



HAL
open science

Acquisition des ressources et production de services écosystémiques par les mélanges bi-spécifiques de cultures intermédiaires

Hélène Tribouillois, Laurent Bedoussac, Antoine Couëdel, Eric Justes

► To cite this version:

Hélène Tribouillois, Laurent Bedoussac, Antoine Couëdel, Eric Justes. Acquisition des ressources et production de services écosystémiques par les mélanges bi-spécifiques de cultures intermédiaires. *Innovations Agronomiques*, 2017, 62, pp.17-32. 10.15454/1.5174020133461763E12 . hal-01770354

HAL Id: hal-01770354

<https://hal.science/hal-01770354>

Submitted on 18 Apr 2018

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

Acquisition des ressources et production de services écosystémiques par les mélanges bi-spécifiques de cultures intermédiaires

Tribouillois H.¹, Bedoussac L.², Couëdel A.¹, Justes E.¹

¹ AGIR, Université de Toulouse, INRA, INPT, INP-PURPAN, F-31320 Castanet Tolosan

² AGIR, Université de Toulouse, INRA, INPT, INP-PURPAN, ENSFEA, F-31320 Castanet Tolosan

Correspondance : helene.tribouillois@gmail.com ; laurent.bedoussac@inra.fr

Résumé

Les cultures intermédiaires sont utilisées pour produire des services écosystémiques, notamment pour la gestion de l'azote par des fonctions « engrais vert » et « piège à nitrate ». Semer des mélanges de cultures intermédiaires comprenant des légumineuses et des non-légumineuses permettrait de combiner la production de ces services grâce à des phénomènes de complémentarité de niche et/ou de facilitation dans la capture des ressources abiotiques. Lorsque les complémentarités sont optimisées, ces mélanges peuvent atteindre des performances proches de celles produites par la moyenne des cultures monospécifiques. Les meilleures performances sont principalement obtenues lorsque la disponibilité en azote minéral est faible lors du semis des cultures intermédiaires multi-services, ce qui est en concordance avec les conclusions issues de la littérature sur les cultures de vente. De même, la complémentarité pour l'accès à la lumière grâce à des espèces ayant des architectures aériennes différentes et des complémentarités temporelles contrastées permet d'obtenir des mélanges efficaces pour produire des services en « relais », notamment dans le cas d'intercultures longues. Cependant, pour obtenir les effets escomptés il faut veiller à limiter la compétition entre les espèces.

Mots-clés: Couvert, Interaction, Mélange, Association d'espèce, Azote, Complémentarité, Facilitation, Compétition.

Abstract: Resource acquisition and ecosystem services production by bi-specific cover crop mixtures

Cover crops are used to produce ecosystem services, particularly for nitrogen management, such as "nitrate catching" and "green manure" effects. Sowing cover crop mixtures including legumes and non-legumes have the advantage of combining the production of both services thanks to phenomena of niche complementarity and / or facilitation in the capture of abiotic resources. When complementarities are optimized, these mixtures can achieve both effects similarly to those produced by the average of monospecific cover crops. The best performances are mainly obtained when the availability of mineral nitrogen at sowing is low, which is in agreement with the conclusions from the literature on arable crops. In addition, the complementarity for the access to light thanks to species having different aerial architectures and contrasted temporal complementarities enable to obtain effective mixtures producing "relay" services, in particular in the case of long fallow periods. However, in order to achieve the desired effects, care should be taken to limit competition between species.

Keywords: Catch crop, Intercropping, Mixture, Interaction, Nitrogen, Complementarity, Facilitation, Competition.

Introduction

Les cultures intermédiaires multiservices (CIMS) sont semées pendant la période d'interculture pour produire différents services écosystémiques tels que réduire les pertes d'azote par la lixiviation des ions nitrate par un effet « piège à nitrate », enrichir le système en azote par un effet « engrais vert » (fourniture d'azote minéral à la culture de vente suivante) ou bien encore protéger le sol de l'érosion (ex : Thorup-Kristensen et al., 2003). Les effets des CIMS ont été largement étudiés dans la littérature en tant que cultures monospécifiques – ou cultures pures – et ces effets semblent être contrastés en fonction des espèces semées (Stopes et al., 1996 ; Thorup-Kristensen, 2001). En particulier, même si toutes les espèces peuvent produire des services écosystémiques liés à la gestion de l'azote, les espèces de légumineuses sont plus efficaces que les autres espèces pour fournir un effet « engrais vert » en raison de leur capacité à acquérir l'azote atmosphérique par la fixation symbiotique (ex : Tribouillois et al., 2016). En effet, du fait de cette propriété les légumineuses sont capables d'acquérir une grande quantité d'azote avec un faible rapport C/N favorisant ainsi une minéralisation rapide de cet azote après leur destruction (Justes et al., 2009 ; Tonitto et al., 2006). Au contraire, les espèces autres que les légumineuses et notamment les crucifères sont globalement plus efficaces pour piéger l'azote minéral résiduel du sol – effet « piège à nitrate » – et ainsi réduire la lixiviation potentielle du nitrate et donc la pollution des aquifères (Thomsen et Hansen, 2014). Une façon intéressante de combiner simultanément les deux services écosystémiques « piège à nitrate » et « engrais vert » est de semer des mélanges d'espèces comprenant des légumineuses et des non-légumineuses (ex : Kramberger et al., 2013 ; Summers et al., 2014 ; Tosti et al., 2012 ; Tribouillois et al., 2016). La culture en association se définit comme la culture simultanée de deux espèces ou plus, sur la même parcelle et pendant une durée significative de leur cycle de croissance (Willey, 1979). Cette pratique peut être vue comme une forme d'intensification écologique et éco-fonctionnelle pour une production agricole durable (Anil et al., 1998 ; Malézieux et al., 2009) dont le principe repose sur l'utilisation complémentaire des ressources entre les espèces. En effet, pour être efficaces, les espèces ne doivent pas se concurrencer totalement – ne pas exploiter exactement la même niche de ressources – comme c'est le cas pour l'azote dans les associations entre une légumineuse et une non-légumineuse (Ofori et Stern, 1987 ; Jensen, 1996 ; Bedoussac et Justes, 2010a). Les interactions entre les espèces sont complexes et évoluent pendant le cycle de culture (Connolly et al., 1990). Plusieurs études, menées sur des mélanges céréale-légumineuse, se sont intéressées à la dynamique des interactions entre les espèces et ont permis d'illustrer cette complémentarité dans l'utilisation des ressources, qu'il s'agisse de l'interception de la lumière, de l'acquisition des nutriments et particulièrement l'azote permettant *in fine* d'expliquer les performances de ces mélanges en terme de rendement notamment (Jensen 1996 ; Andersen et al., 2004 ; Hauggaard-Nielsen et al., 2006 ; Corre-Hellou et al., 2006 ; Bedoussac et Justes, 2010b). Dans le cas des CIMS dont la durée de croissance est réduite à quelques mois (2 à 6 mois) par rapport aux cultures de vente classiques, l'étude de ces interactions interspécifiques en dynamique permet d'en affiner la compréhension pour pouvoir *in fine* optimiser les mélanges d'espèces en fonction des services visés. En effet, ces services, notamment « piège à nitrate » et « engrais vert », vont dépendre entre autres, de la durée de croissance, de la date de destruction des CIMS et des espèces choisies (Justes et al., 2012). L'objectif de ce papier est de faire un état des lieux des connaissances sur le fonctionnement des CIMS en mélange afin de mieux comprendre et prévoir leurs comportements et leurs performances pour la production des services écosystémiques visés.

1. Généralités et performances des mélanges de CIMS

1.1 Généralités sur les associations d'espèces

Le principe des associations d'espèces est basé sur l'hypothèse que lorsque l'on cultive plusieurs espèces ensemble, certains avantages en résultent par rapport aux cultures monospécifiques (ou cultures pures) de ces mêmes espèces. L'association d'espèces permettrait notamment d'optimiser

l'utilisation des ressources naturelles comme l'azote, la lumière, le carbone et l'eau (Hauggaard-Nielsen et al., 2003 ; Bedoussac et al., 2015). En particulier, dans les mélanges céréales-légumineuses les associations ont montré une augmentation des rendements (Hauggaard-Nielsen et Jensen, 2001 ; Hauggaard-Nielsen et al., 2003 ; Bedoussac et al., 2015), une augmentation de la teneur en protéines des graines de céréale (Bedoussac et Justes, 2010a) et une diminution de la pression de certains ravageurs et maladies (Trenbath, 1993 ; Hauggaard-Nielsen et Jensen, 2001 ; Sekamatte et al., 2003) ainsi qu'une moindre pression d'adventices (Hauggaard-Nielsen et al., 2001 ; Corre-Hellou et Crozat, 2005 ; Fenández-Aparicio et al., 2007 ; Bedoussac et al., 2015). L'objectif d'un mélange d'espèces est d'améliorer le partage des ressources entre les espèces par des phénomènes d'interactions interspécifiques tels que la complémentarité de niche, ou encore la facilitation, tout en limitant les effets négatifs liés aux compétitions entre espèces (Vandermeer, 1989). Ces différents termes peuvent être définis comme suit :

- La compétition quand l'une des espèces modifie l'environnement de façon négative pour l'autre, ce qui diminue les chances de survie, la croissance ou la reproduction d'au moins une des espèces (Crawley, 1997).
- La complémentarité de niche lorsque les deux espèces utilisent de façon complémentaire les ressources, leur permettant de ne pas entrer en compétition au niveau des mêmes niches de ressources (Ofori et Stern, 1987).
- La facilitation lorsque la modification de l'environnement par une espèce profite à l'autre espèce associée, ce qui permet une meilleure production globale du couvert (Høgh-Jensen et Schjoerring, 2010).

Les mélanges les plus étudiés sont principalement les associations bi-spécifiques entre une légumineuse et une non-légumineuse en raison de leur complémentarité pour l'utilisation de l'azote (Hauggaard-Nielsen et al., 2001 ; Jensen, 1996b ; Ofori et Stern, 1987). En effet, la légumineuse possède la faculté de fixer l'azote atmosphérique sous forme de N_2 laissant ainsi majoritairement l'azote minéral du sol disponible pour la non-légumineuse. De plus, il a aussi été démontré que la non-légumineuse induit une compétition pour l'azote minéral dans les horizons superficiels, forçant la légumineuse à augmenter son taux de fixation symbiotique (Ghaley et al., 2005 ; Tofinga et al., 2009).

Afin de maximiser les services écosystémiques rendus par les mélanges d'espèces, il est nécessaire que les différentes espèces associées puissent se développer de manière suffisante et en complémentarité (Kramberger et al., 2013). Or, il est communément observé qu'une des espèces se développe plus rapidement que l'autre. De plus, l'environnement dans lequel se développent les espèces se modifie au cours du temps et les compétitions entre les espèces peuvent donc évoluer au fur et à mesure de leur croissance (Ofori et Stern, 1987). Il a été observé que les associations étaient généralement plus productives lorsque les cultures présentaient des durées de croissance très contrastées du fait que dans ces situations leurs demandes maximales en ressources sont décalées les unes par rapport aux autres. En effet, une plante ayant une maturité précoce se développera avec peu d'interférence sur le développement d'une espèce associée à maturité tardive. Toutefois, l'espèce tardive peut être affectée d'une certaine manière par l'autre espèce mais une période suffisamment longue après la destruction de la première espèce peut permettre une bonne récupération (Fukai et Trenbath, 1993). Dans le cas d'une association entre une céréale et une légumineuse, l'espèce dominante est généralement la céréale car elle possède un système racinaire et un système aérien à croissance rapide. La céréale se développe donc plus rapidement que la légumineuse – dont la fixation symbiotique se met en place progressivement – donnant ainsi un avantage compétitif à la céréale (Andersen et al., 2004 ; Jensen, 1996b). Cependant, cette dominance précoce de la céréale n'empêche pas pour autant la légumineuse de se développer si tant est que la densité de la céréale et la fertilisation soient bien adaptées. Ces résultats indiquent que les différences physiologiques jouent un rôle essentiel dans la dynamique de dominance. A cela s'ajoute une forme de complémentarité spatiale qui peut s'expliquer par une différence de profondeur d'enracinement qui influe sur le prélèvement des

ressources du sol (eau, minéraux) et leur répartition entre la céréale et la légumineuse qui *in fine* tendent vers une utilisation plus efficace de l'azote minéral disponible (Hauggaard-Nielsen et al., 2006).

1.2 Le LER, un indicateur de la performance des mélanges de CIMS

Les interactions interspécifiques qui se produisent au sein des mélanges peuvent être évaluées avec un indicateur couramment utilisé dans les études sur les cultures associées : le « Land Equivalent Ratio » ou LER. Le LER est défini comme la somme des LER partiels (rendement d'une espèce A en association/rendement de cette espèce A en culture pure). Le LER s'interprète comme étant la surface de cultures pures nécessaire pour obtenir la même production (même quantité et même proportion) qu'un hectare de mélange (Willey, 1979). Cet indicateur peut aussi être utilisé pour quantifier le gain relatif d'une culture associée en termes de production de biomasse ou d'acquisition d'azote par rapport aux cultures pures correspondantes. Lorsque le LER total est significativement > 1 , cela signifie que le mélange a eu une meilleure utilisation des ressources que les cultures pures.

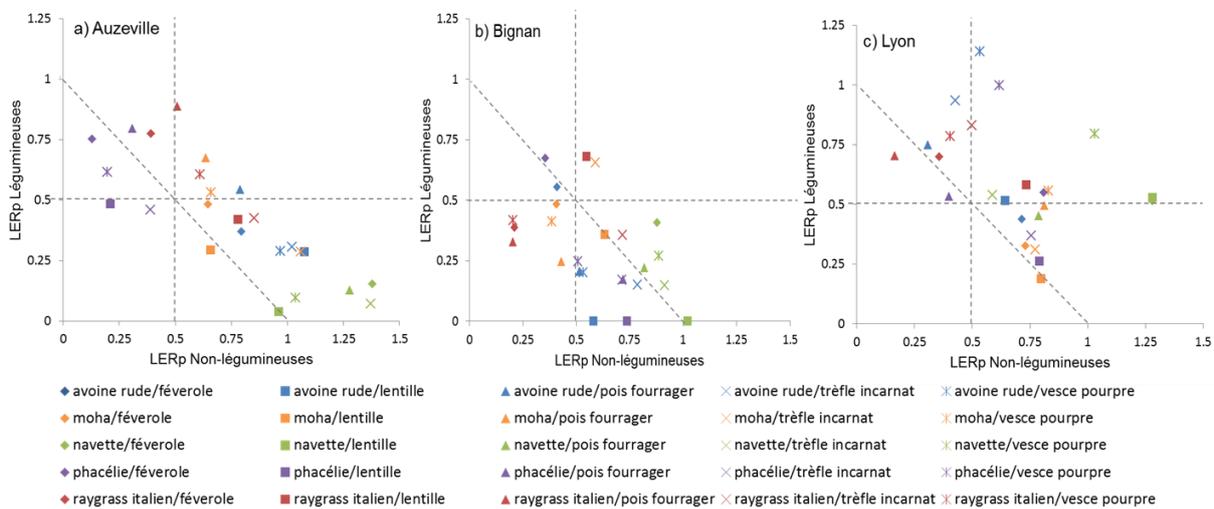


Figure 1 : Land Equivalent Ratio (LER) calculé à partir de la biomasse produite par 25 mélanges bispécifiques de CIMS sur trois sites pédoclimatiques contrastés (Auzeville, Bignan et Lyon).

Dans le cadre des travaux de Tribouillois et al. (2015), cet indicateur a été calculé pour 25 mélanges semés sur trois sites français avec des pédoclimats contrastés (Figure 1). Pour les sites d'Auzeville (31) et de Lyon (69) où la disponibilité en azote était relativement faible, presque tous les mélanges étaient situés au-dessus de la ligne diagonale indiquant des valeurs de LER > 1 alors qu'à Bignan (56) où la disponibilité en azote était élevée, seulement 9 mélanges sur les 25 testés avaient des valeurs de LER > 1 . Si comme l'ont suggéré Wortman et al. (2012b) et Smith et al. (2014), les mélanges de CIMS semblent produire plus de biomasse par unité de surface que les cultures pures, l'étude du LER tend à montrer que cette conclusion est particulièrement vraie lorsque la disponibilité en azote au semis est faible.

L'étude des LER partiels (LERp) est un autre moyen d'analyser le comportement des espèces en mélange en comparant les LER partiels à leur LER partiel théorique qui correspond à la valeur que l'on obtiendrait si les espèces avaient la même production par plante en culture pure et en culture associée à savoir 0.5 dans le cas où les espèces sont semées à demi-densité de la culture pure (association de type substitutive). Lorsque le LERp dépasse 0.5, cela signifie qu'une plante de cette espèce produit plus en mélange qu'en culture pure et inversement. Les résultats de la Figure 1 montrent que globalement, les non-légumineuses semblent être plus favorisées dans les mélanges que les

légumineuses. Cela est particulièrement vrai pour la navette fourragère qui a les LERp les plus élevés, mais par conséquent les LERp les plus faibles pour les légumineuses qui lui sont associées (compétition). Des résultats similaires ont été obtenus dans la littérature pour les mélanges composés d'une espèce de crucifère (colza fourrager, moutarde blanche, moutarde brune, radis fourrager, navet, roquette) associée à des espèces de légumineuses (Couedel et al., 2018 ; Szumigalski et Van Acker, 2008 ; Wendling et al., 2017 ; Wortman et al., 2012a). Cela peut notamment s'expliquer par le fait, qu'en plus de leur développement rapide, les crucifères peuvent produire un effet d'allélopathie négatif induit par la libération en continu de composés biocides dans la rhizosphère provenant de la dégradation des glucosinolates (Couedel et al., 2017). Ces composés volatils pourraient affecter négativement le développement des espèces associées comme cela a notamment été montré pour les adventices (Haramoto et Gallandt, 2005 ; Dam et al., 2009). Une étude en condition contrôlée n'a cependant pas montré d'effet allélopathique du colza sur *medicago sativa* (Choesin et Boerner, 1991).

Les performances des mélanges de CIMS confirment donc l'effet bénéfique d'une complémentarité entre les légumineuses et les non-légumineuses, en particulier dans l'utilisation des ressources abiotiques du fait des complémentarités de niches.

2. Principes de fonctionnement des mélanges de CIMS

2.1 Le partage de la ressource lumineuse dans les mélanges de CIMS

Les avantages souvent mis en avant dans les mélanges d'espèces sont aussi liés à une meilleure acquisition de la lumière permise par une complémentarité des architectures aériennes. La plupart des auteurs s'accordent sur le fait que le partage du rayonnement dans les associations est en premier lieu influencé par les compétitions verticales (Cudney et al., 1991 ; Cenpukdee et Fukai, 1992ab) et en second lieu par l'orientation des rangs et le coefficient d'extinction des feuilles de chaque espèce. Stirling et al. (1990) ont également mis en évidence que la hauteur des plantes était accrue en réponse à la compétition pour la lumière alors que la biomasse par plante était réduite. Dans le cas des CIMS et des travaux conduits lors de la thèse d'Hélène Tribouillois (2014), la navette associée à la féverole peut atteindre une hauteur supérieure à celle en culture pure alors que celle de la féverole n'est pas significativement différente entre culture pure et culture associée (Figure 2a). Cela peut s'expliquer par l'architecture érigée de la féverole et sa hauteur supérieure qui lui permettent une bonne interception de la lumière, même en présence d'une autre espèce. *A contrario*, la navette, de plus petite taille et présentant des feuilles plus érigées semble être contrainte en association à augmenter sa hauteur pour pouvoir intercepter la lumière. Dans le cas du mélange moutarde blanche/vesce pourpre, on observe que la hauteur des deux espèces est accrue en association avec en particulier un doublement de la hauteur de la vesce. Dans ce cas précis cela s'explique par le fait que la vesce « grimpe » sur la tige de la moutarde (effet « tuteur ») par le biais de ses vrilles foliaires. Cela permet ainsi à la légumineuse d'absorber une fraction plus importante du rayonnement incident soulignant par ailleurs la plasticité de cette espèce dans l'adaptation de son architecture aérienne en réponse à la compétition pour la lumière exercée par la moutarde blanche (Figure 2b).

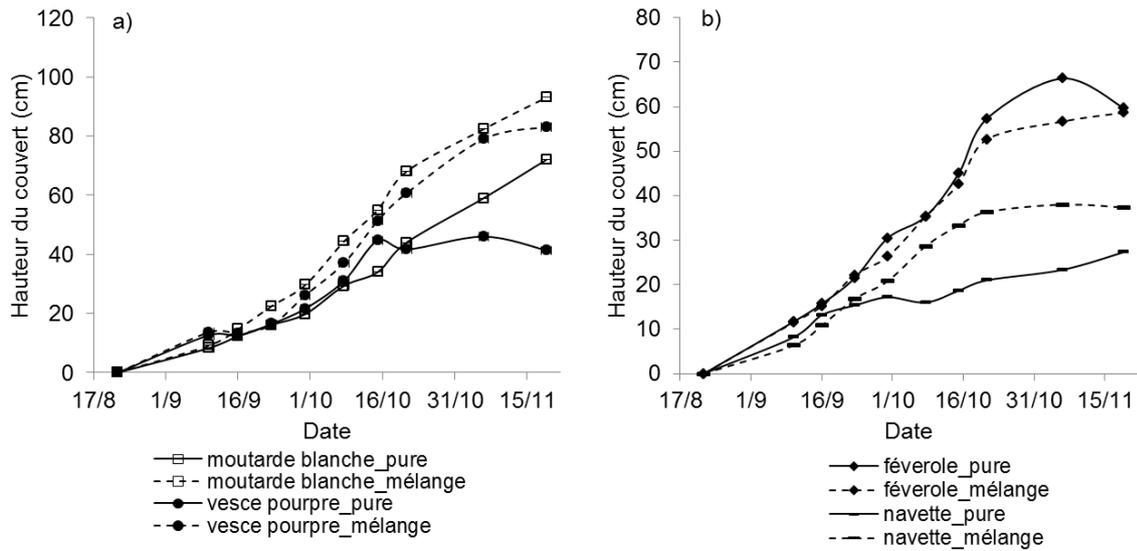


Figure 2 : Evolution de la hauteur des couverts au cours du temps pour les espèces en mélange ou en culture pure dans le cas de : a) moutarde blanche et vesce pourpre et b) navette fourragère et féverole.

Une autre manière d'analyser la complémentarité des espèces en mélange pour l'absorption de la lumière consiste à mesurer la fraction du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) incident absorbée par le couvert. Un exemple est donné ici (Figure 3) pour une interculture longue (destruction en sortie d'hiver) d'un mélange de raygrass d'Italie/trèfle incarnat et des cultures pures correspondantes. Cette figure montre que : 1) le pourcentage du PAR incident absorbé par le mélange est légèrement supérieur à celui du ray-grass en culture pure et 2) significativement plus élevé que celui du trèfle incarnat en culture pure et ce tout particulièrement en début de cycle. Dans le cas présent le ray-grass d'Italie contribue principalement à l'acquisition du PAR incident au cours des premières semaines alors que le trèfle prend la suite sur la fin du cycle illustrant une fois de plus la complémentarité interspécifique pour l'absorption de la lumière au cours du temps.

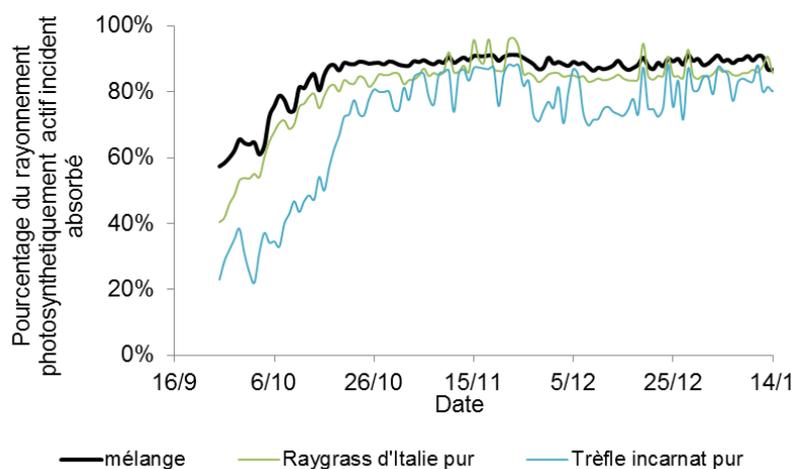


Figure 3 : Evolution du pourcentage du rayonnement photosynthétiquement actif incident absorbé par le mélange raygrass d'Italie et trèfle incarnat et les cultures pures correspondantes au cours du temps.

2.2 La couverture du sol pour une meilleure protection

En plus d'une maximisation de l'acquisition du rayonnement, les mélanges de CIMS peuvent permettre une meilleure protection des sols grâce à la complémentarité temporelle des espèces pour la couverture de celui-ci. La Figure 4 illustre ce phénomène pour quatre mélanges et leurs cultures pures correspondantes. On observe ainsi que de façon globale le taux de couverture (vert, non sénescent) des mélanges est presque systématiquement du même niveau que celui de la meilleure des cultures pures. Par exemple, le mélange de raygrass d'Italie/trèfle incarnat couvre le sol en début de cycle de façon équivalente à la culture pure du raygrass puis de façon comparable à celle du trèfle en culture pure dont le développement est plus lent (Figure 4a). Cela tend à montrer que l'association est plus efficace que les cultures pures en terme de couverture du sol et donc potentiellement en terme de protection vis-à-vis des phénomènes érosifs. Dans le cas du mélange navette/féverole cette complémentarité est encore plus marquée. En effet, alors que le taux de couverture du sol était initialement légèrement plus rapide pour la navette en culture pure que dans le mélange, le développement de la féverole associée a permis d'atteindre ensuite un taux de couverture du sol plus élevé dans le mélange que dans les deux cultures pures (Figure 4b). Pour les mélanges moutarde éthiopienne/vesce commune et phacélie/trèfle incarnat (Figures 4c, 4d), la couverture du sol était similaire en association par rapport aux cultures pures les plus couvrantes à savoir la vesce commune et la phacélie respectivement. Par contre, ces associations étaient plus couvrantes que les cultures pures de moutarde éthiopienne et de trèfle incarnat. A noter que la couverture du sol par le trèfle incarnat en culture pure a été relativement lente durant la période hivernale mais cela a permis ensuite à l'association de se maintenir à un niveau de couverture élevé montrant là encore une excellente complémentarité temporelle entre les espèces durant toute la période de croissance (automne et hiver).

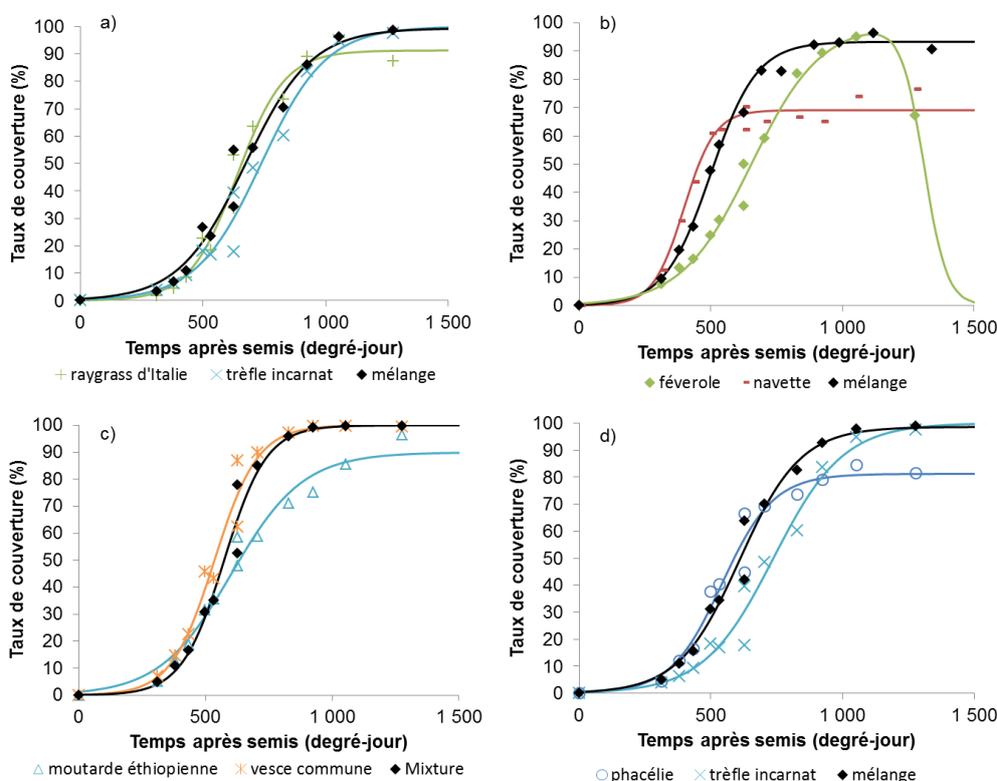


Figure 4 : Dynamique du taux de couverture verte du sol au cours du temps pour quatre mélanges bispécifiques et les cultures pures correspondantes : a) raygrass d'Italie et trèfle incarnat; b) navette fourragère et féverole; c) moutarde éthiopienne et vesce commune et d) phacélie et trèfle incarnat. Les dates correspondantes au temps thermique (degré-jour) sont : "0"=22/08/13; "500"=17/09/13; "1000"=16/10/13; "1500"=25/11/13.

2.3 La complémentarité de niche favorisée par des systèmes racinaires différents

Dans le cas des CIMS, l'exploration racinaire est un élément très important car elle conditionne fortement l'acquisition de l'azote minéral du sol et ainsi le service « piège à nitrate ». Il existe une variabilité en terme d'architectures et de profondeurs racinaires parmi les espèces de CIMS ce qui permet de composer des mélanges présentant des systèmes racinaires contrastés afin de maximiser la complémentarité de niche pour l'exploration de différents horizons du sol et ainsi favoriser par exemple le piégeage du nitrate dans tout le profil du sol tout en réduisant la compétition. En effet, selon les résultats issus de la thèse d'Hélène Tribouillois (2014), la navette fourragère et la moutarde blanche sont deux espèces présentant une croissance rapide des racines en profondeur (Figure 5).

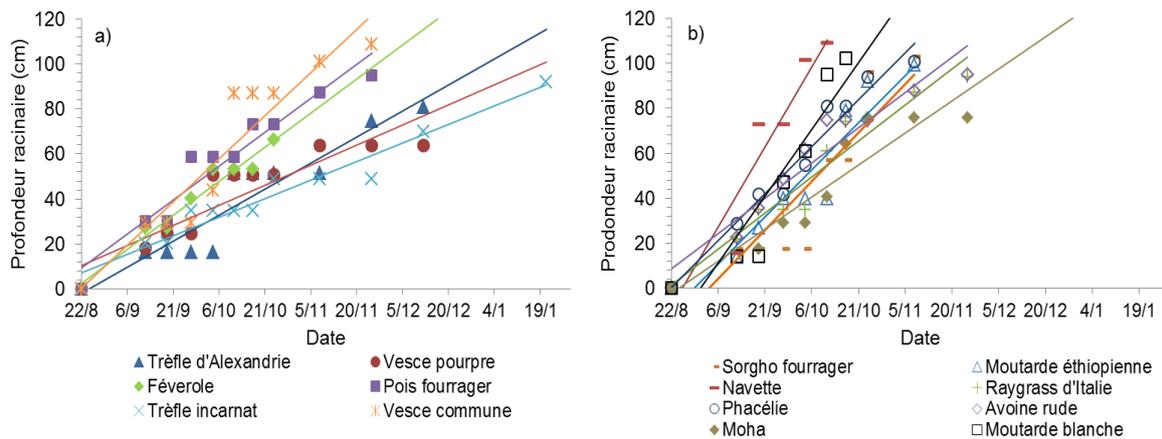


Figure 5 : Evolution de la profondeur d'enracinement au cours du temps pour les espèces de : a) légumineuses et b) non-légumineuses

Ces deux crucifères atteignent ainsi une profondeur de 1 mètre en seulement 1.5 mois après leur semis (fin août). A l'opposé, la plupart des légumineuses ont une croissance racinaire globalement plus lente et moins profonde que les non-légumineuses, c'est le cas en particulier du trèfle incarnat qui n'a atteint que 0.5 mètre de profondeur en décembre. Toutefois, certaines légumineuses semées en CIMS, comme la vesce commune ont un enracinement rapide et plus profond que certaines graminées telles que l'avoine rude ou le ray-grass italien. Associer des espèces ayant des vitesses et des profondeurs d'enracinement différentes permettrait d'obtenir une complémentarité dans l'exploitation des ressources du sol conduisant à un bon effet « piège à nitrate » tout en structurant le sol. Il est donc recommandé d'associer des espèces présentant un enracinement rapide et profond avec des légumineuses ayant un système racinaire proche de la surface mais se développant à une vitesse similaire. Ce type de mélange pourrait en effet être intéressant dans le cas d'une interculture courte pour offrir une complémentarité entre les services « engrais vert » et « piège à nitrate ». De telles situations ont été mises en exergue par Tosti et al. (2014) dans le cas de l'association orge/vesce velue qui a montré un enracinement plus rapide et plus profond de chacune des espèces et donc un effet « piège à nitrate » plus important que les cultures pures.

3. Mutualisation des services de gestion de l'azote par les mélanges de CIMS

Associer une légumineuse et une non-légumineuse en CIMS permet de mutualiser les effets « piège à nitrate » et réduction de la lixiviation tout en ayant un effet « engrais vert » pour la culture suivante (Kuo et Sainju, 1998 ; Möller et Reents, 2009 ; Tosti et al., 2014 ; Tribouillois et al., 2016a). Cette mutualisation des deux types de services écosystémiques liés à l'azote est possible grâce à la complémentarité de niche telle que décrite précédemment (Jensen, 1996 ; Bedoussac et al., 2015). En

effet, comme l'illustre la Figure 6 la non-légumineuse serait plutôt attendue pour piéger l'azote minéral du sol et ainsi réduire la lixiviation (Meisinger et al., 1991 ; Thomsen et Hansen, 2014), alors que la légumineuse associée, bien que participant aussi au piégeage de l'azote minéral du sol serait plutôt performante pour produire un effet « engrais vert » en introduisant de l'azote grâce à la fixation symbiotique du N_2 atmosphérique (Ranells et Wagger, 1997 ; Wortman et al., 2012).

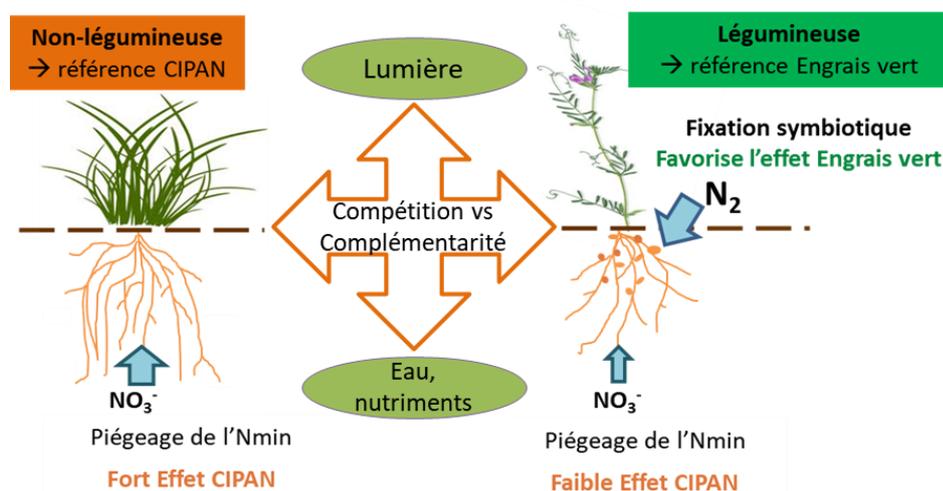


Figure 6 : Schéma des interactions entre espèces en lien avec la production des services de gestion de l'azote

Plusieurs études ont ainsi montré que les mélanges de CIMS comprenant une légumineuse permettaient une augmentation de productivité mais aussi la production de services écosystémiques pouvant être comparables aux cultures pures, notamment vis-à-vis de la gestion de l'azote (ex : Kramberger et al., 2013 ; Tosti et al., 2014 ; Tribouillois et al., 2016a). En effet, certains mélanges de type légumineuse/non-légumineuse utilisés comme CIMS permettent de produire un effet « engrais vert » proche de celui des cultures pures de non-légumineuse. Par exemple, selon Ranells et Wagger (1996), un mélange de seigle avec de la vesce velue permettrait de restituer une quantité d'azote proche de la culture pure de vesce velue (132 kg N ha^{-1} pour le mélange 8 semaines après la destruction des couverts contre 108 kg N ha^{-1} pour la vesce seule et 41 kg N ha^{-1} pour le seigle seul). De plus, l'introduction d'une légumineuse dans le mélange permet de diminuer le ratio C/N comparativement à la culture pure de non-légumineuse, notamment pour les mélanges ray-grass/trèfle incarnat, seigle/vesce velue ou seigle/trèfle incarnat (Sullivan et al., 1991 ; Ranells et Wagger, 1996 ; Tosti et al., 2012 ; Kramberger et al., 2013). Or, réduire le C/N induit une minéralisation plus rapide des résidus et donc la mise à disposition d'une quantité d'azote plus rapidement assimilable pour la culture suivante. En effet, les cultures pures de non-légumineuses présentent un risque de préemption d'azote (phénomène appelé communément « faim d'azote ») en raison de leur C/N souvent élevé qui limite la minéralisation nette de l'azote des résidus. Toutefois, l'effet sur la culture suivante, notamment sur son rendement, est très variable et dépend des conditions pédoclimatiques mais aussi des systèmes de cultures et de la gestion de l'interculture à travers notamment la date et la méthode de destruction des couverts (Wortman et al., 2012). Globalement, les mélanges en culture intermédiaire associant une légumineuse et une non-légumineuse ont un impact neutre ou positif sur les rendements de la culture suivante (Clark et al., 1994, 1997 ; Kramberger et al., 2014) alors que les cultures intermédiaires pures de non-légumineuse produisent souvent un effet négatif sur les rendements de la culture suivante (Rüegg et al., 1998 ; Kramberger et al., 2009 ; Salmerón et al., 2010 ; Thorup-Kristensen et Dresbøll, 2010).

Par ailleurs, ce type de mélange peut également s'avérer efficace pour réduire l'azote minéral résiduel dans le sol (Ranells et Wagger, 1997) et donc la lixiviation potentielle de l'azote nitrique. Ces mélanges peuvent parfois présenter la même aptitude à piéger l'azote que les cultures pures de non-légumineuses, principalement dans les milieux relativement pauvres en azote minéral. C'est notamment le cas pour les mélanges de radis/vesce, radis/pois et orge/vesce velue (Möller et Reents, 2009 ; Tosti et al., 2014). Bien que les conditions du milieu influencent grandement la lixiviation de l'azote nitrique, dans le cas du mélange orge/vesce velue, la réduction de la quantité d'azote lixivié a été démontrée au cours du cycle de végétation mais aussi après la destruction et l'incorporation des couverts (Tosti et al., 2014).

L'acquisition du soufre par les mélanges de CIMS

Depuis les années 1980 et la forte diminution des dépôts de soufre (S) atmosphérique, la disponibilité en soufre dans les systèmes agricoles a fortement diminuée provoquant l'apparition de carences pour de nombreuses cultures de vente (Scherer, 2001). Une meilleure gestion du cycle du soufre est désormais nécessaire d'autant plus que la lixiviation du sulfate représente la principale perte de soufre dans de nombreux agrosystèmes (Eriksen, 2008). Les cultures intermédiaires de crucifères ont été identifiées comme les plus efficaces pour piéger le sulfate du sol qui sera ensuite minéralisé pour être rendu disponible pour la culture suivante ce qui correspond à un service « engrais vert à soufre » (Eriksen et Thorup-Kristensen, 2002 ; Niknahad-Gharmakher et al., 2012). Cependant contrairement aux légumineuses, les crucifères ont un faible effet « engrais vert » pour l'azote (Thorup-Kristensen, 2003). Dans le cadre de la thèse en cours d'Antoine Couédel, des essais au champ ont été réalisés sur deux sites afin d'évaluer les performances de mélanges de crucifères et légumineuses par rapport à leur capacité de piégeage et « engrais vert à soufre ». Les résultats montrent que les mélanges ont acquis dans leurs parties aériennes et racinaires autant de soufre (effet « piège à sulfate ») que les crucifères pures (10 à 15 kg S ha⁻¹) alors que les légumineuses pures ont acquis seulement 4 à 5 kg S ha⁻¹. Le soufre contenu dans le couvert qui est ensuite minéralisé pour la culture suivante (effet « engrais vert à soufre ») atteint pour les mélanges 85% de celui des crucifères pures (de 6 à 8 kg S ha⁻¹) alors qu'il est plus faible pour les légumineuses (de 1 à 2 kg S ha⁻¹). Ces résultats montrent que les mélanges de crucifères et de légumineuses permettent donc d'atteindre des services de recyclage de soufre presque équivalents à ceux des crucifères pures assurant ainsi une mutualisation des services de gestion des cycles du soufre et de l'azote.

4. Règles d'assemblage pour des mélanges de CIMS

4.1 Adapter le mélange à l'interculture et aux services attendus

L'analyse dynamique des performances et des interactions entre les espèces en mélange, a pour objectif finalisé d'aider au choix des espèces à associer en fonction de la situation considérée (sol, climat, durée d'interculture, type de succession de cultures principales). Pour cela, les résultats obtenus dans le cadre des thèses d'Hélène Tribouillois (2014) et d'Antoine Couédel (en cours) sur différents sites expérimentaux ont montré que certains mélanges bispécifiques tels que navette fourragère/lentille noirâtre ou moha/vesce pourpre peuvent avoir une efficacité pour réduire la lixiviation proche de celui des cultures pures de non-légumineuses, mais qu'ils ne permettaient pas toujours de produire simultanément un effet « engrais vert » aussi élevé que celui produit par les légumineuses seules et vice-versa. Ainsi, dans le cas d'un semis en août et d'une destruction automnale des couverts sur trois sites pédoclimatiques français contrastés (Sud-Ouest: Auzeville ; Centre-Est: Lyon et Nord-Ouest: Bignan), aucun mélange n'a permis d'obtenir simultanément le niveau maximum pour les services « piège à nitrate » et « engrais vert » produits par les espèces monospécifiques respectivement de non-légumineuses et de légumineuses. Nous avons toutefois observé des mélanges où des phénomènes de complémentarité de niche et de facilitation se sont produits et ont ainsi permis d'atteindre des

compromis entre les deux services à hauteur d'au moins 80% pour chacun des deux services visés (ex : raygrass italien/vesce pourpre ou phacélie/féverole). Par ailleurs certaines espèces ont montré en mélange des comportements différents en fonction des sites pédoclimatiques. Ainsi, pour un même mélange des inversions de compétition entre la légumineuse et la non-légumineuse ont été observées entre les sites, ce qui induit des performances différentes dans le compromis entre services « piège à nitrate » et « engrais vert ». Le choix des mélanges et des espèces à associer doit donc se raisonner en fonction : 1) du type de sol qui peut être plus ou moins drainant, et 2) du climat et tout particulièrement du niveau de précipitations favorisant ou non le drainage mais aussi des températures pouvant par exemple, limiter le développement des espèces ou détruire celles qui sont sensibles au gel. Enfin, nos résultats montrent que le choix des mélanges doit également être raisonné en fonction du mode de gestion de l'interculture et notamment de la date de destruction des couverts. D'un point de vue opérationnel, on peut retenir les résultats clés suivants pour constituer les mélanges bispécifiques :

- **Dans le cas d'une interculture courte avec une destruction précoce** (entre mi à fin octobre) suivie d'un semis d'une culture d'hiver ou avant un travail du sol profond (cas de sols argileux), les deux espèces doivent avoir un développement très rapide pour éviter une forte dominance d'une espèce sur l'autre. On pourra dans ce cas s'orienter vers un mélange navette fourragère/féverole ou moutarde blanche/vesce pourpre. A noter que le choix de la crucifère n'est pas anodin compte tenu des possibles effets allélopathiques sur la légumineuse.
- **Dans le cas d'une interculture longue avec une destruction avant l'hiver** (au plus tard mi-décembre), il faudra privilégier un mélange composé d'espèces ayant un développement suffisamment rapide mais sans qu'il ne soit nécessairement synchrone. Dans ce cas, l'espèce ayant une croissance plus lente ne devra pas être sensible au gel et aux basses températures afin d'être en capacité de maintenir un effet « piège à nitrate » et accroître l'effet « engrais vert » durant tout l'automne. Dans ce cas on pourra implanter par exemple un mélange de moutarde éthiopienne/vesce commune.
- **Dans le cas d'une interculture longue avec une destruction en sortie d'hiver**, il est souhaitable de produire les deux services de gestion de l'azote tout en maintenant une couverture végétale du sol. Dans ce cas, il convient d'associer deux espèces ayant une résistance aux conditions hivernales (peu de sénescence et/ou une bonne tolérance au gel). On pourra donc choisir un mélange de raygrass/trèfle incarnat. On peut aussi vouloir que ces services se succèdent grâce à une complémentarité temporelle pour l'accès aux ressources en commençant par un « piégeage du nitrate » au début du cycle qui sera suivi d'un effet « engrais vert » dans un second temps. Il conviendra dans ce cas de semer un mélange associant une non-légumineuse au développement précoce en automne pour favoriser le piégeage des ions nitrate très précocement. Cette non-légumineuse devra être très sensible au gel (dès -1 ou -2°C) pour être détruite naturellement dès les premières gelées laissant ainsi la place à la légumineuse. C'est par exemple le cas du moha, du sorgho fourrager, du nyger ou du sarrasin. Cette dernière devra donc être au contraire tolérante au gel et aux conditions hivernales avec une capacité de croissance et d'acquisition de l'azote significative en fin d'automne et durant l'hiver afin de produire un effet « engrais vert » plus tardif tout en maintenant une protection du sol. Ce comportement a par exemple été observé dans le cas des mélanges moha/trèfle incarnat et sorgho/trèfle incarnat (Figure 7).



Figure 7 : Exemple de l'évolution du mélange moha/trèfle incarnat permettant des services écosystémiques en «relais» grâce au développement précoce du moha puis au maintien d'un couvert hivernal grâce au trèfle incarnat résistant au gel. Photographies prises : a) le 4 octobre 2012 et b) le 8 janvier 2013.

Comme nous l'avons mis en évidence, le choix des mélanges doit être adapté en fonction du pédoclimat et du système de culture. Dans une situation présentant de forts reliquats d'azote minéral après la récolte du précédent, ou après une culture de protéagineux il sera préférable de choisir un mélange favorisant l'effet « piège à nitrate » ou une culture pure de non-légumineuse et ce d'autant plus si le sol est filtrant et/ou le climat hivernal habituellement très pluvieux. A l'opposé, dans une situation laissant un faible reliquat à la récolte, avec incorporation des résidus de récolte et qui plus est dans des conditions de faible drainage on pourra choisir un mélange favorisant l'effet « engrais vert » afin d'éviter un effet de préemption d'azote (phénomène appelé communément « faim d'azote ») pour la culture principale suivante.

Conclusion

La performance des mélanges de CIMS dépend de la complémentarité entre les espèces notamment vis à vis de la capture des ressources du milieu. De façon simplifiée, la dominance d'une espèce par rapport à l'autre va orienter le niveau de service écosystémique produit. Ainsi, une légumineuse favorisée en mélange aura tendance à amplifier l'effet « engrais vert » fourni par celle-ci. A l'opposé, si la non-légumineuse est favorisée, le mélange produira plutôt un effet « piège à nitrate ». Toutefois, lorsque les complémentarités sont optimisées, les mélanges de CIMS associant légumineuses et non-légumineuses peuvent permettre d'atteindre des performances proches de celles produites par la moyenne des cultures monospécifiques correspondantes en termes de services « piège à nitrate et « engrais vert ».

Cette efficacité du mélange à combiner les deux effets est due à des phénomènes de complémentarité de niche et/ou de facilitation dans la capture des ressources abiotiques. Les meilleures complémentarités sont principalement obtenues lorsque la disponibilité en azote minéral est faible lors du semis de la culture intermédiaire, ce qui est en concordance avec les conclusions issues de la littérature scientifique sur les cultures de vente associant une céréale et une légumineuse. De même, la complémentarité pour l'accès à la lumière grâce à des espèces ayant des architectures aériennes différentes et des complémentarités temporelles contrastées permet d'obtenir des mélanges efficaces pour produire des services en « relais », notamment dans le cas d'intercultures longues. Cependant, pour obtenir les effets escomptés il faut veiller à limiter la compétition entre les espèces.

Pour cela, il existe de nombreuses espèces de CIMS contrastées en termes de capacité de croissance, de sensibilité au gel ou de maintien de la croissance hivernale ce qui rend le choix des espèces à associer difficile mais néanmoins primordial pour la réussite du couvert. Une autre difficulté réside dans

le fait que l'intensité des services écosystémiques produits varie en fonction de la date de destruction et du contexte pédoclimatique nécessitant de faire des compromis entre les services ciblés. Par exemple, les mélanges contenant des crucifères réduiraient la lixiviation précoce des ions nitrate alors que le maintien de la croissance des légumineuses pendant l'hiver pourrait favoriser l'effet « engrais vert » pour la culture suivante avec une destruction tardive du mélange. Les mélanges de CIMS, peuvent présenter d'autres intérêts que ceux liés à l'azote comme améliorer la protection du sol grâce à une couverture plus longue et plus rapide, améliorer la gestion du soufre, stocker du carbone, réduire les émissions de gaz à effet de serre. Enfin d'un point de vue pratique, les mélanges de CIMS permettent de réduire le risque de mauvaise implantation grâce à une diversité de sensibilités aux conditions d'implantations et donc ces mélanges représentent une forme de sécurisation pour atteindre les services visés (Tribouillois et al., 2016b).

Les facteurs influençant la performance des mélanges de CIMS sont nombreux. Parmi eux, le choix des densités de semis et le nombre d'espèces à associer sont probablement des facteurs essentiels dont l'étude doit être approfondie. Enfin, les effets des mélanges de CIMS restent à étudier pour bon nombre de services ce qui ouvre un vaste champ de recherche à approfondir. Cela montre notamment les limites de l'expérimentation classique et laisse entrevoir les possibilités offertes par les modèles de cultures pour explorer cette riche diversité de pratiques et de services.

Références bibliographiques

- Andersen M.K., Hauggaard-nielsen H., Ambus P., Jensen E.S., 2004. Biomass production, symbiotic nitrogen fixation and inorganic N use in dual and tri-component annual intercrops. *Plant Soil* 266, 273–287.
- Anil L., Park J., Phipps R.H., Miller F.A., 1998. Temperate intercropping of cereals for forage: a review of the potential for growth and utilization with particular reference to the UK. *Grass Forage Sci* 53, 301–317.
- Bedoussac L., Justes E., 2010a. The efficiency of a durum wheat-winter pea intercrop to improve yield and wheat grain protein concentration depends on N availability during early growth. *Plant Soil* 330, 19–35.
- Bedoussac L., Justes E., 2010b. 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.
- Bedoussac L., Journet E.P., Hauggaard-Nielsen H., et al, 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.
- Cenpukdee U., Fukai S., 1992a. Cassava/legume intercropping with contrasting cassava cultivars. 2. Selection criteria for cassava genotypes in intercropping with two contrasting legume crops. *F Crop Res* 29, 135–149.
- Cenpukdee U., Fukai S., 1992b. Cassava/legume intercropping with contrasting cassava cultivars. 1. Competition between component crops under three intercropping conditions. *F Crop Res* 29, 113–133.
- Choesin D.N., Boerner R.E.J., 1991. Allyl Isothiocyanate Release and the Allelopathic Potential of *Brassica napus* (Brassicaceae). *Am J Bot* 78, 1083.
- Clark A.J., Decker A.M., Meisinger J.J., 1994. Seeding Rate and Kill Date Effects on Hairy Vetch-Cereal Rye Cover Crop Mixtures for Corn Production. *Agron J* 86, 1065–1070.
- Clark A.J., Decker A.M., Meisinger J.J., McIntosh M.S., 1997. Kill Date of Vetch, Rye, and a Vetch-Rye Mixture: II. Soil Moisture and Corn Yield. *Agron J* 89, 434–441.
- Connolly J., Wayne P., Murray R., 1990. Oecologia of annuals : density, frequency, and nutrient effects. *Oecologia* 82, 513–526.
- Corre-Hellou G., Crozat Y., 2005. N₂ fixation and N supply in organic pea (*Pisum sativum* L.) cropping systems as affected by weeds and pea weevil (*Sitona lineatus* L.). *Eur J Agron* 22, 449–458.

- Corre-Hellou G., Fustec J., Crozat Y., 2006. Interspecific Competition for Soil N and its Interaction with N₂ Fixation, Leaf Expansion and Crop Growth in Pea–Barley Intercrops. *Plant Soil* 282, 195–208.
- Couedel A., Alletto L., Tribouillois H., Justes E., 2018. Cover crop crucifer-legume mixtures provide effective nitrate catch crop and nitrogen green manure ecosystem services. *Agric. Ecosyst. Environ* 254, 50-59.
- Couedel A., Seassau C., Wirth J., Alletto L. 2017 Potentiels de régulation biotique par allélopathie et biofumigation ; services et dis-services produits par les cultures intermédiaires multiservices de crucifères. *Innovations Agronomiques*. 62 : 71-86
- Crawley M.J., 1997. *Plant ecology*, 2nd edn. Blackwell Science, Oxford
- Cudney D., Jordan L., Hall A., 1991. Effect of Wild Oat (*Avena fatua*) Infestations on Light Interception and Growth Rate of Wheat (*Triticum aestivum*). *Weed Science*, 39, 175-179.
- Dam N.M., Tytgat T.O.G., Kirkegaard J., 2009. Root and shoot glucosinolates: a comparison of their diversity, function and interactions in natural and managed ecosystems. *Phytochem Rev* 8, 171–186.
- Eriksen J., 2008. Soil Sulfur Cycling in Temperate Agricultural Systems. *Agron. Monogr.* 50 25–44.
- Eriksen J., Thorup-Kristensen K., 2002. The effect of catch crops on sulphate leaching and availability of S in the succeeding crop on sandy loam soil in Denmark. *Agric Ecosyst Environ* 90, 247–254.
- Fenández-Aparicio M., Sillero J.C., Rubiales D., 2007. Intercropping with cereals reduces infection by *Orobanche crenata* in legumes. *Crop Prot* 26, 1166–1172.
- Fukai S., Trenbath BR., 1993. Processes determining intercrop productivity and yields of component crops. *F Crop Res* 34, 247–271.
- Ghaley B.B., Hauggaard-Nielsen H., Høgh-Jensen H., Jensen ES., 2005. Intercropping of Wheat and Pea as Influenced by Nitrogen Fertilization. *Nutr Cycl Agroecosystems* 73, 201–212.
- Haramoto E.R., Gallandt E.R., 2005. Brassica cover cropping: I. Effects on weed and crop establishment. *Weed Sci* 53, 695–701.
- Hauggaard-Nielsen H., Ambus P., Jensen ES., 2001. Interspecific competition , N use and interference with weeds in pea - barley intercropping. *F Crop Res* 70, 101–109.
- Hauggaard-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.
- Hauggaard-Nielsen H., Andersen M.K., Jørnsgaard B., Jensen E.S., 2006. Density and relative frequency effects on competitive interactions and resource use in pea–barley intercrops. *F Crop Res* 95, 256–267.
- Hauggaard-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.
- Høgh-Jensen H., Schjoerring J.K., 2010. Interactions between nitrogen, phosphorus and potassium determine growth and N₂-fixation in white clover and ryegrass leys. *Nutr Cycl Agroecosystems* 87, 327–338.
- Jensen E.S., 1996. Grain yield, symbiotic N₂ fixation and interspecific competition for inorganic N in pea-barley intercrops. *Plant Soil* 182, 25–38.
- Justes E., Beaudoin N., Bertuzzi P., et al., 2012. Réduire les fuites de nitrate au moyen de cultures intermédiaires: Conséquences sur les bilans d'eau et d'azote, autres services écosystémiques. Rapport d'étude, INRA France
- Kramberger B., Gselman A., Kristl J., et al., 2014. Winter cover crop: the effects of grass–clover mixture proportion and biomass management on maize and the apparent residual N in the soil. *Eur J Agron* 55, 63–71.
- Kramberger B., Gselman A., Janzekovic M., et al., 2009. Effects of cover crops on soil mineral nitrogen and on the yield and nitrogen content of maize. *Eur J Agron* 31, 103–109.
- Kramberger B., Gselman A., Podvršnik M., et al., 2013. Environmental advantages of binary mixtures of *Trifolium incarnatum* and *Lolium multiflorum* over individual pure stands. *Plant Soil Environ* 59, 22–28.

- Kuo S., Sainju U.M., 1998. Nitrogen mineralization and availability of mixed leguminous and non-leguminous cover crop residues in soil. *Biol Fertil Soils* 26, 346–353.
- Malézieux E., Crozat Y., Dupraz C., et al., 2009. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agron Sustain Dev* 29, 43–62.
- Meisinger J.J.J., Hargrove W.L., Mikkelsen R.L., et al., 1991. Effects of cover crops on groundwater quality. In: Hargrove eds. WL (ed) *Cover Crop. clean water*. Soil and Water Conservation Society, Ankeny, IA: SWCS, pp 57–68
- Möller K., Reents H.-J., 2009. Effects of various cover crops after peas on nitrate leaching and nitrogen supply to succeeding winter wheat or potato crops. *J Plant Nutr Soil Sci* 172, 277–287.
- Möller K., Stinner W., Leithold G., 2008. Growth, composition, biological N₂ fixation and nutrient uptake of a leguminous cover crop mixture and the effect of their removal on field nitrogen balances and nitrate leaching risk. *Nutr Cycl Agroecosystems* 82, 233–249.
- Niknahad-Gharmakher H., Piutti S., Machet J.M., et al., 2012. Mineralization-immobilization of sulphur in a soil during decomposition of plant residues of varied chemical composition and S content. *Plant Soil* 360, 391–404.
- Ofori F., Stern W., 1987. Cereal–legume intercropping. *Adv Agron* 41, 41–90.
- Ranells N.N., Wagger M.G., 1996. Nitrogen Release from Grass and Legume Cover Crop Monocultures and Bicultures. *Agron J* 88, 777–782.
- Ranells N.N., Wagger M.G., 1997. Winter annual grass-legume bicultures for efficient nitrogen management in no-till corn. *Agric Ecosyst Environ* 65, 23–32.
- Rüegg W.T., Richner W., Stamp P., Feil B., 1998. Accumulation of dry matter and nitrogen by minimum-tillage silage maize planted into winter cover crop residues. *Eur J Agron* 8, 59–69.
- Salmerón M., Caveró J., Quílez D., Isla R., 2010. Winter Cover Crops Affect Monoculture Maize Yield and Nitrogen Leaching under Irrigated Mediterranean Conditions. *Agron J* 102:1700–1709.
- Scherer H.W., 2001. Sulphur in crop production - invited paper. *Eur J Agron* 14, 81–111.
- Sekamate B., Ogenga-Latigo M., Russell-Smith A., 2003. Effects of maize–legume intercrops on termite damage to maize, activity of predatory ants and maize yields in Uganda. *Crop Prot* 22, 87–93.
- Smith B., Wärlind D., Arneth A., et al., 2014. Implications of incorporating N cycling and N limitations on primary production in an individual-based dynamic vegetation model. *Biogeosciences* 11, 2027–2054.
- Stirling C., Williams J., Black C., Ong C., 1990. The effect of timing of shade on development, dry matter production and light-use efficiency in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) under field conditions. *Aust J Agric Res* 41, 633.
- Stopes C., Millington S., Woodward L., 1996. Dry matter and nitrogen accumulation by three leguminous green manure species and the yield of a following wheat crop in an organic production system. *Agric Ecosyst Environ* 57, 189–196.
- Sullivan P.G., Parrish D.J., Luna J.M., 1991. Cover crop contributions to N supply and water conservation in corn production. *Am J Altern Agric* 6, 106–113.
- Summers C.F., Park S., Dunn A.R., et al., 2014. Single season effects of mixed-species cover crops on tomato health (cultivar Celebrity) in multi-state field trials. *Appl Soil Ecol* 77, 51–58.
- Szumigalski AR., Van Acker RC., 2008. Land Equivalent Ratios, Light Interception, and Water Use in Annual Intercrops in the Presence or Absence of In-Crop Herbicides. *Agron J* 100, 1145–1154.
- Thomsen I.K., Hansen E.M., 2014. Cover crop growth and impact on N leaching as affected by pre- and postharvest sowing and time of incorporation. *Soil Use Manag* 30, 48–57.
- Thorup-Kristensen K., 2001. Are differences in root growth of nitrogen catch crops important for their ability to reduce soil nitrate-N content, and how can this be measured? *Plant Soil* 230, 185–195.
- Thorup-Kristensen K., Magid J., Jensen L., 2003. Catch crops and green manures as biological tools in nitrogen management in temperate zones. *Adv Agron* 79, 227–302.
- Thorup-Kristensen K., Dresbøll D.B., 2010. Incorporation time of nitrogen catch crops influences the N effect for the succeeding crop. *Soil Use Manag* 26, 27–35.

- Tofinga M.P., Paolini R., Snaydon R.W., 2009 A study of root and shoot interactions between cereals and peas in mixtures. *J Agric Sci* 120, 13–24.
- Tonitto C., David M.B.B., Drinkwater L.E.E., 2006. Replacing bare fallows with cover crops in fertilizer-intensive cropping systems: A meta-analysis of crop yield and N dynamics. *Agric Ecosyst Environ* 112, 58–72.
- Tosti G., Benincasa P., Farneselli M., et al., 2012. Green manuring effect of pure and mixed barley – hairy vetch winter cover crops on maize and processing tomato N nutrition. *Eur J Agron* 43, 136–146.
- Tosti G., Benincasa P., Farneselli M., et al., 2014. Barley–hairy vetch mixture as cover crop for green manuring and the mitigation of N leaching risk. *Eur J Agron* 54, 34–39.
- Trenbath B.R., 1993. Intercropping for the management of pests and diseases. *F Crop Res* 34, 381–405.
- Tribouillois H., 2014. Caractérisation fonctionnelle d'espèces utilisées en cultures intermédiaires et analyse de leurs performances en mélanges bi-spécifiques pour produire des services écosystémiques de gestion de l'azote. INP Toulouse
- Tribouillois H., Cruz P., Cohan J-P., Justes É., 2015. Modelling agroecosystem nitrogen functions provided by cover crop species in bispecific mixtures using functional traits and environmental factors. *Agric Ecosyst Environ* 207, 218–228.
- Tribouillois H., Cohan JP., Justes E., 2016. Cover crop mixtures including legume produce ecosystem services of nitrate capture and green manuring: assessment combining experimentation and modelling. *Plant Soil* 401, 347–364.
- Vandermeer J., 1989. The ecology of intercropping. The Cambridge University Press, Cambridge
- Wendling M., Büchi L., Amossé C., et al., 2017. Specific interactions leading to transgressive overyielding in cover crop mixtures. *Agric Ecosyst Environ* 241, 88–99.
- Willey R.W., 1979. Intercropping - Its importance and research need. Part 1. Competition and yield advantages. *F Crop Abstr* 32, 1–10.
- Wortman S.E., Francis C.A., Bernards M.L., et al., 2012a. Optimizing Cover Crop Benefits with Diverse Mixtures and an Alternative Termination Method. *Agron J* 104, 1425–1435.
- Wortman S.E., Francis C.A., Lindquist J.L., 2012b. Cover Crop Mixtures for the Western Corn Belt: Opportunities for Increased Productivity and Stability. *Agron J* 104, 699–705.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0).



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL).