# THÈSE

**En vue de l'obtention du**

# DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

**Délivré par :**

Institut National Polytechnique de Toulouse (INP Toulouse)

**Discipline ou spécialité :**

Agrosystèmes, Écosystèmes et Environnement

---

## Présentée et soutenue par :

Mme BOCHRA KAMMOUN

le jeudi 18 décembre 2014

## Titre :

ANALYSE DES INTERACTIONS GENOTYPE X ENVIRONNEMENT X CONDUITE CULTURALE DE PEUPLEMENT BI-SPECIFIQUE DE CULTURES ASSOCIEES DE BLE DUR ET DE LEGUMINEUSES A GRAINES A DES FINS DE CHOIX VARIETAL ET D'OPTIMISATION DE LEURS ITINERAIRES TECHNIQUES.

---

**Ecole doctorale :**

Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingénieries (SEVAB)

**Unité de recherche :**

AGIR - UMR 1248 INRA/INPT, Equipe VASCO

**Directeur(s) de Thèse :**

M. ETIENNE-PASCAL JOURNET

M. LAURENT BEDOUSSAC

**Rapporteurs :**

M. BERNARD NICOLARDOT, AGROSUP DIJON

Mme BERNADETTE JULIER, INRA LUSIGNAN

M. PHILIPPE HINSINGER, INRA MONTPELLIER

**Membre(s) du jury :**

M. PHILIPPE HINSINGER, INRA MONTPELLIER, Président

M. ETIENNE-PASCAL JOURNET, INRA TOULOUSE, Membre

M. LAURENT BEDOUSSAC, ENFA DE TOULOUSE, Membre

Mme JOELLE FUSTEC, GROUPE ESA, Membre

# *REMERCIEMENTS*

Une thèse est un travail de longue haleine qui nécessite un investissement personnel important et beaucoup de patience. Pendant trois ans, la thèse devient toute notre vie mais c'est aussi une aventure humaine faite de rencontres et d'amitiés. Pour cela, je tiens à remercier toutes les personnes impliquées de près ou de loin dans ce travail, ainsi que toutes celles qui m'ont aidée à venir à bout de cette expérience.

Je tiens tout d'abord à remercier chaleureusement mes directeurs de thèse, Etienne-Pascal Journet et Laurent Bedoussac, grâce à qui ces années de thèse ont été très riches scientifiquement et humainement parlant. Il m'est quasiment impossible d'exprimer tout ce que je vous dois en quelques mots. Ce travail n'aurait certainement pas abouti sans votre soutien inconditionnel et l'ensemble de vos conseils. Merci d'avoir été présents à chaque fois que j'en ai eu besoin, pour discuter des résultats, de la rédaction, et de tout le reste. Ce fut un honneur de traverser ces trois années de thèse en votre compagnie et nos discussions scientifiques me manqueront.

Mes remerciements chaleureux vont également à Eric Justes pour m'avoir proposé ce travail de thèse et m'avoir accueilli dans les meilleures conditions dans son équipe. Je le remercie aussi pour ses conseils, sa gentillesse et son soutien. Je remercie également Jacques-Eric Bergez, directeur de l'UMR AGIR où cette thèse s'est déroulée, pour son accueil et l'écoute qu'il réserve particulièrement aux doctorants de l'unité.

Je souhaite par la suite remercier tous les membres de mon jury pour l'intérêt porté à mes travaux, M. Philippe Hinsinger qui a présidé le jury ainsi que M. Bernard Nicolardot et Mme Bernadette Julier qui ont rapporté le manuscrit avec objectivité et très grand intérêt. Je remercie également Mme Joëlle Fustec d'avoir accepté d'examiner ce travail de thèse. Je les remercie pour les rapports et les commentaires pertinents et très encourageants notamment sur la qualité et la consistance du travail réalisé.

Un grand merci aussi à M. Gérard Duc, M. Christophe Naudin et M. Pierre Casadebaig d'avoir accepté d'être membres de mon comité de thèse. Je les remercie pour leurs remarques constructives et pour m'avoir permis de profiter des échanges intéressants qui m'ont aidé à faire évoluer mon travail.

La partie expérimentale de cette thèse n'aurait pu avoir lieu sans la participation active du personnel de l'équipe technique. Je tiens à remercier Patrice Rouet, Didier Rafaillac et Michel Labarrère qui ont supporté mes protocoles d'expérimentations et m'ont accompagnée au champ et au laboratoire pendant les deux années d'expérimentation. Une pensée particulière à Aurélie Navarre pour sa contribution à ce travail expérimental mais aussi à sa gentillesse, son écoute et son soutien durant les moments difficiles. Merci également à toute l'équipe du domaine expérimental d'Auzeville pour leur aide et leur contribution au bon déroulement de cette partie expérimentale. Je n'oublie pas évidemment tous les stagiaires qui ont travaillé avec moi : Romain, Rémy, Dima et Juliana. Un grand merci pour votre énergie, votre investissement et pour avoir rendu les plus durs moments de terrain un immense plaisir de partage et d'humour.

Merci à toute l'équipe administrative de l'unité AGIR, pour leur aide et leur gentillesse. Un merci tout particulier à Christel Moder et Maryse Perreu pour leur patience et pour m'avoir permis de réaliser cette thèse dans les meilleurs conditions. Un grand merci à tous mes collègues qui m'ont entourée durant ces trois années : Myriam, Julie, Marie-Hélène, Ariane, Marion, André, Toky et Florian. Un merci tout particulier à Hélène avec qui j'ai partagé des moments de doute mais aussi d'enthousiasme et d'espoir durant ces trois ans. Merci également à Fety pour son soutien et son écoute. Je n'oublierai jamais nos discussions « très variées » autour d'un café à la cantine ou lors de nos soirées !

Une grande pensée aussi à mon amie Bahya qui était toute ma famille à Toulouse. Merci pour ton grand cœur, ton soutien et ta joie de vivre. Merci également à mes amies maghrébines : Soukaina et Wiem pour les moments de folie qu'on a partagés et sans lesquelles je n'aurais pas pu surmonter quelques périodes difficiles.

Je remercie bien évidemment les membres de ma famille pour leur soutien inconditionnel et particulièrement mes parents Abdelaziz et Raoudha et ma sœur Ines. Sans votre soutien durant ces années, je n'aurais pu arriver à un tel aboutissement. Merci d'avoir toujours cru en moi et de m'avoir épaulée dans les moments les plus durs malgré que je sois loin de vous. Je ne remercierai jamais assez mon mari Younes pour m'avoir supportée au quotidien depuis mon arrivée en France. Merci pour ta confiance en moi, ton optimisme sans limites ainsi que le soutien sans failles que tu as pu m'apporter. Sans toi, je sais que je n'aurais jamais pu dépasser toutes les épreuves que j'ai rencontrées sur mon chemin.

Que toutes ces personnes reçoivent ici l'expression de ma profonde gratitude.

*Table des matières*

**CHAPITRE I ..... 7**
**Introduction - Synthèse bibliographique ..... 7**
Introduction générale à la problématique ..... 8
1. Les cultures associées : Intérêts et contraintes ..... 9
1.1. Intérêts des associations « blé dur-légumineuses à graines » ..... 9
1.2. Contraintes de production des cultures associées ..... 10
2. Fonctionnement de l'association: entre compétition, complémentarité et facilitation ..... 11
2.1. Formes des interactions en association ..... 11
2.2. Partage des ressources entre espèces associées ..... 12
2.2.1. Partage de la lumière ..... 12
2.2.2. Acquisition de l'azote ..... 13
3. Relation entre fonctionnement et traits variétaux ..... 14
3.1. Une approche fonctionnelle des cultures associées: notion de trait ..... 14
3.1.1. Traits fonctionnels et traits de performance ..... 15
3.1.2. Plasticité phénotypique ..... 16
3.2. Choix variétal en culture associée ..... 16
3.3. Traits adaptés à la culture associée ..... 18
4. Objectifs et hypothèses de la thèse ..... 20
5. Organisation du manuscrit ..... 22

**CHAPITRE II ..... 24**
**Matériels et Méthodes ..... 24**
1. Conditions pédoclimatiques ..... 25
1.1. Caractéristiques du sol ..... 25
1.2. Conditions climatiques ..... 26
2. Dispositif expérimental ..... 27
3. Matériel végétal ..... 29

**CHAPITRE III ..... 31**
**Evaluation de la performance des associations de blé dur-légumineuses à graines et de l'effet de la diversité variétale sur les interactions interspécifiques ..... 31**
1. Introduction ..... 34
2. Material and methods ..... 36
2.1. Site, climate and soil ..... 36
2.2. Experimental design ..... 37
2.3. Calculations and statistics ..... 39
2.3.1. Land Equivalent Ratio (LER) ..... 39
2.3.2. Interspecific and intraspecific interaction indices (IE and IA) for yield ..... 39
2.3.3. N2 fixation ..... 40
2.3.4. Modelling IC grain yield ..... 40
2.3.5. Statistics ..... 42
3. Results and Discussion ..... 42

3.1. Intercropping efficiency ..... 42
3.1.1. Emergence and plant densities ..... 42
3.1.2. Global intercrop performance for grain yield and climatic effects ..... 42
3.1.3. Global intercrop performance for grain yield as assessed using LER indices ..... 45
3.1.4. N use complementarity in intercrops ..... 48
3.2. Characterization of competitive interaction levels within intercrops ..... 50
3.2.1. Comparing interspecific and intraspecific interactions ..... 50
3.2.2. Relationship between interspecific interaction index and biomass of the second intercropped species ..... 53
3.3. Effect of cultivar diversity on intercrop performance ..... 55
3.3.1. Wheat cultivar x grain legume cultivar interactions ..... 55
3.3.2. Cultivar effect on N acquisition in intercrops ..... 57
3.4. Genotype x cropping mode interactions ..... 59
3.5. Estimation of cultivar intercrop yields from sole crop yields and average IE indices .. 61
4. Conclusions ..... 64
Chapitre III: Principaux résultats ..... 66

**CHAPITRE IV ..... 67**
**Analyse du fonctionnement dynamique des associations de blé dur-légumineuses à graines et évaluation de l'impact des interactions inter et intra-spécifiques sur l'élaboration du rendement ..... 67**
1. Introduction ..... 69
2. Materials and methods ..... 69
2.1. Site and soil ..... 69
2.2. Experimental design ..... 69
2.3. Measurements and analyses ..... 70
2.4. Calculations ..... 71
2.4.1. Growth rate ..... 71
2.4.2. Height dynamics ..... 71
2.4.3. Interspecific and intraspecific interaction indices ..... 72
2.5. Statistics ..... 73
3. Results ..... 74
3.1. Dry weight dynamics ..... 74
3.1.1. Dry weight dynamics of sole crops and whole intercrops ..... 74
3.1.2. Species dry weight dynamics within intercrops ..... 75
3.1.3. Legumes cultivars dry weight dynamics in sole crops and intercrops ..... 76
3.2. GLAI dynamics ..... 78
3.2.1. Green leaf area index dynamics of sole crops and whole intercrops ..... 78
3.2.2. Green leaf area index dynamics of intercropped species ..... 79

3.2.3. Green leaf area index dynamics of legume cultivars in sole crops and intercrops . 80
3.3. Height dynamics ..... 82
3.3.1. Height dynamics in SC ..... 82
3.3.2. Height dynamics in IC ..... 83
3.3.3. Height dynamics for legumes cultivars in sole crops and intercrops ..... 84
3.4. Interspecific and intraspecific interactions dynamics ..... 85
3.5. Analysis of yield formation ..... 87
3.5.1. Effect of interspecific and intraspecific competition on yield components ..... 87
3.5.2. Effect of wheat competition on legumes cultivars yield components ..... 89
4. Discussion ..... 91
4.1. From emergence to E1cm ..... 91
4.2. From E1cm to wheat flowering ..... 92
4.3. From wheat flowering to harvest ..... 94
4.4. Consequences on yield components ..... 94
Chapitre IV: Principaux résultats ..... 97

**CHAPITRE V ..... 98**
**Rechercherche des facteurs dynamiques explicatifs de la sensibilité des légumineuses aux intercations interspécifiques avec le blé ..... 98**
1. Introduction ..... 99
2. Matériels et méthodes ..... 101
2.1. Protocoles expérimentaux ..... 101
2.2. Mesures et analyses ..... 102
2.3. Calculs ..... 102
2.3.1. Indice d'interaction interspécifique ..... 102
2.3.2. Rapports de biomasse, de hauteur et de GLAI ..... 102
3. Résultats et discussion ..... 103
3.1. Relation entre la performance finale de la légumineuse et le rapport des biomasses entre les espèces associées à différents stades de développement ..... 103
3.2. Importance des caractéristiques de la canopée sur la performance de la légumineuse en association ..... 108
3.2.1. Relation entre la performance finale de la légumineuse et le rapport des hauteurs entres les espèces associées à différents stades de développement ..... 109
3.2.2. Relation entre la performance finale de la légumineuse et le rapport des GLAI entre les espèces associées à différents stades de développement ..... 112
Chapitre V: Principaux résultats ..... 114

**CHAPITRE VI ..... 115**
**Evaluation de la plasticité des traits phénotypiques entre culture pure et association de blé dur–légumineuses à graines et détermination des traits marqueurs de performance ..... 115**

1. Introduction ..... 117
2. Matériels et méthodes ..... 117
2.1. Protocoles expérimentaux ..... 117
2.2. Mesures de trais de performance ..... 118
2.2.1. Traits relatifs à la croissance végétative ..... 118
2.2.2. Traits relatifs à la reproduction ..... 120
3. Résultats ..... 121
3.1. Comparaison pour chaque espèce des traits phénotypiques et de leur sensibilité à la culture en association ..... 122
3.1.1. Blé dur ..... 122
3.1.2. Féverole d'hiver ..... 124
3.1.3. Pois d'hiver ..... 126
3.2. Comparaison inter-variétale des traits phénotypiques et de leur sensibilité à la culture en association ..... 127
3.2.1. Comparaison et évaluation du comportement entre variétés de blé dur en cultures pures et en association ..... 127
3.2.2. Comparaison et évaluation du comportement entre variétés de féverole en cultures pures et en association ..... 129
3.2.3. Comparaison et évaluation du comportement entre variétés de pois d'hiver en cultures pures et en association ..... 132
4. Discussion ..... 135
4.1. Analyse de la variabilité des performances de chaque espèce entre SC et IC ..... 135
4.2. Analyse de la variabilité inter-variétale des performances en SC et IC ..... 136
Chapitre VI: Principaux résultats ..... 139

**CHAPITRE VII ..... 140**
**Discussion générale, Conclusions et Perspectives ..... 140**
1. Discussion générale et conclusions ..... 141
1.1. Performance des associations et compétitivité des génotypes utilisés ..... 141
1.2. Evaluation de la performance des espèces entre SC et IC ..... 142
1.3. Evaluation de la sensibilité aux interactions interspécifiques ..... 144
1.4. Evaluation de la sensibilité aux interactions interspécifiques ..... 146
1.5. Complexité de l'étude variétale pour les associations de cultures ..... 147
2. Perspectives ..... 148
2.1. Concevoir des idéotypes pour élaborer des règles d'assemblage génériques ..... 148
2.2. Caractériser les traits racinaires pour optimiser le partage des ressources du sol ..... 149
2.3. La détermination du choix variétal en culture associée est insuffisant ..... 149
**REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES ..... 151**
**LISTE DES FIGURES ..... 159**
**LISTE DES TABLEAUX ..... 163**
**ANNEXES ..... 165**

# CHAPITRE I

# Introduction - Synthèse bibliographique

## Introduction générale à la problématique

A travers l'agriculture, l'homme a exploité l'environnement et ses ressources naturelles depuis des millénaires afin d'assurer ses besoins alimentaires. Les formes d'agriculture ont évolué au cours du temps et le degré d'exploitation des ressources s'est amplifié avec la mécanisation de l'agriculture, la sélection génétique et l'utilisation des intrants chimiques.

En particulier, dans le souci d'atteindre l'autosuffisance alimentaire, les systèmes agricoles ont subi, au cours des soixante dernières années de profondes évolutions avec l'utilisation de plus en plus importantes d'intrants (fertilisants, pesticides, irrigation, mécanisation…) et une simplification des agrosystèmes caractérisée par une réduction de la diversité spécifique et variétale sur des parcelles de plus en plus grandes.

Ces systèmes de production, de plus en plus intensifs et spécialisés, sont fortement critiqués aujourd'hui pour leurs impacts négatifs sur l'environnement tels que : l'érosion des sols ; les contaminations chimiques des eaux, des sols et de l'air ; la perte de biodiversité ; les résistances des maladies et ravageurs ; l'utilisation d'énergie fossile ou encore l'accroissement des émissions de gaz à effet de serre (Giller et al., 1997; Griffon, 1999; Tilman et al., 2002; Malézieux et al., 2009).

Actuellement, une prise de conscience environnementale est en train de s'opérer au niveau sociétal et politique posant la question de l'innovation des modes de gestion et de la conception de systèmes de culture alternatifs. Ainsi, l'objectif est désormais d'orienter les systèmes agricoles vers des pratiques plus respectueuses de l'environnement tout en maintenant un niveau de rentabilité économique suffisant (Griffon, 1999) et en assurant une production agricole suffisante et de qualité (Tilman et al., 2002).

Des systèmes de culture alternatifs mettant mieux à profit les interactions biotiques et les régulations biologiques ont été proposés afin de répondre aux enjeux de la durabilité. Des travaux récents montrent que la biodiversité dans les agro-écosystèmes peut : i) réduire la variabilité des récoltes dans des contextes environnementaux variables ; ii) rétablir les services écosystémiques perturbés ou encore iii) réduire les risques liés aux ravageurs et maladies grâce à un contrôle biologique (Gurr et al., 2003; Malézieux et al., 2009).

L'accroissement de la diversité dans les agrosystèmes peut être réalisé en diversifiant dans le temps les espèces et variétés cultivées dans les systèmes de culture (rotations). Une autre

façon d'accroitre la biodiversité consiste à associer différentes espèces ou variétés au sein d'une même parcelle (agroforesterie ou associations de cultures annuelles par exemple). Cette pratique consistant à mélanger au moins deux espèces nécessite la mise en œuvre de connaissances nouvelles sur leur fonctionnement et leur gestion du fait que ces systèmes requièrent des techniques culturales adaptées.

L'association d'espèces est définie comme la culture d'au moins deux espèces sur une même parcelle et pendant une durée significative de leur cycle de croissance sans nécessairement être semées ou récoltées simultanément (Willey, 1979a). Plusieurs travaux de recherche (Willey, 1979b; Horwith, 1985; Hauggaard-nielsen et al., 2001; Bedoussac, 2009; Louarn et al., 2010; Lithourgidis et al., 2011) ont montré les avantages des mélanges d'espèces (par comparaison avec les systèmes monospécifiques) et ce tout particulièrement dans les systèmes à bas niveau d'intrants et pour les mélanges de céréales et de légumineuses, Ainsi, nous observons actuellement un regain d'intérêt pour ces associations qui pourraient servir à la conception d'une agriculture plus écologique.

# 1. Les cultures associées : Intérêts et contraintes

## 1.1. Intérêts des associations « blé dur-légumineuses à graines »

Les associations d'espèces permettraient une utilisation plus efficiente des ressources disponibles (eau, azote, lumière, nutriments) et ainsi d'accroître la productivité par rapport aux cultures monospécifiques. Cependant, ce gain de productivité n'a lieu que si les espèces composantes de l'association ne sont pas totalement en compétition pour les mêmes ressources. On parle alors de complémentarité de niche, une situation où les compétitions interspécifiques sont plus faibles que les compétitions intra-spécifiques (De Wit, 1960; Trenbath, 1976). Dans le cas des associations avec une légumineuse un intérêt particulier vient de la capacité de ces dernières à fixer l'azote atmosphérique de l'air permettant une meilleure efficience dans l'utilisation des ressources azotées (azote minéral du sol et N2 de l'air). Du fait de la complémentarité entre les espèces associées il a également été observé des gains qualitatifs. En particulier, il a été démontré que la teneur en protéines du grain de céréale est souvent plus élevée en association qu'en culture pure (Jensen, 1996; Corre-Hellou, 2005; Bedoussac et Justes, 2010). De plus, l'introduction de légumineuses dans les systèmes de culture permettrait de réduire les risques de pollution par les nitrates, par réduction des apports d'engrais azotés, et d'améliorer la fertilité du sol. La culture de légumineuses en association est ainsi considérée comme une voie alternative et durable pour introduire de l'azote dans les agrosystèmes à bas niveau d'intrants azotés et ainsi améliorer l'autonomie

azotée de ces systèmes (Fustec et al., 2010). En particulier, plusieurs travaux ont montré que la part de la fixation symbiotique dans l'acquisition d'azote par les légumineuses est plus élevée en association qu'en culture pure ( Carlsson and Huss-Danell, 2003; Corre-Hellou et al., 2006; Bedoussac, 2009;). Par ailleurs, les cultures associées pourraient être une forme de garantie face aux événements imprévus qui peuvent affecter les productions tels que le gel, la sécheresse ou encore les maladies et ce du fait d'une résilience accrue de ces systèmes. En particulier cette résilience serait la conséquence d'une diversité morphologique et physiologique des espèces associées qui permettrait à ces systèmes d'une part de réduire les dégâts et d'autre part à une espèce de compenser la destruction partielle de l'autre (Rao et Willey, 1980; Horwith, 1985). La culture de légumineuses en association permettrait également de réduire les risques de verse et de limiter le développement des adventices, maladies et ravageurs tels que les pucerons et les sitones (Trenbath, 1993; Hauggaard-nielsen et al., 2001; Corre- Hellou et al., 2011).

### 1.2. Contraintes de production des cultures associées

Malgré les nombreux intérêts agronomiques et environnementaux que peuvent présenter les associations d'espèces, ces systèmes sont encore peu cultivés dans les régions de grandes cultures intensives si ce n'est pour la production de fourrage et d'aliments destinés aux animaux d'élevage. De même, peu de références sont disponibles pour optimiser leur conduite et notamment sur les densités de semis, le choix variétal ou encore la fertilisation azotée. De plus, leur développement à grande échelle est limité par un certain nombre de freins concernant par exemple la mécanisation (semoirs et moissonneuses batteuses adaptés) mais également l'organisation logistique des filières et en tout premier lieu celle des organismes collecteurs-stockeurs pour qui ces systèmes posent des contraintes en terme de collecte et tri. Ainsi, il apparait qu'une coordination efficace entre tous les maillons de la filière doit être mise en œuvre afin d'accompagner le développement de ces pratiques agricoles innovantes.

Parmi les contraintes souvent évoquées par les acteurs, l'incertitude concernant la prévision de la proportion des espèces à la récolte est souvent évoquée. En effet, la proportion des espèces est difficile à prévoir car elle dépend notamment des densités de semis, de la structure des mélanges (semis en rang ou en mélange sur le rang), du niveau de fertilisation azotée, des variétés utilisées et le tout en interaction avec le contexte pédoclimatique. Par conséquent il est nécessaire d'acquérir des connaissances sur le fonctionnement des associations et sur les interactions (compétition / complémentarité) qui ont lieu entre les espèces associées. Ainsi, l'étude des caractéristiques structurales et fonctionnelles des espèces associées s'avère

indispensable pour cerner les déterminants majeurs de l'équilibre entre les processus de compétition et de complémentarité qui s'opèrent entre ces espèces.

## 2. Fonctionnement de l'association: entre compétition, complémentarité et facilitation

### 2.1. Formes des interactions en association

L'association d'espèces peut induire deux types d'interactions (Vandermeer, 1989) : la compétition et la facilitation. La compétition est définie comme l'ensemble des effets que peut induire la présence d'une plante sur une autre en consommant ou en limitant l'accès à une ressource dont la disponibilité est limitée (Keddy, 2001). Ces effets peuvent modifier la croissance, la reproduction ou la survie des plantes et ont donc le plus souvent un effet négatif sur l'une ou les deux espèces. On distingue deux grands types de mécanismes de compétition : la compétition par exploitation et la compétition par interférence. La compétition par exploitation résulte du fait que les plantes entrent en concurrence pour les ressources abiotiques du milieu (eau, nutriments ou lumière…); cette compétition est donc liée au partage des ressources entre les espèces associées (Tilman, 1997). La compétition par interférence quant à elle n'est pas liée aux ressources. C'est le cas par exemple de l'allélopathie qui correspond à la capacité de certaines espèces de libérer dans le milieu des composés chimiques qui affectent directement la performance des autres espèces associées (Rice, 1984). Il est à souligner que les compétitions par exploitation sont bien mieux documentées que les compétitions par interférence dans les études des interactions inter- et intra-spécifiques dans les systèmes multi-spécifiques. Par ailleurs, les interactions interspécifiques dépendent des ressources pour lesquelles les espèces sont en concurrence, des caractéristiques des espèces en interaction et enfin des mécanismes d'interaction (Keddy, 2001).

Chaque espèce possède des capacités compétitrices particulières dépendant de ses propres tolérances et de son effet sur les autres plantes. On distingue ainsi : i) l'effet compétiteur qui correspond à la capacité d'une espèce à réduire les performances de l'espèce associée de ii) la réponse compétitrice qui représente l'aptitude d'une espèce à tolérer l'effet compétiteur de l'espèce qui lui est associée (Goldberg et Landa, 1991). Par ailleurs, lorsque les espèces associées utilisent des ressources du milieu dans des niches différentes comme par exemple les légumineuses qui fixent le $N_2$ atmosphérique ou/et lorsqu'il existe une complémentarité d'utilisation d'une même ressource dans le temps ou dans l'espace entre les espèces associées, alors la compétition interspécifique peut être inférieure à la compétition intra-spécifique,

induisant un gain de rendement en association (Willey, 1979a). C'est le cas notamment lorsque les différences morphologiques entre les espèces associées augmentent la vitesse de couverture du sol et par conséquent le niveau d'efficience d'interception du rayonnement (Sinoquet et Caldwell, 1995).Une telle complémentarité est amplifiée lorsque les composantes de l'association présentent des différences phénologiques fortes conduisant à l'acquisition de ressources de façon asynchrone (Willey, 1979a; Ofori et Stern, 1987).

Contrairement aux phénomènes de compétition qui interviennent presque toujours dans les associations de cultures, les phénomènes de facilitation sont moins fréquents mais peuvent jouer un rôle important dans certaines associations ( Vandermeer, 1989; Hauggaard-Nielsen et Jensen, 2005). Le terme de facilitation regroupe les processus directs ou indirects (Bruno et al., 2003) liés à la présence d'une espèce qui modifient de manière positive les conditions du milieu pour l'autre espèce associée. C'est le cas par exemple de la réduction des maladies (Trenbath, 1993) et des adventices (Hauggaard-nielsen et al., 2001) ou encore de l'augmentation de la disponibilité en nutriments comme le phosphore pour la céréale permise par le relargage de protons via la fixation symbiotique de la légumineuse (Hinsinger et al., 2011).

## 2.2. Partage des ressources entre espèces associées

On distingue généralement deux niveaux d'interaction : i) le niveau aérien pour l'interception du rayonnement et ii) le niveau souterrain, ou racinaire, pour le prélèvement de l'eau et des minéraux.

### 2.2.1. Partage de la lumière

La compétition pour la lumière et son partage entre des espèces associées constituent des éléments fondamentaux dans la compréhension du fonctionnement des associations et de leur performance ainsi que dans le raisonnement de leur pilotage. On attribue souvent la meilleure productivité des associations à une meilleure efficience d'interception de l'énergie lumineuse par rapport aux cultures pures (Willey 1979a; Keating et Carberry, 1993; Bedoussac et Justes 2010b). L'interception de la lumière par l'association dans sa globalité dépend fortement de la structure spatiale du couvert et son partage entre les espèces associées est souvent considéré comme asymétrique. La lumière étant une ressource unidirectionnelle, les plantes de plus grande taille auront le plus souvent un accès privilégié pour cette ressource par rapport aux plantes de plus petite taille (Wedin et Tilman, 1993) et l'on parle souvent de façon réductrice de plante dominante vs. dominée. Toutefois, la hauteur n'est pas le seul critère et différents

travaux montrent que les caractéristiques morphologiques des espèces tels que la longueur des entrenœuds, la largeur et l'angle d'inclinaison des feuilles ou encore la surface foliaire et sa répartition sont également des facteurs déterminants de l'interception du rayonnement et de son partage entre chaque composante (Davis et Garcia, 1983; Caldwell, 1987; Cudney et al.,1991).

Davis et Wolley (1993) ont par exemple observé qu'une variété de maïs avec des entrenœuds courts et des feuilles larges ne convient pas pour une association avec le haricot tout comme les variétés de maïs plus hautes ayant des feuilles assez larges du fait que ces types variétaux engendre un ombrage fort et donc une importante réduction du rendement de la légumineuse associée. A l'inverse ces auteurs ont montré que des variétés moyennement hautes avec un entrenœud assez grand et des feuilles plus étroites permettaient un développement correct de la légumineuse et donc une meilleure performance de l'association. Toujours dans des associations maïs-haricot, Soto-Guevara et Smith (1991) ont trouvé que le rendement du haricot était négativement corrélé à la hauteur et à la surface foliaire du maïs mais positivement corrélé à l'angle d'insertion de la feuille du maïs. Cela confirme que l'effet d'ombrage d'une espèce en association peut être partiellement réduit avec des plantes à port dressé et qu'il faut privilégier pour l'espèce dominée des variétés à port étalé (Sinoquet et Caldwell,1995) confirmant que l'angle d'inclinaison des feuilles est un critère parfois aussi important que la hauteur pour l'interception et le partage de la lumière en association (Caldwell, 1987). Toutefois, Cudney et al. (1991) ont conclu que la différence de hauteur entre les composantes du mélange était le principal facteur déterminant la répartition de la radiation dans le couvert. Enfin, Blaser et al. (2011) ont montré, dans des associations céréale-légumineuse, qu'un LAI élevé de la céréale entraînait une réduction importante de la productivité de la légumineuse.

### 2.2.2. Acquisition de l'azote

Dans le cas particulier des associations céréale-légumineuse, la complémentarité de ces espèces dans l'utilisation de l'azote appartenant à deux niches (azote minéral du sol et $N_2$ atmosphérique) apparait comme un élément majeur de leur performance relativement aux cultures pures. Cette complémentarité expliquerait en effet le gain de rendement observé dans ce type d'association en particulier dans les systèmes à faible niveau d'azote (Hauggaard-Nielsen et al., 2009; Bedoussac et Justes, 2010b; Naudin et al., 2010). Du point de vue du fonctionnement il apparait que la céréale est très compétitive pour l'azote minéral du sol et

son développement souvent précoce contribue à épuiser rapidement la quantité d'azote minéral présent dans l'horizon superficiel du sol. Or, un épuisement rapide de l'N du sol par la céréale en association active la formation et l'activité des nodules des légumineuses (Liu et al., 2011). De ce fait la légumineuse assure ses besoins azotés par une augmentation de la fixation symbiotique d'azote atmosphérique et donc par un pourcentage d'azote issu de la fixation symbiotique supérieur à celui mesuré en culture pure (Voisin et al., 2002; Corre-Hellou et al., 2006; Bedoussac et Justes, 2010b). Fan et al. (2006) ont confirmé ces conclusions dans le cas d'une féverole en association avec une céréale.

Bien que la compétition et la complémentarité pour l'azote soient importantes, leur étude ne peut être déconnectée de la compétition aérienne pour la lumière. En effet, comme nous l'avons indiqué précédemment, la céréale peut, en association, créer un effet d'ombrage sur la légumineuse et donc réduire sa biomasse et son rendement et *in fine* la quantité d'azote fixée (Naudin et al., 2010). D'autre part, les différences morphologiques et physiologiques des systèmes racinaires des espèces associées joueraient un rôle important dans la compétition pour l'azote et les autres minéraux du sol (Berendse, 1979; Cahill, 2002). Toutefois, peu d'études ont été réalisées jusqu'à maintenant sur le fonctionnement racinaire des espèces en association afin d'aider à la compréhension de leur performance (Hauggaard-Nielsen et Jensen, 2005; Corre-Hellou et al., 2007).

## 3. Relation entre fonctionnement et traits variétaux

### 3.1. Une approche fonctionnelle des cultures associées: notion de trait

Une culture associée plurispécifique peut être vue comme une communauté végétale dont le fonctionnement pourrait s'étudier à l'aide de concepts issus de l'écologie fonctionnelle. D'ailleurs, cette approche a été récemment mobilisée pour l'étude des réponses des prairies permanentes aux perturbations de l'environnement (Soussana et al., 2008; Duru et al., 2010) ou encore pour la gestion des adventices dans les systèmes de grandes cultures (Gunton et al., 2011). Un des concepts les plus utilisés est la notion de trait fonctionnel afin de comprendre et prédire l'expression de la diversité fonctionnelle des organismes au niveau de la structure des communautés et du fonctionnement des écosystèmes. Cette notion pourrait être un moyen complémentaire aux approches couramment employées en agronomie pour optimiser les choix d'espèces et de variétés dans les cultures associées cultivées. En particulier, l'étude de la variabilité inter et intra-spécifiques des traits de performance sous l'effet des interactions (compétition et complémentarité) entre les composantes d'une association pourrait permettre

d'identifier des marqueurs de performance et *in fine* le ou les profils d'idéotypes appropriés aux associations de culture en fonction de divers objectifs.

### 3.1.1. Traits fonctionnels et traits de performance

Un trait fonctionnel est défini comme « toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable au niveau d'un individu, de la cellule à l'organisme entier, sans qu'il soit fait référence à aucun autre niveau d'organisation ni à aucun facteur du milieu » Violle et al. (2007). Les traits peuvent être des fonctions ou des marqueurs fonctionnels relatifs par exemple à la reproduction (fécondation, rendement, etc) ou à la croissance végétative (interception du rayonnement, acquisition des nutriments, etc). La mesure d'un trait fonctionnel faite en un lieu et un instant donnés est appelée « attribut » et par conséquent un trait peut présenter plusieurs attributs en fonction des conditions où celui-ci a été mesuré. Les travaux conduits sur la variabilité intra-spécifique des traits ont montré que celle-ci était relativement plus importante que la variabilité interspécifique (Garnier et al., 2001; Cornelissen et al., 2003) sans pour autant qu'il soit possible de qualifier par des traits les caractéristiques des plantes qui décrivent une réponse à des facteurs du milieu tels que la tolérance à l'ombre ou la résistance à la sécheresse. Violle et al. (2007) ont ainsi proposé que la réponse des traits de performance d'un organisme à un facteur du milieu soit désigné par l'expression « performance écologique » et ils ont pu mettre en évidence que la performance d'une plante pouvait se résumer à travers trois traits de performance : 1) la biomasse végétative, 2) le succès reproducteur et 3) la survie de l'individu. De plus, ces mêmes auteurs ont montré que ces traits de performance étaient modulés par des traits fonctionnels morphologiques, physiologiques ou phénologiques (Figure1).

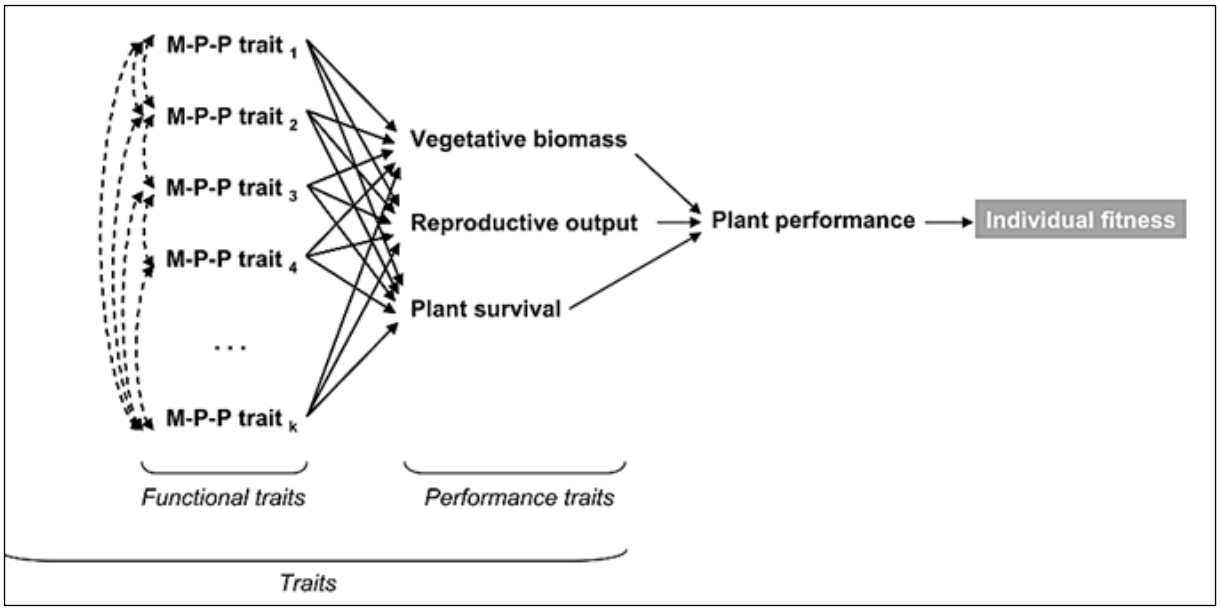



Figure 1 Concept de Arnold (1983) adapté au cadre de l'écologie végétale par Violle et al. 2007. Différents traits morpho-physio-phénologiques (M-P-P) modulent une ou plusieurs des composantes de la performance d'un individu (biomasse végétative, reproduction et survie), et déterminent sa valeur sélective.

### 3.1.2. Plasticité phénotypique

La variation de la disponibilité des ressources (éléments minéraux, accès à la lumière) sous l'effet de compétitions induit une modification des traits phénotypiques des plantes et ce de façon variable entre les espèces. La variabilité intraspécifique correspond quant à elle aux capacités intrinsèques d'une espèce à répondre aux variations des conditions environnementales par l'intermédiaire de deux mécanismes complémentaires que sont : i) la variabilité génétique qui entraine une variabilité phénotypique entre les génotypes d'une même espèce et ii) la plasticité phénotypique qui est définie comme la capacité d'un génotype à exprimer différents phénotypes en fonction des conditions environnementales (Garnier et Navas, 2011; Albert et al., 2011).

## 3.2. Choix variétal en culture associée

Le choix variétal pour les associations d'espèces cultivées est un levier important qui reste encore peu exploité et ce d'autant plus que le matériel végétal utilisé a été sélectionné dans des cultures monospécifiques. Dès lors, il est raisonnable de penser que la diversité génétique des espèces et la variabilité de leur plasticité phénotypique pour leur utilisation en culture associée n'a pas été exploité de façon optimale (Cenpukdee et Fukai, 1992; Davis et Wolley, 1993; Hauggaard-Nielsen et Jensen, 2001). En effet, à la différence des cultures monospécifiques dont la performance dépend des choix techniques et du pédo-climat les cultures associées intègrent en plus les interactions entre espèces. Autrement dit, en

association chaque espèce réagit aux facteurs du milieu comme dans le cas des cultures monospécifiques mais ce milieu interagit également avec l'autre espèce rendant l'étude de ces systèmes plus complexe (Figure2). Cette variabilité de réponse à l'association mettant en évidence l'existence des interactions génotype x système de culture a été abordée par différents auteurs tels que Francis (1981), Smith et Zobel (1991), Francis et al. (1976) ou encore Smith et Francis (1986). Smith et Zobel (1991) ont démontré plus particulièrement que les interactions génotype x système de culture étaient plus importantes chez la culture dominée que chez la culture dominante. Ces résultats confirment donc que les programmes de sélection classiques des variétés réalisés en culture monospécifique ne sont pas adaptés pour les cultures associées du fait qu'ils n'intègrent pas l'effet et la réponse des variétés aux interactions interspécifiques (Francis et al., 1978; Davis et Wolley, 1993; Nelson et Robichaux, 1997). A titre d'exemple, Carr et al. (1998) ont montré que la productivité en fourrage d'association orge – pois ou avoine – pois était supérieure lorsque les variétés de céréales avaient été sélectionnées dans des couverts plurispécifiques par rapport aux associations utilisant des variétés issues classiquement d'une sélection en couvert mono-spécifique. Toutefois, les travaux de sélection ont permis l'acquisition d'une grande quantité d'informations au sujet de la diversité phénotypique inter- et intra-spécifique et il serait intéressant de savoir s'il est possible d'identifier dans cette information des traits pouvant servir des marqueurs de performance des espèces et des variétés dans des conditions de cultures associées.

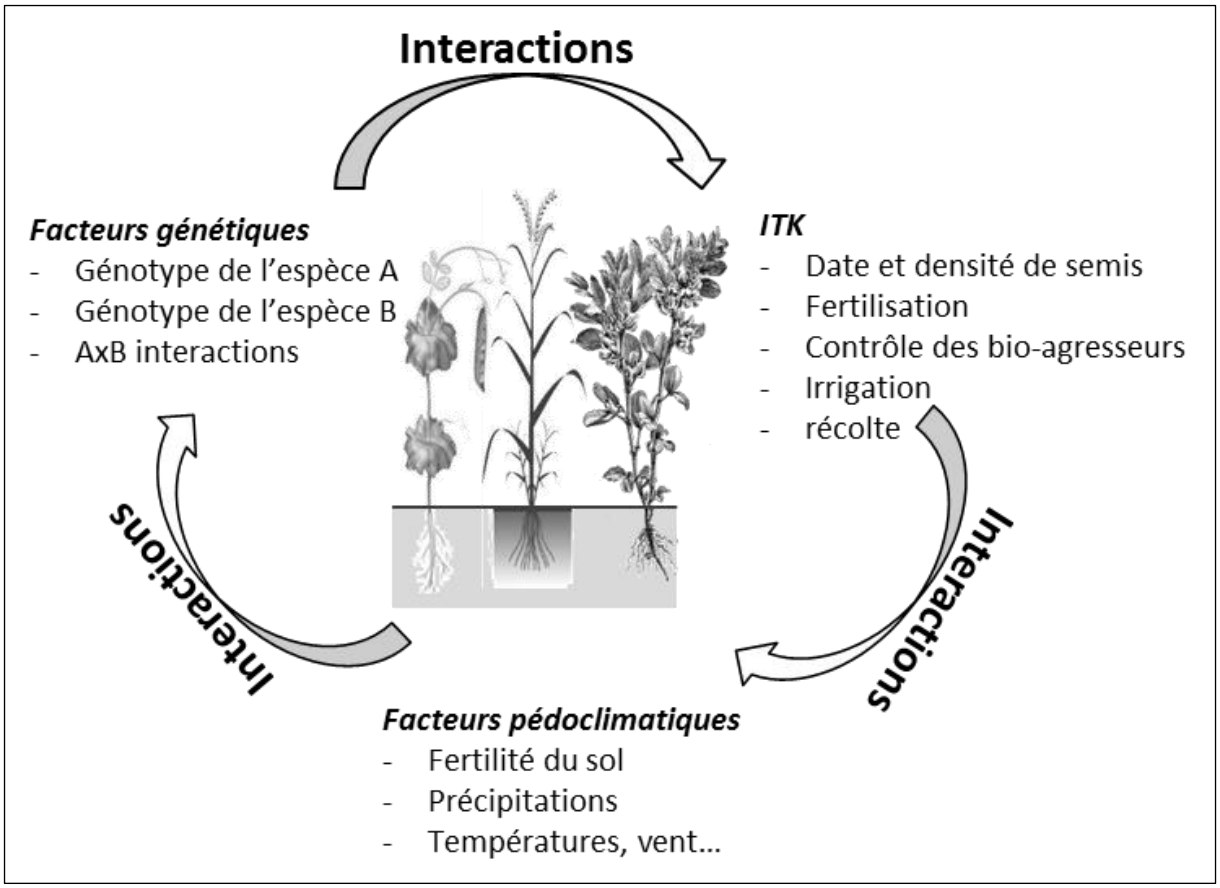



Figure 2 Complexité des interactions entre les facteurs biotiques et abiotiques au sein d'une culture associée (Francis, 1981)

### 3.3. Traits adaptés à la culture associée

Comme nous l'avons vu précédemment, les différences architecturales du point de vue aérien et racinaire des espèces associées modifient la relation compétitive entre ces composantes et leur capacité à exploiter les ressources du milieu d'une manière efficiente. Malgré cela, peu de travaux ont abordé la question du choix des phénotypes à associer pour optimiser la performance des cultures associées en fonction des objectifs de production. C'est le cas en particulier des mélanges bispécifiques céréale–légumineuse en zone tempérée pour lesquels il existe pourtant de nombreuses études portant sur le fonctionnement et la performance de ces systèmes (Hauggaard-Nielsen et Jensen, 2001; Barillot et al., 2014). D'un point de vue théorique, Davis et Wolley (1993) ont montré que le choix de génotypes en association doit viser le plus haut niveau de complémentarité possible aussi bien au niveau aérien pour le partage de la lumière qu'au niveau racinaire pour l'absorption des nutriments sachant que les traits morphologiques caractérisant l'architecture aérienne sont bien plus étudiés que les traits racinaires du fait de la complexité de leur étude.

Trois composantes majeures de l'architecture des plantes interviennent dans le partage du rayonnement dans un couvert végétal : i) la quantité et la distribution spatiale de la surface foliaire développée par chaque espèce, ii) la hauteur des plantes dans le couvert et iii) l'orientation spatiale des organes végétatifs aériens (Sinoquet et al., 1990; Sinoquet et Caldwell, 1995; Louarn et al., 2010). En effet, ces différentes composantes déterminent la structure de la canopée et contribuent donc d'une part à déterminer l'efficience d'interception de la lumière par l'association dans sa globalité et donc à un gain potentiel par rapport aux cultures pures. Par ailleurs, ces composantes définissent le partage de la ressource lumineuse entre les composantes associées et donc leur production relative comme l'ont montré Davis et Garcia (1983) en identifiant que la hauteur, la longueur d'entrenœud et la largeur des feuilles étaient les traits les plus importants pour caractériser l'adaptation d'une variété de maïs à une association avec le haricot.

De même, Rauber et al. (2001) ont observé que les variétés de pois de type afila et à tige courte sont moins compétitives que les variétés feuillues et ont en conséquence un rendement moindre lorsqu'elles sont cultivées en association avec une céréale. Ces résultats sont cohérents avec ceux de Harker et al. (2008) qui ont montré que la compétitivité des variétés de pois vis-à-vis des adventices dépendait du type foliaire (afila vs feuillu) ainsi que du type de croissance (déterminée vs indéterminée). Hauggaard-Nielsen et Jensen (2001) ont également montré que les variétés de pois à croissance indéterminée avaient un meilleur système racinaire et que leur développement végétatif intervenant majoritairement après le début de la floraison leur donnait un avantage compétitif dans des associations avec de l'orge par rapport aux variétés à croissance déterminées. A ces éléments s'ajoute le fait que les variétés de pois feuillus forment un couvert dense qui génère de l'ombrage pour les parties inférieures (Acikgoz et al., 2009) ce qui pourrait contribuer à favoriser le développement des maladies en lien avec un taux d'humidité plus élevé (Goldman et al., 1992) contrairement aux variétés afila. Dans leur étude sur l'influence de l'architecture des variétés de pois sur le partage de lumière dans un mélange virtuel blé–pois, Barillot et al. (2012) ont identifié quelques traits déterminant la compétitivité des idéotypes en association vis-à-vis de l'interception du rayonnement lumineux à savoir : i) une large surface foliaire en lien avec la formation d'un nombre important de folioles et/ou de ramifications et ii) une dominance verticale grâce à l'empilement de nombreux phytomères et le développement de longs entrenœuds. Enfin, l'architecture aérienne de la céréale doit permettre la diffusion de la lumière à l'espèce associée et l'on privilégiera donc des variétés à port dressé.

Par ailleurs, dans une association céréale-légumineuse, le choix des génotypes doit être orienté vers une optimisation de la complémentarité des espèces pour l'utilisation de l'azote. Ainsi, la légumineuse doit présenter un système racinaire moyennement compétitif pour l'azote minéral du sol en début de cycle pour ne pas impacter trop fortement la céréale et en même temps disposer d'une capacité à mettre en œuvre rapidement son activité fixatrice d'azote afin de limiter les risques de carence en N (Hauggaard-Nielsen et Jensen, 2001). A l'inverse, il est recommandé que le blé possède un système racinaire fortement compétitif pour exploiter rapidement l'azote minéral disponible dans le sol et par conséquent forcer la légumineuse à développer son activité fixatrice. En conclusion, le choix de phénotypes appropriés pour une association est complexe car il nécessite de trouver des compromis entre compétitivité et complémentarité dans le partage des ressources et ce à la fois pour la lumière et pour l'azote Dès lors des études approfondies des traits phénotypiques modulant la performance des espèces associées afin d'identifier les idéotypes compatibles avec différents objectifs de productions en culture associée doivent être menés.

## 4. Objectifs et hypothèses de la thèse

L'objectif général de la thèse est tout d'abord d'évaluer l'effet de la diversité génotypique à l'intérieur de chaque espèce sur la performance des associations de blé dur-légumineuses à graines, dans le cas de cultures d'hiver, et par comparaison avec les cultures monospécifiques correspondantes. L'approche retenue consiste en une analyse des interactions génotype x environnement x système de culture. Par ailleurs, ce travail a pour ambition d'apporter des éléments de réflexion concrets sur le choix variétal en cultures associées. Pour ce faire, nous avons choisi dans cette étude d'utiliser le concept de trait afin de caractériser la performance des variétés des espèces associées et leur réponse aux interactions inter et intra-spécifiques. Ce travail vise à compléter les premières études menées dans l'équipe sur la performance des associations blé dur –légumineuses à graines par Bedoussac (2009), qui avait identifié entre autres certains mécanismes impliqués dans les compétitions et complémentarités interspécifiques et certains traits variétaux du blé dur susceptibles de moduler la performance de ce type d'association. L'identification d'idéotypes pour la culture associée représente un enjeu considérable mais la gamme de phénotypes disponibles et donc de combinaisons de cultivars est considérable ce qui nécessite une approche générique telle que celle qui pourrait être permise par l'utilisation des traits. Contrairement à Bedoussac (2009), nous avons choisi de nous intéresser plus particulièrement aux légumineuses du fait que ces dernières présenteraient une plus grande diversité génétique que le blé dur si l'on considère les variétés

aujourd'hui inscrites au catalogue. Enfin, du fait de la multitude de combinaisons possibles entre variétés de blé dur et de légumineuse nous avons dû nous restreindre à l'étude de quelques variétés en cherchant autant que possible à explorer une gamme contrastée de traits en termes de phénologie, d'architecture aérienne de plante ou de physiologie.

Plus précisément, cette thèse se propose : i) d'évaluer la performance au champ de différents couples variétaux de blé dur-pois d'hiver et de blé dur-féverole d'hiver, ii) d'analyser et de déterminer les facteurs de la variabilité de la compétitivité des variétés de légumineuses, iii) d'évaluer la plasticité des traits phénotypiques des variétés et iv) d'identifier des traits marqueurs de performance qui pourraient contribuer à la conception d'idéotypes adaptés à ce type d'association.

Au vue de ces objectifs, les hypothèses et sous-hypothèses suivantes peuvent être formulées :

**i) La diversité génotypique des espèces associées module les interactions interspécifiques (compétition /complémentarité)**

- La performance de l'association du point de vue du rendement en grains dépend du niveau de complémentarité des deux espèces associées
- La performance de l'association dépend du couple variétal (combinaison entre génotypes du blé et de légumineuse)
- La légumineuse est plus sensible que le blé dur aux interactions interspécifiques

**ii) La dynamique de croissance des espèces dépend du mode de culture (culture pure vs culture associée) et des interactions entre génotypes**

- La mise en place des interactions interspécifiques commence dès le début du cycle
- Les interactions interspécifiques affectent différemment les composantes du rendement des espèces associées

**iii) La compétitivité de la légumineuse vis-à-vis du blé dépend des biomasses et des traits architecturaux respectifs**

- Le rapport de biomasse entre les deux espèces associées est un indicateur de l'avantage compétitif de l'une ou l'autre des espèces
- La hauteur et l'indice foliaire (IF) déterminent le partage de lumière au sein du couvert de l'association

**iv) Les traits phénotypiques de chaque espèce varient entre cultivars et mode de conduite (culture pure vs culture associée)**

- La performance d'une variété en association est définie par la réponse d'un ensemble de traits phénotypiques (ramification, précocité, surface foliaire…) aux interactions interspécifiques
- Les traits phénotypiques sont plastiques autrement dit le choix des cultivars pour une association ne peut être fait à partir de son phénotype en culture pure

## 5. Organisation du manuscrit

Pour établir des éléments de réponse à ces questionnements scientifiques, nous avons choisi une approche expérimentale dont les résultats et conclusions pourront servir à la construction ou l'amélioration de modèles de simulation de la performance des associations. La suite du présent manuscrit est organisée en un premier chapitre présentant les matériels et méthodes, à savoir : 1) le dispositif expérimental et la conduite de chaque expérimentation année par année, 2) les conditions pédoclimatiques des différents essais et 3) une description du matériel végétal utilisé. Quatre chapitres d'analyse et de discussion de résultats viennent ensuite :

- Dans le premier chapitre, présenté sous forme d'un article en anglais, nous comparerons le rendement en grains entre les cultures pures des trois espèces (blé dur, pois d'hiver et féverole d'hiver) et les deux types d'association (blé-pois et blé-féverole). Ensuite, nous analyserons l'intensité des interactions inter et intra-spécifiques et enfin nous proposerons un modèle statistique d'estimation du rendement des espèces et variétés en association en fonction de leur potentiel du rendement en culture pure et de la compétitivité de la légumineuse.
- Le deuxième chapitre rédigé sous forme d'un article en anglais en cours de finalisation, abordera l'aspect dynamique au cours du temps du fonctionnement des associations à travers la comparaison des dynamiques de croissance de biomasse, d'indice foliaire et de hauteur pour les trois espèces cultivées et les variétés de légumineuses seules ou en association. En plus, nous comparerons l'effet des compétitions inter et intra-spécifique sur l'élaboration des différentes composantes du rendement des trois espèces.
- Dans le troisième chapitre nous chercherons à établir des corrélations entre la compétitivité de la légumineuse et les rapports de biomasse, de hauteur et de surface foliaire des deux espèces associées et ce d'un point de vue dynamique. L'objectif de ce chapitre étant de caractériser la compétitivité de la légumineuse intégrée sur le cycle cultural à travers l'analyse de traits mesurés en en cours de culture.

- Le dernier chapitre présentera enfin la diversité de réponse aux interactions inter- et intra-spécifiques des traits phénotypiques variétaux. Nous identifierons ainsi quelques traits morphologiques et phénologiques intéressants pour la conception d'idéotypes adaptés à la culture en association.
- Ce manuscrit se terminera par une synthèse critique des principaux résultats suivie d'une réflexion sur les perspectives et thématiques de recherche à développer, en particulier pour la détermination et la sélection de traits phénotypiques permettant l'optimisation des complémentarités entre les espèces associées.

# CHAPITRE II

# Matériels et Méthodes

Notre travail visant à évaluer l'effet de la diversité variétale sur les interactions interspécifiques au sein des associations de blé dur-légumineuse à graine est basé sur les résultats issus de deux expérimentations conduites en plein champ au site d'Auzeville à l'Institut National de Recherche Agronomique (SO France, 43°31′N, 1°30′E) en 2011-2012 et 2012-2013. Les deux essais ont été menés sans aucun apport d'azote ou d'autres fertilisants. Le semis a été réalisé le 14 et le 20 Novembre pour chaque essai respectivement. Dans cette étude, nous avons choisi de travailler sur deux légumineuses à graines : le pois d'hiver et la féverole d'hiver étant donnée leur importance dans la filière des protéagineux en France avec 132000et 59000 ha respectivement de surface cultivée en 2012 (Rapport d'activité-UNIP, 2012). Différents cultivars de blé dur et de légumineuses ont été choisis afin de tester une large gamme de diversité en termes de compétition pour les ressources du milieu.

# 1. Conditions pédoclimatiques

## 1.1. Caractéristiques du sol

Les deux essais ont été menés sur deux parcelles différentes ayant le même précédent cultural: le tournesol. Le premier essai (Exp.I) a été conduit sur un sol argilo-limoneux de pH 7 avec 39% d'argile, 41%de limons et 20% de sable et une capacité au champ de 305mm sur une profondeur de (0-120cm). La deuxième expérimentation (Exp.II) a été implantée sur un sol argilo-limoneux aussi mais avec un pH égal à 8.1et une granulométrie de 30% d'argile, 30% de limons et 41% de sable, la capacité au champ était de 335mm (0-120cm). Les deux sols étaient non calcaires avec une présence assez importante de graviers dans la première parcelle (13% sur 0-90cm). Au semis, la quantité d'N minéral moyenne présente dans le sol était de 36 et de 41kg par hectare dans les deux essais respectivement et l'humidité du sol était de 259 et 230 mm d'eau sur 0-120cm de profondeur. (Voir tableau 1)

Tableau 1Données sur la disponibilité en azote et en eau dans le sol de chaque parcelle expérimentale (analyse réalisée sur des échantillons du sol prélevés sur chaque essai avant le semis)

| Année | Profondeur (cm) | N-NO3 (kg/ha) | N-NH4 (kg/ha) | N-Minéral (kg/ha) | Humidité (mm) |
|---|---|---|---|---|---|
| **Exp.I** | 0-30 | 14.9 | 1.8 | 16.7 | 51.3 |
| | 30-60 | 10.7 | 2.0 | 12.8 | 62.2 |
| | 60-90 | 2.3 | 0.9 | 3.3 | 72.0 |
| | 90-120 | 2.7 | 0.4 | 3.2 | 73.5 |
| **Exp.II** | 0-30 | 13.0 | 0.5 | 13.5 | 64.2 |
| | 30-60 | 14.0 | 1.0 | 15.0 | 55.7 |
| | 60-90 | 6.4 | 1.9 | 8.3 | 54.5 |
| | 90-120 | 3.4 | 0.9 | 4.2 | 55.0 |

## 1.2. Conditions climatiques

Le climat était très différent entre les deux années d'expérimentation ce qui a permis d'observer des comportements contrastés des espèces dans les différents couverts avec des inversions de relations compétitives entre blé et légumineuses. La première année d'expérimentation était caractérisée par un hiver froid et sec avec un événement du gel au mois de février durant lequel nous avons noté une moyenne des températures minimales journalières de -2.5°C alors que la moyenne des températures minimales de ce mois sur dix ans était de l'ordre de +2.4°C. Pendant deux semaines, la moyenne des températures minimales était de -6°C avec un extremum de -12°C. Cet événement a fortement affecté le développement des légumineuses et en particulier la féverole. La majorité des tiges principales des plantes ont été endommagées par le gel laissant place ainsi aux ramifications primaires et secondaires qui étaient moyennement efficaces pour rattraper les dégâts causés par cet événement climatique. Cependant, le printemps était assez humide avec 69 et 76 mm durant le mois d'Avril et de Mai respectivement. La deuxième année était particulièrement humide en hiver et en printemps avec une moyenne de précipitations de 658 mm durant le cycle de culture (novembre – Juillet) alors que la moyenne sur une quinzaine d'années durant la même période est de 481mm. Le mois de Janvier a marqué la valeur la plus élevée avec 150 mm de précipitions. Les températures moyennes étaient légèrement plus faibles en Exp.II par rapport à celles en Exp.I à l'exception du mois de février où la température moyenne était trois fois supérieure à celle enregistrée en Exp.I. Ces conditions ont favorisé le développement de quelques maladies cryptogamiques en particulier : rouille brune sur la féverole et fusariose sur blé. Des traitements fongicides ont été ainsi appliqués pour limiter l'effet de ces facteurs sur l'étude des interactions (1traitement avec CITADELLE (1.5l /ha) au mois de Mai et

PROSARO (1l/ha) au mois de Juin). En Exp.I, nous avons appliqué un traitement insecticide contre les sitones (FURY 15cl/ha) au mois de Mars et de Mai avec un seul passage de traitement fongicide (SUNORG PRO 1l/ha) au mois de Mai.

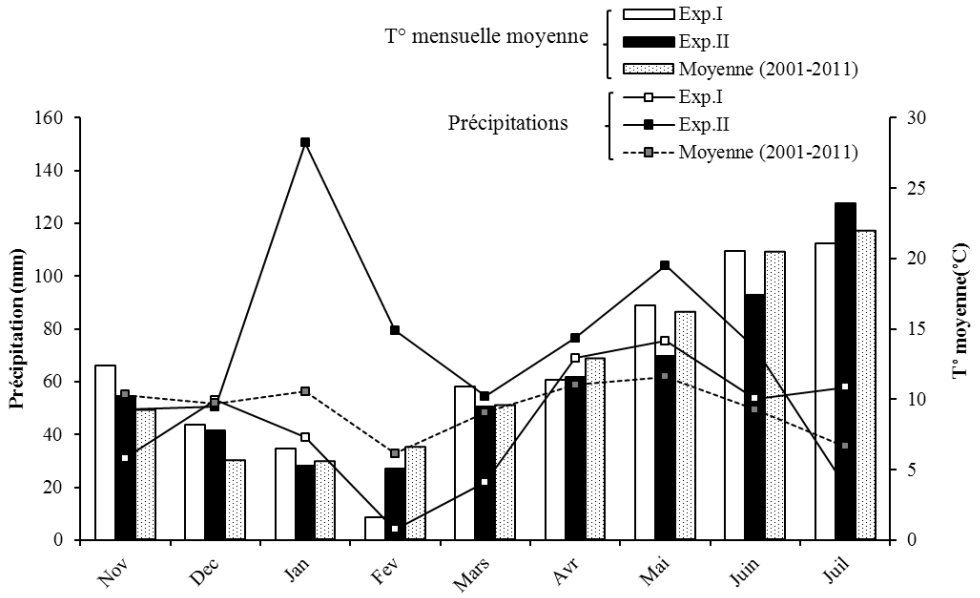



Figure 3 Données mensuelles de la température moyenne (°C) et de précipitations (mm) des deux années d'expérimentations durant la période de culture en comparaison avec les données moyennes mensuelles enregistrées sur une dizaine d'année (2001-2011) (données enregistrées sur la station expérimentale de l'INRA d'Auzeville)

## 2. Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental était construit en split plot avec trois blocs de répétition. La répartition des modalités entre les blocs était aléatoire. Chaque placette était d'une surface de 22.4 m² avec 10 rangs d'une longueur de 16m et une interligne de 16cm. chaque placette correspondait à une modalité soit de culture associée ou de culture pure. Deux densités de semis ont été appliquées en culture pure : i) densité normale (Blé : 280plantes/m², Pois : 70 plantes/m² et Féverole : 24 plantes/m²) ii) demi-densité (Blé : 140 plantes/m², Pois : 35 plantes/m² et Féverole : 12 plantes/m²) afin d'évaluer les interactions intra-spécifiques. Pour l'association, elle était du type substitutif avec un mélange sur le rang et chaque espèce a été semée en demi-densité. Le semis a été réalisé par un semoir expérimental monograine (Innotech). Pour obtenir la demi-densité pour la culture pure de féverole, nous avons semé trois fois l'objectif de densité demandé (36 plantes/m²) et nous avons réalisé ensuite un démariage au mois de Décembre pour réduire le nombre de plantes par m² et assurer une répartition homogène sur le rang. Le semis des associations du blé-pois a été effectué en un seul passage en mélangeant les deux semences dans la cuve du semoir alors que les

associations du blé-féverole ont été semées sur deux passages à cause de la différence de taille entre les semences des deux espèces.

50 et 80 modalités ont été testées en Exp.I et II respectivement avec des modalités de mélanges variétaux, des modalités avec apport d'N (en exp.II) et des modalités avec des variétés particulières du pois (en Exp.II). Dans ce manuscrit, nous nous limitons à présenter et analyser les résultats de 36 modalités communes entre Exp.I et Exp.II. Le reste des modalités serait traité dans d'autres travaux. Les 36 modalités sont formées par 8 combinaisons de variétés de blé-féverole (ICF), 8 combinaisons de variétés du blé-pois (ICP), 10 modalités de culture pure en densité normale et 10 modalités de culture pure en demi-densité.

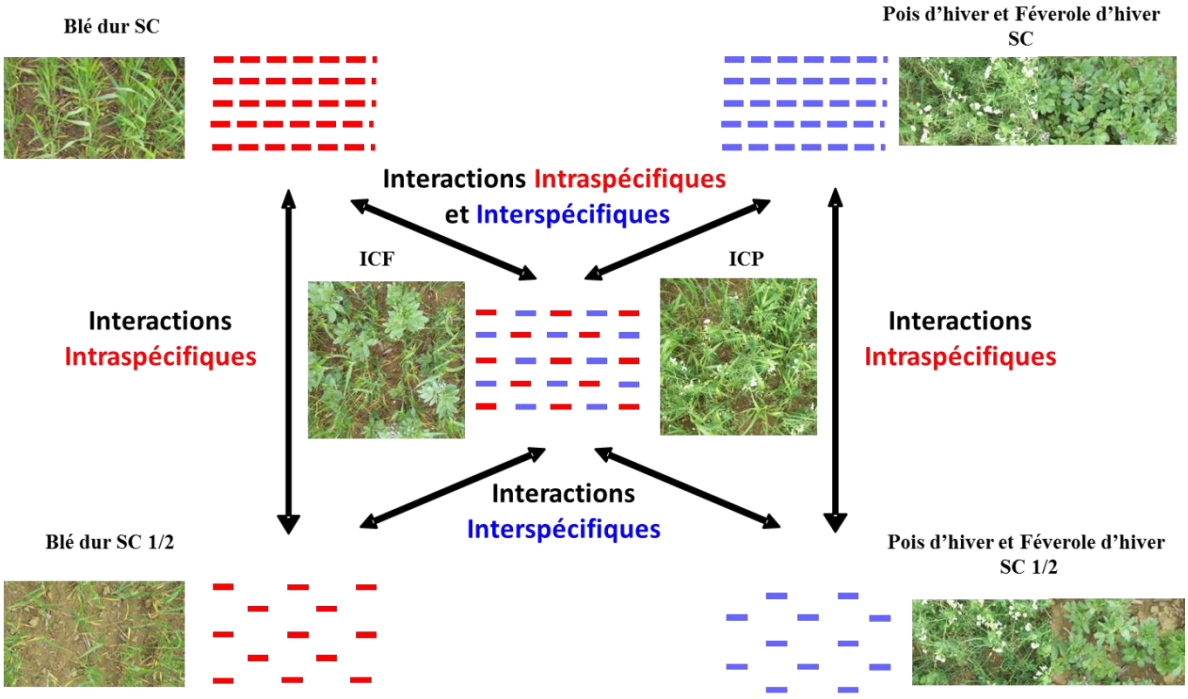



Figure 4 Principe d'analyse des interactions inter et intra-spécifiques (Adapté de Cruz et Soussana, 1997)

## 3. Matériel végétal

Dans ce travail, nous étudions le comportement de trois espèces : blé dur (*Triticum turgidum* L.), féverole d'hiver (*Vicia faba* L.) et pois d'hiver (*Pisum sativum* L.) en association et en culture pure avec différentes variétés : deux variétés de blé dur (Sculptur et L1823), quatre variétés de féverole (Castel, Diver, Irena et Nordica) et quatre variétés de pois (AOPH10, Hr1, Isard et Lucy).

Le choix des variétés était dans l'objectif d'étendre la gamme des interactions interspécifiques et d'observer une variabilité du comportement spécifique et variétale assez diversifiée. Les traits phénotypiques pris en compte pour ce choix étaient principalement : la hauteur de la tige, la précocité de la floraison, la vitesse de croissance et du recouvrement du sol.

L1823 est une lignée de blé dur développée dans le cadre d'un programme de sélection participative en Agriculture Biologique. Cette variété a déjà été utilisée pour de précédents essais (Bedoussac, 2009). Elle est choisie pour sa hauteur élevée et sa capacité de tallage importante. Elle serait également compétitive aux adventices et résistante aux maladies. Sculptur est une variété distribuée par R.A.G.T semences. Il s'agit d'une variété précoce notamment pour la montaison et l'épiaison et présente une bonne capacité de tallage. Elle présente un bon potentiel de productivité selon la fertilisation en azote apportée.

Les variétés de pois sont de type afila avec AOPH10 (Agri Obtentions) une variété semi-précoce assez haute en cours d'inscription tandis que Isard (INRA/Agri Obtentions) et Lucy (GAE/Serasem) des variétés à floraison précoce et ayant une hauteur moyenne (Voir tableau 3). La variété Hr1 (Serasem/RAGT) est plutôt une variété tardive ayant une forte réponse à la photopériode avec une forme en rosette durant l'hiver et une croissance en hauteur importante à partir du printemps. Cette variété a été récemment inscrite (2011), les informations sur l'évaluation de ses caractéristiques restent encore peu disponibles.

Les variétés de féverole présentent aussi des caractéristiques variées. Nordica (NPZ/Serasem) est la variété la plus haute avec une floraison tardive, suivie par Irena (Agri obtentions) et Castel (SCA Epis-Sem) avec une hauteur moyenne et une floraison précoce tandis que Diver (Agri Obtentions) est une féverole semi-tardive et à hauteur moyenne. (Voir tableau 2)

Tableau 2 Caractéristiques des variétés de féveroles d'hiver (CTPS e Réseau ARVALIS/UNIP/FNAMS : synthèse pluriannuelle des essais de 2006 à 2011 à Bourges (FNAMS) et Bignan (ARVALIS-Institut du Végétal))

| Variétés de féverole d'hiver | Obtenteur/ Représentant | Année d'inscription | Couleur des fleurs | Résistance au froid (9=très résistant) | Début floraison écart à Irena en jours | Fin floraison écart à Irena en jours | Hauteur fin floraison (cm) | Verse à la maturité (9=versé) | Teneur en protéine (% MS) | PMG (g) | Nombre de tiges fertiles /plante | Nombre d'étages fructifères | Nombre de gousses /tige | Nombre de gousses/ étage fertile |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| ***Castel*** | SCA Epis-Sem | 1987 | colorée | 3 | 1 | 3 | 120 | 3 | 28.5 | 590 | 2.2 | 10.4 | 13.4 | 1.3 |
| ***Irena*** | Agri obtentions | 2002 | colorée | 5 | 18/4 | 25/5 | 110 | 4 | 29.5 | 555 | 2.1 | 9 | 11.2 | 1.2 |
| ***Diver*** | Agri obtentions | 2008 | colorée | 7 | 9 | 2 | 120 | 2 | 30 | 450 | 2.3 | 9.8 | 12 | 1.2 |
| ***Nordica*** | NPZ/ Sérasem | 2010 | colorée | 7 | 9 | 7 | 130 | 4 | 28 | 555 | 2.5 | 9.6 | 12 | 1.2 |

Tableau 3 Caractéristiques des variétés de pois d'hiver (CTPS et réseau varietal ARVALIS/UNIP/FNAMS, 2010)

| Variétés de pois d'hiver | Obtenteur/ Représentant | Année d'inscription | Couleur du grain | Résistance au froid | Début floraison écart à Isard en jours | Fin floraison écart à Isard en jours | Hauteur fin floraison (cm) | Précocité à maturité (9=versé) | Teneur en protéine (% MS) | PMG (g) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| ***Isard*** | Agri obtentions | 2005 | jaune | bonne | 29/4 | 23/5 | 75 | 6.5 | 21.8 | 195 |
| ***Lucy*** | GAE/ Sérasem | 2000 | vert | moyenne | 4 | 2 | 73 | 3.5 | 22.7 | 165 |

# CHAPITRE III

# Evaluation de la performance des associations de blé dur-légumineuses à graines et de l'effet de la diversité variétale sur les interactions interspécifiques

# Evaluating the effect of cultivar diversity on competitive interactions and yield performance in durum wheat-grain legumes intercrops

Bochra Kammoun[a], Laurent Bedoussac[a,b,*], Eric Justes[a], Etienne-Pascal Journet[a,c,*]

[a] INRA, UMR1248 AGIR, F-31326 Castanet-Tolosan, France

[b] ENFA, F-31326 Castanet-Tolosan, France

[c] CNRS, UMR2594 LIPM, F-31326 Castanet-Tolosan, France

**Abstract**

Intercropping is the cultivation of two or more species in the same space at the same time. Intercrop performances are strongly determined by the interspecific interactions dynamics occurring during the growth cycle, and a yield advantage over sole crops usually occurs when intercropped species exploit limiting resources in a complementary way. Cultivar choice is one key lever to optimize such functional complementarity and subsequent intercrop advantages. In this study, we analysed the cultivar choice effect in bi-specific durum wheat-grain legume intercrops under low N input conditions by assessing and comparing yield performance and cultivar-cultivar interactions. A two-year field experiment was carried out in SW France using two durum wheat (*Triticum turgidum* L.), four winter pea (*Pisum sativum* L.) and four winter faba bean (*Vicia faba* L.) cultivars grown as sole crops or wheat-legume intercrops in a substitutive mixture design. Legume cultivar genotypes were chosen with contrasting characteristics for height and precocity in order to explore a wide enough range of intercropped phenotypes combinations. Intercrop efficiency and cultivar-cultivar interactions were evaluated using indices such as the land equivalent ratio (LER) and the interspecific (IE) and intraspecific (IA) interaction indices.

The LER analysis showed that abiotic resources were used in the intercrops 33% more efficiently on average than in sole crops, thus confirming that durum wheat-winter pea and durum wheat-faba bean intercrops improve yields in temperate climate and low N input

conditions compared to the respective sole crops. Negative correlations were observed between IE index values for an intercropped species and the aboveground biomass of the second intercropped species. It thus makes it possible to determine and compare the competitive abilities and tolerance to interspecific competition of various cultivars within and among intercropped species. All grain legume cultivars were more sensitive to interspecific competition than durum wheat. Moreover, significant wheat cultivar x grain legume cultivar interactions affected interspecific competition levels and intercrop performance, with a stronger effect of the grain legume cultivar than that of the wheat. We also observed that the various cultivars showed contrasted responses to intercropping when compared with sole crop, thus demonstrating cultivar x cropping mode interactions. Finally, a simple statistical model is presented allowing yield of each intercrop component to be estimated from only three variables: i) sole crop yields of wheat and ii) legume cultivars, and iii) legume cultivar competitive ability indicated by a cultivar-specific average IE value.

The present study points out that a special emphasis should be given to the grain legume component as its response to interspecific competition appears less predictable than that of durum wheat. It also underlines that species behaviour in intercrop cannot be predicted from the sole crop behaviour alone because of species / cultivar varying responses to interspecific competition. Moreover, it is important to better understand the dynamic links between plant phenotype characteristics and interspecific interactions in order to determine relevant indicators of the competitive ability of a cultivar and to then characterize suitable cultivar ideotypes with high efficiency in intercropping situations.

**Key words**

Cereal–grain legume intercropping, wheat, cultivar diversity, complementarity, competitivity

**Abbreviations**

SC: full density sole crop; SC ½: half density sole crop; IC: intercrop; ICF: wheat-faba bean intercrop; ICP: wheat-pea intercrop; SCW: full density wheat sole crop; SCF: full density faba bean sole crop; SCP: full density pea sole crop; LER: Land Equivalent Ratio; IE: interspecific interaction index; IA: intraspecific interaction index; CEC: cation exchange capacity.

# 1. Introduction

Intensive agricultural systems have caused over time negative environmental impacts such as soil erosion, chemical contamination by fertilizers and pesticides, GHG emissions and loss of biodiversity (Giller et al., 1997; Tilman et al., 2002). Hence farmers, researchers and policy makers are seeking solutions to reduce these negative consequences. Intercropping – i.e. the growth of two or more species in the same space during a significant period of their growth (Andrews and Kassam, 1976; Willey, 1979a) – is being increasingly studied as one of the promising levers to enhance agricultural systems efficiency in a context of low fertilizer, pesticide and energy inputs (Malézieux et al., 2009; Lithourgidis et al., 2011).

Intercropping is an ancient, traditional practice still widely used in small tropical farms but also increasingly adopted at larger scales elsewhere, as for example in China (Li et al., 2009). It is known to increase yields and cereal grain protein concentration (Jensen, 1996; Lithourgidis et al., 2006; Bedoussac and Justes, 2010b), improve yield stability (Horwith, 1985), favor the control of weeds, pests and diseases (Altieri and Liebman, 1986), provide better lodging resistance (Trenbath, 1976) and soil conservation (Swift et al., 2004) when compared to sole crops. These advantages particularly occur in low input systems (Vandermeer, 1989; Altieri, 1999) and when intercropped species use aerial resources (light) as well as rhizosphere resources (water and nutrients) in a complementary way. For example, in cereal-grain legume intercrops, the two species may complement each other through the partitioning of N resources since, although both compete for soil inorganic N, the legume can also exploit the atmospheric $N_2$ niche through rhizobial symbiotic $N_2$ fixation. This is of particular interest in cropping system with low mineral N level (Jensen, 1996; Hauggaard-Nielsen, 2001; Naudin et al., 2010; Bedoussac and Justes, 2010a; Lithourgidis et al., 2011).

Optimizing intercropping advantages needs a better understanding of interactions between intercrop components to be able to improve their functional complementarity and promote potential facilitation. However, it seems a great challenge to optimize these systems because the growth of multi-specific stands results of an unstable dynamic equilibrium, the outcome of which depends on many levers interacting with climatic, soil and biotic conditions such as: i) seeding date and density (Willey, 1979b; Davis et al, 1987; Andersen et al, 2006; Barker and Dennett, 2013), ii) nitrogen availability (Hauggaard-Nielsen, 2001; Corre-Hellou et al, 2006; Bedoussac and Justes, 2010a; Tosti and Guiducci, 2010) or iii) species choice (Ofori and Stern, 1987; Fukai and Trenbath, 1993).

Moreover, a number of studies have shown that intercropping efficiency and interactions between intercropped components depend on the choice of cultivars within each species (Willey, 1979b; Francis, 1981; Davis and Wolley, 1993), i.e. on cultivar genetic and phenotypic characteristics. In particular, the competitive ability of an intercrop component is related to some characteristics such as the height and growth dynamics (Davis and Garcia, 1983; Elmore and Jackobs, 1984; Cenpukdee and Fukai, 1992). These authors concluded that relevant cultivar choice should allow a lower level of competition and promote a balanced access to resources between intercropped components. Ideally, intercropped cultivars should reach high yielding levels without affecting growth of each other. However, significant genotype x cropping mode interactions have been demonstrated (Francis et al, 1978; Francis, 1981; Smith and Zobel, 1991) and cultivars high yielding in sole crop are not necessarily high yielding when intercropped. Galwey et al (1986) have found that, despite strong correlations between cultivar characters of sorghum in sole crop and in intercrop with cowpea, compensation between the components makes the overall outcome more difficult to predict, and dependent upon which component is favoured by the environment. Moreover, it was observed that significant genotype x cropping mode interaction occurs particularly among the dominated crops and less among the dominant crop such as cereals (Davis and Garcia, 1983; Smith and Zobel, 1991; Hauggaard-Nielsen and Jensen, 2001). These results suggest that the degree of genotype x cropping mode interaction is related to the relative competitive abilities of the two associated cultivars and to cropping conditions.

Therefore, identification of suited characters for intercropped cultivars appears difficult because it needs to take into account the mutual interaction with the other component (Francis 1981; Davis and Wolley 1993). This suggests that a new tool-box is required, based on ecological principles such as competition and facilitation mechanisms, and on modeling approaches for such interaction processes, before the behaviour of intercropped couples of cultivars can possibly be predicted from characteristics of cultivars in sole crops and indicators of the plasticity of their response to intercropping. This also suggests that specific breeding programs for intercropping cultivars is needed (Nelson and Robichaux, 1997; Hauggaard-Nielsen and Jensen, 2001).

Today, with the increasing interest in European countries for intercropping and particularly for cereal-grain legume intercrops, there is a strong need to address the issue of cultivar choice. Most of the published studies dealing with cultivar choice for intercrops were

performed on tropical mixtures while only a few deal with this question in European conditions (Nelson and Robichaux, 1997; Hauggaard-Nielsen and Jensen, 2001; Zając et al, 2013, Barillot et al., 2014).

In this work, our first objective was to analyse the effect of cultivar choice on intercrop efficiency and on cultivar-cultivar interactions, with winter durum wheat - grain legume (faba bean or pea) intercrops in Southern France as a case for study. We thus performed a two-year field experiment in low N input conditions using two durum wheat (*Triticum turgidum* L.), four winter pea (*Pisum sativum* L.) and four winter faba bean (*Vicia faba* L.) cultivars grown as sole crops or wheat-legume intercrops in a substitutive mixture design. Our second objective was to examine whether a simple statistical relationship could be established for each intercropped cultivar, linking cultivar grain yield to a minimal number of explanatory variables / indicators characterizing performance in sole crops and competitive abilities.

## 2. Material and methods

### 2.1. Site, climate and soil

Experiments were carried out on two experimental fields of the Institut National de la Recherche Agronomique station in Auzeville (SW France, 43°31′N, 1°30′E) in 2011-2012 (Exp.I) and 2012-2013 (Exp.II). Exp.I was characterised by a cold, rather dry winter and a wet spring, whereas in Exp.II both winter and spring were particularly wet. The cold temperatures of february 2012 were very unusual (february average daily minimum: -2.5°C vs. 10-y mean of +2.4°C; average daily minimum over 2 weeks: -6°C; extremum: -12°C). The rainfall during the growing season was 405 mm and 658 mm for Exp.I and II, respectively, while the 15-year mean was 481 mm for the same period (November-July). The rainfall during the [february - june] period was 224 mm and 387 mm for Exp.I and II, respectively, while the 15-year mean was 265 mm for the same period.

Exp.I was carried out on a clay loamy soil (39% clay, 41% silt and 20% sand) with a field capacity of 305 mm (0-120 cm top layer). At sowing, average total inorganic N in the soil was 36 kg N $ha^{-1}$ and soil water content was 259 mm on 120 cm depth. Exp.II was conducted on another clay loamy soil (30% clay, 30% silt and 41% sand) with a field capacity of 335 mm (0-120 cm). At sowing, average total mineral N was 41 kg N $ha^{-1}$ and soil water content 230 mm on 0-120 cm depth. For both experiments, phosphorus, potassium and CEC values were assumed to be non-limiting. The previous crop on both experimental sites was sunflower (*Helianthus annuus*).

## 2.2. Experimental design

Ten cultivars were used (Table 1): i) two cultivars (L1823 (L) and Sculptur (S)) of durum wheat (W; *Triticum turgidum* L.), ii) four cultivars (Castel (C), Diver (D), Irena (Ir) and Nordica (N)) of winter faba bean (*Vicia faba* L.) and iii) four semi-leafless winter pea (*Pisum sativum* L.) cultivars with determinate growth (AOPH10 (A), Isard (Is), Lucy (L) and Hr1 a sensitive pea type to photoperiod (H)). Cultivars used were either commercially available or under development, and they were chosen within each species for their contrasting height and precocity attributes in order to explore a wide enough range of intercropped phenotypes combinations.

Species and cultivars were grown as: i) sole crops (SC; sown at densities of 336, 29 and 84 grains.m$^{-2}$ for durum wheat, faba bean and winter pea respectively, i.e. 120 % of the targeted final plant density), (ii) half-density sole crops (SC½; sown at half of the sole crop density) and (iii) wheat-legume intercrops (IC; with species mixed on the row and sown at half the sole crop density). Such a design aims to distinguish and evaluate intraspecific competition (comparing SC½ and SC) and interspecific competition (comparing SC½ and IC) according to Cruz and Soussana (1997).

Table 4 Characteristics of the cultivars used in this study. Cultivar height and precocity were determined in the two experiments in sole crop plots and are expressed by class assignment relative to the mean values over all used cultivars of a species (+: low/late; ++: medium; +++: high/early). Cultivar height was measured at the end of flowering for legumes and the end of heading for wheat. Precocity was assessed by the timing of flowering initiation stage for legumes and of heading initiation stage for wheat. For Isard, Lucy, and the four faba bean cultivars, our data were matching those published by the french national networks for varietal evaluation (Arvalis-UNIP-FNAMS, 2010).

| Species | Cultivar | Breeder | Registration year | Height | Precocity |
|---|---|---|---|---|---|
| Durum Wheat | *L1823* | INRA | - | ++ | ++ |
| | *Sculptur* | RAGT | 2007 | + | ++ |
| Faba Bean | *Castel* | SCA Epis-Sem | 1987 | ++ | ++ |
| | *Diver* | Agri Obtentions | 2008 | + | + |
| | *Irena* | Agri Obtentions | 2002 | + | +++ |
| | *Nordica* | NPZ/Serasem | 2010 | ++ | + |
| Winter Pea | *AOPH10* | Agri Obtentions | - | +++ | ++ |
| | *Hr1* | Serasem/RAGT | 2011 | ++ | + |
| | *Isard* | INRA/Agri Obtentions | 2005 | + | +++ |
| | *Lucy* | GAE/Serasem | 2000 | + | ++ |

The experimental layout was a randomized split-plot design with 3 replicates for each combination of cropping treatment, species and cultivar. Each subplot (22.4 m²) consisted of 10 rows 14 m-long and spaced 16 cm apart. Fungicide-treated seeds were sown on 14 November 2011 (Exp.I) and 20 November 2012 (Exp.II). No fertilizer was applied while weeds, fungal diseases and pests (mainly pea weevils and aphids) were controlled as much as possible with appropriate pesticides in 2 applications (1 fungicide +1 insecticide in Exp.I and 2 fungicides in Exp.II).

Emergence rates of seedlings were measured on a total of 3 to 10 linear meters for each plot. Aboveground plant parts from the 6 central rows were mechanically harvested at crop physiological maturity (grain legumes maturity for sole cropped legume and wheat maturity for the intercrops and wheat sole crop). Harvested areas were measured for each subplot to determine the total grain yield. Grain from intercrops was separated into wheat and legume grain. Harvest indices (HI) were estimated on 100 wheat ears and 20 legume plants sampled

before mechanical harvest. Samples were dried at 80°C for 48h, and total dry weight of aerial biomass and grain fractions were determined. Total N and $^{15}N$ concentrations were determined from sub-samples of finely ground plant material using a stable isotope ratio mass spectrometer in continuous flow (Isoprime 100, England).

## 2.3. Calculations and statistics

### 2.3.1. Land Equivalent Ratio (LER)

The land equivalent ratio (LER) is the relative land area required when growing sole crops to produce the yield achieved in intercrop (De Wit and Van Den Bergh, 1965). LER is the sum of the partial LER values for wheat ($LER_{Wheat}$) and legume ($LER_{Legume}$) calculated as follows:

$$\mathrm{LER}_{Wheat} = \frac{Yield_{ICW}}{Yield_{SCW}} \; ; \; LER_{Legume} = \frac{Yield_{ICL}}{Yield_{SCL}} \; ; LER = LER_{Wheat} + LER_{Legume}$$

where $Yield_{ICW}$ and $Yield_{ICL}$ are the intercrop (IC) yields per unit area for wheat and legume, respectively, and $Yield_{SCW}$ and $Yield_{SCL}$ those achieved in the respective sole crops (SC). Partial LER was calculated separately for each IC replicate using the replicate values of yield for the numerators and the mean sole crops values over all replicates for the denominators to eliminate the variation in the ratio caused by sole crop yield variability (Bedoussac and Justes, 2010a). Partial LER values can be compared with the reference value 0.5 because each species is sown in intercrops at half the sole crops densities.

As for yield, total and partial LER can be defined and calculated for nitrogen accumulation in grain and straw ($LER_{N\ Wheat}$ and $LER_{N\ Legume}$ respectively for wheat and grain legumes).

### 2.3.2. Interspecific and intraspecific interaction indices (IE and IA) for yield

Interspecific interaction index (IE) allows evaluating the effect of an IC component cultivar on the second IC component by comparing yields achieved by that second component in IC and in half density sole crop (SC½) (Bedoussac and Justes, 2011) as follows:

$$IE_{Wheat} = \frac{Yield_{ICW}}{Yield_{SCW1/2}} \; ; \; IE_{Legume} = \frac{Yield_{ICL}}{Yield_{SCL1/2}}$$

where $Y_{SCW1/2}$ and $Y_{SCL1/2}$ are the wheat and legume half density sole crop grain yields per unit area.

By analogy to IE, the intraspecific interaction index (IA) makes it possible to evaluate on a similar plant number basis the effect of a cultivar on itself within a full density sole crop stand by comparing the yield achieved in SC with twice that in SC½ (Bedoussac and Justes, 2011) as follows:

$$\mathrm{IA_{Wheat}} = \frac{\mathrm{Yield_{SCW}}}{2 \times \mathrm{Yield_{SCW1/2}}} \; ; \; \mathrm{IA_{Legume}} = \frac{\mathrm{Yield_{SCL}}}{2 \times \mathrm{Yield_{SCL1/2}}}$$

Both IE and IA were calculated for each intercrop replicate using the replicate values for the numerators and the mean value over all three replicates for the denominators to eliminate the variation in the ratio caused by half-density sole crop yield variability.

### 2.3.3. N2 fixation

The % Ndfa (N derived from air) in sole cropped and intercropped legumes was calculated using the natural variation in $^{15}N$ abundance expressed in terms of δ units, which are the parts per thousand (‰) deviation relative to the nominated international standard of atmospheric N2 (0.3663% of $^{15}N$), for faba bean (δ15Nfababean), pea ($\delta^{15}$Npea) and for a reference crop ($\delta^{15}$Nref). The correction factor β, i.e. the $\delta^{15}N$ value in shoots of legume plants that are fully dependent upon $N_2$ fixation, was assumed equal to be -1‰ for pea according to Voisin et al. (2002); the same value was also used for faba bean. In this way it is possible to determine the degree of isotopic discrimination between the stable isotopes $^{14}N$ and $^{15}N$ to calculate the % Ndfa according to the equation provided by Shearer and Kohl (1986):

$$\%\, Ndfa = 100 \times \left( \frac{\delta 15 N_{ref} - \delta 15 N_{legume}}{\delta 15 N_{ref} - \beta} \right)$$

For intercropped legumes, $\delta^{15}N_{ref}$ corresponds to the $\delta^{15}N$ of the associated wheat in each intercrop while for sole cropped legumes, we considered the average of $\delta^{15}N$ of the sole wheat grown in the same replicate as the sole legume in order to take into consideration the heterogeneity of soil N between the replicates. Finally, N accumulated from air (QNdfa) was calculated as the product of accumulated shoot N and %Ndfa.

### 2.3.4. Modelling IC grain yield

Our rationale for the conception of the statistical model for IC wheat or legume grain yield and in the choice of explanatory variables is detailed in the section §3.4. An ANCOVA

procedure was first applied to test the relationships between the IC grain yield of wheat or legume and sole crop grain yields (SC and SC1/2), IE and IA average values ($\overline{IE}$ and $\overline{IA}$). We added the species (grain legumes, i.e. faba bean or pea, and wheat) as a co-variable to determine if these relations were different between the two groups, which was the case. The IC grain yield value within each species group (legumes and wheat) was therefore expressed as a function of Yield $_{SC}$, Yield $_{SC1/2}$, $\overline{IE}$ and $\overline{IA}$, in the following model (named "Complete model"):

$$\begin{aligned}\text{Yield}_{\text{L-IC}} = {} & a \times \text{Yield}_{\text{SCW}} + b \times \text{Yield}_{\text{SCW1/2}} + c \times \overline{\text{IE}_{\text{Wheat}}} + d \times \overline{\text{IA}_{\text{Wheat}}} + e \times \text{Yield}_{\text{SCL}} \\ & + f \times \text{Yield}_{\text{SCL1/2}} + g \times \overline{\text{IE}_{\text{Legume}}} + h \times \overline{\text{IA}_{\text{Legume}}} + i\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\text{Yield}_{\text{W-IC}} = {} & a' \times \text{Yield}_{\text{SCW}} + b' \times \text{Yield}_{\text{SCW1/2}} + c' \times \overline{\text{IE}_{\text{Wheat}}} + d' \times \overline{\text{IA}_{\text{Wheat}}} \\ & + e' \times \text{Yield}_{\text{SCL}} + f' \times \text{Yield}_{\text{SCL1/2}} + g' \times \overline{\text{IE}_{\text{Legume}}} + h' \times \overline{\text{IA}_{\text{Legume}}} + i'\end{aligned}$$

In this model, $\overline{IE}$ and $\overline{IA}$ are average values calculated for each cultivar as the mean of IE and IA values over all intercrops involving this cultivar and over the two experiments. Yield$_{SCW}$, Yield$_{SCL}$, Y$_{SCW1/2}$ and Y$_{SCL1/2}$ are mean values over the three replicates in one experiment. Subsequently, in order to simplify the Complete Model, a multiple regression procedure was applied to determine the variables significantly correlated to the yield achieved in IC by a species (legume, L; wheat, W). The resulting "Simplified model", including only those correlated variables and corresponding adjusted parameters values (see Results §3.4), stands as follows:

$$\text{Yield}_{\text{L-IC}} = a \times \text{Yield}_{\text{SCW}} + b \times \text{Yield}_{\text{SCL1/2}} + c \times \overline{\text{IE}_{\text{Legume}}} + d$$

$$\text{Yield}_{\text{W-IC}} = a' \times \text{Yield}_{\text{SCW}} + b' \times \text{Yield}_{\text{SCL1/2}} + c' \times \overline{\text{IE}_{\text{Legume}}} + d'$$

A second multiple regression procedure was applied to this simplified model to verify the statistical significance levels of the remaining variables (Table 3 in §3.4). Using average IE values (see above) avoids the use of a direct and circular mathematical link between the legume IC grain yield and $\overline{\text{IE}_{\text{Legume}}}$.

#### 2.3.5. Statistics

We controlled that grain yield and N accumulated data were normally distributed and statistical analyses by ANOVA were performed using STATGRAPHICS software (version 15.2.06). All data were tested for normal distribution using the Shapiro-Wilk test and pairwise comparisons were performed using the Tukey's test (HSD) at a significant threshold of p=0.05 (Gomez and Gomez, 1984) to compare grain yields between species, cultivars and cropping mode. Moreover, one tailed t-test was applied to compare the means of LER and IE to 1 and partial LER and IA values to 0.5. The effect of IC biomass of one component on the competition response of the other IC component was evaluated by a simple linear regression and correlation. The comparison of this relation for wheat with that for grain legumes was assessed by ANCOVA.

## 3. Results and Discussion

### 3.1. Intercropping efficiency

#### 3.1.1. Emergence and plant densities

On average for all treatments and the two experiments, the percentage of emergence was greater than the anticipated 80%. However, wheat emergence rate was lower than those of pea and faba bean (78%, 94% and 90%, respectively). Since the faba bean target density was low for SC½ and IC (12 plants $m^{-2}$), it was sown at a 3x-higher density and precisely controlled by manual removal after emergence in order to obtain a regular plant distribution pattern. A significant difference ($p<0.01$) was found between wheat cultivars for both experiments (72% and 84% for L1823 and Sculptur, respectively). On Exp.II, Hr1 pea cultivar had significantly ($p<0.001$) lower emergence rates (67%) than the other three cultivars (95% on average). On average for all cultivars within a species, final plant densities were 245, 92, 25, 138, 48 and 13 plants $m^{-2}$ in Exp.I and 257, 78, 28, 129, 37 and 12 plants $m^{-2}$ in Exp.II, for wheat-, pea- and faba bean-SC, and wheat-, pea- and faba bean-IC, respectively.

#### 3.1.2. Global intercrop performance for grain yield and climatic effects

On average for the two experiments and all cultivars (Fig.5A), wheat-pea intercrops (ICP) and wheat-faba bean intercrops (ICF) had similar total grain yields (c.a. 3.5 Mg ha-1) which was greater than SCF (2.8 Mg ha-1), itself higher than SCW (2.1 Mg ha-1) but all were lower than SCP grain yield (4.3 Mg ha-1). Wheat sole crop grain yield was 28% significantly lower in Exp.II than in Exp.I. Conversely legume SC grain yields were significantly increased

($p<0.01$) in Exp.II compared to Exp.I (+63% for Faba bean and +27% for Pea) and a similar trend was found for intercrops total grain yield (+32% for ICF and +14% for ICP; $p<0.05$) due to a strong legume grain yield increase and a small wheat yield decrease. As a consequence, wheat represented 76% and 63% of the total IC grain yield in Exp.I for ICF and ICP respectively, but only 32% and 36% in Exp.II.

Considering individual cultivar yields, intercrops in Exp.I with Hr1 pea cultivar had total grain yield greater than Hr1 sole crop whereas intercrops with Irena faba bean cultivar had lower grain yield than Irena sole crop in Exp.II (Fig. 5C). Sculptur grain yield in sole crop was significantly higher ($p<0.05$) than that of L1823 in IC for both experiments but the difference between the sole crop grain yield of the two cultivars was similar in Exp.I and II (0.3Mg. $ha^{-1}$ on average for all intercrops ; Fig. 5B).

The faba bean yield increase in sole crop in ExpII compared to Exp.I was less important for Diver and Castel (+0.5Mg. $ha^{-1}$on average) than Nordica and Irena (+2.1Mg. $ha^{-1}$on average). Similarly, AOPH10 and Hr1 pea cultivars grain yield increase in sole crop (+0.7 Mg. $ha^{-1}$ on average ) was smaller than that of Isard and Lucy (+1.3Mg. $ha^{-1}$on average). Mineral N availability was not significantly different between the two experiments, and other main soil characteristics were similar, whereas the climatic conditions were drasticly different (Material and Methods). Therefore, climatic effects very probably explain the observed differences between the two experiments in both SC and IC yields and such an inversion of the yield proportions of intercropped wheat and legumes through a differential effect on species growth (Fig. 5). Exp.I was indeed characterized by a very cold winter that affected legume growth more than wheat growth, in line with the known cold sensitivity of grains legume vs. wheat cultivars used in this study. Frost damage symptoms were obvious on both legumes and especially severe on faba bean shoots and upper tap roots, resulting in lethality on some faba bean plants and at least in a several weeks delay before growth resumption(see annexe 3). Conversely, Exp.II has been favourable to legume growth probably due in particular to a wet spring (Material and Methods) while these climatic conditions negatively affected the wheat grain yield (Fig. 5). As climatic conditions of Exp.I negatively affected the legume SC yields and those of Exp.II the wheat SC yield (Fig. 5), this could have modified the competitive balance between crops in IC across the two experiments and could explain that the proportion of wheat in IC is: i) higher in Exp.I than in Exp.II and ii) different from that which would be directly anticipated from the SC yields (higher in Exp.I and similar in Exp.II).

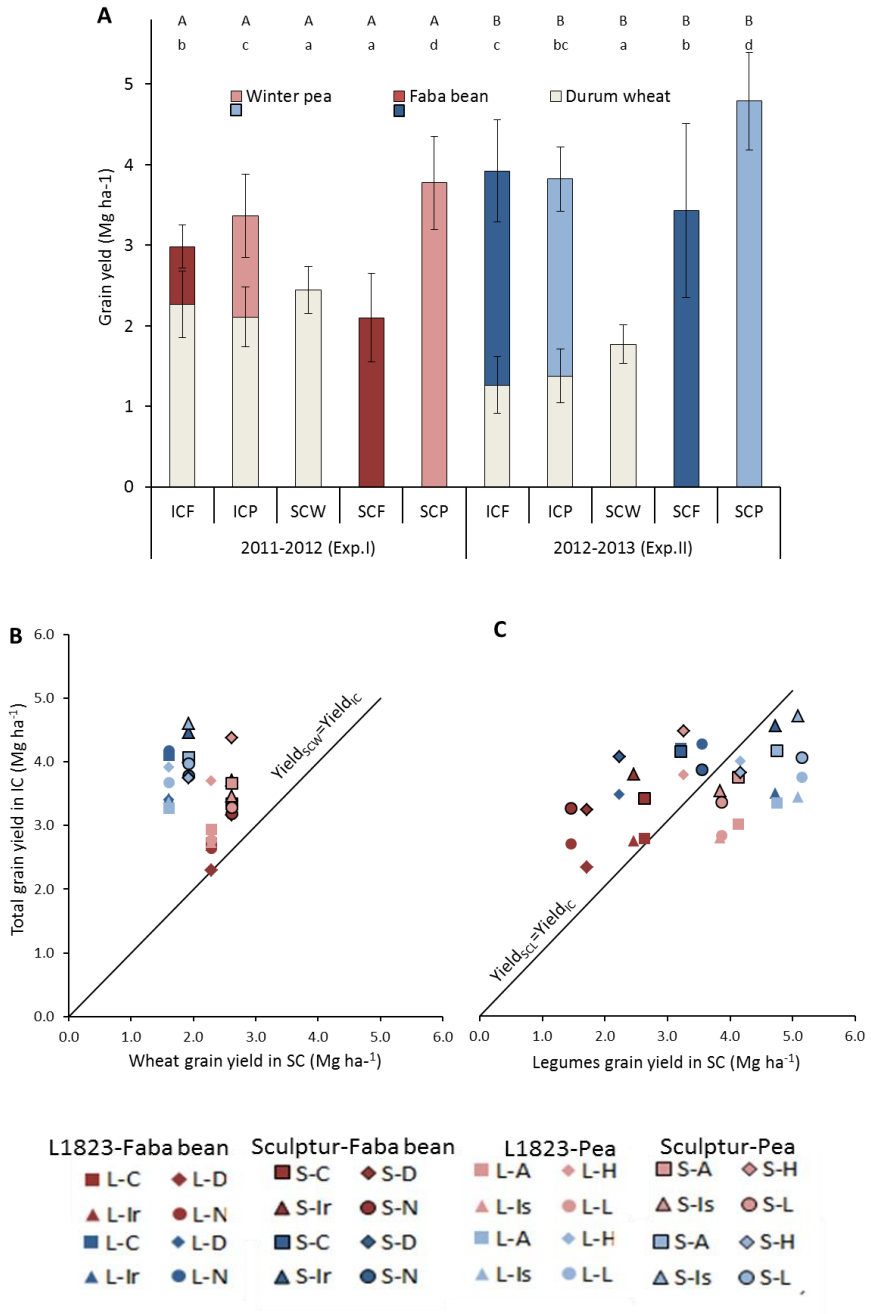



Figure 5 (**A**) : Grain yield (Mg ha-1) of intercrops (IC) and sole crops (SC) of wheat (W), faba bean (F) and pea (P) for 2011-2012 (Exp.I) and 2012-2013 (Exp.II). Values are means (n=24 for ICF and ICP, n=6 for SCW, n=12 for SCF and SCP) ± standard deviation considering the average of all cultivars and replicates. Differing capital letters above the bars indicate significant differences in total intercrop grain yield at $P<0.05$ between the two experiments for a same treatment while differing small letters indicate significant difference at $P<0.05$ between treatments for a given year.

(**B**) and (**C**) : Total grain yield (Mg ha-1) of intercrops (IC) as a function of wheat (**B**) and legumes (**C**) sole crop grain yield for 2011-2012 (Exp.I in red) and 2012-2013 (Exp.II in blue). Values are means (n=3 for SCW, SCF, SCP, ICF and ICP) considering the average of all replicates. Each combination of capital letters corresponds to a couple of intercropped wheat and legume cultivars: the first letter corresponds to wheat cultivar (L: L1823 and S: Sculptur) and the second one to legume cultivar (Faba bean: (C) castel, (D) Diver, (Ir) Irena and (N) Nordica; Pea: (A) AOPH10, (H) Hr1, (Is) Isard and (L) Lucy). Dark red and dark blue symbols correpond to wheat-faba bean intercrops respectively for Exp.I and II while light colored symbols correspond to wheat-pea intercrops. Framed symbols correspond to legumes intercropped with the wheat cultivar Sculptur while non-framed symbols correspond to legumes intercropped with the wheat cultivar L1823.

This confirms that species proportion in IC cannot be predicted from the SC yields because of species response to competition in IC. Here, the cereal was slightly more competitive than the legume, in line with a number of reports concluding on the higher competitive ability of the cereal (Jensen, 1996; Hauggaard-Nielsen et al., 2001). However, this dominance potential was probably restricted by the low mineral N availability which is known as a less profitable situation for the cereal, a high N demanding crop, and also in Exp.II by the climatic conditions less favourable to the cereal than to the legume.

### 3.1.3. Global intercrop performance for grain yield as assessed using LER indices

LER for grain yield is an indicator of crop resource use for plant growth all over the growing season. In our experiments, LER analysis for grain yield (Fig. 6) shows that for the various situations the LER was always higher than 1 ($p<0.05$), with an average total LER value of 1.33 indicating that IC was 33% more efficient than SC. Moreover, total LER values were higher ($p <0.001$) for ICF than for ICP in each experiment (1.41 and 1.25, respectively, on average over Exp.I and Exp.II), and higher ($p<0.05$) in Exp.II than in Exp.I for both ICF and ICP (1.42 and 1.25, respectively, on average over ICF and ICP). These results are consistent with the proven efficiency of cereal-grain legumes intercropping in low input conditions (Hauggaard-Nielsen et al., 2009; Bedoussac and Justes, 2010a). Usually, such yield advantage occurs in IC when component crops are not fully competing for the same resource, leading to interspecific competition lower than intraspecific competition (Willey, 1979a). Efficiency of cereal-legume IC mostly depends on the complementary use of N between crops and the capacity of the legume to increase the rate of $N_2$ fixation (%Ndfa) for its N nutrition, particularly in low N input systems ( Corre-Hellou, 2005; Bedoussac, 2009; Naudin, 2009) such as in these experiments (no fertilisation and low soil mineral N content at sowing).

However, as indicated by Bedoussac and Justes (2011), the LER index only indicates the relative performance of the IC compared to SC without giving any information about the productivity of the IC. As an illustration, a LER value of 1.29 was obtained for both wheat-faba bean IC in Exp.I and wheat-pea IC in Exp.II while the grain yields were 3.0 and 3.8 Mg $ha^{-1}$ respectively. Moreover, the LER does not at all inform on the IC final specific composition, which strongly differed between the experiments according to species response to competition in IC. To illustrate the pattern of competitive outcomes in intercrop experiments, Williams and McCarthy (2001) suggested plotting partial LER values for a first species (i.e. grain legume here) as a function of the partial LER of the second intercropped

species (i.e. durum wheat here), thus allowing situations of interest for the two species to be distinguished.

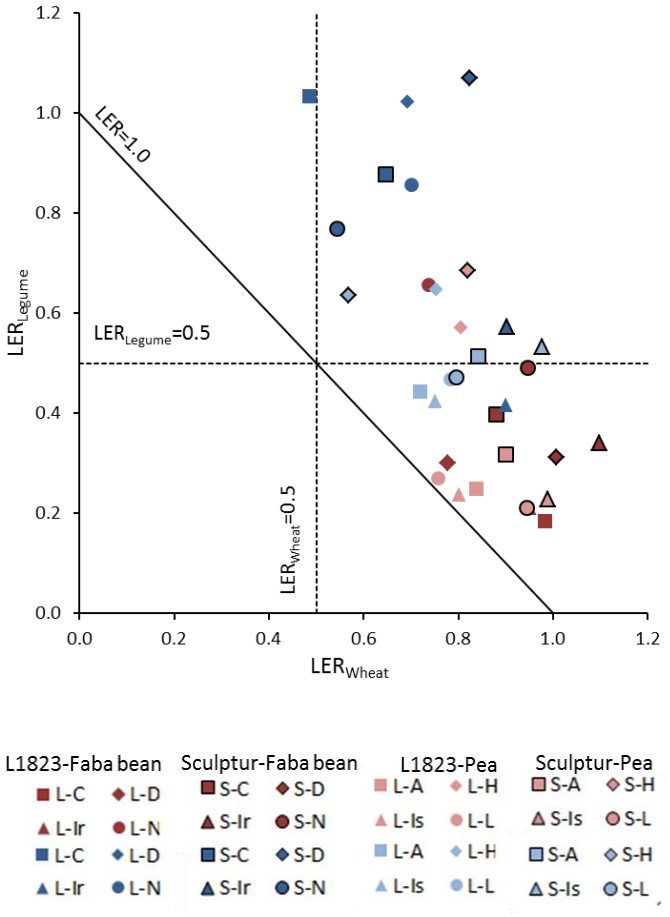



Figure 6 Partial land equivalent ratio of grain legumes (LERLegume) as a function of the partial land equivalent ratio of durum wheat (LERWheat) calculated from the grain yields of intercrops with pea (ICP) or fababean (ICF). The total LER value for each situation can be infered as the sum of LERLegume and LERWheat, or else from the equation of the isocline parallel to that for LER=1.0. Values are means (n=3) considering the average of all replicates.

Each combination of capital letters corresponds to a couple of intercropped wheat and legume cultivars: the first letter corresponds to wheat cultivar (L: L1823 and S: Sculptur) and the second one to legume cultivar (Faba bean: (C) castel, (D) Diver, (Ir) Irena and (N) Nordica; Pea: (A) AOPH10, (H) Hr1, (Is) Isard and (L) Lucy). Dark red and dark blue symbols correpond to wheat-faba bean intercrops respectively for Exp.I and II while light colored symbols correspond to wheat-pea intercrops. Framed symbols correspond to legumes intercropped with the wheat cultivar Sculptur while non-framed symbols correspond to legumes intercropped with the wheat cultivar L1823.

*(Pour le même graphe ne montrant que les points correspondant aux valeurs moyennes pour ICF et ICP en EXP.I et Exp.II, voir Annexe1)*

In our experiments (shown in Fig. 6) partial LER values of wheat were significantly ($p<0.0001$) superior to 0.5 in the two experiments (0.82 on average) although they decreased from 0.89 to 0.74 (respectively on average for all intercrops in Exp.I and II). No significant difference was found between partial LER values of the two wheat cultivars even if Sculptur

had greater partial LER values than L1823 in Exp.I (0.95 and 0.83 respectively for Sculptur and L1823 on average for ICF and ICP). In contrast, partial LER values were significantly ($p<0.05$) inferior to 0.5 for both legumes in Exp.I (0.36 on average for all intercrops) but some cultivars as Hr1 (pea) and Nordica (faba bean) had partial LER values greater than 0.5. However, in Exp.II, partial LER values were higher than 0.5 for faba bean (0.83) and not different from 0.5 for pea on average for all cultivars and intercrops. Hr1 was particularly different and had the greatest partial LER values among all pea cultivars in both experiments (0.63 on average for both experiments). Irena had also a special behaviour in Exp.II but with the lowest partial LER value among faba bean cultivars (0.49 and 0.94 respectively for Irena and on average for the other cultivars). It can be therefore concluded that Exp.I lead to a situation in which wheat suppressed legumes ($LER_{Legume}<0.5$ and $LER_{Wheat}>0.5$) corresponding to a better growth of wheat plants in IC than in SC while legume plants growth was reduced. In the second experiment both plant species grew better in the mixture than they did as sole crops ($LER_{Legume}>0.5$ and $LER_{Wheat}>0.5$) indicating a so-called 'facilitation' situation between intercropped components (Bedoussac et Justes, 2011).

### 3.1.4. N use complementarity in intercrops

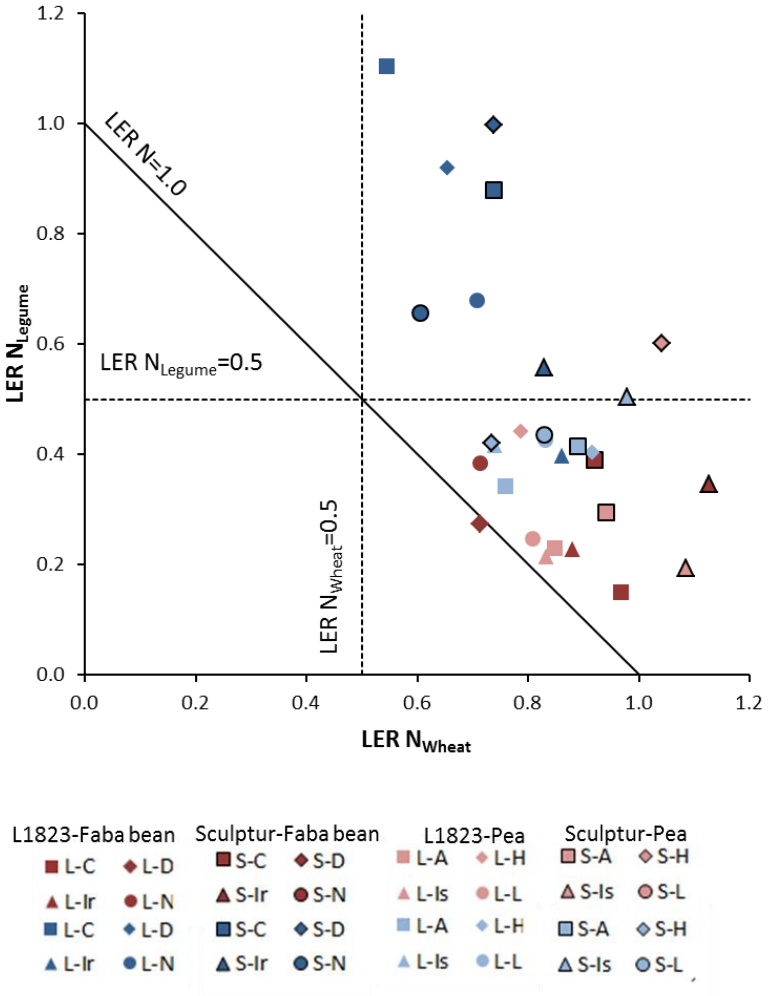



Figure 7 Partial land equivalent ratio of grain legumes (LER $N_{Legume}$) as a function of the partial land equivalent ratio of durum wheat (LER $N_{Wheat}$) calculated from the N accumulated of intercrops with pea (ICP) or faba bean (ICF). Values are means (n=3) considering the average of all replicates. Dark and pastel red symbols correspond to Exp.I values while blue ones correspond to those of Exp.II.

Each combination of capital letters corresponds to a couple of intercropped wheat and legume cultivars: the first letter corresponds to wheat cultivar (L: L1823 and S: Sculptur) and the second one to legume cultivar (Faba bean: (C) castel, (D) Diver, (Ir) Irena and (N) Nordica; Pea: (A) AOPH10, (H) Hr1, (Is) Isard and (L) Lucy). Dark red and dark blue symbols correpond to wheat-faba bean intercrops respectively for Exp.I and II while light colored symbols correspond to wheat-pea intercrops. Framed symbols correspond to legumes intercropped with the wheat cultivar Sculptur while non-framed symbols correspond to legumes intercropped with the wheat cultivar L1823.

Total LER values calculated from shoot (grain and straw) N accumulation (LER N) were significantly greater than 1 ($p<0.001$) for nearly all intercrops, i.e. 1.32 on average over all cultivars and experiments, indicating an advantage of intercrops compared with sole crops for N accumulation. Total N accumulated in IC was significantly ($p<0.001$) greater than N accumulated in WSC in both experiments but lower than that of legumes SC. These results confirm the advantage of intercrops on N accumulation as compared to wheat sole crops in

conditions of low mineral N availability (Corre-Hellou and al., 2006; Naudin and al., 2010; Tosti and Guiducci, 2010). Wheat partial LER N values were significantly greater than 0.5 for both experiments ($p<0.001$). Besides, N accumulated by wheat in Exp.I was similar between ICP, ICF and SC (44.7 kg $N.ha^{-1}$ on average) even though the wheat density in intercrops was 50% of the density in sole crop (Table5).

Table 5 N accumulated (kg N ha-1) in sole crops (SC) and intercrops (IC) of pea (P), faba bean (F) and wheat (W) in straw and grain for Exp.I and II. Values are means (n=24 for ICF and ICP , n=6 for SCW and n=12 for SCP and SCF ) ± standard deviation.

| | | Exp.I | | | | Exp.II | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | N Grain | | N Straw | | N Grain | | N Straw | |
| ICF | Wheat | 39.9 | ± 9.0 | 5.3 | ± 1.2 | 24.4 | ± 5.3 | 5.1 | ± 1.1 |
| | Faba bean | 28.8 | ± 12.5 | 7.9 | ± 4.1 | 111.4 | ± 28.0 | 11.6 | ± 4.8 |
| ICP | Wheat | 37.7 | ± 7.0 | 5.5 | ± 1.1 | 27.3 | ± 5.6 | 7.3 | ± 2.7 |
| | Winter pea | 39.7 | ± 22.8 | 8.3 | ± 5.6 | 78.0 | ± 18.8 | 14.2 | ± 7.1 |
| SC | Wheat | 38.6 | ± 4.5 | 7.0 | ± 1.8 | 33.8 | ± 6.1 | 7.7 | ± 1.5 |
| | Faba bean | 87.3 | ± 21.0 | 31.1 | ± 19.6 | 140.6 | ± 43.5 | 29.2 | ± 17.6 |
| | Winter pea | 119.4 | ± 19.3 | 32.4 | ± 10.2 | 163.7 | ± 23.8 | 52.9 | ± 45.0 |

These results confirm that the cereal had access to a greater proportion of soil inorganic N when intercropped than in sole cropping situation due to the complementary use of N sources by intercrop components permitted by legume N2 fixation (Jensen, 1996; Hauggard-Nielsen and al.,2001; Bedoussac and Justes, 2010). However, in Exp.II, accumulated wheat N was significantly lower in ICF than in SC ($p<0.05$) consistent with a greater competition of the intercropped faba bean than that in Exp.I. In fact, the N accumulation in intercropped wheat is significantly lower in Exp.II compared to Exp.I ($p<0.001$) while SC wheat accumulated similar amounts of N in Exp.I and II, confirming that legumes were more competitive for soil inorganic N in the second experiment.

Conversely, legumes partial LER N values were significantly lower than 0.5 in Exp.I ($p<0.001$) except for Hr1 pea cultivar when intercropped with Sculptur (0.6). In fact, for both legumes, N accumulated in intercrops was significantly lower than that in sole crops mostly in Exp.I ($p<0.05$) where climatic conditions have drastically affected the growth of legumes and made them more susceptible to wheat competition. Conversely, the accumulation of N has significantly ($p<0.05$) increased in SC and IC for both pea and faba bean in Exp.II. As a consequence, partial LER $N_{Legume}$ values increased, particularly for faba bean, which is in accordance with the yield results shown previously. Faba bean partial LER N values were significantly greater than 0.5 ($p<0.05$) whereas pea partial LER N values were just close to

0.5 indicating a better N use efficiency of faba bean than pea in intercropping.Altogether, the results of this analysis of partial LER for wheat and legumes accumulated N lead to conclusions similar to those obtained from partial LER analysis on grain yields (§ 3.1.3).

## 3.2. Characterization of competitive interaction levels within intercrops

### 3.2.1. Comparing interspecific and intraspecific interactions

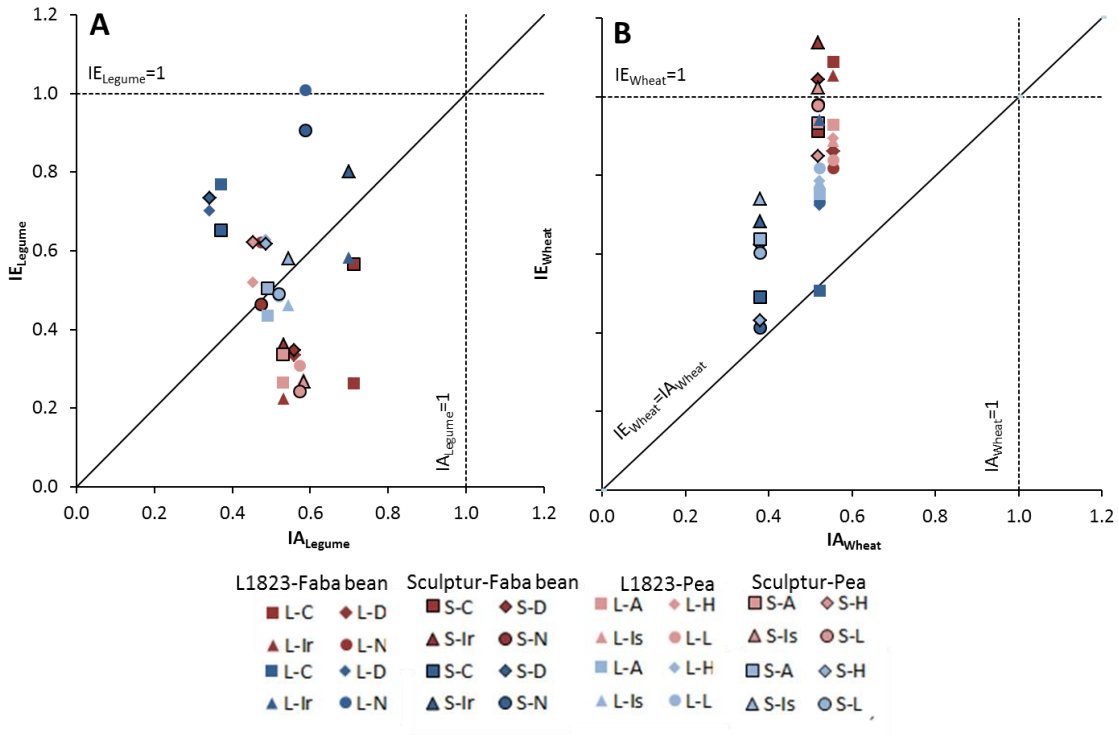



Figure 8 Interspecific interaction index (IE) as a function of intraspecific interaction index (IA), calculated from grain yields for legumes (A) and durum wheat (B) in the two experiments. For a correct interpretation of these plots, it should be born in mind the inverse relationship between IE and IA index values and the levels of inter- or intraspecific competition effects, respectively: the lower the IE (resp. IA) index value for a species, the stronger its sensitivity to the interspecific (resp. intraspecific) competition within the crop stand. Values are means (n=3 for IE and IA) considering the average of all replicates.

Each combination of capital letters corresponds to a couple of intercropped wheat and legume cultivars: the first letter corresponds to wheat cultivar (L: L1823 and S: Sculptur) and the second one to legume cultivar (Faba bean: (C) castel, (D) Diver, (Ir) Irena and (N) Nordica; Pea: (A) AOPH10, (H) Hr1, (Is) Isard and (L) Lucy). Dark red and dark blue symbols correpond to wheat-faba bean intercrops respectively for Exp.I and II while light colored symbols correspond to wheat-pea intercrops. Framed symbols correspond to legumes intercropped with the wheat cultivar Sculptur while non-framed symbols correspond to legumes intercropped with the wheat cultivar L1823.

*(Pour le même graphe ne montrant que les points correspondant aux valeurs moyennes pour ICF et ICP en EXP.I et Exp.II, voir Annexe2)*

As pointed out by Bedoussac and Justes (2011), the interspecific (IE) and intraspecific (IA) indices are more informative than the partial LER indices since IE and IA allow distinguishing the responses of a species to interspecific and intraspecific interactions that

simultaneously occur in intercrops. Indeed, IE allows evaluating the effect of an IC cultivar on the second IC cultivar by comparing the performance achieved by that second cultivar in IC with that in half density sole crop, and not in full density sole crop as is the case with partial LER. By analogy to IE, IA allows evaluating on a similar plant number basis the effect of a cultivar on itself within a full density sole crop stand by comparing the performance achieved in SC with twice that in SC½. Hence, plotting IE as a function of IA is a convenient way to separately analyse and compare the final effects of interspecific and intraspecific interactions and to identify possible facilitation situations (Bedoussac and Justes, 2011).

For wheat (Fig.8B), {IA, IE} value combinations for most intercrops were above the diagonal line corresponding to $IE_{Wheat} = IA_{Wheat}$, revealing that the yield of one plant in SC was lower than that in IC and suggesting that intraspecific competition levels were stronger than interspecific ones. $IA_{Wheat}$ values were similar between the two experiments particularly for L1823 (0.53 on average for both Exp.I) while Sculptur IA value decreased in Exp.II (0.52 and 0.38 respectively for Exp.I and II). On average for both wheat cultivars, IA values were close to 0.5 indicating that the production of a wheat plant in SC½ was twice greater than that in the SC, due to the lower density and the ability of wheat to compensate for it by producing more tillers. Conversely, $IE_{Wheat}$ was close to 1 in Exp.I (0.95 on average for all intercrops) meaning that the presence of legumes in IC did not affect the productivity of wheat plants comparing to SC½, suggesting that legume competition was almost null. This could be the consequence of the reduced growth of the legume in both IC and SC in Exp.I altogether with the fact that competition for soil mineral nitrogen on wheat by legumes is certainly low owing to the legume symbiotic nitrogen fixation ability (Hauggaard-Nielsen, 2001; Corre-Hellou et al., 2006; Bedoussac and Justes, 2010). Conversely, in the second experiment, the increase in legume yield was associated with a greater competitive effect on the wheat component as indicated by a lower wheat IE value (0.67 on average for all intercrops). Moreover, wheat IE varied among a larger range of values in Exp.II than Exp.I (from 0.41 to 0.94 comparing to 0.82 to 1.14 respectively for Exp.II and I) suggesting that the effect of intercropped legume cultivar on wheat was better expressed in Exp.II. However, no significant difference ($p=0.88$) was observed in $IE_{Wheat}$ values between ICF and ICP in both experiments indicating that the two legumes species had a similar competitive effect on wheat.

For grain legumes (Fig.8A), most $IA_{Legume}$ values were close to 0.5 (0.53 on average for all intercrops) indicating that in our conditions both pea and faba bean compensated the lower density in SC½ by achieving twice more grain yield per plant compared to the SC. The yield component mostly explaining this compensation was the pod number per plant (see chapter IV). Only Castel and Diver had IA values lower than 0.5 in Exp.II (0.37 and 0.34 respectively) showing a higher sensitivity to intraspecific competition than the other faba bean cultivars. In the first experiment, $IE_{Legume}$ values (0.38 on average) were lower than $IA_{Legume}$ ones indicating that the competition by the wheat was more intense than that due to the intraspecific competition while the contrary was observed in the second experiment ($IE_{Legume}$=0.65 on average). However, Nordica and Hr1 showed a better tolerance to wheat competition than intraspecific one, with IE values greater than IA values in Exp.I in contrast with the other faba bean and pea cultivars. The difference between $IE_{Legume}$ values between the two experiments for the majority of cultivars could mainly be due, in a first analysis, to the contrasted climatic conditions. In Exp.I the strong winter frost had affected the growth of legumes both in SC and IC making them obviously more vulnerable to wheat competition in IC. This was true for both legumes as illustrated by $IE_{Legume}$ values similar ($p=0.56$) for pea and faba bean (0.35 and 0.40 respectively on average for all intercrops). Conversely in Exp.II the conditions were less favourable for wheat as indicated by a slightly lower SC yield than in Exp.I, in addition to simultaneously better growth conditions for the legumes, alltogether making the legumes more competitive than in the first experiment as illustrated by high $IE_{Legume}$ values. This was particularly true for faba bean which showed $IE_{Legume}$ values significantly higher ($p<0.001$) than pea in Exp.II (0.77 and 0.53 respectively) indicating that the competition effect by the wheat was more intense on pea than on faba bean and suggesting that, at least in Exp. II conditions, faba bean cultivars expressed a higher average competitive ability against wheat than pea cultivars. Nordica was the least sensitive cultivar to wheat competition with the highest IE value (0.96 on average for both intercropped wheat cultivars) while Irena had the lowest IE value (0.58 and 0.22 respectively for Exp.I and II) particularly when intercropped with L1823.

### 3.2.2. Relationship between interspecific interaction index and biomass of the second intercropped species

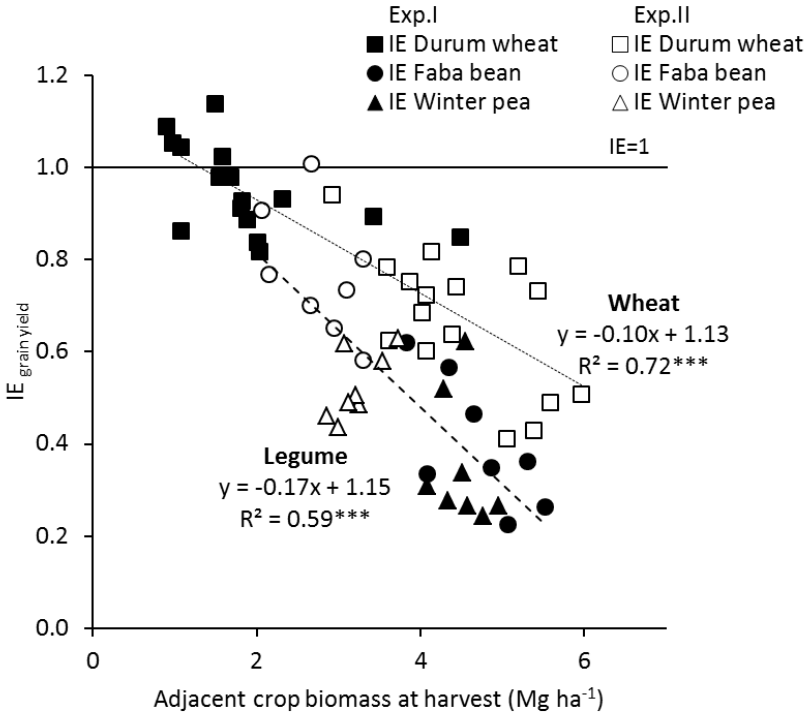



Figure 9 Interspecific interaction index (IE), calculated from grain yields, as a function of the biomass of the second intercropped species at harvest (Mg ha-1) for wheat, pea and faba bean cultivars in the two experiments. As for Fig. 3, it should be born in mind the inverse relationship between IE and IA index values and the levels of inter- or intraspecific competition effects, respectively: the lower the IE (resp. IA) index value for a species, the stronger its sensitivity to the interspecific (resp. intraspecific) competition within the crop stand. Two linear regressions were fitted, one for the wheat (dotted line) and one for the two legume species (dashed line). Triple asterisk (***) indicates that linear regression is significant at P=0.001 according to Pearson's correlation test. Values are means (n=3).

The IE index is an indicator of the intensity of the interspecific competition effect on a species. For the three species, IE for grain yield was negatively and significantly correlated ($p<0.001$) with the biomass of the second intercropped species, as shown by Fig 9. This clearly shows that the greater the second species biomass, the stronger the interspecific competition effect on the first species, in line for example with Bedoussac and Justes (2010b). For each experiment we can distinguish 2 groups of situations: one for the wheat and one for the two legumes. Moreover, the slopes of the two linear regressions are significantly different ($p=0.01$) and that for the legumes is steeper than that for the wheat. This result indicates that tolerance to the increase of second species biomass depends on the first species, e.g. for a similar second species biomass, wheat is less affected than the legume ($IE_{Wheat}>IE_{Legume}$) i.e. the cereal is more competitive. Testing the second species grain yield instead of biomass in

the same correlation with IE resulted in a slightly lower quality of the fit (not shown), thereby indicating that the final second species biomass is a better indicator of its competitive ability than its grain yield. Moreover, distinguishing the two legumes in this correlation did not improve the quality of the fit (not shown), suggesting that pea and faba bean similarly respond to biomass of intercropped wheat.

Our choice of a simple linear regression should not mask that the response to the second species biomass increase is certainly not linear. Indeed, for low biomass values the interspecific competitions are almost inexistent and IC can be considered as a half density sole crop leading to IE values close to 1. Such a situation was observed for the wheat in Exp.I defined by high $IE_{Wheat}$ values (0.8 to 1.1) associated with a low legume biomass (mostly between 1 and 2 Mg $ha^{-1}$) mainly because of the climatic conditions (see above). The converse was observed for the legume characterized by low $IE_{Legume}$ values (0.2 to 0.6) corresponding to great wheat biomass (4 to 6 Mg $ha^{-1}$), reflecting a strong disequilibrium between the two species. Oppositely, in Exp.II the balance within the two species was more even according to greater aboveground biomass of legumes (mostly between 4 to 6 Mg $ha^{-1}$) and lower biomass of wheat (2 to 4 Mg $ha^{-1}$) leading to a situation in which wheat and legume groups were adjacent (Fig. 9) with both intermediate IE values according to lower $IE_{Wheat}$ values than in Exp.I (0.4 to 0.8) and higher $IE_{Legume}$ values than in Exp.I (0.4 to 1.0). In conclusion, analysis of the IE/second species biomass relationship in a variety of situations is an informative approach to determine and compare the competitive abilities and tolerance to competition of various cultivars within and among intercropped species.

## 3.3. Effect of cultivar diversity on intercrop performance

### 3.3.1. Wheat cultivar x grain legume cultivar interactions

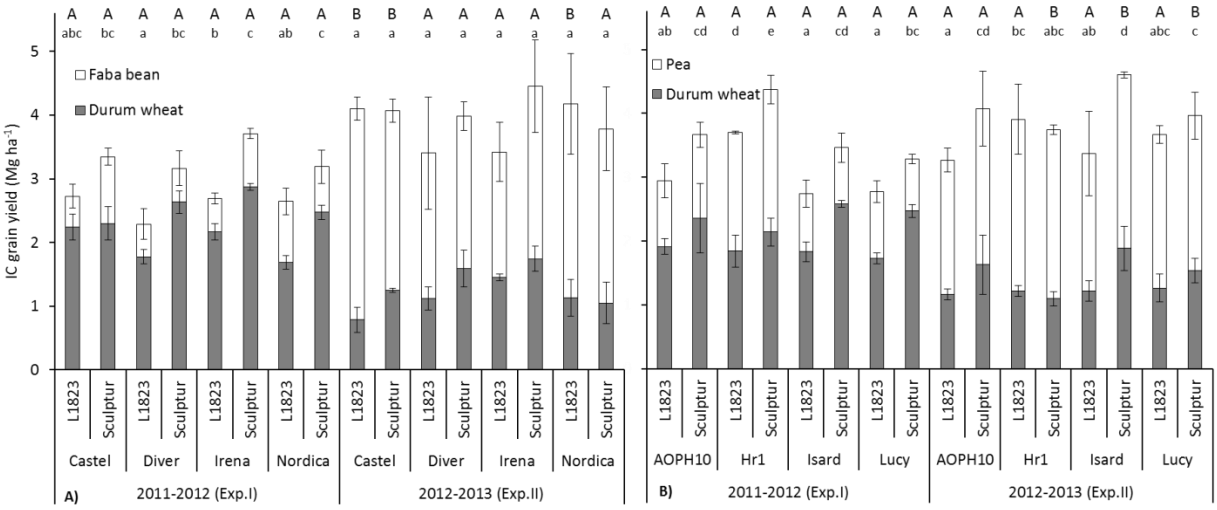



Figure 10 Grain yield for durum wheat-faba bean intercrops (A) and durum wheat-pea intercrops (B) for the two experiments. Values are replicate means (n=3) ± standard deviation. ANOVA was performed for ICF and ICP separately. Differing capital letters above the bars indicate significant differences in the total IC grain yield at $P<0.05$ between the two experiments for a same treatment while differing small letters indicate significant differences in the total IC grain yield at $P<0.05$ between treatments within an experiment.

For each of the two experiments, no significant difference ($p>0.1$) was observed between faba bean cultivars (Fig. 10A) for their effect on the total IC grain yield (values ranging from 3.2 to 3.6 Mg ha$^{-1}$, on average over the two wheat cultivars). Similar results were obtained for three genotypes of winter pea (Lucy, AOPH10 and Isard) in the wheat-pea intercrops (Fig. 10B), with on average for the two experiments similar total IC grain yield (values ranging from 3.4 to 3.5 Mg ha$^{-1}$) while a greater total intercrop yield was achieved with Hr1 (3.9 Mg ha$^{-1}$). However, wheat cultivar x legume cultivar interactions were observed in some intercrops when for a same cultivar the total grain yield varied depending on the cultivar of the partner crop. Indeed, for ICP (Fig. 10B), the couple of cultivars had a significant effect ($p<0.01$) on total grain yields within both experiments. Wheat cultivar also influenced the whole intercrop grain yield on average over all legume cultivars and species, intercrops with L1823 leading to a significantly lower ($p<0.01$) total grain yield than those with Sculptur (3.2 and 3.8 Mg ha$^{-1}$ respectively). Finally, for ICF the couple of cultivars had a significant effect ($p<0.001$) on total grain yields in Exp I only, with Sculptur-Irena as the most productive couple (3.71 Mg ha$^{-1}$). This indicates that the total intercrop performance is not only determined by the choice of the two intercropped species but can also be influenced by each species cultivars, in line

with other studies (Davis and Woolley, 1993; Nelson and Robichaux, 1997; Hauggaard-Nielsen and Jensen, 2001).

Considering now intercrop yields from each species, the wheat L1823 had a lower production compared to Sculptur (1.5 and 2.0 Mg $ha^{-1}$ respectively). Moreover, the wheat grain yield was significantly ($p<0.01$) affected by faba bean cultivars but not by pea cultivars. Surprisingly the grain legume yield was slightly higher with Sculptur than with L1823 on average over all cultivars and experiments (1.8 and 1.7 Mg $ha^{-1}$ respectively). Grain legume yield also depended on the legume cultivar choice. For faba bean, Diver and Irena yielded less than Castel and Nordica (1.47 and 1.89 Mg $ha^{-1}$ respectively for the two groups), although non-significant. Similar results were obtained on pea grain yields, with Hr1 being the most productive (2.4 Mg $ha^{-1}$ on average over Exp.I and II) and no difference being observed between the 3 other cultivars (1.7 Mg $ha^{-1}$ on average over Exp.I and II).

Finally, the total intercrop grain yield seemed to be slightly less affected than the yield achieved by each species in IC suggesting that there was a balance between the two associated crops with an increase in the legume yield leading to a reduction in that of the wheat and conversely. In fact, cultivars within a species display diverse characteristics which contribute in determining the level of complementarity or competition with the second species in IC, leading to cultivar x cultivar interactions. As an illustration, the higher complementarity obtained with the photoperiod-sensitive cultivar Hr1 intercropped with winter wheat could be the consequence of its more active stem branching combined with a delayed and later vegetative growth (Weller et al., 1997; Lejeune-Hénaut et al., 2008), possibly resulting in different times in peak requirements for resources such as N and light and thus characterizing an over-time complementarity situation (Bedoussac and Justes, 2010b).

### 3.3.2. Cultivar effect on N acquisition in intercrops

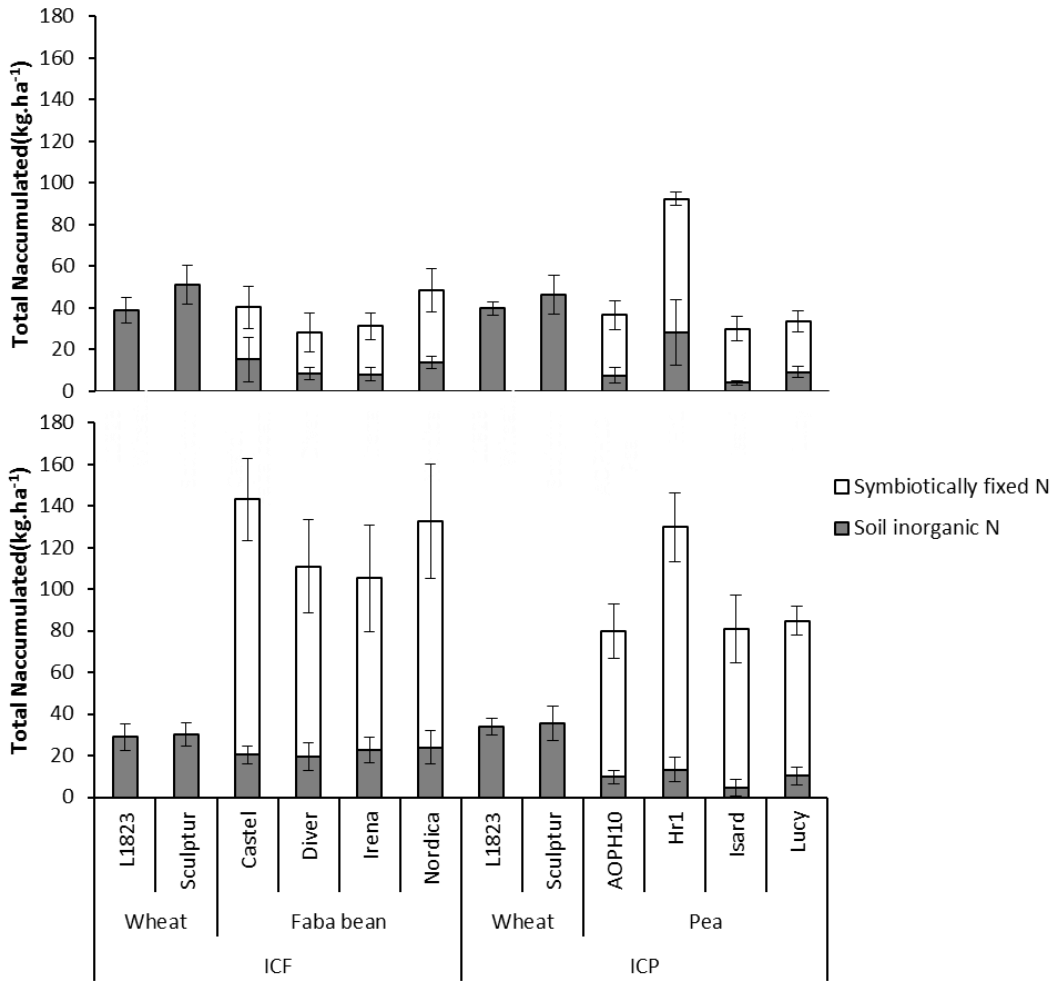



Figure 11 Total N accumulation at harvest in aerial parts of wheat and legumes cultivars in intercrops for Exp.I (A) and Exp.II (B). Dark parts correspond to N derived from soil N uptake and white ones to the N derived from symbiotic N2 fixation. Values are means (n= 12 for wheat and n=6 for legumes) ± standard deviation considering the average of all replicates.

Above-ground N acquisition by intercropped legumes was mostly supported by $N_2$ symbiotic fixation for both faba bean and pea (70% and 75% respectively in Exp.I and 82% and 90% respectively in Exp.II, on average over all cultivars; Table 6). The amount of soil N uptake by wheat was significantly greater than that by intercropped grain legume in both experiments ($p<0.001$) confirming that wheat is more competitive for mineral N acquisition than legumes and even more in low N availability conditions (Fig 11). In Exp.I, N accumulated by Sculptur was significantly greater than that of L1823 ($p<0.01$) in both intercrops while in Exp.II, N accumulation was similar between the two cultivars. On average for both wheat cultivars, N accumulated was not affected by the species of intercropped legume in Exp.I.

On the other hand, legumes N uptake in intercrops was similar in Exp.I between both species (11.6 kg.ha-1 on average for all cultivars) but in Exp.II, the amount of accumulated soil mineral N was significantly higher in faba bean than in pea ($p<0.001$) with a concomitant decrease of wheat accumulated N in ICF as compared to that in ICP (Fig 11). This indicates that faba bean was more competitive than pea for soil mineral N in Exp.II and reduced the N availability for wheat, which may explain part of the decrease in wheat yield. Faba bean cultivars had similar N accumulated either from soil N uptake or from N2 symbiotic fixation in both experiments. Conversely, Hr1 was significantly different ($p<0.01$) from the other pea cultivars with the highest N accumulation in both experiments either as sole crop (Table 6) or intercropped (Fig 11). In fact, this cultivar showed the greatest amount of fixed N (QNdfa) in both experiments and in Exp.I it also showed the highest amount of soil N uptake among all pea cultivars in ICP. These results are consistent with the yield performance of this particular pea cultivar and underline the potential interest of the pea Hr genotypes for intercropping compared to the more usual pea genotypes.

Table 6 Total N aboveground accumulation and the fraction of plant N derived from air (%Ndfa) in sole cropped and inyercropped legume cultivars for Exp.I and II. Values are means ± standard deviation over all replicates (n=3 for PSC and FSC).

| | | EXP.I | | EXP.II | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | Total N accumulation ($Kg.ha^{-1}$) | %Ndfa | Total N accumulation ($Kg.ha^{-1}$) | %Ndfa |
| FSC | Castel | 136.3 ± 10.0 | 39 ± 16 | 144.3 ± 34.1 | 79 ± 3 |
| | Diver | 99.3 ± 1.3 | 53 ± 16 | 115.9 ± 5.8 | 74 ± 2 |
| | Irena | 108.1 ± 12.6 | 54 ± 3 | 220.4 ± 10.0 | 71 ± 1 |
| | Nordica | 126.2 ± 22.4 | 42 ± 1 | 198.4 ± 25.4 | 74 ± 3 |
| PSC | AOPH10 | 139.2 ± 22.7 | 64 ± 4 | 211.1 ± 41.9 | 77 ± 8 |
| | Hr1 | 175.2 ± 18.8 | 55 ± 18 | 316.6 ± 6.8 | 73 ± 5 |
| | Isard | 146.4 ± 32.0 | 68 ± 13 | 175.4 ± 22.3 | 89 ± 3 |
| | Lucy | 146.3 ± 10.8 | 43 ± 6 | 196.8 ± 29.9 | 86 ± 3 |
| ICF | Castel | 40.1 ± 19.6 | 66 ± 11 | 143.1 ± 20.4 | 86 ± 3 |
| | Diver | 28.1 ± 12.4 | 70 ± 4 | 111.0 ± 26.3 | 82 ± 5 |
| | Irena | 31.0 ± 9.0 | 75 ± 4 | 105.3 ± 30.3 | 78 ± 4 |
| | Nordica | 48.2 ± 11.7 | 71 ± 7 | 132.5 ± 29.7 | 82 ± 6 |
| ICP | AOPH10 | 36.5 ± 7.7 | 80 ± 10 | 79.8 ± 14.4 | 88 ± 3 |
| | Hr1 | 92.3 ± 16.1 | 71 ± 11 | 129.8 ± 12.7 | 89 ± 5 |
| | Isard | 29.8 ± 6.0 | 87 ± 4 | 80.7 ± 15.8 | 94 ± 5 |
| | Lucy | 33.4 ± 5.4 | 73 ± 7 | 84.7 ± 8.5 | 88 ± 4 |

Intercropping pea or faba bean with wheat significantly increases the relative contribution of fixed N2 to the total N accumulated in legume which was reported by several authors (Jensen, 1996; Corre-Hellou, 2005; Hauggaard-Nielsen and al., 2009; Naudin, 2009; Bedoussac and Justes, 2010). The fast uptake of soil mineral N by wheat could improve conditions for N2

fixation as it has been demonstrated that there is a negative correlation between available mineral N and the amount of N2 fixed by legumes. As expected, the calculated percentage of total above-ground N acquisition derived from N2 fixation (%Ndfa) of the intercropped legume was significantly higher ($p<0.01$) than that of the sole cropped legume for all cultivars of both pea and faba bean in Exp.I and II (Table 6). %Ndfa was similar between sole cropped cultivars for both pea and faba bean in Exp.I while in IC, significant difference was found ($p<0.05$) particularly between Irena and Castel for faba bean cultivars and Isard, Lucy and Hr1 for pea cultivars. Conversely, in Exp.II, significant differences between %Ndfa were observed in SC but not in IC for both legumes cultivars.

### 3.4. Genotype x cropping mode interactions

We observed that individual cultivars, when compared to the mean yield value over the cultivars of the same species, performed differently in intercrops vs. sole crops. This was particularly true for faba bean cultivars showing distinct behaviours in their productivity potential in SC and in IC, along with genotype x cropping mode interactions (Fig. 12A and 12B): a great cultivar grain yield variability was observed in SC (yields ranged from 65 to 138% of the mean) as well as in IC (values between 68 and 152% of the mean value). Then, on average over the two experiments we can distinguish four behaviours: i) Diver producing less than the mean for both SC and IC (73% and 83% of the mean respectively); ii) Irena yielding better in SC (130%) and like the mean in IC (97%); iii) Nordica producing less in SC (91%) but more than the mean in IC (108%) and iv) Castel doing like the mean in SC (106%) and better in IC (112%). Conversely, pea cultivars showed homogeneous performances in SC (yields varying from 86 to 109%; Fig. 12C and 12D) while the variability was higher in IC with values ranging from 62 to 170% of the mean IC yield. This allowed 3 groups of pea behaviour in IC to be distinguished (Fig. 12C and 12D): i) Isard and Lucy yielding slightly more than the mean in SC (105%) and worse than the mean in IC (87%), ii) Hr1 yielding less than the mean in SC (87%) but better in IC (126%) and iii) AOPH10 yielding like the mean in SC (104%) and in IC (100%). Finally, with respect to the wheat cultivars, we observed that Sculptur had a higher yield than L1823 in IC and this was also true in SC even if the difference was not statistically significant (data not shown).

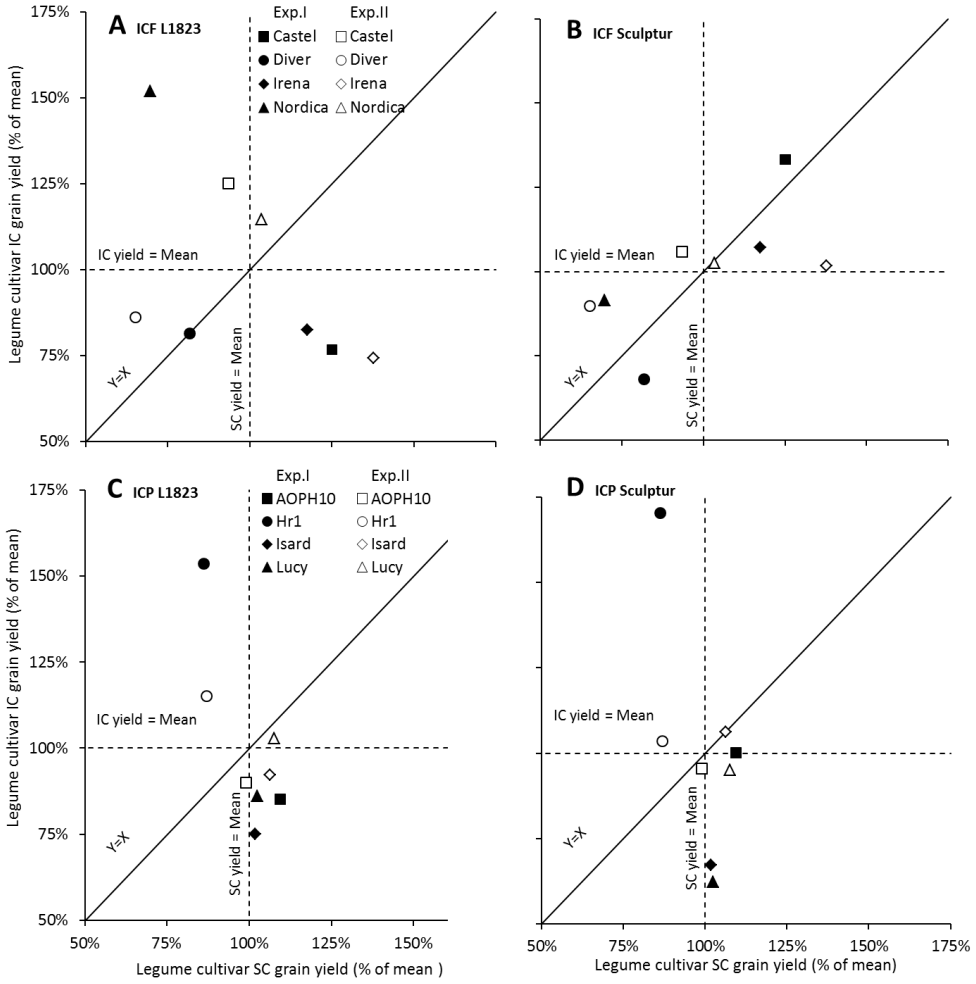



Figure 12 Legume cultivar grain yield in IC (% of mean IC grain yield) as a function of legume cultivar grain yield in SC (% of mean SC grain yield) for faba bean when intercropped with L1823 (A) or Sculptur (B) and for pea when intercropped with L1823 (C) or Sculptur (D). Values are means (n=3). The absolute mean values (Mg ha-1) over all legume cultivars for Exp. I and Exp II, respectively, were: A and B) SC faba bean 2.10 and 3.43; ICF-L1823 faba bean, 0.63 and 2.65; ICF-Sculptur faba bean, 0.78 and 2.73; C and D) SC pea, 3.77 and 4.79; ICP-L1823 pea, 1.21 and 2.34; ICP-Sculptur pea, 1.31 and 2.56. Errors bars are not shown for the sake of clarity.

All together, these results indicate genotype x cropping mode interactions and indicate that the best varieties for sole cropping are not necessarily the best ones for intercropping, in line with results obtained by e.g. Francis et al. (1978) or Smith and Zobel (1991). Therefore the competitive ability in IC cannot be evaluated only from the functioning in sole crop. Such complex genotype x cropping mode interactions point out the need for modeling approaches aiming at the estimation of cultivar IC yield from data mostly available on sole crops. Moreover, this underlines that specific breeding programs of cultivars adapted to intercropping are needed, as already pointed out by several authors (Nelson and Robichaux, 1997; Hauggaard-Nielsen and Jensen, 2001).

## 3.5. Estimation of cultivar intercrop yields from sole crop yields and average IE indices

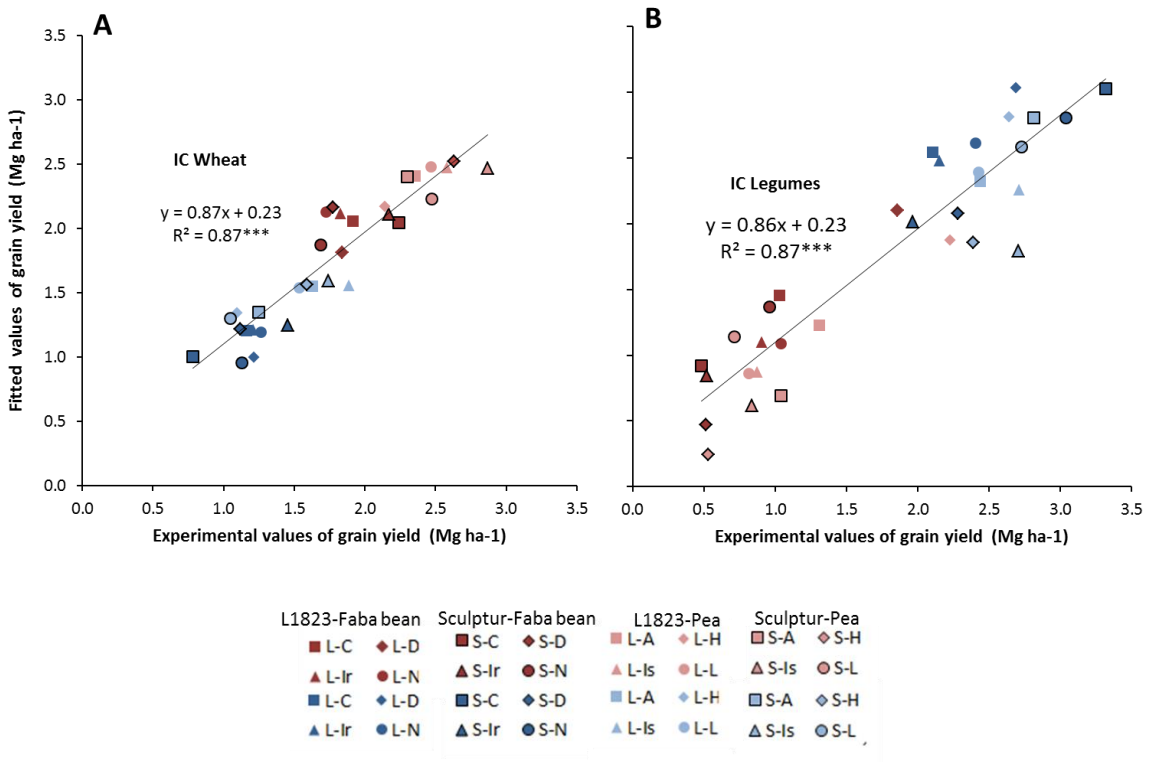



Figure 13 Estimation of the yield achieved in intercrop using the derived "simplified model" for wheat (A) and legumes (B) cultivars. For the equations and parameter values, see Material and Methods and Table 7. Dark and pastel red symbols correspond to Exp.I values while blue ones correspond to those of Exp.II.

Each combination of capital letters corresponds to a couple of intercropped wheat and legume cultivars: the first letter corresponds to wheat cultivar (L: L1823 and S: Sculptur) and the second one to legume cultivar (Faba bean: (C) castel, (D) Diver, (Ir) Irena and (N) Nordica; Pea: (A) AOPH10, (H) Hr1, (Is) Isard and (L) Lucy). Dark red and dark blue symbols correpond to wheat-faba bean intercrops respectively for Exp.I and II while light colored symbols correspond to wheat-pea intercrops. Framed symbols correspond to legumes intercropped with the wheat cultivar Sculptur while non-framed symbols correspond to legumes intercropped with the wheat cultivar L1823.

Table 7 Parameter values associated to explanatory variables and fitting characteristics of the complete and simplified models fitted as estimators of the yield achieved in intercrop by legumes (combining faba bean and pea) or wheat. Yield units are Mg ha-1. Asteriscs near parameter values indicate the level of statistical significance of the corresponding variable in the model, as revealed by multiple regressions applied on either model.

| Variables | Complete model | | Simplified model | |
|---|---|---|---|---|
| | Legumes | Wheat | Legumes | Wheat |
| $Yield_{SCW}$ | -1.27*** | 1.12*** | -0.69** | 1.08*** |
| $Yield_{SCW1/2}$ | -0.06 | -0.48 | - | - |
| $\overline{IE_{Wheat}}$ | -3.56 | -0.06 | - | - |
| $\overline{IA_{Wheat}}$ | -4.08 | -4.71 | - | - |
| $Yield_{SCL}$ | -0.01 | 0.01 | - | - |
| $Yield_{SCL1/2}$ | 0.50*** | -0.17* | 0.66*** | -0.13* |
| $\overline{IE_{Legume}}$ | 3.24*** | -1.34** | 4.03*** | -1.32** |
| $\overline{IA_{Legume}}$ | -0.10 | 1.05 | - | - |
| Intercept | 6.17 | 3.48 | -1.09 | 0.58 |
| RMSE | 0.243 | 0.162 | 0.324 | 0.194 |
| Bias | -0.005 | 0.013 | -0.008 | 0.004 |

We made the hypothesis that it should be possible to establish a statistical model to estimate the intercrop yield of each intercropped wheat or legume cultivar based on sole crop yielding and indicator(s) of the competitive abilities of the two intercropped components. As a matter of fact, under a given set of pedo-climatic conditions, the behaviour of each cultivar in intercrop should be determined by i) its growth potential in pure stand; ii) the competition exerted by the other cultivar; iii) its response pattern to inter- and intraspecific competition. Variables that can be used to represent those three determinants are full (and/or half-) density SC yields of the two cultivars, and cultivar-specific $\overline{IE}$ and $\overline{IA}$ means (see below). An ANCOVA showed significant ($p<0.01$) effects of SC and SC½ grain yields altogether with $\overline{IE}$

and $\overline{IA}$ mean values on the grain yield achieved by a cultivar in intercrop. Testing species group (grain legumes, i.e. faba bean and pea, or wheat) as a co-variable indicated that these relations were different among the two groups and that two distinct models should be used for either legumes or wheat. We thus ended up with a statistical linear model named "complete model", expressing IC grain yield within each species group (1 equation each) and involving 8 explanatory variables (Material and Methods and Table 7). This complete model was efficient in representing the yield achieved by a cultivar when intercropped with another one. However, such an elevated number of variables precludes practical use. The "complete model" was therefore tested using a multiple regression approach for wheat and grain legumes separately, revealing that IC grain yield for either a wheat or a legume cultivar is significantly ($p<0.01$) determined by three variables ($Yield_{SCW}$, $Yield_{SC1/2L}$ and average value of $\overline{IE_{Legume}}$). A simplified model including those three variables only (Material and Methods) was fitted to the data (Fig. 13A and 13B, and Table 7). Considering only these 3 explanatory variables in a "simplified model" makes the cultivar IC yield fitting more robust and functional with only a slightly lower quality of adjustment than the "complete model", confirming that model quality does not always depend upon its complexity or number of variables. This simplified model indicates that both wheat and legume IC grain yields are primarily related to the cultivar yielding potential as estimated by the respective sole crops. However, IC wheat yield was correlated to that in SC while the IC legume yield was correlated to the SC½ yield. This reveals differing responses to species plant density in wheat and legumes and underlines that legumes are less prone to compensate a low density than wheat, which is able to produce more tillers upon favourable pedo-climatic conditions thus leading to quite similar yields in SC and SC½.

The average $\overline{IE_{Legume}}$ value was calculated for each legume cultivar as the mean of its IE values over all intercrops and over the two experiments. This value corresponds to the average loss between SC½ and IC of a legume cultivar due to wheat competition, and can be used as an index for each cultivar that globally characterizes its response to competition in IC. Conversely, the average value of $\overline{IE_{Wheat}}$ was not significant in estimating the yield achieved by the cereal in IC. This is likely due to our use of only two cultivars with similar sensitivities to interspecific competition, whatever the legume species or cultivar in our experimental conditions. Finally, wheat response to legume competition in IC appears through the average $\overline{IE_{Legume}}$ value. Indeed, $\overline{IE_{Legume}}$ is negatively correlated with the neighbour species biomass,

as shown by Fig 9. Thus, a low IC wheat biomass (mostly indicating a strong competitive effect of the legume) corresponds to a high $\overline{\mathrm{IE}_{\mathrm{Legume}}}$ value, the converse being true for high IC wheat biomass. This point is reinforced by the fact that $\overline{\mathrm{IE}_{\mathrm{Legume}}}$ effect on IC wheat grain yield was more significant for ICF compared with ICP (multiple regression analysis carried out separately on faba bean and pea species; data not shown), indicating a greater response of wheat to competition of faba bean than pea cultivars.

In our situation, the quality of the simplified model is satisfactory to identify the most important variables explaining both wheat and legume IC yields for two experiments with contrasted climatic conditions. However, the potential yield as expressed by the SC and the SC½ yields, for wheat and legumes respectively, are greatly dependent on the pedo-climatic conditions. Moreover, the IE average values are strongly dependent on the experiments and particularly on the diversity of genotype x genotype combinations used, making the predictive quality of the model still questionable. For these reasons, there is now a need to understand in a dynamic fashion the link between IE values and plant characteristics / traits and to then define relevant indicators of the competitive ability of a cultivar.

## 4. Conclusions

Cereal-grain legumes intercrops are advantageous in low N input systems due to complementary N use between the two species. Intercropping performance is commonly evaluated with the LER index which informs about the total grain yield gain compared to sole crop but not about the proportion of each species of the intercrop. Obviously, intercrop yield composition depends on interspecific interactions and competitive abilities of the components. This work shows that performance of durum wheat-pea or durum wheat-faba bean intercrops is greatly influenced by species and cultivar choice and that there is a significant [wheat cultivar x grain legume cultivar] interaction due to the varying characters of genotypes within the intercropped species. Therefore, further studies and in particular functional dynamical modelling should be conducted on more diverse genotypes and growing conditions in order to reveal plant characters which could help optimize complementarity between intercrops. For example, architectural traits such as height and leaf area are certainly determinant parameters to enhance light sharing within the mixture (Barillot et al., 2012).

Moreover, we demonstrated a significant [genotype x cropping mode] interaction by comparing cultivar yield on sole crop with those in intercrop. We then suggested a statistical

model to predict intercrop grain yield and we showed that it is not only significantly correlated to the yielding potential of the cultivar on sole crop but also to the cultivar sensitivity to interspecific competition. However, the variables and parameters of this model are strongly dependent on the cultivars used in the experiments and on their interactions making the predictive quality of the model still probably limited. These results also underline that conventional cultivars currently used may not be adapted to intercropping and that there is a serious need to specific breeding programs for such cultivars. Therefore, it is important to better understand the dynamic link between interspecific interactions and plant phenotype characteristics to define relevant indicators of the competitive ability of a cultivar and identify suitable cultivars ideotypes with high efficiency in intercropping situations.

# Chapitre III: Principaux résultats

- Le rendement en grains total des cultures associées de blé dur-pois d'hiver et blé dur-féverole d'hiver est supérieur à celui des cultures pures de blé dur et de féverole.
- Les LER totaux des rendements en grains et de l'N total accumulé des cultures associées de blé dur-pois d'hiver et blé dur-féverole d'hiver sont supérieurs à 1.
- Les LER partiels des légumineuses étaient supérieurs à 0.5 qu'en Exp.II alors que les LER partiels de blé dur étaient toujours supérieurs à 0.5
- Le blé est plus sensible aux interactions intra-spécifiques qu'aux interactions interspécifiques (IA<IE)
- Les légumineuses sont plus sensibles à la compétition interspécifique que le blé et cette sensibilité est variable en fonction des variétés et des conditions pédoclimatiques
- La sensibilité d'une espèce associée à la compétition est corrélée négativement à la biomasse de l'autre espèce. Cependant, la réponse du blé à l'augmentation de biomasse des légumineuses est moins intense que celle de ces dernières.
- Le rendement des associations de blé dur-pois d'hiver et blé dur-féverole d'hiver ainsi que le rendement de chaque espèce associée sont affectés par les interactions entre les génotypes de blé et de légumineuses
- La performance des variétés de légumineuses en termes de rendement et de fixation symbiotique est variable entre culture pure et association
- Le rendement d'une espèce en association ne dépend pas seulement de sa performance en association mais aussi de la performance et de la compétitivité de l'espèce associée. on peut exprimer le rendement des composantes de l'association en fonction du modèle suivant :
- $\mathrm{Yield}_{\mathrm{L-IC}} = \mathrm{a} \times \mathrm{Yield}_{\mathrm{SCW}} + \mathrm{b} \times \mathrm{Yield}_{\frac{\mathrm{SCL1}}{2}} + \mathrm{c} \times \overline{\mathrm{IE}_{\mathrm{Legume}}} + \mathrm{d}$
- $\mathrm{Yield}_{\mathrm{W-IC}} = \mathrm{a}' \times \mathrm{Yield}_{\mathrm{SCW}} + \mathrm{b}' \times \mathrm{Yield}_{\mathrm{SCL1/2}} + \mathrm{c}' \times \overline{\mathrm{IE}_{\mathrm{Legume}}} + \mathrm{d}'$

# CHAPITRE IV

# Analyse du fonctionnement dynamique des associations de blé dur-légumineuses à graines et évaluation de l'impact des interactions inter et intra-spécifiques sur l'élaboration du rendement

# 1. Introduction

Yield advantage in intercropping occurs when the intercrops differ in their use of growth resources and so complement each other (willey, 1979). Then, resources are used more efficiently than in monocrops as interspecific competition will be less intensive than intraspecific competition in this case. Optimizing intercropping advantages means maximizing the degree of complementarity between the components and minimizing interspecific competition. Complementarity would mainly occur when the components differ on their growth dynamic (Vandermeer, 1987, Lithourgidis et al, 2011).

The aim of our study is to analyze the dynamic functioning of the intercrop to understand and evaluate the evolution of interspecific interactions during the growth cycle. Firstly, we propose to analyse the biomass dynamics of durum wheat and both legumes: pea and faba bean in sole crop and intercropping. Then, we compare GLAI (green leaf area index) and height dynamics of the three species as these variables are indicators of the light sharing and use in the crops cover (Sinoquet and Bonhomme, 1991, Sinoquet and Caldwell, 1995). For each variable, we compare the dynamics of legumes cultivar in both SC and IC and for the two experiments. Moreover, we present the interspecific interaction index (IE) as a function of the intraspecific interaction index (see chapter III) in a dynamic way to evaluate the intensity and the variation of inter- and intraspecific interactions during the growth cycle of each species. Finally, we propose an original way to analyse the formation of wheat and legumes yield components in sole crops and intercrops, focusing on the dynamic effect of intraspecific and interspecific competition on yield components (Bedoussac, 2009). We also compare the effect of interspecific competition on yield components between legumes cultivars to evaluate the sensitivity of each cultivar to wheat competition.

# 2. Materials and methods

## 2.1. Site and soil

Experiments were carried out on two experimental fields of the Institut National de la Recherche Agronomique station in Auzeville (SW France, 43°31′N, 1°30′E) in 2011-2012 (Exp.I) and 2012-2013 (Exp.II). (See chapter III for details)

## 2.2. Experimental design

Ten cultivars were used : i) two cultivars (L1823 and Sculptur) of durum wheat (W; *Triticum turgidum L.*), ii) four cultivars (Castel, Diver, Irena and Nordica) of winter faba bean (*Vicia*

*faba L.*) and iii) four semi-leafless winter pea (*Pisum sativum L.*) cultivars with determinate growth (AOPH10, Isard, Lucy and Hr1(sensitive to photoperiod)). Cultivars used were either commercially available or under development, and they were chosen within each species for their contrasting height and precocity attributes.

Species and cultivars were grown as: i) sole crops (SC; sown at densities of 336, 29 and 84 grains.$m^{-2}$ for durum wheat, faba bean and winter pea respectively, i.e. 120 % of the targeted final plant density), (ii) half-density sole crops (SC1/2; sown at half of the sole crop density) and (iii) wheat-legume intercrops (IC; with species mixed on the row and sown at half the sole crop density). Such a design aims to distinguish and evaluate intraspecific competition (comparing SC1/2 and SC) and interspecific competition (comparing SC1/2 and IC) according to Cruz and Soussana (1997).(See chapter II for details)

### 2.3. Measurements and analyses

In both experiments, five samplings were carried out during the growth cycle at key development stages: i) the beginning of wheat stem elongation corresponding to the "ear 1cm" stage of wheat (E1cm; Zadoks 30; 904°D and793 °D after seeding (AS) in Exp.I and Exp.II respectively) ii) the beginning of legumes flowering (LF; 1237°D and 1195°D AS in Exp.I and Exp.II respectively) corresponding to the flag leaf visible wheat stage (Zadoks 37) iii) the wheat flowering (WF; Zadoks 69; 1629°D and 1476°D AS in Exp.I and Exp.II respectively) iv) intermediate stage between milk and dough development of wheat grain (MD; Zadoks 77.83; 2018°D and 1991°D AS in Exp.I and Exp.II respectively) and v) physiological maturity / harvest (H; 2198 °D and 2175°D AS in Exp.I and Exp.II respectively for pea sole crops and 2647°D and 2837°D AS in Exp.I and Exp.II respectively for intercrops and wheat and faba bean sole crops).

For the four sampling dates (E1cm, LF, WF and MD), aboveground plant parts from the 6 central rows were harvested on a 0.75m length and a separation of 0.5 m was maintained between two successive samples in order to avoid border effects due to sampling. At harvest, plots were mechanically harvested except pea sole crops which physiological maturity was earlier than that of wheat and faba bean. Samples of 100 wheat ears and 20 legumes plants were manually harvested from each plot to measure the different yield components and the harvest index.

During each sampling except harvest, a sub-sample of 5 to 8 (for exp.I and II respectively) plants was collected from the sampled area of each plot in the central replicate of the experimental layout. Green leaves, stems and senescent parts were separated for each plant and green leaf area was determined for the sub-sample using a planimeter LI-3100 (LI-COR Inc., Lincoln, United States). The samples and sub-samples fractions were dried at 80 ° C for 48 hours before measurement of dry matter. GLAI (Green Leaf Area Index) for each whole sampled area was then estimated based on the ratio of total sample to green leaf sub-sample dry matters. GLAI for the two other treatment repetitions was extrapolated based on dry matter ratios. However, in exp.II, GLAI values were not measured for one pea and two faba bean cultivars (Isard, Castel and Nordica respectively).

## 2.4. Calculations

### 2.4.1. Growth rate

Dry weight growth rate of a crop x within a specific period ($t_1$ to $t_2$) ($GR(t_1\text{-}t_2)_x$) was calculated as follows:

$$GR(t_1_t_2)_x = \frac{DWt_{2-x} - DWt_{1-x}}{t_2 - t_1}$$

Where $DWt_{i\text{-}x}$ is the dry weight of the crop x measured at time $t_i$

### 2.4.2. Height dynamics

Crop height was measured at different dates during the growth cycle and measures were regressed against thermal time from emergence to milk development wheat stage using the following logistic model:

$$H(t) = H_{max} \times \frac{\exp(K1 \times (t - K2))}{K3 + \exp(K1 \times (t - K2))}$$

where $H_{max}$ is the maximum height measured, $K_1$ the slope of the curve at the point of inflexion, $K_2$ the thermal time at the point of inflexion and $K_3$ a coefficient determining crop height relatively to Hmax at the point of inflexion ($H(t = K2) = \frac{H_{max}}{K3+1}$) and t the thermal time. Parameters were calculated in order to minimize the root mean square error. Data from the harvest stage were not included in this regression since crop height slightly decreased during the last maturation phase due to plant senescence.

### 2.4.3. Interspecific and intraspecific interaction indices

Interspecific interaction index (IE) on dry weight allows evaluating the effect of a species on the second associated species by comparing dry weights achieved by the second component in IC and in SC1/2 (Bedoussac and Justes, 2011) as follows:

$$IE_{DW-Wheat} = \frac{DW_{ICW}}{DW_{SCW1/2}} \; ; \; IE_{DW-Legume} = \frac{DW_{ICL}}{DW_{SCL1/2}}$$

Where $DW_{SCW1/2}$ and $DW_{SCL1/2}$ are the wheat and legume half density sole crop dry weights per unit area and $DW_{IC}$ those achieved in intercrop. $IE_{DW}$ was calculated for the different sampling stages for each species and cultivar. By analogy, we calculated the interspecific interaction index for the following yield formation components (Bedoussac, 2009): numbers of plants $m^{-2}$ ($IE_{Plant}$), of branches $m^{-2}$ for legumes ($IE_{Branch}$), of ears $m^{-2}$ for wheat ($IE_{Ear}$), of pods $m^{-2}$ for legumes ($IE_{Pod}$), of grains $m^{-2}$ ($IE_{Grain}$) and grain yield ($IE_{Yield}$). Differences between successive yield components indices allow to evaluate the effect of interspecific competition on plant yield components as these indices are related as follows:

For wheat:

$$IE_{Yield} = IE_{Grain} \times \frac{SGW_{IC}}{SGW_{SC1/2}}$$

$$\Downarrow$$

$$IE_{Grain} = IE_{Ear} \times \frac{G\ per\ P\ per\ Ear_{IC}}{G\ per\ per\ Ear_{SC1/2}}$$

$$\Downarrow$$

$$IE_{Ear} = IE_{Plant} \times \frac{Ear\ per\ Plant_{IC-W}}{Ear\ per\ Plant_{SC1/2-W}}$$

For grain legumes:

$$IE_{Yield} = IE_{Grain} \times \frac{SGW_{IC}}{SGW_{SC1/2}}$$

$$\Downarrow$$

$$IE_{Grain} = IE_{Pod\ or\ Ear} \times \frac{G\ per\ Pod_{IC}}{G\ per\ Pod_{SC1/2}}$$

$$\Downarrow$$

$$IE_{Pod} = IE_{Branch} \times \frac{Pod\ per\ Branch_{IC-L}}{Pod\ per\ Branch_{SC1/2-L}}$$

$$\Downarrow$$

$$IE_{branch} = IE_{plant} \times \frac{Branch\ per\ Plant_{IC-L}}{Branch\ per\ Plant_{SC1/2-L}}$$

where 'SGW' is the single grain weight, 'G per Pod or per Ear' the number of grains per pod or ear, 'Pod per Branch' the number of pods per branch, 'Ear per Plant' the number of ears per plant and 'Branch per Plant' the number of branches per plant respectively for the intercropped (IC) or the half density sole crop (SC1/2) of wheat (W) or the legume (L).

Similarly to IE, the intraspecific interaction index (IA) makes it possible to evaluate on a similar plant number basis the effect of a species or cultivar on itself within a full density sole crop stand by comparing the dry weight achieved in SC with twice that in SC1/2 (Bedoussac and Justes, 2011) as follows:

$$IA_{DW-Wheat} = \frac{DW_{SCW}}{2 \times DW_{SCW1/2}} \; ; \; IA_{DW-Legume} = \frac{DW_{SCL}}{2 \times DW_{SCL1/2}}$$

where $DW_{SCW1/2}$ and $DW_{SCL1/2}$ are the wheat and legume half density sole crop dry weights per unit area and $DW_{SC}$ those achieved in sole crop. Intraspecific interaction indices were also calculated for yield formation components: $IA_{Plant}$, $IA_{Branch}$, $IA_{Ear}$ or $IA_{Pod}$, $IA_{Grain}$ and $IA_{Yield}$.

Both IE and IA were calculated for each intercrop replicate using the replicate values for the numerators and the mean value over all three replicates for the denominators to eliminate the variation in the ratio caused by half-density sole crop dry weight variability.

### 2.5. Statistics

We controlled that all data (dry weights, GLAI and crop heights) were normally distributed and statistical analyses by ANOVA were performed using STATGRAPHICS software (version 15.2.06) for each experiment and sampling date. All data were tested for normal distribution using the Shapiro-Wilk test and pairwise comparisons were performed using the tukey's test (HSD) at a significant threshold of p=0.05 (Gomez and Gomez, 1984) to compare data and indices values (IE and IA) between species, cultivars and cropping mode in dynamics. Moreover, one tailed t-test was applied to compare the means of IE values to 1 and IA values to 0.5. Ellipses showing scattered cloud of points of IE as a function of IA were created with the "s.class – workpackage ade4" function of R software. These ellipses are only a graphical representation of the points cloud and have no link with probability ellipses (Chessel and Dufour, 2004).

# 3. Results

## 3.1. Dry weight dynamics

### 3.1.1. Dry weight dynamics of sole crops and whole intercrops

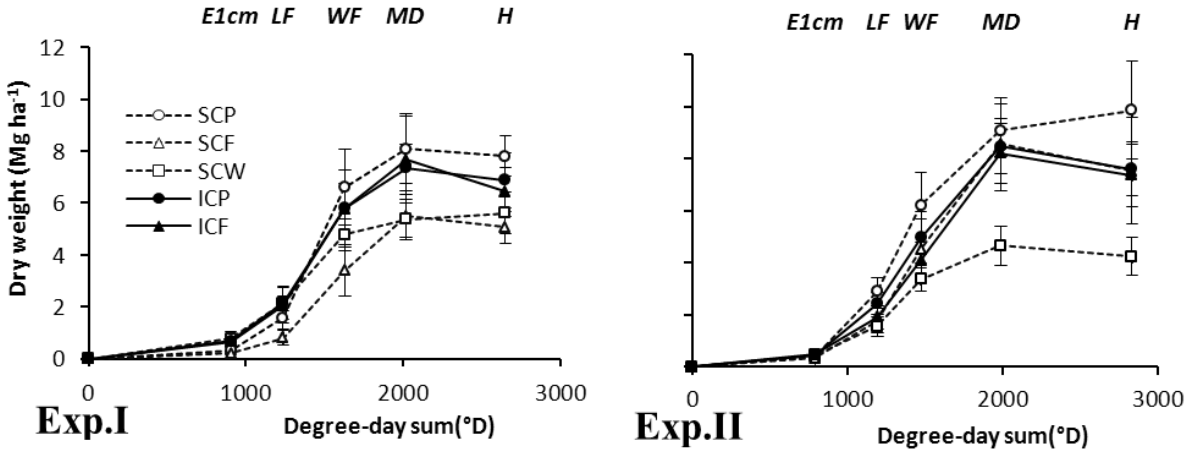



Figure 14 Evolution of dry weight (DW) of sole crops (SC) and total intercrops (IC) for the different dates of sampling. Values are means over cultivars and repeats (n=24 for ICF and ICP, n=12 for SCF and SCP, n=6 for SCW) ± standard deviation.

In both experiments, total ICP and ICF dry weights increase up to MD stages and then slightly decrease until the harvest (Fig. 14). No significant difference between total ICP and ICF dry weights was observed all over the growth cycle except at LF and WF stages in Exp.II ($p<0.0001$). Pea SC had the greatest dry weight at all stages in Exp.II but only after LF in Exp.I due to a slower start (Fig. 14). Faba bean SC dry weight was the lowest all over the cycle in Exp.I, while it was similar to the intercrops in Exp.II (Fig. 14). Finally, in Exp.I wheat SC dry weight was slightly higher than the faba bean SC and lower than the other crops while in Exp.II it was the lowest all over the cycle (Fig. 14). Such differences between the two experiments are reflected by contrasted crop growth rates along time. Indeed, sole crops growth rate in Exp.II between LF and WF was slowed compared to Exp.I (GR= 0.0087 and 0.0093 Mg $ha^{-1}$ °D respectively for Exp.II and I on average for all species). Conversely, both sole crops and total intercrops growth rate in Exp.II between WF and MD were higher than that in Exp.I (GR= 0.0039 and 0.0061 Mg $ha^{-1}$ °D respectively for Exp.I and II on average for all the crops). Moreover, for both experiments wheat SC growth rate was lower than that of the other crops between WF and MD. Finally, except for pea SC in Exp.II and wheat SC in Exp.I characterized by a little increase in DW between MD and harvest stages, all the other crops achieved a dry weight peak value at MD stage and then decreased slightly until harvest.

### 3.1.2. Species dry weight dynamics within intercrops

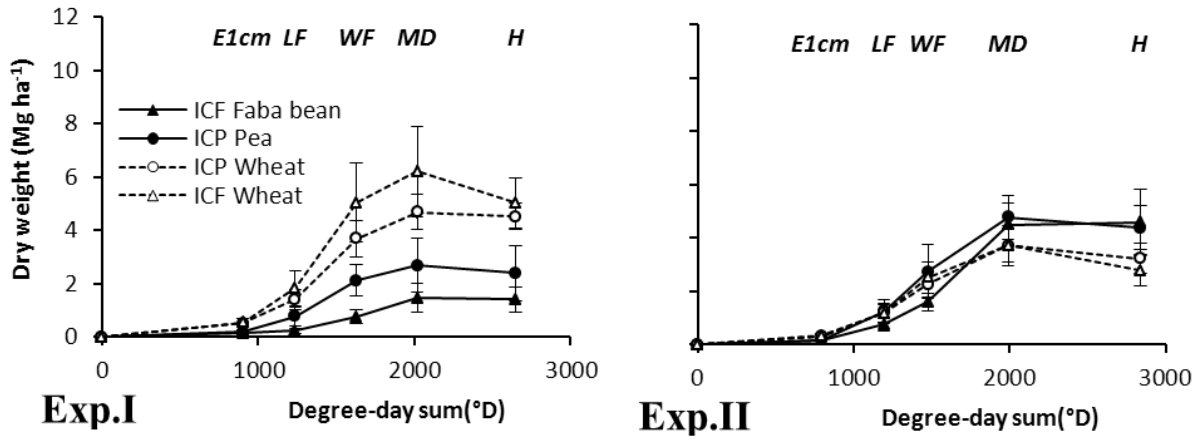



Figure 15 Evolution of wheat, faba bean and pea dry weight (DW) in intercrops (IC) for the different sampling dates. Values are means over cultivars and repeats (n=24 for ICF and ICP) ± standard deviation.

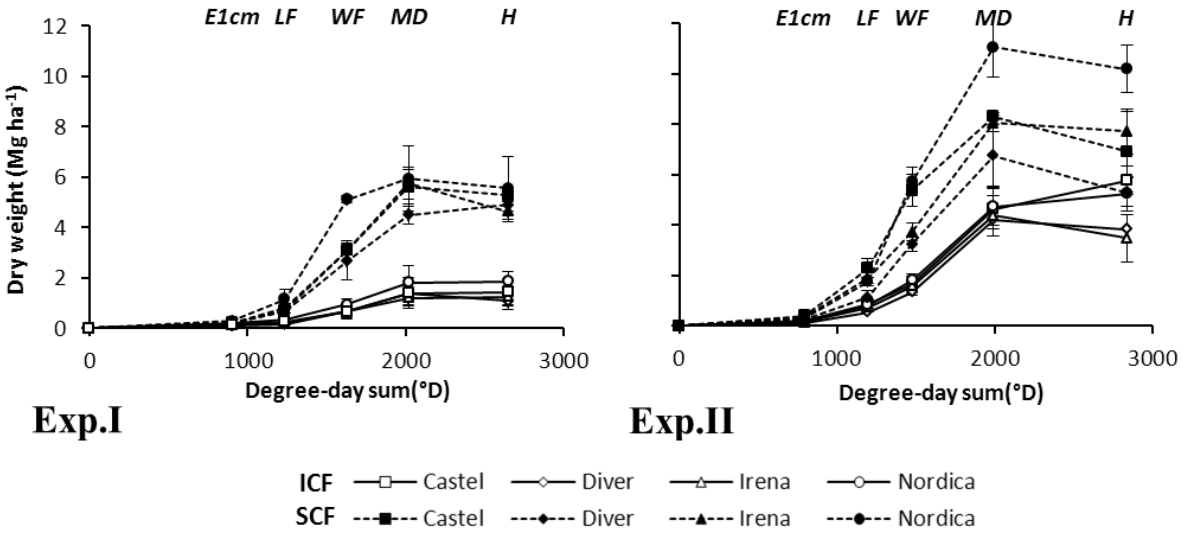
Species growth within intercrops showed contrasted behavior between the two years in wheat and legume DW production. In Exp.I, legume DW was lower than that of the wheat for all stages for both ICP and ICF (Fig. 15). Moreover, the difference increased over the cycle to reach a maximum at WF illustrated by higher growth rate of wheat compared to the legumes between E1cm and WF (GR= 0.0053 and 0.0018 Mg $ha^{-1}$ °D respectively). Conversely, in Exp.II, species growth was more equilibrated with similar DW between legumes and wheat until WF stage except that of faba bean which was slightly lower. Then, from WF stage to MD legumes growth rate was higher than that of the wheat for both intercrops (GR=0.0048 and 0.0026 Mg $ha^{-1}$ °D for legumes and wheat respectively) leading to a slightly higher legumes DW production at harvest.

In Exp.I the gap between faba bean and wheat DW in ICF was higher than that between pea and wheat in ICP (3.6 and 2.1 Mg $ha^{-1}$ respectively for ICF and ICP at final harvest). Moreover, in that experiment the difference between the two intercrops appeared at early stages (between E1cm and WF). Indeed, wheat growth rate was higher in ICF than in ICP (GR= 0.0062 and 0.0044 Mg $ha^{-1}$ °D respectively) leading to a converse behavior of the associated legume (GR= 0.0027 and 0.0008Mg $ha^{-1}$ °D for pea and faba bean respectively). Conversely, in Exp.II no significant difference was observed between the two legumes dry weight and between the wheat intercropped with pea and that with faba bean. Focusing on species dynamics, wheat growth rate between LF and WF stages was higher in Exp.I than in Exp.II (GR= 0.007 and 0.0043 Mg $ha^{-1}$ °D respectively on average for ICF and ICP). During

that period, legumes growth rate was different also for the two experiments and that of pea was higher than that of faba bean (GR= 0.0044 and 0.0022 Mg ha$^{-1}$ °D respectively on average for the two experiments). Legumes growth rate between WF and MD was higher in Exp.II than in Exp.I (0.0048 and 0.0016 Mg ha$^{-1}$ °D respectively on average for ICF and ICP). Conversely, that of the wheat was similar for both experiments and for both intercrops during that period (0.0027 Mg ha$^{-1}$ °D on average).

### 3.1.3. Legumes cultivars dry weight dynamics in sole crops and intercrops

**A. Faba bean**




**B. Winter Pea**

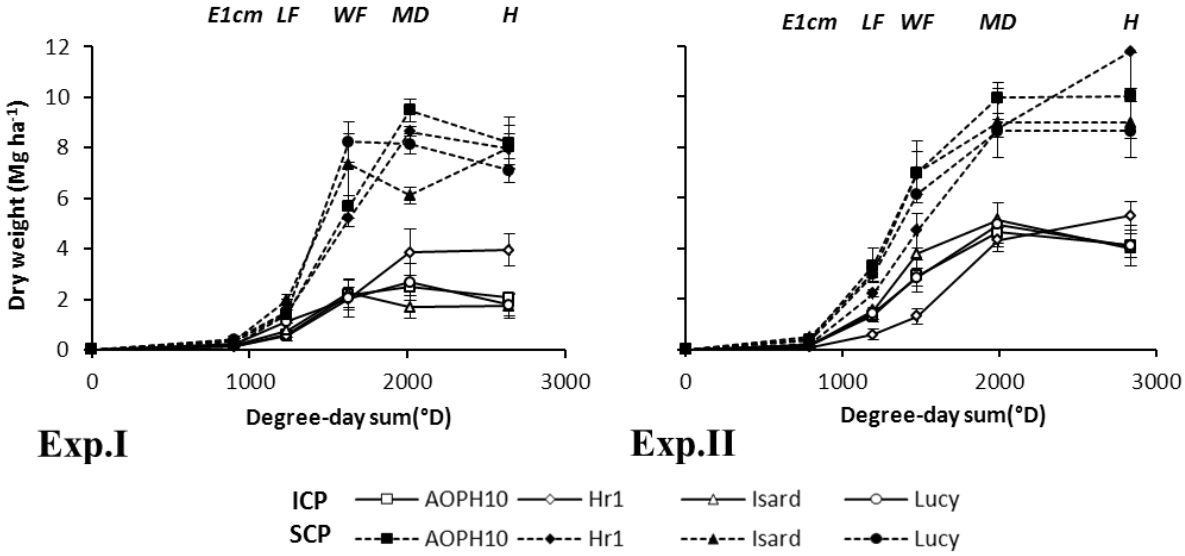



Figure 16 Evolution of faba bean and pea cultivars dry weight (DW) in intercrops (ICF or ICP) and sole crops for the different sampling dates. Values are means over intercropped wheat cultivars (for DW in ICF and ICP) and repeats (n=6 for ICF and ICP and n=3 for SCP and SCF) ± standard deviation

For all faba bean cultivars, differences in dry weight (DW) dynamics between both experiments were noticed in IC and SC (Fig. 16A). Cultivar effect on dry matter dynamics was blurred in IC whereas it was more visible in SC particularly in Exp.II. In Exp.I, Nordica growth rate (GR=0.01 Mg $ha^{-1}$ °D) was greater than the other cultivars between LF and WF stages (GR=0.0056 Mg $ha^{-1}$ °D on average for Castel, Diver and Irena). Then, Nordica biomass was significantly different ($p<0.05$) than the other cultivars at WF stage but Irena and Castel growth rates continued increasing between WF and MD stages and reached the same dry matter as Nordica at MD stage (Exp.I). In IC (Exp.I), differences between dry matters were only significant ($p<0.05$) at E1cm and LF between Nordica-Diver and Nordica-Irena respectively.

In Exp.II, the four faba bean cultivars had the same biomass dynamics in IC except at the end of the cycle (between MD stage and harvest) where Irena and Diver tended to senesce before Castel and Nordica. However, dry weights were significantly different ($p<0.05$) between cultivars all over the cycle in SC. Castel and Nordica had the same growth rate between WF and LF stages (GR=0.013 Mg $ha^{-1}$ °D on average for both cultivars) whereas Diver and Irena had lower growth rates (GR= 0.0075 and 0.0065 Mg $ha^{-1}$ °D respectively). Besides, the growth rate of Nordica was particularly higher than that of the other cultivars from WF and MD stages (GR=0.01, 0.0057, 0.0068 and 0.0084 Mg $ha^{-1}$ °D respectively for Nordica, Castel, Diver and Irena) reaching then the greatest dry matter at harvest.

For pea cultivars, biomass dynamic in SC was similar between both experiments except for Lucy and Isard whose growth rate remained stable in Exp.I from WF stage while in Exp.II the maximal dry weight was achieved at MD stage (Fig.16B). We distinguish also a particular growth dynamics for Hr1 particularly in Exp.II with a lower growth rate at the beginning of the cycle (GR=0.007 and 0.009 Mg $ha^{-1}$ °D respectively for Hr1 and on average for the three other cultivars from E1cm to WF stages) and then a great increase of dry weight production from WF stage to harvest (GR= 0.002 and 0.005 Mg $ha^{-1}$ °D respectively for Hr1 and on average for the three other cultivars). However, in Exp.I, Hr1 had a similar DW dynamic in SC to AOPH10 and both were significantly different ($p<0.05$) from Lucy and Isard at WF and MD stages.

When intercropped, pea cultivars had similar growth dynamics except for Hr1 whose biomass was significantly different ($p<0.05$) in the two experiments and had the greatest DW at harvest. In Exp.I, DW production increased until WF and then remained stable for Isard, Lucy

and AOPH10 (GR=0.0003 Mg ha$^{-1}$ °D on average for the three other cultivars) whereas Hr1 growth continued until MD (GR=0.005 Mg ha$^{-1}$ °D). Conversely in Exp.II, DW production was greater than that in Exp.I for all cultivars. Hr1 growth rates were the lowest until MD stage and its biomass was significantly different from that of the other cultivars at LF and WF stages ($p<0.001$). But as for SC, Hr1 growth continued until harvest while the other peas tended to senesce.

## 3.2. GLAI dynamics

### 3.2.1. Green leaf area index dynamics of sole crops and whole intercrops

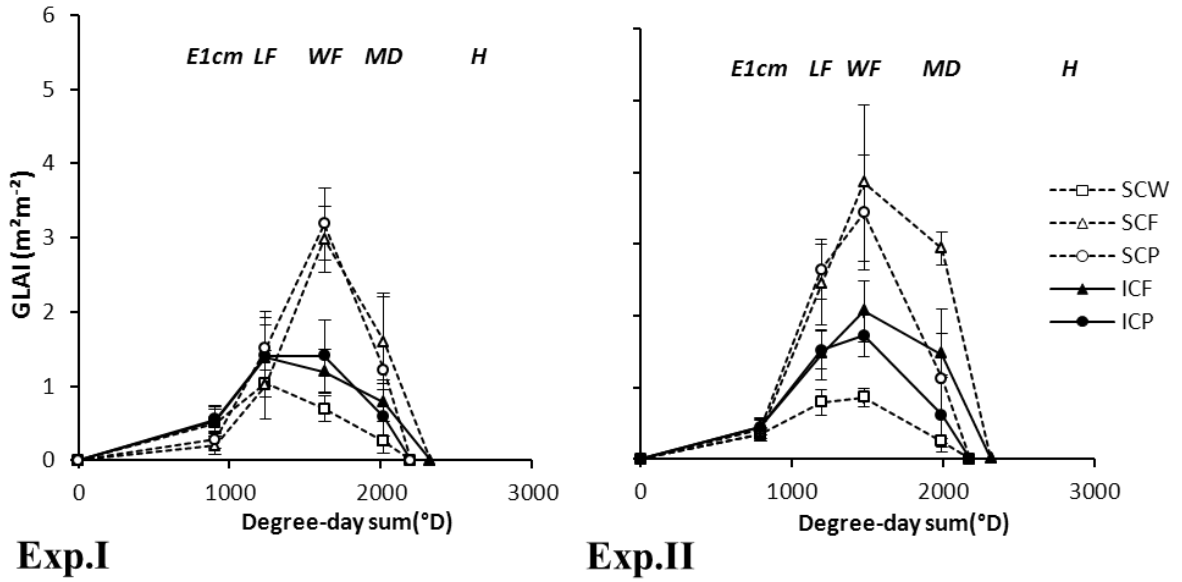



Figure 17 Dynamics of green leaf area index (GLAI) of sole crops (SC) and intercrops (IC) for the different sampling dates. Values are means over cultivars and repeats (n=18 for ICP, n=12for ICF, n=9 for SCP and n=6 for SCF and SCW) ± standard deviation.

For both experiments SC wheat GLAI increased from emergence to reach a maximum of 0.95 m$^2$ m$^{-2}$ between LF and WF while SC legumes GLAI reached a peak around WF (3.4 m$^2$ m$^{-2}$ on average for both experiments and both species). Afterwards, wheat and legumes GLAI declined very rapidly to be null at MD stage with a slightly later senescence for faba bean in Exp.II. Similar dynamics were observed for both intercrops whose total GLAI values were higher than those of the SC wheat all over the cycle and lower than those of the SC legumes after LF stage. Maximum GLAI values of the intercrops were reached around WF stage (3.1 and 3.6 m$^2$ m$^{-2}$ for Exp.I and Exp.II respectively on average for the two legumes). Like for the SC legumes the ICF had a slightly later senescence than the ICP in Exp.II. Moreover, GLAI values at LF were significantly higher in Exp.II than in Exp.I ($p<0.01$ and $p<0.001$ for the Legumes SC and the IC respectively) while the converse was true for the SC wheat ($p<0.05$).

### 3.2.2. Green leaf area index dynamics of intercropped species

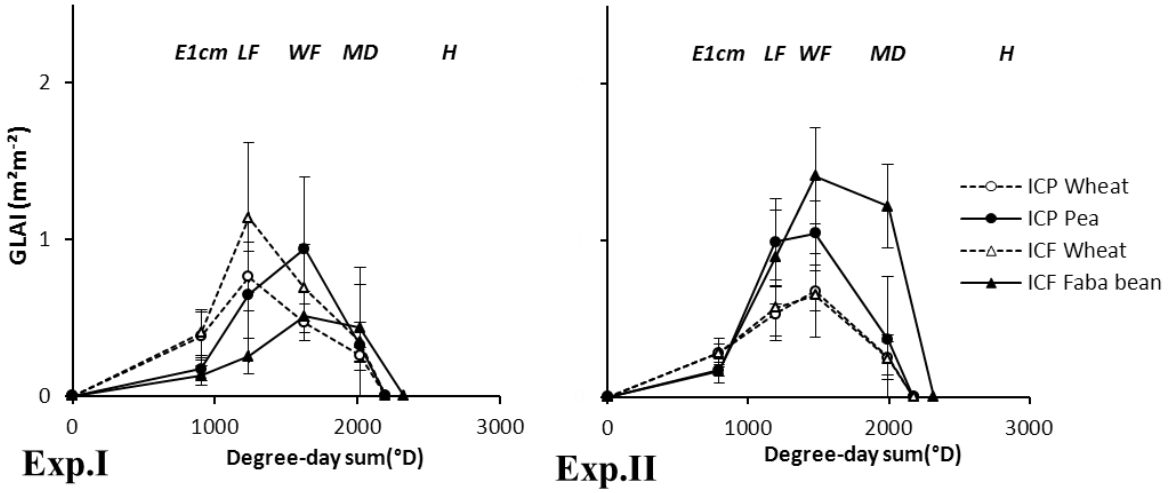
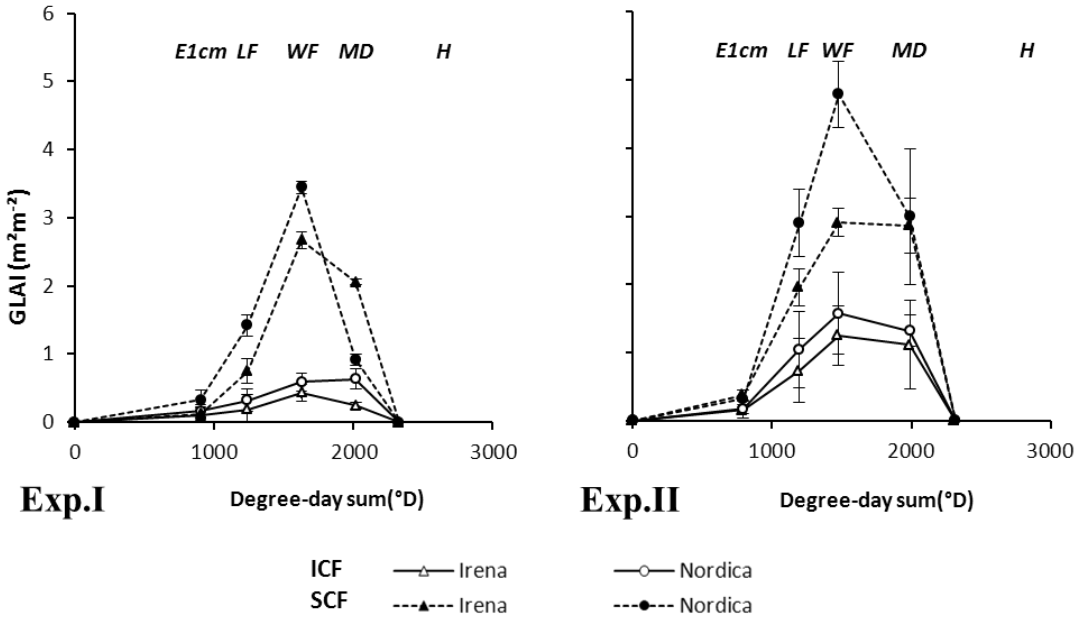



Figure 18 Dynamics of green leaf area index (GLAI) of wheat, faba bean and pea in intercrops (IC) for the different sampling dates. Values are means over cultivars and repeats (n=18 for ICP, n=12for ICF) ± standard deviation**.**

Considering intercrops all over the growth stages, wheat GLAI values were similar in ICP compared to ICF in Exp.II while in Exp.I it was significantly ($p<0.05$) greater in ICF than in ICP at LF and WF stages. Wheat GLAI reached its maximum at LF in Exp.I for both intercrops (1.1 and 0.8 for ICF and ICP respectively) while in Exp.II the peak was lower and at WF (0.6 and 0.5 for ICF and ICP respectively). In Exp.I, wheat GLAI was greater than that of faba bean until WF stage while it was greater than pea GLAI only until LF stage. Conversely, in Exp.II, wheat GLAI was lower than that of the legumes except at E1cm. In fact, differences between the two experiments were mostly due to the legumes in accordance with results obtained for DW. Indeed, faba bean GLAI values were significantly higher in Exp.II than in Exp.I from LF to MD ($p<0.0001$) whereas pea and wheat GLAI (in ICF and ICP) were significantly higher in Exp.II than in Exp.I at only LF stage ($p<0.001$).

### 3.2.3. Green leaf area index dynamics of legume cultivars in sole crops and intercrops

**A. Faba bean**




**B. Winter pea**

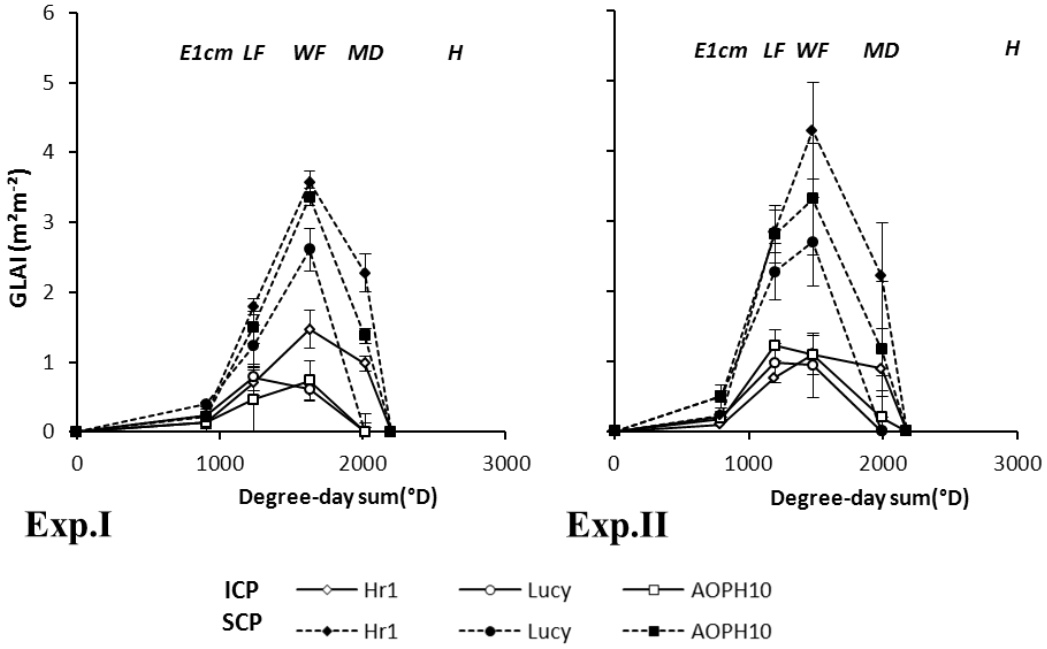



Figure 19 Dynamics of green leaf area index (GLAI) of faba bean and pea cultivars in intercrops (ICF or ICP) and sole crops (SC) for the different sampling dates. Values are means over intercropped wheat cultivars (for DW in ICF and ICP) and repeats (n=6 for ICF and ICP and n=3 for SC) ± standard deviation.

As noticed previously, legumes GLAI values were higher in Exp.II than Exp.I and this was valid for all cultivars in SC and IC. With respect to faba bean cultivars, Nordica GLAI in SC was significantly higher ($p<0.05$) than that of Irena until WF stage in both experiments but it decreased strongly after, while Irena GLAI remained stable or slightly decreased as in Exp.I until MD (Fig.19A). However, in IC, Nordica GLAI values were higher than that of Irena all over the cycle but the difference was not significant in both experiments except at MD stage in Exp.I ($p<0.05$). When intercropped, the decrease of Nordica GLAI values between WF and MD was lower than that in SC. For both cultivars, maximum GLAI values were achieved at WF stages either in SC or IC.

Concerning pea cultivars, GLAI dynamics were similar in SC for both experiments with a peak at WF stage. Significant differences between the three cultivars were observed at WF and MD stages ($p<0.05$) with the highest GLAI value for Hr1 and the lowest one for Lucy (Fig.19B). In Exp.II, the increase of GLAI values between E1cm and LF stages was more important than in Exp.I for all cultivars. Conversely, in IC, pea cultivars had different GLAI dynamics. Firstly, Lucy achieved its maximum GLAI value at LF stage instead of WF stage and declined rapidly to be null at MD stage. Similarly, AOPH10 GLAI values decreased rapidly after WF stage but its dynamics at the beginning of the cycle was different between both experiments with a delay to reach maximum GLAI in Exp.I. Finally, Hr1 GLAI values were significantly greater ($p<0.05$) than that of the other peas at WF and MD stages in Exp.I. This cultivar is characterized by a late growth and the persistence of its green leaf area longer in the cycle than the classical cultivars.

## 3.3. Height dynamics

### 3.3.1. Height dynamics in SC

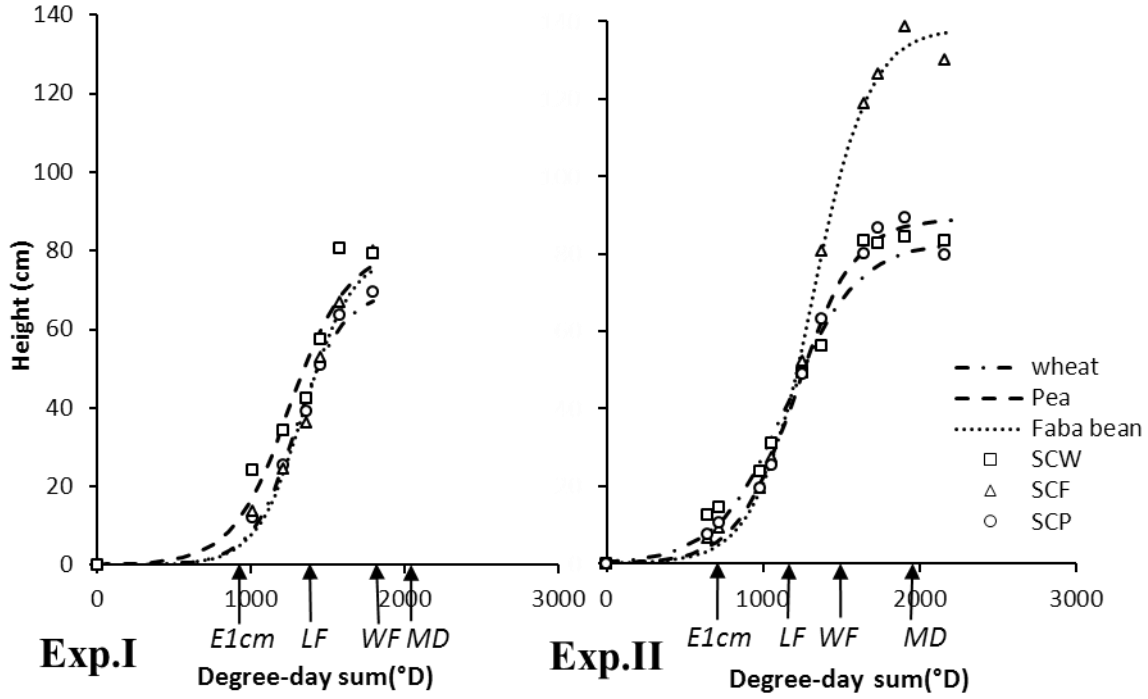



Figure 20 Canopy height dynamics (cm) of sole crops (SC) for different dates during the growth cycle. Curves correspond to simulated height values (see table 1 for parameters) whereas symbols correspond to measured height values. Arrows under the degree-day sum axis indicate the key development stages. Values are means over cultivars and repeats (n=12 for SCF and SCP, n=6 for SCW).

SC wheat final height was similar in both experiments (82 cm) while SC legumes were significantly ($p<0.01$) taller in Exp.II than in Exp.I (reaching respectively 139 and 80 cm for faba bean and respectively 89 and 70 cm for pea). As a consequence, in Exp.I both legumes were shorter than wheat all over the growth period while in Exp.II that was the case only until LF stage. In particular, in Exp.II faba bean SC height was twice higher at MD stage than at LF stage (93 and 47 cm respectively).

### 3.3.2. Height dynamics in IC

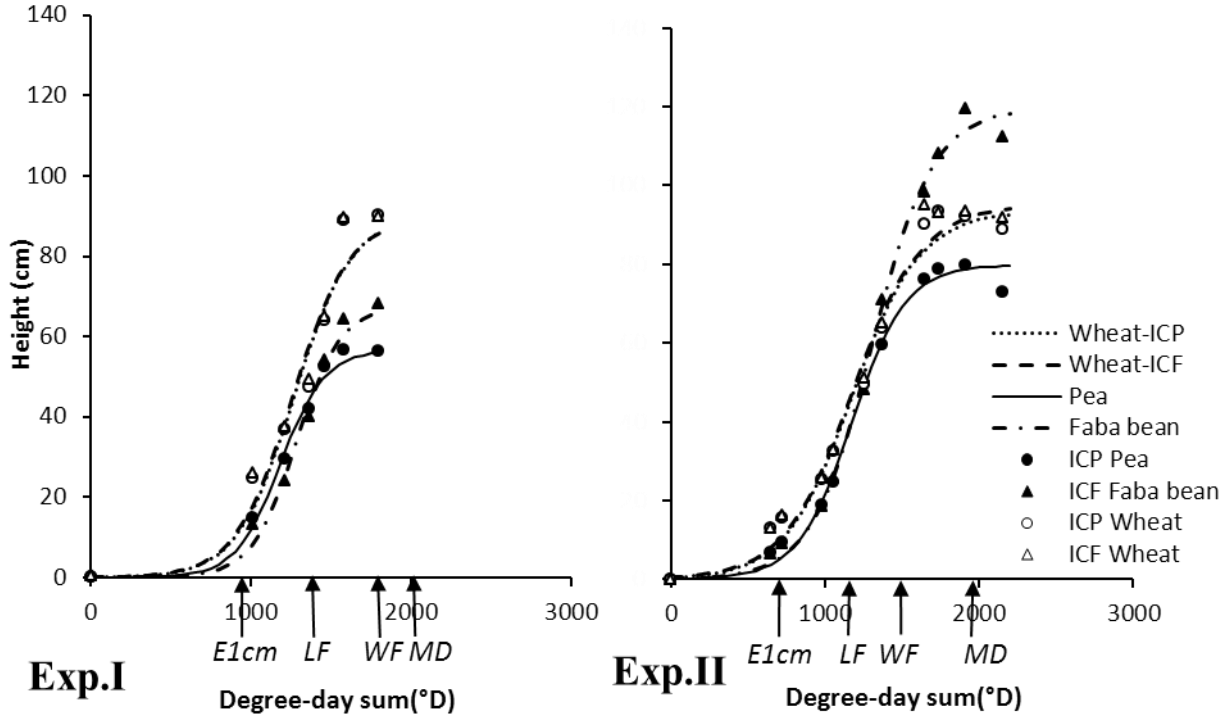
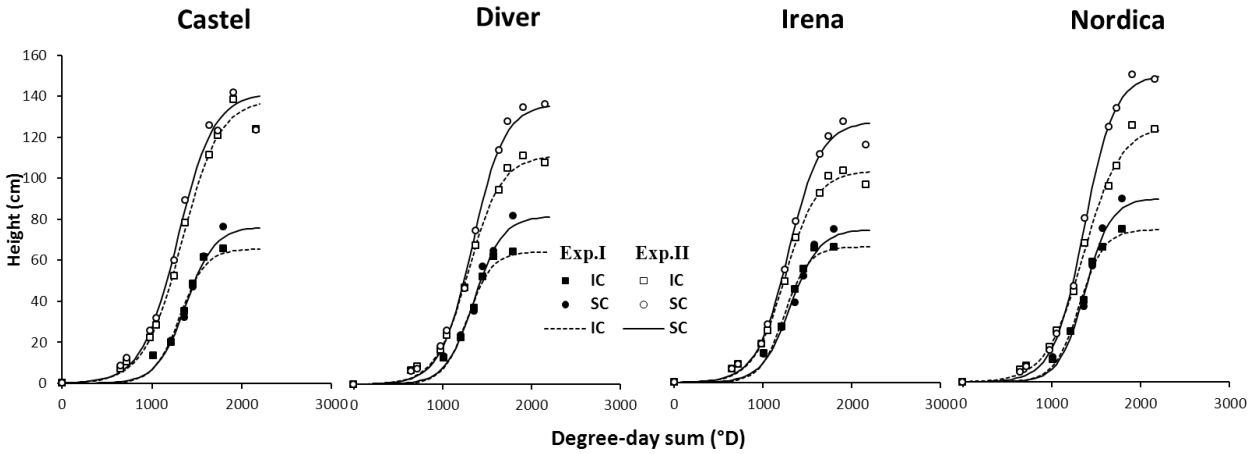



Figure 21 Canopy height dynamics (cm) of wheat, faba bean and pea in intercrops (IC) for different dates during the growth cycle. Curves correspond to simulated height values (see table 1 for parameters) whereas symbols correspond to measured height values. Arrows under the degree-day sum axis indicate the key development stages. Values are means over cultivars and repeats (n=24 for ICF and ICP).

IC wheat height was similar for both experiments and for both intercrops all over the cycle. Conversely, both legumes were significantly ($p<0.01$) taller in Exp.II than in Exp.I (reaching respectively 120 and 68 cm for faba bean and respectively 80 and 56 cm for pea). Consequently, wheat was taller than both legumes in Exp.I all over the cycle and the difference increased particularly between LF and MD stages. In Exp.II wheat was also taller than the pea during all the growth period, however the final height gap between intercropped wheat and pea was greater in Exp.I than that in Exp.II (33 and 14 cm respectively). Conversely, in Exp.II wheat became smaller than faba bean after LF stage due to the fast height growth of the legume.

### 3.3.3. Height dynamics for legumes cultivars in sole crops and intercrops

**A. Faba bean**




**B. Winter pea**

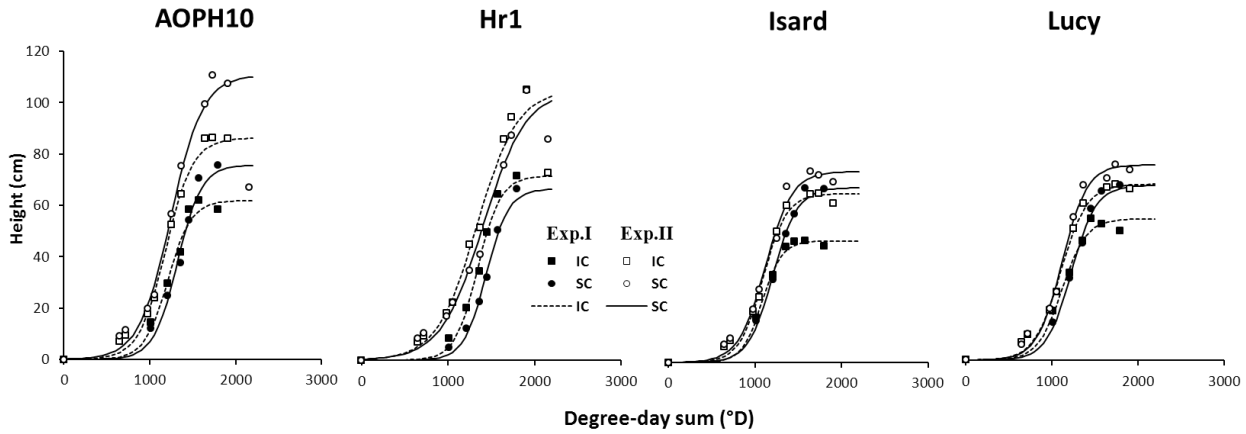



Figure 22 Canopy height dynamics (cm) of faba bean and pea cultivars in intercrops (IC) and sole crops (SC) for different dates during the growth cycle. Curves correspond to simulated height values whereas symbols correspond to measured height values. Values are means over intercropped wheat cultivar (for DW in ICF and ICP) and repeats (n=6 for ICF and ICP and n=3 for SC).

For both pea and faba bean cultivars, height dynamics followed sigmoid functions either in SC or IC with a slow growth at the beginning of the cycle followed by a great height increase at 1260°D on average corresponding to the legume flowering period. In Exp.II, plant heights were greater than in Exp.I in both SC and IC and particularly for faba bean cultivars. For the latter, height growth was similar between SC and IC but at the end of flowering stage (around 1460°D) plant height in SC increased more than that in IC (Fig. 22A). Maximum heights were significantly different ($p<0.001$) between SC and IC except for Castel in Exp.II which had a growth height in SC slightly greater than in IC. In Exp.I, Nordica $H_{max}$ was significantly

greater ($p<0.05$) than that of Diver and Irena respectively in IC and SC. In Exp.II, Castel and Nordica $H_{max}$ were greater than those of Diver and Irena in IC whereas in SC, Irena was the smallest cultivar. For pea cultivars, we observed also that, after the flowering stage, height growth in SC was greater than that in IC except for Hr1 whose height was not significantly different between IC and SC in both experiments with only a slight height increase in IC (Fig. 22B). In Exp.I, pea height dynamics were similar in SC while in IC differences between cultivars $H_{max}$ were significant ($p<0.001$) with Hr1 the tallest pea cultivar. However, in Exp.II, AOPH10 and Hr1 heights in SC were similar and greater than that of Lucy and Isard. But when intercropped, AOPH10, Isard and Lucy were smaller than Hr1.

### 3.4. Interspecific and intraspecific interactions dynamics

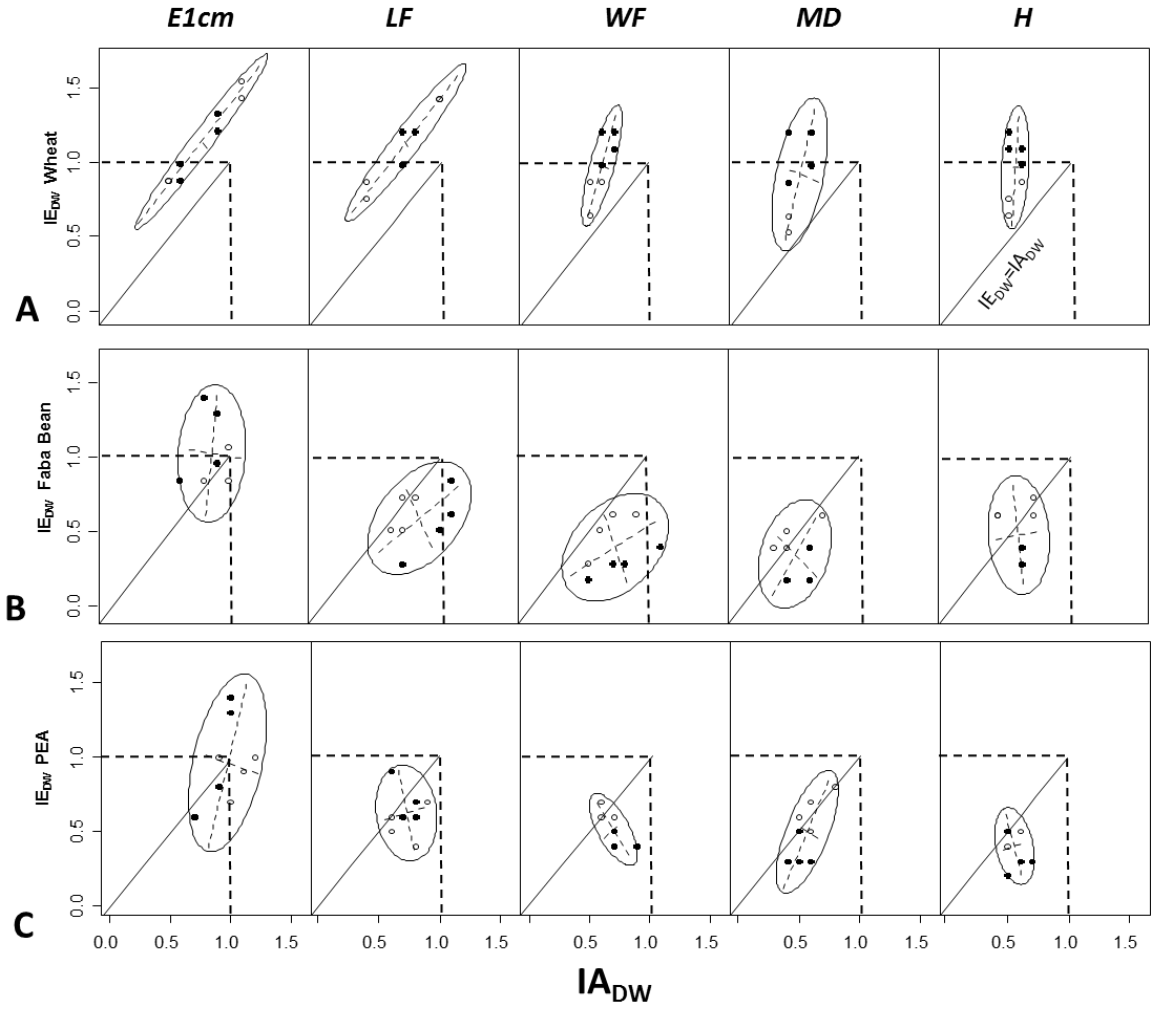



Figure 23 Dry weight interspecific interaction index ($IE_{DW}$) as a function of dry weight intraspecific interaction index ($IA_{DW}$) for wheat (A), faba bean (B) and pea (C) and for different sampling dates (ear 1cm of wheat: E1cm, Legumes flowering: LF, wheat flowering: WF, milk dough wheat grain: MD and maturity: H). Values are means over cultivars and repeats (n=12 for wheat and n=6 for pea and faba bean). Dark symbols correspond to IE and IA values measured in Exp.I whereas clear symbols correspond to IE and IA values measured in Exp.II. The ellipses are only a graphical representation of the dot clouds and are not probability ellipses (see M&M).

Values for interspecific interaction index (IE) and intraspecific interaction index (IA) have been calculated from biomass DW data. Representing $IE_{DW}$ as a function of $IA_{DW}$ for each species allows the comparison of inter and intraspecific dynamic interactions in the different treatments and growth stages (Bedoussac and Justes, 2011). Wheat values (Fig. 23A) were located close or above the diagonal line corresponding to $IE_{DW}=IA_{DW}$ indicating that intraspecific competition were stronger than interspecific competition all over the cycle and for both experiments. The scattered cloud of points shows a greater variability of $IE_{DW}$ values than $IA_{DW}$ values at all stages. However, the ellipse center tends to move towards the origin of the graph, thus reflecting a decrease in $IE_{DW}$ and $IA_{DW}$ values that corresponds to the increase of interspecific and intraspecific competition over the growth cycle. In Exp.II, $IE_{DW}$ values were lower than in Exp.I indicating a stronger interspecific competition in Exp.II than in Exp.I even if differences were only significant at WF stage. $IA_{DW}$ values were significantly inferior to 1 ($p<0.01$) from LF to maturity indicating that sole crop wheat dry weight per plant was lower than that at half density (SC1/2) due to intraspecific competition. Conversely, average $IE_{DW}$ values were not significantly different from 1 for each growth stage all over the growth period for each experiment.

$IE_{DW}$ values of faba bean (Fig. 23B) and pea (Fig. 23C) were lower than $IA_{DW}$ values all over the growth cycle except at E1cm stage and for some treatments in Exp.II only. This indicates that legumes, in contrast with wheat, were more sensitive to interspecific competition than to intraspecific competition. Moreover, legumes $IE_{DW}$ values were lower than those of wheat suggesting that legumes are more sensitive to interspecific competition than wheat in our experimental conditions. More precisely, legumes $IE_{DW}$ values were significantly lower than 1 from the LF stage to harvest both in Exp.I and Exp.II indicating that wheat competition steadily reduced legumes biomass production per plant in IC comparing to that in SC1/2. Moreover, conversely to wheat, the effect of interspecific competition was rapidly observed for both legumes as illustrated by the strong decrease of $IE_{DW}$ values between E1cm and LF stages (from 1.0 to 0.6 for faba bean and from 0.9 to 0.6 pea in average for all treatments and the two experiments). Finally, legumes $IE_{DW}$ values were significantly ($p<0.05$) higher in Exp.II than in Exp.I (0.65 and 0.33 respectively for faba bean and 0.33 and 0.48 respectively for pea on average for all treatments), suggesting that growth conditions were more favorable to legumes in Exp. II.

## 3.5. Analysis of yield formation

### 3.5.1. Effect of interspecific and intraspecific competition on yield components

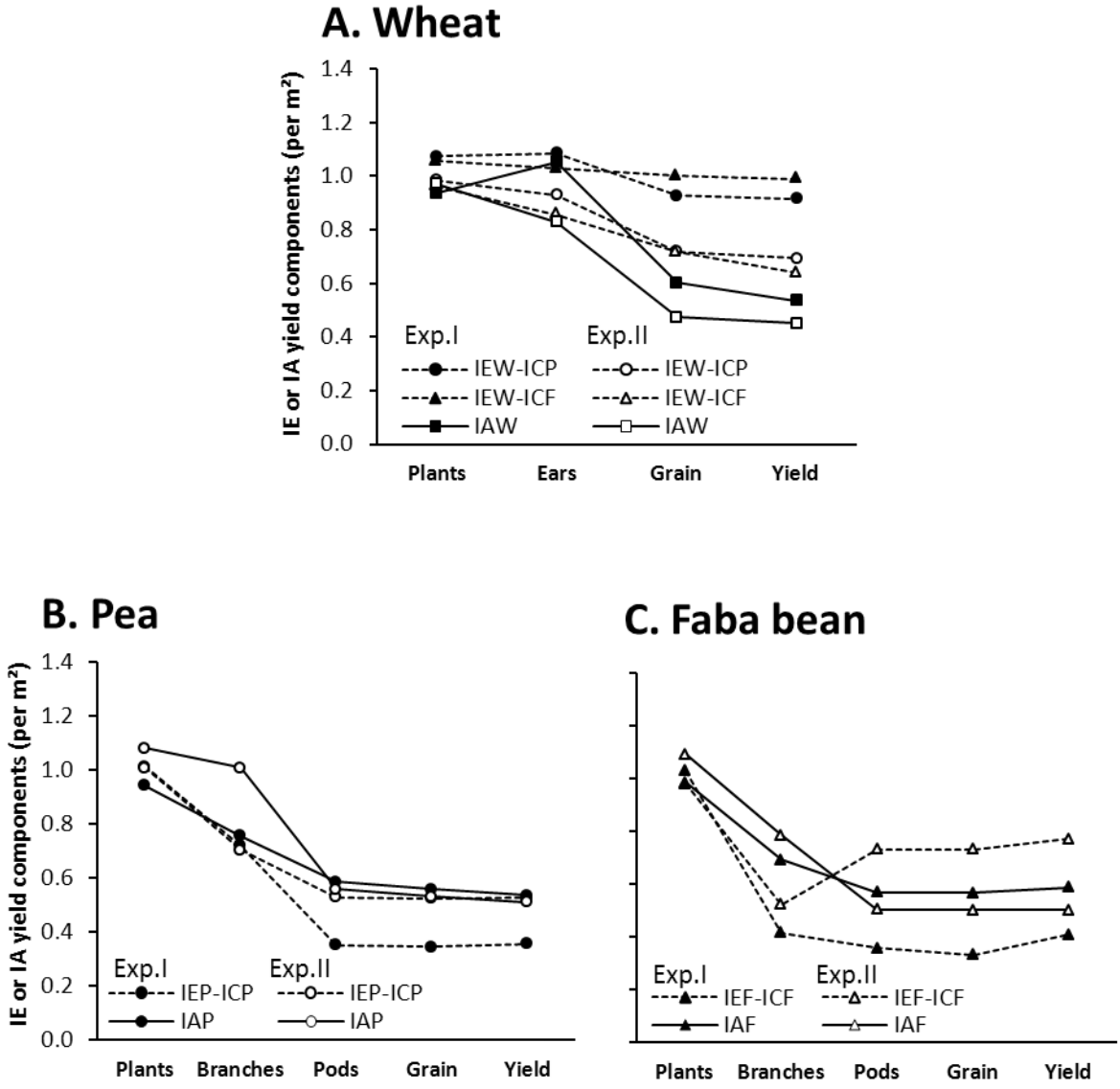



Figure 24 Interspecific interaction index (IE) and intraspecific interaction index (IA) calculated from the successive yield components values for each species (no. of plants $m^{-2}$, no. of branches $m^{-2}$, no. of ears or pods $m^{-2}$, no. of grains $m^{-2}$, and yield). A: durum wheat; B: pea; C: faba bean. Values are means over cultivars and repeats (n=24 ICF and ICP, n=6 for wheat SC and n=12 for pea and faba bean SC).

The interspecific (IE) and intraspecific (IA) interaction indices values have been calculated for the successive yield components of each species (Fig. 24). A negative curve slope between two successive IE (resp. IA) values indicates that the ratio between intercrop (resp. sole crop) and the respective half density values for the second yield component is lower than 1.

For wheat, IE values were close to 1 for all yield components in Exp.I indicating that legumes had no effect on wheat yield components compared to the SC1/2. Conversely, in Exp.II, IE

values were lower than 1 and decreased regularly from 0.97 for plants $m^{-2}$ to 0.89 for ears $m^{-2}$, 0.72 for grains $m^{-2}$ and 0.67 for yield, on average for both intercrops. This result shows that in Exp.II interspecific interactions were stronger than in Exp.I and had affected mostly the number of grains per ear (negative slope between $IE_{Ear}$ and $IE_{Grain}$).

In both experiments wheat IA values were significantly lower than IE values ($p<0.05$) for grains $m^{-2}$ and yield indicating that intraspecific competition was stronger than interspecific competition. Moreover, intraspecific competition affected remarkably the number of grain per ear and more than interspecific competition (less negative slope between $IA_{Ear}$ and $IA_{Grain}$ than between $IE_{Ear}$ and $IE_{Grain}$).

Inter and intraspecific interaction indices values for legumes were below 1 on both experiments except for plants $m^{-2}$ (Fig. 24B). Pea IE values were lower than IA values in Exp.I for pods, grains and yield indicating that pea was more sensitive to interspecific competition than intraspecific competition. Conversely, in Exp.II no significant difference was observed between pea IE and IA values except for branches $m^{-2}$. These results indicate that in Exp.I both inter and intraspecific competitions affected mostly the number of branches per plant and the number of pods per branch while in Exp.II this was true only for interspecific competition. Conversely, in Exp.II intraspecific competition had no effect on the branches per plant.

With respect to faba bean and for both experiments, the number of branches per plant was the component affected by interspecific (IE) and intraspecific (IA) competition (Fig. 24C). The number of pods per branch was also slightly reduced compared to SC1/2 by interspecific (IE) and intraspecific (IA) competition except in Exp.II for intercrop. Similarly to pea, no difference was observed between pods $m^{-2}$, grains $m^{-2}$ and yield for both IE and IA indices indicating that interspecific and intraspecific competition had no effect on the number of grains per pod and single grain weight. More precisely in Exp.II, $IE_{Pod}$, $IE_{Grain}$ and $IE_{Yield}$ values were about 0.8 indicating that pods $m^{-2}$, grains $m^{-2}$ and yield in intercrop were about 80% of that in SC1/2 due to interspecific competition while pods per branch was only about 50% of that in SC1/2. Finally, faba bean showed a higher sensitivity to interspecific competition than to intraspecific competition on Exp.I for all components while in Exp.II this was true only for branches $m^{-2}$.

### 3.5.2. Effect of wheat competition on legumes cultivars yield components

#### A. Faba bean

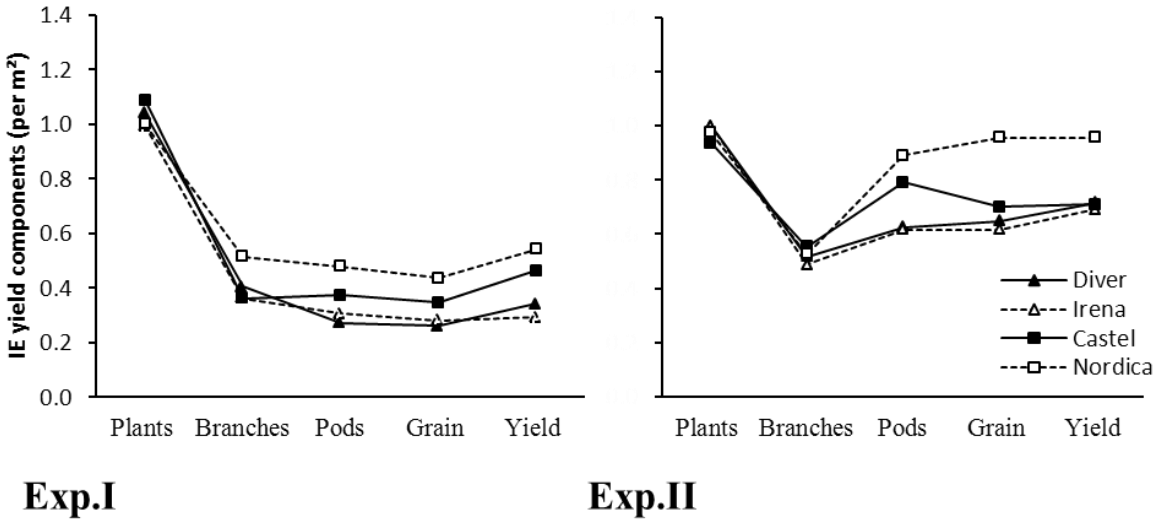



Figure25 Interspecific interaction index calculated from the number of plants $m^{-2}$ the number of branches $m^{-2}$, the number of ears or pods $m^{-2}$ the number of grains $m^{-2}$ or the yield for the different faba bean cultivars. Values are means (n=6)

We showed that wheat competition firstly affected the number of branches per faba bean plant (Fig. 24C) and this was also true when considering separately each faba bean cultivars (Fig. 25). Nordica was significantly ($p<0.05$) less affected in Exp.I and kept its advantage for the others yield variables. Moreover, in Exp.I and for a given cultivar IE values remained stable for branches $m^{-2}$, pods $m^{-2}$, grains $m^{-2}$ and yield indicating that interspecific competitions had no effect on faba bean yield components (pods per branch, grains per pods and single grain weight) compared to the SC1/2 except on the number of branches per plant. For all cultivars, IE indices values were higher in Exp.II than in Exp.I indicating that interspecific competition effect was significantly stronger in Exp.I than that in Exp.II and especially for $IE_{pod}$, $IE_{grain}$ ($p<0.01$) and $IE_{yield}$ ($p<0.05$). In Exp.II, all cultivars had also a similar $IE_{branch}$ value indicating that interspecific competitions had similar effect (in proportion) whatever the cultivar. Then, in Exp.II, IE values significantly increased indicating that the number of pods per branch was higher in IC than in SC1/2 and this was particularly true for Nordica and Castel cultivars. Finally, IE values for grain $m^{-2}$ and yield remained stable compared to $IE_{pod}$ for all cultivars. Only for Castel we observed a significant decrease between $IE_{pod}$ and $IE_{grain}$ indicating that for this cultivar interspecific competition reduced the number of grains per pod compared to

SC1/2. Note that $IE_{pod}$, $IE_{grain}$ and $IE_{yield}$ values were closed to 1 for Nordica indicating a similar production level between IC and SC1/2.

**B. Winter pea**

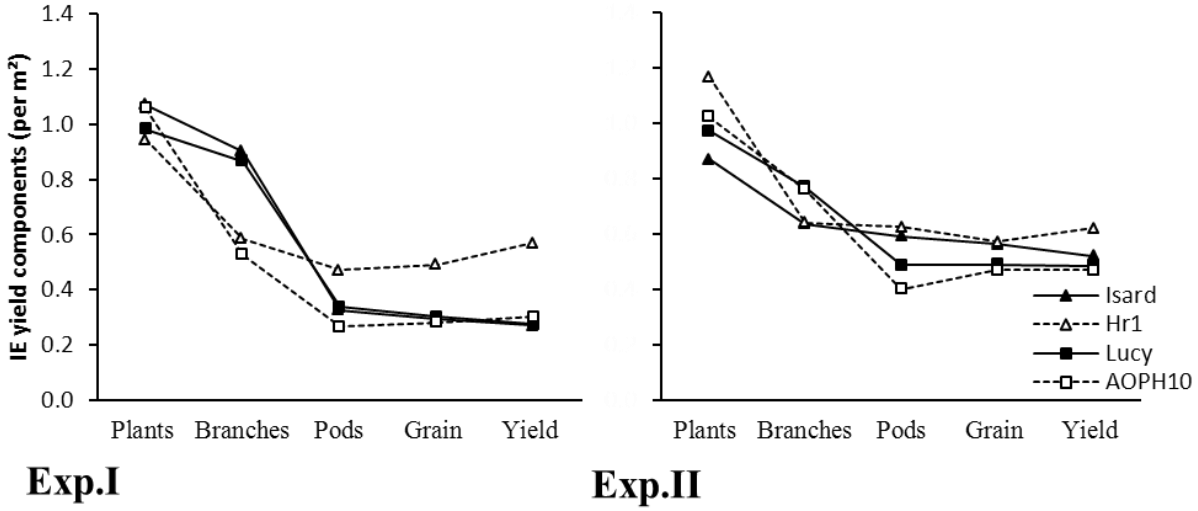



Figure 26 Interspecific interaction index calculated from the number of plants $m^{-2}$ the number of branches $m^{-2}$, the number of ears or pods $m^{-2}$ the number of grains $m^{-2}$or the yield for the different winter pea cultivars. Values are means (n=6)

For pea cultivars, we distinguish in Exp.I, three responses to wheat competition : i) Lucy and Isard showing high $IE_{branch}$ values (0.9 on average) but low $IE_{pod}$ values (0.3 on average) indicating that wheat competition slightly reduced the number of branches per plant but strongly affected the number of pods per branch to finally produced a low grain yield compared to the SC1/2; ii) Hr1 with low $IE_{branch}$ value (0.6 on average) and then stable IE components values indicating that wheat only affected the number of branches per plant leading to a yield close to 60% of that in SC1/2 and 3) AOPH10 with low $IE_{branch}$ value (0.6 on average) and even lower $IE_{pod}$ value (0.3 on average) indicating that wheat competition strongly reduced both branches per plant and pods per branch to finally produced a low grain yield compared to the SC1/2. Conversely, no significant differences were observed between pea cultivars in Exp.II whatever the yield component. In this experiment wheat competition seemed to strongly reduced mostly the number of branches per plant with the strongest effect on Hr1 as a consequence of a higher emergence rate in IC than in SC1/2 ($IE_{plant}$=1.2). Then for Hr1 and Isard, IE values remained stable indicating that wheat competition had no more effect on the following yield components while for AOPH10 and Lucy $IE_{pod}$ values were

significantly lower($p<0.01$) than IEBranch value indicating that wheat competition reduced also the number of pods per branch for these two cultivars compared to SC1/2.

## 4. Discussion

To understand the intercrop performance, a dynamic analysis of the mixture functioning is required (Andersen et al., 2007). For this reason different key stages (Bedoussac and Justes, 2010b) were chosen during the growth cycle to measure parameters that allowed a dynamical characterization of the crop. Sequential measurements of dry weight crop growth in SC and IC showed that the intercrop total biomass production can be higher than that in sole crop (comparing to SCW in Exp.I and II) or at least at the same level (comparing to legumes SC particularly in Exp.II). Moreover, total IC dry weight was less variable between the two years although the climatic conditions were drastically different. However, it was clear that the DW production of the two intercrop components was different between experiments indicating not only the effect of pedo-climatic conditions but also the positive correlation between a component DW and its competitive ability on the other component (see Chapter III). This was the case in Exp.I where the high wheat DW corresponds to a decrease in the intercropped legumes dry weight and particularly on that of the faba bean. These results suggest that there is a balance within the two intercropped species for DW production with the lower the legume DW in the intercrop the higher the wheat DW. However, this equilibrium seems to be the consequence of a contrasted species behavior between the two experiments. Then, to perform our dynamic analysis we distinguished 3 periods: 1) emergence to E1cm stage, 2) E1cm to wheat flowering and 3) wheat flowering to harvest.

### 4.1. From emergence to E1cm

At E1cm stage we observed that in the first experiment SC legumes dry weights were slightly lower (not significantly) than those of the SC wheat and this was also true when comparing intercropped legumes dry weights with those of the intercropped wheat except that the difference was significant. IE values for wheat, pea and faba bean at this stage were on average not significantly less than 1 indicating that the dry weight of a plant was the same in SC1/2 and IC. This result allows to conclude that there was no significant interspecific interaction from emergence to E1cm stage.

Climatic effects during winter very probably explain the observed differences between the two experiments in both SC and IC. Exp.I was indeed characterized by a very cold winter that affected legume growth more than wheat growth, in line with the known cold sensitivity of

grain legumes vs. wheat cultivars used in this study. Conversely, Exp.II has been favorable to legume growth probably due in particular to a wet spring (Material and Methods). Such climatic effects were also well reflected in the SC wheat aboveground biomass which was negatively affected leading to lower biomass in Exp.II than in Exp.I as early as at wheat tillering.

Focusing on crops GLAI, we observed similar results except that the difference between the two experiments was more significant than for dry weights comparisons. Indeed we observed that legumes GLAI were significantly lower than those of the wheat for both SC and IC in the first experiment and the difference was higher in the IC than in the SC. Conversely in the second experiment no difference could be observed between wheat and legumes GLAI in both SC and IC. Finally this suggests that the climatic conditions and particularly the winter frost during the first experiment had mostly affected the legume leaf production. Indeed, frost damage symptoms were obvious on both legumes and especially severe on faba bean shoots and upper tap roots, resulting in lethality on some faba bean plants. Then, because dry weight production is related to the GLAI according to Monteith Model (Monteith, 1977) this lower GLAI reduced the dry weight production of legumes in both SC or in IC. Moreover, it is possible that legumes had produced more secondary branches in response to shoots damage leading to less effects on dry weight than on GLAI but leading to smaller plants in Exp.I than in Exp.II and at least to a several weeks delay before growth resumption.

### 4.2. From E1cm to wheat flowering

From E1cm to wheat flowering both legumes and wheat dry weight strongly increased in both SC and IC. This lead to the increase of inter- and intraspecific competitions as illustrated by the fact that ellipse center of scattered cloud of points representing IE as a function of IA tends to decrease on both axes and for all species. Moreover, the ellipse size, indicating variability of $IA_{DW}$ and $IE_{DW}$ values, decreased over time mostly between E1cm and LF for the legumes and between LF and WF for the wheat due to the setting up of intraspecific and interspecific competition over the growth cycle.

Comparing the two experiments, we observed that crops growth rate from E1cm to LF was lower in Exp.I than in Exp.II, likely due to the cold winter in Exp.I. Moreover, the difference was particularly marked for the legumes and for the faba bean which had the lowest growth rate from E1cm to LF in Exp.I. This is certainly due to frost damage symptoms leading to several weeks delay before legumes growth resumption. This is also in accordance with the

legumes SC GLAI measured at LF which was twice lower in Exp.I than in Exp.II indicating that GLAI was probably limiting for DW production in the first experiment leading to less light capture and then less dry weight production until LF stage.

In the intercrops, these differences between species and years were also observed but they were modified according to the interactions within intercropped species. In particular, the small advantage observed for the wheat at E1cm stage in Exp.I due to its faster growth (Hauggard-Nielsen et al., 2001) was regularly amplified until WF, underlining the importance of species early growth in intercrops. More precisely, wheat growth rate from E1cm to WF was higher in ICF than in ICP (GR= 0.0039 and 0.0027 Mg $ha^{-1}$ °D respectively) leading to a converse behavior of the associated legume (GR= 0.0003and 0.0018 Mg $ha^{-1}$ °D for faba bean and pea respectively). More precisely, legumes $IE_{DW}$ values were significantly lower than 1 indicating that wheat competition steadily reduced legumes plant biomass production in IC comparing to that in SC1/2. Moreover, conversely to wheat, the effect of interspecific competition was rapidly observed for both legumes as illustrated by the strong decrease of $IE_{DW}$ values between E1cm and LF stages. Conversely, in Exp.II no significant difference was observed between the two legumes dry weights and between that of the wheat intercropped with pea or faba bean. This result lead to legumes $IE_{DW}$ values significantly ($p<0.05$) higher in Exp.II than in Exp.I while wheat $IE_{DW}$ values were lower in Exp.II than in Exp.I indicating a stronger interspecific competition in Exp.II than in Exp.I even if differences were only significant at WF stage.

Wheat $IE_{DW}$ values were higher than those of IA (Fig. 23A) indicating that intraspecific competition was stronger than interspecific competition all over the cycle and for both experiments. Conversely, legumes $IE_{DW}$ values (Fig. 23B and Fig. 23C) were lower than those of $IA_{DW}$ indicating that legumes were more sensitive to interspecific competition than to intraspecific competition. Moreover, legumes $IE_{DW}$ values were lower than those of wheat suggesting that legumes are more sensitive to interspecific competition than wheat. It is important to notice that the higher competitivity of the legumes in Exp.II would be related to their height which was strongly increased from LF to WF stage compared to the first experiment. Indeed, crop height is an important morphological variable that determines the light absorption between plants. Wheat height was less affected by interspecific competition and experimental conditions while legumes seem more sensitive and differences in height dynamics between SC and IC were observed.

Those results are in accordance with many previous works underlining that the effect of interspecific competition is usually stronger on legumes than on wheat (Jensen, 1996; Hauggaard-Nielsen et al., 2009; Bedoussac and Justes, 2010). This is mostly the consequence of the earlier development of the cereal (Fujita et al., 1992; Hauggaard-nielsen, 2001; Bedoussac and Justes, 2010a) taking a previous advantage over the legume for N and light uptake and then increasing its growth rate. Nevertheless, in a low N availability condition like in these experiments the cereal advantage is reduced because of N limitation (Corre-Hellou et al., 2007; Bedoussac and Justes, 2010a; Naudin et al., 2010). Conversely, legumes crops satisfy their N needs by increasing their N symbiotic fixation and this even if this process is costly in energy (Vocanson et al, 2005) and can be considered as a penalizing process for plant biomass production until legumes flowering, (Voisin et al., 2002).

### 4.3. From wheat flowering to harvest

From wheat flowering to MD stage, crops growth rates were reduced compared to the previous stage in accordance with the decrease in crops GLAI. Moreover, crops growth rate were significantly higher in Exp.II than that in Exp.I (GR= 0.0044 and 0.0028 Mg $ha^{-1}$ °D respectively on average for all the crops) and that of the wheat SC was lower than those of the legumes SC (GR= 0.002 and 0.0057 Mg $ha^{-1}$ °D respectively on average for the two experiments). Similar results were observed in intercrops except in Exp.I where wheat growth rate was similar to that of the legumes according to the later growth of the legumes in response to the several weeks delay before growth resumption due to the particularly cold winter. We must notice that crops height already reach their maximum at wheat flowering. As a consequence, from WF to harvest the size and the center of ellipse representing scattered cloud of points of IE as a function of IA remain stable. This indicates that the effect of both intraspecific and interspecific competition were already determined at WF stage and more precisely that plants dry weight in IC and SC relatively to the SC1/2 was similar at WF stage and MD stage.

### 4.4. Consequences on yield components

The yield elaboration involves growth processes absolutely inseparable. Indeed, each yield component is related to a given period in the growth cycle (Bedoussac, 2009). More precisely, yield formation for species is decomposed on three stages: 1) from emergence to flowering stage mostly devoted for the development of leaf area index, 2) from flowering to grain maturity characterized by a rapid dry biomass growth ending by the grain formation and

filling and 3) the senescence period marked by the grain drying (Lecoeur, 2005). In our study, we decided to calculate interspecific and intraspecific interaction indices for yield variables to determine to what extent competition did affect each yield component. Consequently this allows determining the critical key growth period in which interactions impact on yield elaboration. Moreover, differences between wheat and legumes growth cycles seem to be a key factor to understand and analyze the dynamics of interspecific interactions in intercrops.

For wheat, intraspecific competition was stronger than interspecific one and particularly affected the grain number per m². Meynard and Sebillote (1994) had indicated that wheat grain yield decrease is usually explained by a reduced grain number per m² and that the most crucial period on wheat growth cycle is the one preceding the flowering stage. Wheat flowering stage indeed just follows legumes flowering stage at which legumes growth is the most important. In our situation both inter- and intraspecific competitions affected more precisely the number of grains per ear which depends on the number of flowers produced before flowering and also on flowers fertility (post-flowering). Our data set cannot allow us to distinguish these two events and in particular we cannot identify if flower's fertility was reduced or not in the intercrops in response to different microclimate for example.

For legumes, both inter and intraspecific competitions have negatively affected the branches formation. Obviously, the lower the plant population the higher the number of branches per plant (Spies, 2008) which was confirmed in our study with $IA_{branch}$ values below 1 for both pea and faba bean. Moreover, the presence of a competitive neighbor (IC) resulted in branching suppression ($IE_{branch}$ values lower than 1) suggesting that competition reduced environmental resources availability for a single plants. Moreover, it is well known to have an important effect on legumes yield and particularly at low population densities (Spies et al., 2010). This could explain that intercropped legume grain yield was reduced compared to the respective SC1/2 due to a lower branching in response to wheat competition. Conversely, in SC the lower legume branching compared to the SC1/2 had no consequence due to the higher density.

We also observed that both inter and intraspecific competitions reduced the number of pods per branch for pea while that of faba bean was not affected in Exp.I and increased in Exp.II. Moreover, interspecific competition effect was stronger in Exp.I than Exp.II. In addition, the number of pods per plant is one of the most important components in determining the yield of legume crops (Nelson and Robichaux, 1997; López-Bellido et al., 2005; Spies, 2008).

Different studies have showed the effect of variation in plant population density on pods production per plant. An increase of plant population density reduced the number of flowers and pods per plant (Spies, 2008) and consequently a net loss of total grain yield.

On the other hand, interspecific competition effect depends on legume cultivar characteristics and ability to compensate a lower plant density. Hr1 and Nordica were the most tolerant cultivars to wheat competition comparing to the other pea and faba bean cultivars. These two genotypes are characterized by a late growth cycle, a shorter genotype with greater branching.

Nordica had the highest dry matter production and then the highest GLAI either in SC or IC for both experiments. This cultivar is not only characterized by a great tolerance to winter frost which partially explains its performance in the first experiment but also by a lower sensitivity to wheat competition comparing to the other faba bean cultivars reflected by a higher IEyield in both experiments. At the beginning of the cycle, Nordica was the shortest cultivar but from the flowering stage it became taller than Irena and Diver. Castel is a tall cultivar and has notable performance in IC also but is more sensitive to winter frost than Nordica. Shorter plants often have a higher number of basal branches (Walton, 1999) which could allow a better light interception in early stages and consequently a higher biomass production. Nevertheless, branching potential is very much influenced by environmental conditions, including interspecific interactions in intercrops, thus contributing to the complexity of prediction of cultivar performance in intercrops.

Hr1 differs from the other pea cultivars by its sensitivity to photoperiod and its growth dynamics is delayed compared to conventional pea types. Hr1 is also characterized by its tolerance to winter frost and its great branching potential which allows the development of a greater leaf area. In fact, Hr1 kept a higher GLAI than the other cultivars until the end of the cycle. Moreover, Hr1 height in IC was greater than that in SC even if the difference was not significant. The difference of growth duration between this particular pea cultivar and a classical wheat cultivar appears as an interesting option to enhance temporal complementarity between the two species in intercropping. In addition, the response of Hr1 to photoperiod may partially allow shade avoidance.

# Chapitre IV: Principaux résultats

- La biomasse totale produite en association est supérieur ou égale à la biomasse des cultures pures de féverole et du blé.
- La dynamique de croissance de biomasse en association peut être divisée en 3 phases :i) de la levée jusqu'à floraison des légumineuses : vitesse de croissance plus rapide du blé par rapport à la légumineuse ii) dominance de la croissance de biomasse de la légumineuse iii) sénescence : stabilisation de la biomasse
- La surface foliaire développée en association est supérieure à celle du blé pure mais inférieure à celles des légumineuses en pure
- Les facteurs pédoclimatiques influencent la dynamique de croissance de biomasse des espèces ainsi que leurs GLAI et par conséquent modifient leur sensibilité à la compétition
- La hauteur est un trait plastique qui varie en fonction des facteurs pédoclimatiques et du mode de culture (en association ou en pure). En IC, le blé gagne un peu plus de hauteur qu'en SC alors que les légumineuses sont plus petites en IC qu'en SC. Dans notre étude, le blé était toujours plus grand que le pois en association alors que la féverole est capable de dépasser le blé à partir de la floraison dans des conditions favorables à son développement.
- Les interactions interspécifiques et intra-spécifiques s'intensifient au cours du cycle : pour la légumineuse l'effet de la compétition inter et intra-spécifiques est plus précoce dans le cycle (entre stade E1cm et floraison légumineuse) alors que pour le blé l'effet est observable plus tard (à partir du stade floraison légumineuses).
- Les interactions inter et intra-spécifiques qui ont lieu au cours du cycle interviennent dans le processus de l'élaboration du rendement des espèces : pour le blé les interactions intra-spécifiques ont un impact plus intense que les interactions interspécifiques et affectent particulièrement le nombre de grains par m² pour les légumineuses : la compétition inter et intra-spécifiques réduit essentiellement le nombre de ramification par m² et par conséquent le nombre de gousses par m²
- Il existe un effet variétal sur la réponse des légumineuses à la compétition interspécifique en termes de composantes de rendement

# CHAPITRE V

# Rechercherche des facteurs dynamiques explicatifs de la sensibilité des légumineuses aux intercations interspécifiques avec le blé

# 1. Introduction

La performance des associations est souvent évaluée à travers des indicateurs calculés sur la base du rendement en grains des composantes de l'association. Parmi ces nombreux indicateurs, le Land Equivalent Ratio (Willey et Osiru, 1972) est certainement le plus largement utilisé (dans environ 11% des articles publiés entre 2000 et 2011 au sujet des associations d'espèces). Pourtant, le LER est essentiellement utilisé pour analyser la productivité totale des associations relativement à leurs cultures pures et ne permet donc pas de juger des performances relatives des deux espèces composantes d'une association sans avoir recours à l'analyse de leurs rendements respectifs (Williams et McCarthy, 2001 ; Bedoussac et Justes, 2011).

Outre ces limitations, les indicateurs calculés à partir du rendement en grains ne permettent pas de comprendre comment ce dernier s'est construit du fait qu'ils n'intègrent pas le fonctionnement dynamique des cultures. En effet, dans le cas des cultures associées, les interactions entre espèces sont complexes et varient au cours du temps, notamment en fonction des conditions pédoclimatiques (Connolly et al., 1990), et ces interactions ne peuvent être analysées sur la simple base du rendement en grain mesuré à la maturité (Dhima et al., 2007). Malgré ce constat, le fonctionnement dynamique des cultures associées à travers la prise en compte de variables mesurées au cours du cycle est encore trop rarement pris en considération pour analyser la performance finale de ces systèmes. Or comme nous l'avons montré dans le chapitre précédent, la dynamique de croissance des cultures varie en fonction de l'espèce, du couvert (SC vs IC) et de l'année et nous avons mis en évidence que la période comprise entre le début de la floraison des légumineuses et le début de remplissage des grains de blé était un moment clé dans le fonctionnement de l'association et donc à priori dans sa performance finale. En effet, cette période du cycle est caractérisée par une forte croissance végétative des espèces (en hauteur et en biomasse) pouvant se traduire par un accroissement des interactions entre espèces et donc par la modulation de la performance relative de chacune des composantes du mélange.

La performance d'une espèce en association est déterminée par son potentiel à tolérer / résister à la compétition exercée par l'autre espèce ( Keddy, 2001; Andersen et al., 2007). Ainsi, plus une espèce sera sensible aux interactions interspécifiques plus elle verra son potentiel de rendement réduit. Toutefois, cette sensibilité dépend à la fois de ces caractéristiques intrinsèques, de son niveau de production et de celui de l'espèce associée

(voir chapitre III). Dans les associations d'espèces, l'accès aux ressources du milieu, en particulier à la lumière et à l'azote sont les facteurs primordiaux déterminant le degré d'intensité des interactions interspécifiques et par conséquent le développement et la productivité de chaque espèce. Or cet accès aux ressources dépend des caractéristiques morphologiques et physiologiques des génotypes en présence (espèces / variétés). Dans le cas des associations céréale-légumineuse, on observe le plus souvent des situations où la légumineuse est plus pénalisée que la céréale par les compétitions interspécifiques (Lithourgidis et al., 2006; Hauggaard-Nielsen et al., 2009).

Plus précisément l'indice d'interaction interspécifique (IE), correspondant au ratio entre la production d'une espèce en culture associée et sa production en culture pure semée à la même densité, est en général plus faible pour la légumineuse que pour la céréale. Or cet indicateur traduit la tolérance d'une espèce à la compétition interspécifique. En effet, comme nous l'avons montré au chapitre III, IE est négativement corrélé à la biomasse de la seconde espèce associée. En d'autres termes, plus la biomasse de cette seconde espèce associée est importante plus la perte de rendement pour la première espèce en association par rapport à la culture pure sera importante. Ainsi, nous pouvons considérer que la pente de la régression est un indicateur de la sensibilité des espèces et variétés à la compétition interspécifique. Plus précisément, plus la pente est négative plus l'espèce réagit à un accroissement de la biomasse de l'espèce associée et donc peut être considérée comme plus sensible aux interactions interspécifiques. Cette interprétation fonctionnelle de IE est concordante avec le fait que le rendement final d'une variété de légumineuse ou de blé en association peut être estimé à partir d'une part d'une valeur moyenne de IE d'une variété de légumineuse calculée à partir d'une série de situations d'associations et d'autre part à partir du rendement de cette même variété en culture pure, comme nous l'avons montré dans le chapitre III.

Dans ce chapitre nous chercherons s'il existe des corrélations statistiques entre l'indicateur $IE_{Grain}$ (calculé à partir des rendements en grains de la légumineuse) et des variables caractérisant l'état de croissance et développement des deux composantes de l'association à des stades antérieurs à la récolte. L'objectif de ce travail est en effet de pouvoir remplacer la variable $IE_{Grain}$ (utilisée dans la formule du modèle de rendement, voir Chapitre III) par d'autres indicateurs accessibles plus tôt en cours de végétation et ce afin d'anticiper les performances finales de l'association. Une telle capacité d'anticipation pourrait ouvrir la possibilité de piloter ces performances par des interventions techniques en cours de culture.

Les variables pouvant être corrélées à $IE_{Grain}$ étant nombreuses nous avons choisi de nous focaliser sur des rapports de biomasse, de hauteur et de surface foliaire entre céréale et légumineuse en faisant l'hypothèse que de tels ratios permettent de caractériser l'équilibre entre les deux espèces ou au contraire le niveau de dominance de l'une par rapport à l'autre à un moment précis de leur croissance.

## 2. Matériels et méthodes

### 2.1. Protocoles expérimentaux

Les expérimentations ont été réalisées sur les parcelles expérimentales de l'Institut National de la Recherche Agronomique à Auzeville en 2011-2012 et 2012-2013. Les données climatiques et les caractéristiques des sols sont décrites en détails dans le Chapitre II.

Dans chaque expérimentation, nous avons semé le blé dur, la féverole et le pois d'hiver en culture pure en densité normale (SC ; Blé : 280plantes/m², Pois : 70 plantes/m² et Féverole : 24 plantes/m²) et en demi densité (SC1/2 ; Blé : 140 plantes/m², Pois :35 plantes/m² et Féverole : 12 plantes/m²) afin d'étudier les interactions intra-spécifiques. Dans les associations blé dur-féverole (ICF) et blé dur-pois d'hiver (ICP) chaque espèce a été semée en demi densité (association de type substitutive) et en mélange sur le rang.

Deux variétés de blé dur (L1823 et Sculptur), quatre variétés de féverole (Nordica, Castel, Diver et Irena) et quatre variétés du pois d'hiver (AOPH10, Lucy, Isard et Hr1) ont été choisies pour cette étude en fonction de leurs traits morphologiques et physiologiques tels que la hauteur, la vitesse de croissance, le taux de ramification ou encore la précocité (voir détails chapitre II). Les deux essais étaient conduits sans apport d'azote.

Des plantes ont été prélevées au cours du cycle de croissance afin de pouvoir comparer et analyser leur dynamique d'évolution dans les trois types de couverts (SC, SC1/2 et IC). Une surface de 0,75 à 1 m² a été prélevée en coupant les plantes au ras du sol et en en séparant les espèces dans le cas des associations. Seuls les 6 rangs centraux ont été prélevées et ce afin d'éviter les effets de bordure. Les prélèvements ont été réalisés à 4 stades de développement : i) Epi 1cm (904 et 793°jours après le semis respectivement pour l'expérimentation I et II), ii) Floraison légumineuse (1237 et 1195°jours après le semis respectivement), iii) Floraison blé (1629 et 1476°jours après le semis respectivement) et iv) Grain laiteux-pâteux du blé (2018 et 1991°jours après le semis).

## 2.2. Mesures et analyses

Après leur prélèvement, les échantillons ont été lavés puis séchés à 80°C pendant 48h avant d'être pesés afin de déterminer la biomasse par unité de surface de chaque espèce dans chaque modalité. Sur l'un des trois blocs de répétition, des sous-échantillons de 5 à 8 plantes respectivement pour Exp.I et II sont prélevés pour un suivi morphologique détaillé. Sur ces sous-échantillons, les feuilles et les tiges ont été séparées et la surface foliaire verte (GLAI : Green Leaf Area Index) mesurée à l'aide d'un planimètre L-3100 (LI-COR Inc, Lincoln, Etats Unis). Le rapport entre la surface foliaire verte et la biomasse du sous-échantillon a été multipliée par la biomasse de la placette de chacun des blocs afin d'estimer le GLAI du couvert, en faisant l'hypothèse que le ratio entre surface foliaire verte et biomasse était constant entre les blocs et que le sous-échantillon était représentatif du peuplement. Il est à noter que dans l'Exp.II, les mesures de GLAI n'ont pas été réalisées pour les variétés de féverole Castel et Diver ni pour la variété de pois Isard.

Des mesures de hauteur ont également été réalisées en cours de végétation. Ces mesures non destructives ont été réalisées à une fréquence supérieure à celle des prélèvements permettant d'avoir un suivi dynamique de chaque espèce et ce dans chaque couvert. Dans ce chapitre, nous nous ne présentons que les mesures de hauteurs correspondantes aux dates d'échantillonnage pour des raisons de cohérence avec les autres variables étudiées (biomasse et GLAI).

## 2.3. Calculs

### 2.3.1. Indice d'interaction interspécifique

Dans cette partie, nous nous intéressons à l'indice d'interaction interspécifique calculé sur le rendement en grains de la légumineuse ($IE_{Grain}$) qui, comme nous l'avons vu précédemment permet d'une part de caractériser la sensibilité de la légumineuse à la compétition du blé et qui d'autre part constitue une des variables du modèle d'estimation du rendement final des espèces en association (voir chapitre III).

### 2.3.2. Rapports de biomasse, de hauteur et de GLAI

Pour toutes les associations (blé dur-féverole et blé dur-pois d'hiver) nous avons calculé le rapport entre blé et légumineuse pour les trois variables que sont la biomasse (MS), la hauteur

(H) et le GLAI et ce pour chacun des 4 stades de croissance. Le ratio correspondant à chacune de ces variables a été calculé comme suit :

1) $\text{Ratio MS} = \frac{MS\ blé}{MS\ légumineuse}$
2) $\text{Ratio H} = \frac{Hauteur\ blé}{Hauteur\ légumineuse}$
3) $\text{Ratio GLAI} = \frac{GLAI\ blé}{GLAI\ légumineuse}$

# 3. Résultats et discussion

## 3.1. Relation entre la performance finale de la légumineuse et le rapport des biomasses entre les espèces associées à différents stades de développement

Comme rappelé plus haut, l'indice $IE_{Grain}$ peut être considéré comme un indicateur de la tolérance d'une espèce cultivée en association à la compétition interspécifique sur l'ensemble du cycle cultural. Nous faisons l'hypothèse que le rapport des biomasses des deux espèces composantes de l'association à un stade de croissance donné est un indicateur traduisant l'effet cumulé sur le temps du niveau de cette compétition sur chacune des espèces en présence. Par conséquent, nous avons cherché à déterminer d'une part s'il existe une relation statistique entre le $IE_{Grain}$ de la légumineuse et ce rapport de biomasse (choisi dans le sens "biomasse blé / biomasse féverole") et d'autre part comment cette relation évolue en cours de végétation.

Dans le cas de la féverole nous constatons que l'indice d'interaction interspécifique calculé sur le rendement en grains de la légumineuse ($IE_{Grain}$) est négativement corrélé avec le rapport entre la biomasse du blé et celle de la féverole suivant une courbe de la forme $IE_{Grain}=a*\text{Ratio MS}^{-b}$ avec a et b deux réels positifs et ce quel que soit le stade de prélèvement considéré (Fig. 27a). Dans le cas du pois nous n'observons pas une telle relation lorsque l'on considère l'ensemble des 4 variétés. Par contre, si l'on exclut la variété Hr1 nous observons comme pour la féverole une relation de la forme $IE_{Grain}=a*\text{Ratio MS}^{-b}$ avec a et b deux réels positifs et ce quel que soit le stade de prélèvement considéré (Fig. 27b).

Cela montre donc qu'à l'exception de la variété Hr1, les variétés de pois et de féverole ont des comportements assez similaires même si leur sensibilité aux interactions interspécifiques est différente. En effet, pour un même rapport de biomasse le $IE_{Grain}$ du pois est toujours inférieur à celui de la féverole ce qui indique que le pois est plus sensible que la féverole aux interactions intra-spécifiques. Par contre l'équilibre entre les deux composantes de

l'association semble plus instable dans le cas des mélanges blé-féverole comparativement aux associations blé-pois. En effet, on observe que les ratios [biomasse blé / biomasse légumineuse] sont compris entre 1 et 8 dans les associations blé-pois et entre 1 et 25 dans les associations blé-féverole en considérant l'ensemble des stades, des variétés et des expérimentations. Cela montre donc la complexité des associations à savoir que le fait d'associer le blé à une espèce sensible aux interactions interspécifiques comme le pois ne va pas nécessairement se traduire par un avantage pour la céréale.

Ainsi, nous voyons qu'au stade E1cm la relation entre $IE_{Grain}$ et le rapport des biomasses n'est pas hautement significative pour les deux légumineuses contrairement au stade laiteux-pâteux. Ce résultat n'est pas surprenant car plus on avance dans le cycle plus on intègre les conséquences des interactions qui ont eu lieu à des stades antérieures jusqu'à atteindre l'état final. A l'inverse au stade E1cm seules les interactions précoces sont prises en compte, comme le fait que le blé se développe plus rapidement que la légumineuse et conférant une avance à la céréale en termes de biomasse par rapport aux légumineuses qui n'ont pas encore exprimées leur potentiel de production. Toutefois, cet avantage relatif peut s'inverser par la suite ce qui explique que la sensibilité à la compétition exprimée à travers le $IE_{Grain}$ ne puisse pas être estimée de façon significative à travers le rapport des biomasses à un stade aussi précoce que E1cm.

Par ailleurs, comme nous l'avons vu, nos résultats mettent en exergue la singularité de la variété de pois Hr1 pour laquelle IE ne semble pas varier en fonction du ratio de biomasses à l'exception du stade laiteux-pâteux. Cette spécificité pourrait s'expliquer par le fait que Hr1 est une variété tardive et à phénologie particulière. Par conséquent le rapport de biomasse dans les stades précoces ne permet pas de caractériser sa sensibilité finale en termes de production du fait du décalage existant entre sa croissance végétative et celle du blé associé. En particulier, nous voyons que les points correspondant à la variété Hr1 correspondent à des rapports de biomasse blé / biomasse pois supérieurs à 1 pour les stades E1cm, Floraison légumineuse et Floraison blé (Fig. 27b). En d'autres termes, à l'exception du stade laiteux pâteux, la biomasse de blé est supérieure à celle du pois et l'on observe que le nuage de points se resserre progressivement, en lien là encore avec la mise en place progressive des interactions et de la composition finale de l'association. On notera notamment que les valeurs de $IE_{Grain}$ pour la variété Hr1 sont plus élevées que pour les autres variétés, suggérant qu'une variété tardive de pois peut s'avérer moins sensible à la présence du blé qu'une variété

précoce. Cela suggère donc qu'une telle variété peut se développer malgré le développement précoce de la céréale et qu'ainsi une telle association permet à la fois le développement de la légumineuse et de la céréale, ce qui in fine se traduit par une association relativement plus productive que les cultures pures respectives (chapitre III).

Chez la féverole, la réponse à la compétition (IEgrain) est significativement variable entre les variétés ($p<0.05$). Toutefois, nous remarquons que Nordica se caractérise dans les deux essais par des valeurs de $IE_{Grain}$ supérieures à celles des autres variétés (entre 0.5 et 0.7 dans l'Exp.I et entre 1.0 et 1.2 dans l'Exp.II) en lien avec des ratios de biomasse faibles. Castel et Irena sont caractérisées par des ratios de biomasse inférieurs à ceux de Diver dans l'Exp.I. A noter que Diver, Castel et Irena ont été plus affectées par le gel hivernal lors de la première expérimentation ce qui peut s'être traduit par des difficultés à rattraper ce retard et donc par une plus forte sensibilité aux interactions interspécifiques.

*In fine*, l'équilibre entre les deux espèces dans les associations exprimé à travers le ratio des biomasses est relativement instable, ce qui confirme la complexité du fonctionnement de ces systèmes et donc de la gestion des interactions interspécifiques. En particulier, on observe que le déséquilibre se produit le plus souvent en faveur du blé et donc au détriment des légumineuses dont le potentiel de rendement se trouve fortement réduit. Ces conclusions rejoignent celles formulées par un certain nombre d'auteurs (Rauber et al., 2001; Lithourgidis et al, 2011), à savoir que la céréale est le plus souvent l'espèce la plus compétitive et ce alors même que nos expérimentations ont été conduites dans des systèmes à faible disponibilité en azote et donc *a priori* plus favorables aux légumineuses. Ces résultats rejoignent les conclusions du chapitre précédent : les interactions interspécifiques entre la floraison des légumineuses et le remplissage des grains du blé sont déterminantes et conditionnent la performance finale des associations. Plus précisément le rapport entre les biomasses des deux espèces à ces stades permet d'anticiper la performance relative des légumineuses.

a. Féverole d'hiver

b. Pois d'hiver

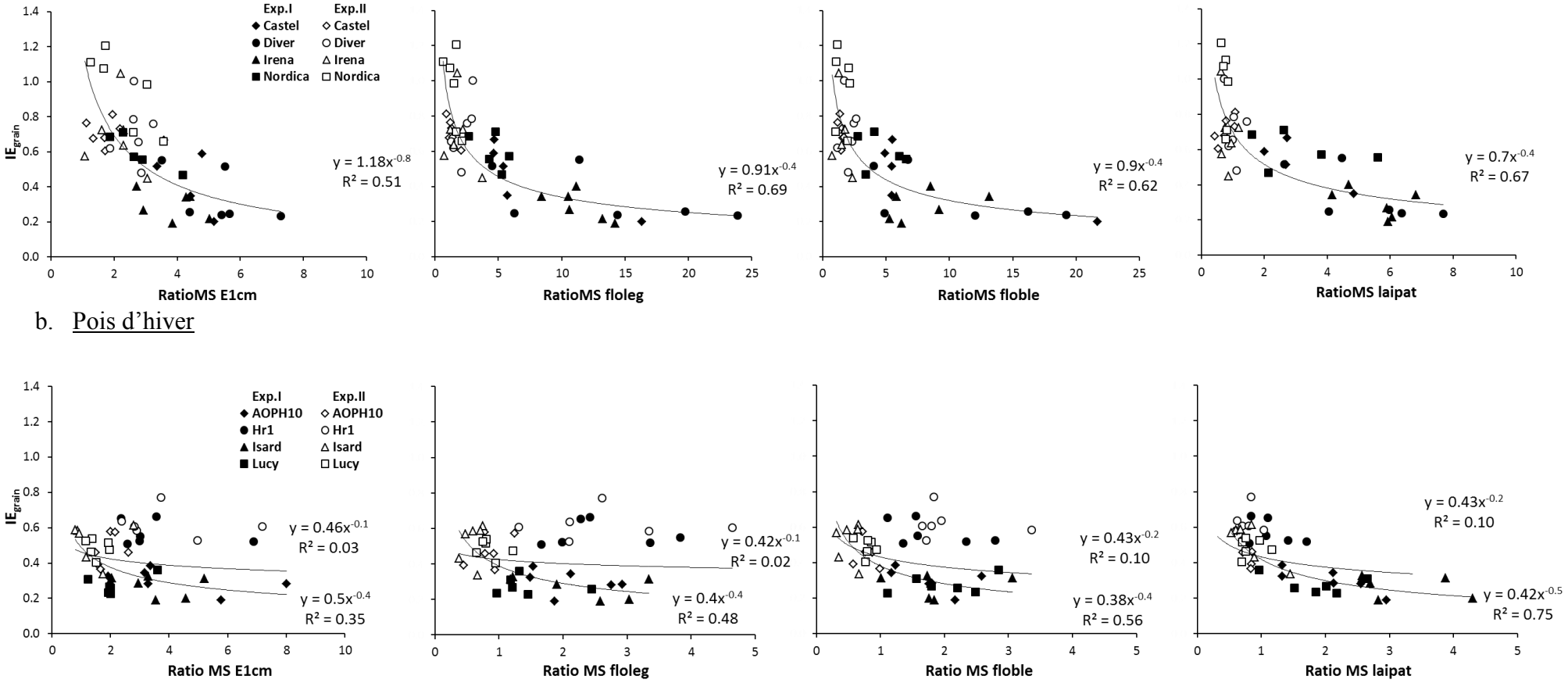
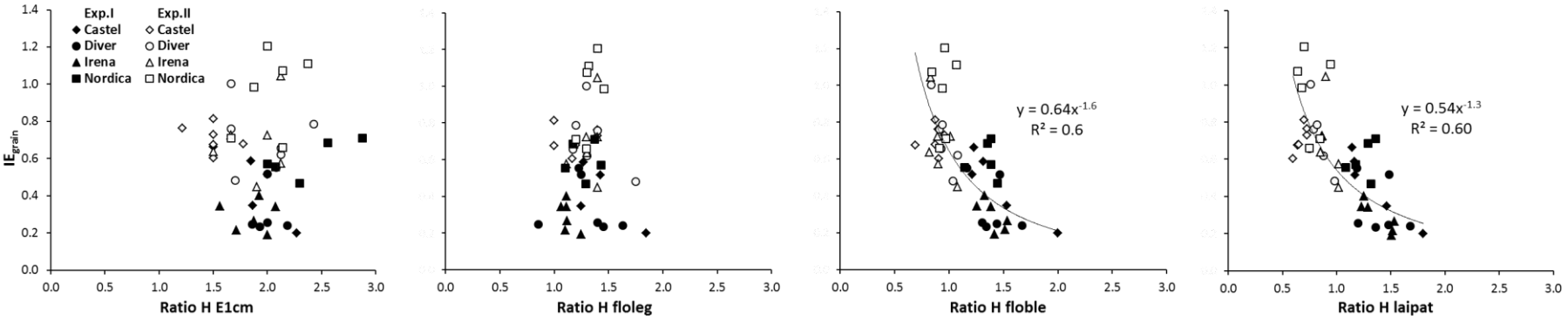



Figure 27 Indice IE pour le rendement en grains de la légumineuse en fonction du ratio des biomasses des espèces associées (blé / légumineuse ; a pour les associations blé-féverole et b pour les associations blé-pois) pour les stades de prélèvements successifs épi1cm (E1cm), Floraison légumineuses (floleg), Floraison blé (floble) et grain blé laiteux pâteux (laipat). La relation décroissante est modélisée sous forme de fonction de puissance. Pour le pois, on a tracé deux régressions : 1) pour toutes les associations ICP avec les 4 variétés (AOPH10, Hr1, Isard et Lucy), 2) pour les associations ICP sauf celles avec la variété Hr1 (courbe inférieure avec r² plus élevé). Les symboles en noir correspondent aux valeurs mesurées sur toutes les répétitions des associations ICF ou ICP dans la première expérimentation alors que ceux en blanc correspondent aux observations de la deuxième expérimentation. Chaque symbole correspond aux valeurs mesurées dans des associations sur une variété de légumineuse.

a. Féverole d'hiver




b. Pois d'hiver

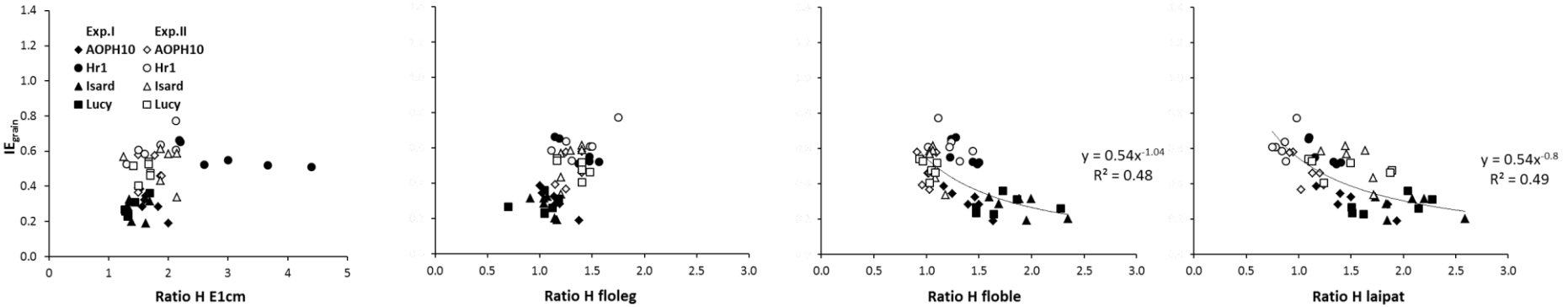



Figure 28 Indice IE pour le rendement en grains de la légumineuse en fonction du ratio des hauteurs des espèces associées (blé / légumineuse ; a pour les associations blé-féverole et b pour les associations blé-pois)) pour les stades de prélèvements successifs épi1cm (E1cm), Floraison légumineuses (floleg), Floraison blé (floble) et grain blé laiteux pâteux (laipat). La relation décroissante aux stades « floble » et « laipat » est représentée sous forme de fonction de puissance. Les symboles en noir correspondent aux valeurs mesurées sur toutes les répétitions des associations ICF ou ICP dans la première expérimentation alors que ceux en blanc correspondent aux observations de la deuxième expérimentation. Chaque symbole correspond aux valeurs mesurées dans des associations sur une variété de légumineuse

### 3.2. Importance des caractéristiques de la canopée sur la performance de la légumineuse en association

L'interception du rayonnement dans un couvert végétal aussi bien monospécifique que plurispécifique dépend de la structure physique de la canopée (Sinoquet et Caldwell, 1995). Les principales composantes de cette structure physique déterminant le partage du rayonnement sont : i) la hauteur des espèces, ii) la surface foliaire et iii) les coefficients d'extinction du rayonnement lumineux dans le couvert et donc la capacité de la culture à intercepter le rayonnement lumineux. Il a été montré que les associations permettaient une fermeture de la canopée plus rapide et une meilleure absorption du rayonnement lumineux relativement aux cultures pures, ce qui expliquerait en partie leur gain de productivité (Jensen, 1996; Blaser et al., 2011; Lithourgidis et al., 2011). Or dans le cas des espèces associées le partage du rayonnement lumineux ne dépend pas seulement des caractéristiques intrinsèques à chaque espèce. En effet, il dépend également des différences architecturales des deux composantes qui résultent en des phénomènes d'ombrage, ce qui contribue à compliquer l'analyse du partage de la lumière. Pour cette raison nous avons étudié la relation entre l'indice d'interaction interspécifique de la légumineuse ($IE_{Grain}$ qui représente la tolérance de cette dernière aux interactions interspécifiques) et, d'une part, le rapport des hauteurs (Ratio H) et, d'autre part, le rapport des surfaces foliaires vertes (Ratio GLAI) entre la céréale et la légumineuse.

Par ailleurs il est essentiel de prendre en compte le développement dynamique des espèces. En particulier il est à noter qu'en général la croissance en hauteur des légumineuses se ralentit à la fin de la phase végétative avant le passage à la phase reproductive (Munier-Jolain et al, 2005) alors que pour le blé la croissance en hauteur s'achève à la fin du stade épiaison (Gate, 1995). De plus, chez les légumineuses, la transition entre la phase végétative et la phase reproductrice est souvent caractérisée par un accroissement de l'activité photosynthétique totale et une augmentation de l'efficience d'utilisation du rayonnement du fait de l'appel des organes puits. C'est donc à ce moment du cycle que les compétitions interspécifiques pour l'acquisition de la lumière pourraient être les plus déterminantes dans la performance finale de la légumineuse en lien avec la hauteur des espèces, le niveau d'expansion foliaire et la teneur en azote dans les feuilles.

### 3.2.1. Relation entre la performance finale de la légumineuse et le rapport des hauteurs entres les espèces associées à différents stades de développement

La hauteur est souvent considérée comme un critère principal dans le choix des espèces ou des variétés à associer puisqu'il joue un rôle important dans le partage de lumière entre les composantes de l'association. Plusieurs travaux ont étudié l'effet des différences de hauteur entre les espèces associées sur leurs performances et leurs compétitivités (Davis et Garcia, 1983; Galwey et al, 1986), et Soto-Guevara et Smith (1991) ont montré en particulier que le rendement du haricot était négativement corrélé à la hauteur du maïs associé due à un fort ombrage généré par ce dernier. Toutefois, d'après Francis (1981), la différence de hauteur entre les composantes serait plus importante que la valeur absolue de la hauteur de chaque composante pour décrire sa compétitivité. Ceci suggère que le rapport de hauteur entre les deux composantes peut être un indicateur pertinent pour décrire de façon simple la compétition verticale entre les deux composantes de l'association. L'objectif de cette partie est donc de déterminer si le rapport entre la hauteur de la céréale et celle de la légumineuse influence la sensibilité de cette dernière à la compétition exercée par le blé (exprimée à travers le $IE_{Grain}$), et ce de façon dynamique.

Pour les deux légumineuses, la relation entre $IE_{Grain}$ et le rapport des hauteurs n'est pas significative aux stades E1cm et Floraison légumineuse. En d'autres termes, la compétition pour la lumière et le partage du rayonnement lumineux à cette période n'affecte pas directement le rendement final. Nous pouvons supposer que cette situation pourrait s'expliquer par deux causes non exclusives : i) à ces stades précoces les deux espèces n'ont pas atteint une taille suffisante pour que la compétition pour la lumière devienne un facteur limitant ; ii) à ces stades précoces, les deux espèces n'ont pas encore exprimé leurs différences de potentiel de croissance en hauteur.

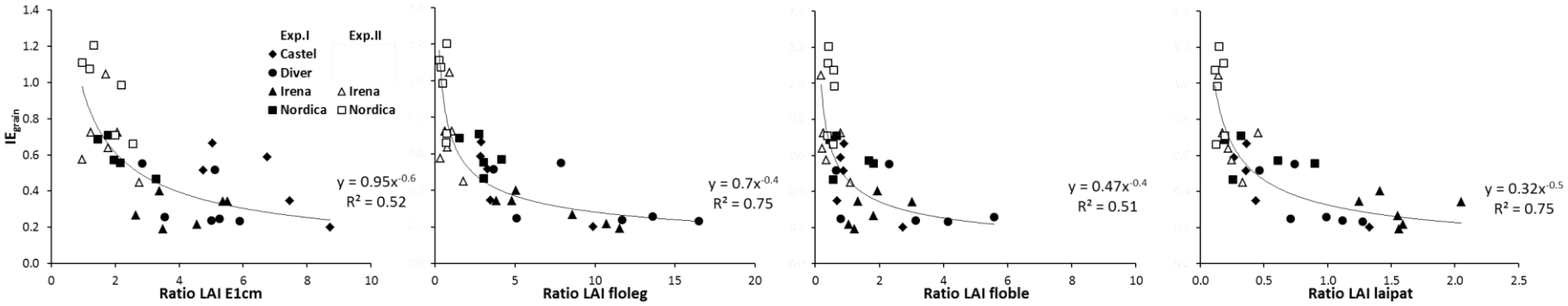
A contrario, pour les stades floraison blé et laiteux-pâteux nous observons une corrélation négative de la forme $IE_{Grain}=a*\text{Ratio } H^{-b}$ avec a et b deux réels positifs (Fig. 28a et 28b) présentant des coefficients de corrélation compris entre 0.48 et 0.60 respectivement pour le pois et la féverole. Cela tend donc à suggérer que le différentiel de hauteur pourrait être un indicateur de performance et de sensibilité à la compétition ou plutôt pourrait traduire la réponse aux interactions interspécifiques. En particulier, nous observons pour ces deux stades tardifs que les rapports de hauteurs sont compris entre 0.7 et 2.6 pour le pois et entre 0.6 et 2.0 pour la féverole. De plus, pour une même valeur de ratio de hauteur nous observons que les

valeurs de $IE_{Grain}$ du pois sont inférieurs à ceux de la féverole ce qui tend à suggérer que la féverole est moins sensible aux interactions interspécifiques que le pois. Le fait que la relation entre le $IE_{Grain}$ de la légumineuse et le rapport des hauteurs soit moins significative pour le pois que pour la féverole peut être lié à l'architecture contrastée entre ces deux espèces et en particulier à la croissance indéterminée des légumineuses.

Nous observons également que l'effet année est significatif surtout à partir du stade floraison blé ($p<0.001$) pour les deux espèces avec des rapports de hauteur supérieurs à 1 dans l'Exp.I indiquant une hauteur du blé dans l'association supérieure à celle de la légumineuse alors que pour l'Exp.II les deux composantes ont des hauteurs relativement similaires vers la fin du cycle et dans certains cas des variétés de Féverole (Castel et Nordica) sont plus hautes que le blé (rapport de hauteur entre 0.7 et 0.9). Par conséquent on observe que les valeurs de $IE_{Grain}$ sont plus faibles dans l'Exp.I que dans l'Exp.II. Toutefois, la relation de cause à effet est discutable et la plus forte sensibilité des légumineuses aux interactions interspécifiques observée dans l'Exp.I semble avant tout être la conséquence de leur moindre développement lié en partie au gel observé lors de cette expérimentation ayant occasionné un retard significatif de leur développement. Ainsi le différentiel de hauteur observé entre les deux années serait avant tout la conséquence de cet accident climatique se traduisant *in fine* par une variabilité de réponse aux interactions interspécifiques.

En conclusion, les résultats présentés ci-dessus montrent que les rapports de hauteur ne permettent pas de prédire la sensibilité des légumineuses aux interactions interspécifiques, certainement du fait que la hauteur relative des espèces ne suffit pas à caractériser leur compétitivité relative car cette variable est relativement plastique dans le cas des légumineuses. Dès lors nous pouvons supposer que celle-ci doit être couplée à d'autres variables comme le GLAI ou le nombre de ramifications pour caractériser la sensibilité à la compétition d'une espèce en association.

a. Féverole d'hiver




b. Pois d'hiver

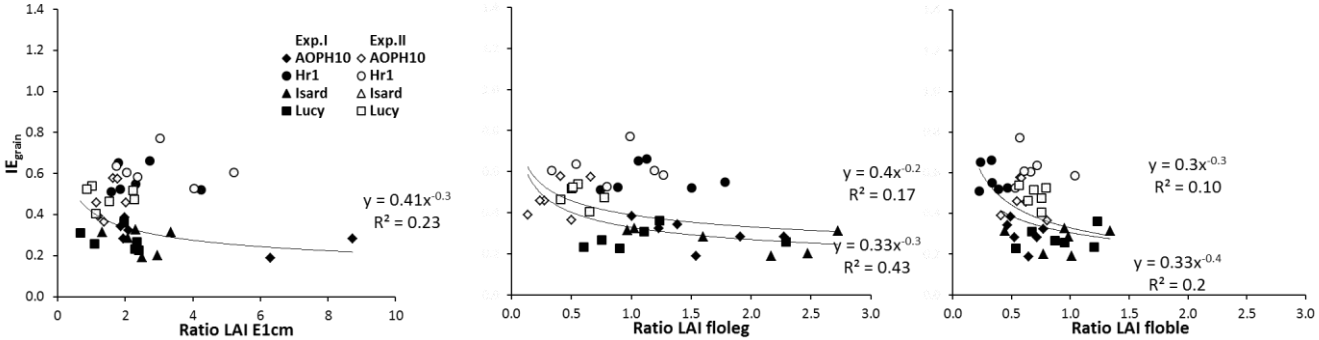



Figure 29 Indice IE pour le rendement en grains de la légumineuse en fonction du ratio des GLAI des espèces associées (blé / légumineuse ; a pour les associations blé-féverole et b pour les associations blé-pois) pour les stades de prélèvements épi1cm (E1cm), Floraison légumineuses (floleg), Floraison blé (floble) et grain blé laiteux pâteux (laipat). La relation décroissante est représentée sous forme de fonction puissance. Pour le pois, on a tracé la relation pour l'ensemble des associations et ensuite pour celles avec AOPH10, Isard et Lucy seulement (courbe supérieure) afin de voir s'il y a une influence de la variété Hr1 sur la relation comme dans le cas de la figure 1. Les symboles en noir correspondent aux valeurs mesurées sur toutes les répétitions des associations ICF ou ICP dans la première expérimentation alors que ceux en blanc correspondent aux observations de la deuxième expérimentation. Chaque symbole correspond aux valeurs mesurées dans des associations pour une variété de légumineuse

### 3.2.2. Relation entre la performance finale de la légumineuse et le rapport des GLAI entre les espèces associées à différents stades de développement

Comme indiqué précédemment, le partage du rayonnement lumineux au sein d'une association dépend de la hauteur relative des espèces mais également de la surface foliaire verte et de la distribution du feuillage de chaque composante au sein du mélange. Cette dernière variable n'ayant pas été estimée dans nos essais, nous faisons l'hypothèse que le GLAI relatif entre les deux espèces est un indicateur du partage du rayonnement et donc de la compétitivité relative des espèces. Par conséquent, et comme précédemment, nous avons donc cherché à voir s'il existait une corrélation entre l'index $IE_{Grain}$ basé sur la performance finale et le rapport des GLAI à différents stades de développement. L'objectif était là encore de voir s'il était possible d'estimer en cours de végétation la sensibilité des espèces et variétés de légumineuses aux interactions interspécifiques à partir d'une variable quantitative telle que le ratio GLAI.

Pour la féverole, nous observons une corrélation négative de la forme $IE_{Grain}=a*\text{Ratio GLAI}^{-b}$ avec a et b deux réels positifs (Fig. 29a) et ce quel que soit le stade de développement avec des coefficients de corrélation compris entre 0.51 et 0.75. Toutefois, nous devons rappeler l'absence de valeurs pour les variétés Castel et Diver dans l'Exp.II. Or l'effet année est perceptible dans cette relation et donc le fait de ne pas avoir un système orthogonal entre les deux expérimentations a très certainement impacté la corrélation obtenue. En particulier, nous constatons que les rapports de GLAI blé / GLAI féverole sont inférieurs à 1 dans l'Exp.II en lien avec un meilleur GLAI de la féverole dans cette expérimentation comparativement à l'Exp.I. Nous observons que le Ratio GLAI diminue du stade floraison légumineuse au stade laiteux-pâteux avec respectivement 6.4, 1.8 et 0.9 en moyenne pour les traitements ICF. Ce qui s'explique en partie par le début de sénescence du feuillage du blé alors que celui de la féverole reste encore vert à ce stade. Cela signifie donc que pour une valeur de $IE_{Grain}$ calculée à la récolte, celui-ci correspond à des Ratio GLAI élevés au stade Floraison légumineuse et de plus en plus faibles jusqu'au stade laiteux-pâteux. En d'autres termes, un déséquilibre très élevé en termes de GLAI au stade floraison légumineuse évolue en un déséquilibre moindre au stade laiteux-pâteux, ce qui est cohérent avec l'atteinte progressive de l'état final de la culture associée. Cela met ainsi en évidence le fonctionnement complexe du mélange et le développement asynchrone des espèces qui permet un rééquilibrage du mélange en cours de culture. Du point de vue de l'effet variétal on observe que les variétés Diver et Irena ont été

les plus pénalisées dans l'Exp.I avec des valeurs de $IE_{Grain}$ comprises entre 0.2 et 0.6 correspondant à des rapports de GLAI plus faibles (entre 5 et 16 au stade floraison légumineuse; statistiquement significatif entre Irena et Nordica) du fait notamment des effets du gel qui semble avoir particulièrement affecté ces variétés au cours du mois précédent leur floraison. Concernant le fonctionnement du pois, nous observons une absence de relation entre le $IE_{Grain}$ et le ratio de GLAI au stade E1cm et il en est de même pour le stade floraison blé. Il est à souligner que nous n'avons pas présenté de relation entre $IE_{Grain}$ et le rapport de GLAI au stade laiteux-pâteux du fait qu'à l'exception de la variété Hr1 les autres variétés de pois étaient à maturité physiologique à ce stade et donc présentaient un GLAI nul. *In fine*, seule la relation observée au stade floraison légumineuse semble comparable à celles mises en évidence pour la féverole mais avec des coefficients de corrélation moindre (seulement 0.43) et ceci uniquement dans le cas où la variété Hr1 est exclue de l'analyse comme cela fut le cas pour les ratios de biomasse. Ce résultat tend à montrer la spécificité architecturale de chacune des légumineuses et pourrait expliquer leurs différences en termes de réponse à la compétition du blé.

Dans cette étude, nous avons essayé de tester l'hypothèse que des variables telles que les ratios de  hauteur et le GLAI sont capables d'expliquer par une relation statistique le fonctionnement de l'association et plus précisément la sensibilité des légumineuses aux interactions interspécifiques. Ce travail a montré tout d'abord que les relations étaient meilleures en termes de significativité pour la féverole que pour le pois ce qui pourrait en partie s'expliquer par la morphologie « dressée » de cette dernière comparativement au pois. Par ailleurs, il apparait que les relations deviennent significatives essentiellement à partir du stade floraison légumineuse qui est comme nous l'avons montré précédemment un stade clé (chapitre IV§ 3.4) à partir duquel l'intensité des interactions semble se stabiliser. Toutefois, la complexité morphologique et physiologique des légumineuses, la variabilité des conditions pédoclimatiques et les interactions dynamiques avec le blé ne permettent pas d'obtenir de relations hautement significatives dans notre gamme de résultats. Cela suggère donc que seule l'intégration de ces divers rapports et/ou la prise en compte d'autres variables comme la répartition de la surface foliaire selon un axe vertical ou l'angle d'inclinaison des feuilles permettrait d'expliquer et éventuellement de prédire avec plus de précision la sensibilité finale des espèces et variétés de légumineuses aux interactions interspécifiques.

# Chapitre V: Principaux résultats

- La sensibilité de la légumineuse à la compétition interspécifique exprimée par l'indice ($IE_{Grain}$) est négativement corrélée avec le rapport entre la biomasse du blé et celle de la légumineuse suivant une courbe de la forme $IE_{Grain}=a*Ratio\ MS^{-b.}$ Le pois est plus sensible que la féverole à la compétition du blé en association.
- L'équilibre des interactions entre les composantes de l'association est instable en particulier dans les associations de blé-féverole ce qui confirme la complexité du fonctionnement de ces systèmes et donc la gestion des interactions interspécifiques
- les interactions interspécifiques entre la floraison des légumineuses et le remplissage des grains du blé sont déterminantes et conditionnent la performance finale des associations. Le rapport entre les biomasses des deux espèces à ces stades permet d'anticiper la performance relative des légumineuses.
- les rapports de hauteur ne permettent pas de prédire la sensibilité des légumineuses aux interactions interspécifiques. La hauteur relative des espèces est un trait plastique qui nécessite d'être combiné à d'autres traits morphologiques pour exprimer la compétitivité de la légumineuse.
- La sensibilité de la féverole à la compétition interspécifique exprimée par l'indice ($IE_{Grain}$) est négativement corrélée avec le rapport entre le GLAI du blé et celui de la féverole suivant une courbe de la forme $IE_{Grain}=a*Ratio\ GLAI^{-b}$ alors que pour le pois cette corrélation est moins évidente.
- Les différences des traits architecturaux entre pois et féverole pourraient expliquer la différence de réponse des deux espèces à la compétition du blé

# CHAPITRE VI

# Evaluation de la plasticité des traits phénotypiques entre culture pure et association de blé dur–légumineuses à graines et détermination des traits marqueurs de performance

# 1. Introduction

Les traits fonctionnels, caractéristiques mesurables des individus, sont des outils largement utilisés dans les études d'écologie comparative afin de décrire et comprendre la diversité fonctionnelle et d'évaluer ses impacts sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Selon Violle et al. (2007), les traits morphologiques, physiologiques ou phénologiques ont des impacts sur un ou plusieurs des traits des plantes qui déterminent la performance de la plante (biomasse végétative, succès reproducteur, survie) et la valeur sélective des individus. En effet, la plasticité phénotypique représente le potentiel de chaque génotype à exprimer des phénotypes différents en réponse à une variation des conditions environnementales. D'après Garnier et Navas (2011), la réponse phénotypique s'exprimerait plus rapidement pour les traits physiologiques que pour les traits morphologiques ou phénologiques (voir introduction générale).

Dans cette partie, nous avons eu recours à la mesure de traits marqueurs de performance qui décrivent la croissance végétative et le potentiel reproductif au cours du temps, sur chaque espèce et variété testée de blé dur et de légumineuses (pois et féverole d'hiver), en cultures pures (SC et SC1/2) et en association. Nous avons ainsi tenté de caractériser ces variétés et d'évaluer la diversité spécifique et variétale en comparant l'expression de leurs potentiels de réponse aux interactions inter- et intra-spécifiques. L'objectif de ce travail est d'identifier des traits pertinents marqueurs de performance des espèces et des variétés, comme une première étape dans la construction de profils d'idéotypes. L'évaluation de la plasticité des traits entre culture pure et association permettrait notamment de fournir des informations utiles aux sélectionneurs afin de concevoir des variétés adaptées à ces systèmes particuliers que sont les cultures associées.

# 2. Matériels et méthodes

## 2.1. Protocoles expérimentaux

Les expérimentations ont été réalisées sur les parcelles expérimentales de l'Institut National de la Recherche Agronomique à Auzeville en 2011-2012 (Exp.I) et 2012-2013 (Exp.II) sans apport d'azote. Les données climatiques et les caractéristiques des sols sont décrites en détails dans le Chapitre II.

Dans chaque expérimentation, nous avons semé le blé dur, la féverole et le pois d'hiver en culture pure avec deux densités différentes : i) densité normale (SC) (Blé : 280plantes/m²,

Pois : 70 plantes/m² et Féverole : 24 plantes/m²) et ii) demi-densité (SC1/2) (Blé : 140 plantes/m², Pois : 35 plantes/m² et Féverole : 12 plantes/m²) afin d'étudier les interactions intra-spécifiques. Les espèces ont également été cultivées en association (blé dur-féverole, ICF ; blé dur-pois d'hiver, ICP) avec chaque espèce semée en demi-densité (association de type substitutive) et en mélange sur le rang.

Dans chaque expérimentation un suivi des traits morphologiques et physiologiques des variétés de chaque espèce au sein de chaque couvert a été réalisé à différents stades de croissance sur un échantillon de 5 à 8 plantes : stade Epi 1cm (904 et 793°jours après le semis pour l'Exp.I et Exp.II respectivement), Floraison légumineuses (1237 et 1195°jours après le semis), Floraison blé (1629 et 1476°jours après le semis) et Grain laiteux-pâteux du blé (2018 et 1991°jours après le semis). A noter que ces échantillons ont été prélevés dans toutes les modalités mais sur un seul et même bloc de répétition, en raison de la lourdeur de l'expérimentation. A la récolte, des bottillons de 20 plantes de légumineuses et de 100 épis de blé ont été prélevés afin de déterminer les composantes de rendement. Toutes les valeurs présentées dans cette étude sont des moyennes des mesures effectuées sur les plantes individuelles. Ces mesures ont été effectuées sur deux variétés de blé dur (L1823 et Sculptur), quatre variétés de féverole (Diver et Irena dans les Exp.I et II, Nordica et Castel dans l'Exp.I uniquement) et quatre variétés de pois d'hiver (AOPH10, Lucy et Hr1 dans les Exp.I et II, Isard dans l'Exp.I uniquement).

## 2.2. Mesures de trais de performance

### 2.2.1. Traits relatifs à la croissance végétative

## a) Surface foliaire verte maximale par plante

Pour tous les sous-échantillons prélevés, nous avons séparé les feuilles des tiges. La surface verte des feuilles a été mesurée à l'aide d'un planimètre L-3100 (LI-COR Inc, Lincoln, Etats Unis) aux différents stades. Dans notre analyse nous avons utilisé la surface foliaire verte maximale par plante ($SFVplante_{max}$) correspondant à la valeur maximale obtenue sur l'ensemble des quatre dates de mesure. Cette variable permet de caractériser le développement foliaire maximal de chaque espèce ou variété dans chaque couvert ( Blaser, et al., 2011; Barillot et al., 2012).

## b) Matière sèche des tiges et des feuilles maximale par plante

La matière sèche des tiges et des feuilles (vertes et sénescentes) a été pesée après un passage à l'étuve à 80°C pendant 48h afin de calculer la matière sèche des tiges et des feuilles par plante aux différents stades. Dans cette étude nous avons choisi comme précédemment de considérer uniquement la valeur maximale sur l'ensemble de ces stades. Nous noterons par la suite ($MSTplante_{max)}$ et ($MSFplante_{max)}$ respectivement la matière sèche maximale de tige par plante et la matière sèche maximale de feuille par plante. La comparaison de ces variables entre les couverts (SC, SC1/2 et IC) permettrait de déterminer l'effet des interactions inter et intra-spécifiques sur la distribution de la matière sèche entre les organes de la plante (Kawano et Thung, 1982).

## c) Nombre de ramifications et nombre de talles par plante

Pour chaque plante de légumineuse nous avons mesuré le nombre de ramifications par plante et ce à chaque stade en ne considérant que la tige principale et les ramifications primaires. Pour le blé, le nombre de talles a été comptabilisé au stade E1cm. Dans notre analyse, nous avons choisi de ne prendre en compte que le nombre de ramifications et le nombre de talles mesurés au stade E1cm pour décrire le potentiel initial de chaque espèce et variété à la ramification (légumineuse) et au tallage (blé), certaines de ces ramifications pouvant avorter par la suite. Par la suite ces variables seront notées ($NRplante_{E1cm}$ et $NTplante_{E1cm}$ respectivement).

## d) Nombre maximal de feuilles ou d'étages foliaires par plante

Nous avons comptabilisé pour le blé le nombre de feuilles de la tige principale de chaque plante, le nombre de feuilles vertes et le nombre de feuilles sénescentes et ce à chacun des 4 stades. Pour les légumineuses nous avons compté le nombre d'étages foliaires sur la ramification la plus développée de la plante (soit la tige principale soit un rameau primaire lorsque celui-ci était plus long que la tige principale). Ce nombre d'étages foliaires inclut les étages florifères et fructifères éventuellement présents (voir ci-dessous). Pour cette analyse nous avons choisi de ne prendre en compte que les valeurs maximales par plante sur l'ensemble des 4 stades soit du nombre de feuilles ($NFplante_{max}$) dans le cas du blé soit du nombre d'étages foliaires ($NEFplante_{max}$) dans le cas des légumineuses.

### e) Hauteur maximale

La hauteur prise en considération dans ce chapitre correspond à la valeur maximale mesurée au cours du cycle et notée (Hmax). Cette hauteur a été déterminée pour chaque espèce et dans chaque couvert par visée horizontale en considérant la hauteur non pas d'une plante mais la hauteur moyenne de l'ensemble du peuplement, et ce afin de tenir compte du port des plantes *in situ*.

#### 2.2.2. Traits relatifs à la reproduction

### a) Nombre d'étages florifères et nombre d'étages fructifères par plante légumineuse

A partir du stade floraison légumineuses, nous avons compté sur la ramification la plus développée (la même que celle sur laquelle nous avons compté le nombre d'étages foliaires) le nombre d'étages ayant des fleurs apparentes ainsi que le nombre d'étages portant des gousses non avortées. Les valeurs analysées correspondent aux valeurs maximales mesurées lors des différents stades de développement. Nous noterons par la suite ($NEFLplante_{max}$ et $NEFRplante_{max}$) respectivement le nombre maximal d'étages florifères par plante et le nombre maximal d'étages fructifères par plante. Notons que comme la durée de floraison était plus ou moins étalée dans le temps il est très probable que les dates de prélèvement n'ont pas coïncidé avec le pic de floraison. Par conséquent la valeur présentée comme étant le nombre d'étages florifères maximal par plante peut ne pas correspondre au maximum réel.

### b) Nombre de gousses ou nombre d'épis à la récolte, et matière sèche des grains par plante

Sur les bottillons de légumineuses prélevés à la récolte, nous avons compté le nombre total de gousses que nous avons ensuite divisé par le nombre de plantes de la placette afin d'avoir une approximation du nombre de gousses par plante ($NGplante_{récolte}$). Toutes les gousses ont été ensuite décortiquées et les grains ont été mis à l'étuve à 80°C pendant 48h. La matière sèche des grains a été calculée et comme précédemment en divisant celle-ci par le nombre de plantes du bottillon nous avons estimé la matière sèche totale des grains par plante ($MSGplante_{récolte}$).

Concernant le blé, nous avons déterminé la matière sèche des grains après avoir battu l'ensemble des épis du bottillon. Connaissant le nombre d'épis du bottillon nous avons pu calculer la matière sèche de grains par épi ($MSGépi_{récolte}$). Parallèlement, l'ensemble de la parcelle à l'exception des rangs de bordure a été récolté à la machine afin de déterminer plus précisément le rendement en grains par unité de surface ($MSG_{récolte}$). Le nombre d'épis par mètre carré a ensuite été estimé en divisant $MSG_{récolte}$ par $MSGépi_{récolte}$. *In fine*, connaissant la densité de plantes levées par unité de surface nous en avons déduit le nombre d'épi par plante ($NEplante_{récolte}$) et enfin la matière sèche de grains par plante ($MSGplante_{récolte}$).

## 3. Résultats

Comme la mesure des traits a été effectuée sur un seul bloc de répétition et comme nous avons observé des différences entre génotypes significatives (en comparant les moyennes des valeurs de traits obtenues sur les échantillons de 5 à 8 plantes individuelles), une analyse statistique solide pour tester la variance des moyennes des variétés entre les couverts n'était pas possible. Dans ce chapitre, nous avons donc procédé par une simple comparaison des valeurs de traits entre les traitements. C'est une analyse préliminaire qui permet de formuler des conclusions tendancielles sur les traits qui pourraient être des indicateurs de performance des espèces et des variétés à associer.

La première partie des résultats (§ 3.1) consiste en une analyse des traits espèce par espèce (blé dur, féverole et pois) en considérant les valeurs moyennes toutes variétés confondues. La seconde partie (§ 3.2) reprend cette analyse au sein de chaque espèce au niveau inter-variétal. Les différents traits considérés sont interprétés comme des variables positivement corrélées à la performance végétative ou reproductrice des plantes, et donc comme des indicateurs de ces performances.

## 3.1. Comparaison pour chaque espèce des traits phénotypiques et de leur sensibilité à la culture en association

### 3.1.1. Blé dur

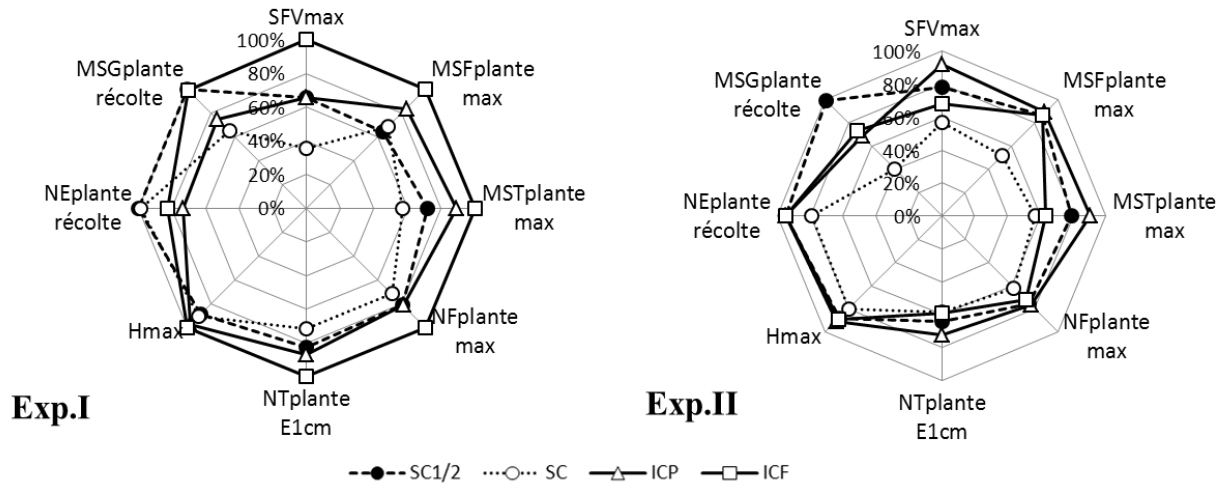



Figure 30 Représentation graphique en radar des traits du blé en cultures pures (SC et SC1/2) et en association (ICP et ICF) mesurés sur l'Exp.I (2011-2012) et l'Exp.II (2012-2013). La valeur de référence (100%) de chaque trait correspond à la valeur maximale mesurée sur les deux expérimentations en considérant l'ensemble des couverts : ($SFVplante_{max}$ = 85.5cm² par plante, $MSFplante_{max}$= 0.8g par plante, $MSTplante_{max}$= 2.5g par plante, $NFplante_{max}$= 20.6 par plante, $NTplante_{max}$= 4.6 par plante, $H_{max}$= 92.4cm, $NEplante_{max}$= 1.2, $MSGplante_{récolte}$= 1.5g par plante). Toutes les valeurs sont des moyennes (n=2 pour SC et SC1/2 en moyenne des variétés L1823 et Sculptur et n=4 à 8 pour ICF et ICP en moyenne de toutes les associations). - Abbréviations : SFV : surface foliaire verte; MSF : masse sèche foliaire; MST : masse sèche des tiges; NF : nombre de feuilles; NT : nombre de talles; H : hauteur; NE : nombre d'épis; MSG : masse sèche de grains.

Pour chaque trait nous avons comparé (Fig. 30) les valeurs entre les couverts (SC, SC1/2, ICP et ICF) et ce relativement à une valeur de référence (100%) correspondant à la valeur maximale mesurée pour chaque trait sur les deux expérimentations et pour l'ensemble des couverts. Une telle représentation relative permet d'évaluer la plasticité des traits phénotypiques du blé en fonction des conditions de culture (modalité et année). Dans l'Exp.I on observe que les valeurs des traits sont en tendance plus élevées pour le blé en ICF, suivi en moyenne par ICP, puis SC1/2 et enfin SC. Toutefois, nous observons quelques inversions comme par exemple pour $MSGplante_{récolte}$ et $NEplante_{max}$. Les valeurs de traits du blé sont également plus faibles dans l'Exp.II que dans l'Exp.I avec des différences réduites entre ICF, ICP et SC1/2 et des valeurs en moyenne inférieures pour SC.

L'analyse des traits individuellement montre que, dans l'Exp.I, la surface foliaire maximale atteinte par une plante de blé en SC n'est que de 40% de celle atteinte en ICF (85.5cm² par plante) alors qu'en SC1/2 et ICP la valeur est de l'ordre de 60%. Dans l'Exp.II, les différences sont moins importantes avec une valeur minimale en SC (60%) contre 90% en ICP, 80% en

SC1/2 et de l'ordre de 70% en ICF. Ces résultats observés au niveau de la surface foliaire se retrouvent logiquement au niveau de la matière sèche des feuilles et de leur nombre. Toutefois nous observons dans l'Exp.I qu'il n'y a pas de différence significative de $MSFplante_{max}$ entre SC et SC1/2 (60%) alors qu'en ICP la valeur est de 80%. Dans l'Exp.II on remarque un comportement différent entre $SFVplante_{max}$, $MSFplante_{max}$ et $NFplante_{max}$. En particulier il n'y a pas de différence entre les traitements pour $MSFplante_{max}$ et $NFplante_{max}$ à l'exception du blé en culture pure pour lequel les valeurs sont plus faibles. En effet pour le blé SC la $MSFplante_{max}$ n'est que de 50% contre 90% pour les autres traitements et pour $NFplante_{max}$ la valeur du blé SC est de 60% contre 80% pour les autres traitements. Cela montre en particulier que la présence du pois ou de la féverole en association n'a pas d'effet sur la matière sèche et le nombre de feuilles par plante de blé alors que les interactions intra-spécifiques réduisent les valeurs de ces deux traits et ces conclusions sont valables dans les deux expérimentations.

L'effet du couvert se manifeste également au niveau de la matière sèche produite par plante de blé et notamment de la MS des tiges qui est, comme dans le cas de celle des feuilles, plus élevée en association que dans les cultures pures dans l'Exp.I (100% pour ICF avec 2.5g par plante, 90% pour ICP contre seulement 70% pour SC1/2 et 60% pour SC). De même dans l'Exp.II on observe que la biomasse des tiges est globalement inférieure à celle observée dans l'Exp.I. On observe également que la matière sèche des tiges est minimale en SC et ICF (60%) alors qu'elle est de 80% en SC1/2 et de façon plus surprenante de 90% en ICP. Lorsque l'on s'intéresse à la $MSGplante_{récolte}$ par plante on constate une grande variabilité entre les traitements et les années. En effet, dans l'Exp.I la plus forte $MSGplante_{récolte}$ est atteinte en SC1/2 et ICF (100% avec 1.5g par plante) alors qu'en ICP elle n'est que de 75% et en SC de 65%. Dans l'Exp.II on retrouve une valeur maximale pour SC1/2 comparable à celle de l'Exp.I.

En ce qui concerne la hauteur maximale nous n'observons pas de différence entre les traitements et ce pour les deux expérimentations avec cependant une hauteur du blé légèrement inférieure dans l'Exp.II. Enfin dans l'Exp.I le nombre de talles du blé est maximal en ICF (5 talles par plante) et minimal pour le blé associé au pois (70% environ). A contrario dans l'Exp.II il n'y a pas de différence entre les traitements avec des valeurs moindres que dans l'Exp.I (entre 60 et 70%) Enfin le nombre d'épis par plante est maximal (1.2 épi par plante) pour les blés en SC dans l'Exp.I alors qu'en association il est compris entre 65 et 75%.

A l'inverse dans l'Exp.II la valeur minimale correspond au blé en SC (80%) alors que les autres traitements sont du même ordre de grandeur 95% que la valeur maximale observée dans l'Exp.I. Dans tous les cas le nombre d'épis par plante est faible (moins d'un épi par plante) à cause de la faible disponibilité en N dans nos conditions expérimentales.

### 3.1.2. Féverole d'hiver

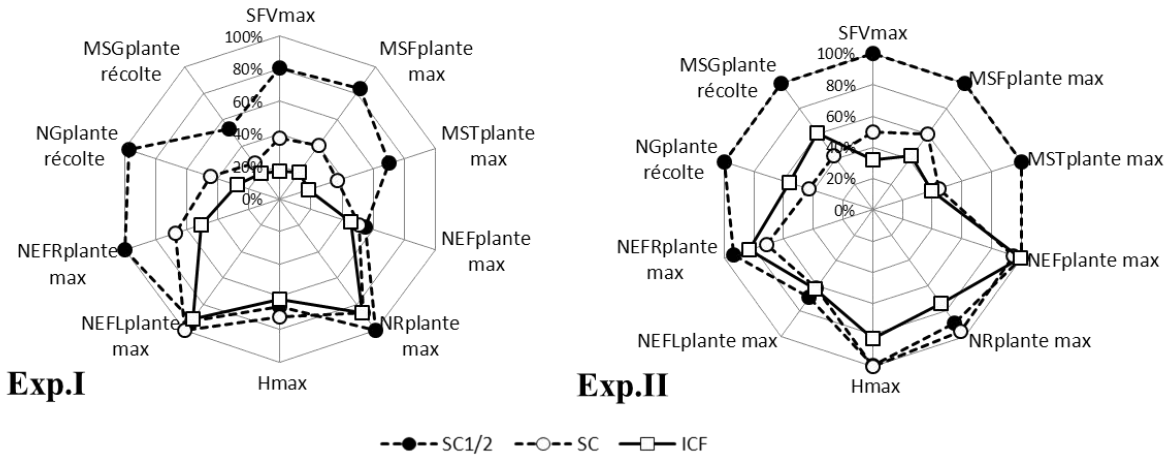



Figure 31 Représentation graphique en radar des traits de performance de la féverole en cultures pures (SC et SC1/2) et en association (ICF) mesurés sur deux années d'expérimentation (Exp.I :2011-2012 et Exp.II :2012-2013). La valeur de référence (100%) pour chaque trait correspond à la valeur maximale mesurée entre les deux expérimentations dans tous les couverts : ($SFVplante_{max}$ = 2641.1, $MSFplante_{max}$= 15.6, $MSTplante_{max}$ = 27.1, $NEFplante_{max}$ =17.3, $NRplante_{E1cm}$ =3.7, $H_{max}$= 113, $NEFLplante_{max}$ = 8.7, $NEFRplante_{max}$ = 10.8, $NGplante_{récolte}$ =21.5, $MSGplante_{récolte}$= 30.9). Toutes les valeurs sont des moyennes (n=2 à 4 pour SC et SC1/2 et n=4 à 8 pour ICF). - Abbréviations : SFV : surface foliaire verte; MSF : masse sèche foliaire; MST : masse sèche des tiges; NEF : nombre d'étages foliaires; NR : nombre de ramifications; H : hauteur; NEFL : nombre d'étages florifères; NEFR : nombre d'étages fructifères; NG : nombre de gousses; MSG : masse sèche de grains.

Dans les deux années d'essais, les traits mesurés sur la féverole montrent qu'en moyenne les valeurs sont maximales en culture pure en demi-densité SC1/2 et que celles mesurées en SC et IC sont relativement proches entre-elles. Par ailleurs, dans l'Exp.I les valeurs de IC sont inférieures à celles de SC et à l'exception de quelques traits il en est de même dans l'Exp.II. Cela montre donc que de façon globale une plante de féverole est plus sensible aux interactions interspécifiques qu'aux interactions intra-spécifiques. En particulier, les différences de $SFVplante_{max}$ entre les trois couverts étaient plus remarquables dans l'Exp.I et l'Exp.II ainsi que pour la matière sèche totale des feuilles par plante et pour la matière sèche des tiges par plante. Dans l'Exp.I on constate que les plantes de féverole avaient des MS totale par plante en SC1/2 environ 2 et 4 fois plus importantes qu'en SC et ICF respectivement. Par contre, dans l'Exp.II la différence entre SC1/2 et IC a été réduite, ce qui peut s'expliquer par une augmentation de la biomasse des plantes dans les trois couverts par

rapport à l'Exp.I avec respectivement +115%, +32% et +33% pour IC, SC et SC1/2 respectivement par rapport à l'Exp.I.

Sur le plan morphologique, aucune différence importante n'a été mise en évidence entre les trois couverts sur la formation des étages foliaires, le nombre de ramifications (au stade E1cm), la hauteur maximale et le nombre d'étages florifères, et ce sur les deux essais. Cependant, dans l'Exp.II la féverole associée était plus petite et présentait moins de ramifications qu'en culture pure. En outre, le nombre d'étages foliaires et la hauteur étaient plus faibles dans l'Exp.I que dans l'Exp.II avec des valeurs respectivement de 50% et 30% inférieures à celles de l'Exp.II.

Ce résultat souligne en particulier que la floraison, qui est un événement physiologique important, ne semble pas être affectée par les interactions inter- et intraspecifiques. Toutefois, ces interactions affectent la production de grains de la féverole en particulier la $MSGplante_{récolte}$ qui est 2.2 fois supérieure en SC1/2 par rapport à SC et ICF en moyenne sur les deux expérimentations. Cette différence de rendement par plante s'explique dans les deux expérimentations par plus de gousses totales produites en SC1/2 que dans les autres traitements. Par ailleurs, dans l'Exp.I la féverole en SC1/2 présentait plus d'étages fructifères qu'en SC et IC (30 à 50% en moins respectivement pour SC et IC) alors que dans l'Exp.II le nombre d'étages fructifères était similaire entre les couverts.

### 3.1.3. Pois d'hiver

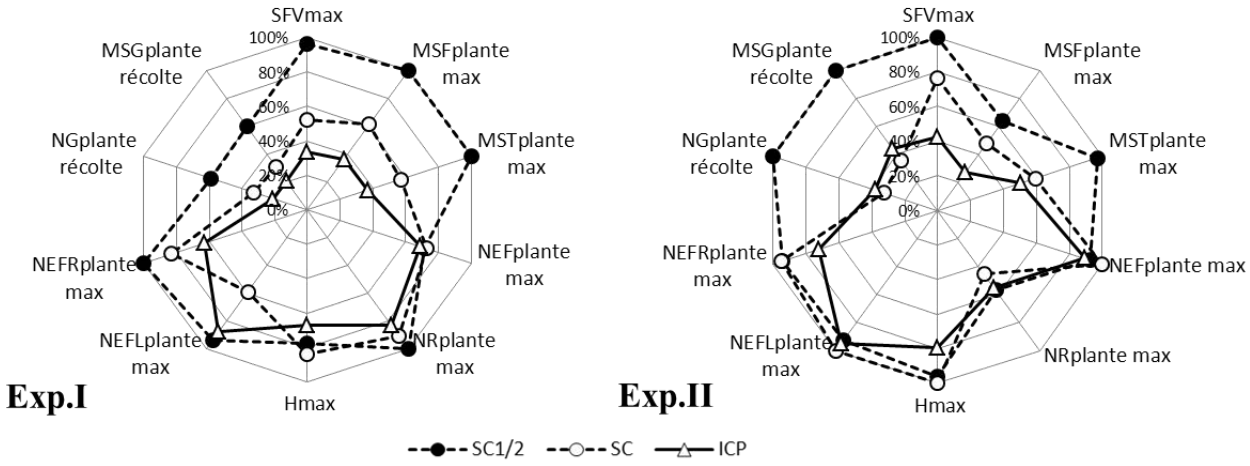



Figure 32 Représentation graphique en radar des traits de performance du pois d'hiver en cultures pures (SC et SC1/2) et en association (ICP) mesurés sur deux années d'expérimentation (Exp.I :2011-2012 et Exp.II :2012-2013). La valeur de référence (100%) pour chaque trait correspond à la valeur maximale mesurée entre les deux expérimentations dans tous les couverts : ($SFVplante_{max}$ = 692.0, $MSFplante_{max}$= 7.8, MST= 3.3, $NEFplante_{max}$ = 22.6, $NRplante_{E1cm}$ = 6.2, $H_{max}$= 90.1, $NEFLplante_{max}$ = 2.6, $NEFRplante_{max}$ = 9.5, $NGplante_{récolte}$= 28.8, $MSGplante_{récolte}$= 15.0). Toutes les valeurs sont des moyennes (n=3 à 4 pour SC et SC1/2 et n=6 à 8 pour ICP). - Abbréviations : SFV : surface foliaire verte; MSF : masse sèche foliaire; MST : masse sèche des tiges; NEF : nombre d'étages foliaires; NR : nombre de ramifications; H : hauteur; NEFL : nombre d'étages florifères; NEFR : nombre d'étages fructifères; NG : nombre de gousses; MSG : masse sèche de grains.

Comme la féverole, le pois a un comportement variable entre les couverts avec des valeurs plus élevées en SC1/2 indiquant que les interactions inter et intra-spécifiques affectent les différents traits mesurés. Dans les deux essais, les plantes du pois en SC1/2 avaient une surface foliaire plus importante qu'en SC et ICP (678, 443 et 263 cm² par plante respectivement pour SC ½, SC et IC, en moyenne pour Exp.I et II). Par contre, les plantes de pois avaient un nombre d'étages foliaires et une hauteur similaires dans les trois couverts indiquant que les interactions inter et intra-spécifiques ne modifient ni le nombre de nœuds ni la longueur des entrenœuds. De même, aucune différence significative au niveau de la ramification initiale n'a été observée entre les traitements.

Sur le plan reproductif, le pois montre un rendement en grains par plante plus faible en SC et IC (5 et 4.9g par plante en moyenne pour Exp.I et II) par rapport à SC1/2 (12 g par plante en moyenne pour Exp.I et II). Ce résultat pourrait s'expliquer par l'effet des compétitions inter et intra-spécifiques sur la réduction du nombre de gousses formées par rapport à SC1/2 (37% et 42% de réduction respectivement pour IC et SC en moyenne pour les Exp.I et II). Par ailleurs, dans l'Exp.I cela pourrait aussi être une conséquence d'un effet sur le nombre d'étages florifères et fructifères alors que ceux-ci étaient similaires entre les couverts dans l'Exp.II.

Cela suggère donc que la réduction du rendement en SC et IC par rapport à SC1/2 est avant tout la conséquence d'une réduction du nombre de gousses.

## 3.2. Comparaison inter-variétale des traits phénotypiques et de leur sensibilité à la culture en association

### 3.2.1. Comparaison et évaluation du comportement entre variétés de blé dur en cultures pures et en association

Les caractéristiques morphologiques des deux variétés de blé testées dans cette étude étaient très proches (Tableau 8). En SC, la surface et la biomasse foliaire par plante des deux variétés étaient similaires dans l'Exp.II entre les deux variétés alors que dans l'Exp.I la variété Sculptur apparait comme ayant une masse de feuilles supérieure de 50% à celle de L1823. Cependant en SC1/2, nous avons observé l'inverse à savoir que la variété L1823 avait une $SFVplante_{max}$ supérieure de 16% et 36% à celle de Sculptur (Exp.I et II respectivement). De même en ICP, la $SFVplante_{max}$ de la variété L1823 était 31% et 67% supérieure à celle de Sculptur (Exp.I et II respectivement). Par contre, en ICF la valeur de $SFVplante_{max}$ par plante était supérieure chez la variété Sculptur dans l'Exp.I alors qu'elle était similaire entre les deux variétés dans l'Exp.II. On observe également que la matière sèche totale de L1823 était peu variable entre les deux années (2.5 et 2.6g pour L1823 en moyenne pour tous les traitements dans l'Exp.I et II respectivement) alors que celle de Sculptur étaient significativement plus élevée dans l'Exp.I que dans l'Exp.II (2.7 et 2.2g pour Sculptur en moyenne pour les quatre couverts dans l'Exp.I et II respectivement).

Le nombre de feuilles formées et le nombre de talles était similaire pour les deux variétés tandis que la variété L1823 avait une hauteur supérieure à celle de Sculptur et ce dans tous les couverts (11 cm et 19 cm de plus en moyenne pour tous les couverts respectivement dans l'Exp.I et II). En ce qui concerne le nombre d'épis il était faible (1 épi par plante en moyenne) et identique pour les deux variétés dans tous les couverts. En termes de rendement en grains, il était d'une part supérieur dans l'Exp.I à dans l'Exp.II et ce pour les deux variétés, et en moyenne pour les 4 couverts supérieur pour Sculptur comparé à L1823 (1.3 g par plante et 1.1 g par plante respectivement). En particulier, Sculptur était plus productive que L1823 en SC1/2, ICP et ICF dans les deux essais (24% et 15% de $MSGplante_{récolte}$ en plus en moyenne pour l'Exp.I et l'Exp.II respectivement).

Tableau 8 Valeurs des traits de performance des variétés du blé dans chaque couvert mesurés sur deux années d'expérimentation (Exp.I :2011-2012 et Exp.II :2012-2013). Les valeurs en SC et SC1/2 proviennent d'une seule répétition et celles en association (ICF et ICP) sont des moyennes (n=2 à 4 en ICF et n=3 à 4 en ICP).

| | Couvert | Cultivar | $SFV_{max}$ ($cm^2$/plante) | | $MSFplante_{max}$ (g/plante) | | $MSTplante_{max}$ (g/plante) | | $NFplante_{max}$ | | $NTplante_{E1cm}$ | | $H_{max}$ (cm) | | $NEplante_{récolte}$ | | $MSGplante_{récolte}$ (g/plante) | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Exp.I | SC | *L1823* | 24,7 | | 0,4 | | 1,3 | | 14,2 | | 3,6 | | 93,0 | | 1,2 | | 1,1 | |
| | SC1/2 | | 60,3 | | 0,5 | | 1,5 | | 18,0 | | 4,6 | | 84,0 | | 1,0 | | 1,2 | |
| | ICF | | 74,2 | ±35.9 | 0,7 | ±0.2 | 2,4 | ±0.6 | 20,4 | ±4.7 | 4,3 | ±0.6 | 97,3 | ±4.3 | 1,0 | ±0.2 | 1,5 | ±0.3 |
| | ICP | | 63,8 | ±12.5 | 0,7 | ±0.1 | 2,3 | ±0.6 | 18,8 | ±0.9 | 4,4 | ±0.7 | 97,0 | ±4.8 | 0,8 | ±0.1 | 1,0 | ±0.1 |
| | SC | *Sculptur* | 36,1 | | 0,6 | | 1,6 | | 15,4 | | 3,0 | | 75,0 | | 1,1 | | 0,8 | |
| | SC1/2 | | 51,9 | | 0,5 | | 2,0 | | 15,4 | | 3,0 | | 80,0 | | 1,3 | | 1,8 | |
| | ICF | | 96,7 | ±47.0 | 0,8 | ±0.2 | 2,6 | ±0.9 | 20,8 | ±3.0 | 5,0 | ±0.7 | 87,5 | ±6.7 | 1,0 | ±0.1 | 1,6 | ±0.2 |
| | ICP | | 48,8 | ±24.5 | 0,6 | ±0.2 | 2,1 | ±0.8 | 14,7 | ±3.6 | 3,7 | ±1.1 | 84,0 | ±4.1 | 0,9 | ±0.4 | 1,2 | ±0.2 |
| Exp.II | SC | *L1823* | 49,3 | | 0,4 | | 1,6 | | 13,0 | | 3,1 | | 84,0 | | 0,8 | | 0,6 | |
| | SC1/2 | | 76,9 | | 0,6 | | 1,5 | | 15,5 | | 2,9 | | 87,2 | | 1,1 | | 1,4 | |
| | ICF | | 56,8 | ±2.4 | 0,6 | ±0.2 | 1,9 | ±0.5 | 14,8 | ±0.2 | 2,8 | ±0.2 | 92,8 | ±6.7 | 1,0 | ±0.3 | 1,1 | ±0.2 |
| | ICP | | 98,6 | ±41.8 | 0,9 | ±0.3 | 2,9 | ±0.6 | 17,9 | ±3.1 | 3,8 | ±0.3 | 94,8 | ±6.0 | 1,0 | ±0.3 | 1,0 | ±0.1 |
| | SC | *Sculptur* | 47,6 | | 0,4 | | 1,3 | | 12,6 | | 2,3 | | 64,0 | | 1,0 | | 0,7 | |
| | SC1/2 | | 56,6 | | 0,8 | | 2,4 | | 15,6 | | 3,0 | | 76,0 | | 1,1 | | 1,7 | |
| | ICF | | 59,8 | ±2.9 | 0,8 | ±0.3 | 1,2 | ±0.3 | 15,1 | ±0.4 | 2,7 | ±0.3 | 71,6 | ±4.1 | 1,2 | ±0.9 | 1,2 | ±0.5 |
| | ICP | | 59,2 | ±1.8 | 0,5 | ±0.0 | 1,6 | ±0.1 | 13,7 | ±0.6 | 2,9 | ±0.1 | 72,7 | ±1.2 | 1,2 | ±0.2 | 1,1 | ±0.2 |

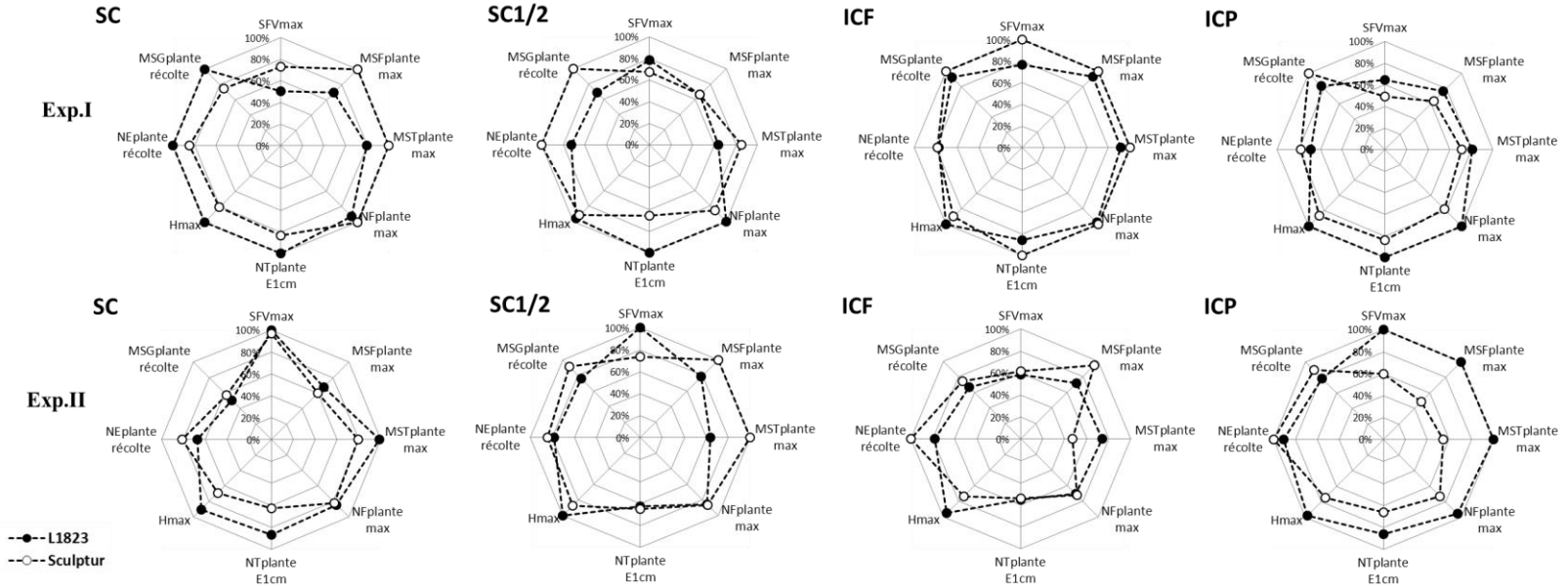



Figure 33 Représentation graphique en radar des traits de performance des variétés du blé en cultures pures (SC et SC1/2) et en association (ICF et ICP) mesurés sur deux années d'expérimentation (Exp.I et Exp.II). La valeur de référence (100%) de chaque trait correspond à la valeur maximale mesurée sur les deux variétés et les deux expérimentations et ce pour chaque couvert indépendamment.

### 3.2.2. Comparaison et évaluation du comportement entre variétés de féverole en cultures pures et en association

Nous avons montré dans la figure 31 que les plantes de féveroles étaient négativement affectées par les interactions inter et intra-spécifiques par rapport au traitement SC1/2. Le traitement SC1/2 peut être vu comme la référence et met en évidence des différences entre les variétés de féverole (Tableau 9) aussi bien au niveau du couvert que des traits phénotypiques. Néanmoins, toutes les variétés montrent une diminution des valeurs de tous les traits mesurés en association. Si l'on s'intéresse au potentiel des variétés on remarque que la surface foliaire est maximale en SC1/2 et elle est plus élevée pour Castel et Nordica que pour les variétés Diver et Irena. Toutefois la différence entre Irena et Nordica est réduite dans l'Exp.II par rapport à l'Exp.I. Des tendances similaires sont observées en IC mais avec des valeurs plus faibles (réduction de 21% et 32% de la $SFVplante_{max}$ mesurées en SC1/2 en moyenne pour tous les cultivars respectivement pour l'Exp.I et II).

Le nombre d'étages foliaires n'est pas différent entre les quatre variétés en IC avec en moyenne 8 étages foliaires dans l'Exp.I. A contrario en SC et SC1/2, les variétés Castel et Irena ont de l'ordre d'un à deux étages de plus que les variétés Nordica et Diver. Dans l'Exp.II, on remarque également une augmentation du nombre d'étages foliaires par rapport à l'Exp.I (7 à 10 étages foliaires de plus) et l'on note parallèlement une augmentation de la hauteur de 36 et 25 cm en moyenne pour Nordica et Irena respectivement pour tous les couverts. En général, toutes les variétés de féverole étaient plus courtes en IC (85% de la hauteur atteinte en SC en moyenne pour toutes les variétés et les deux expérimentations). Enfin, Nordica était la variété la plus haute en SC et IC (8% et 19% supérieure à la moyenne des autres variétés en IC et SC respectivement pour l'Exp.I et 19% et 7% supérieure à Irena en IC et SC respectivement pour l'Exp.II).

En outre, Nordica était la variété présentant la biomasse la plus importante en association dans l'Exp.I avec 11.6 g de MS par plante contre 8.1 et 7.7g respectivement pour Diver et Castel et seulement 4.9g pour Irena. Dans l'Exp.II Nordica était toujours la variété présentant la plus forte biomasse en IC avec 20.6g comparé à 14.2 g de MS par plante pour Irena. Par ailleurs, la production florale est similaire entre les variétés et entre les couverts dans l'Exp.I (entre 7 et 10 étages florifères) et dans l'Exp.II le nombre d'étages florifères est moindre. Toutefois, cette réduction vient du fait que la floraison a été plus tardive et que le prélèvement a été

réalisé de façon relativement trop précoce à une date ou la floraison n'était pas à son maximum. Cette remarque est étayée par le fait que le nombre d'étages fructifères est supérieur dans l'Exp.II en particulier en IC (3 et 4 étages en plus que dans l'Exp.I pour Irena et Nordica respectivement). En ce qui concerne la production de gousses celle-ci n'était en IC que de 40% de celle en SC et SC1/2 dans l'Exp.I. Nous avons également observé que la variété Diver avait la meilleure production de gousses en culture pure (14 et 27 gousses par plante en SC et SC1/2 respectivement) alors que Nordica avait la meilleure production de gousses en IC (7 et 14 gousses par plante dans l'Exp.I et II respectivement). In fine, le meilleur rendement en grains par plante a été observé avec Nordica (7.3 g et 21.6 g dans l'Exp.I et II respectivement) soit 32% de plus que la moyenne des autres variétés.

Tableau 9 Valeurs des traits de performance des variétés de féverole dans chaque couvert mesurés sur deux années d'expérimentation (Exp.I :2011-2012 et Exp.II :2012-2013). Les valeurs en SC et SC1/2 proviennent d'une seule répétition et celles en association sont des moyennes (n=2 en ICF).

| | Couvert | Cultivar | $SFV_{max}$ ($cm^2$/plante) | | $MSFplante_{max}$ (g/plante) | | $MSTplante_{max}$ (g/plante) | | $NEFplante_{max}$ | | $NRplante_{max}$ | | $H_{max}$ (cm) | | $NEFLplante_{max}$ | | $NEFRplante_{max}$ | | $NGplante_{récolte}$ | | $MSGplante_{récolte}$ (g/plante) | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Exp.I | SC | | 962,4 | | 6,3 | | 9,9 | | 8,8 | | 3,0 | | 81,0 | | 8,0 | | 6,2 | | 9,6 | | 9,5 | |
| | SC1/2 | ***Castel*** | 2756,2 | | 14,8 | | 20,6 | | 11,2 | | 3,6 | | 72,0 | | 7,2 | | 11,8 | | 18,6 | | 17,9 | |
| | ICF | | 583,8 | ±169.1 | 3,2 | ±0.1 | 4,5 | 0,7 | 7,6 | ±0.3 | 3,0 | ±0.6 | 67,5 | ±3.5 | 7,9 | ±1.5 | 4,9 | ±0.7 | 6,0 | ±2.4 | 7,0 | ±3.5 |
| | SC | | 799,6 | | 5,1 | | 9,1 | | 7,6 | | 2,8 | | 83,0 | | 8,8 | | 9,6 | | 13,6 | | 7,9 | |
| | SC1/2 | ***Diver*** | 1882,5 | | 10,4 | | 16,8 | | 8,6 | | 3,4 | | 77,0 | | 9,2 | | 9,6 | | 27,3 | | 14,5 | |
| | ICF | | 399,1 | ±52.2 | 2,9 | ±0.1 | 5,2 | ±0.3 | 7,8 | ±0.3 | 3,0 | ±0.6 | 69,5 | ±7.8 | 7,3 | ±1.8 | 6,9 | ±1 | 5,3 | ±1.2 | 4,3 | ±1.8 |
| | SC | | 1182,0 | | 5,7 | | 7,3 | | 7,8 | | 3,4 | | 70,0 | | 8,2 | | 7,2 | | 7,6 | | 8,7 | |
| | SC1/2 | ***Irena*** | 1629,0 | | 10,6 | | 15,8 | | 8,2 | | 3,0 | | 67,0 | | 8,2 | | 8,4 | | 21,3 | | 20,1 | |
| | ICF | | 261,7 | ±34.4 | 1,7 | ±0.3 | 3,3 | ±0.7 | 8,2 | ±0.8 | 3,2 | ±0.0 | 68,0 | ±0.0 | 8,1 | ±1.5 | 4,7 | ±0.7 | 5,3 | ±1.3 | 5,6 | ±2.2 |
| | SC | | 971,6 | | 8,3 | | 13,5 | | 11,0 | | 3,6 | | 93,0 | | 9,6 | | 6,0 | | 7,8 | | 7,0 | |
| | SC1/2 | ***Nordica*** | 2234,9 | | 16,3 | | 23,1 | | 10,0 | | 4,8 | | 82,0 | | 7,4 | | 13,2 | | 16,4 | | 12,8 | |
| | ICF | | 576,6 | ±247.8 | 4,6 | ±2.1 | 7,0 | ±1.4 | 8,1 | ±1.0 | 3,5 | ±0.1 | 73,5 | ±2.1 | 8,3 | ±1.0 | 5,5 | ±1.3 | 7,3 | ±1.7 | 7,3 | ±1.9 |
| Exp.II | SC | | 1413,5 | | 7,9 | | 14,0 | | 15,4 | | 3,1 | | 99,1 | | 6,3 | | 7,3 | | 10,8 | | 15,5 | |
| | SC1/2 | ***Irena*** | 2416,0 | | 13,6 | | 19,2 | | 18,6 | | 3,1 | | 94,0 | | 7,0 | | 8,8 | | 24,4 | | 37,5 | |
| | ICF | | 836,0 | ±31.9 | 5,9 | ±1.6 | 8,4 | ±2.4 | 16,8 | ±1.4 | 2,5 | ±0.3 | 84,6 | ±9.9 | 6,4 | ±0.9 | 7,8 | ±0.2 | 9,8 | ±2.8 | 15,9 | ±4.2 |
| | SC | | 1222,9 | | 11,0 | | 10,0 | | 17,4 | | 4,0 | | 126,4 | | 4,5 | | 8,1 | | 7,6 | | 10,9 | |
| | SC1/2 | ***Nordica*** | 2866,1 | | 17,7 | | 35,0 | | 15,9 | | 3,5 | | 130,1 | | 5,0 | | 11,4 | | 18,5 | | 24,2 | |
| | ICF | | 866,8 | ±144.1 | 7,4 | ±0.1 | 13,2 | ±0.8 | 17,5 | ±2.1 | 2,9 | ±0.1 | 101,0 | ±2.3 | 4,5 | ±0.0 | 10,1 | ±1.8 | 14,4 | ±3.9 | 21,6 | ±7.2 |

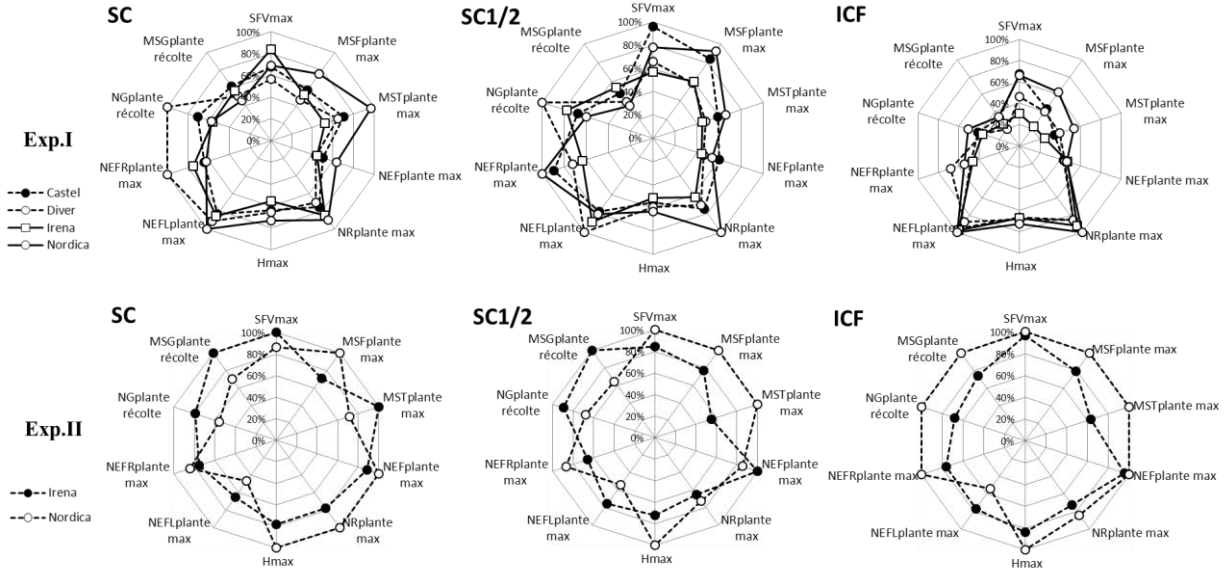



Figure 34 Représentation graphique en radar des traits de performance des variétés de féverole en cultures pures (SC et SC1/2) et en association (ICF) mesurés sur deux années d'expérimentation (Exp.I et Exp.II). La valeur de référence (100%) pour chaque trait correspond à la valeur maximale mesurée entre les variétés sur les deux expérimentations dans chaque couvert.

### 3.2.3. Comparaison et évaluation du comportement entre variétés de pois d'hiver en cultures pures et en association

Le pois a un comportement semblable à la féverole à savoir que les plantes présentent un développement et une production plus importante en SC1/2 qu'en IC et SC. En effet, toutes les variétés ont montré une sensibilité à la compétition inter- et intra-spécifique avec une réduction de 50% et 60% de la surface foliaire par plante en SC et IC respectivement par rapport à SC1/2 (en moyenne pour toutes les variétés dans l'Exp.I). Par ailleurs, le cultivar Hr1 se distingue avec une $SFVplante_{max}$ plus élevée que les autres variétés dans les deux expérimentations et ce aussi bien en cultures pures qu'en association. Ce cultivar se caractérise également par une matière sèche de tige par plante supérieure à celle des autres pois en IC (85% de plus que la moyenne des autres cultivars en moyenne pour les deux années). Ce résultat est à mettre en relation avec une ramification plus importante (60% et 40% de ramifications en plus que la moyenne des autres variétés pour l'Exp.I et II respectivement).

En ce qui concerne le développement foliaire, nous observons peu de variabilité entre les trois couverts pour la plupart des cultivars, avec un meilleur potentiel dans l'Exp.II (20% en plus par rapport à la moyenne de toutes les variétés en considérant l'ensemble des couverts). Du point de vue de la hauteur nous observons des différences en IC entre les variétés dans les deux expérimentations. En particulier, le pois Hr1 était le plus grand (73 cm et 100 cm dans l'Exp.I et II respectivement) alors que les cultivars Isard et Lucy étaient les plus petits (49 cm en moyenne pour les deux expérimentations). Par ailleurs, tous les pois sont plus grands en SC comparativement à SC1/2 et IC (en moyenne de toutes les variétés 75, 70 et 61cm respectivement dans l'Exp.I et 90, 87 et 71 cm respectivement dans l'Exp.II).

En termes de productivité, le cultivar Hr1 est celui présentant le plus grand nombre d'étages fructifères (60% et 110% en plus par rapport à la moyenne des autres variétés dans l'Exp.I et II respectivement). De façon plus globale, la fertilité des pois était meilleure en SC1/2 avec 180% et 160% de gousses par plante en plus par rapport à IC dans l'Exp.I et II respectivement et 150% et 200% en plus par rapport à SC dans l'Exp.I et II respectivement. Nous avons également mis en évidence que les variétés Isard et Lucy avaient un nombre de gousses très réduit (3 gousses par plante) comparativement aux cultivars AOPH10 et Hr1 dans l'Exp.I qui eux avaient respectivement 6 et 11 gousses par plante. Cependant, dans l'Exp.II, la variété

Hr1 avait 70% de gousses en plus qu'AOPH10 et Lucy. *In fine*, Hr1 avait le meilleur rendement en grains par plante en IC dans l'Exp.I et II (2.3 et 1.6 fois la moyenne des autres variétés dans l'Exp.I et II respectivement). De plus, le rendement en grains par plante de Hr1 en association était supérieur à celui réalisé en SC (50% en plus en moyenne pour les deux expérimentations). A contrario, Lucy et Isard avaient un rendement en grains par plante en IC égal à 30% de celui atteint en SC dans l'Exp.I. Enfin, le rendement de AOPH10 en association était de 70% et 120% de celui atteint en SC pour l'Exp.I et II respectivement.

Tableau 10 Valeurs des traits de performance des variétés du pois d'hiver dans chaque couvert mesurés sur deux années d'expérimentation (Exp.I :2011-2012 et Exp.II :2012-2013). Les valeurs en SC et SC1/2 proviennent d'une seule répétition et celles en association sont des moyennes (n=2 en ICP).

| | Couvert | Cultivar | $SFV_{max}$ ($cm^2$/plante) | | $MSFplante_{max}$ (g/plante) | | $MSTplante_{max}$ (g/plante) | | $NEFplante_{max}$ | | $NRplante_{max}$ | | $H_{max}$ (cm) | | $NEFLplante_{max}$ | | $NEFRplante_{max}$ | | $NGplante_{récolte}$ | | $MSGplante_{récolte}$ (g/plante) | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Exp.I | SC | ***AOPH*** | 395,2 | | 3,9 | | 1,8 | | 17,2 | | 4,4 | | 88,0 | | 1,6 | | 9,0 | | 9,1 | | 4,8 | |
| | SC1/2 | | 759,0 | | 7,3 | | 3,1 | | 16,0 | | 7,4 | | 77,0 | | 2,4 | | 7,4 | | 22,7 | | 12,2 | |
| | ICP | | 166,9 | ±49.7 | 2,1 | ±0.6 | 1,0 | ±0.2 | 14,9 | ±0.1 | 4,7 | ±0.7 | 63,0 | ±4.2 | 0,6 | ±0.3 | 5,5 | ±0.1 | 6,4 | ±1.2 | 3,6 | ±0.7 |
| | SC | ***Hr1*** | 409,8 | | 7,3 | | 2,3 | | 21,8 | | 10,6 | | 72,0 | | 1,6 | | 8,4 | | 11,4 | | 3,6 | |
| | SC1/2 | | 794,4 | | 9,7 | | 4,0 | | 21,2 | | 8,0 | | 63,0 | | 3,2 | | 10,4 | | 21,1 | | 7,5 | |
| | ICP | | 410,4 | ±11.3 | 4,4 | ±1.1 | 1,8 | ±0.5 | 19,9 | ±1.0 | 7,2 | ±0.3 | 72,5 | ±0.7 | 4,0 | ±0.0 | 8,3 | ±0.4 | 10,9 | ±3.0 | 5,3 | ±1.7 |
| | SC | ***Isard*** | 410,6 | | 4,6 | | 2,0 | | 13,0 | | 3,2 | | 70,0 | | 1,8 | | 8,4 | | 8,1 | | 4,8 | |
| | SC1/2 | | 506,6 | | 6,0 | | 2,7 | | 13,0 | | 5,4 | | 70,0 | | 2,6 | | 10,6 | | 11,1 | | 7,1 | |
| | ICP | | 171,7 | ±55.6 | 2,3 | ±0.1 | 1,0 | ±0.03 | 13,7 | ±0.1 | 4,3 | ±0.4 | 48,5 | ±4.9 | 3,1 | ±0.4 | 5,1 | ±0.1 | 3,3 | ±2.1 | 1,6 | ±0.8 |
| | SC | ***Lucy*** | 226,8 | | 3,3 | | 1,4 | | 13,8 | | 4,0 | | 71,0 | | 1,2 | | 5,8 | | 9,5 | | 5,3 | |
| | SC1/2 | | 603,4 | | 8,1 | | 3,4 | | 14,2 | | 3,8 | | 69,0 | | 1,6 | | 9,6 | | 13,1 | | 9,1 | |
| | ICP | | 186,3 | ±28.7 | 2,5 | ±0.2 | 1,1 | ±0.2 | 13,7 | ±1.6 | 4,2 | ±0.3 | 58,5 | ±9.2 | 1,5 | ±0.4 | 5,0 | ±0.3 | 3,5 | ±1.8 | 1,9 | ±0.7 |
| Exp.II | SC | ***AOPH*** | 416,3 | | 4,9 | | 1,3 | | 23,7 | | 2,6 | | 102,1 | | 2,6 | | 11,7 | | 8,8 | | 4,7 | |
| | SC1/2 | | 775,7 | | 5,0 | | 2,4 | | 23,6 | | 2,5 | | 88,3 | | 2,4 | | 10,1 | | 33,6 | | 16,1 | |
| | ICP | | 320,9 | ±110.9 | 2,3 | ±1.0 | 1,6 | ±0.3 | 22,0 | ±0.9 | 2,9 | ±0.0 | 66,0 | ±2.1 | 2,9 | ±0.5 | 6,1 | ±0.2 | 8,9 | ±2.5 | 5,6 | ±1.8 |
| | SC | ***Hr1*** | 747,1 | | 4,1 | | 2,7 | | 24,3 | | 2,8 | | 102,4 | | 1,8 | | 9,0 | | 10,6 | | 5,8 | |
| | SC1/2 | | 871,4 | | 7,3 | | 5,4 | | 21,1 | | 4,5 | | 111,3 | | 1,6 | | 10,0 | | 30,2 | | 15,4 | |
| | ICP | | 344,7 | ±36.3 | 2,6 | ±0.2 | 2,4 | ±0.1 | 21,1 | ±0.1 | 4,3 | ±0.5 | 99,6 | ±11.2 | 1,4 | ±0.8 | 10,6 | ±0.3 | 15,4 | ±3.4 | 8,7 | ±0.8 |
| | SC | ***Lucy*** | 413,8 | | 2,1 | | 1,8 | | 19,8 | | 3,0 | | 65,9 | | 3,5 | | 6,4 | | 9,1 | | 5,6 | |
| | SC1/2 | | 428,9 | | 2,7 | | 1,9 | | 17,8 | | 3,5 | | 60,8 | | 3,3 | | 6,8 | | 22,7 | | 13,5 | |
| | ICP | | 213,1 | ±34.3 | 1,3 | ±0.5 | 1,0 | ±0.03 | 17,4 | ±1.3 | 3,1 | ±0.4 | 48,9 | ±5.6 | 3,2 | ±0.1 | 3,9 | ±1.1 | 8,7 | ±1.4 | 5,6 | ±1.3 |

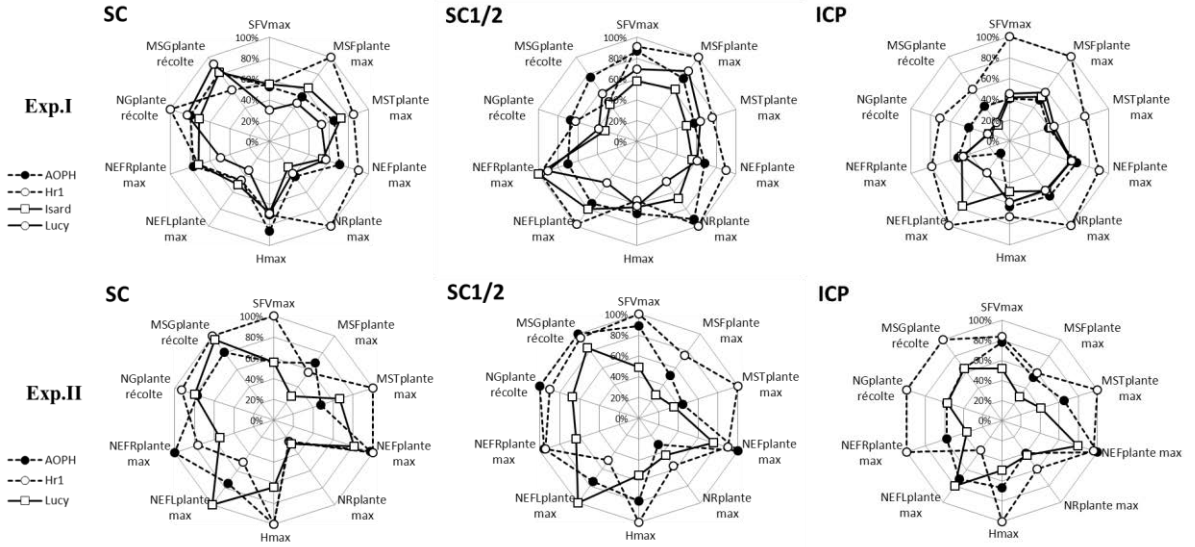



Figure 35 Représentation graphique en radar des traits de performance des variétés du pois d'hiver en cultures pures (SC et SC1/2) et en association (ICP) mesurés sur deux années d'expérimentation (Exp.I et Exp.II). La valeur de référence (100%) pour chaque trait correspond à la valeur maximale mesurée entre les variétés sur les deux expérimentations dans chaque couvert.

# 4. Discussion

## 4.1. Analyse de la variabilité des performances de chaque espèce entre SC et IC

Le premier objectif de ce chapitre était d'évaluer le comportement du blé et des légumineuses en cultures pures et en association à travers une comparaison des réponses d'un ensemble de traits caractérisant leurs performances en termes de croissance végétative et de production de grain. Les trois espèces ont montré une variabilité de réponse en fonction du type de couvert avec de façon globale des valeurs de traits par plante plus élevés en SC1/2 en cohérence avec un niveau faible d'interactions intra-spécifiques par rapport au traitement SC et l'absence d'interactions interspécifiques par rapport au traitement IC. Par ailleurs, dans le cas du blé on observe un développement meilleur en IC qu'en SC ce qui suggère que les compétitions intra-spécifiques sont plus intenses que les compétitions interspécifiques. En première analyse ce résultat peut sembler surprenant car on pourrait s'attendre à ce qu'en absence de fertilisation azotée la céréale soit fortement pénalisée contrairement à la légumineuse qui peut compenser cette carence par le biais de la fixation symbiotique. Ainsi on pouvait s'attendre à ce que les plantes de blé soit plus chétives en association du fait de la compétition exercée par la légumineuse mais également de la faible disponibilité en azote du sol pour la céréale. Cette seconde limitation semble donc prépondérante à savoir que la faible disponibilité en N augmente l'intensité de la compétition entre les plantes de céréales et in fine la croissance du blé en SC serait fortement réduite du fait d'une moindre quantité d'azote disponible par plante. En particulier il semblerait que cette moindre disponibilité en azote par plante ait eu pour conséquence une réduction de l'expansion foliaire et donc une moindre production de biomasse par plante et finalement un moindre rendement en grain. Ce résultat est cohérent avec le fait qu'en conditions de faible disponibilité en azote, le blé a tendance à favoriser l'accumulation de biomasse par unité de surface foliaire plutôt qu'à étendre sa surface foliaire. D'un point de vue adaptatif nous pouvons y voir une stratégie visant plutôt à optimiser le système photosynthétique que d'accroître la surface d'interception du rayonnement (Lemaire et al, 2008).

Contrairement au blé, les légumineuses se sont montrées plus sensibles aux compétitions interspécifiques, avec une réduction de la matière sèche et de la surface foliaire par plante, et elles étaient du même ordre de grandeur que les interactions intra-spécifiques et ce à la fois pour le pois et la féverole. Entre autres, nous avons montré que le nombre de gousses était fortement réduit ce qui est cohérent avec les travaux de Nelson et Robichaux (1997) qui ont

comparé la production et la distribution des gousses chez le niébé en culture pure et en association avec le mil et ont observé que le rendement et le nombre de gousses du niébé ont été réduits en association. Ils avaient par ailleurs observé que la longueur de la plante, le nombre de nœuds et le nombre de ramifications étaient significativement réduits sachant que ces variables sont positivement corrélées avec le rendement. Néanmoins, dans nos expérimentations nous n'avons pas observé de différence entre les traitements sur la hauteur et le nombre de ramifications avec toutefois des valeurs plus élevées dans l'Exp.II. Ainsi, l'effet des interactions inter et intra-spécifiques sur le rendement dans nos expérimentations serait surtout le fait d'une réduction du nombre d'étages fructifères et du nombre de gousses. Toutefois, l'effet des interactions sur le nombre de ramifications est complexe. En effet, bien qu'aucune différence significative au niveau de la ramification initiale n'a été observée entre les traitements il n'en reste pas moins que, comme indiqué dans le chapitre IV, le nombre final de ramifications chez les légumineuses est fortement affecté par les interactions inter et intra-spécifiques, ce qui suggère une régression plus ou moins marquée des tiges secondaires au cours du cycle. Quant au nombre d'étages portant des gousses, les valeurs ont été mesurées sur la ramification la plus développée de la plante seulement. Ainsi, il semble en l'état difficile de conclure plus précisément sur les facteurs déterminant la réduction du rendement par plante en IC et SC du fait que celle-ci est le produit d'au moins trois composantes qui sont le nombre de ramifications, le nombre d'étages portant des gousses par ramification et le nombre de gousses par étage, sans oublier le nombre de grains par gousse ou encore le poids d'un grain. Par conséquent une étude complémentaire de la distribution des gousses dans la plante et de la caractérisation des ramifications (niveau d'insertion, longueur d'entrenœud et fertilité) semble nécessaire pour comprendre plus en détail la variabilité de la performance reproductive des légumineuses.

### 4.2. Analyse de la variabilité inter-variétale des performances en SC et IC

Le deuxième objectif de ce chapitre était d'évaluer la variabilité inter-variétale des traits et la réponse des variétés aux interactions inter- et intra-spécifiques. Plusieurs travaux (Francis et al., 1976 ; Smith et Francis, 1986 ; Smith et Zobel, 1991 ; Barillot et al., 2014) ont démontré l'existence d'interactions entre génotype et mode de culture (culture pure vs culture associée). En outre, nous avons démontré dans le chapitre III qu'il y avait des différences de rendement entre les variétés et en fonction du mode de culture (SC vs IC). Dans la présente étude, nous ne pouvons pas conclure sur la significativité des différences phénotypiques entre les variétés et les interactions entre le mode de culture du fait que, comme indiqué dans la partie M&M,

nos observations n'ont été réalisées que sur une seule répétition. Cependant, nous avons noté des comportements particuliers de certaines variétés de légumineuse telle que le cultivar de pois Hr1 qui a montré une meilleure performance en termes de production de biomasse et de rendement en IC que les autres variétés, alors qu'en cultures pures (SC et SC1/2) il ne différait que par son développement foliaire (surface et masse) et son nombre de ramifications. Notons qu'en général, le nombre de ramifications est positivement corrélé au rendement en grains dans les peuplements à faible densité (Spies, 2008). Toutefois, c'est avant tout la forte réponse à la photopériode et la croissance tardive de Hr1 qui permettent de distinguer cette variété des autres, et qui s'expriment par une mise en place tardive de la surface foliaire et une cinétique d'absorption du rayonnement décalée. Par ailleurs, pendant la période hivernale, cette variété se présente sous la forme d'une rosette ayant de nombreuses ramifications, un port rampant et des organes aériens (entrenœuds et feuilles) de taille réduite (voir annexe 4). Ce n'est qu'ensuite que les tiges prennent un port dressé et se développent selon une dynamique très rapide au printemps. Il est à remarquer qu'en semis précoce, ce type de cultivar atteint une interception maximale du rayonnement au début de la floraison (Hanocq et al., 2009). Par conséquent, nous pouvons émettre l'hypothèse que ce type de pois pourrait présenter des traits morphologiques et phénologiques intéressants pour optimiser les complémentarités dans les associations de céréale-légumineuse. D'autre part, il est à noter que ce cultivar forme plus de phytomères que les autres cultivars et ce notamment dans l'Exp.I. Cette observation est cohérente avec le fait que Barillot et al. (2014) ont trouvé de telles différences en comparant trois variétés de pois, dont le cultivar 886/01 qui est une variété de pois de type Hr et qui présentait significativement plus d'étages foliaires.

En ce qui concerne les variétés de féverole notre gamme n'a pas mis en exergue de différences phénotypiques significatives aussi bien en cultures pures qu'en association dans l'Exp.I. Par contre, dans l'Exp.II Nordica apparaissait comme plus productive qu'Irena en IC alors que cette dernière avait un rendement en grain supérieur à celui de Nordica en SC et SC1/2. De façon globale nous avons observé que toutes les variétés de féverole présentaient une diminution de la surface foliaire et de la hauteur en IC par rapport aux cultures pures (SC et SC1/2). De même, la ramification est aussi réduite en association comme nous l'avons montré dans le chapitre IV alors que le taux de ramification mesuré au stade épi 1cm était similaire entre les couverts. Ces différences dans l'évolution du nombre de ramifications est dû à la compétition du blé qui s'installe progressivement au cours du cycle. En effet, Jensen et al. (2010) ont rapporté que l'association de la féverole et du blé de printemps avait un effet sur

la compétitivité du blé. Plus précisément ils ont montré que plus la proximité entre plantes de féverole et de blé était grande, plus la féverole était affectée par la compétition de la céréale. Une étude menée par Jensen (1986) a montré que la proportion de féverole dans le rendement en grains de l'association augmentait de 37 à 51% (sans apport N) respectivement quand les deux espèces étaient semées en mélange sur le rang ou en rangs alternés. Ainsi, il apparait clairement que la compétition spatiale joue un rôle important dans l'association blé-féverole et par conséquent une étude plus approfondie sur l'architecture de ces deux espèces est nécessaire pour optimiser les interactions interspécifiques.

D'autre part, les deux génotypes de blé utilisés dans cette étude présentent des différences notamment en termes de hauteur et de tallage. En particulier, L1823 a une hauteur de paille plus élevée que Sculptur mais un potentiel de tallage moindre. Cependant, ces différences ont été parfois atténuées dans certaines modalités comme par exemple dans l'Exp.I en ICF ou dans l'Exp.II en SC1/2. D'un point de vue de la productivité, la variété Sculptur apparait en général comme plus productive que L1823 et ce tout particulièrement en SC1/2 et IC. Il est également à noter que les deux variétés ont réagi de façon similaire à la compétition de féverole dans l'Exp.II avec une réduction des valeurs de tous les traits en lien avec le développement végétatif et reproductif comparativement à l'Exp.I. Par contre en ICP, la variété Sculptur s'est moins développée que la variété L1823 du point de vue de la surface foliaire et de la matière sèche alors que les deux cultivars avaient un rendement similaire.

# Chapitre VI: Principaux résultats

- Les traits phénotypiques liés à la performance de la croissance végétative et la reproduction sont variables entre SC, SC1/2 et IC aussi bien pour le blé que pour les légumineuses. Les interactions inter et intra-spécifiques modulent l'expression de ces traits phénotypiques
- En absence des compétitions inter et intra-spécifique (SC1/2), la performance des légumineuses est meilleure en termes de rendement et de développement de biomasse. Le blé est plus sensible à la compétition intra-spécifique que la compétition des légumineuses
- L'expression des traits phénotypiques ainsi que la réponse aux interactions inter et intra-spécifiques sont variables entre les cultivars de chaque espèce. La variabilité des traits phénotypiques chez le blé est moins importante que chez les légumineuses
- Le type Hr du pois pourrait optimiser la complémentarité de partage de ressources entre le pois et le blé en association. La croissance tardive de cette variété permet de séparer les pics d'utilisation des ressources des deux espèces (lumière en particulier)
- La forme en rosette de la légumineuse au début du cycle et la forte ramification pourraient aussi être des traits marqueurs de la performance de la légumineuse en association
- La plasticité des traits phénotypiques et la différence de leur expression en fonction des conditions de culture, de l'espèce, de la variété et du mode de culture compliquent l'étude du choix variétal dans les associations de culture

# CHAPITRE VII

# Discussion générale, Conclusions et Perspectives

# 1. Discussion générale et conclusions

L'objectif principal de cette thèse était d'analyser l'effet de la variabilité génotypique des cultivars sur les interactions inter- et intra-spécifiques dans les associations de blé dur-légumineuses à graines pour *in fine* identifier des traits phénotypiques capables d'améliorer le niveau de complémentarité entre les espèces associées. En effet, si le partage des ressources entre les espèces associées est un levier qui a été relativement bien étudié pour améliorer la performance productive des mélanges bispécifiques (Corre-Hellou et al., 2006; Bedoussac et Justes, 2009; Barker et Dennett, 2013; Andersen et al., 2014), sa modulation par le biais du levier génotypique est par contre trop peu documentée (Cenpukdee et Fukai, 1992; Davis et Wolley, 1993; Nelson et Robichaux, 1997; Barillot et al., 2012). Dans ce chapitre, nous proposons de faire une synthèse des principales conclusions de cette étude pour ensuite mettre en exergue les perspectives de recherche pour de futurs travaux.

## 1.1. Performance des associations et compétitivité des génotypes utilisés

Nos résultats portant sur la performance des mélanges blé dur-légumineuses à graines comparativement aux cultures pures (Chapitres III et IV) sont cohérents avec les conclusions des travaux précédents à travers notamment des niveaux de LER supérieurs à 1 pour l'ensemble des associations évaluées au cours de ces deux expérimentations. Au-delà du LER, qui reste un indicateur imparfait (Bedoussac et Justes, 2011), le rendement total des associations a été le plus souvent supérieur à celui du blé dur et de la féverole mais inférieur à celui du pois pur. Ces résultats confirment le fait que les associations sont globalement plus productives que les cultures pures dans des conditions de faible disponibilité en N comme dans nos expérimentations. En effet, ces conditions favorisent la complémentarité entre le blé dur et la légumineuse pour l'utilisation des deux pools d'azote que sont l'azote minéral du sol et le $N_2$ atmosphérique. Par conséquent, nos conclusions présentent une première limite à savoir qu'elles ne sont valables *a priori* que pour des conditions de culture limitantes en N. En effet, dans des situations de disponibilité en azote supérieurs, le comportement et l'expression des traits phénotypiques des génotypes associés seront probablement modifiés du fait notamment qu'un apport d'azote, en particulier en début du cycle, augmente la compétitivité du blé et donc tend à accroitre sa production au détriment de celle de la légumineuse. Dès lors, la généricité des conclusions de cette étude, réalisée sur deux années en un site et avec un niveau de disponibilité en N, est nécessairement limitée en termes d'aide au choix variétal pour les cultures associées. D'autre part, la performance d'une association par rapport aux

cultures pures ne peut se limiter à l'analyse du rendement global car bien que celui-ci soit un objectif important, certains producteurs s'intéressent tout autant à la proportion des espèces ou à la qualité des grains produits. Ainsi, la performance d'une association doit être analysée en lien avec le ou les objectifs de production qui dès lors vont orienter vers le choix de cultivars appropriés en cherchant à valoriser différemment les interactions de complémentarité ou de compétition.

### 1.2. Evaluation de la performance des espèces entre SC et IC

Notre étude a permis de mettre en évidence que la tolérance des légumineuses ou du blé à la compétition pouvait être caractérisée par la courbe de réponse (hauteur, pente) de leur indice d'interaction interspécifique (IE) en fonction de la biomasse de l'espèce associée (corrélation négative; Chapitre III). Ce résultat est cohérent avec l'idée qu'une biomasse importante résulte d'une acquisition importante d'éléments nutritifs et de lumière qui de fait sont moins disponibles pour l'espèce associée, réduisant en conséquence sa production. Or, la biomasse est l'expression de différents organes d'une plante qui contribuent à la compétitivité de l'espèce vis-à-vis de la lumière, tels qu'un feuillage dense et donc une surface foliaire importante ou une hauteur et un nombre de ramifications plus élevés. Au total, il s'agit de combinaisons de traits morphologiques exprimés par les plantes dont l'analyse détaillée permettrait de déterminer les capacités compétitives potentielles des différentes variétés.

En ce qui concerne la performance des espèces et des variétés entre culture pure et culture associée, nous avons montré l'existence d'interactions significatives entre génotype et mode de culture (SC ou IC). Ce résultat confirme le fait que les caractéristiques du matériel végétal sélectionné en culture monospécifique ne permet pas de prédire le fonctionnement en cultures associées (Francis, 1981; Davis et Wolley, 1993; Hauggaard-Nielsen et Jensen, 2001). En conséquence il apparait nécessaire de revoir les schémas de sélection pour identifier les variétés adaptées aux cultures associées en fonction d'une part de divers objectifs de production et d'autre part des conditions pédoclimatiques. Notre hypothèse de départ considérait que le rendement en grains des espèces en association dépendait : 1) du rendement atteint en culture pure pouvant être vu comme le potentiel variétal défini par le contexte pédoclimatique de l'expérimentation, 2) de l'indicateur d'interaction intra-spécifique traduisant la réponse de la variété à la moindre densité en association par rapport à la culture pure, 3) de l'indicateur d'interaction interspécifiques correspondant à la réponse de l'espèce à

la compétition exercée par l'autre espèce et 4) du rendement de l'espèce associée qui peut être vu comme un indicateur de sa compétitivité exercée sur la première espèce.

Or, notre travail sur le modèle statistique que nous avons pu établir a montré que le rendement des variétés en association, que ce soit de blé dur et de légumineuse, dépendait seulement du rendement du blé en culture pure, du rendement de la légumineuse en culture pure semée en demi-densité et de la tolérance/sensibilité de la légumineuse à la compétition interspécifique exprimée par le IE moyen calculé pour chaque variété sur l'ensemble des associations observées. Du point de vue de la signification agronomique, ce modèle montre tout d'abord que le rendement d'une espèce ou d'une variété en association dépend (avec corrélation positive) de son potentiel de production en culture pure dans le cas du blé, et en culture pure en demi-densité dans le cas des légumineuse. Cette différence peut s'expliquer par la réponse à la densité plus forte pour les légumineuses que pour les céréales en raison d'une capacité de rattrapage moindre, et par conséquent la demi-densité en culture pure représente mieux le potentiel de la légumineuse en association, où elle est semée également en demi-densité. Par ailleurs, le modèle montre que le rendement d'une espèce en association dépend aussi (avec corrélation négative) de la productivité de l'espèce associée en considérant là encore soit le rendement en culture pure pour le blé soit le rendement en demi-densité pour la légumineuse.

Enfin, le modèle dépend de la sensibilité à la compétition de la légumineuse et pas de celle du blé. Ceci peut s'expliquer par le fait que le blé est peu sensible aux interactions interspécifiques et donc que ses valeurs de IE sont relativement stables n'en faisant pas un paramètre pertinent pour le modèle. A contrario, la légumineuse est particulièrement sensible à la présence du blé et une forte variabilité inter-variétale a été mise en évidence à travers les IE moyens variétaux, suggérant qu'il s'agit là d'un bon indicateur de sensibilité de cette espèce à la compétition. En effet, une légumineuse peu sensible à la compétition aura un IE élevé (proche de 1) et donc une biomasse proche de celle obtenue en culture pure en demi-densité suggérant réciproquement un effet plus compétitif sur le blé. A contrario, une légumineuse très sensible à la compétition du blé aura un IE faible indiquant une biomasse fortement réduite par rapport à sa culture pure en demi-densité et donc à priori une faible compétitivité sur le blé.

Malgré tout, bien que le modèle présenté semble cohérent d'un point de vue agronomique son rôle prédictif reste à démontrer en lien notamment avec la valeur de IE moyenne calculée uniquement sur la base de 4 valeurs issues de nos essais au champ sur deux années. Dès lors,

l'objectif du travail rapporté au chapitre V a été de rechercher, à partir des traits de phénotype, des indicateurs de sensibilité à la compétition qui soient corrélés avec cette valeur moyenne de IE. Notre hypothèse était que la sensibilité d'une variété à la compétition est définie par des traits phénotypiques caractérisant chaque cultivar, et que cette sensibilité, calculée sur la base du rendement de récolte en grain, pourrait être prédite plus tôt dans le cycle de développement du fait que cette sensibilité est une variable intégrative du fonctionnement dynamique des associations en lien avec les paramètres pédoclimatiques notamment.

### 1.3. Evaluation de la sensibilité aux interactions interspécifiques

L'analyse dynamique de la production de biomasse et de certains traits morphologiques comme la hauteur ou l'indice foliaire vert et leur comparaison entre espèces/variétés et entre culture pure et culture associée (Chapitre IV) a permis de déterminer les moments clés de l'élaboration du rendement en grains. Ainsi, nos résultats ont confirmé que le blé dur se caractérise par une croissance relativement plus précoce que les légumineuses pour lesquelles la biomasse augmente principalement après leur floraison. En effet, ces dernières consacrent la période avant leur floraison à l'accroissement de leur surface foliaire alors qu'après la floraison l'accroissement de biomasse correspond à la mise en place des organes fructifères puis se prolonge jusqu'à la fin du remplissage des grains (Lecoeur, 2005). Ces résultats confirment l'importance des traits phénologiques des variétés à associer pour optimiser leurs complémentarités dans le partage des ressources et notamment la lumière (Kanton et Dennett, 2008; Louarn et al., 2010; Barillot et al., 2012).

Nos résultats suggèrent que les variétés de légumineuses tardives seraient plus adaptées que les variétés précoces aux associations avec le blé dur. En effet, les variétés tardives comme Hr1 pour le pois et Nordica pour la féverole ont été les moins sensibles à la compétition du blé et au final les plus productives en association. Ce résultat semble paradoxal car les variétés tardives de légumineuses se développent dans un couvert de blé dur déjà développé et donc dans des conditions à priori moins favorables en termes d'accès à la lumière et aux ressources minérales. Toutefois, dans nos conditions expérimentales la disponibilité en azote était faible et donc le développement de la céréale était limité ce qui peut expliquer que des variétés tardives puissent se développer correctement. A l'inverse, dans des situations fertilisées la biomasse du blé serait certainement trop importante pour permettre aux variétés tardives de se développer correctement. Ces éléments tendent à suggérer que le développement tardif des variétés Hr1 et Nordica ne suffit pas à expliquer à lui seul leur performance en association.

En ce qui concerne la variété Hr1 (portant un allèle conférant une forte sensibilité à la photopériode), celle-ci se caractérise par un développement dans les stades précoces en forme de rosette et une forte ramification lui permettant d'abord d'occuper la surface du sol non couverte par le blé puis de se développer verticalement plus tard dans le cycle, dans l'inter-rang encore ouvert du fait d'une croissance limitée du blé en absence de fertilisation. Ainsi, en fin de cycle, cette variété de pois bénéficie de conditions favorables à son développement en lien avec des températures plus élevés notamment. *In fine* l'association avec la variété Hr1 reste verte plus longtemps que les autres associations ce qui permet d'intercepter une plus grande quantité d'énergie lumineuse et donc de produire plus de biomasse et de rendement que les autres associations. Ces éléments suggèrent donc qu'au même titre qu'un décalage temporel entre les dynamiques de croissance des deux espèces les traits phénotypiques, liés principalement à l'architecture de la plante et à l'organisation des organes aériens, peuvent être des éléments clés pour optimiser l'utilisation de la lumière dans une association ainsi que son partage entre les deux composantes. C'est le cas de la variété de féverole Nordica qui comme pour le pois Hr1 se présente en début de cycle sous la forme de rosette avec une petite tige et des entrenœuds très courts mais qui a la capacité ensuite de former plusieurs ramifications lui permettant d'intercepter l'énergie lumineuse et donc de développer une biomasse assez importante.

D'autre part, ces deux cultivars (Hr1 et Nordica) présentent une forte tolérance au froid ce qui leur a permis lors de la première année d'expérimentation de se distinguer considérablement des autres variétés en produisant un rendement très supérieur. Il est à noter que cela n'est pas lié à un niveau de productivité supérieur en culture pure notamment car cet avantage n'a pas été observé lors de l'année suivante au cours de laquelle il n'y a pas eu de période de gel significative. Cette caractéristique est un élément important dans les contextes pédoclimatiques où le risque de gel existe et doit donc être aussi prise en considération lors du choix des variétés car elle présente une forme de garantie de rendement pour la légumineuse et de complémentarité entre les espèces associées. Cela confirme aussi l'importance de réaliser des expérimentations dans différents contextes pédoclimatiques pour mettre en évidence une gamme élargie de traits qui pourraient ne pas s'exprimer dans certaines situations.

### 1.4. Evaluation de la sensibilité aux interactions interspécifiques

La sensibilité des légumineuses aux interactions interspécifiques évaluée à travers l'indice IE calculé sur la base du rendement en grains ne permet pas d'anticiper cette performance finale ni de comprendre comment ce résultat se construit. Par conséquent il n'est pas possible de piloter le fonctionnement de l'association en cours de culture et c'est pour cette raison que nous avons cherché à prédire la sensibilité des légumineuses aux interactions interspécifiques à l'aide de variables comme la biomasse, la hauteur ou l'indice foliaire vert des deux composantes de l'association à des stades de développement antérieurs (Chapitre V). Plus précisément nous avons fait le choix d'exprimer ces variables sous forme de rapports qui permettent de caractériser la composition aérienne du mélange et donc le niveau d'équilibre ou de déséquilibre entre les deux espèces pour des variables connues comme déterminantes dans le partage des ressources. De plus l'analyse de ces relations en dynamique permet de suivre l'évolution des équilibres au cours du temps et d'identifier d'éventuels moments de changement d'état.

Nos résultats ont montré que les rapports de hauteurs ne permettent pas de prédire la sensibilité des légumineuses aux interactions interspécifiques ce qui suggère que le caractère relativement plastique de ce trait chez les légumineuses ne suffit pas à expliquer la réponse à la compétition en terme de rendement en grain. De même l'équilibre entre les deux espèces à travers le ratio des biomasses est relativement instable ce qui confirme la complexité du fonctionnement de ces systèmes et donc de la gestion des interactions interspécifiques. En particulier, on observe que le déséquilibre se produit le plus souvent en faveur du blé et donc au détriment des légumineuses dont le rendement se trouve fortement réduit. Par ailleurs, il apparait que la légumineuse est l'espèce la plus instable en termes de performance dans l'association et ce en réponse à la compétition. Par conséquent la détermination des traits phénotypiques corrélés à la sensibilité des légumineuses à la compétitivité du blé permettrait d'orienter la performance finale de l'association en cours de culture vers plus d'équilibre et de complémentarité.

Au-delà des caractéristiques étudiées il apparait nécessaire d'approfondir l'étude sur les traits morphologiques en les combinant à d'autres traits tels que la distribution des ramifications et de la surface foliaire sur la tige principale, la longueur des ramifications et des entrenœuds ou encore l'angle d'insertion des feuilles. En effet, il semble peu probable qu'un de ces traits puisse à lui seul expliquer la sensibilité des légumineuses aux interactions interspécifiques du

fait que l'architecture aérienne est une combinaison de ces caractéristiques qui déterminent le partage de la lumière entre les espèces et par conséquent leur performance dans l'association. D'ailleurs, nos résultats ont montré que les relations entre IE et les différents ratios étaient globalement plus significatives pour la féverole que pour le pois ce qui indique que la réponse aux interactions interspécifiques dépend fortement des espèces dans la gamme de variabilité étudiée. Il serait certainement instructif de comprendre quels éléments de phénotype peuvent expliquer cette différence de "prédictibilité" entre le pois et la féverole. Pour le moment, il semble donc envisageable de définir des caractéristiques globales au niveau spécifique afin d'illustrer la différence phénotypique (morphologie en particulier) entre le pois et la féverole puis au niveau génotypique pour différencier les variétés. Concernant la nutrition azotée on pourrait envisager des caractéristiques assez proches entre ces deux espèces.

### 1.5. Complexité de l'étude variétale pour les associations de cultures

La comparaison des valeurs de traits entre les cultures pures en SC et SC1/2 et en association a permis de confirmer la plasticité de certains traits en particulier ceux relatifs au potentiel reproductif (Chapitre VI). Ceci rejoint notre première conclusion sur la différence de performance d'une espèce ou d'une variété en réponse à la densité (interactions intra-spécifiques) et en réponse à la compétition de l'espèce associée (interactions interspécifiques). Dès lors la complexité des interactions mises en œuvre dans les associations semble indiquer que le choix des variétés à associer ne peut être déterminé uniquement à travers l'analyse des phénotypes en culture pure en raison de la plasticité des traits phénotypiques (Francis et al., 1978; Davis et Garcia, 1983). A l'inverse, il n'est pas possible de tester toute la gamme variétale disponible et toutes les combinaisons entre les variétés de blé et de légumineuses d'un point de vue expérimental auxquelles s'ajoutent les interactions entre génotypes et conduite de culture dans lesquelles les facteurs biotiques et abiotiques contribuent à modifier le comportement et l'expression des traits variétaux. Ainsi, le recours à la modélisation semble une alternative pertinente et complémentaire à l'approche expérimentale pour aider à la conception d'idéotypes à assembler en cultures associées.

Les conclusions de notre travail sur l'identification de traits caractérisant la sensibilité des espèces aux interactions interspécifiques tels que le décalage des cycles de croissance, la capacité de ramification des légumineuses ou encore la forme architecturale pourraient servir de paramètres d'entrée (dits génétiques) à un modèle de simulation dynamique de la croissance des espèces/cultivars en association. Toutefois, d'autres traits devront être définis

et estimés pour concevoir un modèle générique intégrant le partage des ressources entre les espèces aussi bien au niveau aérien que racinaire. Des travaux dans ce sens ont déjà été initiés notamment par Barillot (2012) afin de caractériser le partage de la lumière dans les associations blé-pois. Ce modèle, qui intègre l'architecture de divers génotypes de pois et la plasticité de la morphogenèse aérienne, est composé d'un modèle architecturé de pois couplé à un modèle architecturé du blé qui reproduisent la dynamique de croissance de chaque espèce et leurs interactions au niveau aérien.

## 2. Perspectives

### 2.1. Concevoir des idéotypes pour élaborer des règles d'assemblage génériques

Notre étude, basée sur une analyse dynamique et fonctionnelle des cultures associées de blé dur et de légumineuses à graines (pois d'hiver et féverole d'hiver) s'inscrit dans la continuité des travaux déjà réalisés sur la conception d'itinéraires techniques visant à optimiser le fonctionnement et la performance des cultures associées dans le cadre de la conception de systèmes de cultures innovants répondant aux objectifs d'une agriculture plus durable. A plus long terme, ce travail vise à concevoir de règles d'assemblage pour ce type d'associations.

Le concept de règles d'assemblage des communautés végétales est fondamental en écologie fonctionnelle et intègre les notions de dispersion et de filtres qui aboutissent à la sélection d'espèces sur la base de leurs traits pour coexister dans un environnement donné (Keddy, 1992). Le lien entre les traits des espèces et leurs réponses aux conditions environnementales est celui qui va conduire à la composition de la communauté. Au sens agronomique, le processus d'assemblage peut être considéré comme une sélection (filtre), raisonnée par l'agriculteur, des génotypes à semer en mélange, sur la base de leurs traits et d'objectifs de production donnés. Dès lors, l'établissement des règles d'assemblage requiert deux types d'éléments, à savoir un ensemble d'espèces et variétés et d'autre part une matrice de leurs valeurs de traits. Le recensement des traits phénotypiques susceptibles de moduler la nature et le niveau d'intensité des interactions interspécifiques de plantes cultivées pourrait servir à sélectionner les espèces et les variétés pertinentes à associer, soit parmi les ressources génétiques existantes, soit en définissant des idéotypes. L'ensemble des combinaisons pertinentes d'idéotypes constitue un jeu de règles d'assemblage qui servira à choisir les couples pertinents en fonction des objectifs de production. Dans cette optique, les résultats issus de nos travaux pourront être mobilisés en les complétant de mesures complémentaires

réalisées dans d'autres contextes pédoclimatiques et en intégrant une gamme étendue de génotypes.

### 2.2. Caractériser les traits racinaires pour optimiser le partage des ressources du sol

Notre étude s'est limitée à l'étude des traits aériens, en laissant de côté les traits racinaires qui jouent pourtant un rôle essentiel dans le fonctionnement des associations d'espèces. C'est le cas en particulier lorsque les deux espèces ont des profondeurs ou des dynamiques d'enracinement très contrastées et dans le cas des associations céréale-légumineuse du fait de la complémentarité de niche entre l'azote minéral du sol et le $N_2$ atmosphérique. Au cours d'une analyse préliminaire des cinétiques de croissance racinaire évaluées *in situ* au moyen du système d'imagerie "Root Imager", nous avons observé que la profondeur d'enracinement du blé atteignait 80cm contre 40cm pour le pois et ce seulement 4 mois après le semis de novembre. Ce résultat confirme l'existence d'une différenciation de niches écologiques entre ces des deux espèces. Cependant d'autres mesures doivent être réalisées afin de compléter ces premières informations comme par exemple l'effet variétal, l'effet de la culture associée ou encore l'effet de la disponibilité en azote. Par ailleurs, d'autres traits racinaires tels que la densité racinaire ou la capacité d'absorption des nutriments permettraient de compléter l'analyse faite au niveau aérien afin de compléter la compréhension de ces systèmes en vue d'optimiser leur production ou l'optimisation d'autre services écosystémiques rendus par les associations d'espèces.

### 2.3. La détermination du choix variétal en culture associée est insuffisant

Dans cette étude, nous avons montré que la performance et l'expression des traits phénotypiques d'une variété varient entre culture pure et culture associée et qu'il est donc nécessaire de revoir les schémas de sélection pour concrétiser des idéotypes adaptés aux cultures associées. Au-delà de l'identification des traits requis et de la nécessité de sélectionner des variétés en mélange, d'autres contraintes s'opposent au développement des programmes de sélection pour ces systèmes plurispécifiques. La principale contrainte concerne l'intérêt économique de mettre en œuvre de tels programmes alors que les surfaces cultivées en cultures associées restent très limitées pour la production de graines. A cela s'ajoutent les contraintes logistiques au niveau des organismes stockeurs en raison tout particulièrement du tri que nécessitent ces cultures. Enfn, cela pose la question globale de la promotion de ces systèmes qui, comme nous l'avons mis en évidence, permettent d'accroître

la productivité dans les conditions de faible disponibilité en azote, garantissent une certaine stabilisation des rendements face aux aléas climatiques et enfin fournissent un certain nombre de services écosystémiques encore mal identifiés ou quantifiés

# REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Acikgoz E., Ustun A., Gul I., Anlarsal E., Tekeli A.S., Nizam I., Avcioglu R., Geren H., Cakmakci S., Aydinoglu B., Yucel C., Avci M., Acar Z., Ayan I., Uzun A., Bilgili U., Sincik M., and Yavuz M. (2009). Genotype × environment interaction and stability analysis for dry matter and seed yield in field pea (Pisum sativum L.). Spanish J. Agr. Res. 7:96-106.

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. doi:10.1016/j.ppees.2011.04.003

Altieri M.A. (1999). The ecological role of biodiversity in agroecosystems. Agriculture, Ecosystems and Environment. 74(1-3): 19–31. doi:10.1016/S0167-8809(99)00028-6

Altieri M.A. and Liebman M. (1986). Insect, Weed and Plant Disease Management in Multiple Cropping Systems. pp. 183-218. In: Multiple Cropping Systems. MacMillan Publ. Co., N. Y. 383 p.

Andersen M. K., Hauggaard-Nielsen H., Weiner J., and Jensen E. S. (2007). Competitive dynamics in two- and three-component intercrops. Journal of Applied Ecology. 44(3): 545–551. doi:10.1111/j.1365-2664.2007.01289.

Andersen S.N., Dresbøll D.B. and Thorup-Kristensen K. (2014). Root interactions between intercropped legumes and non-legumes-a competition study of red clover and red beet at different nitrogen levels. Plant Soil. 378:59–72. doi: 10.1007/s11104-013-2014-4

Andrew D.J. and Kassam A.H. (1976). The importance of multiple cropping in increasing world food supplies, pp. l-11. In: Multiple cropping. Amer.Soc. Agron., Madison, Wis. 373p.

Angus J. F., Jones R. and Wilson J. H. (1972). A comparison of barley cultivars with different leaf inclinations. Aust. J. agric. Res. 23: 945–957.

Arnold S. J. (1983). Morphology, performance and fitness. Am. Zool. 23: 347-361.

Barillot R., Combes D., Chevalier V., Fournier C., Escobar-Gutiérrez A.J. (2012). How does pea architecture influence light sharing in virtual wheat-pea mixtures? A simulation study based on pea genotypes with contrasting architectures. AoB Plants. 2012:pls038. doi:10.1093/aobpla/pls038

Barillot R., Combes D., Pineau S., Huynh P., Escobar-Gutiérrez A.J. (2014). Comparison of the morphogenesis of three genotypes of pea (Pisum sativum) grown in pure stands and wheat-based intercrops. AoB Plants. 6: plu006. doi:10.1093/aobpla/plu006

Barker S., and Dennett M. D. (2013). Effect of density, cultivar and irrigation on spring sown monocrops and intercrops of wheat (Triticum aestivum L.) and faba beans (Vicia faba L.). European Journal of Agronomy. 51 : 108–116. doi:10.1016/j.eja.2013.08.001

Bedoussac L (2009). Analyse du fonctionnement des performances des associations blé dur-pois d'hiver et blé dur-féverole d'hiver pour la conception d'itinéraires techniques adaptés à différents objectifs de production en systèmes bas-intrants. Thèse de doctorat en Agrosystèmes, écosystèmes et environnement. INPT, Université de Toulouse.

Bedoussac L and 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. doi: 10.1007/s11104-009-0082-2

Bedoussac L and 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. doi: 10.1007/s11104-010-0303-8

Bedoussac L. and Justes E. (2011). A comparison of commonly used indices for evaluating species interactions and intercrop efficiency: Application to durum wheat–winter pea intercrops. Field Crops Research. 124(1): 25–36. doi:10.1016/j.fcr.2011.05.025

Berendse F. (1979) Competition between plant populations with different rooting depths: I. Theoretical Considerations. Oecologia . 43:19–26

Blaser B.C., Singer J.W. and Gibson L.R. (2011). Winter cereal canopy effect on cereal and interseeded legume productivity. Agronomy Journal. 103:1180-1185. doi: 10.2134/agronj2010.0506

Bruno J.F., Stachowicz J.J. and Bertness M.D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. Trends Ecol Evol. 18:119–125. doi: 10.1016/S0169-5347(02)00045-9

Cahill J.F. (2002). Interactions between root and shoot competition vary among species. OIKOS. 99:101–112

Caldwell M. (1987). Plant architecture and resource competition. Ecological Studies. 61:.164–179.

Carlsson G. and Huss-Danell K. (2003) Nitrogen fixation in perennial forage legumes in the field, Plant Soil. 253: 353–372

Carr P.M., Martin G.B., Caton J.S. and Poland W.W. (1998). Forage and nitrogen yield of barley–pea and oat–pea intercrops. Agronomy. Journal. 90 : 79–84.

Cenpukdee U., and Fukai S. (1992). Cassava/legume intercropping with contrasting cassava cultivars. 2. Selection criteria for cassava genotypes in intercropping with two contrasting legume crops. Field Crops Research. 29(2): 135–149. doi:10.1016/0378-4290(92)90083-L

Chessel D., Dufour A., and Thioulouse J. (2004). The ade4 package-I- One-table methods. R News. 4:5-10

Connolly J., Wayne P. and Murray R. (1990) Time course of plant-plant interactions in experimental mixtures of annuals-density, frequency, and nutrient effects. Oecologia. 82:513–526

Cornelissen J.H.C. Cerabolini B., Castro-Díez P., Villar-Salvador P., Montserrat-Martí G., Puyravaud J.P., Maestro M., Werger M.J.A., Aerts R. (2003). Functional traits of woody plants: correspondence of species rankings between field adults and laboratory-grown seedlings. J. Veg. Sci. 14: 311-322

Corre-Hellou G. (2005). Acquisition de l'azote dans des associations Pois-Orge (Pisum sativum L. – Hordeum vulgare L.) en relation avec le fonctionnement du peuplement. Thèse de doctorat, Université d'Angers.

Corre-Hellou G., Brisson N., Launay M., Fustec J., and Crozat Y. (2007). Effect of root depth penetration on soil nitrogen competitive interactions and dry matter production in pea–barley intercrops given different soil nitrogen supplies. Field Crops Research. 103(1): 76–85. doi:10.1016/j.fcr.2007.04.008

Corre-Hellou G., Dibet A., Hauggaard-Nielsen H., Crozat Y., Gooding M., Ambus P., Dahlmann C., Von Fragstein P., Pristeri A., Monti M. and Jensen E.S. (2011). The competitive ability of pea–barley intercrops against weeds and the interactions with crop productivity and soil N availability. Field Crops Research. 122: 264-272.

Corre-Hellou G., Fustec J. and 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. doi: 10.1007/s11104-005-5777-4

Cruz, P. and Soussana, J. F. (1997) Mixed crops. In: Lemaire G (ed) Diagnosis of the nitrogen status in crops. Springer, Berlin, pp 131-144

Cudney D. W., Jordan L. S. and Hall H. E. (1991). Effect of wild oat (Avena fatua) infestation on light and growth rate of wheat. Weed Sci. 39: 175–179.

Davis J.H. and Wolley J.N. (1993). Genotypic requirement for intercropping. Field Crops Research. 34:407-430.

Davis J.H.C. and Garcia S. (1983) Competitive ability and growth habit of indeterminate beans and maize for intercropping. Field Crops Research. 6:59–75. doi: 10.1016/0378-4290(83)90048-5

Davis J. H. C., Roman A., and Garcia S. (1987). The effects of plant arrangement and density on intercropped beans (Phaseolus vulgaris) and maize II. Comparison of relay intercropping and simultaneous planting. Field Crops Research. 16(2): 117–128. doi:10.1016/0378-4290(87)90002-5

De Wit C. T. (1960). On competition. Verslagen Van Landbouwkundige Onderzoekingen. 66:1-82

De Wit C. T. and Van Den Bergh J. P. (1965). Competition between herbage plants. Netherlands Journal of Agricultural Science. 13: 212–221.

Dhima K. V., Lithourgidis S., Vasilakoglou I. B. and Dordas C. (2007). Competition indices of common vetch and cereal intercrops in two seeding ratio. Field Crops Research. 100(2-3): 249–256. doi:10.1016/j.fcr.2006.07.008

Duru M., Ansquer P., Jouany C., Theau J.P. and Cruz P. (2010). Comparison of methods for assessing the impact of different disturbances and nutrient conditions upon functional characteristics of grassland communities. Annals of Botany. 106:823–831

Elmore W., and Jackobs J.A (1984). Yield and yield components of sorghum and soybeans of varying plant heights when intercropped. Agronomy Journal. 76: 561–564.

Francis C. (1981). Development of plant genotypes for multiple cropping systems. Plant Breed. 2:179–231.

Francis C.A., Flor C.A. and Temple S.R. (1976). Adapting varieties for intercropping systems in the tropics. In: Multiple Cropping. American Society of Agronomy, Madison, WI, pp. 235-253.

Francis C.A., Prager M. and Laing D.R. (1978) Genotype × Environment Interactions in Climbing Bean Cultivars in Monoculture and Associated with Maize. Crop Science. 18:242–247.

Fujita K., Ofosu-Budu K., and Ogata S. (1992). Biological nitrogen fixation in mixed legume.cereal cropping systems. Plant and Soil. 141 : 155–175.

Fukai S. (1993). Intercropping- bases of productivity. Field Crops Research. 34.:, 239–245.

Fukai S. and Trenbath B. R. (1993). Processes determining intercrop productivity and yields of component crops. Field Crops Research. 34(3-4): 247–271. doi:10.1016/0378-4290(93)90117-6

Fustec J., Lesuffleur F., Mahieu S and Cliquet J.B. (2010). Nitrogen rhizodeposition of legumes. A review. Agron Sustain Dev. 30:57–66. doi: 10.1051/agro/2009003

Galwey N., De Queiroz M. and Willey R. (1986). Genotypic variation in the response of sorghum to intercropping with cowpea, and in the effect on the associated legume. Field Crops Research. 14: 263–290

Garnier E. and Navas M.L. (2011). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. Agron Sustain Dev. 32:365–399. doi: 10.1007/s13593-011-0036-y

Garnier E., Shipley B., Roumet C. and Laurent G. (2001) A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. Functional Ecology.15: 688–695.

Gate P. (1995). Ecophysiologie du blé de la plante à la culture. Lavoisier, Paris. 429 p.

Giller K.E., Beare M.H., Izac A.N. and Swift M.J. (1997). Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function. Applied Soil Ecology. 6:3–16.

Goldberg D.E. and Landa K. (1991). Competitive Effect and Response : Hierarchies and Correlated Traits in the Early Stages of Competition. The Journal of Ecology. 79:1013–1030.

Goldman I.L., Gritton E.T. and Plannery P.J. (1992). Evaluation of the Afila-tendriled Acacia pea foliage type under high competition. Crop Science. 32 : 855–861.

Gomez A. A. and Gomez K. A. (1984). Statistical procedures for agricultural research. John Wiley and Sons eds., New York.680p.

Griffon M. (1999) Développement durable et agriculture : la révolution doublement verte, Cah. Agric. 8, 259–267.

Gunton R.M., Petit S. and Gaba S. (2011). Functional traits relating arable weed communities to crop characteristics. Journal of Vegetation Science. 22:541–550. doi: 10.1111/j.1654-1103.2011.01273.

Gurr G.M., Wratten S.D. and Luna J.M. (2003). Multi-function agricultural biodiversity: pest management and other benefits. Basic and Applied. Ecology. 4:107–16

Hanocq E., Jeuffroy I., Lejeune-Hénaut I. and Munier-jolain N. (2009). Construire des idéoptypes pour des systèmes de culture variés en pois d'hiver. Innovations Agronomiques. 7: 14–28.

Harker K.N., Clayton G.W. and Blackshaw R.E. (2008). Comparison of leafy and semileaf-less pea for integrated weed management. Weed Technology. 22 : 124–131

Hauggaard-nielsen H. (2001). Competitive Interactions, Resource Use and Nitrogen Dynamics in Annual Intercrops in Low-Input Cropping Systems. Ph.D. thesis, The Royal Veterinary and Agricultural University, Roskilde, Denmark

Hauggaard-nielsen H., Ambus P. and Jensen E.S. (2001). Interspecific competition, N use and interference with weeds in pea - barley intercropping. Field Crops Research. 70:101–109.

Hauggaard-Nielsen H., Andersen M. K., Jørnsgaard B., and Jensen E. S. (2006). Density and relative frequency effects on competitive interactions and resource use in pea–barley intercrops. Field Crops Research. 95(2-3): 256–267. doi:10.1016/j.fcr.2005.03.003

Hauggaard-Nielsen H., Gooding M., Ambus P., Corre-Hellou G., Crozat Y., Dahlmann C., Dibet A., von Fragstein P., Pristeri A., Monti M.and Jensen E.S. (2009). Pea–barley intercropping for efficient symbiotic N2-fixation, soil N acquisition and use of other nutrients in European organic cropping systems. Field Crops Research. 113 : 64–71. doi:10.1016/j.fcr.2009.04.009

Hauggaard-Nielsen H. and Jensen E. (2001). Evaluating pea and barley cultivars for complementarity in intercropping at different levels of soil N availability. Field Crops Research. 72:185–196. doi: 10.1016/S0378-4290(01)00176-9

Hauggaard-Nielsen H. and Jensen E.S. (2005). Facilitative Root Interactions in Intercrops. Plant Soil. 274:237–250. doi: 10.1007/s11104-004-1305-1

Hinsinger P. (2001). Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root induced chemical changes: a review. Plant Soil. 237:173–195.

Hinsinger P., Betencourt E., Bernard L., Brauman A., Plassard C., Shen J., Tang, X. and Zhang F. (2011a). P for two, sharing a scarce resource e soil phosphorus acquisition in the rhizosphere of intercropped species. Plant Physiology. 156:1078-1086.

Horwith B. (1985). A Role for Intercropping in Modern Agriculture. Bioscience. 35:286–291.

Jensen E.S. (1986). Intercropping field bean with spring wheat. Vortr. Pflanzen- zucht. 11: 67–75.

Jensen E.S. (1996). Grain yield , symbiotic N2 fixation and interspecific competition for inorganic N in pea-barley intercrops. Plant Soil. 182:25–38.

Jensen E. S., Peoples M. B. and Hauggaard-Nielsen H. (2010). Faba bean in cropping systems. Field Crops Research. 115(3): 203–216. doi:10.1016/j.fcr.2009.10.008

Kanton R.A. and Dennett M.D. (2008). Radiation Capture and Use as Affected by Morphologically Contrasting Maize / Pea in Sole and Intercropping. West African J. Appl. Ecol. 13:55-66

Kawano K. and Thung M. (1982). Intergenotypic competition and competition with Associated Crops in Cassava. Crop Science. 22: 59–63.

Keating B.A. and Carberry P.S. (1993). Resource capture and use in intercropping – Solar radiation, Field Crops. Research. 34: 273–301.

Keddy P a. (2001). Studying competition. Kluwer Acad Publ 59p.

Lecoeur J. (2005). Développement de la plante. In : Agrophysiologie du pois protéagineux. INRA,ARVALIS,UNIP,ENSAM. 1-63

Lejeune-Hénaut I., Hanocq E., Béthencourt L., Fontaine V., Delbreil B., Morin J.,Petit A., Devaux R., Boilleau M., Stempniak J.J., Thomas M., Lainé A.L., Foucher F., Baranger A., Burstin J., Rameau C. and Giauffret, C. (2008). The flowering locus Hr colocalizes with a major QTL affecting winter frost tolerance in Pisum sativum L. Theoretical and Applied Genetics. 116(8) : 1105–16. doi:10.1007/s00122-008-0739-x

Lemaire G., van Oosterom E., Jeuffroy M.H., Gastal F., and Massignam A. (2008). Crop species present different qualitative types of response to N deficiency during their vegetative growth. Field Crops Research. 105(3): 253–265. doi:10.1016/j.fcr.2007.10.009

Li C., He X., Zhu S., Zhou H., Wang Y., Li Y., Yang J., Fan J., Yang J., Wang G., Long Y., Xu J., Tang Y., Zhao G., Yang J., Liu L., Sun Y., Xie Y., Wang H. and Zhu, Y. (2009). Crop diversity for yield increase. PloS One. 4(11): e8049. doi:10.1371/journal.pone.0008049

Lithourgidis A. S., Dordas C. A., Damalas C. A. and Vlachostergios D. N. (2011). Annual intercrops : an alternative pathway for sustainable agriculture. A review .Austr. J. Crop Science. 5(4): 396–410. doi:1835-2707

Lithourgidis A. S., Vasilakoglou I. B., Dhima K. V., Dordas C. A. and Yiakoulaki M. D. (2006). Forage yield and quality of common vetch mixtures with oat and triticale in two seeding ratios. Field Crops Research. 99(2-3): 106–113. doi:10.1016/j.fcr.2006.03.008

Lithourgidis S, Vlachostergios D.N., Dordas C and Damalas C (2011). Dry matter yield, nitrogen content, and competition in pea–cereal intercropping systems. European Journal of Agronomy. 34:287–294. doi: 10.1016/j.eja.2011.02.007

Liu Y., Wu L., Baddeley J. and Watson C. (2011). Models of biological nitrogen fixation of legumes. A review. Agron Sustain Dev. 31:155–172. doi: 10.1051/agro/2010008

López-Bellido F. J., López-Bellido L., and López-Bellido R. J. (2005). Competition, growth and yield of faba bean (Vicia faba L.). European Journal of Agronomy. 23(4) : 359–378. doi:10.1016/j.eja.2005.02.002

Louarn G., Corre-Hellou G., Fustec J., Lô-Pelzer E., Julier B., Litrico I., Hinsinger P.et Lecomte C. (2010). Déterminants écologiques et physiologiques de la productivité et de la stabilité des associations graminées-légumineuses. Innovations Agronomiques.11 : 79-99

Malézieux E., Crozat Y., Dupraz C., Laurans M., Makowski D., Ozier-Lafontaine H., Rapidel B., Tourdonnet S. and Valantin-Morison M (2009). Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. Agron Sustain Dev. 29:43–62. doi: 10.1051/agro:2007057

Meynard J.M. and Sebillote M. (1994). L'élaboration du rendement du blé, base pour l'étude des autres céréales à talles.in :Elaboration du rendement des principales cultures annuelles. INRA, Paris.31-52

Monteith J. (1977). Climate and the efficiency of crop production. Britain. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B 281:277-294

Naudin C. (2009). Nutrition azotée des associations Pois-Blé d'hiver (Pisum sativum L. – Triticum aestivum L.) : analyse, modélisation et propositions de stratégies de gestion. Thèse de doctorat, Université d'Angers.

Naudin C., Corre-Hellou G., Pineau S., Crozat Y., Jeuffroy M.H (2010). The effect of various dynamics of N availability on winter pea–wheat intercrops: Crop growth, N partitioning and symbiotic N2 fixation. Field Crops Research. 119:2–11. doi: 10.1016/j.fcr.2010.06.002

Nelson S.C. and Robichaux H. (1997). Identifying plant architectural traits associated with yield nnder intercropping : Implications of genotype-cropping system interactions. Plant Breeding. 116:163–170.

Ofori F. and. Stern W.R. (1987). Cereal legume intercropping systems. Advances in. Agronomy. 41: 41-90.

Rao M.R. and Willey R.W. (1980). Preliminary studies of intercropping combinations based on pigeonpea or sorghum. Experimental. Agriculture. 16: 29-39.

Rauber R., Schmidtke K. and Kimpel-Freund H. (2001). The Performance of Pea (Pisum sativum L.) and its Role in Determining Yield Advantages in Mixed Stands of Pea and Oat (Avena sativa L.). J Agron Crop Sci. 187:137–144. doi: 10.1046/j.1439-037X.2001.00508.

Rice E.L. (1984). Allelopathy. Academic Press, Orlando.422p.

Sinoquet H. and Caldwell R.M. (1995). Estimation of light capture and partitioning in intercropping systems.pp. 79-97 In: Ecophysioloy of tropical intercropping . Science Update. Paris: INRA Editions

Sinoquet H., Moulia B., Gastal F., Bonhomme R. and Varlet -Grancher C. (1990). Modeling the radiative balance of the components of a well-mixed canopy: application to a white clover-tall fescue mixture. Acta Oecologica-International Journal of Ecology. 11: 469-486.

Smith M.E. and Francis C.A. (1986). Breeding for multiple cropping systems. pp. 219-249 In: Multiple Cropping Systems. Macmillan, New York ,USA.

Smith M.E. and Zobel R.W. (1991) Plant Genetic Interactions in Alternative Cropping Systems : Considerations for Breeding Methods l. pp 57–81 In: Plant Breed. Sustain. Agric., 18th edn. Madison, WI,USA.

Soto-Guevara G.J. and Smith M.E. (1991). Divergent selection of maize for monocropping and maize-bean intercropping. Agron. Abstr. p. 66.

Soussana J.F., Picon-Cochard C., Pontes L.S., Maire V., Gross N., Reinhold T., Dähring H., Fontaine S., Pagès L. and Wirth C. (2008). Modélisation des relations entre la diversité et le fonctionnement de couverts prairiaux à flore complexe. Fourrages. 195:259-274

Spies J. M. (2008). The Effect of Field Pea ( Pisum sativum L .) Basal Branching on Optimal Plant Density and Crop Competitiveness Permission to Use. PhD Thesis.University of Saskatchewan, Saskatoon.

Spies J. M., Warkentin T. and Shirtliffe S. J. (2010). Basal branching in field pea cultivars and yield-density relationships. Canadian Journal of Plant Science. 90(5): 679–690

Swift M. J., Izac M. N. and van Noordwijk M. (2004). Biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes—are we asking the right questions? Agriculture, Ecosystems and Environment. 104(1): 113–134. doi:10.1016/j.agee.2004.01.013

Tilman D., Cassman K.G., Matson P., Naylor R. and Polasky S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. Nature .418:671-7. doi: 10.1038/nature01014

Tosti G. and Guiducci M. (2010). Durum wheat–faba bean temporary intercropping: Effects on nitrogen supply and wheat quality. European Journal of Agronomy. 33(3): 157–165. doi:10.1016/j.eja.2010.05.001

Trenbath B.R. (1976). Plant interactions in mixed crop communities. pp. 129-170 In Multiple cropping, Madison, Wis., ASA,

Trenbath B.R. (1993). Intercropping for the management of pests and diseases. Field Crops Research. 34:381–405. doi: 10.1016/0378-4290(93)90123-5

Vandermeer J. (1989). The Ecology of Intercropping. University of Cambridge, Cambridge.231p.

Violle C., Navas M.L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I. and Garnier E. (2007). Let the concept of trait be functional!. Oikos. 116:882–892. doi: 10.1111/j.2007.0030-1299.15559.

Vocanson A., Munier-Jolain N.,Voisin A.S. et Ney B.(2005) Nutrition azotée.pp. 81-106 In :Agrophysiologie du pois protéagineux. INRA,ARVALIS,UNIP,ENSAM.

Voisin A., Salon C., Munier-jolain N.G., Ney B. (2002) Quantitative effects of soil nitrate, growth potential and phenology on symbiotic nitrogen fixation of pea ( Pisum sativum L .).Plant and soil. 243: 31–42.

Voisin A., Salon C., Munier-jolain N. G., et Ney, B. (2002). Effect of mineral nitrogen on nitrogen nutrition and biomass partitioning between the shoot and roots of pea (Pisum sativum L .). Plant and soil.242 :251–262.

Walton G.H. (1990). Morphological influences on the seed yield of field peas. Aust. J. Agric. Res. 42: 79-94.

Wang Q., Yuzhen N., Qingzhang X., ZhongXiao W. and Jung Z. (1996). Effect of plant- type on rate of canopy apparent photosynthesis and yield in maize. Acta agron. Sin. 22: 223–227.

Wedin D. and Tilman D. (1993). Competition among grasses along a nitrogen gradient -initial conditions and mechanisms of competition. Ecological Monographs. 63:199-229.

Weller J.L., Reid J.B., Taylor S.A., and Murfet I.C. (1997). The genetic control of flowering in pea. Trends Plant Sci. 2(11) : 412–418.

Willey R. (1979a). Intercropping-Its importance and research needs.1.Competition and yield advantages. F Crop Abstr. 32:1–10.

Willey R. (1979b). Intercropping-Its importance and research needs.2.Agronomy and research approaches. F Crop Abstr. 32:73–81.

Willey R.W. and Osiru D. (1972). Studies on mixtures of maize and beans (Phaseolus vulgaris) with particular reference to plant population. J. Agric. Sci. 79 : 517–529.

Williams C., and McCarthy B. C. (2001). A new index of interspecific competition for replacement and additive designs. Ecological Research. 16(1): 29–40. doi:10.1046/j.1440-1703.2001.00368.

Zając T., Oleksy A., Stokłosa A., Klimek-Kopyra A., and Kulig B. (2013). The development competition and productivity of linseed and pea-cultivars grown in a pure sowing or in a mixture. European Journal of Agronomy. 44 : 22–31. doi:10.1016/j.eja.2012.08.001

# LISTE DES FIGURES

Figure 1 Concept de Arnold (1983) adapté au cadre de l'écologie végétale par Violle et al. 2007. Différents traits morpho-physio-phénologiques (M-P-P) modulent une ou plusieurs des composantes de la performance d'un individu (biomasse végétative, reproduction et survie), et déterminent sa valeur sélective..... 16

Figure 2 Complexité des interactions entre les facteurs biotiques et abiotiques au sein d'une culture associée (Francis, 1981) ..... 18

Figure 3 Données mensuelles de la température moyenne (°C) et de précipitations (mm) des deux années d'expérimentations durant la période de culture en comparaison avec les données moyennes mensuelles enregistrées sur une dizaine d'année (2001-2011) (données enregistrées sur la station expérimentale de l'INRA d'Auzeville)..... 27

Figure 4 Principe d'analyse des interactions inter et intra-spécifiques (Adapté de Cruz et Soussana, 1997)..... 28

Figure 5 (**A**) : Grain yield (Mg ha-1) of intercrops (IC) and sole crops (SC) of wheat (W), faba bean (F) and pea (P) for 2011-2012 (Exp.I) and 2012-2013 (Exp.II). ..... 44

Figure 6 Partial land equivalent ratio of grain legumes (LERLegume) as a function of the partial land equivalent ratio of durum wheat (LERWheat) calculated from the grain yields of intercrops with pea (ICP) or fababean (ICF)..... 46

Figure 7 Partial land equivalent ratio of grain legumes (LER $N_{Legume}$) as a function of the partial land equivalent ratio of durum wheat (LER $N_{Wheat}$) calculated from the N accumulated of intercrops with pea (ICP) or faba bean (ICF).. ..... 48

Figure 8 Interspecific interaction index (IE) as a function of intraspecific interaction index (IA), calculated from grain yields for legumes (A) and durum wheat (B) in the two experiments. ..... 50

Figure 9 Interspecific interaction index (IE), calculated from grain yields, as a function of the biomass of the second intercropped species at harvest (Mg ha-1) for wheat, pea and faba bean cultivars in the two experiments..... 53

Figure 10 Grain yield for durum wheat-faba bean intercrops (A) and durum wheat-pea intercrops (B) for the two experiments..... 55

Figure 11 Total N accumulation at harvest in aerial parts of wheat and legumes cultivars in intercrops for Exp.I (A) and Exp.II (B). ..... 57

Figure 12 Legume cultivar grain yield in IC (% of mean IC grain yield) as a function of legume cultivar grain yield in SC (% of mean SC grain yield) for faba bean when intercropped with L1823 (A) or Sculptur (B) and for pea when intercropped with L1823 (C) or Sculptur (D). ..... 60

Figure 13 Estimation of the yield achieved in intercrop using the derived "simplified model" for wheat (A) and legumes (B) cultivars. ..... 61

Figure 14 Evolution of dry weight (DW) of sole crops (SC) and total intercrops (IC) for the different dates of sampling.. ..... 74

Figure 15 Evolution of wheat, faba bean and pea dry weight (DW) in intercrops (IC) for the different sampling dates. ..... 75

Figure 16 Evolution of faba bean and pea cultivars dry weight (DW) in intercrops (ICF or ICP) and sole crops for the different sampling dates. ..... 76

Figure 17 Dynamics of green leaf area index (GLAI) of sole crops (SC) and intercrops (IC) for the different sampling dates. ..... 78

Figure 18 Dynamics of green leaf area index (GLAI) of wheat, faba bean and pea in intercrops (IC) for the different sampling dates.. ..... 79

Figure 19 Dynamics of green leaf area index (GLAI) of faba bean and pea cultivars in intercrops (ICF or ICP) and sole crops (SC) for the different sampling dates.. ..... 80

Figure 20 Canopy height dynamics (cm) of sole crops (SC) for different dates during the growth cycle.. ..... 82

Figure 21 Canopy height dynamics (cm) of wheat, faba bean and pea in intercrops (IC) for different dates during the growth cycle.. ..... 83

Figure 22 Canopy height dynamics (cm) of faba bean and pea cultivars in intercrops (IC) and sole crops (SC) for different dates during the growth cycle..... 84

Figure 23 Dry weight interspecific interaction index ($IE_{DW}$) as a function of dry weight intraspecific interaction index ($IA_{DW}$) for wheat (A), faba bean (B) and pea (C) and for different sampling dates (ear 1cm of wheat: E1cm, Legumes flowering: LF, wheat flowering: WF, milk dough wheat grain: MD and maturity: H). ..... 85

Figure 24 Interspecific interaction index (IE) and intraspecific interaction index (IA) calculated from the successive yield components values for each species (no. of plants $m^{-2}$, no. of branches $m^{-2}$, no. of ears or pods $m^{-2}$, no. of grains $m^{-2}$, and yield). A: durum wheat; B: pea; C: faba bean. ..... 87

Figure25 Interspecific interaction index calculated from the number of plants $m^{-2}$ the number of branches $m^{-2}$, the number of ears or pods $m^{-2}$ the number of grains $m^{-2}$ or the yield for the different legumes cultivar. ..... 89

Figure 26 Interspecific interaction index calculated from the number of plants $m^{-2}$ the number of branches $m^{-2}$, the number of ears or pods $m^{-2}$ the number of grains $m^{-2}$or the yield for the different legumes cultivar. ..... 90

Figure 27 Indice IE pour le rendement en grains de la légumineuse en fonction du ratio des biomasses des espèces associées (blé / légumineuse ; a pour les associations blé-féverole et b pour les associations blé-pois) pour les stades de prélèvements successifs épi1cm (E1cm), Floraison légumineuses (floleg), Floraison blé (floble) et grain blé laiteux pâteux (laipat). . 106

Figure 28 Indice IE pour le rendement en grains de la légumineuse en fonction du ratio des hauteurs des espèces associées (blé / légumineuse ; a pour les associations blé-féverole et b pour les associations blé-pois)) pour les stades de prélèvements successifs épi1cm (E1cm), Floraison légumineuses (floleg), Floraison blé (floble) et grain blé laiteux pâteux (laipat). . 107

Figure 29 Indice IE pour le rendement en grains de la légumineuse en fonction du ratio des GLAI des espèces associées (blé / légumineuse ; a pour les associations blé-féverole et b pour les associations blé-pois) pour les stades de prélèvements épi1cm (E1cm), Floraison légumineuses (floleg), Floraison blé (floble) et grain blé laiteux pâteux (laipat). ..... 111

Figure 30 Représentation graphique en radar des traits du blé en cultures pures (SC et SC1/2) et en association (ICP et ICF) mesurés sur l'Exp.I (2011-2012) et l'Exp.II (2012-2013). .... 122

Figure 31 Représentation graphique en radar des traits de performance de la féverole en cultures pures (SC et SC1/2) et en association (ICF) mesurés sur deux années d'expérimentation (Exp.I :2011-2012 et Exp.II :2012-2013).. ..... 124

Figure 32 Représentation graphique en radar des traits de performance du pois d'hiver en cultures pures (SC et SC1/2) et en association (ICP) mesurés sur deux années d'expérimentation (Exp.I :2011-2012 et Exp.II :2012-2013). ..... 126

Figure 33 Représentation graphique en radar des traits de performance des variétés du blé en cultures pures (SC et SC1/2) et en association (ICF et ICP) mesurés sur deux années d'expérimentation (Exp.I et Exp.II).. ..... 128

Figure 34 Représentation graphique en radar des traits de performance des variétés de féverole en cultures pures (SC et SC1/2) et en association (ICF) mesurés sur deux années d'expérimentation (Exp.I et Exp.II). ..... 131

Figure 35 Représentation graphique en radar des traits de performance des variétés du pois d'hiver en cultures pures (SC et SC1/2) et en association (ICP) mesurés sur deux années d'expérimentation (Exp.I et Exp.II).. ..... 134

# LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 Données sur la disponibilité en azote et en eau dans le sol de chaque parcelle expérimentale (analyse réalisée sur des échantillons du sol prélevés sur chaque essai avant le semis)..... 26

Tableau 2 Caractéristiques des variétés de féveroles d'hiver (CTPS et Réseau ARVALIS/UNIP/FNAMS : synthèse pluriannuelle des essais de 2006 à 2011 à (FNAMS) et Bignan (ARVALIS-Institut du Végétal))..... 30

Tableau 3 Caractéristiques des variétés de pois d'hiver (CTPS et réseau varietal ARVALIS/UNIP/FNAMS, 2010)..... 30

Table 4Characteristics of the cultivars used in this study. Cultivar height and precocity were determined in the two experiments in sole crop plots and are expressed by class assignment relative to the mean values over all used cultivars of a species (+: low/late; ++: medium; +++: high/early).. ..... 38

Table 5. N accumulated (kg N ha-1) in sole crops (SC) and intercrops (IC) of pea (P), faba bean (F) and wheat (W) in straw and grain for Exp.I and II.. ..... 49

Table 6 Total N aboveground accumulation and the fraction of plant N derived from air (%Ndfa) in sole cropped and inyercropped legume cultivars for Exp.I and II. ..... 58

Table 7. Parameter values associated to explanatory variables and fitting characteristics of the complete and simplified models fitted as estimators of the yield achieved in intercrop by legumes (combining faba bean and pea) or wheat.. ..... 62

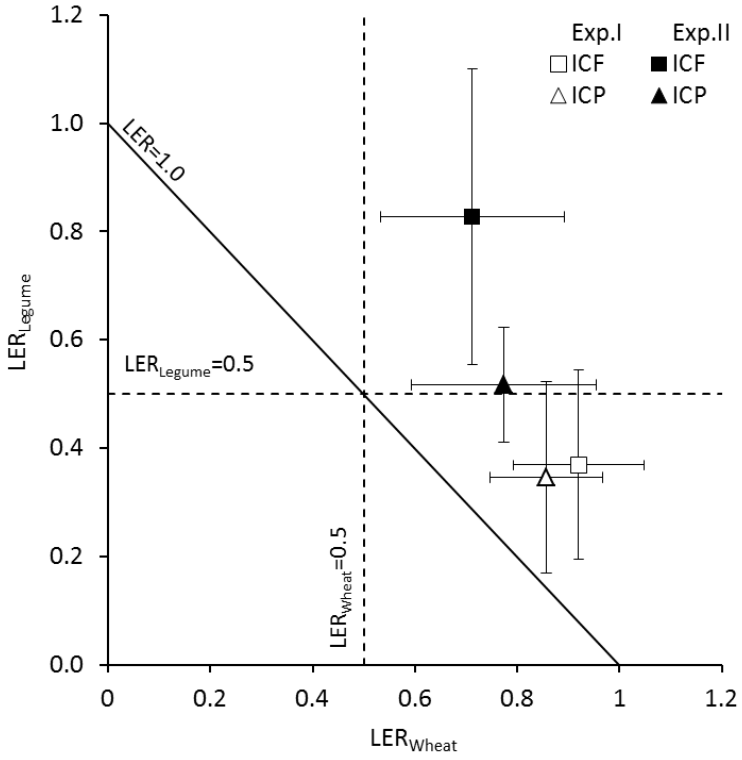
Tableau 8 . Valeurs des traits de performance des variétés du blé dans chaque couvert mesurés sur deux années d'expérimentation (Exp.I :2011-2012 et Exp.II :2012-2013)..... 128

Tableau 9. Valeurs des traits de performance des variétés de féverole dans chaque couvert mesurés sur deux années d'expérimentation (Exp.I :2011-2012 et Exp.II :2012-2013)..... 131

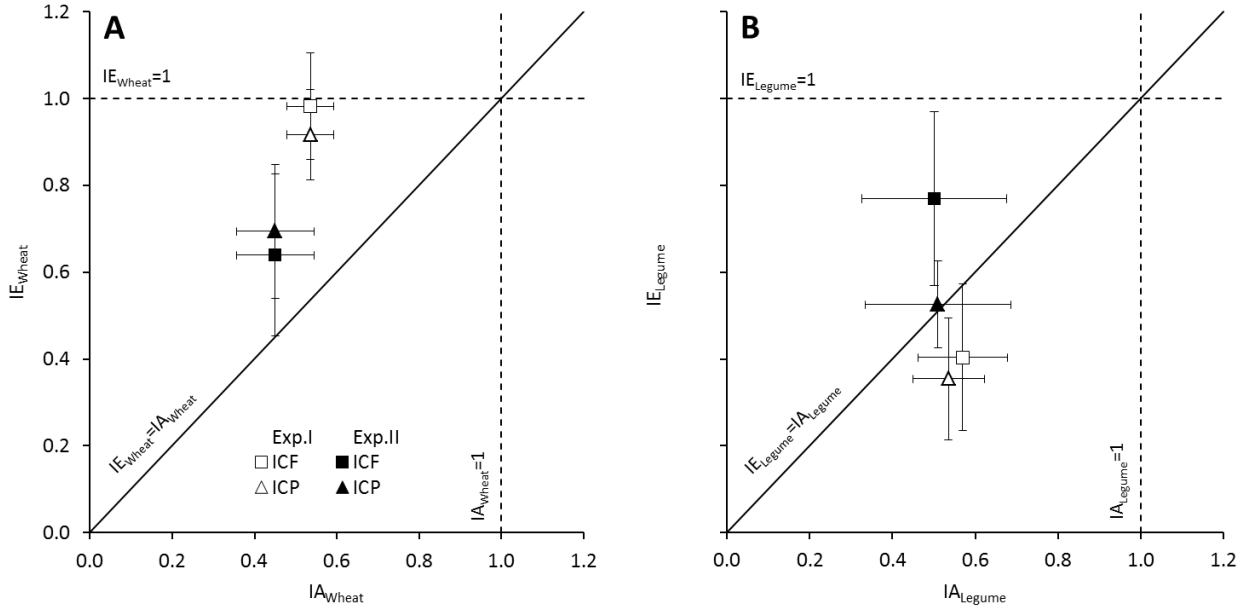
Tableau 10 Valeurs des traits de performance des variétés du pois d'hiver dans chaque couvert mesurés sur deux années d'expérimentation (Exp.I :2011-2012 et Exp.II :2012-2013)..... 134

# ANNEXES

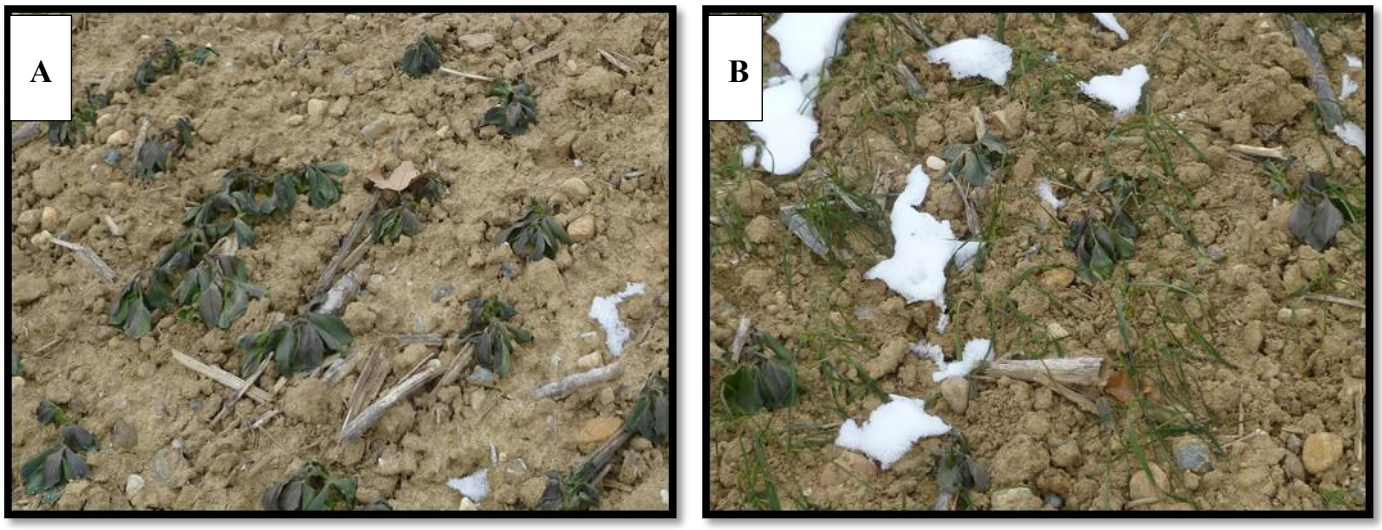
**Annexe 1**: Partial land equivalent ratio of grain legumes (LERLegume) as a function of the partial land equivalent ratio of durum wheat (LERWheat) calculated from the grain yields of intercrops with pea (ICP) or fababean (ICF). The total LER value for each situation can be infered as the sum of LERLegume and LERWheat, or else from the equation of the isocline parallel to that for LER=1.0. Values are means (n=24) ± standard deviation considering the average of all cultivars.



**Annexe 2**: Interspecific interaction index (IE) as a function of intraspecific interaction index (IA), calculated from grain yields for durum wheat (A) and legumes (B) in the two experiments. For a correct interpretation of these plots, it should be born in mind the inverse relationship between IE and IA index values and the levels of inter- or intraspecific competition effects, respectively: the lower the IE (resp. IA) index value for a species, the stronger its sensitivity to the interspecific (resp. intraspecific) competition within the crop stand. Values are means (n=24 for IE; n=6 for IAWheat and n=12 for IALegume) ± standard deviation considering the average of all cultivars



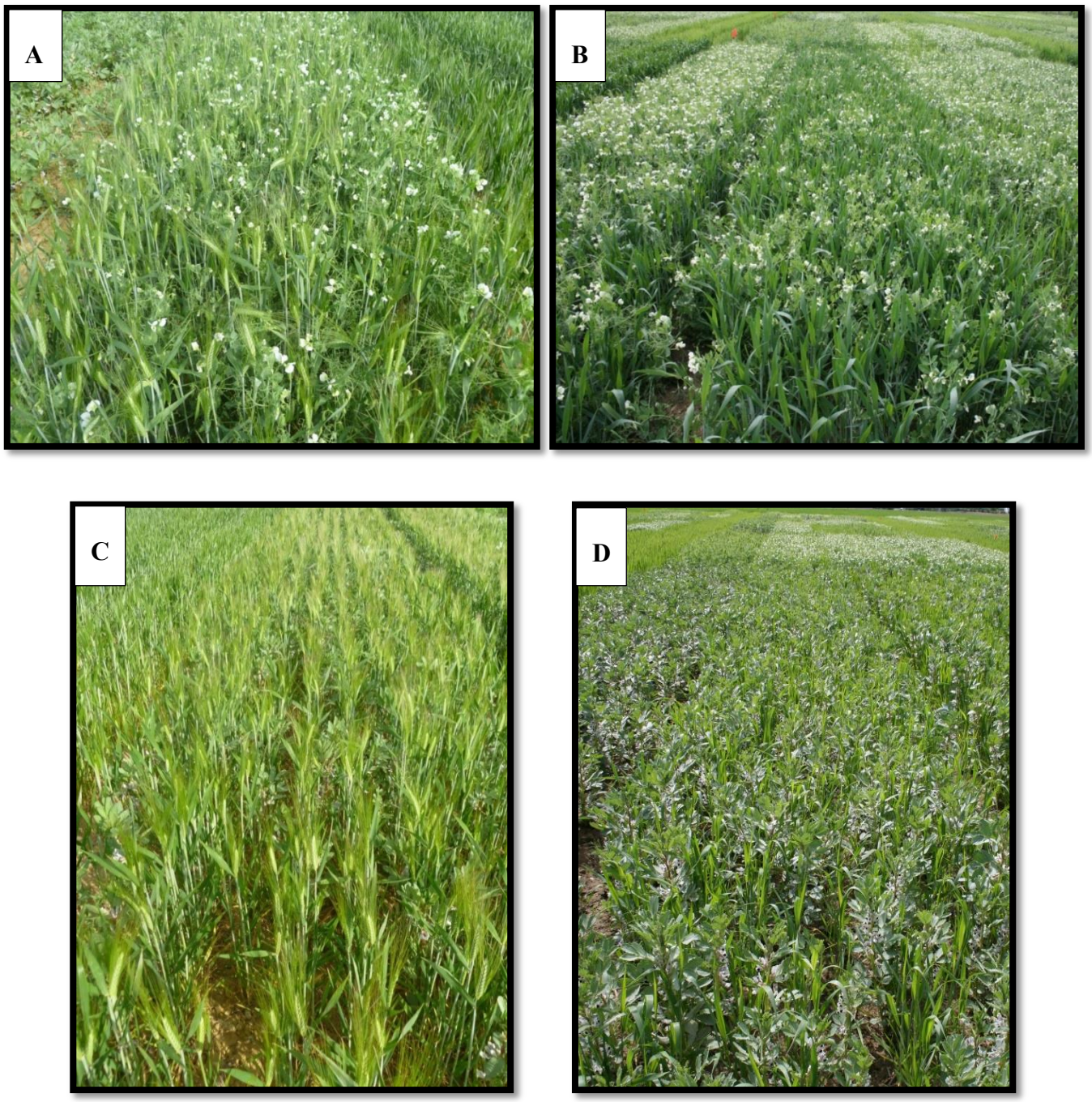
**Annexe 3 :** Photos prises le 13/02/2012 montrant l'effet du gel sur les plantes de féverole d'hiver en culture pure (A) et en association (B)



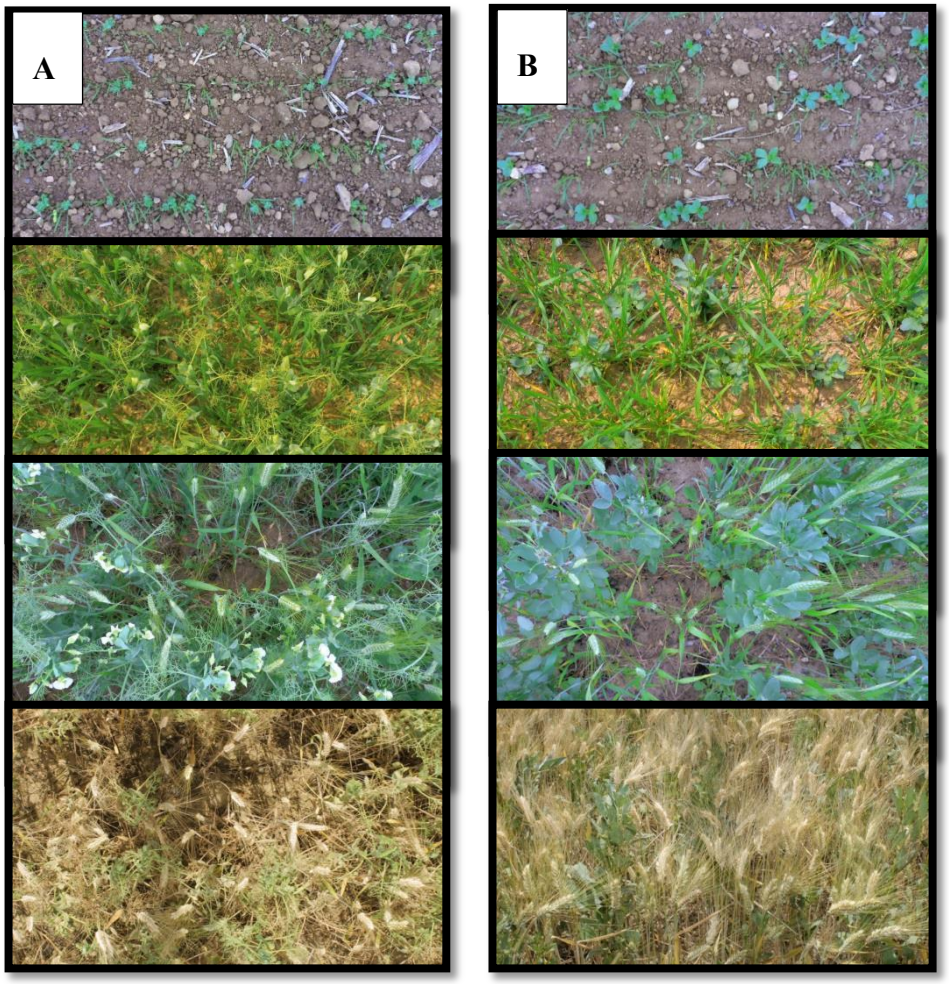

**Annexe 4 :** Photo d'un échantillon de plantes de pois de la variété Hr1 (en SC1/2) au stade floraison légumineuses (Exp.II) montrant la forme en rosette et l'importance de la ramification chez ce cultivar



**Annexe 5** : Photos de parcelle des associations de blé dur-pois d'hiver et de blé dur-féverole d'hiver prises au début du mois de Mai en 2012 (A et C respectivement pour ICP et ICF) et en 2013 (B et D respectivement pour ICP et ICF)



**Annexe 6:** Photos du couvert végétal des associations de blé dur-pois d'hiver (A) et de blé dur-féverole (B) d'hiver prises dans l'Exp.I à différentes dates (14/12, 04/04,18/05 et 15/06 respectivement) permettant d'estimer le taux de couverture en association au cours du cycle de croissance



**Annexe 7**: Parameters of adjusted height dynamic models for a) Wheat, faba bean and pea (on average for all cultivars) in sole crops and intercrops in the two experiments, b) Faba bean cultivars in sole crops and intercrops in the two experiments and c) Winter pea cultivars in sole crops and intercrops in the two experiments. See Material and Methods (Chapter IV§2.4.2.) for the logistic model used. $K_1$ is the slope of the curve at the point of inflexion and $K_2$ the thermal time at the point of inflexion and K3 a coefficient determining crop height relatively to Hmax at the point of inflexion

| | EXP.I | | | | | | | | EXP.II | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | ICF | | | | SC | | | | ICF | | | | SC | | | |
| **Cultivar** | **Castel** | **Diver** | **Irena** | **Nordica** | **Castel** | **Diver** | **Irena** | **Nordica** | **Castel** | **Diver** | **Irena** | **Nordica** | **Castel** | **Diver** | **Irena** | **Nordica** |
| **$H_{max}$** | 66 | 65 | 66 | 74 | 76 | 82 | 75 | 90 | 139 | 112 | 103 | 125 | 142 | 137 | 127 | 150 |
| **K1** | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.00 | 0.01 | 0.01 | 0.01 |
| **K2** | 1287 | 1248 | 1234 | 1271 | 1357 | 1327 | 1292 | 1348 | 1312 | 1273 | 1231 | 1355 | 1286 | 1336 | 1287 | 1360 |
| **K3** | 1.18 | 1.28 | 1.05 | 1.31 | 1.11 | 1.20 | 1.11 | 1.21 | 1.11 | 1.13 | 1.10 | 1.01 | 1.01 | 1.01 | 1.01 | 1.02 |

| | EXP.I | | | | | | | | EXP.II | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | ICP | | | | SC | | | | ICP | | | | SC | | | |
| **Cultivar** | **AOPH10** | **Hr1** | **Isard** | **Lucy** | **AOPH10** | **Hr1** | **Isard** | **Lucy** | **AOPH10** | **Hr1** | **Isard** | **Lucy** | **AOPH10** | **Hr1** | **Isard** | **Lucy** |
| **$H_{max}$** | 62 | 72 | 47 | 55 | 76 | 67 | 68 | 68 | 86 | 105 | 66 | 69 | 111 | 105 | 74 | 76 |
| **K1** | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.01 | 0.01 |
| **K2** | 1204 | 1313 | 1073 | 1106 | 1311 | 1415 | 1193 | 1195 | 1201 | 1333 | 1101 | 1108 | 1245 | 1402 | 1126 | 1127 |
| **K3** | 1.04 | 1.27 | 1.08 | 1.09 | 1.08 | 1.23 | 1.11 | 1.22 | 0.92 | 1.01 | 0.94 | 0.95 | 1.00 | 1.02 | 0.95 | 0.94 |

| | EXP.I | | | | | | | EXP.II | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | ICP | | ICF | | SC | | | ICP | | ICF | | SC | | |
| | **Wheat** | **Pea** | **Wheat** | **Faba bean** | **Wheat** | **Pea** | **Faba bean** | **Wheat** | **Pea** | **Wheat** | **Faba bean** | **Wheat** | **Pea** | **Faba bean** |
| **$H_{max}$** | 90 | 57 | 90 | 68 | 81 | 70 | 80 | 94 | 80 | 95 | 120 | 83 | 89 | 139 |
| **K1** | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.01 | 0.00 | 0.01 | 0.00 | 0.01 | 0.01 |
| **K2** | 1250 | 1170 | 1240 | 1270 | 1236 | 1336 | 1282 | 1162 | 1155 | 1156 | 1288 | 1133 | 1299 | 1189 |
| **K3** | 1.11 | 1.10 | 1.11 | 1.11 | 1.11 | 1.11 | 1.10 | 1.10 | 1.11 | 1.12 | 1.12 | 1.12 | 1.12 | 1.11 |

**Auteur : KAMMOUN Bochra**

**Titre : Analyse des interactions génotype x environnement x conduite culturale de peuplements bispécifiques de cultures associées de blé dur et de légumineuses à graines, à des fins de choix variétal et d'optimisation de leurs itinéraires techniques**

**Directeurs de thèse :** Etienne-Pascal JOURNET et Laurent BEDOUSSAC

**Lieu et date de soutenance :** Toulouse, le 18 décembre 2014

**Résumé :**

Les cultures associées céréales - légumineuses présentent de nombreux avantages, en particulier dans les systèmes à faible disponibilité en azote, en termes de productivité, de qualité et de bénéfices environnementaux. Dans ce travail, nous avons étudié l'effet de la diversité génotypique (choix variétal) des espèces sur les performances des mélanges de blé dur - légumineuse à graine, à travers l'analyse de la réponse des cultivars aux interactions interspécifiques et intra-spécifiques. Nos résultats indiquent que le potentiel d'un génotype est variable entre culture pure et association et que son pouvoir compétitif est sensible aux traits phénotypiques de chaque espèce et à la variation des conditions pédoclimatiques. Cette étude a permis aussi d'identifier plusieurs traits marqueurs de performance des variétés en association qui pourraient servir à concevoir des idéotypes adaptés aux couverts plurispécifiques.

**Mots clés** : culture associée, cultivar, compétition, complémentarité, interspécifique, intra-spécifique, trait, phénotype, dynamique, performance

**Discipline:** Agrosystèmes, écosystèmes et environnement

**Unité de recherché:** INRA, UMR AGIR1248, équipe VASCO

**Author: KAMMOUN Bochra**

**Title: Analysis of Genotype x Environment x Management interactions in durum wheat-grain legumes intercrops, aiming at the optimization of cultivar choice and cropping sequence design**

**PhD Directors:** Etienne-Pascal JOURNET and Laurent BEDOUSSAC

**Place and date of defence:** Toulouse, 18 December 2014

**Summary:**

Grain legume-cereal intercropping offers many potential advantages in productivity, stability of outputs and ecological sustainability, particularly in low N-input systems. These advantages occur when intercrop components possess complementary ecological niches and competitive interactions are reduced. Interspecific interactions are greatly influenced by phenotypic traits variation between cultivars and species. We studied the effect of genotypic diversity on the performance of durum wheat-grain legume intercrops through an analysis of the cultivars response to inter- and intraspecific interactions. The results indicated that a genotype potential vary between sole crops and intercrops and that cultivar competitiveness depends on its phenotypic traits and pedoclimatic conditions. Several indicators of cultivar performance in intercropping have been identified that could help design novel varieties adapted to plurispecific crop mixtures.

**Keywords:** intercropping, cultivar, competition, complementarity, interspecific, intraspecific, trait, phenotype, performance, dynamics

**Discipline:** Agrosystèmes, écosystèmes et environnement

**Laboratory:** INRA, UMR AGIR1248, VASCO team