonpea intercropping system in semi-arid tropics of India: I. Effect of subsoiling. *F. Crop. Res.* 96, 80–89. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.05.009>
- Ghosh, P.K., Tripathi, A.K., Bandyopadhyay, K.K., Manna, M.C., 2009. Assessment of nutrient competition and nutrient requirement in soybean / sorghum intercropping system 31, 43–50. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2009.03.002>
- Gillhaussen, P. Von, Rascher, U., Jablonowski, N.D., Plu, C., Beierkuhnlein, C., Temperton, V.M., 2014. Priority Effects of Time of Arrival of Plant Functional Groups Override Sowing Interval or Density Effects : A Grassland Experiment 9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086906>
- Gliessman, S.R., 1997. *Agroecology: Ecological Processes in Sustainable Agriculture*, CRC Press. ed.
- Gomez, P., Gurevitch, J., 1998. Weed community responses in a corn-soybean intercrop. *Appl. Veg. Sci.* 1, 281–288. <https://doi.org/10.2307/1478958>
- Green, C.J., Blackmer, A.M., 1995. Residue decomposition following Corn or Soybean 1–6.
- Guinet, M., 2019. Quantification des flux d'azote induits par les cultures de légumineuses et étude de leurs déterminants : comparaison de 10 espèces de légumineuses à graines.
- Guinet, M., Nicolardot, B., Revellin, C., 2018. Comparative effect of inorganic N on plant growth and N<sub>2</sub> fixation of ten legume crops : towards a better understanding of the differential response among species.
- Guinet, M., Nicolardot, B., Voisin, A.-S., 2020. Nitrogen benefits of ten legume pre-crops for wheat assessed by field measurements and modelling. *Eur. J. Agron.* 120, 126151. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126151>
- Hache, E., 2015. Géopolitique des protéines. *Rev. Int. Strat.* 97, 10. <https://doi.org/10.3917/ris.097.0036>
- Haugaard-Nielsen, H., Ambus, P., Jensen, E.S., 2003. The comparison of nitrogen use and leaching in sole cropped versus intercropped pea and barley. *Nutr. Cycl. Agroecosystems* 65, 289–300.
- Haugaard-Nielsen, H., Jensen, E., 2001. Evaluating pea and barley cultivars for complementarity in intercropping at different levels of soil N availability. *F. Crop. Res.* 72, 185–196. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(01\)00176-9](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(01)00176-9)
- Hayden, Z.D., Ngouajio, M., Brainard, D.C., 2014. Rye-Vetch Mixture Proportion Tradeoffs: Cover Crop Productivity, Nitrogen Accumulation, and Weed Suppression. *Agron. J.* 106, 904–914. <https://doi.org/10.2134/agronj2013.0467>
- Heuzé, V., Tran, G., Nozière, P., Lessire, M., Lebas, F., 2017. Soybean seeds. Feedipedia, a programme by INRA, CIRAD, AFZ and FAO. [WWW Document]. URL <https://www.feedipedia.org/node/42> Last updated on July 4, 2017, 10:37 (accessed 8.17.20).
- 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. *Eur. J. Agron.* 26, 21–29. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2006.08.002>
- Hock, S.M., Knezevic, S.Z., Martin, A.R., Lindquist, J.L., 2006. Soybean row spacing and weed emergence time influence weed competitiveness and competitive indices. *Weed Sci.* 54, 38–46. <https://doi.org/10.1614/WS-05-011R.1>
- Hodgson, J.G., Wilson, P.J., Hunt, R., Grime, J.P., Thompson, K., 1999. Allocating C-S-R Plant Functional Types: A Soft Approach to a Hard Problem. *Oikos* 85, 282. <https://doi.org/10.2307/3546494>

- Huang, J., Tichit, M., Li, S., Poulot, M., Petit, C., Aubry, C., 2015. Comparative review of multifunctionality and ecosystem services in sustainable agriculture *Global Change Biology* 149, 138–147. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2014.10.020>
- Huylenbroeck, G. Van, Vandermeulen, V., Mettepenningen, E., Verspecht, A., 2007. Multifunctionality of Agriculture: A Review of Definitions, Evidence and Instruments Imprint / Terms of Use 1–43.
- Isaac, M.E., Cerda, R., Rapidel, B., Martin, A.R., Dickinson, A.K., Sibelet, N., Sosteinble, A., 2018. Farmer perception and utilization of leaf functional traits in managing agroecosystems 69–80. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13027>
- Isbell, F., Adler, P.R., Eisenhauer, N., Fornara, D., Kimmel, K., Kremen, C., Letourneau, D.K., Liebman, M., Polley, H.W., Quijas, S., Scherer-Lorenzen, M., 2017. Benefits of increasing plant diversity in sustainable agroecosystems. *J. Ecol.* 105, 871–879. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12789>
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W.S., Reich, P.B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D., Van Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B.J., Zavaleta, E.S., Loreau, M., 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477, 199–202. <https://doi.org/10.1038/nature10282>
- Jacobsen, S.E., Sørensen, M., Pedersen, S.M., Weiner, J., 2013. Feeding the world: Genetically modified crops versus agricultural biodiversity. *Agron. Sustain. Dev.* 33, 651–662. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0138-9>
- Jannink, J.-L., Orf, J.H., Jordan, N.R., Shaw, R.G., 2000. Index Selection for Weed Suppressive Ability in Soybean. *Crop Sci.* 40, 1087–1094. <https://doi.org/10.2135/cropsci2000.4041087x>
- Jean Pierre, H.M., Kinama, J.M., Olubayo, F.M., Wanderi, S.W., Muthomi, J.W., Nzuve, F.M., 2018. Effect of Intercropping Maize-Soybean on Grain Quality Traits in Kenya. *J. Agric. Sci.* 10, 341. <https://doi.org/10.5539/jas.v10n2p341>
- Jensen, E.S., Hauggaard-Nielsen, H., 2003. How can increased use of biological N<sub>2</sub> fixation in agriculture benefit the environment? *Plant Soil* 252, 177–186.
- Jensen, L.S., Salo, T., Palmason, F., Breland, T.A., Henriksen, T.M., Stenberg, B., Pedersen, A., Lundstro, C., 2005. Influence of biochemical quality on C and N mineralisation from a broad variety of plant materials in soil 307–326. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-8128-y>
- Jensen, S.M., Svendsgaard, J., Ritz, C., 2020. Estimation of the harvest index and the relative water content – Two examples of composite variables in agronomy. *Eur. J. Agron.* 112, 125962. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2019.125962>
- Jordan, N., Warner, K.D., 2010. Enhancing the Multifunctionality of US Agriculture 60, 60–66. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.60.1.10>
- Josling, T.E., Tangermann, S., Warley, T.K., 1996. *Agriculture in the GATT*. Palgrave Macmillan UK, London. <https://doi.org/10.1057/9780230378902>
- Jurik, T.W., Van, K., 2004. Microenvironment of a corn-soybean-oat strip intercrop system. *F. Crop. Res.* 90, 335–349. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2004.04.002>
- Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Pintor, C., Gimenez, O., Garnier, E., 2009. Litter quality and decomposability of species from a Mediterranean succession depend on leaf traits but not on nitrogen supply. *Ann. Bot.* 104, 1151–1161. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp202>
- Kermah, M., Franke, A.C., Adjei-Nsiah, S., Ahiabor, B.D.K., Abaidoo, R.C., Giller, K.E., 2017. Maize-grain legume

- intercropping for enhanced resource use efficiency and crop productivity in the Guinea savanna of northern Ghana. *F. Crop. Res.* 213, 38–50. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.07.008>
- Kirkegaard, J., Christen, O., Krupinsky, J., Layzell, D., 2008. Break crop benefits in temperate wheat production. *F. Crop. Res.* 107, 185–195. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2008.02.010>
- Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., van Groenendael, J.M., Klimeš, L., Klimešová, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J.G., Jackel, A.-K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W.A., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H.J., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J.H.C., Eriksson, O., Garnier, E., Peco, B., 2008. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *J. Ecol.* 96, 1266–1274. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01430.x>
- Köpke, U., Nemecek, T., 2010. Ecological services of faba bean. *F. Crop. Res.* 115, 217–233. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.10.012>
- Kronberg, S.L., Ryschawy, J., 2018. Negative impacts on the environment and people from simplification of crop and livestock production. *Agroecosystem Divers. Reconciling Contemp. Agric. Environ. Qual.* 75–90. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811050-8.00005-4>
- Labalette, F., Bourrel, C., Jouffret, P., Lecomte, V., Quinsac, A., Ledoux, S., 2010. Panorama et futur de la filière du soja français. *Oilseeds fats Crop. Lipids* 17, 345–355. <https://doi.org/10.1684/ocl.2010.0345>
- Lambers, H., Poorter, H., 2004. Inherent Variation in Growth Rate Between Higher Plants: A Search for Physiological Causes and Ecological Consequences, in: *Advances in Ecological Research*. pp. 283–362. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(03\)34004-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(03)34004-8)
- Lamé, A., Jeuffroy, M.-H., Pelzer, E., Meynard, J.-M., 2015. Les agriculteurs sources d'innovations : exemple des associations pluri-spécifiques dans le grand Ouest de la France Famers. *Agron. Environ. Sociétés* 5, 47–54.
- Lamichhane, J.R., Constantin, J., Schoving, C., Maury, P., Debaeke, P., Aubertot, J., Dürr, C., 2020. Analysis of soybean germination, emergence, and prediction of a possible northward establishment of the crop under climate change. *Eur. J. Agron.* 113, 125972. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2019.125972>
- Langsrud, O., 2003. ANOVA for unbalanced data: Use Type II instead of Type III sums of squares. *Stat. Comput.* 13, 163–167. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1023/A:1023260610025>
- Laughlin, D.C., 2011. Nitrification is linked to dominant leaf traits rather than functional diversity 1091–1099. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01856.x>
- Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J.H.C., Garnier, E., Harrison, S.P., McIntyre, S., Pausas, J.G., Pérez-Harguindeguy, N., Roumet, C., Urcelay, C., 2007. Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail? *Terr. Ecosyst. a Chang. World* 149–164. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-32730-1\\_13](https://doi.org/10.1007/978-3-540-32730-1_13)
- Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16, 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Lavorel, S., Sarthou, J.-P., Carré, G., Chauvel, B., Cortet, J., Dajoz, I., Dupraz, C., Farruggia, A., Lavergne, S., Liagre, F., Lumaret, J.-P., Quétier, F., Roger-estrade, J., Schimid, B., Simon, S., Steinberg, C., Tichit, M., Vaissière, B., van Tuinen, D., Villeneuve, C., 2008. Chapitre 2: Intérêts de la biodiversité pour les services rendus par les écosystèmes. *ESCo "Agriculture biodiversité"*. 1–266.

- Lazzaro, M., Costanzo, A., Bàrberi, P., 2018. Single vs multiple agroecosystem services provided by common wheat cultivar mixtures: Weed suppression , grain yield and quality. *F. Crop. Res.* 221, 277–297. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.10.006>
- Lê, S., Josse, J., Husson, F., 2008. FactoMineR : An R Package for Multivariate Analysis. *J. Stat. Softw.* 25, 253–258. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Letourneau, D.K., Ambrecht, I., Salguero Rivera, B., Montoya Lerma, J., Jiménez Carmona, E., Constanza Daza, M., Escobar, S., Galindo, V., Gutiérrez, C., Duque Lopez, S., Lopez Mejia, J., Maritza Acosta Rangel, A., Herrera Rangel, J., Rivera, L., Arturo Saavedra, C., Marina Torres, A., Reyes Trujillo, A., 2009. Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecol. Appl.* 21, 9–21. <https://doi.org/10.1890/09-2026.1>
- Li, C., Hoffland, E., Kuyper, T.W., Yu, Y., Zhang, C., Li, H., Zhang, F., van der Werf, W., 2020. Syndromes of production in intercropping impact yield gains. *Nat. Plants* 6, 653–660. <https://doi.org/10.1038/s41477-020-0680-9>
- Li, L., Sun, J., Zhang, F., Li, X., Yang, S., Rengel, Z., 2001. Wheat/maize or wheat/soybean strip intercropping I. Yield advantage and interspecific interactions on nutrients. *F. Crop. Res.* 71, 123–137. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(01\)00156-3](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(01)00156-3)
- Liebman, M., Dyck, E., 1993. Crop Rotation and Intercropping Strategies for Weed Management. *Ecol. Appl.* 3, 92–122.
- Lin, B.B., 2011. Resilience in agriculture through crop diversification: Adaptive management for environmental change. *Bioscience* 61, 183–193. <https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.3.4>
- Lithourgidis, A.S., Dordas, C.A., Damalas, C.A., Vlachostergios, D.N., 2011. Annual intercrops: An alternative pathway for sustainable agriculture. *Aust. J. Crop Sci.* 5, 396–410. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2011.05.007>
- Litrico, I., Violle, C., 2015. Diversity in Plant Breeding: A New Conceptual Framework. *Trends Plant Sci.* 20, 604–613. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.07.007>
- Liu, X., Rahman, T., Song, C., Su, B., Yang, F., Yong, T., Wu, Y., Zhang, C., Yang, W., 2017. Changes in light environment, morphology, growth and yield of soybean in maize-soybean intercropping systems. *F. Crop. Res.* 200, 38–46. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.10.003>
- Liu, X., Rahman, T., Song, C., Yang, F., Su, B., Cui, L., Bu, W., Yang, W., 2018. Relationships among light distribution, radiation use efficiency and land equivalent ratio in maize-soybean strip intercropping. *F. Crop. Res.* 224, 91–101. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2018.05.010>
- Long, S.P., Marshall-Colon, A., Zhu, X.-G., 2015. Meeting the Global Food Demand of the Future by Engineering Crop Photosynthesis and Yield Potential. *Cell* 161, 56–66. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2015.03.019>
- Lorin, M., 2015. Services écosystémiques rendus par des légumineuses gélives introduites en tant que plantes de service dans du colza d'hiver : évaluation expérimentale et analyse fonctionnelle. Doctoral dissertation. ParisTech.
- 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. *Eur. J. Agron.* 71, 96–105. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2015.09.001>
- Louarn, G., Barillot, R., Combes, D., Escobar-Gutiérrez, A., 2020. Towards intercrop ideotypes: non-random trait assembly can promote overyielding and stability of species proportion in simulated legume-based mixtures.

Ann. Bot. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa014>

- Luquet, M., 2019. Relation entre diversité et exploitation de ressources : exemple des parasitoïdes *Aphidius* dans des associations de cultures.
- MacLaren, C., Storkey, J., Menegat, A., Metcalfe, H., Dehnen-Schmutz, K., 2020. An ecological future for weed science to sustain crop production and the environment. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 40. <https://doi.org/10.1007/s13593-020-00631-6>
- MacLaren, C., Swanepoel, P., Bennett, J., Wright, J., Dehnen-Schmutz, K., 2019. Cover Crop Biomass Production Is More Important than Diversity for Weed Suppression. *Crop Sci.* 59, 733–748. <https://doi.org/10.2135/cropsci2018.05.0329>
- Magrini, M.-B., Anton, M., Cholez, C., Corre-Hellou, G., Duc, G., Jeuffroy, M.-H., Meynard, J.-M., Pelzer, E., Voisin, A.-S., Walrand, S., 2016. Why are grain-legumes rarely present in cropping systems despite their environmental and nutritional benefits? Analyzing lock-in in the French agrifood system. *Ecol. Econ.* 126, 152–162. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2016.03.024>
- Malagoli, P., Naudin, C., Vrignon-brenas, S., Sester, M., Jeu, M., Corre-hellou, G., 2020. Field Crops Research Modelling nitrogen and light sharing in pea-wheat intercrops to design decision rules for N fertilisation according to farmers' expectations 255. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107865>
- Malézieux, E., Crozat, Y., Dupraz, C., Laurans, M., Makowski, D., Ozier-Lafontaine, H., Rapidel, B., Tourdonnet, S., Valantin-Morison, M., 2009. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 29, 43–62. <https://doi.org/10.1051/agro:2007057>
- Mariotti, F., Tomé, D., Mirand, P.P., 2008. Converting Nitrogen into Protein—Beyond 6.25 and Jones' Factors. *Crit. Rev. Food Sci. Nutr.* 48, 177–184. <https://doi.org/10.1080/10408390701279749>
- Mariotti, M., Masoni, A., Ercoli, L., Arduini, I., 2015. Nitrogen leaching and residual effect of barley / field bean intercropping 61, 60–65. <https://doi.org/10.17221/832/2014-PSE>
- Martin-Guay, M.O., Paquette, A., Dupras, J., Rivest, D., 2018. The new Green Revolution: Sustainable intensification of agriculture by intercropping. *Sci. Total Environ.* 615, 767–772. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.10.024>
- Martin, M.P.L.D., Snaydon, R.W., 1982. Intercropping Barley and Beans I. Effects of Planting Pattern. *Exp. Agric.* 18, 139–148. <https://doi.org/10.1017/S0014479700013612>
- Martin, N., 2015. Domestic soybean to compensate the European protein deficit: illusion or real market opportunity? *OCL* 22, D502. <https://doi.org/10.1051/ocl/2015032>
- Mbah, E.U., Muoneke, C.O., Okpara, D.A., 2007. EFFECT OF COMPOUND FERTILIZER ON THE YIELD AND PRODUCTIVITY OF SOYBEAN AND MAIZE IN SOYBEAN/MAIZE INTERCROP IN SOUTHEASTERN NIGERIA. *Trop. Subtrop. Agroecosystems* 7, 87–95.
- Meynard, J.-M., Charrier, F., Fares, M., Le Bail, M., Magrini, M.-B., Charlier, A., Messéan, A., 2018. Socio-technical lock-in hinders crop diversification in France. *Agron. Sustain. Dev.* 38, 54. <https://doi.org/10.1007/s13593-018-0535-1>
- Meynard, J., Messéan, A., Charlier, A., Charrier, F., Fares, M., Le Bail, M., Magrini, M.-B., Savini, I., 2013. Freins et leviers à la diversification des cultures. Etude au niveau des exploitations agricoles et des filières. Synthèse du rapport d'étude.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems And Human Well-Being: Synthesis*, Island Pre. ed.

Washington, DC.

- Monzon, J.P., Mercu, J.L., Andrade, J.F., Caviglia, O.P., Cerrudo, A.G., Cirilo, A.G., Vega, C.R.C., Andrade, F.H., Calviño, P.A., 2014. Maize-soybean intensification alternatives for the Pampas. *F. Crop. Res.* 162, 48–59. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.03.012>
- Morel, K., Revoyron, E., San Cristobal, M., Baret, P. V., 2020. Innovating within or outside dominant food systems? Different challenges for contrasting crop diversification strategies in Europe. *PLoS One* 15, e0229910. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229910>
- Moriondo, M., Bindi, M., Kundzewicz, Z.W., Szwed, M., Chorynski, A., Matczak, P., Radziejewski, M., McEvoy, D., Wreford, A., 2010. Impact and adaptation opportunities for European agriculture in response to climatic change and variability. *Mitig. Adapt. Strateg. Glob. Chang.* 15, 657–679. <https://doi.org/10.1007/s11027-010-9219-0>
- Moussart, A., Baranger, A., Plessix, S., Jaloux, B., Moussart, A., Baranger, A., Plessix, S., Jaloux, B., 2019. Quels nouveaux leviers pour protéger les légumineuses à graines contre les maladies et les ravageurs? To cite this version : HAL Id : hal-02349961.
- Murphy, C.E., Lemerle, D., 2006. Continuous cropping systems and weed selection. *Euphytica* 148, 61–73. <https://doi.org/10.1007/s10681-006-5941-9>
- Nakagawa, S., Johnson, P.C.D., Schielzeth, H., 2017. The coefficient of determination  $R^2$  and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed-effects models revisited and expanded. *J. R. Soc. Interface* 14, 20170213. <https://doi.org/10.1098/rsif.2017.0213>
- Naudin, C., Corre-Hellou, G., Pineau, S., Crozat, Y., Jeuffroy, M.H., 2010. The effect of various dynamics of N availability on winter pea-wheat intercrops: Crop growth, N partitioning and symbiotic  $N_2$  fixation. *F. Crop. Res.* 119, 2–11.
- Nemecek, T., von Richthofen, J.-S., Dubois, G., Casta, P., Charles, R., Pahl, H., 2008. Environmental impacts of introducing grain legumes into European crop rotations. *Eur. J. Agron.* 28, 380–393. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.eja.2007.11.004>
- Norsworthy, J.K., Ward, S.M., Shaw, D.R., Llewellyn, R.S., Nichols, R.L., Webster, T.M., Bradley, K.W., Frisvold, G., Powles, S.B., Burgos, N.R., Witt, W.W., Barrett, M., 2012. Reducing the Risks of Herbicide Resistance: Best Management Practices and Recommendations. *Weed Sci.* 60, 31–62. <https://doi.org/10.1614/WS-D-11-00155.1>
- Oerke, E.-C., 2006. Crop losses to pests. *J. Agric. Sci.* 144, 31–43. <https://doi.org/10.1017/S0021859605005708>
- Paine, C.E.T., Marthens, T.R., Vogt, D.R., Purves, D., Rees, M., Hector, A., Turnbull, L.A., 2012. How to fit nonlinear plant growth models and calculate growth rates: an update for ecologists. *Methods Ecol. Evol.* 3, 245–256. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00155.x>
- Pakeman, R.J., 2013. Intra-Specific Leaf Trait Variation: Management and Fertility Matter More than the Climate at Continental Scales. *Folia Geobot.* 48, 355–371. <https://doi.org/10.1007/s12224-013-9168-y>
- Pakeman, R.J., Karley, A.J., Newton, A.C., Morcillo, L., Brooker, R.W., Schöb, C., 2015. A trait-based approach to crop-weed interactions. *Eur. J. Agron.* 70, 22–32. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2015.06.010>
- Pelzer, E., Hombert, N., Jeuffroy, M.-H., Makowski, D., 2014. Meta-Analysis of the Effect of Nitrogen Fertilization on Annual Cereal-Legume Intercrop Production. *Agron. J.* 106, 1775–1786. <https://doi.org/10.2134/agronj13.0590>

- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S.S., Cornwell, W.K.K., Craine, J.M.M., Gurvich, D.E.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J.J., Reich, P.B.B., Poorter, L., Wright, I.J.J., Etc., Ray, P., Etc., Díaz, S., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S.S., Cornwell, W.K.K., Craine, J.M.M., Gurvich, D.E.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J.J., Reich, P.B.B., Poorter, L., Wright, I.J.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., Vos, A.C. de, Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., Steege, H. ter, Heijden, M.G.A. van der, Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2013. New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 61, 167–234. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1071/BT12225>
- Pierce, S., Brusa, G., Vagge, I., Cerabolini, B.E.L., 2013. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Funct. Ecol.* 27, 1002–1010. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12095>
- Poggio, S.L., 2005. Structure of weed communities occurring in monoculture and intercropping of field pea and barley. *Agric. Ecosyst. Environ.* 109, 48–58. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2005.02.019>
- Prasad, R.B., Brook, R.M., 2005. Effect of varying maize densities on intercropped maize and soybean in Nepal. *Exp. Agric.* 41, 365–382. <https://doi.org/10.1017/S0014479705002693>
- Preissel, S., Reckling, M., Schläfke, N., Zander, P., 2015. Magnitude and farm-economic value of grain legume pre-crop benefits in Europe: A review. *F. Crop. Res.* 175, 64–79. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.01.012>
- Prieto, I., Litrico, I., Violle, C., Barre, P., 2017. Five species , many genotypes , broad phenotypic diversity : When agronomy meets functional ecology 1 104, 62–71. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600354>
- R Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- RAGT Semences, 2020. Semis de prairies sous couvert [WWW Document]. RAGT Semences. URL <https://ragt-semences.fr/fr-fr/semis-de-prairies-sous-couvert> (accessed 10.15.20).
- Rahman, T., Liu, X., Hussain, S., Ahmed, S., Chen, G., Yang, F., Chen, L., Du, J., Liu, W., Yang, W., 2017. Water use efficiency and evapotranspiration in maize-soybean relay strip intercrop systems as affected by planting geometries. *PLoS One* 12, 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0178332>
- Rapidel, B., Ripoche, A., Allinne, C., Metay, A., Deheuvels, O., Lamanda, N., Blazy, J., Valdés-gómez, H., Gary, C., 2015. Analysis of ecosystem services trade-offs to design agroecosystems with perennial crops. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 1373–1390. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0317-y>
- Raseduzzaman, M., Jensen, E.S., 2017. Does intercropping enhance yield stability in arable crop production? A meta-analysis. *Eur. J. Agron.* 91, 25–33. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2017.09.009>
- Ratnadass, A., Fernandes, P., Avelino, J., Habib, R., 2012. Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems: A review, *Agronomy for Sustainable Development*. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0022-4>
- Rębilas, K., Klimek-Kopyra, A., Bacior, M., Zając, T., 2020. A model for the yield losses estimation in an early soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) cultivar depending on the cutting height at harvest. *F. Crop. Res.* 254, 107846. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107846>
- Redin, M., Recous, S., Aita, C., Dietrich, G., Caitan, A., Hytalo, W., Schmatz, R., Jos, S., 2014. Soil Biology & Biochemistry How the chemical composition and heterogeneity of crop residue mixtures decomposing at the

- soil surface affects C and N mineralization 78, 65–75. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.07.014>
- Regehr, A., Oelbermann, M., Videla, C., 2015. Gross nitrogen mineralization and immobilization in temperate maize-soybean intercrops 276, 353–365. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2438-0>
- Ren, Y.Y., Wang, X.L., Zhang, S.Q., Palta, J.A., Chen, Y.L., 2017. Influence of spatial arrangement in maize-soybean intercropping on root growth and water use efficiency. *Plant Soil* 415, 131–144. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-3143-3>
- Rochester, I.J., Peoples, M.B., Constable, G.A., Gault, R.R., 1998. Faba beans and other legumes add nitrogen to irrigated cotton cropping systems. *Aust. J. Exp. Agric.* 38, 253–260. <https://doi.org/10.1071/EA97144>
- Rodriguez, C., Carlsson, G., Englund, J., Flöhr, A., Pelzer, E., Jeu, M., Makowski, D., Steen, E., 2020. Grain legume-cereal intercropping enhances the use of soil-derived and biologically fixed nitrogen in temperate agroecosystems. A meta-analysis 118. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126077>
- Römermann, C., Bucher, S.F., Hahn, M., Bernhardt-Römermann, M., 2016. Plant functional traits – fixed facts or variable depending on the season? *Folia Geobot.* 51, 143–159. <https://doi.org/10.1007/s12224-016-9250-3>
- Salvagiotti, F., Cassman, K.G., Specht, J.E., Walters, D.T., Weiss, A., Dobermann, A., 2008. Nitrogen uptake, fixation and response to fertilizer N in soybeans: A review. *F. Crop. Res.* 108, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2008.03.001>
- Sapoukhina, N., Tyutyunov, Y., Sache, I., Arditi, R., 2010. Spatially mixed crops to control the stratified dispersal of airborne fungal diseases. *Ecol. Modell.* 221, 2793–2800. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.08.020>
- Sastawa, B.M., Lawan, M., Maina, Y.T., 2004. Management of insect pests of soybean: Effects of sowing date and intercropping on damage and grain yield in the Nigerian Sudan savanna. *Crop Prot.* 23, 155–161. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2003.07.007>
- Schoeny, A., Devienne-Barret, F., Jeuffroy, M.-H., Lucas, P., 2003. Effect of take-all root infections on nitrate uptake in winter wheat. *Plant Pathol.* 52, 52–59. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3059.2003.00803.x>
- Schott, C., Mignolet, C., Meynard, J., 2010. Les oléoprotéagineux dans les systèmes de culture : évolution des assolements et des successions culturales depuis les années 1970 dans le bassin de la Seine. *Oilseeds fats Crop. Lipids* 17, 276–291.
- Schott, C., Puech, T., Mignolet, C., 2018. Dynamiques passées des systèmes agricoles en France : une spécialisation des exploitations et des territoires depuis les années 1970. *Fourrages* 235, 153–161.
- Schoving, C., 2020. Analyse écophysiological et modélisation dynamique des interactions génotype x environnement x conduite de culture chez le soja. Toulouse Midi-Pyrénées.
- Simpson, K.J., Bennett, C., Atkinson, R.R.L., Mockford, E.J., McKenzie, S., Freckleton, R.P., Thompson, K., Rees, M., Osborne, C.P., 2020. C4 photosynthesis and the economic spectra of leaf and root traits independently influence growth rates in grasses. *J. Ecol.* 108, 1899–1909. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13412>
- Singh, G., 2010. *The Soybean Botany, Production and uses*. CAB International, Wallingford.
- Stagnari, F., Maggio, A., Galieni, A., Pisante, M., 2017. Multiple benefits of legumes for agriculture sustainability: an overview. *Chem. Biol. Technol. Agric.* 4, 2. <https://doi.org/10.1186/s40538-016-0085-1>
- Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N.D., Herzog, I., van Doorn, A., de Snoo, G.R., Rakosy, L., Ramwell, C., 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe - A review. *J. Environ. Manage.*

91, 22–46. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2009.07.005>

- Stoate, C., Boatman, N.D., Borralho, R.J., Carvalho, C.R., De Snoo, G.R., Eden, P., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *J. Environ. Manage.* 63, 337–365. <https://doi.org/10.1006/jema.2001.0473>
- Stomph, T.J., Dordas, C., Baranger, A., de Rijk, J., Dong, B., Evers, J., Gu, C., Li, L., Simon, J., Jensen, E.S., Wang, Q., Wang, Y., Wang, Z., Xu, H., Zhang, C., Zhang, L., Zhang, W.P., Bedoussac, L., van der Werf, W., 2020. Designing intercrops for high yield, yield stability and efficient use of resources: Are there principles?, in: *Advances in Agronomy*. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2019.10.002>
- Storkey, J., Bruce, T.J.A., McMillan, V.E., Neve, P., 2018. The future of sustainable crop protection relies on increased diversity of cropping systems and landscapes, *Agroecosystem Diversity: Reconciling Contemporary Agriculture and Environmental Quality*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811050-8.00012-1>
- Storkey, J., Döring, T., Baddeley, J., Collins, R., Roderick, S., Jones, H., Watson, C., 2015. Engineering a plant community to deliver multiple ecosystem services. *Ecol. Appl.* 25, 1034–1043. <https://doi.org/10.1890/14-1605.1>
- Strehlow, B., de Mol, F., Gerowitt, B., 2020. Herbicide intensity depends on cropping system and weed control target: Unraveling the effects in field experiments. *Crop Prot.* 129, 105011. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2019.105011>
- Tamagno, S., Balboa, G.R., Assefa, Y., Kovács, P., Casteel, S.N., Salvagiotti, F., García, F.O., Stewart, W.M., Ciampitti, I.A., 2017. Nutrient partitioning and stoichiometry in soybean: A synthesis-analysis. *F. Crop. Res.* 200, 18–27. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.09.019>
- Tardy, F., 2015. Caractérisation fonctionnelle des stratégies de compétition pour les ressources aériennes et souterraines au sein d'une gamme d'espèces végétales : application à la régulation biologique des adventices par les plantes de services dans l'agrosystème banani.
- 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. *Eur. J. Agron.* 71, 10–18. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2015.08.002>
- Terres Univia, 2020. PLAN DE RELANCE : LA FILIÈRE DES OLEO-PROTÉAGINEUX SALUE LA DÉCISION DES POUVOIRS PUBLICS D'INVESTIR DANS UN «PLAN PROTÉINES VÉGÉTALES», AU SERVICE DE LA SOUVERAINETÉ ALIMENTAIRE ET ÉNERGÉTIQUE DE LA FRANCE Communiqué de presse.
- Terres Univia, 2018. Charte soja de france.
- Thieme, T., Heimbach, U., Müller, A., 2010. Chemical Control of Insect Pests and Insecticide Resistance in Oilseed Rape, in: *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 313–335. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-3983-5\\_12](https://doi.org/10.1007/978-90-481-3983-5_12)
- Thomas, A., Schneider, A., Pilorgé, E., 2013. Politiques agricoles et place du colza et du pois dans les systèmes de culture. *Agron. Environ. sociétés* 3, 61–74.
- Tinniere, P.-A., Battegay, S., 2017. Réussir l'implantation d'une luzerne [WWW Document]. Arvalis. URL <https://www.arvalis-infos.fr/reussir-l-implantation-d-une-luzerne-@/view-19608-arvarticle.html> (accessed 10.10.20).
- Trenbath, B.R., 1993. Intercropping for the management of pests and diseases. *F. Crop. Res.* 34, 381–405. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(93\)90123-5](https://doi.org/10.1016/0378-4290(93)90123-5)

- Tribouillois, H., 2014. Caractérisation fonctionnelle d'espèces utilisées en cultures intermédiaires et analyse de leurs performances en mélanges bispécifiques pour produire des services écosystémiques de gestion de l'azote.
- Tribouillois, H., Cruz, P., Cohan, J.P., Justes, É., 2015a. Modelling agroecosystem nitrogen functions provided by cover crop species in bispecific mixtures using functional traits and environmental factors. *Agric. Ecosyst. Environ.* 207, 218–228. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.04.016>
- Tribouillois, H., Fort, F., Cruz, P., Charles, R., Flores, O., Garnier, E., Justes, E., 2015b. A Functional Characterisation of a Wide Range of Cover Crop Species: Growth and Nitrogen Acquisition Rates, Leaf Traits and Ecological Strategies. *PLoS One* 10, e0122156. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122156>
- Trinder, C.J., Brooker, R.W., Robinson, D., 2013. Plant ecology's guilty little secret: Understanding the dynamics of plant competition. *Funct. Ecol.* 27, 918–929. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12078>
- Trinsoutrot, 2000. DIVISION S-3 — SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY Biochemical Quality of Crop Residues and Carbon and Nitrogen Mineralization Kinetics under Nonlimiting Nitrogen Conditions 918–926. <https://doi.org/10.2136/sssaj2000.643918x>
- Unkovich, M., Herridge, D., Peoples, M., Cadisch, G., Boddey, B., Giller, K., Alves, B., Chalk, P., 2008. Measuring plant-associated nitrogen fixation in agricultural systems, Measuring plant-associated nitrogen fixation in agricultural systems. Australian Centre for International Agricultural Research (ACIAR). <https://doi.org/10.1071/AR9940119>
- Vachon, K., Oelbermann, M., 2011. Crop residue input and decomposition in a temperate maize-soybean intercrop system. *Soil Sci.* 176, 157–163. <https://doi.org/10.1097/SS.0b013e3182104213>
- Van Roekel, R.J., Purcell, L.C., Salmerón, M., 2015. Physiological and management factors contributing to soybean potential yield. *F. Crop. Res.* 182, 86–97. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.05.018>
- Van Soest, P.J., McQueen, R.W., 1973. The chemistry and estimation of fibre. *Proc. Nutr. Soc.* 32, 123–130. <https://doi.org/10.1079/PNS19730029>
- Vandermeer, J.H., 1989. *The Ecology of Intercropping*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511623523>
- Vanloqueren, G., Baret, P. V., 2009. How agricultural research systems shape a technological regime that develops genetic engineering but locks out agroecological innovations. *Res. Policy* 38, 971–983. <https://doi.org/10.1016/j.respol.2009.02.008>
- Verret, V., Gardarin, A., Pelzer, E., Médiène, S., Makowski, D., Valantin-Morison, M., 2017. Can legume companion plants control weeds without decreasing crop yield? A meta-analysis. *F. Crop. Res.* 204, 158–168. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.01.010>
- Violle, C., Garnier, E., Lecoœur, J., Roumet, C., Podgeur, C., Blanchard, A., Navas, M., 2009. Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia* 160, 747–755. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1333-x>
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Voisin, A.S., Guéguen, J., Huyghe, C., Jeuffroy, M.H., Magrini, M.B., Meynard, J.M., Mougél, C., Pellerin, S., Pelzer, E., 2013. Legumes for feed, food, biomaterials and bioenergy in Europe: A review. *Agron. Sustain. Dev.* 34, 1–20. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0189-y>

- Waligora, C., Archambeaud, M., 2014. Soja associé Trier plutôt que désherber? *Tech. Cult. Simpl.* 27–32.
- Weisberger, D., Nichols, V., Liebman, M., 2019. Does diversifying crop rotations suppress weeds? A meta-analysis. *PLoS One* 14, e0219847. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219847>
- Westoby, M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* 199, 213–227. <https://doi.org/10.1023/A:1004327224729>
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A., Wright, I.J., 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 125–159. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>
- Westoby, M., Wright, I.J., 2003. The leaf size – twig size spectrum and its relationship to other important spectra of variation among species. *Oecologia* 135, 621–628. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1231-6>
- Wezel, A., Bellon, S., Doré, T., Francis, C., Vallod, D., David, C., 2009. Agroecology as a science, a movement and a practice. *Sustain. Agric.* 2, 27–43. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-0394-0\\_3](https://doi.org/10.1007/978-94-007-0394-0_3)
- Wezel, A., Casagrande, M., Celette, F., Vian, J.F., Ferrer, A., Peigné, J., 2014. Agroecological practices for sustainable agriculture. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 34, 1–20. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0180-7>
- White, C.M., DuPont, S.T., Hautau, M., Hartman, D., Finney, D.M., Bradley, B., LaChance, J.C., Kaye, J.P., 2017. Managing the trade off between nitrogen supply and retention with cover crop mixtures. *Agric. Ecosyst. Environ.* 237, 121–133. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2016.12.016>
- Willey, R.W., 1979. Intercropping-its importance and research needs: Part 1. Competition and yield advantages. *F. Crop Abstr.* 32, 1–10.
- Wilson, C., Tisdell, C., 2001. Why farmers continue to use pesticides despite environmental, health and sustainability costs. *Ecol. Econ.* 39, 449–462. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(01\)00238-5](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(01)00238-5)
- Wood, S.A., Karp, D.S., DeClerck, F., Kremen, C., Naeem, S., Palm, C.A., 2015. Functional traits in agriculture: Agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends Ecol. Evol.* 30, 531–539. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.013>
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., Villar, R., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- WU, Y., YANG, F., GONG, W., Ahmed, S., FAN, Y., WU, X., YONG, T., LIU, W., SHU, K., LIU, J., DU, J., YANG, W., 2017. Shade adaptive response and yield analysis of different soybean genotypes in relay intercropping systems. *J. Integr. Agric.* 16, 1331–1340. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(16\)61525-3](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(16)61525-3)
- Xu, Z., Li, C., Zhang, C., Yu, Y., van der Werf, W., Zhang, F., 2020. Intercropping maize and soybean increases efficiency of land and fertilizer nitrogen use; A meta-analysis. *F. Crop. Res.* 246, 107661. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107661>
- Yang, F., Huang, S., Gao, R., Liu, W., Yong, T., Wang, X., Wu, X., Yang, W., 2014. Growth of soybean seedlings in relay strip intercropping systems in relation to light quantity and red: Far-red ratio. *F. Crop. Res.* 155, 245–253. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.08.011>
- Yang, F., Liao, D., Wu, X., Gao, R., Fan, Y., Raza, M.A., Wang, X., Yong, T., Liu, W., Liu, J., Du, J., Shu, K., Yang,

- W., 2017. Effect of aboveground and belowground interactions on the intercrop yields in maize-soybean relay intercropping systems. *F. Crop. Res.* 203, 16–23. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.12.007>
- Yang, F., Wang, X., Liao, D., Lu, F., Gao, R., Liu, W., Yong, T., Wu, X., Du, J., Liu, J., Yang, W., 2015. Yield response to different planting geometries in maize-soybean relay strip intercropping systems. *Agron. J.* 107, 296–304. <https://doi.org/10.2134/agronj14.0263>
- Yang, T., Siddique, K.H.M., Liu, K., 2020. Cropping systems in agriculture and their impact on soil health-A review. *Glob. Ecol. Conserv.* 23, e01118. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01118>
- Yu, Y., Stomph, T.-J., Makowski, D., van der Werf, W., 2015. Temporal niche differentiation increases the land equivalent ratio of annual intercrops: A meta-analysis. *F. Crop. Res.* 184, 133–144. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.09.010>
- Yu, Y., Stomph, T.-J., Makowski, D., Zhang, L., van der Werf, W., 2016. A meta-analysis of relative crop yields in cereal/legume mixtures suggests options for management. *F. Crop. Res.* 198, 269–279. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.08.001>
- Zhang, W., Ricketts, T.H., Kremen, C., Carney, K., Swinton, S.M., 2007. Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecol. Econ.* 64, 253–260. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.02.024>
- Zhang, Y., Liu, J., Zhang, J., Liu, H., Liu, S., Zhai, L., Wang, H., Lei, Q., Ren, T., Yin, C., 2015. Row Ratios of Intercropping Maize and Soybean Can Affect Agronomic Efficiency of the System and Subsequent Wheat. *PLoS One* 10, e0129245. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129245>
- Zhao, J., Yang, Y., Zhang, K., Jeong, J., Zeng, Z., Zang, H., 2020. Does crop rotation yield more in China? A meta-analysis. *F. Crop. Res.* 245, 107659. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107659>
- Zimmer, S., Liebe, U., Didier, J.P., Heß, J., 2016. Luxembourgish farmers' lack of information about grain legume cultivation. *Agron. Sustain. Dev.* 36, 1–10. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0339-5>



## Annexes

Annexe 1 : **Cheriere Timothée**, Lorin Mathieu, Corre-Hellou Guénaëlle, (2018). Associer le soja avec des plantes de services récoltées : levier agronomique pour faciliter l'introduction du soja dans les systèmes de culture et améliorer la maîtrise des adventices ? Rencontres Francophones des Légumineuses #2, Toulouse, France.

Annexe 2 : **Cheriere Timothée**, Lorin Mathieu, Cassagne Nathalie, Corre-Hellou Guénaëlle, (2019). Soybean based intercrops effects on soil mineral nitrogen pool for the following crop. Third International Legume Society Conference ILS3, Poznań, Pologne.

# ASSOCIER LE SOJA AVEC DES PLANTES DE SERVICES RÉCOLTÉES : UN LEVIER AGRONOMIQUE POUR FACILITER L'INTRODUCTION DU SOJA DANS LES SYSTÈMES DE CULTURE ET AMÉLIORER LA MAÎTRISE DES ADVENTICES ?



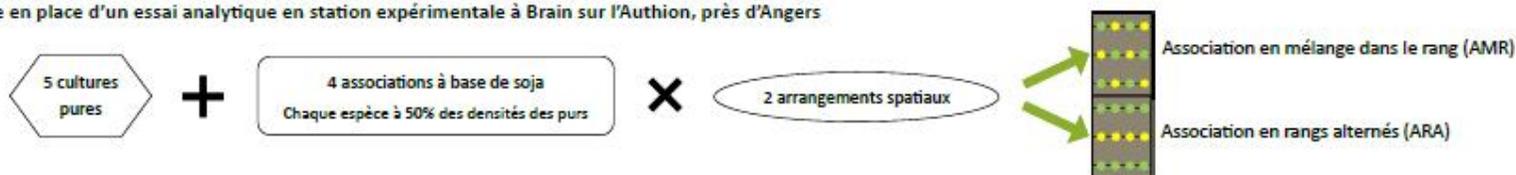
Timothée Cheriére, Mathieu Lorin, Guénaëlle Corre-Hellou  
USC LEVA, INRA, Ecole Supérieure d'Agricultures, SFR 4207 QUASAV, 55 rue Rabelais, 49007, Angers Cedex, France  
t.cheriere@groupe-esa.com

L'introduction du soja dans les systèmes de culture du grand ouest permettrait d'améliorer l'autonomie protéique des élevages, très dépendants des importations et de répondre à certaines préoccupations sociétales (traçabilité, qualité, diminution de l'impact environnemental). Cependant, cela représente un risque pour les agriculteurs du fait de la variabilité des rendements, du manque de compétences et connaissances techniques pour la conduite de la culture et de la faible compétitivité du soja vis-à-vis des adventices.

Via l'utilisation des relations de compétition et de facilitation entre plantes cultivées, l'association du soja avec une « plante de service récoltée » pourrait être un levier agronomique pour accompagner l'introduction du soja dans les systèmes de culture puisque l'association de culture permet en général une stabilisation des rendements, une résilience accrue face aux aléas de culture et une meilleure maîtrise des adventices. Toutefois, les associations de cultures à base de soja ont peu été étudiées en Europe, tant du point de vue du choix de l'espèce que de leur arrangement spatial.

- Quel est l'impact du choix de l'espèce associée sur la gestion des adventices et la croissance du soja ?
- L'arrangement spatial des cultures permet-il de moduler ces impacts ?

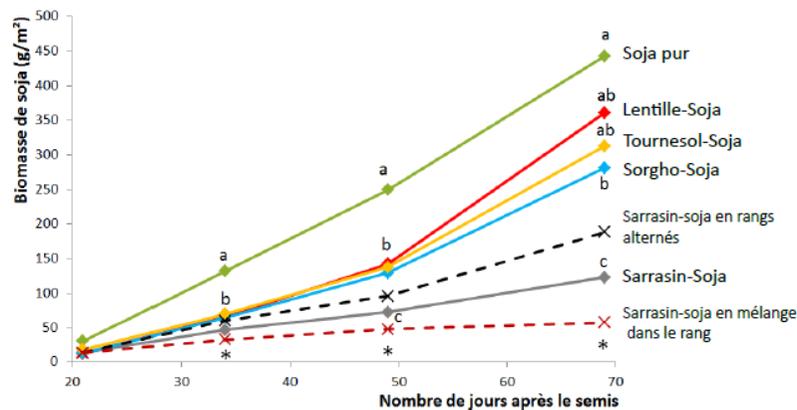
Mise en place d'un essai analytique en station expérimentale à Brain sur l'Authion, près d'Angers



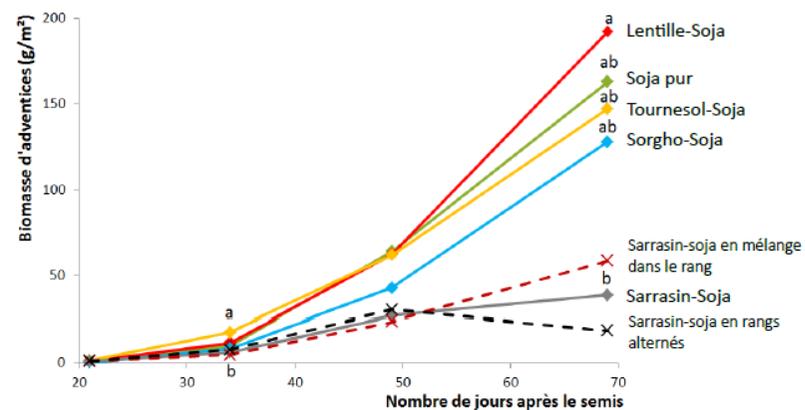
a) Soja pur au 1er prélèvement de biomasse (21 jours après le semis (JAS)). b) Soja-Lentille AMR au 2ème prélèvement de biomasse (34 JAS). c) Soja-Sarrasin ARA au 3ème prélèvement de biomasse (49 JAS). d) Soja-Tournesol ARA au 4ème prélèvement de biomasse (69 JAS). e) Soja-Sorgho AMR à maturité au 5ème prélèvement de biomasse (127 JAS) (données non présentées).

### Effet de l'espèce associée sur l'évolution des biomasses du soja et des adventices et détail de l'effet de l'arrangement spatial dans l'association Sarrasin-soja.

Effet de l'espèce associée : lignes pleines et lettres pour les différences significatives ( $\alpha = 5\%$ ); effet de l'arrangement spatial dans le sarrasin-soja : lignes pointillées et différences significatives \* ( $\alpha = 10\%$ ).



La croissance du soja est affectée par la plante associée. Le sarrasin a le plus fort impact. L'arrangement spatial n'a pas d'effet sur le développement du soja hormis au sein de l'association sarrasin-soja qui montre l'intérêt de la séparation spatiale de ces deux plantes.



L'effet de l'association sur la croissance des adventices varie beaucoup selon les espèces mais dépend peu de l'arrangement spatial. L'association avec le sarrasin a un effet très marqué sur les adventices.

Des différences liées à l'espèce associée sont observées entre modalités sur la croissance du soja et des adventices. Ces différences s'amplifient au cours du cycle et devraient se retrouver dans les rendements à la récolte. L'arrangement spatial semble être un levier intéressant pour une plante de service récoltée très agressive telle que le sarrasin. Par la suite, ce travail vise à expliquer les résultats observés via l'analyse des traits fonctionnels des espèces.



DiverIMPACTS et Diversify sont des projets qui ont reçu des financements du programme de financement de la recherche et de l'innovation de l'Union Européenne H2020; respectivement n° 727482 et n° 727284.



Toulouse 17 & 18 octobre 2018

# Soybean based intercrops effects on soil mineral nitrogen pool for the following crop

**Timothée Cheriére, Mathieu Lorin, Nathalie Cassagne, Guénaëlle Corre-Hellou**  
USC LEVA, INRA, Ecole Supérieure d'Agricultures, SFR 4207 QUASAV, 55 rue Rabelais, 49007, Angers Cedex, France  
t.cheriere@groupe-esa.com

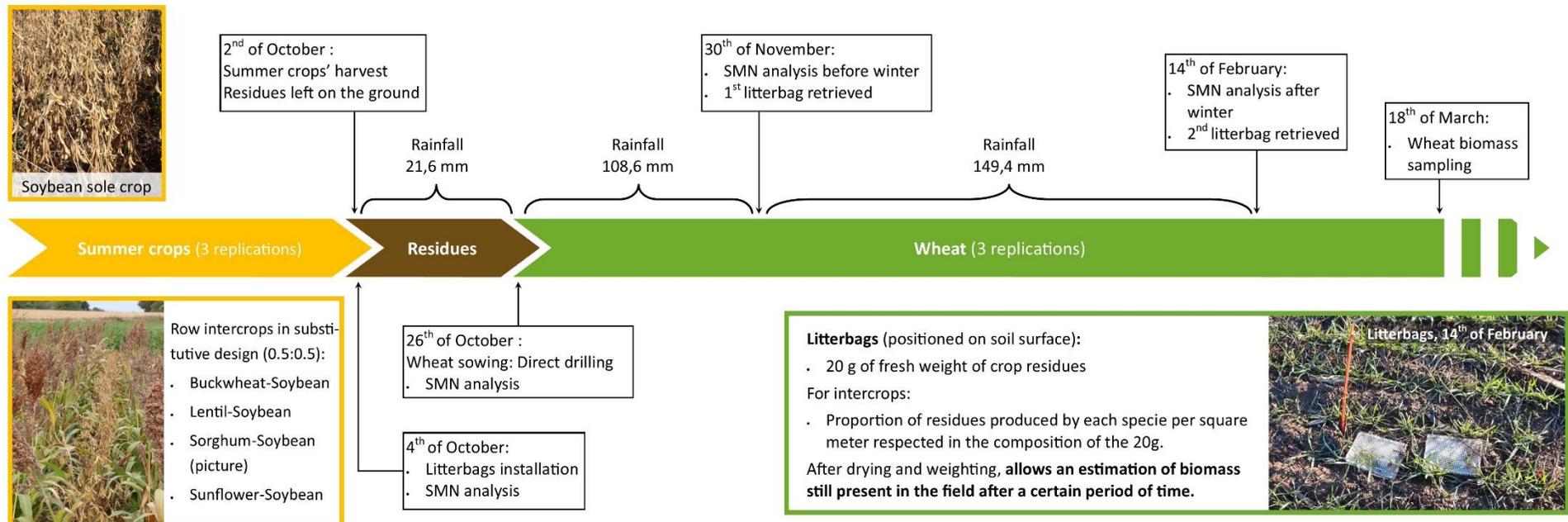
## Context

Introducing soybean in northwestern France is a challenge due to yield variability and poor weed competitiveness. To help overcome these barriers, we propose to intercrop soybean with other summer grain crops (buckwheat, lentil, sorghum or sunflower). As most leguminous crops, soybean is known as a good preceding crop, leading to mineral nitrogen fertilizers savings during the next crop. Nonetheless, depending on the characteristics of the following crop, the risk of leaching can be higher after a legume. Also, little is known on the effect of intercropping of soybean on mineral nitrogen release for the following wheat.

## Objectives

To compare the decomposition of crop residues and soil mineral nitrogen (SMN) content after soybean sole crops and intercrops during following wheat growth.

## Material & Method: Analytical field experiment

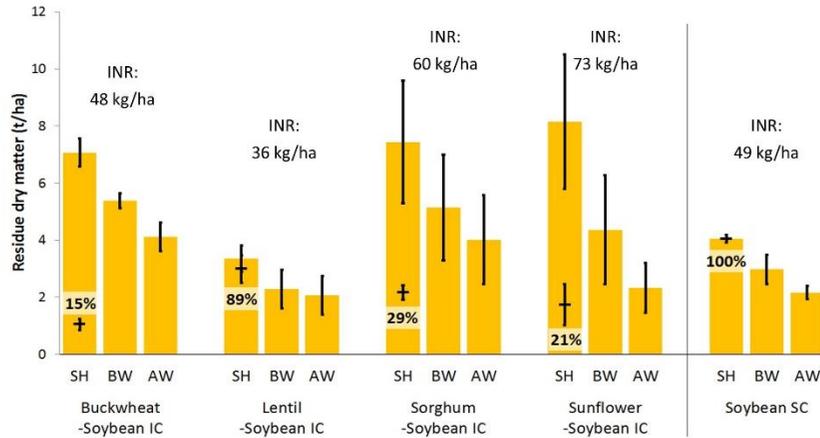


## Results & Discussion

At summer crop harvest, soil mineral nitrogen (SMN) was low for all crops ( $18.8 \pm 8.2$  kg/ha) and no significant differences ( $P < 0.05$ ) were found between treatments at any soil depth for SMN.

**Figure 1: Crop residues decomposition during early wheat development.**

Percentages correspond to the proportion of soybean's dry matter in crop residues. SH: Summer crops Harvest; BW: Before Winter; AW: After Winter; IC: Intercrop; SC: Sole Crop; INR: Initial nitrogen content in residues.

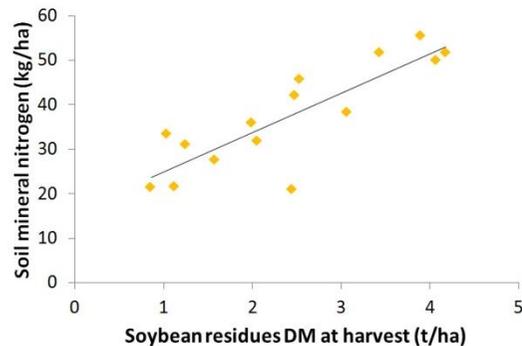


Initial situation of crops residues varied in:

- Quantity
- Nitrogen content
- Soybean residue proportion

Decomposition rates were not different before winter. After winter Sunflower-Soybean intercrop (IC) lost significantly more dry matter (DM) than the other treatments ( $P < 0.05$ ).

**Figure 2: Total SMN (0-90cm) at wheat sowing as a response to soybean residues dry matter in all crops at harvest.**



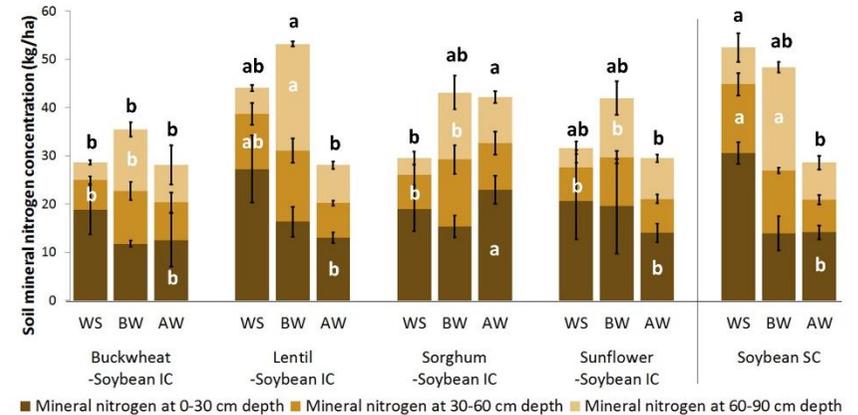
At wheat sowing, SMN for 0-90 cm depth after Soybean sole crop (SC) was significantly different from that after Sorghum-Soybean IC and Buckwheat-Soybean IC (Fig 3).

The linear relationship ( $R^2 = 0.71$ ,  $p < 0.001$ ; Fig 2) suggests that **high soybean DM in crops residues leads to high SMN at wheat sowing.**

**Figure 3: Repartition of mineral nitrogen content in different soil layers during early wheat development.**

Different black letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ) between treatments for total SMN (0 to 90 cm) at sampling time above which they are inserted. Different white letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ) between treatments for soil depth and sampling time in which they are inserted.

WS: Wheat Sowing; BW: Before Winter; AW: After Winter; IC: Intercrop; SC: Sole Crop.



At wheat sowing, SMN at 30-60 cm depth was higher after Soybean SC than after intercrops with non-leguminous grain crops.

Before winter:

- Total SMN was greater for Lentil-Soybean IC than for Buckwheat-Soybean IC.
- Rapidly available **nitrogen from legumes residues migrated toward deeper soil layers**. This was probably due to low N requirements from wheat at this period and rainfalls.

After winter:

- Total SMN was greater for Sorghum-Soybean IC than for the other crops.
- 0-30 cm soil layer was richer in N for that treatment, increasing available SMN just before wheat's high N demand period.

Wheat DM at BBCH30 was not affected by any treatment.

### Conclusion

By reducing the biomass of soybean residues produced, intercropping appeared to limit the risks of nitrogen leaching during winter when the following crop, in our case wheat, was not able to catch it. Biochemical analysis of residues composition and further analysis of wheat growth and wheat nitrogen content should bring more insight on the influence of soybean intercropping on wheat growth during spring. Intercropping with sorghum might also be a way to delay N mineralization until wheat's high demand period.



# ENGAGEMENT DE NON PLAGIAT

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

signé par l'étudiant(e) le 26 / 10 / 2020



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



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

**Titre :** Approche fonctionnelle du choix de l'espèce associée au soja et arrangement spatial dans les associations de cultures : impact sur les services obtenus pendant et après la culture.

**Mots clés :** Soja, Association de cultures, Effet précédent, Arrangement spatial, Écologie fonctionnelle

**Résumé :** La diversification des systèmes de culture est un enjeu important pour améliorer leur durabilité. Cependant, l'introduction de cultures de diversification est confrontée à de nombreux freins. Le soja, une légumineuse produisant des graines riches en protéines, est une culture de diversification potentielle qui bénéficie d'un contexte favorable à son développement en France. Mais la maîtrise de la croissance des adventices et la stabilisation des rendements sont des défis importants pour les producteurs.

Afin de pallier ces problèmes, nous proposons d'utiliser l'association de cultures comme outil d'aide à la diversification des systèmes de culture. Pour tester la pertinence de cette stratégie, quatre services, la production de soja, celle de la culture associée, le contrôle des adventices et l'effet précédent lié à l'azote sont évalués sous l'influence de deux leviers de gestion de l'association : le choix de l'espèce associée et l'arrangement spatial des

cultures. Une approche fonctionnelle est mobilisée pour identifier des traits associés à la croissance et aux fonctions des cultures.

L'espèce associée a un impact sur l'ensemble des services considérés dans ce travail. Les services de production de soja et de contrôle des adventices se sont révélés être antagonistes mais cet antagonisme peut être modulé dans certaines associations grâce à l'arrangement spatial. L'approche fonctionnelle a permis d'identifier des traits liés à la dynamique de croissance des cultures et à la persistance des résidus après récolte. De plus nous montrons que la réponse des traits des espèces à la gestion des associations est faible. Enfin, l'association du soja modifie certains postes du bilan azoté ainsi que les quantités et qualités des résidus de culture. Cependant, aucune différence d'effet sur le blé suivant n'a été mesurée entre les associations et le soja pur.

**Title:** Functional approach to associated crop species choice in soybean-based intercrops and spatial arrangement: impact on services obtained during and after intercropping.

**Keywords:** Soybean, Intercropping, Pre-crop effect, Spatial arrangement, Functional ecology

**Abstract:** Diversification is necessary to improve cropping systems sustainability. However, diversification crop introduction into cropping systems is confronted to many barriers. Soybean, a leguminous crop producing protein rich grain, is a potential diversification crop which beneficiate from a favourable context for its development in France. Weed growth reduction et yield stabilisation are important issues for producers.

In order to facilitate cropping system diversification, we suggest the use of intercropping to solve these problems. To test this strategy, four services: soybean grain production, associated crop grain production, weed control and nitrogen pre-crop effect are assessed under the influence of two management levers: associated crop species choice and spatial arrangement of crops.

Functional approach was used to identify traits associated to crop growth and functions.

Associated crop had an impact on all services considered in this work. A trade-off was identified between soybean production service and weed control service. Nonetheless this trade-off could be modulated in some intercrops through spatial arrangement.

Functional approach helped identify effect traits related to the growth dynamics of the crops and to the persistence of crop residues. In addition we show that crop traits response to management was low. Finally, intercropping soybean modifies some parts of nitrogen balance as well as the quantity and quality of crop residues. Nonetheless, no differences were measured on the following wheat between intercrops and sole cropped soybean.