

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE MONTPELLIER SUPAGRO

En Ecologie fonctionnelle et Sciences Agronomiques

École doctorale GAIA – Biodiversité, Agriculture, Alimentation, Environnement, Terre, Eau
Portée par

Unité de recherche UPR GECO

Effet de l'implantation d'une plante de services et des
pratiques de gestion de la couverture végétale sur la
communauté végétale accompagnatrice de la banane et
les services qu'elle y rend

Présentée par Diane RAKOTOMANGA
Le 26/01/21

Sous la direction de Gaëlle DAMOUR

Devant le jury composé de

Nathalie COLBACH, Directrice de Recherche, INRAE
Guénaëlle CORRE-HELLOU, Maîtresse de Conférence, ESA Angers
Isabelle BERTRAND, Directrice de Recherche, INRAE
Marie-Laure NAVAS, Professeure, Montpellier SupAgro
John William SHIPLEY, Professeur titulaire, Université de Sherbrooke
Gaëlle DAMOUR, Chargée de Recherche, CIRAD

Rapporteuse
Rapporteuse
Examinatrice
Présidente
Examineur
Directrice de thèse



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER





AVANT-PROPOS

Cette thèse a été réalisée à l'UPR GECO du CIRAD, de décembre 2017 à mars 2018 à Montpellier, d'avril 2018 à octobre 2019 à la station expérimentale de Neufchâteau en Guadeloupe, puis de novembre 2019 à décembre 2020 à Montpellier.

Ce travail a été financé par le CIRAD (bourse de thèse) et les expérimentations ont bénéficié d'un financement de l'Union Européenne dans le cadre du projet « Rivage 2 » (projet FEDER Guadeloupe).

Cette thèse a été dirigée par Gaëlle DAMOUR et encadrée sur le terrain par Marc DOREL. Elle a bénéficié des conseils avisés des membres du comité de thèse Eric GARNIER, Aurélie METAY, Stéphane CORDEAU et Philippe TIXIER.

Article accepté dans des revues de comité de lecture :

Cover crops combined with soil tillage impact spontaneous species density, richness and diversity in banana cover cropping systems

Rakotomanga, D., Lacoma, M., Dorel, M., Damour, G.

Accepté en avril 2021.

Articles en phase de finalisation pour prochaine soumission dans des revues de comité de lecture:

- **Plant height and biomass as predictors of interactions between cover crops and spontaneous species in communities with different functional structure**

Rakotomanga, D., Kazakou, E., Damour, G.

Soumission prévue à *Agriculture, Ecosystems and Environment* en mai 2021

- **Root functional markers, aboveground functional traits and community descriptors impact soil nitrogen**

Rakotomanga, D., Sauvadet, M., Dorel, M., Damour, G.

Soumission prévue à *Plant and Soil* au 3^e trimestre 2021

- **Root functional markers, aboveground functional traits and community descriptors impact soil structure**

Rakotomanga, D., Dorel, M., Damour, G.

Soumission prévue à *Plant and Soil* au 3^e trimestre 2021

Communications et posters dans des congrès :

- Colloque ECOVEG (du 01/04/20 au 04/04/20, annulé en raison du Covid-19 mais poster oral préparé et résumé à paraître dans le book of abstract) :

Rakotomanga, D., Lacoma, M., Damour, G. 2020. Effet de l'implantation d'une plante de services et des pratiques de gestion de la couverture végétale sur la communauté végétale accompagnatrice de la banane. Poster au colloque Ecologie des Communautés Végétales (ECOVEG 15), Bruxelles (Belgique), 1-4 avril 2020. ***Edition virtuelle, parution prochaine du book of abstracts (voir Appendice A.1)***

- Séminaire ESA (du 01/09/20 au 03/09/20, en web conférence en raison du Covid-19 mais présentation orale et résumé à paraître dans le book of abstract) :

Rakotomanga, D., Damour, G., Lacoma, M., Dorel, M. 2020. Effects of cover crops and soil tillage on the spontaneous species community in fallow preceding banana crop. Communication orale au congrès de l'European Society of Agronomy (ESA16). Séville (Espagne), 1-3 septembre 2020. ***Edition virtuelle, parution prochaine du book of abstracts (voir Appendice A.2)***

Activités d'encadrement :

- Co-encadrement du stage de fin d'études (M2 – Master en sciences- technologies-santé, Université des Antilles-Guyane) de **Médina LACOMA** en 2019, ayant donné lieu à la rédaction d'un mémoire de fin d'études : « Etude des propriétés fonctionnelles des espèces et des communautés de jachère améliorée en bananeraie et de leurs liens avec les fonctions à la base de la fourniture des services principaux attendus dans ces systèmes ».
- Co-encadrement du stage de fin d'études (M2- Master Agrosociétés, Environnement, Territoires, Paysage, Forêt, Université Paris-Saclay/AgroParisTech) d'**Ariane CHAUDOT** en 2019, ayant donné lieu à la rédaction d'un mémoire de fin d'étude : « Quantification de la variabilité intra-spécifique des traits chez les espèces de jachère améliorée de bananeraies »
- Co-encadrement du stage de césure de M1 (cursus ingénieur agronome de Montpellier SupAgro) de **Céline RIEDWEG** en 2019, ayant porté sur « l'Etude des propriétés fonctionnelles des espèces et des communautés de jachère améliorée en bananeraies et de leurs liens avec les fonctions à la base de la fourniture des principaux services attendus dans ces systèmes » et n'ayant pas donné lieu à la rédaction d'un rapport.

Le mantra de la thèse :

« Qui veut voyager loin ménage sa monture »

Jean Racine, *Les Plaideurs*, 1668

REMERCIEMENTS

Mes premiers remerciements vont tout d'abord à ma directrice de thèse, Gaëlle Damour, pour son encadrement, et surtout la patience dont elle a fait preuve pour réviser ma prose souvent plus littéraire et méandreuse que scientifique et synthétique ! Merci à elle de m'avoir guidée durant ces trois années qui n'ont pas toujours été faciles. Merci également à Marc Dorel pour son encadrement en Guadeloupe, son appui technique décisif sur le terrain et pour ses explications et conseils avisés en matière d'agronomie.

Je remercie également l'équipe de l'UPR GECO de Montpellier qui m'a si gentiment accueillie et conseillée pour la fin de ma thèse. Une pensée toute particulière pour Philippe Tixier et Marie Sauvadet dont les conseils en matière d'analyses de données ont bien fait avancer cette thèse.

Un grand merci aussi à l'équipe de l'UPR GECO de Guadeloupe qui m'a supporté pendant 1.5 ans ! Avec bien sûr Manon Rapetti, Irina Comte et tous les techniciens et en particulier Mylène Ramassamy et Kelly Lakhia qui n'ont pas ménagé leurs heures et leurs efforts au laboratoire pour m'aider à trier et scanner mes échantillons de racines. Sans votre aide précieuse, j'aurais sûrement dû y passer aussi mes nuits ! Et bien sûr, merci de m'avoir fait découvrir la culture guadeloupéenne à travers nos nombreuses discussions ! Merci également aux petites mains de mes stagiaires Médina Lacoma et Céline Riedweg pour leur aide sur le terrain et leur bonne humeur au quotidien !

Je tiens également à remercier Guillaume Fried pour ses conseils en matière d'analyse de données sur les communautés végétales, Aurélie Métay ainsi que les autres membres de mon comité de thèse, Eric Garnier, Stéphane Cordeau et Philippe Tixier pour leurs conseils avisés sur l'ensemble de mon travail. Un grand merci aussi à Karim Barkaoui d'avoir donné de son temps pour m'initier aux secrets des modèles mixtes en statistiques et pour avoir toujours répondu à mes nombreuses sollicitations. Je vous enverrai des chocolats !

Je remercie également le CIRAD de m'avoir accordé un financement total de bourse de thèse pendant ces trois ans et d'avoir également accepté de me financer 1.5 mois de plus pour que je puisse finir cette thèse dans de bonnes conditions malgré le Covid-19.

Je tiens aussi à remercier les membres de mon jury de thèse, Nathalie Colbach, Guénaëlle Corre-Hellou, Isabelle Bertrand, Marie-Laure Navas et John William Shipley pour avoir évalué mon travail, ainsi que pour la discussion et les conseils donnés lors de la soutenance. Merci à Nathalie Colbach et Guénaëlle Corre-Hellou d'avoir bien voulu être les rapporteuses lors de ma soutenance.

Enfin, sur le plan personnel, merci à tous ceux qui m'ont soutenu et permis de passer de beaux moments durant ces trois ans et en particulier mes colocs de Guadeloupe (Axelle, Adrien, Alan, Estelle) et mes amies Manon et Pauline.

Merci à ma famille et en particulier à mes parents et à ma sœur qui m'ont toujours soutenue, même quand je partais loin d'eux. Merci à eux d'avoir cru en moi et de m'avoir toujours encouragée. Merci à mes chats Matine et Pastelle pour leur présence et leur affection et merci à la culture sud-coréenne qui m'a beaucoup appris en peu de temps.

Et enfin, merci à toi, Charles, de t'être montré aimant, patient et compréhensif et de m'avoir attendue, pendant ces trois années passées, sur cette petite île où je vais bientôt te rejoindre pour écrire une nouvelle page de ma vie avec toi...

TABLE DES MATIERES

I. INTRODUCTION GENERALE	1
1. Vers des systèmes de cultures bananiers agroécologiques.....	2
2. Les plantes de services et les espèces spontanées dans le système bananier	4
2.1 Les plantes de services en bananeraie.....	4
2.2. Les spontanées en bananeraie	6
2.3 Le contrôle des spontanées	7
3. La fourniture d'azote en bananeraie.....	10
4. L'importance de la structuration du sol en bananeraie	11
4.1. Eléments généraux sur la structure du sol.....	12
4.2. Effet des plantes de services et du travail du sol sur la structuration du sol.....	13
5. Une approche fonctionnelle de la biodiversité pour étudier les communautés diversifiées.....	15
5.1. Le cadre « effet-réponse » appliqué à notre étude	16
5.2. L'approche fonctionnelle pour évaluer les services écosystémiques fournis par les communautés végétales	18
6. Problématique, questions de recherche et plan du manuscrit.....	20
II. MATERIEL ET METHODE GENERALE DE LA THESE.....	24
1. Description de la parcelle expérimentale	25
2. Choix des modalités de travail du sol.....	26
3. Choix des plantes de services.....	27
4. Description du dispositif expérimental	28
5. Description des différentes mesures faites sur la parcelle.....	29
5.1. Composition des communautés végétales et description des communautés	30
5.2. Mesures des traits fonctionnels des espèces	31
5.3. Indicateurs de services	36
III. CHAPITRE 1	41
1. Introduction	43
2. Material and methods	44
2.1. Experimental site and design	44
2.2. Measurements	46
2.3. Data analysis	47
3. Results	47
3.1. Dynamics of the density, species richness and diversity of the spontaneous plant community over 12 months	47

3.2. Effects of treatments on the density, species richness and diversity of the spontaneous species community	51
3.3. Community composition 12 months post-sowing	51
4. Discussion	54
4.1. The cover crop affects the density, richness and diversity of the spontaneous vegetation	54
4.2. Soil tillage affects spontaneous plant communities depending on the cover crop sown	55
4.3. Taxonomic diversity vs. functional diversity	56
4.4. Management strategies to control wild species	57
5. Conclusion	57
IV. CHAPITRE 2	60
1. Introduction	61
2. Material and method	63
2.1. Experimental site and design	63
2.2. Vegetation survey	64
2.3 Trait measurements	65
2.4 Description of the functional structures of the communities	67
2.5. Statistical analysis	68
3. Results	69
3.1. Communities functional structure variations across treatments and date	69
3.2. Trait differences between spontaneous and cover crop species	74
3.3. Weighted mean heights of spontaneous species and cover crop species varied across time and treatments	77
3.4. The cover crops population biomasses explained the spontaneous species community biomasses	78
4. Discussion	79
4.1. Variation of communities functional diversity among treatments and time	79
4.2. Position of species on resource acquisition and size axis of variation	79
4.3. Interactions between cover crops and spontaneous species were mainly related to the cover crop dynamic height and to community biomasses	81
5. Conclusion	82
V. CHAPITRE 3	84
1. Introduction	85
2. Material and methods	86
2.1. Experimental site and design	86
2.2. Soil fertility indicators	87

2.3.	Community aboveground descriptors	88
2.4.	Root functional markers.....	89
2.5.	Data analysis	91
3.	Results	92
3.1.	The soil fertility indicators vary with time and depend on the treatment	92
3.2.	The root functional markers and the aboveground community descriptors generally vary with time and with the cover crop sown	94
3.3.	The aboveground biomass and the root density explained part of the fertility indicators.....	97
4.	Discussion	101
4.1.	The soil nitrogen fertility indicators are impacted by the time and the treatment	101
4.2.	The roots functional markers and the aboveground community descriptors are impacted by the time and the cover crop identity.	103
4.3.	The root nitrogen and the community nitrogen explained a substantial part of the fertility indicators.....	103
5.	Conclusion.....	104
VI.	CHAPITRE 4	106
1.	Introduction	107
2.	Material and methods	108
2.1.	Experimental site and design	108
2.2.	Community aboveground descriptors	109
2.3.	Root functional markers.....	110
2.4.	Description of the soil granulometry and of the soil elements structure origin...	110
2.5.	Description of the sample porosity	111
2.6.	Determination of the water infiltration rate in the soil	111
2.7.	Data analysis	113
3.	Results	114
3.1.	Soil structure indicators were impacted by the cover crop or the modality of soil tillage.....	114
3.2.	Root functional markers were impacted by the cover crop	117
3.3.	The soil porosity was mainly related to root density and root length density	119
4.	Discussion	121
4.1.	Soil structure granulometry and origin of the element were impacted by the modality of soil tillage	121
4.2.	The characterisation of the tubular and inter-aggregate pores can be explained by the identity of the cover crop	122

4.3. Relationship between indicators of soil structure, root functional markers and soil functioning	123
5. Conclusion.....	124
VII. DISCUSSION GENERALE	126
1. Synthèse des résultats.....	127
1.1. Les communautés végétales mises en place ont des diversités spécifiques différentes	127
1.2. Les communautés végétales mises en place sont fonctionnellement différentes vis-à-vis de traits associés aux compétitions pour la lumière	128
1.3. Impact des communautés végétales sur la fertilisation azotée et la structure du sol	128
2. Compromis entre services et perspectives agronomiques.....	129
2.1. Compromis entre les services ciblés	129
2.2. Quelle communauté pour quels compromis ?.....	131
3. Apports de l'étude à la conception de SdC bananiers diversifiés	132
3.1. Implications pratiques pour la culture de bananiers	132
3.2. Implications des résultats de l'étude pour la gestion des spontanées	133
3.3. Quelles pratiques culturales adopter, pour quel(s) service(s) ?	134
4. Apports de l'étude à l'écologie fonctionnelle	135
4.1. Preuve de concept sur la généricité de l'approche et de l'applicabilité du cadre effet-réponse aux agrosystèmes	135
4.2. Mise en évidence de relations entre marqueurs fonctionnels des communautés et indicateurs de services	136
5. Limites expérimentales et méthodologiques	136
5.1. Choix des traits et des indicateurs de services	136
5.2. Courte durée de l'étude, réalisée sur une seule parcelle	137
5.3. Evaluation ponctuelle de la structure fonctionnelle des communautés	138
5.4. Le choix d'espèces de plantes de services très compétitives conduit à l'obtention de communautés très peu diversifiées.....	138
6. Perspectives de recherche.....	139
6.1. Evaluer traits et structure fonctionnelle de manière dynamique.....	139
6.2. Perspectives de recherches en écologie fonctionnelle : Etudier la variabilité intraspécifique des traits et leur impact sur les services écosystémiques.	139
6.3. Mener des études multi-locales et/ou pluriannuelles	140
6.4. Perspectives de recherches en agronomie : Planter des plantes de services en mélange, une alternative possible pour améliorer la fourniture des services ?.....	140
VIII. CONCLUSION	142

IX. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	144
X. ANNEXES	157
1. Appendices A	158
2. Appendices B (Supplementary materials chapitre 1)	160
3. Appendices C (Supplementary materials chapitre 2)	167
4. Appendices D (Supplementary materials chapitre 3)	174
5. Appendices E (Supplementary materials chapitre 4)	181

LISTE DES FIGURES

Figure I.1 : Cycles de production de la banane en Guadeloupe, adapté de Damour et al., 20153	
Figure I.2: La fourniture de services écosystémiques représentée dans le référentiel EFSE-EA	6
Figure I.3: Le cycle de l'azote dans le sol durant la jachère	10
Figure I.4 : Les facteurs extérieurs intervenant dans la structuration du sol	12
Figure I.5 : Mécanismes de structuration du sol par les racines	14
Figure II.1 : Localisation de la parcelle agricole sur laquelle a eu lieu l'essai	25
Figure II.2 : Température et cumuls de précipitations relevés sur la parcelle entre Juin 2018 et Juillet 2019, d'après station météo installée à proximité de la parcelle	26
Figure II.3 : Profil cultural représentant l'impact supposé observé sur les deux profondeurs de sol des différentes opérations de travail du sol selon les modalités M1 et M2	27
Figure II.4 : Schéma du dispositif expérimental mis en place dans notre essai	29
Figure II.5 : Positionnement des différents indicateurs de services observés sur la parcelle	36
Figure II.6 : Schéma de prélèvement des monolithes de sol dans une fosse	37
Figure II.7 : Grille d'analyse des pores selon leur taille et leur abondance, d'après FAO (2006)	38
Figure III.2 : The relative difference between the densities of spontaneous species observed in a treatment and the one observed in the control treatment M1T (RelDiffdspon)	48
Figure III.3: Principal component analysis (PCA) performed on densities of the 13 most frequent spontaneous species of the communities monitored at 12-months post-sowing	
Figure III.4: Relative densities of the 13 most frequent spontaneous species and of the cover crop species at 12 months post-sowing	52
Figure IV.1: The two unrelated gradients imposed by the experimental factors applied in our experiment: the competitiveness of sown species gradient (resulting from the species of cover crop sown), and the initial species diversity gradient (resulting from the soil tillage modality)	64
Figure IV.2: Principal component analysis (PCA) performed on the trait Community Weighted Means (CWM) and Community Weighted Variances (CWV) of each quadrat calculated for Standing vegetative height (H), Specific leaf area (SLA), Leaf dry matter content (LDMC), Plant total leaf blade area (PTLA), Total individual biomass (TIB), Dry matter content (DMC), Leaf nitrogen (N), seven months and twelve months after sowing	70
Figure IV.3: Multidimensional functional diversity indices FDiv and RaoQ in each treatment, calculated 7 and 12 months after sowing. FDiv seven months (A) and 12 months after sowing (B)	74
Figure IV.4: Principal component analysis (PCA) performed on the trait values of species for H, log LDMC, DMC, log SLA, log PTLA, log TIB and N	75
Figure IV.5: Principal component analysis (PCA) performed on the mean trait values of cover crops and of spontaneous species communities for Standing vegetative height (H), Specific leaf area (SLA), Leaf dry matter content (LDMC), Plant total leaf blade area (PTLA), Total individual biomass (TIB), Dry matter content (DMC) and Leaf nitrogen (N) seven months after sowing	76
Figure IV.6: Evolution of the weighted mean dynamic heights (WMH) of the spontaneous species (dotted lines) and of cover crops (full lines) during the twelve months field experiment	77
Figure IV.7: Cover crop dry biomass in the quadrat (QDB _{CC}) and spontaneous species dry biomass in the quadrat (QDB _{SS}) twelve months after sowing	78

Figure V.1 : Soil nitrogen fertility indicators measured 0, 7 and 12 months after sowing for horizon one.	93
Figure V.2 : Root functional markers and aboveground community descriptors measured seven and twelve months after.	96
Figure V.3: Principal component analysis (PCA) performed on the soil indicators, root functional markers and aboveground community descriptors for each quadrat calculated for N_{min} , N_{tot} , C/N_{soil} , QN_{min} , RD, RLD, SRL, N_r , Nb nod biom, QDB, N_{abov} , CWM N_{abov} and CWV N_{abov} , seven months and twelve months after sowing:.....	97
Figure V.4: Summary of the main relationships determined by parsimonius models between soil fertility indicators, aboveground community descriptors and root functional markers after variable selection procedure.	99
Figure VI.1 : Soil structure indicators and soil functioning indicators measured 0, 7 and 12 months after sowing for horizon 0-20cm.	115
Figure VI.2 : Repartition of the indicators of pore size distribution measured 12 months after sowing for depths 0-20cm and 20-40cm	116
Figure VI.3: Soil root functional markers and pores characterisation indicators indicators measured 7 and 12 months after sowing for depth 0-20cm.	118
Figure VI.4: Principal component analysis (PCA) performed on the soil indicators, root functional markers and aboveground community descriptors for each quadrat calculated twelve months after sowing in depth 0-20cm	119
Figure VI.5 : Piecewise structural equation models on root functional markers impacts on soil structure for soil modality without false seedbed (M1)	120
Figure VII.1: ACP réalisée à t12 sur les principaux indicateurs des trois services mesurés sur les communautés végétales expérimentalement obtenues.	130

LISTE DES TABLEAUX

Tableau II.1 : Types de variables mesurées avec leur fréquence et leur localisation de mesures	29
Tableau II.2: Traits et marqueurs fonctionnels mesurés en lien avec les compétitions entre espèces et la fourniture des services d'amélioration de la fertilité azotée et de la structure du sol	35
Tableau III.1: Main cover crop characteristics, sowing densities and depth used in the experiment. Modality B is a 50-50 mixture of two species.	46
Tableau III.2: Mean densities (d_{spont}), species richness (S) and Shannon's diversity index (H') of the spontaneous species communities in each treatment and at each measurement date (ti), followed by the corresponding standard deviation.	49
Tableau IV.1: Aboveground traits measured and calculated for each species, abbreviations and units.	67
Tableau IV.2: Mean community weighted means (CWM) and community weighted variances (CWV) of the three clusters (G1, G2, G3) identified by the HCPC performed on the scores of the Principal Component Analysis (PCA) on CWM and CWV, seven months after sowing..	71
Table IV.3: Results of the most parsimonious mixed model on the effect of the cover crop species, the soil tillage modality and their interaction on the functional indices.....	73
Table IV.4: Mean values of the cover crops and spontaneous species for Standing vegetative height (H), Specific leaf area (SLA), Leaf dry matter content (LDMC), Plant total leaf blade area (PTLA), Total individual biomass (TIB), Dry matter content (DMC), Leaf nitrogen (N). p	76
Table V.1: Main cover crop characteristics, sowing densities and depth used in the experiment.	87
Table V.2: List of the eight treatments applied.	87
Table V.3: Indicators, root functional markers and communities functional traits measured and calculated on each quadrat and each horizon	90
Table V.4: Summary of the parsimonious mixed-effect models between soil fertility indicators, or soluble mineral nitrogen forms (italic), measured 7 and 12 months after sowing of the cover crops and the factors considered in this study.....	92
Table V.5 : Summary of the parsimonious mixed-effect models between root functional markers, measured 7 and 12 months after sowing of the cover crops and the factors considered in this study..	95
Table V.6: Summary of the parsimonious models between soil fertility indicators, aboveground community descriptors and root functional markers, determined after variable selection procedure.....	100
Table VI.1: Main cover crop characteristics, sowing densities and depth used in the experiment.	109
Table VI.2: List of the eight treatments applied.....	109
Table VI.3 : Indicators, root functional markers and communities functional traits measured and calculated on each quadrat and each horizon	112
Table VI.4 : Summary of the parsimonious mixed-effect models between soil structure indicators and soil structure functioning, measured 7 and 12 months after sowing of the cover crops and the factors considered in this study.	114

Table VI.5: Summary of the parsimonious mixed-effect models of roots functional markers measured 7 and 12 months after sowing of the cover crops and the factors considered in this study.	117
---	-----

I. INTRODUCTION GENERALE

1. Vers des systèmes de cultures bananiers agroécologiques

La culture de la banane, qui est le fruit le plus consommé dans le monde, reste encore très majoritairement basée, à l'échelle mondiale, sur des monocultures intensives. Or, ces systèmes sont très consommateurs en intrants de synthèses et en pesticides. Les herbicides sont particulièrement utilisés dans ces systèmes (Deffontaines et al., 2020) et ils sont la cause de nombreux dégâts environnementaux, dont la crise de la chlordécone aux Antilles françaises, est un cas emblématique (Rochette et al., 2020). Il y a donc actuellement une très forte nécessité de limiter ces apports massifs d'intrants.

L'une des solutions envisagées est d'avoir recours à des systèmes de cultures agroécologiques basés sur un niveau minimal d'intrants de synthèses et où les fonctions de régulation écologiques, dégradées par les monocultures intensives, sont restaurées en introduisant de la biodiversité végétale. En effet, de nombreuses études ont montré qu'augmenter la biodiversité végétale permettait de restaurer ces fonctions et de fournir un ensemble de services écosystémiques (Tilman et al., 1997 ; Altieri, 1999 ; Hector & Bagchi, 2007 ; Isbell et al., 2011 ; Cardinale et al., 2012). De plus, augmenter la biodiversité peut augmenter la résilience de ces systèmes (Fried et al., 2008 ; Jackson et al., 2010 ; Gaba et al., 2014).

Aux Antilles françaises, la législation européenne impose un recours aux pesticides, et donc aux herbicides, bien inférieur à ce qu'ils ne sont ailleurs dans le monde. De nombreux efforts sont réalisés depuis plusieurs années pour limiter l'utilisation des pesticides en élaborant des solutions alternatives. Néanmoins, des progrès peuvent encore être faits, notamment concernant les herbicides qui restent le 1^{er} poste d'intrants dans les bananeraies antillaises. Introduire de la diversité dans ces systèmes de cultures peut se faire lors des cycles de production, ou en phase de jachère (Encadré 1). Divers services sont alors attendus, en particulier le contrôle des nématodes ravageurs du bananier, le contrôle de certaines spontanées difficiles à gérer lors du 1^{er} cycle de production, l'amélioration de la fertilité azotée du sol et l'amélioration de sa structure (Damour et al. 2015) (Figure I.1).

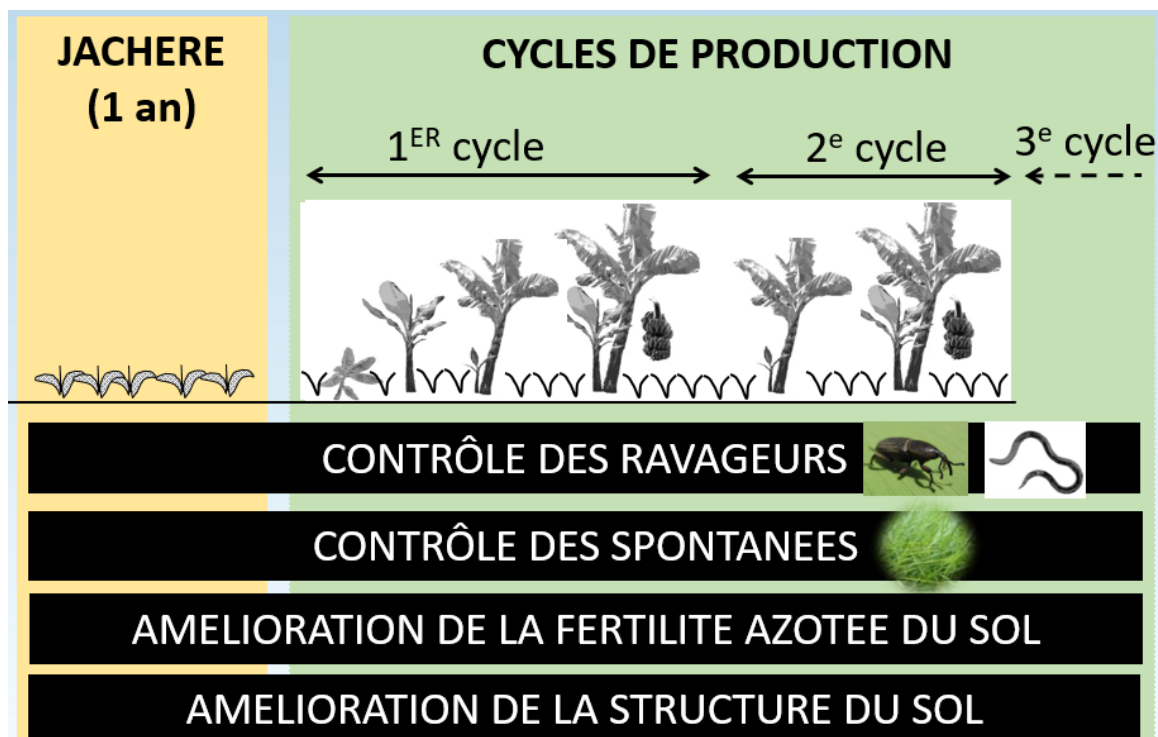


Figure I.1 : Cycles de production de la banane en Guadeloupe, adapté de Damour et al., 2015

La jachère est une phase clé de ce système de culture car elle détermine en partie ce qui se passera au démarrage du 1^{er} cycle de production de la banane. Les principaux services qui y sont attendus sont l'assainissement nématologique (Chauvin et al., 2015), (que nous ne traiterons pas ici), la limitation du développement de certaines spontanées difficiles à gérer par l'agriculteur lors du 1^{er} cycle de production, l'amélioration de la structure du sol, qui est essentielle pour s'assurer du bon ancrage et de l'enracinement du bananier, et l'amélioration de la fertilité azotée du sol qui pourra profiter au bananier, et enfin de diminuer l'utilisation des pesticides (ce point ne sera pas développé au cours de cette étude).

Dans cette étude, nous nous placerons donc dans le cadre de la jachère, qui est une phase déterminante car une amélioration des états du milieu dès la jachère conditionne l'état du 1^{er} cycle de la production de banane. De plus, la période relativement simple de jachère permet de mener une étude dans un système moins complexe que celui du 1^{er} cycle de la banane.

Nous traiterons les services de limitation des spontanées difficiles à gérer pour l'agriculteur en nous focalisant sur le cas de l'espèce invasive *Mikania micrantha*, d'amélioration de la fertilité azotée du sol et d'amélioration de la structure du sol durant cette période.

Nous appellerons « espèce spontanée » toute espèce non semée (terme neutre), qui s'oppose à « espèce cultivée » qui est une espèce semée. Nous n'utiliserons pas le terme « adventice » qui est aussi une espèce non semée mais connotée négativement.

Encadré 1 : La production de bananes aux Antilles françaises

Dans les Antilles françaises, et en particulier en Guadeloupe, la banane de variété Cavendish est la culture la plus répandue avec la canne à sucre. C'est pourquoi l'étude de l'amélioration de sa production représente un enjeu économique, sociétal et environnemental majeur pour l'île.

En Guadeloupe, la production de bananes de variété Cavendish destinée à l'exportation s'effectue en rotation culturale avec une jachère ou en rotation avec la canne à sucre. Le cycle de production de la banane conventionnelle repose sur l'utilisation de vitro-plants sains, obtenus par reproduction végétale en laboratoire, indemnes de tout parasite comme les nématodes, l'un des ravageurs du bananier.

A un ou deux mois ils sont placés en terre sur une parcelle ayant subi une année de jachère. Une fois le régime récolté, le bananier est coupé et le rejet qui s'est développé prend le relai pour le cycle suivant (Figure I.1). Il donnera à son tour un régime, et des rejets et ainsi de suite.

La bananeraie est détruite après 5 cycles quand sa productivité commence à diminuer, surtout en raison de la pression nématologique. Les nématodes (en particulier *Radopholus similis* et *Pratylenchus sp.*) parasitent les racines du bananier et entraînent des nécroses au niveau du système racinaire. Le recours à des nématicides est maintenant plus rare et la lutte se fait actuellement via l'utilisation de jachères assainissantes et de vitro-plants sains.

Une jachère d'un an est donc mise en place pour lutter contre les nématodes (Chauvin et al., 2015 ; Blazy, 2011). A la fin des cycles de production des bananiers, une dose de glyphosate est directement injectée dans le pseudo-tronc du bananier et celui-ci se dessèche rapidement. Puis les pseudos troncs sont détruits et enfouis en profondeur. La végétation spontanée qui se développe ensuite contient peu d'espèces végétales hôtes de ces nématodes. Ceux-ci ne peuvent donc plus survivre.

2. Les plantes de services et les espèces spontanées dans le système bananier

Parmi les solutions techniques permettant d'augmenter la diversité végétale afin d'améliorer le niveau de services rendus, l'introduction de plantes de services (PdS) est un moyen utilisé dans de nombreux systèmes de culture (Lu et al., 2000), comme par exemple en maraîchage (Creamer et al., 2000), en verger (Lesueur-Jannoyer et al., 2011), en association avec le caféier en système agroforestier (Matos et al., 2011), en viticulture (Garcia et al., 2018), ou encore en interculture avec le maïs (Jamshidi et al., 2013).

2.1 Les plantes de services en bananeraie

Les plantes de services sont définies ici comme des plantes mises en place durant la jachère ou durant la phase de culture du bananier qui vont délivrer des services écosystémiques (Encadré 2) (Damour et al., 2014).

Les plantes de services sont de plus en plus étudiées et utilisées, aux Antilles françaises, dans les systèmes bananiers, durant les cycles de production et de jachère (Blazy et al., 2011 ; Tixier et al., 2011 ; Tardy et al., 2015 & 2017 ; Damour et al., 2014 & 2015 ; Chauvin et al., 2015). Une étude de leur potentiel s'avère donc nécessaire pour comprendre leur rôle dans l'agrosystème ainsi que leur impact sur le fonctionnement de l'agrosystème.

Le choix de la plante de services à utiliser dépend du service attendu par l'agriculteur. Nous avons vu au 1. que les services attendus en phase de jachère des systèmes bananiers et étudiés dans cette thèse sont : l'amélioration de la fertilité azotée du sol, l'amélioration de la structure du sol et la lutte contre certaines spontanées difficiles à gérer pour l'agriculteur

La gestion de ces plantes de services est également à réfléchir, et notamment son implantation, sa gestion durant la période de jachère, ainsi que sa destruction en fonction du 1^{er} cycle de la banane. L'implantation d'une plante de services peut se faire à la mise en place de la jachère et peut s'accompagner d'un travail du sol au préalable pour affiner le lit de semence et favoriser la levée de la plante de services par exemple. Pour favoriser l'implantation de la plante de services, une densité élevée au semis est souvent privilégiée, pour contrer les pertes éventuelles de manque à la levée et d'attaques de ravageurs par la suite. Une fois la levée réussie et durant toute la phase de jachère, de possibles fauches pourront être réalisées pour garantir que le couvert installé ne soit pas trop haut et contrôler certaines spontanées qui auraient pu éventuellement se développer avec les plantes de services. Enfin, en fin de jachère, les plantes de services sont souvent mulchées pour enrichir le sol en nutriment. Le vitroplant de bananier peut ainsi, dans certains systèmes de cultures, être planté directement dans ce mulch.

Encadré 2 : La notion de service écosystémique développée dans l'EFSE –EA (Tibi & Therond, 2018) à laquelle nous nous réfèrerons dans cette thèse.

La définition de « services écosystémiques » que nous adopterons est celle développée dans l'EFSE –EA (Tibi & Therond, 2018) (Figure I.2), référentiel adapté aux espaces agricoles. Les **services écosystémiques ont été définis comme des processus biologiques ou des éléments de la structure de l'écosystème dont l'Homme dérive des avantages**, soit activement (mobilisation du capital matériel (énergie, eau, pesticides) et/ou du capital cognitif (connaissances, par exemple dans l'utilisation de pratiques agricoles)), soit passivement (exemple, un avantage indirect sur la régulation du climat). Les services écosystémiques peuvent fournir des avantages matériels (biens), ou immatériels (services socio-économiques) et un service écosystémique peut fournir plusieurs avantages. Les bénéficiaires de ces services écosystémiques sont les humains qui améliorent leur bien-être par ces avantages obtenus.

Deux types de services sont définis par Le Roux (2008) et repris dans le référentiel EFSE –EA (Tibi & Therond, 2018) :

- 1) Les services « intrants » qui comprennent entre autre la structuration des sols, la stabilisation des sols, le contrôle de l'érosion, la régulation des graines d'adventices et la fourniture d'azote minéral aux plantes cultivées.
- 2) Les services « sociétaux » qui comprennent notamment la régulation du climat par stockage de carbone et la régulation de la qualité de l'eau.

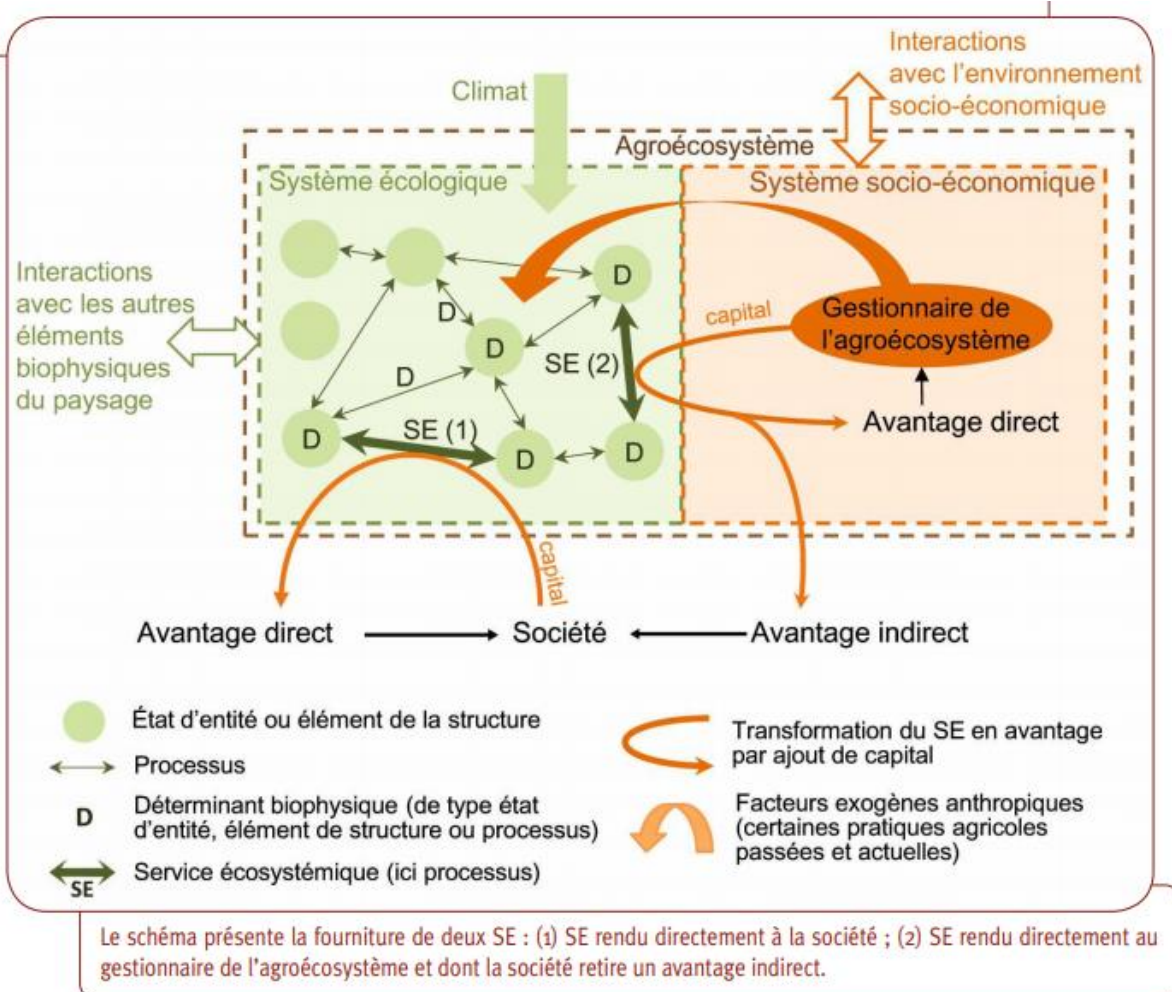


Figure I.2: La fourniture de services écosystémiques représentée dans le référentiel EFSE-EA (Tibi&Therond, 2018)

2.2. Les spontanées en bananeraie

Le contrôle des spontanées en bananeraie représente un défi majeur, les herbicides représentant le premier poste d'intrants dans ces systèmes (Deffontaines et al., 2020) et en particulier le glyphosate.

Trois familles sont majoritaires en bananeraie : les Poacées (monocotylédones), les Asteracées (dicotylédones) et les Euphorbiacées (dicotylédones) (Fournet, 1993). Dans des bananeraies âgées de 2 ou 5 ans, avec un précédent jachère ou canne, Friry (2013) a montré que la flore spontanée était effectivement majoritairement composée de dicotylédones (40 à 75% de la flore observée).

La végétation spontanée est surtout préjudiciable durant la mise en place de la bananeraie et le 1^{er} cycle de production car les spontanées entrent en concurrence avec le bananier pour la lumière et les ressources en eau et en nutriments dans le sol. Une fois que les bananiers sont

assez hauts et que la canopée se referme, il y a très peu de concurrence des spontanées car peu de spontanées supportent le manque d'ensoleillement. Néanmoins, la pression des spontanées durant le 1^{er} cycle de production est telle que le recours aux herbicides est largement répandu (Bourgoin, 2013; Risède et al., 2010 ; Deffontaines et al., 2020). Le contrôle des spontanées durant cette période est donc l'un des enjeux majeurs de la culture de banane.

Les espèces les plus gênantes pour la production de bananes sont surtout les lianes qui durant le 1^{er} cycle de production s'enroulent autour du pseudotrunc de bananier puis autour des feuilles et l'étouffent en réduisant son accès à la lumière (Dorel, com.pers). De plus elles peuvent être compétitrices pour les nutriments si elles ont une très forte densité ou un système racinaire très développé en surface puisque le système racinaire du bananier s'étend surtout entre 0-40 cm. Parmi les lianes, c'est surtout *Mikania mikrantha* qui est visée. Cette Asteracée pérenne peut croître jusqu'à 27 mm/jour en conditions optimales. Elle a d'ailleurs été classée parmi les 100 espèces les plus invasives au monde (Grossard et al., 2013).

2.3 Le contrôle des spontanées

Pour contrôler les spontanées, plusieurs alternatives aux herbicides sont possibles. Tout d'abord le recours à des méthodes de lutte mécanique et notamment la tonte (Roberge and Toutain, 1999). Cependant, ces méthodes s'avèrent souvent délicates à mettre en œuvre car certaines parcelles ne peuvent pas être mécanisées et de plus, le passage d'engins agricoles risque de tasser le sol. Une alternative est le désherbage manuel des espèces les plus gênantes comme les lianes mais cette solution se révèle aussi chronophage puisqu'elles doivent être fréquemment retirées des bananiers à la main pour ne pas les endommager et engendrent des coûts non négligeables en matière de main d'œuvre à mobiliser. Enfin, l'utilisation de plantes de services ainsi que le recours au faux semis avant le semis de la plante de services sont deux voies de contrôle des espèces spontanées répandues, et ce sont celles que nous privilégions ici.

2.3.1. Les plantes de services permettent un contrôle des spontanées souvent partiel

Le choix de plantes de services ayant des stratégies adaptées au contrôle des spontanées permet d'orienter les communautés végétales où elles sont implantées (Damour et al., 2014 ; Tardy et al., 2015).

En général, si les plantes de services ne se développent pas assez vite, des spontanées plus compétitives peuvent se développer et l'utilisation d'herbicides n'est pas possible, sous peine d'endommager les plantes de services et d'occasionner des coûts d'entretien pour l'agriculteur ainsi que des coûts environnementaux. Les plantes de services se révèlent donc plus ou moins bonnes compétitrices vis-à-vis des spontanées.

Durant les cycles suivants, la canopée de la bananeraie se referme du fait de la taille importante des bananiers et de leurs feuilles. Il s'avère donc plus difficile de trouver des plantes de services capables de se développer avec une luminosité réduite (Achard et al., 2018). Cependant, conjointement, peu de spontanées parviennent également à se développer sous ces conditions mais lorsqu'elles le font, elles peuvent se montrer compétitives vis-à-vis des ressources du sol avec le bananier dont le système racinaire se développe superficiellement entre 0 et 40 cm de profondeur.

Durant la jachère, les plantes de services peuvent être utilisées pour contrôler la végétation spontanée en limitant la germination et l'émergence des spontanées en produisant une barrière

physique sous forme de mulch (Mediene et al. 2011). Cette barrière physique peut être produite progressivement au cours du cycle de la plante, ou en fin de jachère après destruction des PdS. L'efficacité de cette barrière physique dépend de l'épaisseur du mulch (et donc de la quantité de biomasse aérienne produite par le couvert végétal) et de sa vitesse de dégradation (Kazakou et al. 2009). Cet aspect ne sera pas traité dans le cadre de cette thèse.

Les plantes de services peuvent aussi entrer en compétition pour les ressources (lumière, eau, nutriments) avec les spontanées (Teasdale et al., 2007; Médiène et al., 2011). Une fois les semences de spontanées et de plantes de services germées, les premières semaines de croissance seront décisives pour déterminer les avantages compétitifs entre plantes durant tout le reste du cycle (Colbach et al., 2020). Plus la compétition opère en début de croissance des spontanées, plus elle a de chance d'être efficace (Lu et al. 2000). A cette période, la compétition pour la lumière est considérée comme prépondérante par rapport à celles pour les ressources du sol en phase précoce puisque sans accès à la lumière, l'absorption racinaire ne peut pas avoir lieu et les réserves de la plantule à ce stade sont trop faibles pour pouvoir subvenir à ses besoins (Minotti et al., 1991). Par ces relations de compétition pour l'acquisition de la lumière, les plantes de services vont agir comme un filtre biotique et influencer sur la composition et la densité des espèces de spontanées. La compétition des espèces pour la lumière se base sur l'accès à la lumière de la plante elle-même et sur son action de réduction de l'accès à la lumière sur les plantes voisines. Tardy et al. (2015) a ainsi défini trois axes de stratégies de compétition pour la lumière mises en place par les plantes :

- 1) une stratégie d'ombrage pour les espèces érigées qui ont un avantage compétitif dû à leur grande hauteur ;
- 2) une stratégie d'obstruction pour les espèces rampantes et semi-érigées rampantes qui ont un avantage compétitif dû à leur croissance rapide et à leur capacité de ré-enracinement ;
- 3) une stratégie d'étouffement pour les espèces volubiles qui ont un avantage compétitif dû à la rapidité de leur croissance, à la forte surface foliaire développée par unité de biomasse et à leur capacité à grimper sur les plantes voisines.

L'utilisation de plantes de services permet un contrôle des spontanées mais celui-ci n'est souvent que partiel et des couverts purs sont rarement obtenus (Damour et al. 2018). Le succès de germination de la PdS ou les relations de compétitions, pas toujours favorables à la PdS en sont les principales raisons. Nous faisons ici l'hypothèse que ces couverts mixtes composés de Pds et d'espèces spontanées peuvent tout de même être intéressants et fournir les services attendus à la parcelle. Nous nommerons cette communauté mixte, « communauté accompagnatrice du bananier ».

Dans cette étude, nous nous plaçons donc à l'échelle de la communauté végétale accompagnatrice du bananier, composée d'une plante de services semée et d'espèces spontanées poussant avec elle dont les spontanées difficiles à gérer comme *Mikania micrantha*.

2.3.2 Le travail du sol : une technique pour contrôler les espèces spontanées avant semis des plantes de services

La germination des semences présentes dans le sol dépend de facteurs liés au sol comme la profondeur à laquelle elles se situent, l'humidité du sol et sa structure et de facteurs liés à l'environnement comme la température et la luminosité. La germination des semences dépend également de leurs caractéristiques : taille, âge, durée de vie, dormance, besoins en température et en humidité pour germer. En milieu tropical, les effets saisonniers sont plus négligeables qu'en climat continental et les écarts de température, lumière et humidité y sont moins élevés (Tixier et al., 2011). La germination a lieu lorsque les conditions de température, d'humidité et d'ensoleillement sont optimales pour chaque espèce.

Le labour permet de placer en profondeur ces semences pour éviter qu'elles ne germent en les plaçant dans des conditions non optimales pour elles (Ma et al., 2019; Valdez-Eluterio et al., 2015). En effet, en profondeur, la lumière, la température et l'humidité sont plus basses qu'en surface et les échanges gazeux nécessaires à la survie et la germination des semences sont moindres (Senarathne and Sangakkara, 2009). De plus, en profondeur ces semences vont être soumises à un état de conservation qui risque de les dégrader.

Le faux semis est une technique de travail du sol superficielle (0-5cm) qui permet d'agir sur les spontanées. Il ne s'accompagne pas d'un retournement du sol, mais il permet de contrôler l'émergence de la végétation spontanée tout en affinant le lit de semences pour faciliter la levée de la culture suivante, ici les plantes de services durant la jachère. Le faux semis se réalise avant l'implantation d'une culture et il contribue à vider le stock semencier de spontanées et les rhizomes en favorisant leur germination à une période où celles-ci ne sont pas nuisibles pour la culture. Le faux semis peut se réaliser avec des outils comme le vibroculteur ou la herse rotative qui ont des dents permettant de fragmenter peu le sol mais de mettre en place des mottes proches de la surface et de la terre fine. Cet environnement physique sera alors plus propice pour faciliter la germination des semences qui se trouvent dans la couche superficielle du sol. Les spontanées qui auront levé par cortèges (Colbach et al., 2020) seront ensuite détruites par un nouveau passage d'outil, qui permettra dans le même temps de stimuler la germination d'autres semences, etc. Ainsi, plus le nombre de passages sera grand et plus le stock de semences diminuera puisqu'aucune spontanée n'aura atteint le stade de floraison et de graine pour réapprovisionner de nouveau le sol en semences (Jensen, 2019; Kanatas et al., 2020; Lamour and Lotz, 2007; Ringselle et al., 2019). De plus, le stock de semences de la parcelle travaillée dépend aussi de la flore présente sur la parcelle les années précédentes et qui a fourni au sol les semences pour alimenter son stock. Le stock de semences dépend aussi de la flore présente autour de la parcelle et qui a pu la contaminer via des facteurs comme le vent, les animaux ou encore l'activité humaine. Cependant, le faux semis peut aussi avoir un effet inverse et augmenter la quantité de spontanées en plaçant en surface des semences auparavant en profondeur et donc sans possibilité de germer, mais aussi en stimulant les semences qui se trouvent déjà dans la couche superficielle du sol (Lamour and Lotz, 2007; Ringselle et al., 2019 ; Colbach et al., 2020).

Dans notre étude, nous considérerons le faux semis mécanique, effectué avant le semis des plantes de services, comme une technique permettant d'agir sur le stock de semences de spontanées en facilitant leur germination puis en les détruisant mécaniquement par

passages successifs pour épuiser le stock de semences. On s'attend donc à ce que le faux semis entraîne une modification de la composition des communautés végétales.

Nous privilégierons ainsi deux pratiques : le semis d'une plante de services entrant en compétition avec les spontanées et le faux semis mécanique fait en préalable à ce semis.

Ce travail de thèse se positionne donc dans le cadre d'étude des effets de la combinaison de ces deux pratiques sur les trois services ciblés (limitation des spontanées difficiles à gérer, amélioration de la fertilité azotée et amélioration de la structure du sol). Il ne sera pas fait de comparaison de l'efficacité du faux semis par rapport à l'utilisation d'une plante de services pour l'évaluation des trois services visés.

3. La fourniture d'azote en bananeraie

3. 1. Eléments généraux sur la fertilité azotée durant la jachère de bananeraie

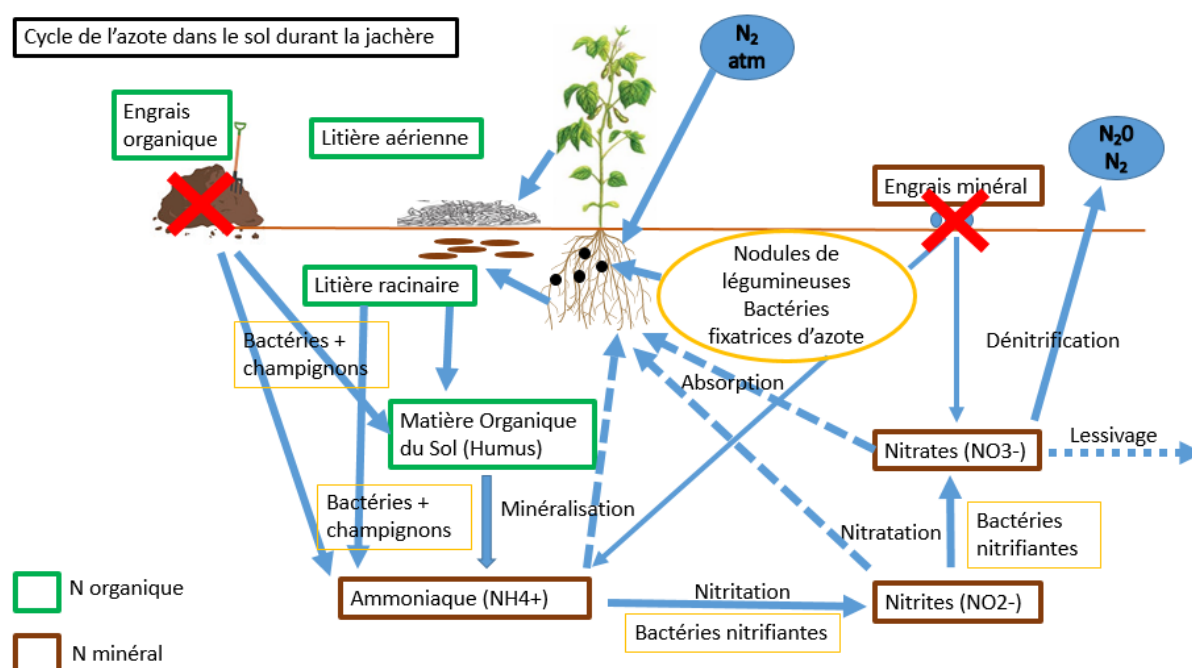


Figure I.3: Le cycle de l'azote dans le sol durant la jachère

Dans le système de culture conventionnel du bananier, le cycle de l'azote dans le sol comprend des entrées d'azote organique (engrais organique (dans une moindre mesure en système conventionnel), litière aérienne (provenant du bananier lui-même et de la couverture végétale de la végétation spontanée ou des plantes de services associées, et de la litière racinaire) et d'azote minéral (engrais minéral, majoritaire).

La dégradation des résidus de litières aérienne et racinaire fournit du carbone et de l'azote organiques. Ces molécules vont être oxydées sous forme de CO_2 et d'azote minéral (NH_4^+ , NO_2^- et NO_3^-) par des bactéries et des champignons qui vont tirer leur énergie de ces processus

de dégradations (Figure I.3). Cette minéralisation du carbone et de l'azote permet à l'azote de se retrouver dans la solution du sol. Il pourra alors être absorbé par les racines de la végétation et permettre sa croissance. Cet azote minéral pourra aussi être utilisé par d'autres organismes du sol ou encore être lessivé ou dénitrifié sous forme de N_2O ou N_2 (Nicolardot et al., 1997).

Les besoins en azote du bananier sont particulièrement importants en phase de croissance, restaurer la fertilité azotée du sol en phase de jachère est donc un enjeu majeur d'un système de culture alternatif basé sur un recours limité aux intrants de synthèse.

3.2. Effet des plantes de services et du travail du sol sur la fertilité azotée du sol

L'utilisation de plantes de services durant la jachère peut permettre de fournir de l'azote organique au sol via la fixation d'azote atmosphérique (Lu et al., 2000; Bàrberi and Mazzoncini, 2001; Snapp et al., 2005; Damour et al., 2015; Garcia et al., 2018), qui pourra ensuite être assimilé par le bananier lors de son 1^{er} cycle de production. La litière des plantes de services puis le mulch vont permettre d'alimenter les organismes du sol (bactéries, champignons) qui vont pouvoir à leur tour améliorer la fertilité du sol en minéralisant la matière organique. Dans le cas d'une jachère améliorée par des plantes de services contenant des légumineuses, la fixation symbiotique de l'azote peut être réalisée, si les conditions le permettent, par des bactéries fixatrices d'azote atmosphérique présentes dans les nodules racinaires. La litière racinaire des légumineuses est particulièrement riche en azote organique. La litière aérienne des légumineuses pourra quant à elle fournir de l'azote au bananier lors de sa dégradation en fin de jachère et durant le 1^{er} cycle de la culture du bananier.

Le travail du sol peut également avoir un rôle sur l'azote du sol. En effet, le travail du sol, et en particulier le labour en système conventionnel, augmente la libération et la décomposition de la matière organique qui était auparavant non soumise à des conditions de décomposition (Roger-Estrade et al., 2010). De plus, en retournant le sol, le travail du sol vient désorganiser les communautés de décomposeurs du sol (Cortet et al., 2002 ; Roger-Estrade et al., 2010 ; Coudrain et al., 2016). Cette action impacte donc les dynamiques de minéralisation de l'azote. Enfin, un travail répété du sol peut également perturber le fonctionnement microbien du sol en déplaçant les résidus végétaux qui nourrissent ces communautés microbiennes et en modifiant leurs conditions biochimiques (flux d'air et d'eau qui influent sur le métabolisme des bactéries nitrifiantes et champignons) (Roger-Estrade et al., 2010).

4. L'importance de la structuration du sol en bananeraie

Comme évoqué précédemment, une bonne structuration du sol est primordiale pour la culture du bananier. En effet, le système racinaire du bananier est peu pénétrant, il nécessite donc un sol meuble et bien aéré (Lassourdière, 2007). Le sol doit donc être bien structuré, peu compacté et bien drainé pour favoriser la pénétration des racines et faciliter l'ancrage du bananier. Un sol trop compact risquerait d'asphyxier les racines en étant peu perméable à l'eau et l'air. Obtenir

un sol bien structuré durant la jachère avant l'établissement d'une bananeraie est donc un élément primordial.

4.1. Eléments généraux sur la structure du sol

Gobat et al., (2010) définit la **structure du sol comme un mode d'assemblage des constituants solides du sol, minéraux et/ou organiques, qui peuvent ou non s'agréger**. Cette structure peut varier sur une échelle de temps relativement courte (au cours des saisons par exemple). La détermination de la structure du sol se fait surtout en caractérisant l'arrangement des particules au sein du sol, c'est-à-dire en décrivant les tailles et formes des agrégats présents.

Caractériser la porosité d'un sol permet d'avoir une bonne idée de l'état structural de ce sol. En effet, la structure du sol détermine sa **porosité** (Gobat et al., 2010) qui se **définit par l'importance du volume occupé par les pores, c'est-à-dire par le nombre de pores par unité de volume, mais aussi par leur taille**.

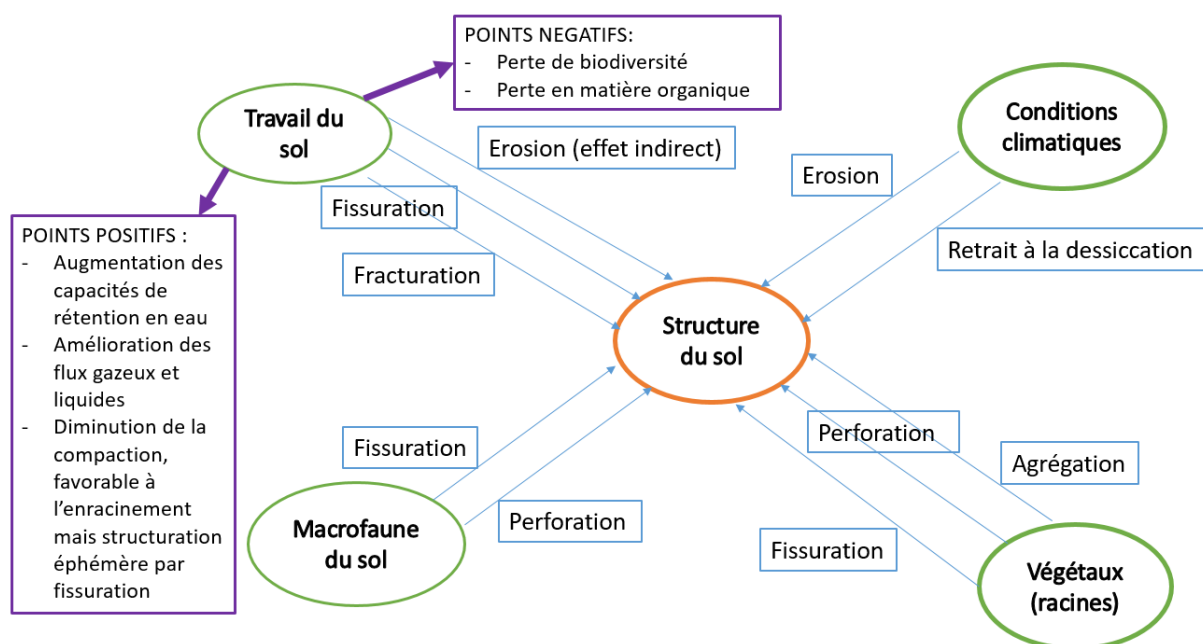


Figure I.4 : Les facteurs extérieurs intervenant dans la structuration du sol

La structure du sol peut être modifiée par une activité anthropique (tassement du sol dû au passage d'engins agricoles et fissuration avec des outils), d'une activité biogénique (macrofaune du sol et racines des végétaux) ou des conditions climatiques (Figure I.4). Le travail du sol va permettre via la fissuration, la fracturation et l'érosion qu'il peut provoquer indirectement, de diminuer la compaction du sol, d'améliorer les échanges de flux gazeux et liquides. Cependant, cette structuration du sol par fissuration est plus éphémère que celle obtenue par activité biologique (Yunusa & Newton, 2003). A l'inverse, ce travail du sol peut aussi s'accompagner d'une recompaction du sol via le passage des engins agricoles, ce qui est l'un des facteurs principaux de compaction du sol (Tracy et al., 2011), et au-delà de ces effets sur la structure, d'une perte de la biodiversité (destruction de la faune du sol) ainsi que d'une

perte en matière organique. La macrofaune du sol (en particulier les vers de terre) exerce aussi une action de fissuration et de perforation du sol. Les racines des végétaux permettent aussi de fissurer et de perforer le sol, mais elles peuvent aussi agréger les particules de sol entre elles et améliorer ses propriétés hydriques (Bengough et al., 2012). Enfin en climat tempéré, l'action du climat (érosion, gel, eau avec retrait et engorgement des argiles) est importante, mais en climat tropical cette action est minime à part pour l'érosion, souvent due à de fortes précipitations. Ainsi, l'eau peut également agir sur l'état du sol en le dégradant en surface via l'irrigation ou la pluie ou agir en profondeur.

L'une des caractéristiques des sols déstructurés est la distribution de la taille des pores étroits. La dégradation de la structure du sol entraîne une diminution de la porosité structurale et une augmentation de la masse volumique du sol et de sa résistance mécanique (Lipiec & Hatano, 2003).

4.2. Effet des plantes de services et du travail du sol sur la structuration du sol

La végétation joue un rôle majeur sur la porosité du sol ainsi que sur ses propriétés hydriques. En effet, les racines jouent un rôle déterminant sur la structure du sol et son hydrologie (Bengough et al., 2012) via la mise en place de pores structuraux.

Les pores structuraux résultent des mécanismes physiques engendrés par le climat ou des activités anthropiques ou biogéniques (Koliji et al., 2006). Ils s'opposent aux pores texturaux qui sont très fins et qui résultent d'espaces entre les particules élémentaires (argile, limon, sable, matière organique) (Pierret et al., 2007). Les pores structuraux constituent un réseau plus ou moins continu qui est une surface d'échange entre le sol et les plantes. Les pores d'origine biogénique apparaissent comme plus fonctionnels que ceux engendrés par le travail mécanique du sol (Yunusa & Newton, 2003), c'est-à-dire qu'ils permettent une meilleure infiltration de l'eau et qu'ils sont plus résilients que ceux engendrés par un travail mécanique.

Il importe donc de favoriser l'action des plantes et de la faune du sol pour obtenir une porosité de qualité puisqu'un sol possédant une faible porosité fournira une contrainte majeure à l'enracinement et au fonctionnement des racines.

En effet, en se développant, les racines ont tendance à utiliser des pores déjà existant plutôt que d'en créer de nouveaux et elles ne peuvent pas moduler leur diamètre pour faciliter leur passage dans un pore. De plus, la porosité influe aussi sur la circulation de l'air et de l'eau dans le sol, d'où son importance dans la disponibilité de ces éléments pour les plantes et la faune du sol.

L'action des végétaux permet de créer une macroporosité que ne permettent pas les outils agricoles : fissuration du sol, perforation du sol et agrégation des particules de sol (Figure I.4).

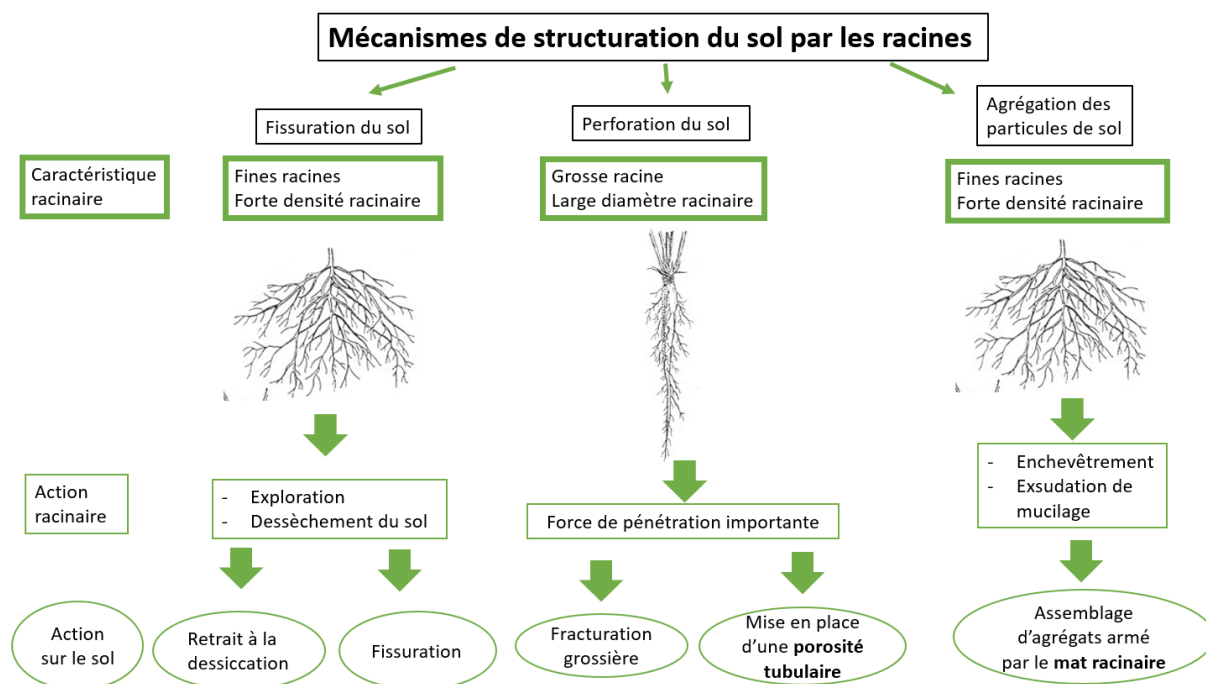


Figure I.5 : Mécanismes de structuration du sol par les racines

Les systèmes racinaires des plantes varient selon les espèces. On retrouve ainsi des différences d'effet de ces systèmes racinaires sur la porosité du sol et sur ses propriétés hydriques (Bodner et al., 2014).

On distingue deux types de systèmes racinaires (Figure I.5):

- 1) Les systèmes avec une racine pivot : la racine principale possède un large diamètre racinaire, ce qui lui confère une force de pénétration importante. Ce type de système racinaire exerce une action de fracturation grossière du sol ainsi que la création d'une porosité tubulaire.
- 2) Les systèmes fasciculés avec un enchevêtrement racinaire : les racines sont fines mais leur densité est élevée, ce qui permet un volume d'exploration du sol important et une forte agrégation des particules du sol. En effet, la densité forte des racines permet un enchevêtrement qui s'accompagne d'une exsudation élevée de mucilage de la part des racines, ce qui retient plus efficacement les particules de sol. De plus, le volume élevé d'exploitation du sol par cet enchevêtrement racinaire s'accompagne d'un dessèchement plus important du sol au niveau de la rhizosphère qui est alors plus étendue. L'impact de ce système racinaire sur le sol provoque donc un retrait à la dessiccation de la matrice argileuse et une fissuration du sol, ainsi que la mise en place d'un assemblage d'agrégats armé par le mat racinaire.

Le système racinaire fasciculé des graminées se caractérise souvent par une densité racinaire élevée et des diamètres racinaires faibles (souvent inférieurs à 1mm) (Freschet et al., 2017). A l'inverse, d'autres plantes comme certaines légumineuses possèdent des racines pivot qui vont perforer plus facilement le sol grâce à une force de pénétration plus importante et un fort diamètre racinaire.

Les racines se développent dans le sol via trois mécanismes :

- 1) Soit elles se développent en colonisant des pores déjà existants, créés par d'autres plantes ou par la faune du sol (vers de terre, etc.). En colonisant des pores déjà existants, elles les agrandissent par une croissance radiale.
- 2) Soit elles créent des pores tubulaires grâce à leur forte capacité de pénétration et à une croissance axiale.
- 3) Soit elles se glissent dans des fissures créées par le travail du sol par exemple.

Ainsi, c'est le diamètre racinaire qui joue le plus sur l'espace poral du sol (Bodner et al., 2014). Les pores créés pourront servir, une fois les plantes mortes, à établir un réseau poral qui pourra être colonisé par les racines d'autres plantes et faciliter leur enracinement. Cela favorisera également la circulation de l'eau et l'activité biologique de la faune qui se nourrit des racines en dégradation.

Durant la jachère, l'implantation de plantes de services à racines pivotantes ou fasciculées peut permettre d'améliorer la structure du sol en fissurant le sol avec des racines pivots ou de décompacter la terre et d'améliorer la porosité du sol avec des racines fasciculées. Le sol se retrouve ainsi stabilisé grâce à la mise en place d'un mat racinaire et la porosité interne des mottes est améliorée. De plus, cela permet une meilleure circulation de l'eau dans le sol.

Dans notre étude, le travail du sol, et notamment la mise en place de faux semis, est également susceptible d'avoir un impact sur la structure du sol, bien que moindre. Ce travail du sol s'accompagne souvent d'un tassement, du au poids des machines agricoles utilisées pour cette action. Il en résulte une destruction mécanique partielle ou totale de la porosité du sol qui de fait permet difficilement la croissance des racines et les transferts de flux (H₂O et O₂). Ce travail du sol permet également une fragmentation du sol qui peut permettre de recréer une porosité favorisant la circulation de l'eau et l'enracinement mais qui est comme nous l'avons vu moins durable que la porosité créée par les racines des végétaux.

5. Une approche fonctionnelle de la biodiversité pour étudier les communautés diversifiées

L'approche dites « fonctionnelle » de la biodiversité, basée sur la description des traits des espèces, (« trait-based approach » en anglais) (Lavorel & Garnier, 2002; Suding et al., 2008 ; Garnier & Navas, 2012), issue de l'écologie des communautés, est de plus en plus utilisée pour traiter des questions agronomiques comme celles relatives au développement et à la gestion des communautés de spontanées (ex : Booth & Swanton, 2002 ; Gaba et al., 2014 ; Fried et al., 2016 & 2020 ; Cordeau et al., 2017 ; Barberi et al., 2018 ; Bjorkman et al., 2018) ou au choix des espèces fournissant des services recherchés (ex : den Hollander et al., 2007 ; Tixier et al., 2011 ; Damour et al., 2015 ; Tardy et al., 2015 ; Tribouillois et al., 2015 ; Garcia et al., 2020) ou encore à la compréhension de la réponse des espèces cultivées à l'environnement et aux pratiques (ex : McIntyre, 2008 ; Gunton et al., 2011 ; Gardarin et al., 2014 ; Martin & Isaac, 2015).

L'un des principaux intérêts de cette approche est qu'elle permet l'étude d'un « type de communauté » ou d'un « type d'espèce » et ainsi de fournir une généralité des conclusions, ce

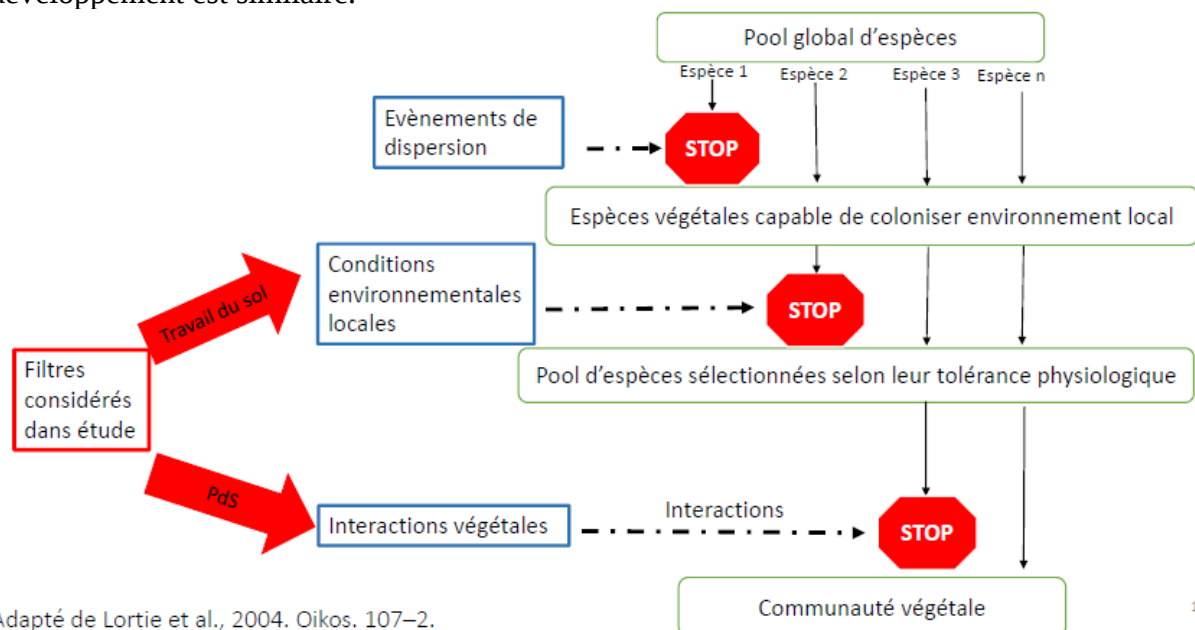
qui évite de devoir étudier toutes les plantes présentes dans un écosystème. A l'inverse, cela permet de cibler des espèces potentiellement intéressantes pour l'écosystème.

5.1. Le cadre « effet-réponse » appliqué à notre étude

Connaitre les règles d'assemblage d'une communauté végétale revient à pouvoir prédire quelles espèces présentes dans le pool régional sont susceptibles de se développer selon les caractéristiques qu'elles possèdent, qui sont compatibles avec leur environnement local (Keddy, 1992). La communauté végétale d'un écosystème résulte d'une sélection faite sur un pool d'espèces végétales locales au travers de filtres de nature différente (Figure I.6). On estime que trois types de filtres majeurs jouent sur la structuration d'une communauté (Garnier & Navas, 2012) :

- 1) Des évènements de dispersion qui déterminent le pool d'espèces potentiellement disponibles.
- 2) Des filtres abiotiques qui expriment l'impact des conditions environnementales locales (sol, pH, humidité, T°C, etc.), la disponibilité des ressources et la perturbation.
- 3) Des filtres biotiques se rapportant aux interactions positives et négatives entre organismes vivants (dans notre étude les interactions végétales).

Les filtres biotiques et abiotiques restreignent l'installation des espèces et influent sur les interactions au sein des espèces qui parviennent à s'installer. In fine, les individus qui réussissent à coloniser un milieu sont ceux qui sont compatibles avec l'environnement pédo-climatique local et qui peuvent faire face aux organismes avec lesquels ils interagissent. C'est l'hypothèse développée par Wilson (1990) sur la complémentarité de niche : Les espèces qui coexistent après avoir été soumises aux filtres biotiques et abiotiques sont celles qui ne sont pas en compétition pour les ressources, i.e ces espèces mobilisent des ressources différemment (pas de temps ou localisations différentes). Une seconde hypothèse proposée par Kraft et al., (2015) affirme que les différents filtres ne favorisent que les espèces dont le comportement durant leur développement est similaire.



Adapté de Lortie et al., 2004. Oikos. 107–2.

Figure I.6 : Positionnement des filtres biotiques et abiotiques régissant l'installation des communautés végétales dans notre étude.

Dans notre étude, les filtres qui régissent l'assemblage des communautés végétales durant les jachères améliorées des bananeraies et sur lesquels nous allons nous focaliser sont de deux natures (Figure I.6):

- des filtres abiotiques : les pratiques culturales qui ont lieu à l'installation de la jachère (faux semis)
- des filtres biotiques : les interactions entre plantes de services et spontanées. Ces interactions peuvent se traduire sous forme de compétition ou de facilitation entre plantes. Dans cette étude, nous nous focaliserons sur les interactions compétitives entre plantes.

L'approche fonctionnelle se base sur la description des espèces d'une communauté végétale en décrivant les traits fonctionnels des espèces. Violle et al., (2007) ont défini les traits fonctionnels comme étant « toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable à l'échelle de l'individu, du niveau cellulaire à l'organisme dans son ensemble, sans référence à l'environnement ou quelque autre niveau d'organisation ».

Dans un cadre dit « effet-réponse » (« response-and-effect framework ») (Lavorel & Garnier, 2002) (Figure I.7), les valeurs de traits observées à l'échelle d'une plante peuvent être considérées comme des indicateurs simplifiés de sa capacité à répondre aux filtres d'assemblages des communautés (traits de réponse) ainsi qu'à remplir une fonction et à fournir des services écosystémiques (traits d'effets) (Lavorel & Garnier, 2002; Suding et al., 2008; Violle et al., 2009). Ce cadre a été récemment adapté au cas des agrosystèmes (Damour et al. 2018).

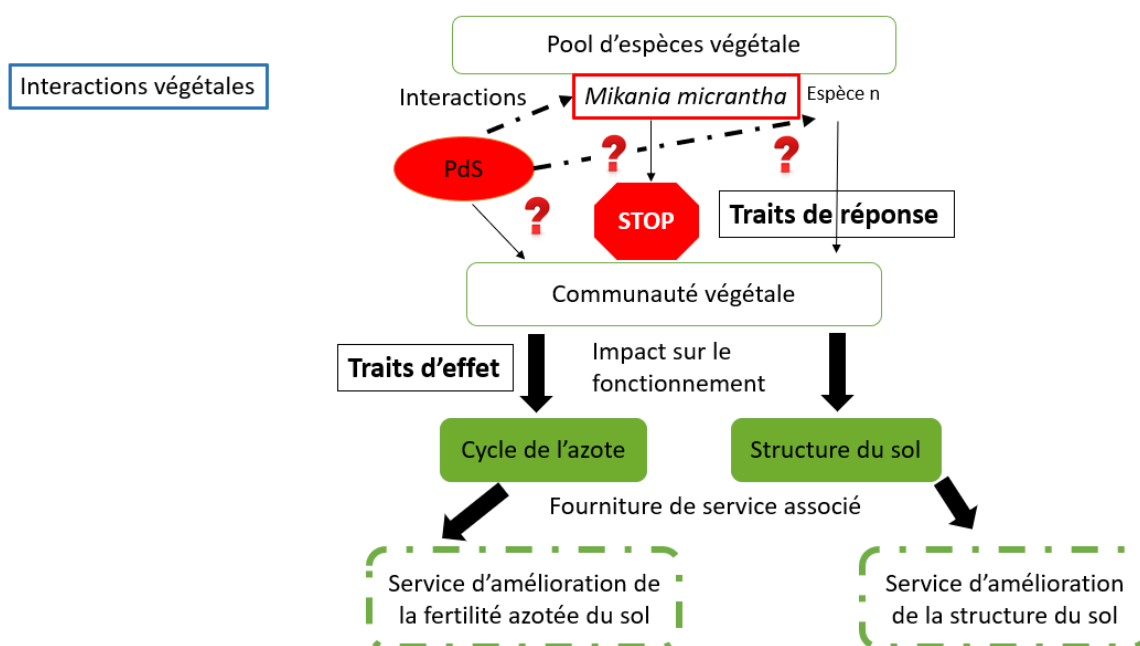


Figure I.7 : Cadre d'effet-réponse adapté à notre étude

Il existe également une variabilité intraspécifique, c'est-à-dire une variabilité dans la valeur des traits au sein d'une espèce. Son étude peut permettre d'affiner notre compréhension de la réponse et des effets des organismes (Jung et al., 2010 ; Albert et al., 2011 ; Damour et al., 2015 ; Damour et al., 2018). L'importance de cette variabilité intraspécifique dépend des traits et des

espèces étudiées (Messier et al., 2010 ; Albert et al., 2011) mais les classements sont en général conservés.

Dans cette thèse, nous ne chercherons pas à traiter la variabilité intraspécifique et nous ferons ainsi l'hypothèse qu'elle est négligeable par rapport à la variabilité interspécifique.

5.2. L'approche fonctionnelle pour évaluer les services écosystémiques fournis par les communautés végétales

Appliquée à l'agronomie, l'approche fonctionnelle a dans un premier temps permis de caractériser des espèces en se basant sur des relations traits-fonctions, issues ou supposées à partir de la littérature (Tixier et al., 2011 ; Tribouillois et al., 2015 ; Damour et al., 2014 ; Tardy et al., 2015 & 2017).

Plus récemment, des travaux ont été conduits visant à relier expérimentalement et de manière statistique traits et fonctions :

- 1) à court terme dans l'agrosystème (Storkey et al., 2015 ; Garcia et al., 2019 & 2020 ; Sauvadet et al., 2020) avec la mise en évidence de relations partielles entre traits et fonctions.
- 2) à plus long terme, dans des systèmes avec prairies (van der Plas et al., 2020) où là encore ces relations ont été difficiles à établir.

Ainsi, appliquée à l'agronomie, peu d'études encore ont permis de mettre en évidence des relations fortes entre certains traits des plantes à des services via l'approche fonctionnelle.

Dans l'agrosystème spécifique au bananier, l'approche fonctionnelle a été utilisée par Achard et al., (2018) pour évaluer l'effet de deux plantes de services (*Neonotonia wightii* et *Centrosema pascuorum*) sur le contrôle des spontanées et la compétition pour l'azote avec le bananier. Tixier et al., (2011) a développé un modèle basé sur les traits pour sélectionner la plante de services la plus adaptée au système bananier pour contrôler les spontanées, se maintenir à long terme sous la canopée durant les cycles de production et minimiser la compétition pour l'azote avec le bananier. Les relations de compétitions pour la lumière et les ressources du sol entre plantes de services, spontanées et bananiers ont également été mises en évidence par Tardy et al., (2015 & 2017). Damour et al (2014) ont en outre proposé une caractérisation des gammes de PdS vis-à-vis des services attendus en bananeraies, sur la base d'un faible nombre de traits aériens et souterrains. Aucun travail n'a jusque-là cherché à mettre en évidence des relations entre traits des espèces et fonctions à la base de la fourniture de services dans cet agrosystème.

Dans le cadre de cette thèse, nous **chercherons à mettre en évidence des relations statistiques entre traits des plantes et services, pour deux services écosystémiques attendus en bananeraies** (amélioration de la fertilité azotée et de la structure du sol).

L'originalité de cette thèse repose sur l'application du cadre-effet réponse selon ses deux volets :

- 1) La réponse à des filtres biotiques et abiotiques ;**

2) **L'effet de la communauté mise en place sur l'agrosystème en cherchant à mettre en évidence des relations statistiques entre marqueurs fonctionnels des communautés et indicateurs de services, pour deux services écosystémiques attendus en bananeraies (amélioration de la fertilité azotée et de la structure du sol).**

Pour mettre en évidence de telles relations, il est nécessaire d'identifier et de mesurer les traits des espèces les mieux reliés, a priori, avec ce service. Il convient ensuite d'effectuer un changement d'échelle de la plante à la communauté, c'est-à-dire, de décrire la structure fonctionnelle de la communauté. **La structure fonctionnelle se définit comme la distribution des valeurs de traits au sein d'une communauté donnée** (Diaz et al., 2007). De nombreux descripteurs ont été proposés pour la décrire, essentiellement basés sur deux hypothèses :

- 1) L'hypothèse du « biomass ratio », selon laquelle les traits d'une espèce influent sur l'écosystème à la hauteur de sa biomasse relative dans la communauté (Grime, 1998). En conséquence, les espèces dominantes de la communauté verront la valeur de leur trait plus représentée que les espèces peu abondantes. Pour tester cette hypothèse, une métrique est particulièrement utilisée, la moyenne pondérée de la communauté (Community Weighted Mean, CWM, Garnier et al. 2004). Cette métrique se calcule sur la base de la valeur de traits de chaque espèce, pondérée par son abondance relative dans la communauté.
- 2) L'hypothèse de complémentarité de niche, selon laquelle c'est la diversité fonctionnelle de la communauté impacte l'écosystème. De nombreuses métriques peuvent permettre de tester cette hypothèse. Elles sont basées sur un seul trait (variance pondérée de la communauté, CWV), ou plusieurs traits (nombreux indices de diversité fonctionnelles), e.g. Villeger et al. (2008). Parmi ces dernières métriques, l'indice de diversité fonctionnelle FDiv représente la déviation d'une espèce par rapport à la distance moyenne au centre de gravité de l'espace occupé par la communauté pondérée par l'abondance relative des espèces présentes composant la communauté (Villeger et al., 2008). L'indice RaoQ permet quant à lui d'évaluer à partir des valeurs de plusieurs traits des espèces présentes dans la communauté et de leur abondance, les distances fonctionnelles entre espèces deux à deux dans un espace de traits fonctionnels multivariés (Botta-Duka, 2005).

La description de cette structure fonctionnelle de la communauté végétale peut ainsi permettre d'évaluer sa capacité à rendre différents services écosystémiques, en se basant sur un faible nombre de traits aériens et/ou souterrains des espèces qui la composent.

Certains traits aériens des espèces comme ceux appartenant au « Leaf economic spectrum » (Wright et al., 2004), qui définit si une espèce est plutôt acquisitive ou conservative vis-à-vis des ressources captées par les feuilles, peuvent permettre de mettre en évidence les relations de compétitions entre espèces au sein des communautés. Ils sont reliés au fonctionnement des plantes en terme d'acquisition des ressources aériennes via la photosynthèse (lumière et CO₂), ou parce qu'ils reflètent les capacités des plantes à conserver les ressources. Dans cette étude, nous choisirons donc certains de ces traits pour mettre en évidence les relations de compétitions entre espèces ainsi que pour relier ces traits à des fonctions écosystémiques.

Il est à noter que, au champ, la mesure des traits racinaires des espèces est délicate puisque les systèmes racinaires des espèces et des individus sont entremêlés. Il n'est alors expérimentalement possible de ne mesurer que l'équivalent des traits d'un individu moyen de la communauté, au travers de mesures effectuées sur un échantillon représentatif des espèces de la communauté. Nous appellerons par la suite « marqueurs fonctionnels » (ex : Damour et al 2015, Garcia et al. 2019), ces mesures effectuées directement à l'échelle de la communauté.

6. Problématique, questions de recherche et plan du manuscrit

Nous avons ainsi vu que dans les systèmes de production bananiers de Guadeloupe, la mise en place d'une période de jachère est l'occasion d'établir des communautés végétales pouvant rendre des services écosystémiques dont l'agriculteur pourra tirer parti lors du premier cycle de production de la banane suivant la jachère. L'installation de ces communautés végétales peut être orientée par le semis d'une plante de services compétitrice vis-à-vis des espèces spontanées, ainsi que par un faux semis réalisé avant le semis des plantes de services.

Enfin, les communautés mises en place qui résulteront de la combinaison de ces deux pratiques pourront être à même de rendre des services écosystémiques utiles à l'agriculteur, et notamment l'amélioration de la fertilité azotée du sol et l'amélioration de sa structure, deux services très attendus en bananeraie.

C'est pourquoi, dans cette thèse, nous chercherons à apporter une réponse à la problématique suivante :

Quels sont les effets de l'implantation d'une plante de services et d'un faux semis mécanique sur la communauté végétale de la jachère en bananeraie et les services rendus ?

Mobilisation d'une approche fonctionnelle de la biodiversité

Pour répondre à cette problématique, l'approche fonctionnelle, ici déclinée selon le cadre effet-réponse de Lavorel & Garnier (2002) adapté à notre cas d'étude (Figure I.8) a été mobilisée et va nous permettre de décrire les espèces et les communautés selon certains traits choisis en fonction de leur rôle fonctionnel. Pour cela, deux hypothèses de travail ont été posées :

- 1) L'approche fonctionnelle, basée sur la description des traits des espèces et des marqueurs fonctionnels des communautés est générique et peut être utilisée dans les systèmes de production bananiers ;
- 2) Des indicateurs de fonctionnement du système sol-plante permettent d'évaluer la fourniture de services (limitation des spontanées, fertilité azotée du sol, structure du sol)

Cette problématique a été déclinée selon trois questions de recherche (Figure I.8):

QR1. En quoi les communautés végétales associant plantes de services et spontanées mises en place sous l'influence de deux filtres biotiques et abiotiques (plantes de services et faux semis) diffèrent au niveau de leur densité, richesse spécifique et composition ?

QR2. Comment le développement et la composition de la communauté de spontanées et le développement de la population de plantes de services sont-ils orientés par les compétitions entre plantes de services et spontanées?

QR3. Peut-on mettre en évidence l'impact de la communauté végétale sur les services d'amélioration de la fertilité azotée du sol et de sa structure par des relations entre structure fonctionnelle de la communauté et indicateurs de services ?

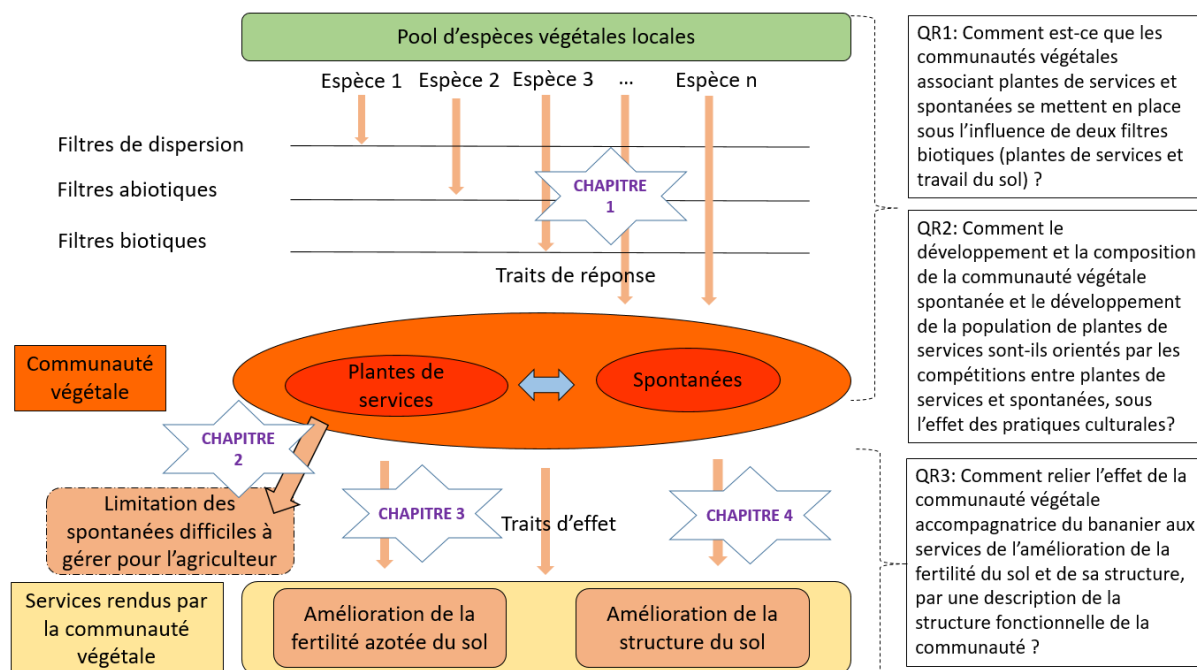


Figure I.8 : Cadre conceptuel et positionnement des différentes questions de recherches et des chapitres de thèse où elles sont traitées

Le manuscrit de thèse s'organise de la manière suivante :

- 1) La QR1 fera l'objet du chapitre 1 où seront analysées la mise en place et la composition des communautés végétales qui ont été soumises à une combinaison de 2 filtres biotiques et abiotiques (plantes de services et faux semis). Le chapitre 1 s'appuiera sur des mesures de suivis dynamique des communautés de juin 2018 à juin 2019.

Chapitre 1 : "Cover crops combined with soil tillage impact spontaneous species density, richness and diversity in banana cover cropping systems"

Le chapitre 1 correspond à un article publié dans *Agriculture for Sustainable Development*. Les hypothèses suivantes y sont testées :

Hyp 1.1 : Des communautés végétales différentes du point de vue densité, richesse spécifique et compositions se mettent en place sous l'influence de plantes de services et de travail du sol avant semis différents.

Hyp 1.2 : L'identité de la plante de service et le travail du sol testé impactent de manière égale la communauté végétale mise en place.

- 2) La QR2 sera traitée dans le chapitre 2 où nous étudierons les relations de compétitions entre espèces dont résultent ces communautés végétales et qui peuvent être mises en lumière via

l'étude de leur structure fonctionnelle. Ce chapitre portera sur des données acquises ponctuellement au pic de floraison des espèces (traits des espèces) ainsi que sur une donnée de suivi dynamique des communautés durant toute l'étude.

Chapitre 2 : “Plant height and biomass as predictors of interactions between cover crops and spontaneous species in communities with different functional structure”

Le chapitre 2 correspond à un article en préparation avancée dont la soumission est prévue à *Agriculture, Ecosystems and Environment*. Les hypothèses suivantes y sont testées :

Hyp 2.1 : La divergence fonctionnelle des communautés est plus élevée dans les communautés avec des niveaux élevés de compétition interspécifiques, ce qui suggère une différenciation des niches fonctionnelles, permettant la coexistence des espèces.

Hyp 2.2 : La diversité fonctionnelle est plus élevée dans les communautés avec une diversité initiale des espèces élevée.

Hyp 2.3 : Les valeurs de traits des plantes de services diffèrent de celles des espèces spontanées, les plantes de service ayant des valeurs de traits d'acquisition plus élevées que les spontanées.

Hyp 2.4 : Les valeurs de traits des plantes de services et des espèces spontanées présentes au sein des communautés sont liées.

- 3) La QR3 sera traitée dans les chapitres 3 et 4, qui porteront sur le rôle des communautés végétales respectivement dans l'amélioration de la fertilité azotée du sol et l'amélioration de la structure du sol. Les données analysées dans ces chapitres proviennent de suivis réalisés ponctuellement, à floraison des espèces (traits aériens des espèces), 7 et 12 mois après semis des plantes de services (marqueurs fonctionnels racinaires et descripteurs aériens des communautés) et au semis, 7 et 12 mois après semis (indicateurs de services).

Chapitre 3 : « Root functional markers, aboveground functional traits and community descriptors impact soil nitrogen »

Le chapitre 3 permettra de répondre à la composante fertilité azotée du sol de la QR3. Il correspond à un article en préparation, probablement pour la revue *Plant and Soil*. Les hypothèses suivantes y sont testées :

Hyp 3.1 : Les indicateurs de fertilité azotée (azote minéral, azote total, quantité d'azote minéralisable et C/N) diminuent au cours du temps en présence d'un couvert végétal. Cette diminution est plus ou moins élevée selon la teneur en azote des plantes et la récalcitrance de leurs litières.

Hyp 3.2 : Les communautés qui se structurent avec les plantes de services sont différentes au regard de leurs marqueurs fonctionnels racinaires et de leurs traits fonctionnels aériens.

Hyp 3.3 : Les marqueurs racinaires et aériens expliquent les indicateurs de fertilité azotée.

Chapitre 4 : « Root functional markers, aboveground functional traits and community descriptors impact soil structure »

Le chapitre 4 permettra de répondre à la composante structure du sol de la QR3. Il correspond à un article en préparation, probablement pour la revue *Plant and Soil*. Les hypothèses suivantes y sont testées.

Hyp 4.1 : Les indicateurs de la structure du sol (granulométrie, traduisant l'origine des éléments du sol et de caractérisation de la taille des pores) varient selon les traitements et au cours du temps

(a) Les volumes d'agrégats entre 1 et 5mm augmentent au cours du temps sous l'action du système racinaire des plantes.

(b) Les éléments d'origine biogénique augmentent et les éléments gamma d'origine anthropique diminuent au cours du temps sous l'influence du système racinaire des plantes.

Hyp 4.2 : Les communautés qui se structurent autour des plantes de services sont différentes au regard de leurs marqueurs racinaires et aériens.

Hyp 4.3 : Les marqueurs racinaires et les descripteurs aériens expliquent les indicateurs de structuration du sol.

Hyp 4.4 : L'infiltration de l'eau dans le sol varie selon les traitements. Elle est plus rapide sous un sol couvert par une communauté végétale abondante car le nombre et la taille élevé des pores facilitent son infiltration.

II. MATERIEL ET METHODE GENERALE DE LA THESE

1. Description de la parcelle expérimentale

La parcelle choisie pour cet essai ($16^{\circ}04'39.1''\text{N}$; $61^{\circ}36'17.3''\text{W}$, 285 m a.s.l.), se situe sur l'exploitation agricole SCEA LES HAUTS DE CAMBREFORT, sur la commune de Capesterre-Belle-Eau dans le Croissant bananier sur l'île de Basse Terre en Guadeloupe (Figure II.1). Cette parcelle a été sélectionnée car elle est représentative de 60% des parcelles en bananeraie localisées dans le Croissant Bananier en Guadeloupe par son itinéraire technique et les conditions climatiques auxquelles elle est soumise.



Figure II.1 : Localisation de la parcelle agricole sur laquelle a eu lieu l'essai, source : Google Earth Pro, 20/10/20

L'essai a été réalisé de Juin 2018 à Juin 2019. Le climat est tropical avec des précipitations cumulées durant la période d'étude de 4 489mm (moyenne annuelle : 4 500mm), une température journalière moyenne de 24.2°C (oscillations entre 21.5 - 27.5°C) (Fig II.2) et une radiation solaire moyenne de $4\,422\text{MJ/m}^2/\text{mois}$. Il est à noter que cette période n'a été marquée par aucun événement climatique atypique (cyclone, déficit pluviométrique, etc.).

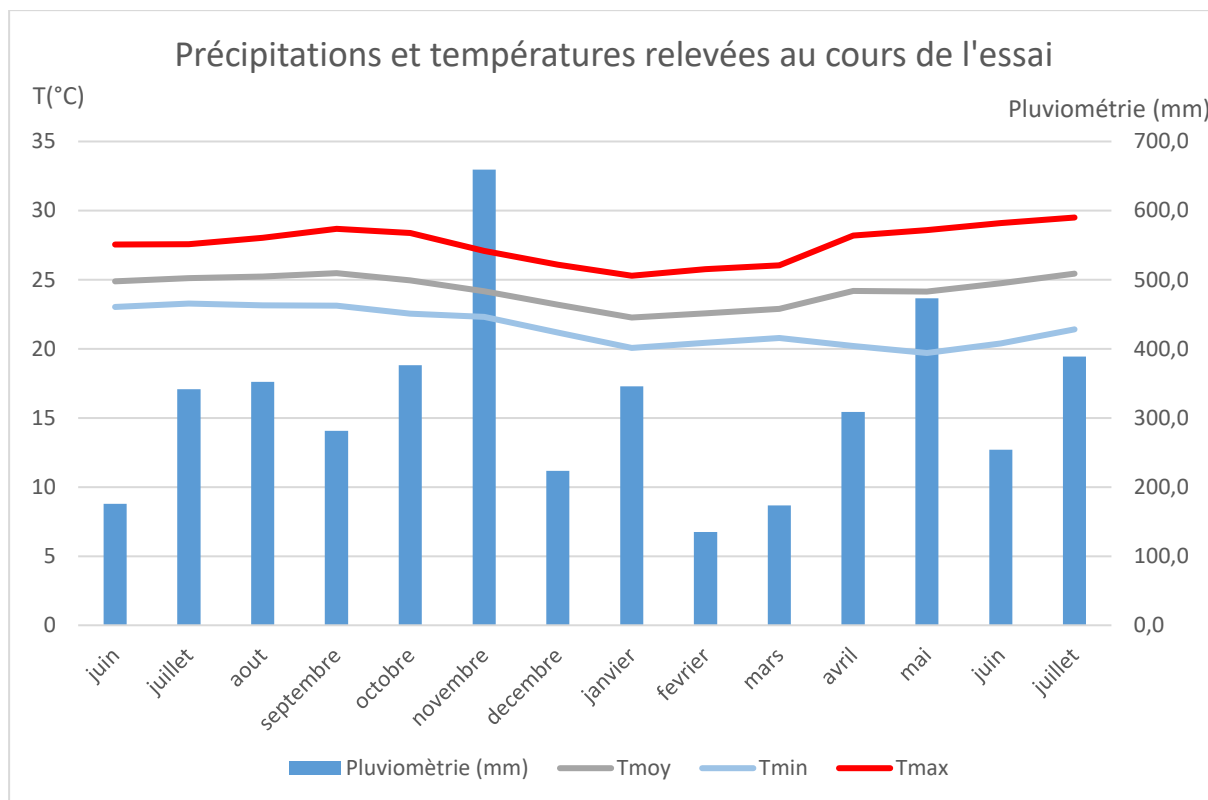


Figure II.2 : Température et cumuls de précipitations relevés sur la parcelle entre Juin 2018 et Juillet 2019, d'après station météo installée à proximité de la parcelle

Le sol est un andosol (FAO, 2014) (voir analyses complètes réalisées à la mise en place de l'essai et fourni en Annexe SM.D.1). Les andosols sont très argileux et sont donc très sensibles aux opérations du sol qui peuvent augmenter le ruissellement et asphyxier la base des couches de sol travaillée. Ces sols sont très humides et ils restent au voisinage de la capacité au champ. Ce sont des sols de faible à moyenne CEC qui subissent de forts lessivages de cations en raison des précipitations élevées auxquels ils sont exposés, ce qui entraîne souvent un risque de carence potassique (Manuel du planteur).

De janvier 2016 à octobre 2017, la parcelle servait pour la production de bananes. L'ouragan Maria (octobre 2017) a ravagé la bananeraie et a poussé l'agriculteur à éliminer les bananiers en leur injectant du glyphosate (pratique conventionnelle) et en faisant un passage de rotobèche pour détruire les résidus de culture et les enfouir grossièrement dans le sol. La parcelle est donc restée en jachère naturelle d'octobre 2017 à mai 2018 où nous avons commencé le travail du sol pour mettre en place l'essai.

Cet essai a été réalisé en split-plot à 2 facteurs : un facteur avec deux modalités de travail du sol différentes et un facteur avec trois plantes de services différentes plus un témoin de végétation spontanée. Au total, on a donc testé huit traitements différents

2. Choix des modalités de travail du sol

Le choix des modalités de travail du sol avant semis des plantes de services s'est fait avec l'objectif d'obtenir des communautés végétales contrastées, en influant sur le stock de semences

de spontanées. Le 2nd objectif du travail du sol qui a orienté ce choix a été d'aider à l'implantation de la plante de services en affinant le lit de semences. Le faux semis qui est une pratique culturale répondant à ces deux objectifs a donc été choisi pour l'une des modalités de travail du sol.

Ainsi, deux modalités de travail du sol ont été choisies pour cette étude (Figure II.3):

- **Modalité M1 (absence de faux semis) :** un unique passage de rotobèche un jour avant le semis pour fissurer le sol, diminuer la taille des mottes et mélanger les résidus de bananiers pour faciliter leur dégradation.
- **Modalité M2 (présence de faux semis) :** 1) un passage de rotobèche 1,5 mois avant le semis pour fissurer le sol, de diminuer la taille des mottes et de mélanger les résidus de bananiers pour faciliter leur dégradation ; 2) un passage de vibroculteur ; 3) un passage de herse rotative ; 4) un passage de vibroculteur pour égaliser le lit de semence un jour avant le semis. Les opérations 2), 3) et 4) ont été faites tous les 15 jours environ sur 0-5 cm pour détruire les spontanées qui ont levé après le passage de rotobèche et stimuler le stock de semences.

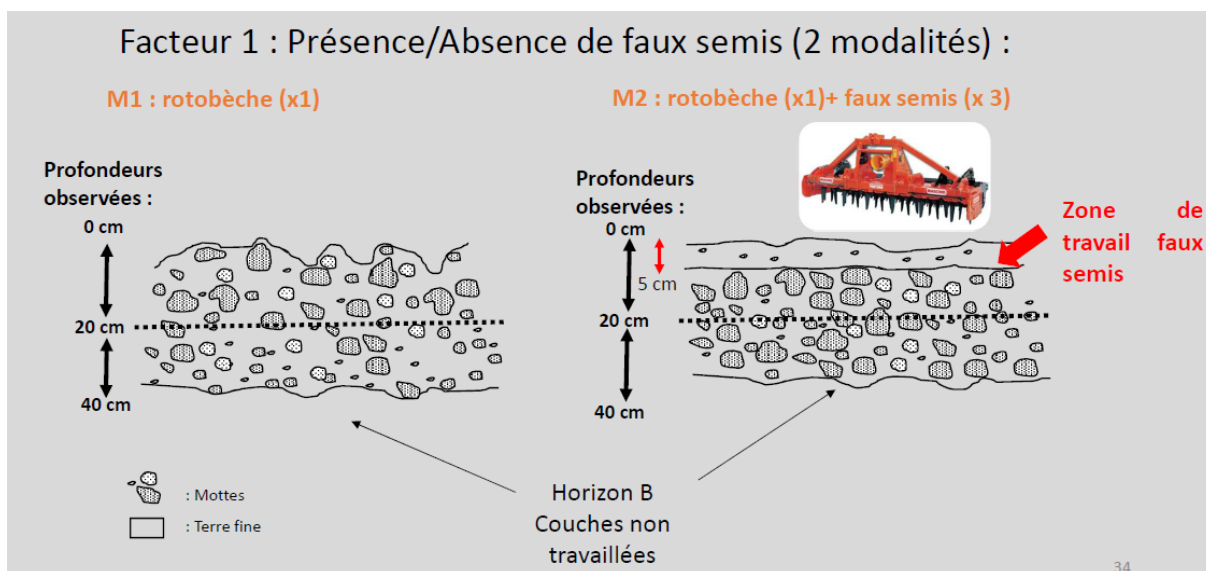


Figure II.3 : Profil cultural représentant l'impact supposé observé sur les deux profondeurs de sol des différentes opérations de travail du sol selon les modalités M1 et M2

3. Choix des plantes de services

Trois plantes de services ont été retenues pour leurs caractéristiques et leurs aptitudes à exercer de la compétition pour les ressources contrastées, dans l'objectif d'obtenir des communautés végétales associant PdS et espèces spontanées différentes. Les critères retenus pour juger – a priori - de ce contraste de comportement sont leur port (liane, érigée), leur famille botanique (légumineuses, graminées), leur système racinaire (fasciculé ou pivot), leur cycle de vie (annuel

ou pérenne), leur disponibilité locale et les habitudes d'utilisation des agriculteurs guadeloupéens. Trois espèces de PdS tropicales ont ainsi été retenues :

- **Pueraria phaseoloides** (Roxb.) Benth.: Une liane légumineuse pluriannuelle à pérenne, souvent utilisée comme plante de services en milieu tropical et en association avec le bananier (Tardy et al., 2015). *Pueraria phaseoloides* pouvait fixer jusqu'à 150 à 250 kg d'azote par ha pour 4 à 18 mois de croissance (Tian et al., 2001). *Pueraria phaseoloides* possède un système racinaire pivotant profond et permet de favoriser une activité biologique importante par rapport à une jachère naturelle (Tian et al. 2001).
- **Brachiaria decumbens** (Stapf, 1919) **et Brachiaria ruziziensis** (Germ. & C.M.Evrard, 1953) **ici semées en mélange**: Ce sont des graminées pérennes stolonifères et rhizomateuses souvent utilisées comme fourrage en milieu tropical. Au Brésil, *Brachiaria decumbens* est même considérée comme invasive et aurait des effets allélopathiques inhibant la germination d'autres espèces (Barbosa et al., 2008). Son système racinaire fasciculé se développe en majorité dans les 30 premiers centimètres du sol mais ses racines peuvent atteindre une profondeur de 90cm (Guenni et al., 2002).
- ***Crotalaria spectabilis*** (Roth, 1821) : Une légumineuse annuelle érigée qui fait son cycle de développement en milieu tropical en 6 mois en général. Son système racinaire est pivotant.

Le semis de ces trois plantes de services s'est fait à la volée le 26/06/18 avec recouvrement superficiel des graines (semoir FIONA 250 cm) sur 0-5cm selon la taille des graines (densités de *C.spectabilis* : 30 kg/ha ; *P.phaseoloides* : 30kg/ha ; *B.decumbens* : 10kg/ha ; *B.ruziziensis* : 10kg/ha).

4. Description du dispositif expérimental

Le dispositif expérimental mis en place sur la parcelle est représenté en Figure II.4. Cinq blocs de répétitions (B1 à B5) de 8 parcelles élémentaires chacun ont été définis (soit un total de 40 parcelles élémentaires), sur lesquelles 2 facteurs en split plot ont été appliqués :

- **Facteur 1 : Travail du sol, 2 modalités :**
 - Absence de faux semis (M1)
 - Présence de faux semis (M2)
- **Facteur 2 : Plante de services implantée, 4 modalités :**
 - 1 graminée pérenne en mélange: *Brachiaria decumbens* x *Brachiaria ruziziensis* (B)
 - 1 érigée annuelle : *Crotalaria spectabilis* (C)
 - 1 liane pérenne : *Pueraria phaseoloides* (P)
 - 1 témoin : flore spontanée (T)

Huit traitements ont ainsi été obtenus en croisant les 2 facteurs. Ils ont été nommés selon les abréviations des 2 facteurs (ex : M1B pour la modalité M1 avec le travail du sol sans faux semis et le mélange de *Brachiaria sp.*, etc.). La taille du dispositif expérimental est de 8 880 m² et chaque parcelle expérimentale fait 196 m². L'écart entre les blocs constitue des allées d'1 m.

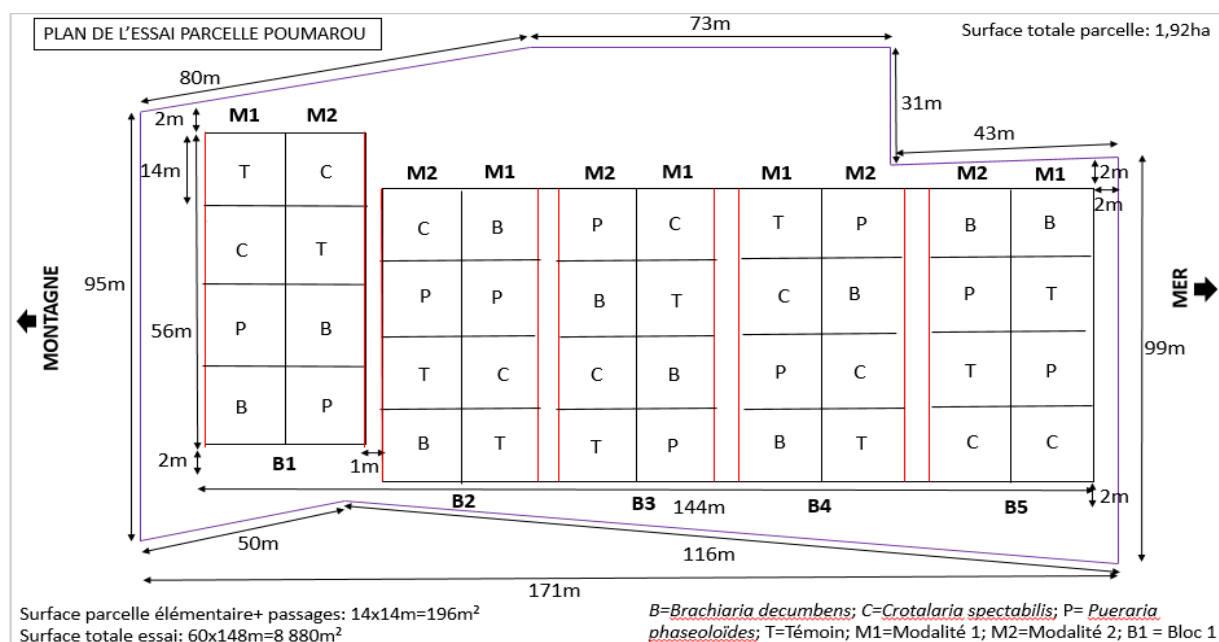


Figure II.4 : Schéma du dispositif expérimental mis en place dans notre essai

5. Description des différentes mesures faites sur la parcelle

Quatre ensembles de mesures ont été réalisés à différents pas de temps et sur différents types d'échantillons (voir Tableau II.1). En dehors de l'état initial (t0), deux périodes clés ont été identifiées : après 7 mois (t7, ce qui correspond à une période où *Crotalaria spectabilis* a disparu des parcelles), après 12 mois (t12, ce qui correspond à la fin de la jachère).

Tableau II.1 : Types de variables mesurées avec leur fréquence et leur localisation de mesures

Type de variable mesurée	Pas de temps de mesure	Localisation des mesures
Descripteurs aériens de la communauté	Suivi mensuel ou t12	Dans quadrats principaux par parcelle élémentaire
	A t7 et t12	Dans quadrats principaux (à t12) et quadrats secondaires (t7)
Traits aériens des espèces	Au pic de floraison de l'espèce	Hors quadrats
Marqueurs fonctionnels racinaires des communautés	A t7 et t12	Dans quadrats principaux (à t12) et quadrats secondaires (t7)
Indicateurs de services	t0, t7 et t12	Dans ou hors quadrats selon les indicateurs

1. Des descripteurs aériens de la communauté suivis mensuellement pour la composition des communautés végétales dans 3 quadrats principaux fixes de 50x50 cm de chaque parcelle élémentaire qui ne seront détruits qu'à t12. La biomasse totale de la communauté (à t7), biomasse des spontanées et biomasses des plantes de services (à t12).
2. La mesure des traits fonctionnels aériens des 12 espèces les plus fréquemment rencontrées dans l'essai au bout de deux mois (déterminées à partir de leur densité dans les quadrats et de la forte biomasse qu'elles pouvaient potentiellement fournir en observant leur taille) (pour plus de détails voir chapitre 2) à leur pic de floraison ;
3. La mesure de marqueurs fonctionnels racinaires des communautés végétales à t7 sur 3 quadrats secondaires, qui seront détruits à t7 et sur les 3 quadrats principaux qui seront détruits à t12 ;
4. La mesure d'indicateurs de services d'amélioration de la fertilité azotée du sol et de l'amélioration de sa structure qui sera faite dans chaque parcelle élémentaire ;

5.1. Composition des communautés végétales et description des communautés

5.1.1. Composition des communautés végétales

Un suivi mensuel des espèces et du nombre d'individus a donc été réalisé sur des quadrats fixes de 50 x 50 cm. Le détail de ces mesures est présenté aux chapitres 1 et 2.

- 1) Une fois par mois, dans chaque quadrat, on a mesuré:
 - La **densité d'une espèce** (=nombre d'individus d'une espèce/m²) ;
- 2) Une fois par mois, pour chaque traitement, on a calculé :
 - La **fréquence (occurrence) de chaque espèce** : nombre de quadrats où une espèce est présente par rapport aux 15 autres quadrats d'un même traitement.
 - La **densité relative d'une espèce** (=nombre d'individus d'une espèce/nbre d'individus total) ;
 - La **richesse spécifique** (= nombre d'espèces présentes dans le quadrat) ;

5.1.2. Description des communautés végétales

- 1) Une fois par mois, dans chaque quadrat, on a mesuré:
 - La **hauteur dynamique de chaque espèce** sur 5 individus identifiés comme étant représentatifs du niveau de développement à l'échelle de la parcelle élémentaire. La hauteur a été mesurée de la base du sol jusqu'au plus haut tissu photosynthétique (hauteur végétative naturelle).
- 2) A t7 dans les quadrats secondaires et t12 dans les quadrats principaux, on a mesuré :
 - La biomasse totale de la communauté présente dans le quadrat à t7 et t12
 - La biomasse des plantes de services à t12
 - La biomasse des spontanées à t12 (voir le 5.3)

5.2. Mesures des traits fonctionnels des espèces

5.2.1. Mesure des traits aériens

Les traits aériens qui ont été choisis sont reliés i) à la compétition pour la lumière que l'on considère ici comme prépondérante par rapport à la compétition pour les ressources du sol en phase d'installation (Minotti et al., 1991), ii) à l'amélioration de la fertilité azotée du sol par destruction du couvert en fin de jachère (voir Tableau II.2). Huit traits aériens ont ainsi été mesurés : hauteur de plante (H), surface foliaire spécifique (SLA), surface foliaire totale (PTLA), teneur en matière sèche des parties aériennes (DMC), teneur en matière sèche foliaire (LDMC), concentration en azote des feuilles (N), biomasse sèche des parties aériennes (TIB).

La **SLA** est un trait majeur du « Leaf Economic Spectrum » (LES) (Wright et al., 2004) qui définit si une espèce est plutôt acquisitive ou conservatrice vis-à-vis des ressources. Elle est liée aux capacités de la feuille à réaliser la photosynthèse et son taux de croissance relatif (Lambers & Poorter, 2004 ; Poorter & Garnier, 2007). Elle traduit ainsi l'efficacité de la conversion de la lumière en biomasse. Dans notre étude, elle peut donc être reliée aux capacités compétitrices de la plante vis-à-vis de la lumière.

La **surface foliaire totale** : Une forte surface foliaire permet de maximiser la captation de la lumière et donc de croître plus vite. De plus, la mise en place de nombreuses feuilles peut également fournir de l'ombrage aux feuilles des plantes voisines et donc les gêner dans leur croissance. Dans notre étude, la surface foliaire totale est reliée à la capacité de compétition pour la lumière.

Le **LDMC** fournit des informations sur la densité des tissus de la feuille qui est reliée à la conservation des nutriments de la plante. Le LDMC est complémentaire de la SLA pour évaluer le fonctionnement de la plante et les stratégies d'acquisition/conservation (Wilson et al., 1999) et sa mesure est moins susceptible de varier (Garnier et al., 2001). En effet, les espèces acquisitives possèdent une forte SLA et un faible LDMC, à l'inverse, les espèces conservatrices possèdent une faible SLA et une forte LDMC. Le LDMC va donc nous permettre de positionner les espèces selon leur stratégie d'acquisition/conservation des ressources pour la lumière.

Le **DMC** : Il est aussi utilisé pour évaluer les stratégies d'acquisition des ressources ainsi que la dégradation de la plante (Wilson et al., 1999). Le DMC est généralement corrélé avec le LDMC, dans notre étude il va donc permettre de confirmer si une plante est conservatrice ou acquisitrice des ressources lumineuses.

La **hauteur** végétative : Ce trait directement lié à la fonction d'accès à la ressource lumineuse et à la capacité de la plante à capturer la lumière (Garnier & Navas, 2012). En effet, plus une plante est élevée, et meilleur est son accès à la lumière. De plus, sa haute stature peut lui permettre de faire de l'ombre aux plantes voisines et de freiner ainsi leur développement, ce qui représente un avantage compétitif important (Violle et al., 2007). La hauteur va donc nous renseigner sur la capacité d'une plante à se montrer compétitrice pour l'acquisition de la lumière.

La **biomasse** des parties aériennes : Une forte biomasse traduit aussi une forte acquisition des ressources, potentiellement au détriment d'autres espèces. C'est un moyen pour les plantes de se montrer compétitives car une forte biomasse permettra d'établir une barrière physique contre les autres plantes et de les étouffer. De plus, une forte biomasse fournira une litière importante,

susceptible elle aussi de gêner l'accès à la lumière des semences et plantules et donc la croissance et le développement d'autres plantes voisines. La biomasse va donc nous renseigner sur la capacité d'une plante à se montrer compétitrice pour l'acquisition de la lumière.

La concentration en azote des feuilles : Elle est reliée aux protéines impliquées dans le processus de photosynthèse. Ainsi, plus l'azote foliaire est élevé et plus l'activité de photosynthèse des feuilles est élevée. Un fort azote foliaire sera donc lié à un fort azote de la litière aérienne et donc potentiellement à une quantité d'azote minéralisée plus importante, c'est pourquoi nous avons choisi de relier ce trait à l'amélioration de la fertilité azotée du sol en même temps qu'à la compétition pour la lumière.

Ces huit traits ont été mesurés au pic de floraison des espèces où l'on considère que les espèces ont atteint leur biomasse maximale (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Ce n'est pas exact pour les plantes pérennes mais cela permet une mesure à un stade physiologique similaire aux autres espèces.

Ces mesures ont été réalisées sur un nombre limité d'espèces (12) qui représentent au moins 80% de la biomasse des communautés végétales (Pakeman & Quested, 2007) :

- **La hauteur végétative (H)**
- **La hauteur végétative dynamique de chaque espèce :** mesurée mensuellement pour étudier l'évolution de chaque communauté végétale.
- **Surface foliaire spécifique (SLA) :** rapport entre la surface et la masse sèche de la feuille.

$$SLA \text{ (m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}\text{)} = \frac{\text{Leaf area (mm}^2\text{)}}{\text{Leaf dry mass (mg)}}$$

- **La teneur en matière sèche de la feuille (LDMC) :** rapport entre masse sèche et masse fraîche de la feuille selon le protocole de Pérez-Harguindeguy et al. (2013) (voir chapitre 2 pour plus de détails).

$$LDMC \text{ (mg} \cdot \text{g}^{-1}\text{)} = \frac{\text{Leaf dry mass (mg)}}{\text{Leaf water saturated mass (g)}}$$

- **La teneur en matière sèche des parties aériennes de la plante (DMC) :** rapport entre masse sèche et masse fraîche des parties aériennes de la plante saturées en eau.

$$DMC \text{ (mg} \cdot \text{g}^{-1}\text{)} = \frac{\text{Dry mass (mg)}}{\text{Water saturated mass (g)}}$$

La DMC est calculée en additionnant les masses (en eau d'une part, et sèches d'autre part) de la plante entière et de la feuille prélevée.

- **La biomasse des parties aériennes (TIB)**
- **La surface foliaire totale (PTLA)**: somme des surfaces foliaires de la plante
- **L'azote organique des feuilles (N)**

5.2.2. Mesure des marqueurs fonctionnels racinaires

De la même manière que pour les traits aériens vis-à-vis de la lumière, on peut définir des marqueurs fonctionnels racinaires pouvant être reliés à la fertilité azotée du sol et à sa structure (Roumet et al., 2006 ; Freschet et al., 2017 ; Garcia et al., 2019). On rappelle que la mesure des traits racinaires des espèces étant délicate à réaliser au champ, puisque les systèmes racinaires des espèces et des individus sont entremêlés, on mesure donc l'équivalent des traits d'un individu moyen de la communauté, au travers de mesures effectuées sur un échantillon représentatif des espèces de la communauté. Ces mesures effectuées directement à l'échelle de la communauté sont donc définies comme des « marqueurs fonctionnels » (ex : Damour et al 2015, Garcia et al. 2019). Par ailleurs, ces marqueurs fonctionnels racinaires peuvent être mis en lien avec la fourniture de services des plantes au sol.

Pour évaluer le service d'amélioration de la fertilité azotée du sol, des marqueurs fonctionnels en lien avec l'architecture du système racinaire ont été sélectionnés, ainsi que des marqueurs en lien avec sa composition en azote (Tableau II.2). En effet, certains marqueurs en lien avec l'exploitation du volume de sol et l'acquisition des ressources en nutriments permettent de mieux évaluer les échanges entre la plante et le sol, comme **la longueur racinaire spécifique (SRL)**, **la densité racinaire (RD)** et **la densité de longueur racinaire (RLD)**. La **concentration en azote racinaire (N_r)** et le **nombre de nodosités par unité de biomasse** sont reliés au service de fertilisation azotée du sol.

L'évaluation du service d'amélioration de la structure du sol se fait exclusivement grâce à des marqueurs fonctionnels en lien avec l'architecture du système racinaire au niveau de la racine et au niveau du système racinaire entier pour mieux comprendre son architecture en étudiant la distribution des racines dans le sol (Tableau II.2). Au niveau de la racine, c'est le **diamètre racinaire moyen (DIAM)** qu'on prendra en compte, au niveau du système racinaire entier on mesurera la **longueur racinaire spécifique (SRL)**, la **densité racinaire (RD)** et la **densité de longueur racinaire (RLD)**.

Ces marqueurs fonctionnels ont été mesurés à t7 et t12 sur la base de carottes de sol prélevées dans les quadrats (secondaires à t7 et principaux à t12) dans les horizons 0-20 et 20-40 (voir chapitre 4 pour plus de détails). Les racines de chaque échantillon ont été récupérées et scannées. Le logiciel Winrhizo (Regent Instruments Inc.) a ensuite été utilisé pour analyser les images de racines et déterminer leur morphologie (longueur, surface, diamètre racinaire, volume de sol analysé).

- 1) **La longueur racinaire spécifique (SRL)** : c'est la longueur de racines par unité de matière sèche des racines (Eissenstat, 1992). C'est une mesure intégrative de la construction et des coûts de maintenance du système racinaire liés à l'exploration et l'exploitation d'un volume de sol (Freschet et al., 2017). Elle dépend du diamètre et de

la densité tissulaire de la racine (Ryser 1996). La SRL intervient aussi dans la cohésion du sol puisque plus elle est élevée et plus les particules de sol sont maintenues entre elles.

$$SRL = \frac{\text{longueur racinaire}}{\text{biomasse racinaire}}$$

- 1) **La densité racinaire (RD)**: C'est le rapport entre biomasse racinaire et volume d'échantillon de sol. Un RD élevé peut ici signifier que le système racinaire est dense ou encore que les racines possèdent un diamètre racinaire très élevé qui leur donne une masse importante.

$$RD = \frac{\text{biomasse racinaire}}{\text{volume de l'échantillon de sol}}$$

- 2) **La densité de longueur racinaire (RLD)**: C'est le rapport entre la longueur racinaire et le volume d'échantillon de sol. Elle traduit la cohésion du sol et la stabilité des agrégats (Gyssels et al., 2005).

$$RLD = \frac{\text{longueur racinaire}}{\text{volume de l'échantillon de sol}}$$

- 3) **Le nombre de nodosités par unité de biomasse (Nb nod biom)**: C'est le rapport entre nombre de nodosités et biomasse racinaire. Il traduit l'intensité des processus symbiotiques et la fixation potentielle de l'azote atmosphérique dans les nodosités.

$$Nb \text{ nod biom} = \frac{\text{nombre de nodosité}}{\text{biomasse racinaire}}$$

- 4) **La concentration en azote racinaire (N r)**: Elle traduit l'acquisition des nutriments par les racines, la concentration en nutriments et la décomposition des racines (Roumet et al., 2006).
- 5) **Le diamètre racinaire moyen**: Il conditionne la valeur de la force de pénétration de la racine dans le sol. Plus ce diamètre est élevé et plus la force de pénétration de la racine le sera. Un large diamètre est souvent caractéristique des espèces à croissance lente (Lavorel et al., 2007).

Tableau II.2: Traits et marqueurs fonctionnels mesurés en lien avec les compétitions entre espèces et la fourniture des services d'amélioration de la fertilité azotée et de la structure du sol

		Abréviation	Traits liés à la compétition	Amélioration de la fertilité azotée du sol	Amélioration de la structure du sol	Fréquence de suivi	Localisation des suivis
TRAITS FONCTIONNELS AERIENS	Hauteur de plante	H	x			Au pic de floraison de l'espèce	A proximité des quadrats
	Hauteur de plante en dynamique	H	x			1/mois	Dans le quadrat
	Surface foliaire spécifique	SLA	x			Au pic de floraison de l'espèce	A proximité des quadrats
	Surface foliaire totale	PTLA	x				
	Teneur en matière sèche des parties aériennes	DMC	x				
	Teneur en matière sèche foliaire	LDMC	x				
	Concentration en azote des feuilles	N	x	x			
	Biomasse sèche des parties aériennes	TIB	x				
MARQUEURS FONCTIONNELS RACINAIRES	Longueur racinaire spécifique	SRL		x	x	A t7 et t12	Dans les quadrats secondaires à t7 et dans les quadrats principaux à t12
	Densité racinaire	RD		x	x		
	Densité de longueur racinaire	RLD		x	x		
	Diamètre moyen racinaire	DIAM			x		
	Nombre de nodosités par unité de biomasse	Nb nod biom		x			
	Concentration en azote racinaire	N r		x			

5.3. Indicateurs de services

Trois groupes d'indicateurs de services ont été définis pour mesurer les trois services étudiés dans cette étude (limitation des spontanées difficiles à gérer, amélioration de la fertilité azotée du sol et amélioration de la structure du sol) (voir les chapitres 3 et 4 pour plus de détails sur le protocole) (Figure II.5).

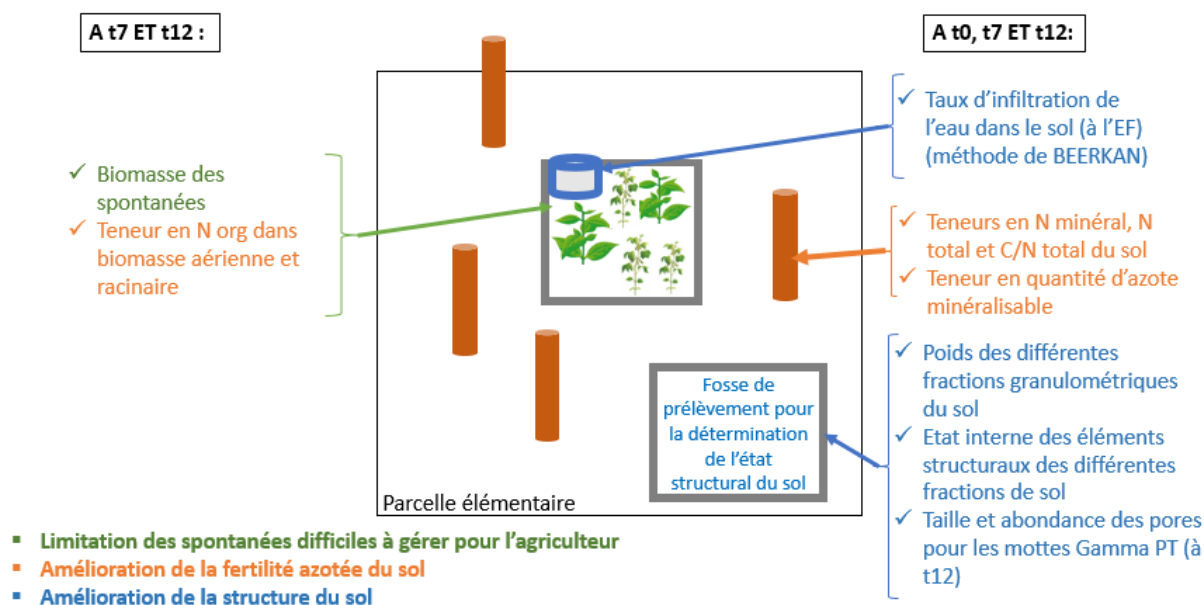


Figure II.5 : Positionnement des différents indicateurs de services observés sur la parcelle

5.3.1. Service de limitation des spontanées difficiles à gérer.

A t7 dans les quadrats secondaires et t12 dans les quadrats principaux, on a mesuré des descripteurs aériens des communautés:

➔ **Biomasse des spontanées** (à t12)

5.3.2. Service d'amélioration de la fertilité azotée du sol

A t0, t7 et t12, un prélèvement composite de 10 carottes de sol par parcelle élémentaire par profondeur de sol a été effectué selon deux profondeurs de sol (0-20cm et 20-40cm) :

- ➔ **Teneur en N minéral du sol** : Il est relié à la minéralisation des résidus de cultures donc il permet de connaître la restitution de l'azote au sol par les plantes.
- ➔ **Teneur en N total du sol** : Il regroupe l'azote minéral et l'azote contenu dans la matière organique du sol. Il permet donc d'évaluer la dynamique de l'azote du sol dans son ensemble.
- ➔ **Teneur en quantité d'azote minéralisable** : C'est la quantité d'azote minéral qui peut être relâchée dans le sol après minéralisation de l'azote contenu dans la matière organique du sol. Il permet de mesurer les changements rapides dans la fertilité azotée du sol. (voir détails du protocole au chapitre 3).

- ➔ **Teneur en N organique dans la biomasse aérienne** : Il permet de connaître l'azote des parties aériennes qui va potentiellement pouvoir retourner au sol après minéralisation de la litière aérienne.
- ➔ **Teneur en N organique dans la biomasse racinaire** : Il permet de connaître l'azote des racines qui va potentiellement pouvoir retourner au sol après minéralisation de la litière racinaire.

5.3.3. Service d'amélioration de la structure du sol

Nous faisons l'hypothèse qu'au sein de chaque parcelle élémentaire, la structure du sol est homogène dans chaque bande de travail (i.e espaces délimités par les passages des roues de tracteurs).

A t0, t7 et t12, trois fosses (L=100cm ; l=40cm ; H=60cm) ont été creusées dans chaque parcelle élémentaire pour en extraire 6 monolithes de sol servant à l'évaluation du service d'amélioration de la structure du sol (Figure II.6). Trois blocs de sol d'un même horizon non dénaturé ont ainsi été prélevés (19 cm x 9,5 cm x 6 cm) dans 2 horizons de sol (0-20cm et 20-40cm).

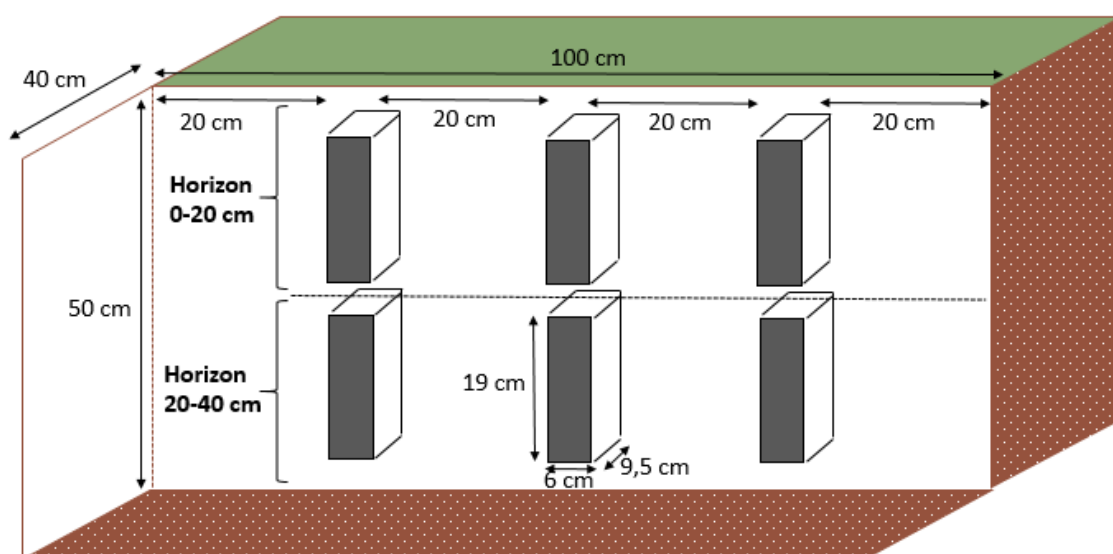


Figure II.6 : Schéma de prélèvement des monolithes de sol dans une fosse

- 1) Une analyse de la structure des monolithes a ensuite été faite pour déterminer la granulométrie et l'origine de l'état interne des éléments structuraux des mottes à t0, t7 et t12.
 - ➔ Détermination du **poids des différentes fractions du sol selon leur granulométrie** (Mottes > 12.5mm ; Mottes comprises entre 5 et 12.5mm ; Agrégats compris entre 1 et 5mm ; Terre fine non agrégée < 1mm) ;
 - ➔ Détermination de **l'origine de l'état interne des éléments structuraux des différentes fractions de sol** après tamisage (classification d'après Gautronneau et al., 1987 et *Guidelines for soil description*, FAO 2006) :

- Φ : début de fissuration interne des mottes dû principalement au gel (non observé en Guadeloupe) ;
- Δ : Face de rupture plane et lisse, Mottes angulaires, pas de macropores visibles, pas d'agréats discernables, difficile à fragmenter, compact, le plus souvent d'origine anthropique ;
- Γ : Face de rupture irrégulière et rugueuse, mottes arrondies, pas de macroporosité apparente, agréats discernables, assez facile à fragmenter, peu compact ;
- Γ_{IA} : Face de rupture irrégulière et rugueuse, mottes à contour irrégulier, macroporosité entre agréats visible, agréats bien visibles, facile à fragmenter, friable ;
- Γ_{PT} : Face de rupture irrégulière et rugueuse, mottes à contour irrégulier, macroporosité visible (= porosité tubulaire), pas d'agréats discernables, facile à fragmenter, friable ;
- B : état interne poreux résultant d'une forte activité biologique (galeries de vers de terre, trous racinaires, etc.) ;

2) A t12, cette analyse a été complétée par une caractérisation de la porosité sur les mottes dont la taille variait entre 5 et 12.5mm et supérieure à 12.5mm :

→ **Caractérisation des pores selon leur taille et leur abondance pour Γ_{PT} après tamisage (Figure II.7) :**

- Taille des pores : fine (<0.5 mm), médium (0.5-2 mm), grosse (2-5 mm)
- Abondance des pores : faible (+), moyenne (++), forte (+++)

Cas des gros éléments (environ 5-10 cm) : si hétérogénéité, fragmenter en blocs homogènes et les classer selon leur homogénéité.

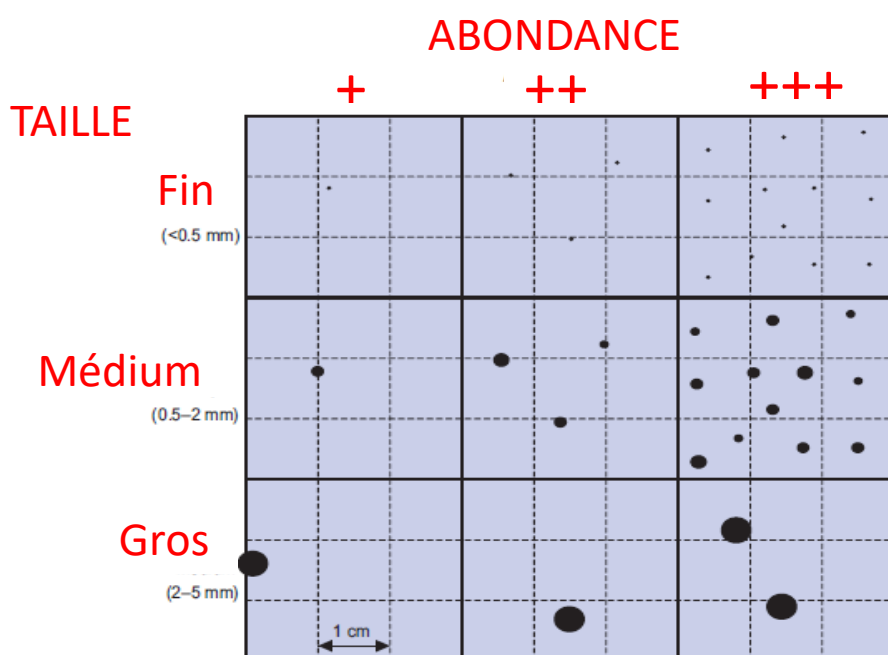


Figure II.7 : Grille d'analyse des pores selon leur taille et leur abondance, d'après FAO (2006)

- 3) A t12, des mesures **d'infiltration de l'eau dans le sol** ont été réalisées dans chaque quadrat selon le test de Beerkan adapté (Lassabatere et al., 2006; Thoumazeau et al., 2019). Une mesure a été réalisée pour chaque quadrat pour mieux comprendre le fonctionnement du sol mis en place via l'infiltration de l'eau.

TRANSITION

Ce premier chapitre a pour objectif d'analyser la mise en place et la composition des communautés végétales qui ont été soumises à une combinaison de deux filtres biotiques et abiotiques (plantes de services et faux semis). Il permettra de répondre à la première question de recherche (QR1) :

« En quoi les communautés végétales associant plantes de services et spontanées mises en place sous l'influence de deux filtres biotiques et abiotiques (plantes de services et faux semis) diffèrent au niveau de leur densité, richesse spécifique et composition ? »

Le chapitre 1 permettra de vérifier les hypothèses suivantes :

Hyp 1.1 : Des communautés végétales différentes du point de vue densité, richesse spécifique et compositions se mettent en place sous l'influence de plantes de services et de travail du sol avant semis différents.

Hyp 1.2 : L'identité de la plante de service et le travail du sol testé impactent de manière égale la communauté végétale mise en place.

III. CHAPITRE 1

Cette partie a fait l'objet d'une publication dans la revue *Agronomy for Sustainable Development*.

Cover crops combined with soil tillage impact the spontaneous species density, richness and diversity in banana cover cropping systems

Diane Rakotomanga, Médina Lacoma, Marc Dorel, Gaëlle Damour

Accepted: 6 April 2021

Abstract

Soil tillage and cover crops impact spontaneous vegetation in agrosystems. Soil tillage destroys seedlings and can affect the soil seedbank. Cover crops compete with naturally occurring spontaneous species. Our aim was to gain insight into how soil tillage (here, the false seedbed technique) and cover crops impact the spontaneous vegetation in fallows preceding banana crops. In a fallowed field in Guadeloupe (French West Indies), two factors were combined in a split-plot design: the soil tillage modality before cover crop sowing (with or without the false seedbed technique) and the cover crop species (*Crotalaria spectabilis*, *Pueraria phaseoloides*, a 50/50 mix of *Brachiaria decumbens* + *Brachiaria ruziziensis*, a spontaneous vegetation control). On a monthly basis, in three permanent quadrats per sub-plot, all spontaneous species were identified and their numbers counted, while calculating the species richness and Shannon's diversity index. The spontaneous vegetation dynamics contrasted depending on the treatment. From 7 months post-sowing the species density, richness and Shannon index were significantly lower in treatments with *B. decumbens* + *B. ruziziensis* and *P. phaseoloides*, while in treatments with *C. spectabilis*, the species density and richness were significantly higher with than without the false seedbed technique. These effects were probably related to differences in the competitive ability of the cover crop used and, to a lesser extent, to the false seedbed effects on the soil seedbank. This is the first study to show that under a tropical climate, sown cover crop species combined with different soil tillage modalities have substantial impacts on the species density, richness and diversity of the spontaneous plant community over a 1-year period. These results could help farmers in their weed control strategies by providing them with a deeper understanding of the effects of practices on the spontaneous plant community

Keywords

Brachiaria decumbens; *Brachiaria ruziziensis*; *Crotalaria spectabilis*; Species diversity; False seedbed technique; *Pueraria phaseoloides*; Species richness; Weed

1. Introduction

In agrosystems, spontaneous species may compete for resources with crops and decrease yields. Chemical management has long been the main control strategy, but the detrimental effects on the environment has prompted exploration of alternative strategies. Apart from herbicide applications, several non-chemical control methods have been used for a relatively long time (Petit et al., 2011).

Among them, soil tillage is one of the main methods used to control spontaneous vegetation. The effects of this approach on the spontaneous species depends on the tools used, the soil tillage depth and the spontaneous species composition (Cordeau et al., 2017; Senarathne and Sangakkara, 2009). Tillage is known to affect the seed depth distribution and abundance in soils (e.g. Colbach et al., 2000), while also destroying the growing vegetation and upsetting seed production, consequently affecting the viable soil seedbank. However, tillage can also churn old seeds up to the surface and promote the germination of seed cohorts near the surface (e.g. Colbach et al., 2014). The well-known false seedbed technique aims to deplete the spontaneous species seedbank (seeds and rhizomes) in the topsoil (Ringselle et al., 2019). Successive false seedbed operations promote seed germination, destroy seedlings, hence often decreasing the seedbank in the topsoil (Lamour and Lotz, 2007; Ringselle et al., 2019). This technique is efficient for controlling of annual species (Lamour and Lotz, 2007). It can also be used to control perennial species that reproduce via underground storage and proliferation organs by fragmenting and thus weakening them (Ringselle et al., 2019).

The use of cover crops is another method for controlling the development and composition of the spontaneous species community. There is considerable evidence on the short- and long-term effects of the sown crops and soil tillage on the spontaneous vegetation (Gunton et al., 2011). Cover crops also provide other beneficial services such as erosion mitigation and soil nitrogen enhancement via atmospheric fixation (Lu et al., 2000; Bàrberi and Mazzoncini, 2001; Snapp et al., 2005; Damour et al., 2015). Cover crops can affect the development and growth of spontaneous species through competition for above- and below-ground resources, or by providing a physical barrier to seed germination and seedling emergence (Teasdale et al., 2007; Médiène et al., 2011). The race for height and soil cover between weeds and cover crops that happens during the first weeks following plant emergence determines which plants will prevail over the others throughout the rest of their cycles (e.g. den Hollander al. 2007). However, cover crop control of the spontaneous vegetation is often incomplete, leading to the development of mixed communities of the sown cover crop and some spontaneous species (Damour et al., 2018).

The combined use of cover crops with other methods with different mechanisms of action could enhance the control of spontaneous species. For example, tillage followed by sowing cover crops appears to be a promising solution. Some studies have shown that soil tillage is more effective than growing cover crops with regard to weed control under temperate climatic conditions (Bàrberi and Mazzoncini, 2001). Indeed, under these conditions, when tillage is used to control spontaneous species, seasonal effects characterised by substantial temperature and humidity changes markedly decreases seed germination and plant growth due to the low temperatures and humidity (Cordeau et al., 2017; Fried et al., 2019). In the tropics, however, seasonal effects are negligible on temperature, light and humidity variations, which are less

pronounced. To our knowledge, no studies have been conducted to test the impact of soil tillage followed by cover crop sowing in tropical conditions.

In banana cropping systems, cover crops can be used during fallows or banana crop cycles to provide services such as enhanced soil fertility or pest control (Damour et al., 2015). In these systems, managing the spontaneous vegetation during the fallow period will reduce the presence of these plants and thus their impact on subsequent banana crop cycles, while decreasing herbicide treatments, which are commonly used and problematic in banana cropping systems (Risède et al., 2010). Some studies have focused on describing the potential effects of cover crops on the growth of spontaneous species in banana cropping systems based on their morphological and physiological features (e.g. Tardy et al., 2015). Yet to our knowledge no studies have assessed the impact of combined management practices on the development of the spontaneous plant community, despite the fact that the findings could help farmers tailor their management practices according to their objectives (Snapp et al., 2005).

The main objective of this study was to gain insight into how soil tillage (here the false seedbed technique) and cover crops impact spontaneous plant communities in fallows preceding banana cropping. We thus monitored spontaneous vegetation growth over 12 months in a fallowed field where a cover crop species (three species tested) was combined with one soil tillage modality (two modalities tested) and calculated the density of the spontaneous plant community, its species richness, diversity and composition.

2. Material and methods

2.1. Experimental site and design

The experiment was carried out in a banana plantation in Capesterre-Belle-Eau in Guadeloupe, French West Indies (16° 04' 39.1" N; 61° 36' 17.3" W; 285 m a.s.l.), from June 2018 to June 2019. This is the standard duration of a fallow in banana cropping systems in the French West Indies. The chosen field was representative of the agroclimatic conditions and of the crop management techniques of the banana production area in Guadeloupe. Over this 1-year study period, the cumulated precipitation was 4489 mm (annual 10-year mean of 4500 mm), with a mean daily temperature of 24.2 °C (range 21.5–27.5 °C) and a mean solar radiation of 422.30 MJ/m²/month. The soil was an andosol (FAO 2014). A 0.9-ha field that had been under fallow since October 2017 was selected for the experiment. The plant community was visually observed to be homogeneously distributed within the field. A split-plot design with five blocks was adopted. The field was divided into ten strips of four sub-plots each. Two factors were applied: the soil tillage modality (applied in strips, two modalities, one strip per modality and per block) (see Fig. III.1 and SM.B.1) and the sown cover crop species (applied on a sub-plot in strips, four modalities, sown at the same date in all sub-plots).



Figure III.1 : The two soil tillage modalities tested in a banana field under fallow in Guadeloupe (French West Indies). The false seedbed technique (modality M2: “with false seedbed”) was applied with a seedbed cultivator (equipment on the left side), and coarse tillage not followed by the false seedbed technique (modality M1: “without false seedbed”) was applied with a rotary spading machine (equipment on the right side). Photograph by Diane Rakotomanga

The blocks were separated by 1-m-wide alleys, and each sub-plot was 196 m². In the whole field, the vegetation was cut with a rotary slasher 7 weeks before the cover crops were sown to facilitate soil tillage. In five strips (one per block), the soil was ploughed to 40 cm depth with a spading machine the day before sowing to destroy and bury the current vegetation and improve the soil seedbed for the future crop (modality M1: “without false seedbed”) (SM.B.1). In the five other strips (one per block), the soil was tilled four times at different depths and with different tools (modality M2: “with false seedbed”) (SM.B.1). Seven weeks before the cover crop was sown, the soil was ploughed to 40 cm depth with a spading machine. Then, the superficial soil layer was fragmented three times to 5 cm depth to eliminate seedlings that had emerged and deplete the soil seedbank (false seedbed technique): (i) 5.5 weeks before sowing with a seedbed cultivator, (ii) 4 weeks before sowing with a power harrow and (iii) the day before sowing with a seedbed cultivator. In late June 2018, three tropical cover crop species were sown, each on a sub-plot per strip: a 50–50 mixture of *Brachiaria decumbens* (Stapf, 1919) and *Brachiaria ruziziensis* (Germ. & C.M.Evrard, 1953) (modality B), *Crotalaria spectabilis* (Roth, 1821) (modality C) and *Pueraria phaseoloides* (Roxb.) Benth. (modality P). The main species characteristics, sowing densities and sowing depths are presented in Table III.1. In each strip, a fourth sub-plot was not sown and was used as a spontaneous vegetation control (modality T). M1T was the control without false seedbed, and M2T was the control with false seedbed. The eight treatments were named according to the abbreviations of the two factors. Note that caterpillar attacks on *C. spectabilis* leaves were observed between the 4th and the 5th months post-sowing without being quantified, and this may have affected plant survival.

Tableau III.1: Main cover crop characteristics, sowing densities and depth used in the experiment. Modality B is a 50-50 mixture of two species.

Code of the modality	Abbreviation	Full name	Family	Cycle	Growth habit	Sowing density (kg/ha)	Sowing depth (cm)
B	BD	<i>Brachiaria decumbens</i> (Stapf.1919)	Poaceae	Perennial	Semi-erect	10	3
B	BR	<i>Brachiaria ruziziensis</i> (Germ. & C.M.Evrard. 1953)	Poaceae	Perennial	Semi-erect	10	3
C	CS	<i>Crotalaria spectabilis</i> (Roth. 1821)	Fabaceae	Annual (6 months)	Erect	30	3
P	PPh	<i>Pueraria phaseoloides</i> (Roxb.) Benth.	Fabaceae	Perennial	Twining	30	3

2.2. Measurements

In each sub-plot, three 25 cm x 25 cm permanent quadrats were installed far from the borders and marked with construction tape on stakes. Each month from July 2018 to June 2019 (dates t1 to t12, with t3 and t6 missing values due to bad weather thus preventing us from obtaining measurements), the spontaneous species growing in the quadrats were identified and the number of individuals of each species was counted. The number of cover crop individuals was also counted. For each quadrat, at each date, the density of each species (d_i for species i) was calculated as the number of individuals of that species per m^2 . The total densities of all species and of spontaneous species (respectively d_{tot} and d_{spont}) were calculated as the sum of the densities of all species and spontaneous species, respectively. The relative density of each species (p_i for species i) was calculated as $p_i = d_i / d_{tot}$. The species richness of the spontaneous plant community (S) was calculated as the number of spontaneous species counted in the quadrat. The Shannon's diversity index for the spontaneous plant community (H') was calculated as follows:

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i, \text{ with } i \text{ being the spontaneous species } i$$

The frequency of occurrence of each species (F_i for species i) per treatment was also calculated as the number of quadrats of the treatment where a species occurred divided by the total number of sampled quadrats of the treatment (Fried et al., 2020).

2.3. Data analysis

All statistical analyses were performed with R software version 3.5.3 (R Core Team, 2018). The effects of cover crop species and soil tillage modalities on d_{spont} , species richness and Shannon's diversity index were tested at each date with a nested-ANOVA with the cover crop species factor nested in the soil tillage modality factor. Tukey post hoc tests were used to assess differences between the treatment means. The effect of the monitoring date on d_{spont} , species richness and Shannon's diversity index were tested, for each treatment, with a one-way ANOVA, followed by a Tukey post-hoc test. Beforehand, the effects of blocks and sub-plots were tested with ANOVA (results not presented). They were not significant and thus not included in subsequent models. The relative difference between the densities of spontaneous species observed in a treatment and the one observed in the control treatment M1T ($\text{RelDiff}_{d_{\text{spont}}}$) was calculated as:

$$\text{RelDiff}_{d_{\text{spont}}} = 100. [d_{\text{spont}}(\text{trt}_i) - d_{\text{spont}}(\text{M1T})] / d_{\text{spont}}(\text{M1T})$$

with trt_i in {M1B, M2B, M1P, M2P, M1C, M2C}

The relative difference between the species richness observed in a treatment and the one observed in the control treatment M1T (RelDiff_s) was calculated similarly. Lastly, a principal component analysis (PCA) was performed on the densities of the 13 spontaneous species whose maximal frequency of occurrence was over 80% (combined dates and treatments). For each species, the contribution of variables to the first two axes were also assessed. Differences in the PCA-axis 1 and 2 scores among treatments were tested by one-way ANOVA, followed by a Tukey HSD post hoc test.

3. Results

3.1. Dynamics of the density, species richness and diversity of the spontaneous plant community over 12 months

The spontaneous species community dynamics were contrasted over the 1-year monitoring period, depending on the treatment (Table III.2). The first 2 months post-sowing, the spontaneous plant densities in all treatments decreased significantly. Thereafter, the density of spontaneous species (d_{spont}) of communities without false seedbed associated with *C. spectabilis* (M1C) and the control (M1T) varied slightly but not significantly. The d_{spont} of communities with false seedbed associated with *C. spectabilis* (M2C) and the control (M2T) increased until 7 months post-sowing and then stabilized. Conversely, the d_{spont} of spontaneous species associated with *P. phaseoloïdes* (P) and the *Brachiaria* mixture (B) decreased significantly until 4 months post-sowing and then stabilized. The species richness (S) and Shannon's diversity index (H') presented the same variation pattern as d_{spont} (Table III.2).

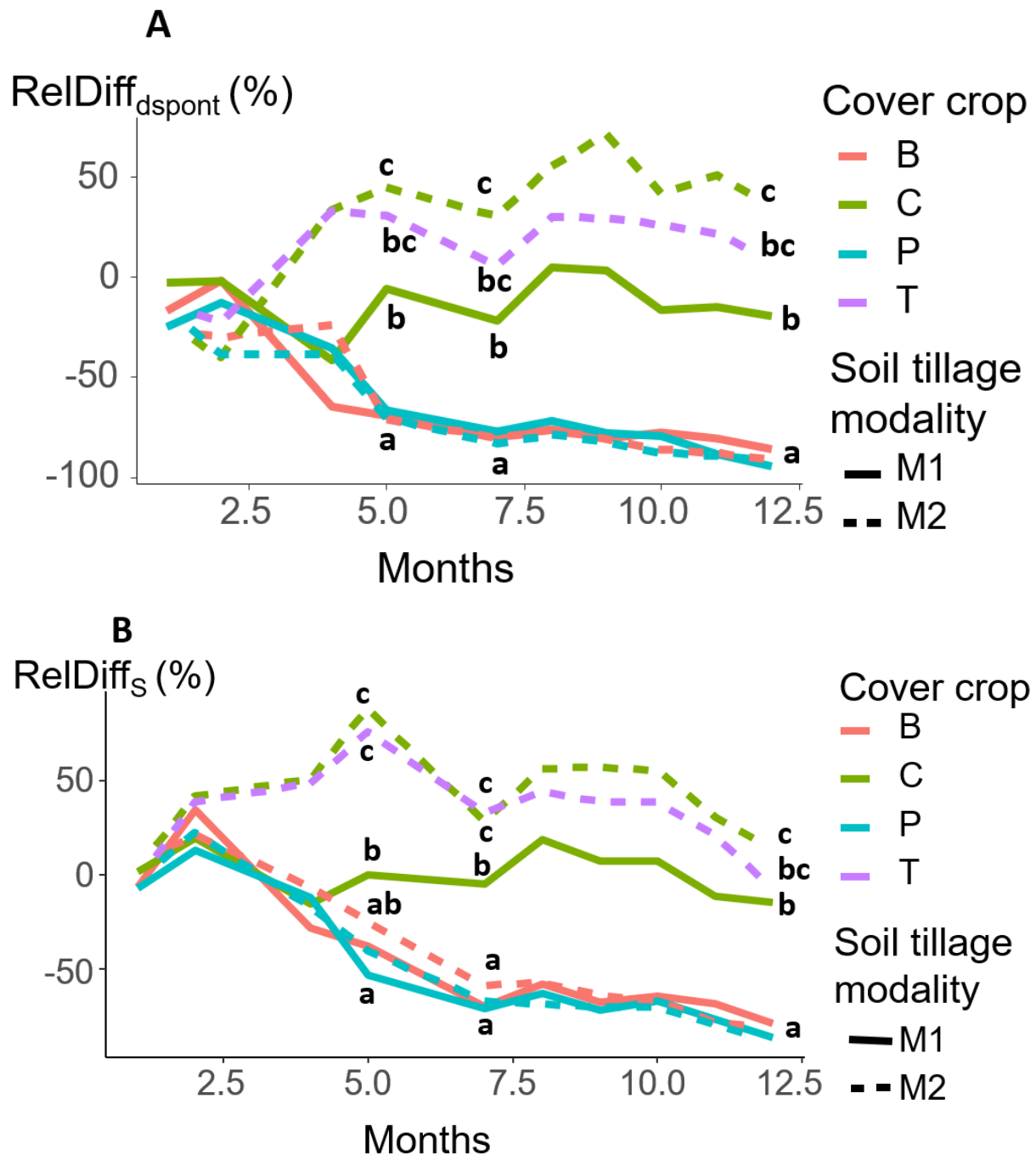


Figure III.1 : The relative difference between the densities of spontaneous species observed in a treatment and the one observed in the control treatment M1T (RelDiff_{dspond}) (A) and the relative difference between the species richness observed in a treatment and that observed in the control treatment M1T (RelDiff_S) (B) in the eight treatments over 12 months for the 120 quadrats (8x15). Different letters indicate a significant difference between treatments (Tukey HSD test with $\alpha = 0.05$). M1B: without false seedbed + *Brachiaria* mixture; M1C: without false seedbed + *Crotalaria spectabilis*; M1P: without false seedbed + *Pueraria phaseoloides*; M1T: without false seedbed + spontaneous vegetation; M2B: with false seedbed + *Brachiaria* mixture; M2C: with false seedbed + *Crotalaria spectabilis*; M2P: with false seedbed + *Pueraria phaseoloides*; M2T: with false seedbed + spontaneous vegetation.

Tableau III.2: Mean densities (d_{spont}), species richness (S) and Shannon's diversity index (H') of the spontaneous species communities in each treatment and at each measurement date (ti), followed by the corresponding standard deviation. Different letters indicate a significant difference between dates for one treatment (Tukey HSD test with $\alpha = 0.05$; all tests were highly significant ($P < 0.001$). M1B: without false seedbed + Brachiaria mixture; M1C: without false seedbed + Crotalaria spectabilis; M1P: without false seedbed + Pueraria phaseoloides; M1T: without false seedbed + spontaneous vegetation; M2B: with false seedbed + Brachiaria mixture; M2C: with false seedbed + Crotalaria spectabilis; M2P: with false seedbed + Pueraria phaseoloides; M2T: with false seedbed + spontaneous vegetation.

	t1	t2	t4	t5	t7	t8	t9	t10	t11	t12
d_{spont}										
M1B	259.7 ±123.1 c	173.6 ±100.2 b	57.7 ±34.4 a	45.6 ±27.5 a	45.1 ±34.8 a	41.1 ±25.4 a	33.9 ±22.6 a	41.3 ±39.2 a	37.1 ±35.2 a	28.3 ±26.6 a
M1C	304.5 ±84.0 b	173.6 ±91.2 a	96.8 ±45.2 a	141.9 ±90.2 a	181.3 ±99.0 a	185.9 ±57.2 a	185.6 ±80.2 a	159.5 ±68.0 a	165.6 ±92.7 a	166.1 ±99.2 a
M1P	235.4 ±70.0 d	155.0 ±113.3 c	107.1 ±67.0 bc	50.2 ±32.1 ab	52.3 ±37.9 ab	49.2 ±23.7 ab	40.0 ±24.8 a	38.8 ±26.8 a	22.2 ±20.6 a	10.5 ±7.8 a
M1T	313.3 ±75.1 c	177.4 ±78.5 ab	165.6 ±55.3 ab	150.7 ±46.8 a	231.7 ±66.8 b	177.5 ±43.2 ab	180.5 ±69.5 ab	192.0 ±58.7 ab	194.9 ±45.8 ab	206.4 ±78.7 ab
M2B	228.5 ±76.7 c	123.7 ±68.5 b	125.6 ±104.5 b	43.2 ±32.3 a	45.6 ±36.3 a	41.1 ±29.7 a	33.6 ±22.1 a	26.4 ±19.1 a	22.9 ±24.3 a	16.3 ±16.1 a
M2C	241.3 ±73.5 b	106.1 ±37.5 a	221.1 ±94.9 ab	217.9 ±133.9 ab	302.1 ±132.6 b	276.5 ±67.6 b	309.9 ±102.7 b	272.5 ±81.1 b	294.7 ±105.6 b	279.2 ±120.3 b
M2P	266.4 ±68.5 c	109.3 ±63.8 b	101.1 ±71.8 b	43.7 ±32.6 a	38.4 ±30.8 a	36.8 ±22.8 a	30.7 ±13.2 a	23.5 ±13.5 a	20.8 ±18.0 a	16.0 ±13.4 a
M2T	269.3 ±90.1 b	137.1 ±59.1 a	219.5 ±55.0 ab	196.0 ±102.8 ab	244.3 ±112.3 b	230.4 ±69.5 ab	232.5 ±64.8 ab	242.1 ±79.5 b	236.5 ±78.5 b	222.7 ±106.2 ab
S										
M1B	5.6 ±1.8 b	5.9 ±1.6 b	3.4 ±2.3 a	2.1 ±1.3 a	1.9 ±0.9 a	2.3 ±1.2 a	2.1 ±0.9 a	2.1 ±1.1 a	2.3 ±1.7 a	2.±1.2 a
M1C	6.1 ±1.3 ad	5.3 ±1.9 ac	4.0 ±1.6 ab	3.5 ±1.1 a	6.1 ±2.7 ad	6.6 ±2.6 bcd	7.1 ±3.1 cd	6.5 ±2.6 bcd	6.7 ±3.4 bcd	8.6 ±3.5 d
M1P	5.5 ±1.2 b	5.0 ±1.9 b	4.1 ±2.7 b	1.6 ±0.8 a	1.9 ±1.4 a	2.1 ±1.3 a	1.9 ±1.1 a	2.0 ±1.4 a	1.8 ±1.5 a	1.4 ±0.8 a
M1T	6.0 ±1.3 bc	4.4 ±1.7 ab	4.7 ±1.6 ab	3.5 ±1.1 a	6.5 ±1.9 bc	5.6 ±1.6 ac	6.6 ±2.8 bc	6.1 ±2.0 bcd	7.5 ±2.4 c	10.1 ±2.7 d
M2B	6.4 ±1.1 c	5.4 ±1.1 bc	4.4 ±2.4 b	2.6 ±1.3 a	2.7 ±1.5 a	2.4 ±1.1 a	2.4 ±1.0 a	2.0 ±1.0 a	1.6 ±0.9 a	1.9 ±1.3 a
M2C	6.1 ±0.8 a	6.3 ±1.7 a	7.1 ±1.8 ab	6.5 ±2.5 a	8.3 ±2.3 abc	8.7 ±2.9 ad	10.3 ±2.0 cd	9.4 ±2.0 bd	9.8 ±2.6 bd	11.3 ±3.3 d
M2P	5.7 ±0.8 c	5.4 ±1.4 c	3.9 ±1.7 b	2.1 ±1.7 a	2.1 ±1.6 a	1.7 ±0.9 a	1.9 ±0.7 a	1.8 ±0.8 a	1.5 ±0.7 a	1.2 ±0.7 a
M2T	5.8 ±0.8 a	6.1 ±1.3 ab	7.0 ±1.6 ac	6.1 ±1.9 ab	8.6 ±1.7 cd	8.1 ±1.5 bcd	9.1 ±1.9 cd	8.4 ±1.7 cd	9.1 ±3.0 cd	9.3 ±2.8 d
H'										
M1B	1.8 ±1.8 b	1.9 ±1.6 b	1.3 ±2.3 ab	0.7 ±1.3 a	0.6 ±0.9 a	0.8 ±1.2 a	0.8 ±0.9 a	0.7 ±1.1 a	0.8 ±1.7 a	0.7 ±1.2 a
M1C	1.8 ±1.3 ac	1.6 ±1.9 ab	1.5 ±1.6 ab	1.3 ±1.1 a	1.9 ±2.7 ac	2.2 ±2.6 c	2.2 ±3.1 c	2.1 ±2.6 bc	2.1 ±3.4 bc	2.4 ±3.5 c
M1P	1.9 ±1.2 c	1.6 ±1.9 c	1.3 ±2.7 bc	0.4 ±0.8 a	0.5 ±1.4 a	0.7 ±1.3 ab	0.6 ±1.1 ab	0.6 ±1.4 ab	0.6 ±1.5 ab	0.3 ±0.8 a

M1T	1.9 ±1.3 bd	1.5 ±1.7 ab	1.6 ±1.6 bc	1.1 ±1.1 a	2.0 ±1.9 cd	1.9 ±1.6 bd	2.1 ±2.8 cd	2.0 ±2.0 bd	2.2 ±2.4 de	2.7 ±2.7 e
M2B	1.9 ±1.1 c	1.8 ±1.1 c	1.7 ±2.4 bc	1.0 ±1.3 ab	1.0 ±1.5 ab	0.9 ±1.1 ab	1.0 ±1.0 ab	0.7 ±1.0 a	0.5 ±0.9 a	0.7 ±1.3 a
M2C	1.9 ±0.8 a	2.2 ±1.7 ab	2.4 ±1.8 ac	2.1 ±2.5 ab	2.4 ±2.3 bc	2.4 ±2.9 bc	2.7 ±2.0 c	2.7 ±2.0 c	2.7 ±2.6 c	2.8 ±3.3 c
M2P	1.7 ±0.8 b	2.0 ±1.4 b	1.5 ±1.7 b	0.6 ±1.7 a	0.7 ±1.6 a	0.5 ±0.9 a	0.7 ±0.7 a	0.6 ±0.8 a	0.5 ±0.7 a	0.3 ±0.7 a
M2T	1.7 ±0.8 a	2.1 ± 1.3 ac	2.4 ±1.6 bcd	2.0 ±1.9 ab	2.5 ±1.7 cd	2.4 ±1.5 bcd	2.7 ±1.9 d	2.5 ±1.7 cd	2.5 ±3.0 cd	2.5 ±2.8 cd

3.2. Effects of treatments on the density, species richness and diversity of the spontaneous species community

The sown cover crop species, soil tillage modality and their interaction affected the species density, richness and diversity (Shannon's diversity index) (Fig. III.2, SM.B.2). For these three variables, differences between treatments appeared 2 months post-sowing. At this date, the interaction between the sown cover crop species and the soil tillage modality was significant. From 4 months post-sowing, the interaction remained significant and the sown cover crop species was always highly significant thereafter.

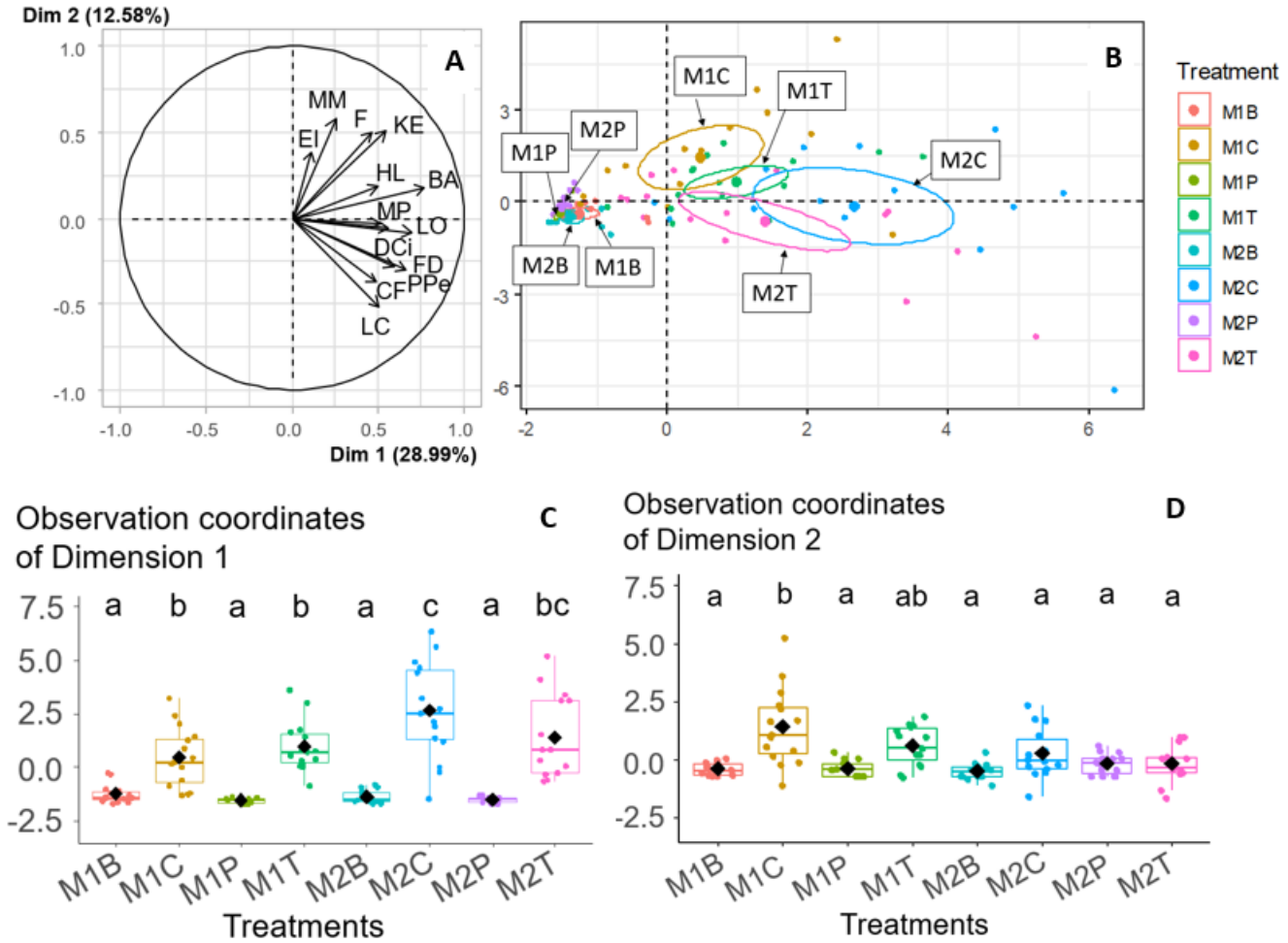
From 2 months post-sowing, the densities of spontaneous species (d_{spont}) associated with *P. phaseoloïdes* (P) and the *Brachiaria* mixture (B) were lower than in the control M1T (respectively about 80% and 75% 12 months post-sowing). On the contrary, the densities of spontaneous species (d_{spont}) with false seedbed associated with *C. spectabilis* (M2C) and the control (M2T) were higher than in the control M1T (respectively about 50 and 40% 12 months post-sowing) (Fig. III.2A). From 5 months post-sowing, the relative difference in d_{spont} with the control M1T ($\text{RelDiff}d_{\text{spont}}$) for treatments associated with *P. phaseoloïdes* (P) and the *Brachiaria* mixture (B) were significantly lower than that observed in the other treatments. From 7 months post-sowing, $\text{RelDiff}d_{\text{spont}}$ was significantly lower for spontaneous species associated with *C. spectabilis* (C) without false seedbed (M1C) than with false seedbed (M2C). d_{spont} in M2C stayed far higher than in the control M1T (30 to 50%), while d_{spont} in M1C stayed slightly lower than in the control M1T.

The species richness (S) of spontaneous species generally showed the same trends as d_{spont} , except that differences between S in M2C and M2T compared to the other treatments were more pronounced.

The Shannon's diversity index (H') was significantly lower for treatments with *Brachiaria* sp. (B) and *P. phaseoloïdes* (P) than for the treatments with *C. spectabilis* (C) and the control (T) 7 and 12 months post-sowing (SM.B.2).

3.3. Community composition 12 months post-sowing

The cover crop species and soil tillage modality affected the composition of the monitored communities after 12 months (Figures III.3 and III.4, SM.B.2). All of the identified spontaneous species, along with their name abbreviations, are presented in Supplementary Material (SM.B.3).



*Figure III.2: Principal component analysis (PCA) performed on densities of the 13 most frequent spontaneous species of the communities monitored at 12-months post-sowing: (A) correlation circle between variables on the first two axes; (B) observations in the first two axes with representation of the treatments (ellipses and colors); Observation coordinates in Dimension 1 (C) and Dimension 2 (D). EI: *Eleusine indica*; MM: *Mikania micrantha*; F: *Filicophyta* sp.; KE: *Kyllinga erecta*; HL: *Hedyotis lancifolia*; BA: *Bidens alba*; MP: *Mecardonia procumbens*; LO: *Ludwigia octovalvis*; DCi: *Digitaria ciliaris*; PPe: *Peperomia pellucida*; FD: *Fimbristylis dichotoma*; CF: *Cardamine flexuosa*; LC: *Lindernia crustacea*; M1B: without false seedbed + *Brachiaria* mixture; M1C: without false seedbed + *Crotalaria spectabilis*; M1P: without false seedbed + *Pueraria phaseoloides*; M1T: without false seedbed + spontaneous vegetation; M2B: with false seedbed + *Brachiaria* mixture; M2C: with false seedbed + *Crotalaria spectabilis*; M2P: with false seedbed + *Pueraria phaseoloides*; M2T: with false seedbed + spontaneous vegetation.*

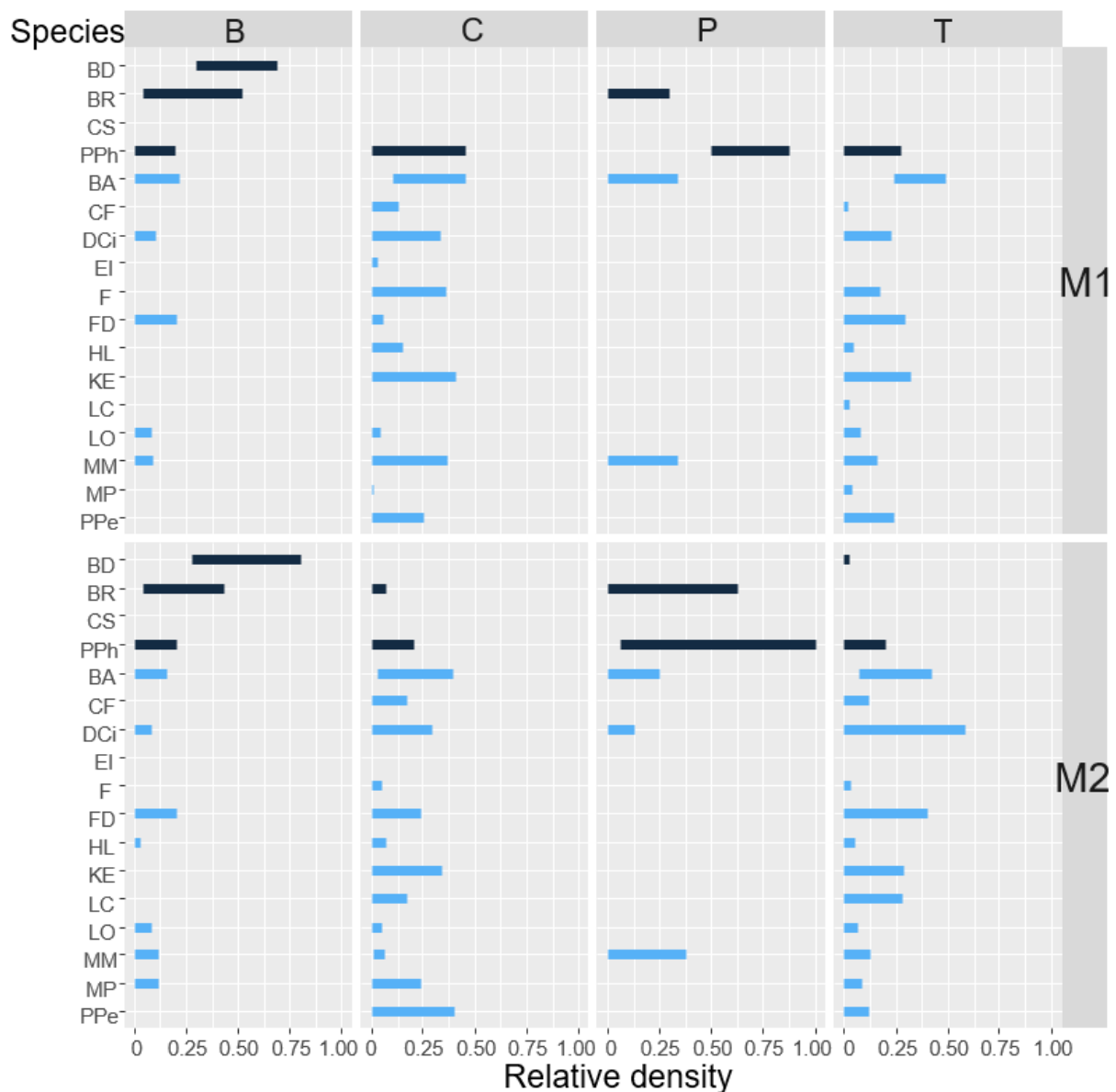


Figure III.3: Relative densities of the 13 most frequent spontaneous species and of the cover crop species at 12 months post-sowing. Data correspond to the measured densities on the quadrats of each treatment. BD: *Brachiaria decumbens*; BR: *Brachiaria ruziziensis*; CS: *Crotalaria spectabilis*; PPh: *Pueraria phaseoloides*; EI: *Eleusine indica*; MM: *Mikania micrantha*; F: *Filicophyta*; KE: *Kyllinga erecta*; HL: *Hedyotis lancifolia*; BA: *Bidens alba*; MP: *Mecardonia procumbens*; LO: *Ludwigia octovalvis*; DCi: *Digitaria ciliaris*; PPe: *Peperomia pellucida*; FD: *Fimbristylis dichotoma*; CF: *Cardamine flexuosa*; LC: *Lindernia crustacea*; B: modality with *Brachiaria* mixture; C: modality with *Crotalaria spectabilis*; P: modality with *Pueraria phaseoloides*; T: modality with control; M1: without false seedbed; M2: with false seedbed; in dark blue: the four cover crops; in pale blue: the 13 most common spontaneous species of the study.

The first two PCA axes constructed on the densities of the 13 most frequent spontaneous species explained 41.6% of the total variance. *Bidens alba* (BA), *Ludwigia octovalvis* (LO) and *Fimbristylis dichotoma* (FD) contributed the most to Axis 1 (5.64%, 12.75% and 11.65%, respectively). *Mikania micrantha* (MM), *Lindernia crustacea* (LC), *Kyllinga erecta* (KE) and

Filicophyta sp. (F) contributed the most to Axis 2 (20.25%, 16.15%, 15.52% and 15.30%, respectively). *Fimbristylis dichotoma* (FD) and *Peperomia pellucida* (PPe) densities appeared to be closely correlated according to their positions on the ACP (Fig. III.3.A, close arrows). The same results were obtained for *Digitaria ciliaris* (DCi), *Mecardonia procumbens* (MP) and *Ludwigia octovalvis* (LO) on the one hand, and *Filicophyta* sp. (F) and *Kyllinga erecta* (KE) on the other.

Two groups of treatments were clearly distinguished on the PCA: treatments with *Brachiaria* sp. (B) and *P. phaseoloïdes* (P) on the left side, and treatments with *C. spectabilis* (C) and the control (T) on the right. These two groups were significantly different on both axes (Tukey test performed on the axis 1 and 2 coordinates, Fig. III.3.C and D, $p < 0.05$). Moreover, M2C did not overlap with M1C and M1T on both axes (Fig. III.3.D).

No species were specifically present in one treatment, but two spontaneous species succeeded in becoming established in every treatment, i.e. *Bidens alba* (BA) and *Mikania micrantha* (MM) (Fig. III.4). Communities associated with *P. phaseoloïdes* (P) included only a few species (see species richness results). Only the two ubiquitous species *Bidens alba* (BA) and *Mikania micrantha* (MM) were found in M1P, while *Digitaria ciliaris* (DCi) was also found in M2P. Spontaneous plant communities in treatments associated with *Brachiaria* sp. (B) were slightly richer, with *Bidens alba* (BA), *Mikania micrantha* (MM), *Digitaria ciliaris* (DCi), *Fimbristylis dichotoma* (FD) and *Ludwigia octovalvis* (LO) in M1B and the same species as well as *Hedyotis lancifolia* (HL) and *Mecardonia procumbens* (MP) in M2B. Several spontaneous species were only present in treatments with *C. spectabilis* (C) and the control (T).

4. Discussion

The results of our study were obtained over a 1-year period on a single site. However, considering that during this year there were no extreme climatic events, that rainfall was similar to the 10-year annual mean and that the chosen field and its management were representative of banana crop fields in Guadeloupe, we consider that our results would be transposable to other years and fields with similar characteristics.

4.1. The cover crop affects the density, richness and diversity of the spontaneous vegetation

In this study, we showed that the spontaneous plant communities had contrasted dynamics over 1 year, depending on the sown cover crop species. However, the first 2 months post-sowing, the spontaneous plant densities in all treatments decreased markedly. This could possibly be explained by a high level of insect predation on the seedlings just after emergence (Petit et al., 2011), or even mollusc predation, which we observed during the study. After these 2 months, a marked difference was observed between communities associated with *P. phaseoloïdes* (P) and *Brachiaria* sp. (B) on one hand, and communities associated with *C. spectabilis* (C) and the control (T) on the other, i.e. the species richness and diversity decreased with time in communities associated with *P. phaseoloïdes* (P) and *Brachiaria* sp. (B), whereas these metrics increased with time in communities associated with *C. spectabilis* (C) and the control (T). These results suggest differences in the abilities of these cover crop species to compete for resources (mainly light) or to develop a physical barrier to seed germination and seedling emergence, i.e.

the two main processes by which cover crops can limit the growth of neighbouring species (Teasdale et al., 2007; Médiène et al., 2011).

Indeed, *Pueraria phaseoloides* (PPh) is a perennial twining liana with large leaves that climb on other species and stifle them by occupying the space and reducing their access to light. This species appears to be a particularly strong competitor, according to the very low species richness and density of the spontaneous plant community we observed. Tardy et al. (2015) showed that *Pueraria phaseoloides* invests carbohydrates in support and light acquisition structures (respectively stems and leaves), while rapidly producing substantial biomass. These growth characteristics could be associated with efficient light interception and acquisition to the detriment of the neighbouring plants. In our experiment, the only species that succeeded to grow with *Pueraria phaseoloides* were: i) the liana *Mikania micrantha* (MM), which has the same growth habit as *Pueraria phaseoloides* and seems to grow more quickly, ii) and the erect species *Bidens alba* (BA), whose rapid growth may allow it to rise above the *Pueraria phaseoloides* cover thereby avoiding being stifled by this species.

Brachiaria decumbens (BD) and *Brachiaria ruziziensis* (BR) are perennial semi-erect species with a high growth rate and biomass that is invested in expanding the leaf area (Damour et al., 2016, Tardy et al., 2015). They tend to maximize light interception with light acquisition organs (Tardy et al., 2015). They also densely cover the soil by tillering and emitting stolons, which consequently prevent seed germination and emergence. Indeed, under *Brachiaria decumbens* and *Brachiaria ruziziensis* cover, we observed high humidity and low incident light, which could have prevented seed germination and growth. It likely also prevented small spontaneous species from colonising the area, which was the case for *Cardamine flexuosa* (CF) and *Mecardonia procumbens* (MP) (Fig.III.4) and could explain the low species richness and diversity observed in these communities. However, other species succeeded in growing within *Brachiaria decumbens* and *Brachiaria ruziziensis* cover. The liana *Mikania micrantha* (MM) had likely grown by twinning on the supporting *Brachiaria decumbens* and *Brachiaria ruziziensis* plants. The erect species *Bidens alba* (BA) likely succeeded in growing because of its tall habit, which enabled it to pierce through the *Brachiaria* cover.

Crotalaria spectabilis (CS) is an annual erect plant with a low crown width (Tardy et al. 2015). This low crown width was probably responsible for poor soil shading and poor space and light competition. This poor competitive ability, in addition to the caterpillar attack that occurred between the 4th and the 5th months post-sowing which probably contributed to the decrease in the *C. spectabilis* population, may explain the marked development of spontaneous species in these treatments. Moreover, *Crotalaria spectabilis* is an annual species with a 6-month cycle. This may explain why communities in treatments associated with *C. spectabilis* (C) thereafter tended to have the same dynamics as communities in the control treatment (T) without cover crops.

4.2. Soil tillage affects spontaneous plant communities depending on the cover crop sown

Our results showed that the soil tillage operations affected the spontaneous species density and the species richness of the spontaneous plant community only when the *Crotalaria spectabilis* cover crop had been sown. These results could probably be explained by an effect of soil tillage

on the seedbank, which may germinate and grow if the cover crop competition intensity is moderate.

Without false seedbed (modality M1) the soil was ploughed with a spading machine at 40 cm depth 1 day before sowing. Therefore, mixed spontaneous species seeds were likely present within the 0-40 cm soil layer, i.e. a depth at which they would be unable to germinate because of their small size. When the false seedbed technique was used (M2), the 5 cm upper soil layer was fragmented three times before sowing at 5 cm depth with a seedbed cultivator and a power harrow. These supplementary soil operations took place after seedling emergence so as to destroy them and prevent further growth, as well as to deplete the spontaneous species soil seedbank (seeds and rhizomes) (Ringselle et al., 2019). Our results showed that spontaneous species densities either did not differ between the two soil tillage modalities (treatments associated with *P. phaseoloïdes* (P) and *Brachiaria* sp. (B) and the control (T)), or they were higher with the false seedbed technique than without (treatments associated with *C. spectabilis* (C)). This suggests that the spontaneous species soil seedbank was not depleted sufficiently and that seed germination was favoured. Indeed, seed germination could have been favoured in treatments with false seedbed (M2) via improvement in the ground-seed contact (Senarathne and Sangakkara, 2009) and consequently also in seed moistening. Otherwise, seed germination and seedling emergence could have been promoted with false seedbed because seeds were placed in a more fragmented superficial soil layer with better access to light and oxygen. Moreover, the false seedbed technique may have failed to destroy rhizomes present in the superficial layers (Lamour and Lotz, 2007; Ringselle et al., 2019). Conversely, the successive soil operations may have resulted in these rhizomes being chopped into small pieces and disseminated across the sub-plots. We observed more rhizome species like *Fimbristylis dichotoma* (FD) and *Digitaria ciliaris* (DCi) with false seedbed (M2) than without false seedbed (M1) (Fig. III.4). Consequently, we concluded that successive passages of the power harrow and seedbed cultivator were probably responsible for the higher density and richness of spontaneous species we observed with the false seedbed modality (M2) because the soil seedbank depletion by repeated destruction of emerging seedlings did not offset the favourable effects on seed germination and weed dissemination by rhizome fragmentation.

Finally, this is the first study to show that, under a tropical climate, sown cover crop species combined with different soil tillage modalities have strong impacts on the species density, richness and diversity of the spontaneous plant community over a 1-year period.

4.3. Taxonomic diversity vs. functional diversity

In this experimental study, we tested three cover crop species and revealed their contrasted effects. However, a broad range of cover crop species may be used in agrosystems and testing all of them is not possible. Above we discussed that the plant growth habit (erect, semi-erect, liana) and some cover crop morphological characteristics reported in the literature could be a useful basis for discussing the competitive ability of species and the effects of cover crops on the spontaneous plant community composition and density. A trait-based approach, as described in Duarte et al. (1995) and Garnier et al. (2018), could be used to describe species (cover crops and spontaneous species) according to traits related to competition relationships, to gain in genericity and save research time. Among these traits, the flowering dates of the cover crops and spontaneous species (Storkey, 2006), their heights (Storkey, 2006) (proxy of light

availability for neighbours) and biomass (Bàrberi and Mazzoncini, 2001; Senarathne and Sangakkara, 2009) (proxy of competition intensity) would warrant measurement, in addition to the growth habit.

The analysis of such traits could also help measure the functional diversity of the communities and not only their species diversity. Functional diversity would have the advantage of shedding light on the mechanisms by which cover crops affect the spontaneous plant community (Díaz et al., 2007; Petchey and Gaston, 2006). The species diversity we observed in some treatments (e.g. treatments associated with *C. spectabilis* (C) with high diversity or slightly higher richness, although not significant, in treatments associated with *Brachiaria* sp. (B) compared to treatments associated with *P. phaseoloides* (P)) may have hidden functional redundancy, e.g. a similar response of some spontaneous species to a treatment.

4.4. Management strategies to control wild species

We showed that two management strategies (the use of cover crops and soil tillage) could partially control spontaneous species and that combining them could, in some conditions, improve this control. Other strategies like regular vegetation cutting with a rotary slasher could be combined to further enhance control.

Some of the spontaneous species observed in this study seemed be very hard to control. In tropical areas, lianas represent a major functional type, which could be responsible for serious economic problems in crop production (Wyka et al., 2013). This is the case with regard to *Mikania micrantha* (MM), a liana that can twine on banana plants and slow down its growth, particularly young banana plants. This liana did not respond well to the management practices we tested in this study. Other alternatives would be required to control them, such as manual detouring of each banana plant, which is a long and fastidious task.

Beyond the efficiency of these strategies, the targeted level of control of spontaneous species should be defined, depending on the farmer's objectives and on the nuisance these species generate. Maintaining some diversity in the field could improve the delivery of ecosystem services and the system resilience (Jackson et al., 2010; Gaba et al., 2014). For example, maintaining a certain level of spontaneous species in a diversified community may provide shelter for auxiliary fauna to help control pests or food for pollinator insects (Gaba et al., 2014). In our study, *Bidens alba* (BA) was present in all treatments, this species produces flowers year-round and may be a substantial pollination service.

5. Conclusion

Here we showed for the first time that, under a tropical climate, sown cover crop species combined with different soil tillage modalities had substantial impacts on the species density, richness and diversity of the spontaneous plant community over 1 year, during the fallow period in banana cropping systems. This impact differed according to the cover crop and the soil tillage modality, probably related to differences in the competitive ability of the cover crop used and to a lesser extent to soil tillage effects on the soil seedbank. A functional approach could be used in further studies to gain further insight into the mechanisms by which plants compete and

become established in the field. Ultimately, it could help farmers in their weed control strategies by boosting their understanding of the associated mechanisms.

Acknowledgements:

We thank Steewy Lakhia and Jérôme Saint-Marc, technicians at the CIRAD research station in Guadeloupe, for their help in setting up the field experiments. We also thank Nathalie Colbach and the two anonymous reviewers for their constructive comments that helped us improve this manuscript. We finally thank David Manley for English editing assistance

Funding

This work was funded by the European Regional Development Fund for the RIVAGE project.

Conflicts of interest:

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Ethics approval

Not applicable

Consent to participate

Not applicable

Consent for publication

Not applicable

Availability of data and material

The datasets generated during and/or analyzed during the current study are only available from the corresponding author on reasonable request.

Code availability

Not applicable

Authors' contributions

Conceptualization, D.R, M.D. and G.D.; Methodology, D.R. and G.D.; Resources, M.D.; Investigation, D.R and M.L.; Data Curation, D.R.; Formal analysis, D.R.; Writing – Original Draft, D.R., M.D and G.D.; Funding Acquisition, M.D. and G.D.; Supervision, M.D. and G.D.

TRANSITION

Le chapitre 1 nous a permis de conclure que sous l'influence de deux filtres biotiques et abiotiques (plantes de services combinées à l'utilisation du faux semis), les communautés végétales obtenues étaient différentes par leurs densités, richesses spécifiques et compositions.

Nous avons également conclu que les plantes de services *Brachiaria sp.* et *Pueraria phaseoloïdes* se montraient plus compétitives que *Crotalaria spectabilis*. De plus, quand une plante de services se révélait être peu compétitive, le faux semis (M2) favorisait le développement des espèces spontanées.

Enfin, deux espèces ubiquistes ont été observées : *Mikania micrantha* (MM) et *Bidens alba* (BA). Le contrôle de ces deux espèces de spontanées par les plantes de services s'est révélé difficile.

Dans le chapitre 2 nous étudierons si ces communautés diffèrent également par leur structure fonctionnelle. De plus, nous étudierons les interactions entre plantes de services et espèces spontanées. L'objectif du chapitre 2 est ainsi d'étudier les relations de compétitions entre espèces dont résultent ces communautés végétales et qui peuvent être mises en lumière via l'étude de leur structure fonctionnelle.

Il répond à la deuxième question de recherche (QR2) :

« Comment le développement et la composition de la communauté de spontanées et le développement de la population de plantes de services sont-ils orientés par les compétitions entre plantes de services et spontanées? »

Dans ce chapitre, nous chercherons à valider les hypothèses suivantes :

Hyp 2.1 : La divergence fonctionnelle des communautés est plus élevée dans les communautés avec des niveaux élevés de compétition interspécifiques, ce qui suggère une différenciation des niches fonctionnelles, permettant la coexistence des espèces.

Hyp 2.2 : La diversité fonctionnelle est plus élevée dans les communautés avec une diversité initiale des espèces élevée.

Hyp 2.3 : Les valeurs de traits des plantes de services diffèrent de celles des espèces spontanées, les plantes de service ayant des valeurs de traits d'acquisition plus élevées que les spontanées.

Hyp 2.4 : Les valeurs de traits des plantes de services et des espèces spontanées présentes au sein des communautés sont liées.

IV. CHAPITRE 2

Le chapitre 2 correspond à un article en préparation avancée dont la soumission est prévue à *Agriculture, Ecosystems and Environment*.

Plant height and biomass as predictors of interactions between cover crops and spontaneous species in communities with different functional structure

RAKOTOMANGA Diane ^{1,2,3}, KAZAKOU Elena ⁴, DAMOUR Gaëlle ^{1,3}

1. CIRAD, UPR GECO, F-34398 Montpellier, France.
2. CIRAD, UPR GECO, F-97130 Capesterre-Belle -Eau, Guadeloupe, France.
3. GECO, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France.
4. Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (UMR 5175), Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Univ Paul Valéry Montpellier 3, Institut Agro, Montpellier, France, 1919 route de Mende, 34293, Montpellier Cedex 5, France.

1. Introduction

In agricultural systems, the use of a cover crop is an interesting way to diversify cropping systems and support ecosystem functions and services impaired in intensified monocultures, like the maintenance of soil fertility, the prevention of soil erosion or the control of pest (Lu et al., 2000; Snapp et al., 2005; Damour et al., 2015; Garcia et al., 2018). Therefore, using cover crops can enable to limit the use of chemical input like pesticides or fertilizers. However, cover crop covers are rarely pure because a variable amount of spontaneous species develops within this cover (Damour et al., 2018). On the other hand, obtaining a pure cover crop cover could represent an impoverishment of the plant community, reducing its diversity and likely, the level of the services delivered (Navas, 2012). Indeed, Hector and Bagchi (2007) demonstrated that increasing the number of species among a community could improve the system multifunctionality, with different species supporting different services. Consequently, accepting to use mixed covers wherein some spontaneous species coexist with sown cover crops could be an interesting way to limit the use of herbicides and increase multifunctionality of agrosystems. Delivering multiple ecosystem services from a unique community depends on the functional differences between species of this community, which result from the number and the combination of species (Storkey et al., 2015).

The spontaneous species that develop within the sown cover crops result from their response to abiotic filters (e.g. environment or cultural practices) and from interactions with the sown cover crops. Cover crops present a wide range of aboveground and underground resources acquisition and competition abilities. Species competitive abilities partly explain their more or less satisfying installation in pure cover. In comparison with spontaneous species, cover crops have been selected generally for their high biomass and growth rate, and have generally good abilities to acquire resources, which confer them a strong ability to compete with spontaneous species

(Tribouillois et al., 2015, Garcia et al., 2020). Co-existence of sown cover crops and spontaneous species may however result from i) differences between species in environmental affinities or nutrition requirements, which enhance niche partitioning (complementarity for resources) (Petchey & Gaston, 2006; Gross et al., 2007), ii) or a selection effect, that is an increase probability to have competitive or complementary species in community with high species diversity (Loreau et al., 2001).

The trait-based approach (Lavorel & Garnier, 2002; Suding et al., 2008) has been used to understand community assembly rules, which predict which species present in the regional pool will succeed to develop in a particular environment, according to their trait values (Keddy, 1992). In particular, functional traits (root and leaf traits) related to species competition for resources (light, water and nutrient) have been used to explain the mechanisms that underlie plant community assembly (Duarte et al., 1995; Garnier et al., 2018). Here, we assume that competition for light has a higher impact on community assembly than competition for soil resources in the early stage of herbaceous communities (Minotti, 1991). Some plant traits related to light interception and carbon acquisition through photosynthesis have been linked to competition for light. Plant height has been related to the capacity of plants to intercept light (Gaudet & Keddy, 1988; Storkey, 2006; Violle et al., 2009), so as other size-related traits like plant leaf area or biomass (Bàrberi and Mazzoncini, 2001). Leaf traits of the leaf economic spectrum (LES) (Wright et al., 2004), like specific leaf area (SLA) and leaf nitrogen content, have been related to plant photosynthetic capacity and relative growth rate (Lambers & Poorter, 2004). These traits were used to oppose acquisitive species (likely to be good competitors) and conservative species (likely to be poor competitors) (Wright et al. 2004). In addition, the leaf dry matter content (LDMC) has been also used to describe plant strategies for resource acquisition (Wilson et al., 1999).

The functional structure of the community, i.e. the distribution of the traits values within the community (Díaz et al., 2007), has been described with several metrics. Most of them use the sum or the average functional distances between species pairs, distribution of abundances along functional traits axis or distances between species along a hierarchical classification (see Garnier & Navas, 2012 for a review). The Community Weighted Mean (CWM) and the Community Weighted Variance (CWV) are two frequently used metrics calculated on one trait. CWM is reviewed as a key descriptor of the community functional structure (Garnier et al., 2004) and account for the dominance (or “mass ratio”) hypothesis (trait values of species affect ecosystem processes in proportion to their local biomass) (Grime, 1998). CWV accounts for the “niche complementarity hypothesis” (ecosystem processes depend on the presence of species which use resources in a complementary manner) (Petchey & Gaston, 2006). Multidimensional functional diversity indices are also frequently used, and among them, the functional divergence (FDiv) (Villegger, Mason & Mouillot, 2008) and the Rao’s quadratic entropy (RaoQ) (Botta-Duka, 2005). FDiv relates to how abundance is distributed within the functional trait space occupied by the species of the community (Villegger, Mason & Mouillot, 2008). High functional divergence indicates a high degree of niche differentiation, and thus low resource competition (Mason et al., 2005). RaoQ represents the mean functional distance between two randomly chosen individuals in the multivariate functional trait space (Botta-Duka, 2005).

In this study, we aimed to get insight into the functional structure of communities composed of one sown cover crop species and the spontaneous species that can grow with them, along two

unrelated gradients, experimentally applied: a gradient of competitiveness of the sown species and a gradient of initial species diversity resulting from an initial soil perturbation. We seek to answer two questions: 1) How the functional structure of communities with a high competitive sown cover crop and/or high initial diversity level differ from the functional structure of communities with the opposite characteristics? 2) Do the values of aboveground traits of species can explain the interactions between cover crops and the spontaneous species present in the same community? We hypothesized that: i) the functional diversity of communities is higher in communities where the cover crop has a high competitiveness, which suggests a differentiation of the functional niches allowing species coexistence (hypothesis 1), ii) the functional diversity is higher in communities with high initial species diversity (hypothesis 2) iii) the trait values of the cover crops differ from the trait values of spontaneous species, cover crops species having more acquisitive trait values than spontaneous species (hypothesis 3), iv) and that the trait values of cover crops and of spontaneous species are related (hypothesis 4).

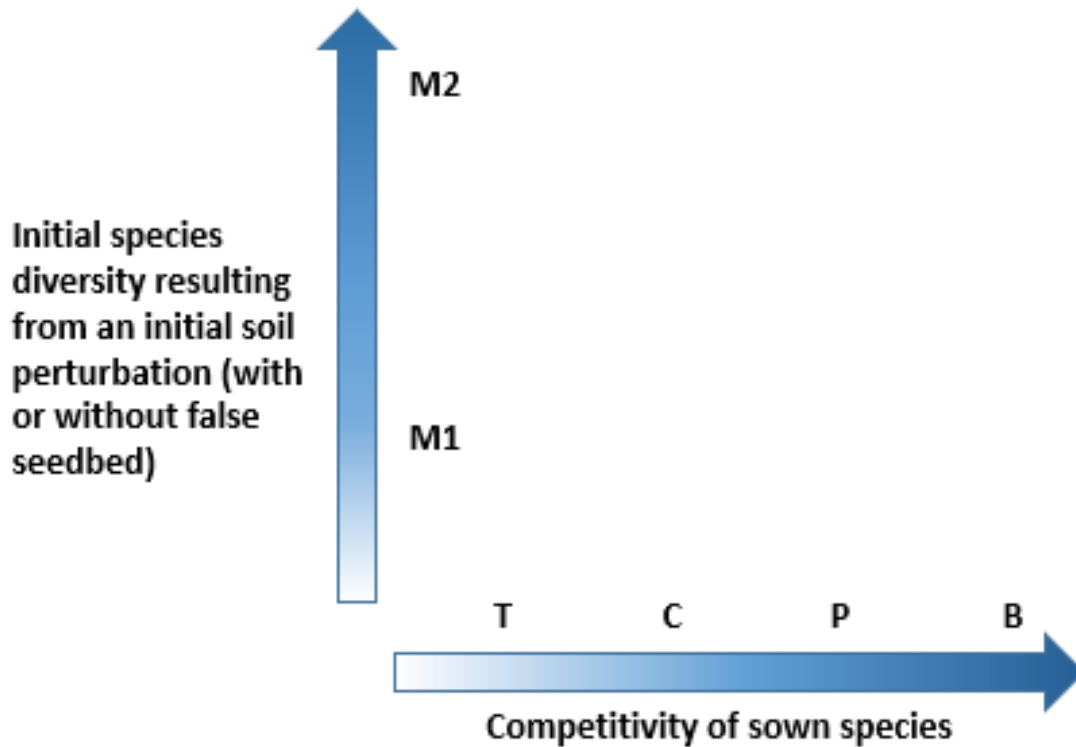
We tested these hypotheses in an improved fallow (i.e. a fallow sown with cover crops) preceding banana crop, where these two gradients were generated by the sowing of cover crop species with different competition abilities, and by an initial perturbation of the soil by the use (or not) of false seedbed technique before sowing of the cover crop. Previous results acquired on the same experimental design (Rakotomanga et al., 2021) showed that the species density, richness and diversity differed according to the sown cover crop species and to a lower extent according to the use or not of false seedbed. Here, we investigated differences in functional structure of these communities by determining their species composition seven and twelve months after sowing of the cover crop and by measuring seven functional traits associated with competition for light between species to calculate indices describing the community functional structure.

2. Material and method

2.1. Experimental site and design

The experiment took place in a banana plantation in Capesterre-Belle-Eau in Guadeloupe, French West Indies (16°04'39.1''N ; 61°36'17.3''W, 285 m a.s.l.), from June 2018 to June 2019. The cumulated precipitation over the study period was 4,489 mm, with a mean daily temperature of 24.2°C (range 21.5-27.5°C), and a mean solar radiation of 422 MJ/m²/month. The soil was an andosol (FAO, 2014) (pH(H₂O): 5.64; M.O: 8.31%). A 0.9 ha field, previously under fallow, was selected. The experimental design was presented in Rakotomanga et al. (2021) and is detailed in SM.C.1. A split-plot design with five blocks and two factors (the soil tillage modality and the species of cover crop sown) was adopted. Soil tillage modality was applied in whole plots and had two modalities: “without false seedbed” (M1), which consists in only one tillage operation before the cover crop sowing and “with false seedbed” (M2), which consists in four successive tillage operations using the false seedbed technique (see SM.C.1). Cover crop species was applied in sub-plots and had four modalities: a 50-50 mixture of *Brachiaria decumbens* (Stapf, 1919) and *Brachiaria ruziziensis* (Germ. & C.M.Evrard, 1953) (sowing density of 10kg.ha⁻¹ each) (modality B), *Crotalaria spectabilis* (Roth, 1821) (sowing density of 30kg.ha⁻¹) (modality C), *Pueraria phaseoloides* (Roxb.) Benth. (sowing density of 30kg.ha⁻¹) (modality P), and non-sown spontaneous vegetation control (modality T). One-meter

wide alleys separated the blocks and each sub-plot was 196 m². The eight treatments were named according to the abbreviations of the two factors (e.g. M1B for without seedbed with *Brachiaria* mixture) (see SM.C.2).



*Figure IV.1: The two unrelated gradients imposed by the experimental factors applied in our experiment: the competitiveness of sown species gradient (resulting from the species of cover crop sown), and the initial species diversity gradient (resulting from the soil tillage modality: with or without false seedbed). M1: without false seedbed; M2: with false seedbed; B: *Brachiaria* mixture; C: *Crotalaria spectabilis*; P: *Pueraria phaseoloides*; T: spontaneous vegetation.*

We hypothesize that the eight different treatments can be positioned along two orthogonal gradients: a gradient of species diversity (false seedbed modify the germination success of the spontaneous species and consequently, the initial composition and the density of species) and a gradient of competitiveness of the sown cover crop species (Fig.IV.1). The application of false seedbed (soil management M2) had resulted in higher species richness and densities than without false seedbed (soil management M1) (Rakotomanga et al. 2021). Cover crop species *Brachiaria* sp. (B) and *Pueraria phaseoloides* (P) are likely to have a higher potential for resource acquisition and high biomasses than *Crotalaria spectabilis* (C) (Tardy et al. 2015).

2.2. Vegetation survey

In each sub-plot, three 50 cm x 50 cm permanent quadrats were installed far from the borders. Each month from July 2018 to June 2019 (dates t1 to t12, with t3 and t6 missing values due to bad weather preventing us from obtaining measurements), all species growing in the quadrats were identified and the number of individuals per species was counted. For each quadrat, at each date, the density of each species (d_i for species i) was calculated as the number of individuals of that species per m². The total densities of all species, of spontaneous species and of cover crop species (respectively d_{tot} , d_{SS} and d_{CC}) were calculated as the sum of the densities of all species, spontaneous species and cover crop species, respectively.

At each date and for each quadrat, the dynamic standing vegetative height (hereafter called “**dynamic height**”) of 5 individuals of each species (or less than 5 when no more individuals were present) randomly identified was measured as the shortest distance between the ground level and the upper boundary of the main photosynthetic tissues (Perez-Harguindeguy et al., 2013). Data were averaged by species, quadrat and date. At each date and for each quadrat, the weighted mean dynamic height of spontaneous species (SS) and of cover crops (CC) (WMH_{SS} and WMH_{CC} respectively) were calculated as:

$$WMH_{SS} = \sum_{j=1}^m Pd_j H_{SS,j}$$

$$WMH_{CC} = \sum_{k=1}^p Pd_k H_{CC,k}$$

With $H_{SS,j}$ the mean dynamic height of the spontaneous species j , $H_{CC,k}$ the mean dynamic height of the cover crop species k , Pd_j the relative density of spontaneous species j according to the total density of all spontaneous species of the quadrat, Pd_k the relative density of cover crop species k in the quadrat, defined as followed:

$$Pd_j = \frac{d_j}{d_{SS}}$$

$$Pd_k = \frac{d_k}{d_{CC}}$$

With d_j the density of the spontaneous species j in the quadrat, d_k the density of the cover crop species k in the quadrat, d_{SS} the density of spontaneous species in the quadrat, d_{CC} the density of the cover crop species in the quadrat.

Twelve months after sowing, the whole vegetation of each quadrat was cut at the ground level, harvested and placed in plastic bags in a cooler. In the laboratory, cover crops and spontaneous species were separated and oven dried at 70°C for 48h then weighted to determine the cover crop dry biomass in the quadrat and the spontaneous species dry biomass in the quadrat (QDB_{CC} and QDB_{ws} respectively). The total dry biomass in the quadrat (QDB_{tot}) was calculated.

2.3 Trait measurements

Two months after sowing, we identified the species likely to furnish the main proportion of biomass of the quadrats, according to their densities and to their individual size. 12 species were selected (8 spontaneous species and 4 cover crop species) (SM.C.3). We verify, a posteriori, that these species represented at least 80% of the total dry biomass of the quadrat at t7 and t12 (SM4), according to Pakeman & Quested (2007) recommendations.

For each species, when 50% of the individuals were flowering (i.e. between 2 to 6 months after sowing), we selected 16 individuals of spontaneous species (2 individuals randomly selected in each treatment) or 20 individuals of cover crop species (2 individuals randomly selected in each sub-plot sown with this cover crop) and measured traits according to the standardized protocols for trait measurements (Perez-Harguindeguy et al., 2013).

On each individual, the **standing vegetative height** (H) was measured as the shortest distance between the ground level and the upper boundary of the main photosynthetic tissues (Perez-Harguindeguy et al., 2013).

Then, one leaf at the top of each individual was harvested for **specific leaf area** (SLA) and **leaf dry matter content** (LDMC) measurements. Just after harvest, each leaf was stored in a plastic bag containing a wet paper and placed in a cooler for less than 15 min. In the laboratory, petioles were removed and the leaf blades were weighted to determine its fresh weight and then scanned at 200 dots per inch (scanner Epson expression 10,000XL Pro). Leaf blade areas were measured using WinRHIZO Pro 2009a software (Regent Instruments, Quebec, Canada), oven dried at 70°C for 48h and then weighted again to determine their dry weight. SLA was calculated as the ratio between leaf blade area and dry weight. LDMC was calculated as the ratio between leaf blade dry weight and fresh weight.

The rest of the plant was then collected and stored covered by a black plastic bag and stems immersed in water, during 48h in a cool room (20°C), to allow tissues rehydration. The plants were then separated into two components: leaf blades in the one hand and petioles and stems on the other hand.

The number of leaf blades was counted and a random leaf sub-sample of 9 of them was taken to determine **plant total leaf blade area** (PTLA). When plants had less than 9 leaf blades, all leaf blades were sampled. These sub-samples were then scanned at 200 dots per inch (scanner Epson expression 10,000XL Pro) and leaf blade areas were measured using WinRHIZO Pro 2009a software (Regent Instruments, Quebec, Canada). PTLA was calculated by multiplying the leaf blade area of the sub-sample by the proportion of leaf blades of the plant contained in the sub-sample (number of leaf blades on each plant / number of leaf blades in the sub-sample scanned). The sub-sample of leaf blade were then oven dried at 70°C for 48h and weighted to determine its dry weight.

The remaining leaf blades and petioles and stems were pooled and weighed (fresh weight), oven-dried at 70°C for 48h and weighted again (dry weight). The **total individual biomass** (TIB) was calculated by summing this last dry weight and the dry weights of the leaf blades used for SLA and PTLA determinations. The **plant dry matter content** (DMC) was calculated by dividing TIB by the sum of the fresh weights of each compartment and samples (leaf blades used for SLA and PTLA determinations, rest of the leaf blades, stems and petioles).

For each species, the leaf blades used for PTLA and SLA determinations were pooled for **nitrogen content** (N) determination with a CHN analyser using Dumas method.

For each species, the species mean traits (hereafter called “species traits”) were calculated (Table IV.1).

Tableau IV.1: Aboveground traits measured and calculated for each species, abbreviations and units.

Trait	Abbreviation	Unit
Standing vegetative height	H	m
Specific leaf area	SLA	m ² .kg
Leaf dry matter content	LDMC	mg.g ⁻¹
Plant total leaf blade area	PTLA	m ²
Total individual biomass	TIB	g
Dry matter content	DMC	mg.g ⁻¹
Leaf nitrogen	N	%

2.4 Description of the functional structures of the communities

The observations in the field were made at two different dates to follow the communities composition: seven months after the cover crop sowing (because at this date (t7), the cover crop *Crotalaria spectabilis* completed its life cycle), and twelve months after sowing (t12) when the experiment came to an end.

Seven and twelve months after the sowing of the cover crop, the functional structure of community, i.e. the distribution of trait values in the community, was described for each quadrat. To do so, metrics were calculated with one trait or several traits.

For each trait and each quadrat, the community weighted mean (CWM) (Garnier et al., 2004), i.e. the community average trait value, and the community weighted variance (CWV) (Garnier et al., 2004), i.e. the distribution of trait values around the average were calculated as follow:

$$CWM = \sum_{i=1}^n P_i t_i$$

$$CWV = \sum_{i=1}^n P_i (t_i - CWM)^2$$

With t_i the mean trait of the species i and P_i the relative biomass of species i in the quadrat, defined as followed:

$$P_i = \frac{TIB_i \times d_i}{QDB_{tot}}$$

With d_i the density of the species i in the quadrat and QDB_{tot} the quadrat total dry biomass.

For each quadrat, two multidimensional functional diversity indices were calculated based on the seven measured traits (using the R package *FD* (Version 1.0-12, Laliberté et al., 2015): the functional divergence (FDiv) (Villeger, Mason & Mouillot, 2008) and the Rao's quadratic entropy (RaoQ) (Botta-Duka, 2005):

$$FDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta|d| + dG}$$

With dG the mean distance to the center of gravity, Δd the sum of abundance-weighted deviances, $\Delta|d|$ the absolute abundance-weighted deviances from the center of gravity,

$$RaoQ = \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^{S-1} d_{ij} p_i p_j$$

With d_{ij} the dissimilarity between species i and j , S the total species richness, p_i the relative abundance of species i , p_j the relative abundance of species j .

By analogy with CWM, the **mean weighted trait values of the spontaneous species** (*trait_SS*) were calculated for each trait and each quadrat, seven months after sowing according to:

$$trait_SS = \sum_{j=1}^m P_{SS,j} t_j$$

With t_j the trait value of the spontaneous species j and $P_{SS,j}$ the relative biomass of spontaneous species j according to the total biomass of all spontaneous species of the quadrat (m spontaneous species in the quadrat), calculated from the relative biomass of species j in the quadrat (P_j):

$$P_{SS,j} = P_j \frac{QDB_{tot}}{QDB_{SS}}$$

The mean trait values of the cover crop species present (*trait_CC*) were calculated similarly for each trait and each quadrat.

2.5. Statistical analysis

All statistical analyses were performed with R software (Version 3.5.3, R Core Team, 2018).

Relationships between the CWMs of H, LDMC, DMC, SLA, PTLA, TIB, and N were assessed with principal component analysis (PCA). The analysis was performed on the CWMs calculated for each quadrat at seven months and twelve months after sowing, using the R package *factomineR* (Version 1.34, Husson et al., 2020). Hierarchical Clustering on Principal Components (HCPC) were then performed on the PCA scores to determine clusters of observations. Differences between clusters in PC1 and PC2 scores were tested with ANOVAs followed by Tukey HSD tests, using the R package *multcomp* (Hothorn et al., 2020). Differences in mean CWMs between clusters were tested with ANOVAs followed by Tukey HSD tests or with Kruskal-Wallis tests (when the variables were not normally distributed). The same analysis was conducted for the CWVs calculated for each quadrat.

To assess the effect of the treatments and dates on the metrics describing the functional structure of the communities (CWMs, CWVs, FDiv and RaoQ), linear mixed-models were performed. Cover crops species, modality of soil tillage, their interaction and date were considered as fixed effects and sub-plot as a random effect. Mixed-models were used to consider non-independency of the observations (data were taken in the same sub-plot at the two dates). For each variable, the most parsimonious model was determined with a model selection procedure based on AIC criterium using the *dredge* function of the R package *MuMin* (Version: 1.43.17, Barton, 2020).

Significance of the fixed effects was tested with an analysis of variance and type III sum of squares using the *Anova* function of the R package *lmerTest* (Version 3.1-2, Kuznetsova et al., 2020) with Satterthwaite's method of computing the denominator degrees of freedom. For each selected model, the partial R^2 of each factor, i.e. its contribution when all the other factors have already been included in the model, was calculated with the function *r2beta* of the R package *r2glmm* applying the Kenward Roger approach (Edwards et al., 2008). The marginal R^2 (R^2_m), i.e. the R^2 associated with the fixed effects, of each model was then calculated using the *r.squaredGLMM* function of the R package *MuMin*.

Relationships between species traits were assessed with a PCA performed on individual trait values. Trait values were log-transformed when normality was not observed (for LDMC, SLA, PTLA and TIB). For each trait, differences of traits values between species were assessed using ANOVAs.

Differences of values between traits of spontaneous of the same community (*trait_SS*) and traits of cover crops of this same community (*trait_CC*) were tested using ANOVAs. Then a PCA was performed on *trait_SS* and *trait_CC* calculated for each quadrat (as a consequence quadrat from treatments T were not included in this analysis). Differences between treatments in PC1 and PC2 scores were tested using ANOVAs.

Finally, a relationship between the quadrat dry biomass of cover crops (QDB_{CC}) and the quadrat dry biomass of spontaneous species (QDB_{SS}) was investigated with a regression performed between these two variables twelve months after sowing.

3. Results

3.1. Communities functional structure variations across treatments and date

Our results showed that seven and twelve months after sowing, the communities associated with *Brachiaria sp.* (B), *Pueraria phaseoloides* (P), *Crotalaria spectabilis* (C) and the vegetation control (T) differed according to the functional indices calculated on traits related to aboveground competition.

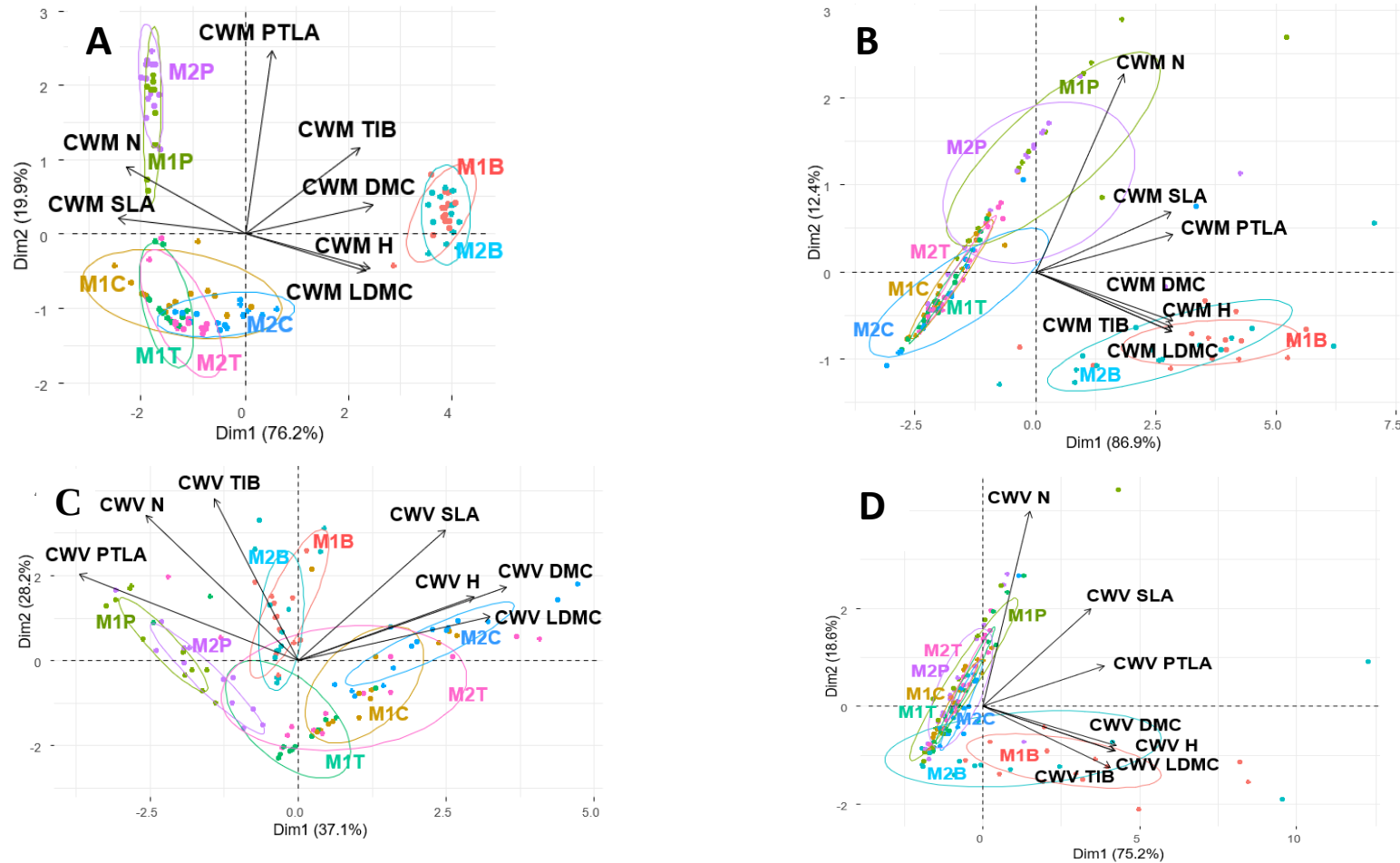


Figure IV.2: Principal component analysis (PCA) performed on the trait Community Weighted Means (CWM) and Community Weighted Variances (CWV) of each quadrat calculated for Standing vegetative height (H), Specific leaf area (SLA), Leaf dry matter content (LDMC), Plant total leaf blade area (PTLA), Total individual biomass (TIB), Dry matter content (DMC), Leaf nitrogen (N), seven months and twelve months after sowing: (A) CWMs on the first two axes with representation of the treatments (ellipses and colours) seven months after sowing; (B) CWMs on the first two axes with representation of the treatments (ellipses and colours) twelve months after sowing; (C) CWVs on the first two axes with representation of the treatments (ellipses and colours) seven months after sowing; (D) CWVs on the first two axes with representation of the treatments (ellipses and colours) twelve months after sowing. See Table IV.1 for traits abbreviations.

Seven months after sowing, the first two PCA axis constructed on the community weighted means (CWMs) calculated for each quadrat explained 96.1% of the total variance (Fig.IV.2.A). CWMs of dry matter content (DMC), specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), standing vegetation height (H), leaf nitrogen (N) and total individual biomass (TIB) contributed the most to axis 1 (17.86%, 17.81%, 17.24%, 16.16%, 15.51% and 14.59% respectively). CWMs of plant total leaf area (PTLA) contributed the most to axis 2 (68.55%). The clustering procedure identified three clusters of the experimental treatments: Group 1 (G1) included treatments with and without false seedbed associated with *Pueraria phaseoloides* (M1P and M2P), Group 2 (G2) included treatments with and without false seedbed associated with *Crotalaria spectabilis* (M1C and M2C) and the vegetation control with and without false seedbed (M1T and M2T), and Group 3 (G3) included treatments with and without false seedbed associated with *Brachiaria sp.* (M1B and M2B) (results not presented). G3 was significantly different from G1 and G2 on axis 1, while all clusters were significantly different on axis 2 (p -values<0.05). Group 1 (G1) was characterised by plants with high plant total leaf area (PTLA), high specific leaf area (SLA), and high level of organic nitrogen (N) (Table IV.2, p -values<0.05). Group 3 (G3) was characterised by plants with high standing vegetative height (H), high dry matter content (DMC) and leaf dry matter content (LDMC) and high total individual biomass (TIB). Group 2 (G2) was characterised by plants with low plant total leaf area (PTLA), a low dry matter content (DMC) and a low total individual biomass (TIB). The same patterns were observed twelve months after sowing.

Tableau IV.2: Mean community weighted means (CWM) and community weighted variances (CWV) of the three clusters (G1, G2, G3) identified by the HCPC performed on the scores of the Principal Component Analysis (PCA) on CWM and CWV, seven months after sowing. Differences of mean trait values between clusters were tested with ANOVA (p -values in bold) or Kruskal-Wallis tests (p -chisquare in plain letters). For each variable, different letters indicate a significant difference between clusters (Tukey HSD or Kruskal Wallis test with $\alpha = 0.05$. Asterisks represent the level of significance; * stands for p -values < 0.05; ** for p -values < 0.01; *** for p -values < 0.001. See Table IV.1 for the abbreviations full description

CWM	G1	G2	G3	p -chisq (p -value in bold)
H	60.65 c	70.87 b	92.05 a	<2e-16***
SLA	35.46 a	32.65 b	21.54 c	<2e-16***
LDMC	184.64 c	211.72 b	286.03 a	<2e-16***
DMC	151.60 b	149.15 c	210.25 a	1.22e-15***
PTLA	0.28 a	0.07c	0.21b	<2e-16***
TIB	18.78 b	7.23 c	42.55 a	<2e-16***
N	3.97 a	2.82 b	1.17 c	<2e-16***
CWV	G1	G3	G2	p -chisq
H	6.57 b	88.70 a	40.45 a	1.96e-09***
SLA	0.81 c	14.22 b	29.99 a	3.77e-15***
LDMC	285.06 b	1427.39 a	470.25 b	4.34e-06***
DMC	88.37 c	463.08 a	250.96 b	1.44e-07***
PTLA	9212.64a	1814.59 c	3733.66 b	4.04e-14***
TIB	36.73 b	9.74 c	100.23 a	<2e-16***
N	0.29 a	0.094 c	0.17 b	6.25e-09***

At the same date, the first two PCA axis constructed on the community weighted variances (CWVs) calculated for each quadrat explained 65.3% of the total variance (Fig.IV.2.C). CWV of plant total leaf area (PTLA), dry matter content (DMC) and leaf dry matter content (LDMC) contributed the most to axis 1 (22.59%, 20.62%, 17.50% respectively). CWV of total individual biomass (TIB), leaf nitrogen (N) and specific leaf area (SLA) contributed the most to axis 2 (31.40%, 25.30% and 20.47% respectively). Similarly, as for CWMs, the clustering procedure identified three clusters: Group 1 (G1) included mostly observations from treatments with and without false seedbed associated with *Pueraria phaseoloides* (M1P and M2P), Group 2 (G2) included mostly observations from treatments with and without false seedbed associated with *Brachiaria sp.* (M1B and M2B) and Group 3 (G3) included mostly observations from the remaining treatments (results not presented). G1 was significantly different from G2 and G3 on axis 1 and G1 and G2 were significantly different from G3 on axis 2 ($p\text{-values}<0.05$). Group 1 (G1) was characterised by plants with high CWV of plant total leaf area (PTLA) and high CWV of leaf nitrogen (N) (Table IV.2, $p\text{-chisq}<0.05$). Group 2 (G2) was characterised by plants with high CWV of total individual biomass (TIB). Group 3 (G3) was characterised by plants with high CWV of dry matter content (DMC) and leaf dry matter content (LDMC) and by low CWV of total individual biomass (TIB) and leaf nitrogen (N) (Table IV.2, $p\text{-chisq}<0.05$).

Twelve months after sowing, these differences between groups were less pronounced for CWMs and even less for CWVs (Fig IV.2.D). In the PCA with CWVs, only communities associated with *Brachiaria sp.* (B) appeared different from the others.

Mixed models performed on functional indices showed that for the community weighted means (CWMs), community weighted variances (CWVs), functional Divergence (FDiv) and Rao's quadratic entropy (RaoQ), the cover crop species and the date were both significant, except for CWM of plant total leaf area (PTLA) (the cover crop only had a significant effect) and CWV of specific leaf area (SLA) (the date only had a significant effect) (Table IV.3, $p\text{-values}<0.05$). Partial R^2 were usually the highest for the cover crop factor, opposed to partial R^2 of the date factor, excepted for CWV N (leaf nitrogen) and for RaoQ (partial R^2 the highest for the date factor). For RaoQ, the modality of soil tillage and its interaction with cover crop had also a significant effect ($p\text{-values}<0.05$) and for FDiv, the modality of soil tillage had also a significant effect ($p\text{-values}<0.05$). Values of CWMs, CWVs, FDiv and RaoQ for each treatment are presented in SM5.

*Table IV.3: Results of the most parsimonious mixed model on the effect of the cover crop species, the soil tillage modality and their interaction on the functional indices. “/” indicates that the factor was not selected in the most parsimonious model. P-values are indicated followed by the partial R^2 in brackets. R^2m : marginal R squared; Asterisks represent the level of significance; * stands for p -values < 0.05; ** for p -values < 0.01; *** for p -values < 0.001.*

	Cover crop	Soil tillage modality	Cover crop : Modality	Date	R^2m
CWM					
H	<2.2e-16 *** (0.89)	/	/	3.01e-07 *** (0.13)	0.56
SLA	1.85e-05 *** (0.42)	/	/	<2.2 e-16 *** (0.31)	0.33
LDMC	< 2.2e-16 *** (0.90)	/	/	5.96e-07 *** (0.12)	0.59
DMC	<2.2e-16 *** (0.90)	/	/	4.21e-06 *** (0.10)	0.59
PTLA	<2.2e-16 *** (0.92)	/	/	/	0.67
TIB	<2.0e-16 *** (0.95)	/	/	1.72e-02 * (0.03)	0.78
N	<2.2e-16 *** (0.86)	/	/	<2.2e-16 *** (0.43)	0.61
CWV					
H	2.38e-06 *** (0.55)	/	/	9.39e-14 *** (0.25)	0.32
SLA	/	/	/	<2.2e-16 *** (0.54)	0.49
LDMC	3.06e-06 *** (0.54)	/	/	2.77e-14 *** (0.26)	0.32
DMC	5.21e-06 *** (0.53)	/	/	1.13e-14 *** (0.26)	0.32
PTLA	3.89e-14 *** (0.65)	4.15e-02 * (0.11)	/	<2.2e-16 *** (0.38)	0.44
TIB	3.47e-14 *** (0.68)	/	/	1.38e-08 *** (0.15)	0.32
N	1.56e-02 * (0.25)	/	/	<2.0e-16 *** (0.53)	0.49
FDiv	9.33e-08 *** (0.67)	3.21e-02 * (0.12)	1.04e-01 (0.17)	1.78e-03 ** (0.07)	0.40
RaoQ	1.04e-05 *** (0.46)	3.78e-03 ** (0.15)	2.77e-02 * (0.30)	<2.2e-16 *** (0.77)	0.74

The functional Divergence (FDiv) showed more pronounced differences between treatments twelve months after sowing. FDiv were the highest for treatments with *Brachiaria sp.* and the lowest for the vegetation control (Fig.IV.3.A, SM.C.5). Treatments with *Pueraria phaseoloides* (P) tended to have higher values than treatments with *Crotalaria spectabilis* (C). The quadratic entropy (RaoQ) was also the highest for treatments with *Brachiaria sp.* (B) both seven and twelve months after sowing. At these two dates, RaoQ in treatments with false seedbed were higher than in the corresponding treatment without false seedbed, except for treatments with *Brachiaria sp.* where the contrary was observed (Fig.IV.3.D, SM.C.5).

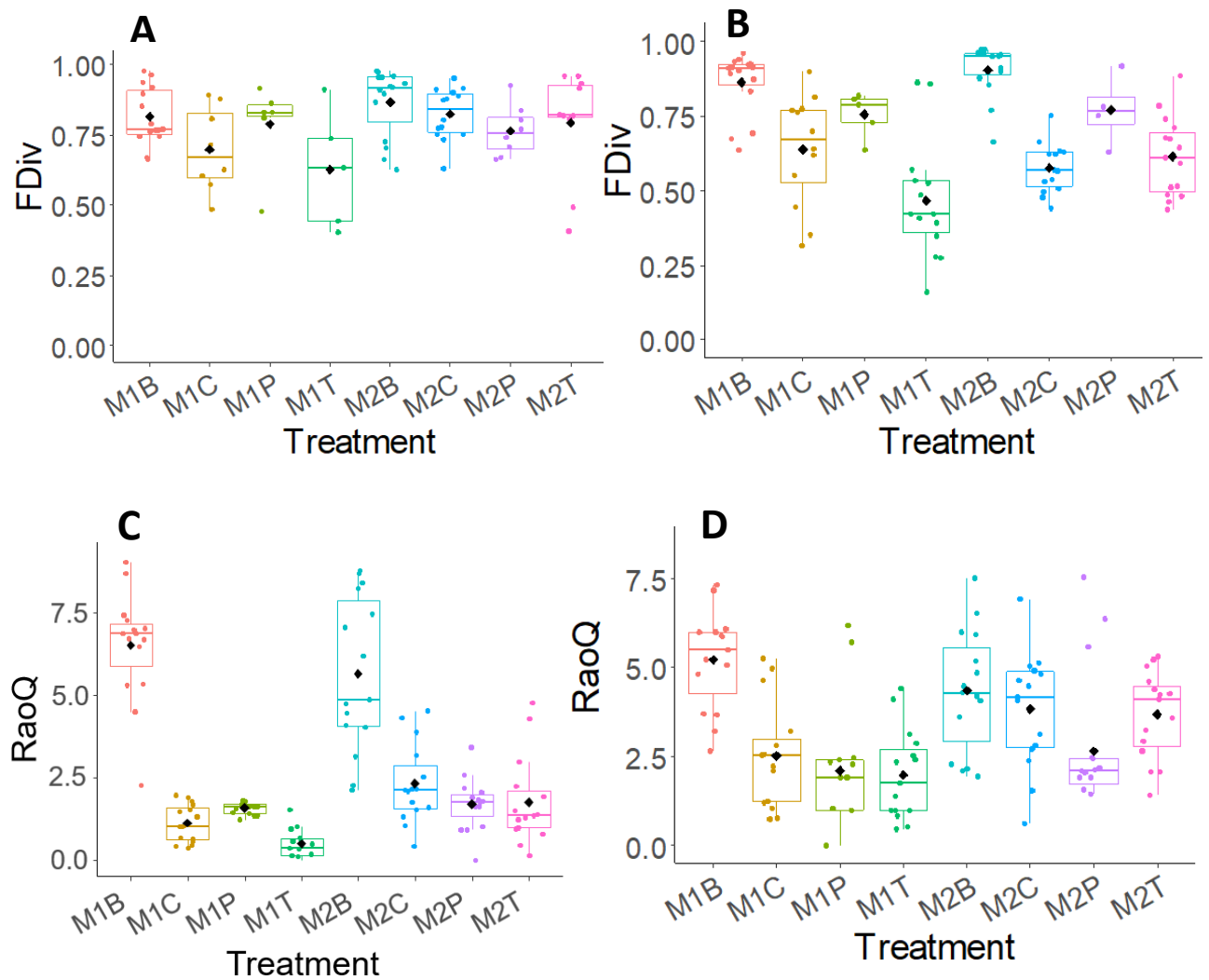


Figure IV.3: Multidimensional functional diversity indices FDiv and RaoQ in each treatment, calculated 7 and 12 months after sowing. FDiv seven months (A) and 12 months after sowing (B). RaoQ seven months (C) and 12 months after sowing (D). M1B: without false seedbed + *Brachiaria* mixture; M1C: without false seedbed + *Crotalaria spectabilis*; M1P without false seedbed + *Pueraria phaseoloides*; M1T: without false seedbed+ spontaneous vegetation; M2B: with false seedbed + *Brachiaria* mixture; M2C: with false seedbed + *Crotalaria spectabilis*; M2P: with false seedbed + *Pueraria phaseoloides*; M2T: with false seedbed+ spontaneous vegetation

3.2. Trait differences between spontaneous and cover crop species

The first two PCA axis constructed on species traits explained 64.2% of the total variance (Fig.IV.4). Leaf dry matter content (LDMC), dry matter content (DMC) and leaf nitrogen (N) contributed the most to axis 1 (26.21%, 25.19%, 22.81% respectively, Fig.IV.4.A). Total individual biomass (TIB) and plant total leaf area (PTLA) contributed the most to axis 2 (49.23% and 38.93% respectively). Predictably, LDMC and DMC appeared to be closely related. Some species were closely represented in the PCA: PC1 scores of *Mikania micrantha* and *Pueraria phaseoloides*, two lianas, were not significantly different, PC1 scores of *Bidens alba* (BA), *Crotalaria spectabilis* (CS) and *Ipomea tiliacea* (IT) were not significantly different, PC2 scores of *Bidens alba* (BA), *Echinochloa colona* (Eco), *Eleusine indica* (EI) and

Leptochloa virgata (LVirga) were not significantly different (Tukey test, SM.C.6.A, $p < 0.05$). Interestingly, the cover crop species were all represented in the upper part of the PCA, while the spontaneous species were mostly represented in the lower part of the PCA (Fig.IV.4.B).

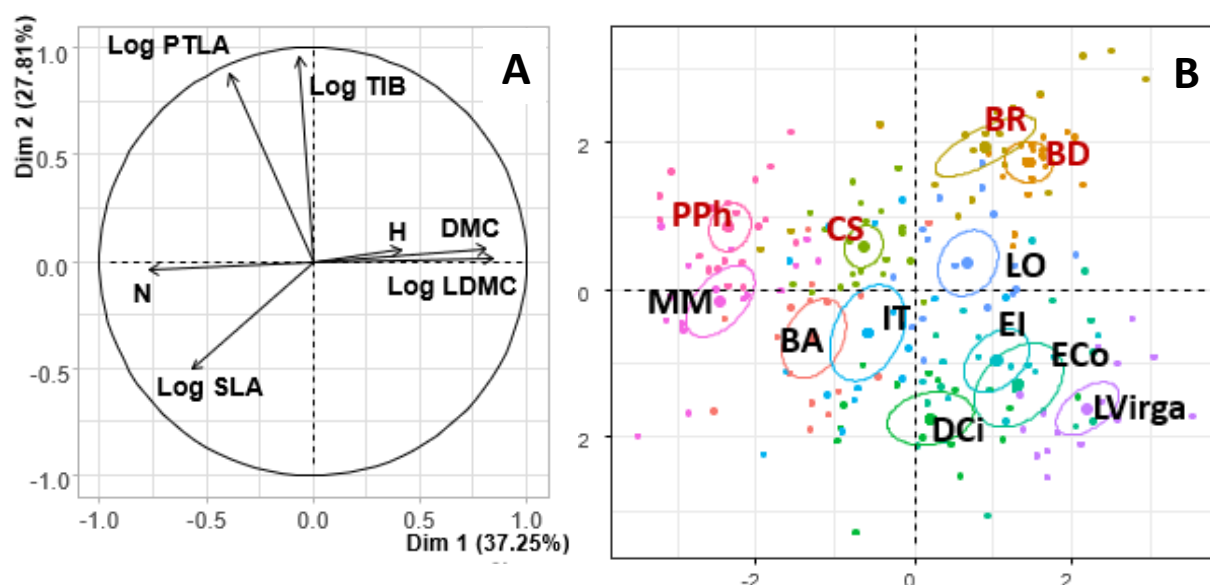


Figure IV.4: Principal component analysis (PCA) performed on the trait values of species for H, log LDMC, DMC, log SLA, log PTLA, log TIB and N: (A) correlation circle between variables on the first two axes; (B) observations in the first two axes with representation of the species (ellipses and colors). Cover crops are in red and spontaneous species are in black. BA: *Bidens alba*; BD: *Brachiaria decumbens*; BR: *Brachiaria ruziziensis*; CS: *Crotalaria spectabilis*; DCi: *Digitaria ciliaris*; Eco: *Echinochloa colona*; EI: *Eleusine indica*; IT: *Ipomea tiliacea*; LO: *Ludwigia octovalvis*; LVirga: *Leptochloa virgata*; MM: *Mikania micrantha*; PPh: *Pueraria phaseoloides*.

Four traits among seven were significantly different between cover crops and spontaneous species (Table IV.4, p -values < 0.05). Cover crops had significantly higher values of standing vegetative heights (H), plant total leaf area (PTLA) and total individual biomass (TIB) than spontaneous species, but significantly lower values of specific leaf area (SLA). Mean trait value of each species are presented in SM.C.7.

Table IV.4: Mean values of the cover crops and spontaneous species for Standing vegetative height (H), Specific leaf area (SLA), Leaf dry matter content (LDMC), Plant total leaf blade area (PTLA), Total individual biomass (TIB), Dry matter content (DMC), Leaf nitrogen (N). *p*-values in bold were calculated using log10 of the value (ANOVA test with $\alpha = 0.05$). Asterisks represent the level of significance; * stands for *p*-values < 0.05; ** for *p*-values < 0.01; *** for *p*-values < 0.001. See Table IV.1 for the abbreviations full description.

	Cover crops	Spontaneous species	<i>p</i> -values
H	86.35	75.74	0.00285 **
SLA	25.73	31.20	0.0063 **
LDMC	243.04	282.56	0.379
DMC	184.80	186.72	0.765
PTLA	0.22	0.05	<2e-16 ***
TIB	31.91	4.87	<2e-16 ***
N	2.37	2.22	0.25

The PCA constructed on the mean weighted traits values of spontaneous species and cover crops showed that, globally, the mean weighted traits of the spontaneous species were orthogonal to the mean weighted traits of the cover crops, suggesting an absence of correlation between them (Fig.IV.5). The first two axes of the PCA explained 68% of the total variance.

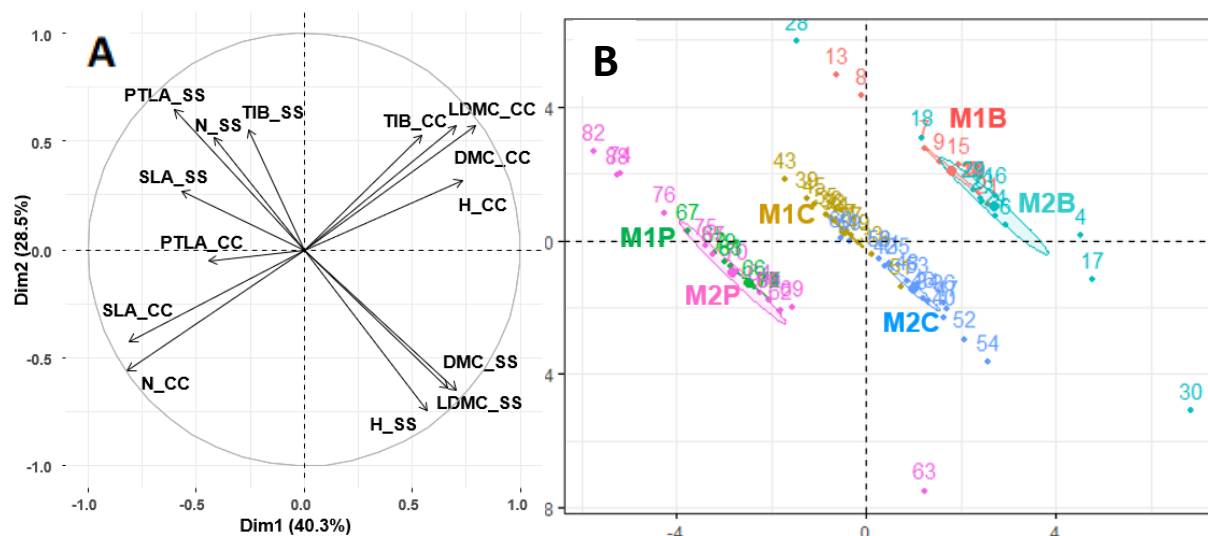


Figure IV.5: Principal component analysis (PCA) performed on the mean trait values of cover crops and of spontaneous species communities for Standing vegetative height (H), Specific leaf area (SLA), Leaf dry matter content (LDMC), Plant total leaf blade area (PTLA), Total individual biomass (TIB), Dry matter content (DMC) and Leaf nitrogen (N) seven months after sowing: (A) correlation circle between variables on the first two axes; (B) observations in the first two axes with representation of the treatments (ellipses and colors). CC: cover crops; SS: Spontaneous Species; M1B: without false seedbed + *Brachiaria* mixture; M1C: without false seedbed + *Crotalaria spectabilis*; M1P: without false seedbed + *Pueraria phaseoloides*; M1T: without false seedbed + spontaneous vegetation; M2B: with false seedbed + *Brachiaria* mixture; M2C: with false seedbed + *Crotalaria spectabilis*; M2P with false seedbed + *Pueraria phaseoloides*; M2T: with false seedbed + spontaneous vegetation.

3.3. Weighted mean heights of spontaneous species and cover crop species varied across time and treatments

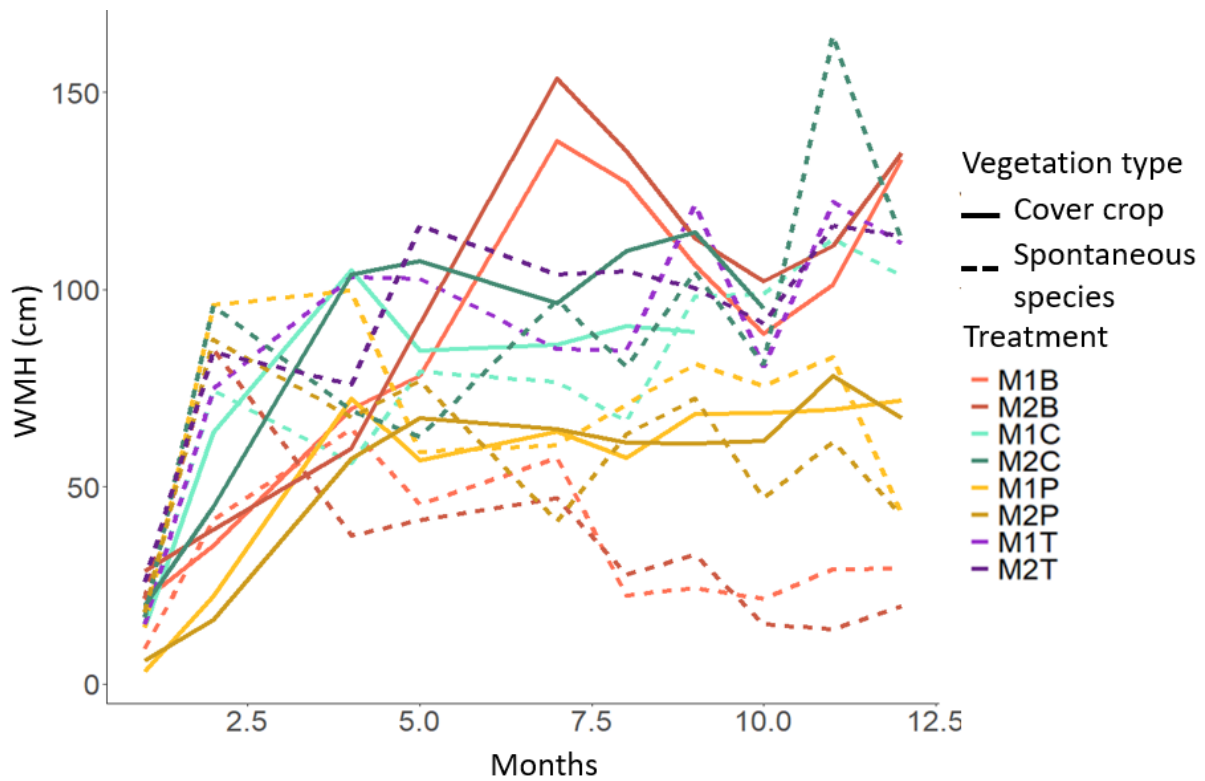


Figure IV.6: Evolution of the weighted mean dynamic heights (WMH) of the spontaneous species (dotted lines) and of cover crops (full lines) during the twelve months field experiment. M1B: without false seedbed + *Brachiaria* mixture; M1C: without false seedbed + *Crotalaria spectabilis*; M1P: without false seedbed + *Pueraria phaseoloides*; M1T without false seedbed+ spontaneous vegetation; M2B: with false seedbed + *Brachiaria* mixture; M2C: with false seedbed + *Crotalaria spectabilis*; M2P: with false seedbed + *Pueraria phaseoloides*; M2T: with false seedbed+ spontaneous vegetation.

The dynamics of the weighted mean heights of cover crops (WMH_{CC}) and of spontaneous species (WMH_{WS}) differed between treatments (Fig.IV.6). Globally, until five months after sowing, WMH_{WS} in treatments with *Brachiaria* sp. (B) and *Pueraria phaseoloides* (P) were lower than WMH_{WS} treatments with *Crotalaria spectabilis* (C) or with the vegetation control (T). After the first 2-3 months, WMH_{CC} increased in treatments with *Brachiaria* sp. (B) whereas WMH_{WS} constantly decreased and stayed lower than WMH_{CC} . In treatments with *Pueraria phaseoloides* (P), WMH_{CC} and WMH_{WS} stabilised five months after the sowing and were not different. In treatments with *Crotalaria spectabilis* (C), WMH_{WS} stayed stable and globally lower than WMH_{CC} until eight months and then highly increased when *Crotalaria spectabilis* totally disappeared, 8 months after the sowing. In treatments with the vegetation control (T), WMH_{WS} continuously increased.

3.4. The cover crops population biomasses explained the spontaneous species community biomasses

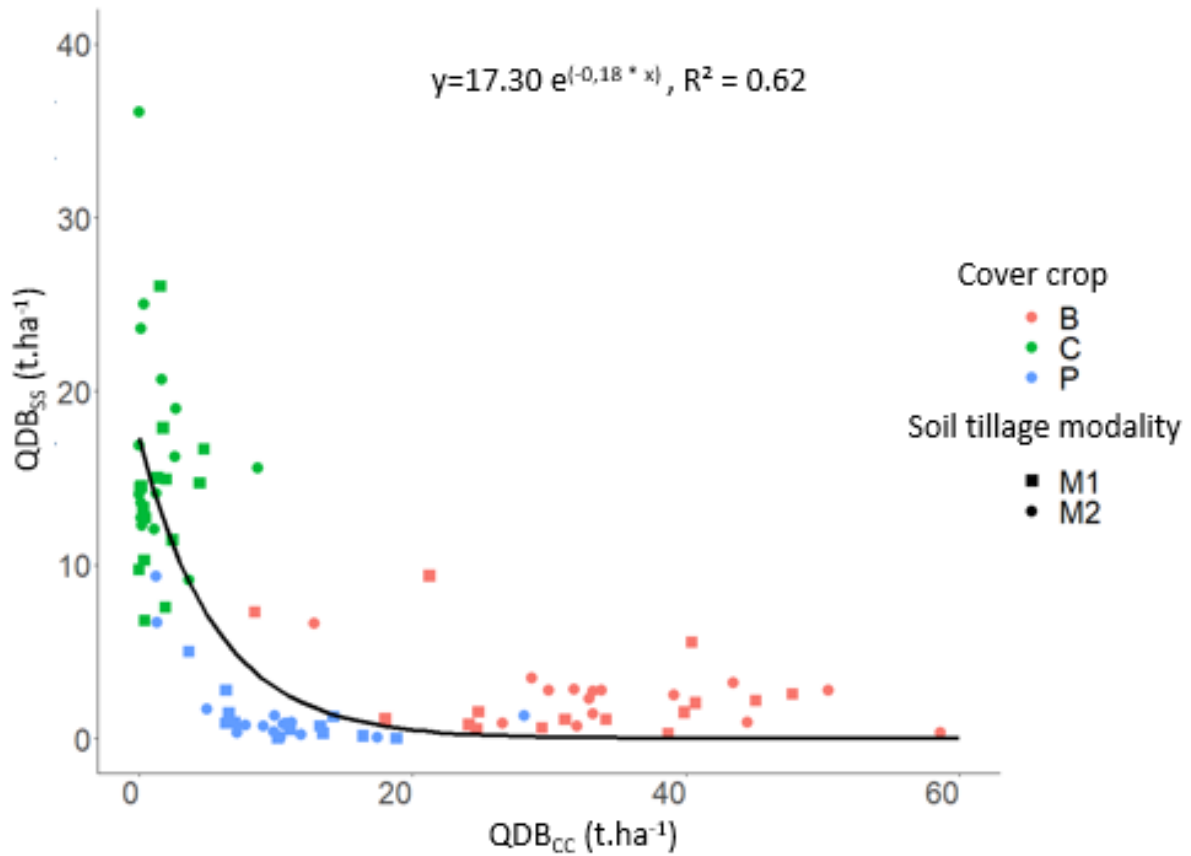


Figure IV.7: Cover crop dry biomass in the quadrat (QDB_{cc}) and spontaneous species dry biomass in the quadrat (QDB_{ss}) twelve months after sowing. M1B: without false seedbed + *Brachiaria* mixture; M1C: without false seedbed + *Crotalaria spectabilis*; M1P: without false seedbed + *Pueraria phaseoloides*; M1T without false seedbed + spontaneous vegetation; M2B: with false seedbed + *Brachiaria* mixture; M2C: with false seedbed + *Crotalaria spectabilis*; M2P: with false seedbed + *Pueraria phaseoloides*; M2T: with false seedbed + spontaneous vegetation.

A negative exponential relationship was found between the cover crop dry biomass in the quadrat (QDB_{cc}) and the spontaneous species dry biomass in the quadrat (QDB_{ss}) ($R^2=0.62$), indicating that the higher the cover crop biomass was, the lower the spontaneous species biomass was (Fig.IV.7). The treatments were positioned differently on this relationship: treatments with *Brachiaria* sp. (B) were on the right side (high biomass of cover crop, 20- 50 t.ha⁻¹; low biomass of spontaneous species, 0-5 t.ha⁻¹), treatments with *Pueraria phaseoloides* (P) in the middle (moderate biomass of cover crop, 5-20 t.ha⁻¹; low biomass of spontaneous species, 0-5 t.ha⁻¹), treatments with *Crotalaria spectabilis* (C) were on the left side (low biomass of cover crop, 0-10 t.ha⁻¹; high biomass of spontaneous species, 7-25 t.ha⁻¹).

4. Discussion

4.1. Variation of communities functional diversity among treatments and time

In communities with high competitive cover crops we observed a high functional diversity after seven and twelve months, in line with hypothesis 1, which suggests a differentiation of functional niches allowing the coexistence between species with different traits values. Indeed, the analysis of Community weighted means (CWMs), Community weighted variance (CWVs) and of the multidimensional indices of functional diversity have shown that plant communities established with *B. decumbens* x *B. ruziziensis* (B), and to a lesser extent with *Pueraria phaseoloides* (P) presented higher functional diversity (FDiv, RaoQ, CWVs) than communities in the other treatments. These species are known to be good competitors (e.g. Tardy et al. 2015). Such a high functional diversity could be explained by important differences in trait values among the species of the community, i.e. a strong niche differentiation between species, allowing the coexistence between complementary species, with different traits values (Navas, 2012; Kraft et al., 2015). Thus the spontaneous species that grow in treatments with *Pueraria phaseoloides* (P) and *Brachiaria sp.* (B) are likely to occupy different ecological niches than cover crop species. On the contrary, the low functional divergence, despite a high species diversity, observed in treatments associated with *Crotalaria spectabilis* (C) and the vegetation control (T), suggests a high level of functional redundancy within species in the absence of strong competitors. This should be particularly true here, as communities associated with *C. spectabilis* (C) and the vegetation control (T) are composed by a higher species richness than communities associated with *P. phaseoloides* (P) and *Brachiaria sp.* (B) (Rakotomanga et al., 2021).

In communities with high initial species diversity, whether or not the functional diversity observed after seven and twelve months of growth was high is not clear, which did not enable us to confirm hypothesis 2. Indeed, in these communities, the functional distance between individuals (assessed with RaoQ diversity index) was higher only when a low competitive cover crop was sown or in the absence of cover crop, suggesting the existence of a selection effect that increases the probability to have competitive or complementary species in community with high species diversity (Loreau et al. 2001). The same tendencies were observed with FDiv, however not significantly.

The evolution of CWM and CWV from t7 to t12 showed that differences between plant communities established with *Crotalaria spectabilis* (C) and plant communities established without cover crop decrease with time. This could be explained by the observed changes in species composition and densities with time in these treatments (Rakotomanga et al., 2021). In particular, *Crotalaria spectabilis* and *Echinochloa colona* had short cycle and disappeared between seven and twelve months after sowing of the cover crops. In old fields following vineyard abandonment, Garnier et al. (2004) observed that the replacement of species could be responsible of changes in the values of community aggregated trait values because species already present and the new species growing have different trait values.

4.2. Position of species on resource acquisition and size axis of variation

According to their leaf trait values, the species we studied are positioned along a gradient from acquisitive to conservative strategies of resource capture and use (Wright et al., 2004; Wilson et al., 1999; Garnier et al., 2004) that more or less correspond to axis 1 of the PCA performed

on species trait values. Species with high specific leaf area (SLA) and leaf nitrogen (N) and low leaf dry matter content (LDMC) are considered “acquisitive”, while species with opposite values are considered “conservative”. Among the “acquisitive” species, we observed the cover crop *Pueraria phaseoloides*. This species was previously described as a species that invest carbohydrates both in support structures to grow in width (stems) and in light acquisition structure (leaves) (Tardy et al. 2015). This strategy enables them to acquire efficiently the resources and to grow rapidly. As a consequence, *Pueraria phaseoloides* was likely highly competitive, which is supported by the very low community specific richness and spontaneous density observed in treatments sown with this cover crop (Rakotomanga et al., 2021). Within the spontaneous species, *Mikania micrantha* (MM) and *Bidens alba* (BA) with high leaf nitrogen (N) et high specific leaf area (SLA) values were also positioned on the “acquisitive” end of the resource capture and use gradient. These species were observed in all sub-plots of the experiment, which suggest a highly competitive ability of these species. Finally, *Pueraria phaseoloides* and *Mikania micrantha* were both positioned closely, at the end of the observed gradient, which suggest a similar strategy for resource acquisition and use. These two species are both lianas, and thus climb on neighbours to access light, without the cost of investing in support structure in height (Wyka et al., 2013), which could confer them a particular strong ability to compete for light acquisition.

Our results thus showed that both cover crops and spontaneous species are positioned on the acquisitive (or conservative) end of the gradient, contrary to hypothesis 3. Indeed, cover crops were expected to have higher specific leaf area (SLA) values and lower leaf dry matter content (LDMC) values than spontaneous species (Tribouillois et al. 2015), suggesting that their capacities of resource acquisition and use are higher than spontaneous species. In our study, focused on a low number of cover crop species and spontaneous species growing in highly managed cropping systems, spontaneous species tend to have a lower LDMC, but not significantly, but SLA values were also lower. This result can be explained by a selection effect of the history of cultural practices towards the spontaneous vegetation, which could have selected species with rather strong abilities to growth even in disturbed and competitive environments.

Cover crop species have higher trait values related to size, than spontaneous species. They had higher values of total individual biomass (TIB), plant total leaf area (PTLA) and standing vegetative height (H), suggesting that they tend to maximize light interception, at the detriment of their neighbours, and that they have high resource needs. These results may be explained by the criteria and/or the selection process that have led to choose some species as “cover crops”. Indeed, historically, the main goal of cover crops was to cover the soil (and sometime to be used as forage). Species/individuals with high biomass or other size-related traits were selected.

Interestingly, these two axes of variation (leaf traits related to resource acquisition and use, and size traits) were almost orthogonal, suggesting that strategies of resource acquisition and use, and plant size (which condition the amount of resource needed) are not related. As a consequence, there is a large diversity of strategies between cover crop and within spontaneous species. Species with strong resource acquisition and use abilities and a high size are likely to be the best competitors. In our study, *Pueraria phaseoloides* and *Mikania micrantha* have such characteristics, revealing an important issue to control the spontaneous species *Mikania micrantha*, even with a strongly competitive cover crop.

4.3. Interactions between cover crops and spontaneous species were mainly related to the cover crop dynamic height and to community biomasses

Our results showed that, in a community, cover crop traits were not correlated with the mean weighted traits of the spontaneous species, contrary to hypothesis 4. Indeed, the PCA performed on cover crop traits and mean weighted traits of the spontaneous species showed that these two groups of traits are represented orthogonal, indicating that the traits we observed were not able to bring out plant-plant interactions. Unexpectedly, even plant height, a trait commonly reported to be related to competitive effect and response (Grime, 1974; Navas & Violle, 2009), appeared orthogonal for spontaneous species and cover crop species. A hypothesis could be that measuring plant traits only at flowering was not sufficient to appreciate interactions between plants. Although instantaneous trait measurements have been related to dynamic processes (e.g. light depletion, Violle et al., 2007), it may not have been sufficient to explain differences between species in our study. Moreover, we measured plant traits at flowering stage, (Perez-Harguindeguy, 2013: “reproductively mature individuals”), which, in the case of perennials does not necessarily correspond to the period where the plant is fully developed. Another hypothesis could be that, in our experiment, we observed the result of the interactions between plants, without being able to decouple the effects of competition, complementarity and facilitation. This may have weakened the effects of competition only.

However, observation of the dynamics of height of the cover crops and of a mean spontaneous species showed that a mean spontaneous species growing with a cover crop strongly competitive was always smaller than the cover crop. Globally, after a settling period of the cover crops, a mean spontaneous species in community sown with *Brachiaria sp.* or *Crotalaria spectabilis* maintained a lower height than the cover crop sown in this community. This result was not observed for communities with *Pueraria phaseoloides*, where heights of cover crops and mean spontaneous species were similar, because this species is a liana and thus climb on its neighbours. Moreover, the dynamic height of a mean spontaneous species was always lower in communities with *Brachiaria sp.*, *a priori* strong competitors, than in communities with *Crotalaria spectabilis* and in spontaneous vegetation treatment. These results confirmed the importance of height in light competition relationships (e.g. Tilman, 1982; den Hollander et al., 2007; Grime, 1974; Navas & Violle, 2009). Two hypotheses can explain these results. First, the species that succeed to grow with a strong competitor like *Brachiaria sp.* have lower light needs and a lower height than the other species. However, in our study, while dynamic height of a mean spontaneous species appeared related to the dynamic height of the cover crop, height values measured at flowering of the two species (i.e mean species trait value) were unrelated. This first hypothesis thus seems unlikely. Second, the individuals of the species that grow with *Brachiaria sp.* are of lower height than the individuals of the same species that grow with other cover crops or without, likely because their growth is sub-optimal due to a strong depletion of light and soil resources by *Brachiaria sp.*

Finally, the higher the cover crops population biomass was, the lower the spontaneous species community biomass was. Other studies already highlighted this strong effect of sown species biomass on spontaneous species control (e.g. Tilman, 1982; den Hollander et al., 2007; Gaudet & Keddy, 1988; MacLaren et al., 2019). Other traits like plant height, canopy diameter and area and leaf shape explained most of the residual variation. Interestingly, in our study, individual plant biomass of the cover crop and of a mean spontaneous species were not correlated. This is probably due to an overriding effect of plant density. Very low biomasses of spontaneous

species communities were observed both with *P. phaseoloïdes* and *Brachiaria sp.*, although the biomasses of *Pueraria. phaseoloïdes* were substantially lower than the biomasses of *Brachiaria sp.*. MacLaren et al. (2019) demonstrated that cereal cover crops produced more biomass, captured more resources and suppressed more spontaneous species than legumes. In our study however, very low levels of biomass in spontaneous species community were observed with both types of species, which suggest that, in our conditions, *Pueraria Phaseoloïdes* biomass was sufficient to limit the development of spontaneous species. On the contrary, *Crotalaria spectabilis* presented a very low population biomass 12 months after sowing, because of its short cycle. This low biomass of cover crops was associated with a high spontaneous species community biomass.

5. Conclusion

In this study, we created experimentally contrasted intensities of interactions between species by two gradients: a gradient of competitiveness of the sown species and a gradient of initial species diversity resulting from an initial soil perturbation. While a differentiation of functional niches between species was suggested by a high functional diversity in communities with high competitive cover crops, no clear differences were observed in communities with high initial species diversity. We also showed that the studied species were positioned along a gradient from acquisitive to conservative strategies of resource capture and use according to their leaf trait values, whatever their type (cover crops or spontaneous species) and that cover crop species have higher trait values related to size, than spontaneous species. Finally, we demonstrated that interaction relationships between cover crops and spontaneous species were more related to the cover crops dynamic height and community biomasses than to the aboveground functional traits measured at flowering. This study sheds light on the interactions between sown cover crops and spontaneous species, which are at the centre of design of diversified cropping systems.

Acknowledgements

This work benefited from financial support provided mainly by the project “Rivage 2” from E.U. FEDER, and to a lesser extent by the project “TACOS”(ID 1702–014), which was publicly funded through ANR (the French National Research Agency) under the "Investissements d’avenir" program with the reference ANR-10-LABX-001–01 Labex Agro and coordinated by Agropolis Fondation under the frame of I-SITE MUSE (ANR-16-IDEX-0 0 06). The authors thank Steewy Lakhia and Jérôme Saint-Marc, technicians at the CIRAD research station in Guadeloupe, for their help in the setting up of the experiment and Mylène Ramassamy and Kelly Lakhia, for their help in the CIRAD laboratory. We also thank Nathalie Colbach for her constructive comments that helped us to improve this manuscript. We finally thank David Manley for English editing assistance.

TRANSITION

Le chapitre 2 nous a permis de conclure que sous l'influence de deux filtres biotiques et abiotiques (plantes de services combinées à l'utilisation du faux semis), les communautés végétales obtenues étaient également fonctionnellement différentes.

Nous avons pu mettre en évidence que les valeurs de traits des espèces de plantes de services et des espèces spontanées étaient différentes.

Cependant, contrairement à ce qui était attendu, les valeurs de traits des plantes de services n'expliquaient pas les valeurs de traits des communautés formées par les espèces spontanées.

Pourtant des interactions entre plantes de services et espèces spontanées ont bien été observées au niveau de la hauteur et de la biomasse.

Dans le chapitre 3 nous étudierons l'impact de ces communautés végétales à la composition et aux structures fonctionnelles différentes sur la fertilité azotée du sol.

Ce chapitre permettra de répondre à une partie de la question de recherche 3 (QR3) concernant la composante fertilité azotée du sol :

« Peut-on mettre en évidence l'impact de la communauté végétale sur les services d'amélioration de la fertilité azotée du sol et de sa structure par des relations entre structure fonctionnelle de la communauté et indicateurs de services ? »

Dans ce chapitre, nous chercherons à valider les hypothèses suivantes :

Hyp 3.1 : Les indicateurs de fertilité azotée (azote minéral, azote total, quantité d'azote minéralisable et C/N) diminuent au cours du temps en présence d'un couvert végétal. Cette diminution est plus ou moins élevée selon la teneur en azote des plantes et la récalcitrance de leurs litières.

Hyp 3.2 : Les communautés qui se structurent avec les plantes de services sont différentes au regard de leurs marqueurs fonctionnels racinaires et de leurs traits fonctionnels aériens.

Hyp 3.3 : Les marqueurs racinaires et aériens expliquent les indicateurs de fertilité azotée.

v. CHAPITRE 3

Le chapitre 3 correspond à un article en préparation avancée dont la soumission est prévue dans *Plant and Soil* en 2021.

Root functional markers, aboveground functional traits and community descriptors impact soil nitrogen

Rakotomanga, D., Sauvadet, M., Dorel, M., Damour, G.

1. Introduction

The soil chemical fertility and especially the nitrogen fertility is a determining element of the agrosystems because it has a main impact on the crop yield. Soil fertility is strongly impacted by the successions of monocultures but the decrease of the soil nitrogen fertility is offset by inputs of chemical fertilizers.

The use of a cover crop is an interesting way to diversify the agrosystem because it can improve and maintain the soil fertility whereas at the same time furnishing another set of services to the field (i.e reduction of the erosion, maintaining soil physical fertility, spontaneous vegetation control) (Lu et al., 2000; Bàrberi and Mazzoncini, 2001; Snapp et al., 2005; Damour et al., 2015; Garcia et al., 2018) and thereby limiting chemical inputs.

However, the settlement of a monospecific cover only composed by the cover crop is rarely reached and contaminations by spontaneous species are frequent. Consequently, mixed covers develop, associating cover crops and spontaneous vegetation. Nonetheless, these mixed covers can be efficient to furnish the ecosystem services expected and especially the improvement of the soil fertility nitrogen.

At the field level, if no fertilizer is added, the soil fertility nitrogen changes with time and is influenced by the plants needs in nitrogen, the nitrogen restitution of the plants underground and aboveground litters and by the organic matter mineralisation (Jensen et al., 2005). Soil fertility can be evaluated by many different ways. Soil mineral nitrogen and soil total nitrogen are two indicators frequently measured. The quantity of mineralizable nitrogen, i.e. the quantity of mineral nitrogen that can be liberated after mineralization of the soil organic nitrogen pool, is another interesting measure that can inform on changes in the soil nitrogen fertility.

To better understand the impacts of plant communities on indicators of soil nitrogen fertility nitrogen, functional traits (aboveground and underground) can be used (e.g. Craine et al., 2002; Achard et al., 2018; Damour et al., 2018). Plant biomass is related to the amount of resources the plant will acquire, but also determine the amount of litter that can be restituted to the soil. Plant aboveground nitrogen content and C/N ratio are commonly used to be correlated with mineralised C and N during the organic matter decomposition (Nicolardot et al., 2001). Plant root traits, like the specific root length (SRL), the root density (RD), root length density (RLD), the number of nodules and the root nitrogen content can be related to the processes that determine soil nitrogen fertility (Craine et al., 2002; Jensen et al., 2005). According to the definition of Violle et al (2007), traits are measured at the scale of the individuals. To evaluate community effect on soil fertility, it is necessary to upscale these traits at the community level.

This upscaling can be made using metrics like the Community Weighted Mean (CWM) (Garnier et al., 2004) and the Community Weighted Variance (CWV) (Garnier et al., 2004). CWM accounts for the dominance (or “mass ratio”) hypothesis (trait values of species affect ecosystem processes in proportion to their local biomass) (Grime, 1998), while CWV accounts for the “niche complementarity hypothesis” (ecosystem processes depend on the presence of species which use resources in a complementary manner) (e.g. Petchey & Gaston, 2006). The metrics, along with other aboveground measurements made at the community will be called hereafter “aboveground community descriptors”. As, in field conditions, roots of the species composing a community are intermingled and species traits cannot be determined. Measurement have thus to be done directly at the community level. We defined these root measurements made at the community level as “root functional marker” (e.g. Damour et al. 2015, Garcia et al. 2019, 2020).

In this study, we aim to determine how communities and their functional characteristic impact nitrogen the soil fertility over time.

To answer this question, we used an experiment based on contrasted communities (i.e. difference of density and of composition) in an improved fallow (i.e. a fallow sown with cover crop) preceding banana crop, obtained with the sowing of different species of cover crops and different modalities of soil tillage before the cover crop sowing (e.g. false seedbed technique). We measured aboveground descriptors and root functional markers of communities composed of one cover crop species and the spontaneous species that can grow with them. We also determined the species composition of the communities seven and twelve months after sowing, and four soil nitrogen fertility indicators at the sowing of the cover crops, seven and twelve months after sowing. We tested three hypothesis. First, the indicators of the soil nitrogen fertility decreased with time in presence of a vegetation cover. The amplitude of this decrease depends on the plant nitrogen content and on the nitrogen recalcitrance of their litter. Second, the root functional markers and the aboveground community descriptors differ between communities according to the cover crop sown. Third, the root functional markers and the aboveground community descriptors explain the values of the soil fertility indicators.

2. Material and methods

2.1. Experimental site and design

The experiment took place in a banana plantation in Capesterre-Belle-Eau in Guadeloupe, French West Indies (16°04'39.1''N; 61°36'17.3''W, 285 m a.s.l.), from June 2018 to June 2019. The cumulated precipitation over the study period was 4,489 mm, with a mean daily temperature of 24.2°C (range 21.5-27.5°C), and a mean solar radiation of 422 MJ/m²/month. The soil was an andosol (FAO, 2014) (pH(H₂O): 5.64; M.O: 8.31%, see SM.D.1 for complete analysis results). A 0.9 ha field, previously under fallow, was selected. The experimental design was presented in Rakotomanga et al. (2021) and is detailed in SM.C.1. A split-plot design with five blocks and two factors (the soil tillage modality and the species of cover crop sown) was adopted. Soil tillage modality was applied in whole plots and had two modalities: “without false seedbed” (M1), which consists in only one tillage operation before the cover crop sowing and “with false seedbed” (M2), which consists in four successive tillage operations (see SM.B.1). Cover crop species was applied in sub-plots and had four modalitie (see Table V.1 for cover

crops characteristics) : a 50-50 mixture of *Brachiaria decumbens* (Stapf, 1919) and *Brachiaria ruziziensis* (Germ. & C.M.Evrard, 1953) (sowing density of 10kg.ha⁻¹ each) (modality B), *Crotalaria spectabilis* (Roth, 1821) (sowing density of 30kg.ha⁻¹) (modality C), *Pueraria phaseoloides* (Roxb.) Benth. (sowing density of 30kg.ha⁻¹) (modality P), and non-sown spontaneous vegetation control (modality T). One-meter-wide alleys separated the blocks and each sub-plot was 196 m². The eight treatments were named according to the abbreviations of the two factors (e.g. M1B for *Brachiaria* mixture without false seedbed).

Table V.1: Main cover crop characteristics, sowing densities and depth used in the experiment.

Code of the modality	Abbreviation	Full name	Family	Cycle	Growth habit	Sowing density (kg/ha)	Sowing depth (cm)
B	BD	<i>Brachiaria decumbens</i> (Stapf.1919)	Poaceae	Perennial	Semi-erect	10	3
B	BR	<i>Brachiaria ruziziensis</i> (Germ. & C.M.Evrard. 1953)	Poaceae	Perennial	Semi-erect	10	3
C	CS	<i>Crotalaria spectabilis</i> (Roth. 1821)	Fabaceae	Annual (6 months)	Erect	30	3
P	PPh	<i>Pueraria phaseoloides</i> (Roxb.) Benth.	Fabaceae	Perennial	Twining	30	3

The eight treatments were named according to the abbreviations of the two factors (Table V.2).

Table V.2: List of the eight treatments applied.

Abbreviation	Soil tillage modality	Cover crop
M1B	Without false seedbed	<i>Brachiaria</i> mixture
M1C		<i>Crotalaria spectabilis</i>
M1P		<i>Pueraria phaseoloides</i>
M1T		Spontaneous vegetation
M2B	With false seedbed	<i>Brachiaria</i> mixture
M2C		<i>Crotalaria spectabilis</i>
M2P		<i>Pueraria phaseoloides</i>
M2T		Spontaneous vegetation

2.2. Soil fertility indicators

Soil fertility indicators were determined at three stages of the fallow: i) the day after sowing of the cover crops, ii) 7 months after sowing, date at which the annual *C.spectabilis* had almost disappeared, iii) 12 months after sowing, which is the classical duration of a fallow in French West indies banana cropping systems. They were determined on soil samples collected after a rain, to ensure that they are at field capacity

At each sampling date, composite samples composed of ten soil cores of 4 cm diameter were collected in each sub-plot and at two soil depths (0-20cm and 20-40cm depth). They were 5 mm sifted. In the laboratory, each composite sample was divided into three parts.

The first part was used to determine the contents in total nitrogen (N_{tot} , mg.kg⁻¹) and total carbon (C_{tot} , mg.kg⁻¹) (Table V.3). Fifty grams of soil were air-dried during seven days. N_{tot} and C_{tot} were then determined by Dumas method, using a CHN analyser. The C/N ratio (C/N_{soil} , %) was calculated (Table V.3).

The second part (around fifty grams) was used to determine the contents in NO_3^- (mg.kg⁻¹) and NH_4^+ (mg.kg⁻¹) by colorimetry after extraction with a 1 M KCl solution (Table V.3). The field mineral nitrogen content ($N_{\text{min}}(\text{field})$, mg.kg⁻¹) was calculated:-

The rest of the composite sample was used to determine the quantity of potentially mineralizable nitrogen (QN_{min} , mg.kg⁻¹) in a greenhouse (Table V.3). For each sub-plot and each soil horizon, the soil was placed in three 0.6 L pots. Each pot was then weighted to determine its weight at field capacity, which would be the reference value. Every day during 60 days, each pot was weighted again and then watered to reach this reference value, to avoid leaching. The seedlings that could appear were eliminated to avoid any nitrogen assimilation. At the end of the 60 days, the three repetitions of each sub-plot and each soil depth were pooled and the mineral N content ($N_{\text{min}}(60 \text{ days})$, mg.kg⁻¹) was determined by colorimetry after extraction with a 1 M KCl solution. QN_{min} was calculated as followed:

$$QN_{\text{min}} = N_{\text{min}}(60 \text{ days}) - N_{\text{min}}(\text{field})$$

2.3. Community aboveground descriptors

Community aboveground dry biomass and C and N content

In each sub-plot, six 50 cm x 50 cm permanent quadrats were installed far from the borders, at the beginning of the experiment. Seven months after sowing, the whole vegetation of three quadrats among six was cut at ground level, harvested and placed in plastic bags. These samples were oven dried at 70°C for 48h and weighted to determine the total **quadrat dry biomass** (QDB, g.m⁻²). The three samples of the same sub-plot were pooled and the contents in organic nitrogen (**community organic nitrogen**, N_{com} , %) and organic carbon (**community organic carbon**, C_{com} , %) were determined with a CHN analyser using Dumas method (Table V.3). The **community C/N ratio** (C/N_{com} , %) was calculated (Table V.3). The same protocol was applied twelve months after sowing in the three remaining quadrats.

Community composition

Two months after sowing, we identified the species likely to furnish the main proportion of biomass of the quadrats, according to their densities and to their individual size. Twelve species were selected (8 spontaneous species and 4 cover crop species) (SM.C.2). We verified, a posteriori, that these species represented at least 80% of the biomass of the quadrat at the two sampling dates, according to Pakeman and Quested (2007) recommendations (see Rakotomanga et al., 2021).

Seven and twelve months after sowing, the species growing in each of the three quadrats whose vegetation was destructed twelve months after sowing were identified and the number of

individuals of each species was counted. For each quadrat, the density of each species (d_i for species i) was calculated as the number of individuals of that species per m^2 . The total densities of all species (d_{tot}) was calculated as the sum of the densities of all species.

Aboveground trait determination

Leaf traits were determined when 50% of the individuals of each species were flowering (i.e. between 2 to 6 months after sowing). We randomly selected two individuals of spontaneous species in each treatment (16 individuals in the whole field), except in the borders and 20 individuals of cover crop species (two individuals by sub-plot sown with this cover crop). Each individual was cut at its base and placed in a plastic bag. In the laboratory, the leaf blades in one hand and petioles and stems on the other hand were separated and oven-dried at 70°C for 48h and weighted. Total individual biomass (TIB) was calculated by summing the dry weights of leaf blades and of petioles and stems. For each species, the leaf blades of all individuals were pooled and the species leaf **nitrogen content** (N_{leaf} , %) and the leaf carbon content (C_{leaf} , %) were determined with a CHN analyser using Dumas method (Table V.3). The leaf **C/N ratio** (C/N_{leaf} , %) was calculated (Table V.3).

Community aggregated traits

The averaged N_{leaf} and C/N_{leaf} content and the distribution of values around these averages (respectively the community weighted mean (CWM), and the community weighted variance (CWV), were determined according to the community composition 7 and 12 months after sowing and to the N_{leaf} and C/N_{leaf} content values of the species that composed the community (Table V.3):

$$CWM = \sum_{i=1}^n P_i t_i$$

$$CWV = \sum_{i=1}^n P_i (t_i - CWM)^2$$

With t_i the mean trait of the species i and P_i the relative biomass of species i in the quadrat, defined as followed:

$$P_i = \frac{\text{mean}(TIB_i) \times d_i}{QDB}$$

With d_i the density of the species i in the quadrat, $\text{mean}(TIB_i)$ the mean of the total individual biomass of the species i , and QDB the quadrat dry biomass.

2.4. Root functional markers

The roots of the species composing the communities could not be differentiated, so it was not possible to determine the roots functional traits of each species (as defined in Violle et al. 2007). Instead, “root functional markers” of the communities (Damour et al. 2015) were measured and calculated.

Seven and twelve months after sowing of the cover crop, and just after aboveground biomass sampling, one soil core for each soil depth previously described was collected in each of the

three quadrats (8 cm diameter, 0-20cm and 20-40cm depth). All the samples were stored in a freezer at -20°C before root measurements. After storage, the samples were thawed out in water at 22°C during at least 4h. Roots were washed and sifted in 1 mm sieves and then scanned at 600 dpi (scanner Epson expression 10000XL Pr) using a clear acrylic tray filled with water. The scanned images were analysed with WinRHIZO Pro 2009a (Regent Instruments, Quebec, Canada) to determine the sample root length and the number of nodules. The roots were then oven dried at 60°C for 48h, and weighted to determine the sample dry weight. For each sample, four root functional markers were calculated (Table V.3): i) the **root length density** (RLD, cm.m^{-3}) as the root length divided by the soil volume, ii) the **specific root length** (SRL, cm.g^{-1}) as the root length divided by the root dry weight, iii) the **root density** (RD, g.m^{-3}) as the root dry weight divided by the soil volume, iv) and the **number of nodules by root biomass unit** (Nb nod biom, .g^{-1}) as the number of nodules divided by the root dry weight. Finally, for each soil depth, the three samples of the same sub-plot were pooled and the **root nitrogen content** (N_r) of the treatment was determined with a CHN analyser using Dumas method.

Table V.3: Indicators, root functional markers and communities functional traits measured and calculated on each quadrat and each horizon

	Variable name	Abbreviation	Unit
Fertility indicators	Soil mineral nitrogen	N_{min}	mg.kg^{-1}
	Soil total nitrogen	N_{tot}	mg.kg^{-1}
	Soil total carbon	C_{tot}	mg.kg^{-1}
	Quantity of nitrogen mineralizable	QN_{min}	mg.kg^{-1}
	Carbon/ Nitrogen ratio	C/N_{soil}	
Aboveground community descriptors	Community plants nitrogen	N_{com}	%
	Community plants carbon/nitrogen ratio	C/N_{com}	
	Quadrats biomass	QDB	g.m^{-2}
	Community weighted mean of leaves nitrogen	$\text{CWM N}_{\text{abov}}$	%
	Community weighted mean of leaves nitrogen/ carbon ratio	$\text{CWM C/N}_{\text{abov}}$	
	Community weighted variance of leaves nitrogen	$\text{CWV N}_{\text{abov}}$	
	Community weighted variance of leaves nitrogen/carbon ratio	$\text{CWV C/N}_{\text{abov}}$	
Root functional markers	Specific root length	SRL	cm.g^{-1}
	Root density	RD	g.m^{-3}
	Root length density	RLD	cm.m^{-3}
	Number of nodules by biomass	Nb nod biom	.g^{-1}
	Root nitrogen	N_r	%

2.5. Data analysis

All statistical analyses were performed with R software version 3.5.3 (R Core Team, 2018).

To assess the effects of the treatments and of the date of measurement (i.e. beginning of the experiment, 7 and 12 months after sowing, hereafter “date”), on soil fertility indicators, aboveground community descriptors and root functional markers, linear mixed-models were performed. Cover crops species, modality of soil tillage, their interaction and the date were considered as fixed effect and sub-plot as random effect. Mixed-models were used to take into account non-independency of the observations (data were taken in the same sub-plot at the two dates). Models were performed, when applicable, for each soil depth. For each variable, the parsimonious model was determined with a model selection procedure based on AIC criterium using the *dredge* function (package *MuMin*, (Version: 1.43.17 , Barton, 2020). Significance of the fixed effects was tested with an analysis of variance and type III sum of squares using the *Anova* function of the *lmerTest* package (Version 3.1-2, Kuznetsova et al., 2020) with Satterthwaite’s method of computing the denominator degrees of freedom. As described by Nakagawa et al., (2013), we calculated the marginal R squared (proportion of variance explained by fixed factors) (R^2_m) and the conditional R squared (proportion of variance explained by fixed and random factors combined) (R^2_c) of each model using the *r.squaredGLMM* function of the package *MuMin* to evaluate the importance of the sub-plot effect.

Relationships between the soil fertility indicators, root functional markers and aboveground community descriptors for each quadrat were assessed with principal component analyses (PCA) using the *factominer* package (version 1.34, Husson et al., 2020). The analyses were performed on the variables calculated for each quadrat seven months and twelve months after sowing for each depth. Hierarchical Clustering on Principal Components (HCPC) were performed on PCAs to determine clusters of observations. Differences between clusters in PC1 and PC2 scores were assessed with ANOVAs followed by Tukey HSD tests, using the *multcomp* package (version 1.4-13, Hothorn et al., 2020). The mean values of every variables in the clusters were calculated and differences of mean were assessed with ANOVAs followed by Tukey HSD tests.

Multiple regressions were then performed between the soil fertility indicators (dependant variable) and root functional markers and aboveground community descriptors (independent variables), using GLMs, for each soil depth and at each date. Variables highly correlated ($r > 0.73$) were not used, to avoid collinearity. We thus kept 13 independent variables: N_{min} , N_{tot} , QN_{min} , C/N_{soil} , SRL, RD, RLD, Nb nod biom, N_r , QDB, N_{com} , CWM N_{abov} , CWV N_{abov} . With these variables, we performed multiple regressions between indicators of service and the functional markers. Parsimonious models were determined with a model selection procedure based on AIC criterium using the *dredge* function of the package *MuMin*. The relative contributions of the root functional markers and the aboveground community descriptors in the models were calculated based on R^2 partitioning with the R package *relaimpo* (Version 2.2-3, Groemping and Lehrkamp, 2018) and the recommended method LMG (Grömping 2006). Finally, we calculated the R^2 of each model using the *r.squaredLR* function of the package *MuMin*.

3. Results

3.1. The soil fertility indicators vary with time and depend on the treatment

*Table V.4: Summary of the parsimonius mixed-effect models between soil fertility indicators, or soluble mineral nitrogen forms (italic), measured 7 and 12 months after sowing of the cover crops and the factors considered in this study. Parsimonius models were determined after variable selection procedure. Results are presented for soil depth 0-20cm (H1) and 20-40cm (H2). R²m: marginal R squared; R²c: conditional R squared; Asterisks represent the level of significance of the variable; * stands for p-values < 0.05; ** for p-values < 0.01; *** for p-values < 0.001.*

	Cover crop species	Soil tillage modality	Cover crop species : Soil tillage modality	Date	R ² m	R ² c
H1						
N _{min}	6.89e-7 ***			<2.2e-16 ***	0.46	0.51
N _{tot}				7.05e-6 ***	0.04	0.38
QN _{min}	2.40e-3 **	1.55e-3 **	0.46	<2.2e-16 ***	0.46	0.65
C/N _{soil}				<2.2e-16 ***	0.20	0.54
NO ₃ -				<2.0e-16 ***	0.72	0.72
NH ₄ ⁺	1.26e-5 ***			<2.2e-16 ***	0.69	0.69
H2						
N _{min}	1.85e-3 **	2.85e-2 *	0.84	<2.2e-16 ***	0.51	0.59
N _{tot}		0.46			0.006	0.38
QN _{min}	2.07e-2 *	7.47e-3 **	0.87	<2.2e-16 ***	0.58	0.75
C/N _{soil}				<2.2e-16 ***	0.17	0.47
NO ₃ -		8.24e-06 ***		<2.2e-16 ***	0.77	0.77
NH ₄ ⁺	9.25e-3 **			<2.2e-16 ***	0.68	0.68

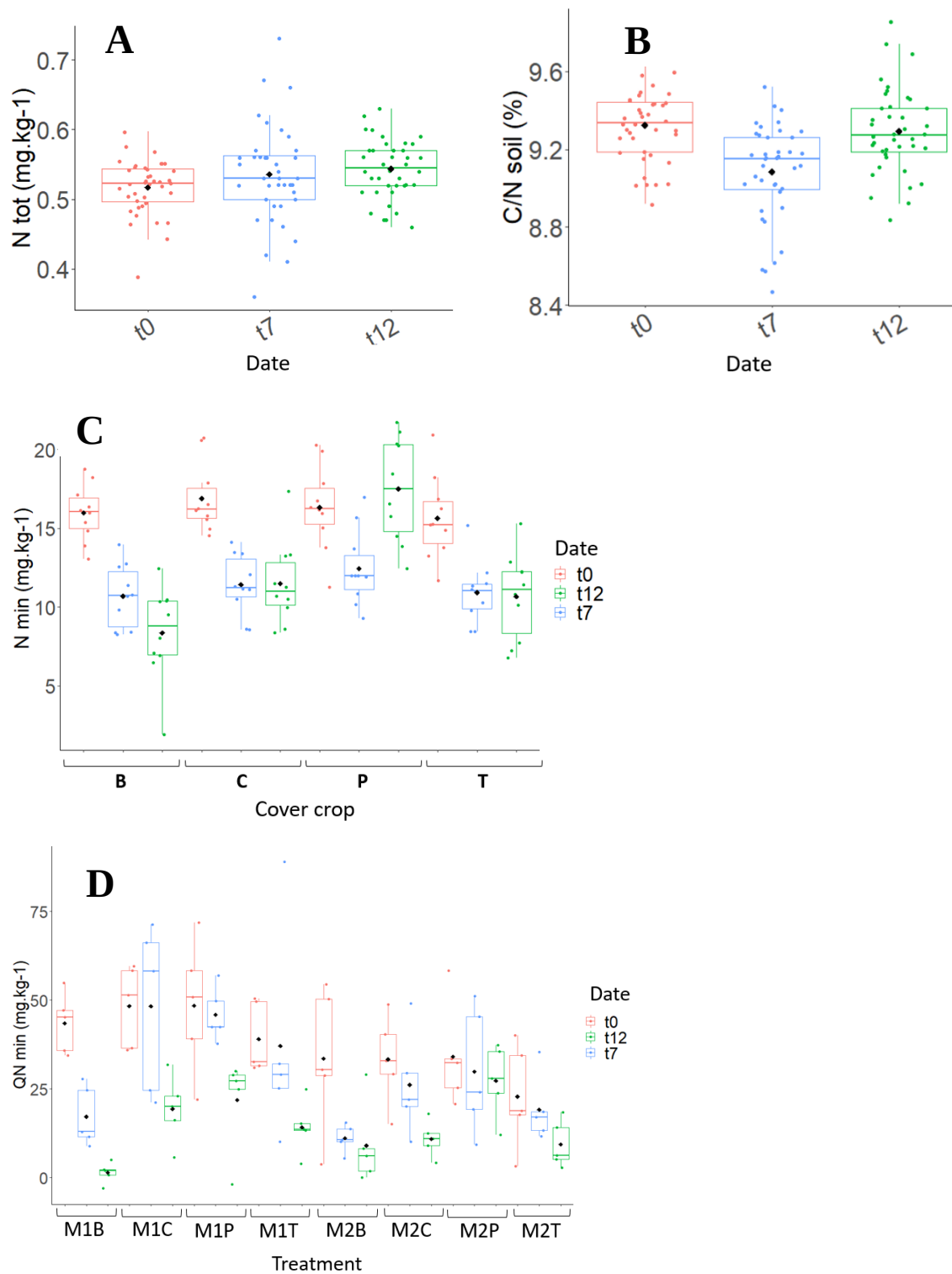


Figure V.1 : Soil nitrogen fertility indicators measured 0, 7 and 12 months after sowing for horizon one. (A) N_{tot} ; (B) C/N_{soil} ; (C) N_{min} ; (D) QN_{min} . t0: 0 months after sowing, t7: 7 months after sowing; t12: 12 months after sowing; B: Modality with *Brachiaria* mixture; C: Modality with *C.spectabilis*, P: Modality with *P.phaseoloides*, T: Vegetation control; M1B: without false seedbed + *Brachiaria* mixture; M1C: without false seedbed+ *Crotalaria spectabilis*; M1P: without false seedbed + *Pueraria phaseoloides*; M1T: without false seedbed + spontaneous vegetation; M2B: with false seedbed + *Brachiaria* mixture; M2C: with false seedbed + *Crotalaria spectabilis*; M2P: with false seedbed + *Pueraria phaseoloides*; M2T: with false seedbed+ spontaneous vegetation

The results of mixed models on the soil fertility indicators showed that N_{tot} and C/N_{soil} in depth 0-20cm were only impacted by the date of measurement (Figure V.1.A, Figure V.1.B, Table V.4, $p\text{-value}<0.05$). N_{tot} increased with time despite a very low $R^2\text{m}$ (Table V.4, $R^2\text{m}=0.04$). C/N_{soil} decreased seven months after sowing and then increase twelve months after sowing to a similar level as at the beginning of the experiment. Whereas it was the same in depth 20-40cm for C/N_{soil} , on the contrary, N_{tot} was impacted by neither of the studied factors in the mixed model and had a very low $R^2\text{m}$ (Table V.4, $R^2\text{m}=0.006$). In depth 0-20cm N_{min} was impacted by the cover crop and the date (Figure V.1.C, Table V.4, $p\text{-value}<0.05$). For all cover crops, N_{min} decreased seven months after sowing. Twelve months after sowing, N_{min} had decreased in communities associated with *Brachiaria sp.*, in communities associated with *C. spectabilis* and the vegetation control it stabilised and in communities associated with *P. phaseoloïdes* it increased again (Figure V.1.C). In depth 20-40cm N_{min} was also impacted by soil tillage modality (Table V.4, $p\text{-value}<0.05$). Finally, for both depths, QN_{min} was impacted by the cover crop, the soil tillage modality and the date. QN_{min} tended to decrease for all treatments, but the decrease appeared to be more important for modalities associated with *Brachiaria sp.* (M1B and M2B) than for communities associated with *P. phaseoloïdes* with false seedbed (M2P) for example (Figure V.1.D). In depth 0-20cm, NO_3^- content was only impacted by date whereas in depth 20-40cm, NO_3^- content was impacted by soil tillage modality and date (Table V.4, $p\text{-values}<0.05$). For both depths NH_4^+ was impacted by both cover crops and date. Comparisons between $R^2\text{m}$ and $R^2\text{c}$ of the models of N_{min} , QN_{min} , NO_3^- and NH_4^+ showed a little difference between $R^2\text{m}$ and $R^2\text{c}$ at each depth, meaning that the random effect had little impact on these indicators. On the contrary, differences between $R^2\text{m}$ and $R^2\text{c}$ of the models of N_{tot} and C/N_{soil} were high.

3.2. The root functional markers and the aboveground community descriptors generally vary with time and with the cover crop sown

The results of mixed models on the roots functional markers showed that for depths 0-20 cm and 20-40cm, all root functional markers were significantly impacted by the cover crop and by the date, excepted for specific root length (SRL) and the number of nodules by biomass (Nb nod biom) in depth 20-40cm, which were only significantly impacted by the cover crop (Table V.5, $p\text{-values}<0.05$). For all root functional markers in both depths, the quality of the models was generally good with $R^2\text{c}$ superiors to 0.50 excepted for SRL and Nb nod biom ($R^2\text{c}<0.33$). Little differences between $R^2\text{m}$ and $R^2\text{c}$ were noted in all models. In depth 20-40cm, RLD was also significantly impacted by the soil tillage modality ($p\text{-value}<0.05$). Root density (RD) values are higher 12 months after sowing than 7 months after sowing. This difference is particularly strong for communities associated with *Brachiaria sp.* (Figure V.2.C). N_r values are generally higher 12 months after sowing than 7 months after sowing (except for communities associated with *C. spectabilis*). N_r values were higher in communities associated with *P. phaseoloïdes*, *C. spectabilis* and the vegetation control than in communities associated with *Brachiaria sp.*, no matter the date (Figure V.2.B).

*Table V.5 : Summary of the parsimonious mixed-effect models between root functional markers, measured 7 and 12 months after sowing of the cover crops and the factors considered in this study. Parsimonious models were determined after variable selection procedure. Results are presented for soil depth 0-20cm (H1) and 20-40cm (H2). R²m: marginal R squared; R²c: conditional R squared; Asterisks represent the level of significance of the variable; * stands for p-values < 0.05; ** for p-values < 0.01; *** for p-values < 0.001.*

		Cover crop	Soil tillage modality	Cover crop : Soil tillage modality	Date	R ² m	R ² c
Root functional markers	H1						
	SRL	4.67e-9 ***			8.97e-5 ***	0.22	0.22
	RD	2.27e-10 ***			<2.2e-16 ***	0.50	0.55
	RLD	4.92e-5 ***			<2.2e-16 ***	0.49	0.59
	Nb nod biom	2.70e-5 ***			8.28e-3 **	0.23	0.33
	N _r	3.69e-15 ***			1.25e-7 ***	0.76	0.88
	H2						
	SRL	8.41e-5 ***				0.16	0.19
	RD	1.43e-7 ***			1.95e-15 ***	0.43	0.51
	RLD	2.07e-4 ***	2.61e-2 *	0.51	<2.2e-16 ***	0.41	0.49
	Nb nod biom	1.71e-5 ***				0.13	0.13
	N _r	<2.2e-16 ***			8.43e-4 ***	0.78	0.86
Aboveground community descriptors	QDB	8.08e-14 ***			<2.2e-16 ***	0.60	0.61
	N _{com}	<2.2e-16 ***			1.56e-4 ***	0.81	0.84
	C/N _{com}	1.54e-14 ***				0.83	0.84
	CWM N _{abov}	<2.2e-16 ***			<2.2e-16 ***	0.61	0.61
	CWM C/N _{abov}	< 2e-16 ***				0.78	0.78
	CWV N _{abov}	1.56e-2 *			<2.2e-16 ***	0.49	0.50
	CWV C/N _{abov}	2.31e-15 ***			4.38e-10 ***	0.35	0.35

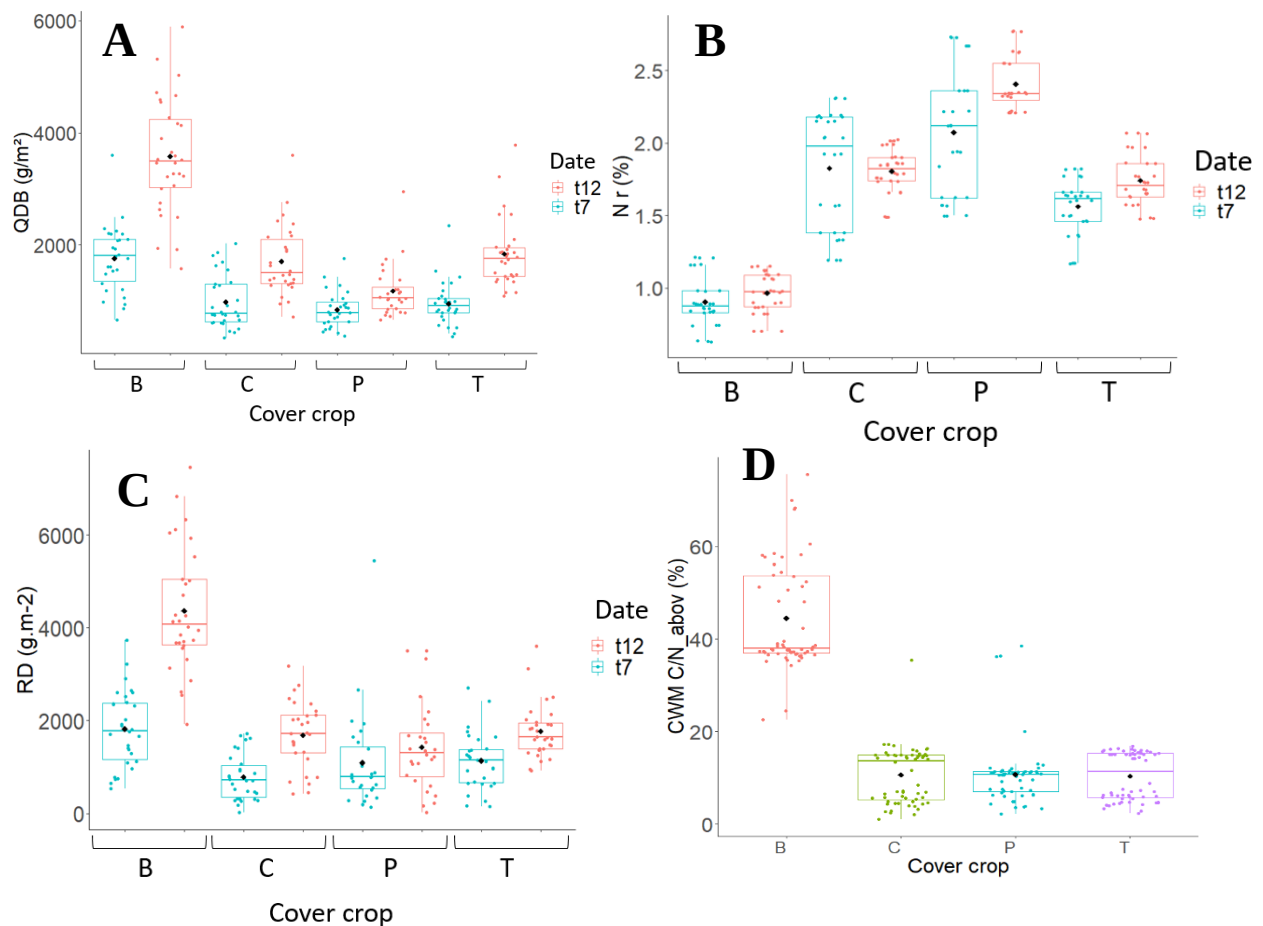


Figure V.2 : Root functional markers and aboveground community descriptors measured seven and twelve months after. (A) Root density (RD); (B) Root nitrogen (N_r); (C) Quadrat dry biomass(QDB); (D) CWM C/N_{abov} ; t7: 7 months after sowing; t12: 12 months after sowing; B: Modality with *Brachiaria* mixture; C: Modality with *C.spectabilis*, P: Modality with *P.phaseoloïdes*, T: Vegetation control; M1B: without false seedbed + *Brachiaria* mixture; M1C: without false seedbed+ *Crotalaria spectabilis*; M1P: without false seedbed + *Pueraria phaseoloïdes*; M1T: without false seedbed + spontaneous vegetation; M2B: with false seedbed + *Brachiaria* mixture; M2C: with false seedbed + *Crotalaria spectabilis*; M2P: with false seedbed + *Pueraria phaseoloïdes*; M2T: with false seedbed+ spontaneous vegetation

Aboveground community descriptors were also significantly impacted by the cover crop and the date, excepted C/N_{com} and CWM C/N_{abov} which were only impacted by the cover crop (Table V.5, p -values<0.05). QDB values are higher 12 months after sowing than 7 months after sowing and particularly for communities associated with *Brachiaria* sp. (Figure V.2.A). Finally, CWM C/N_{abov} values are the highest in communities associated with *Brachiaria* sp. than in the others (Figure V.2.D). For all aboveground community descriptors, the quality of the models was generally good with R^2c superiors to 0.50 excepted for CWV C/N_{abov} (Table V.5, $R^2c=0.35$). Little differences between R^2m and R^2c were noted in all models.

3.3. The aboveground biomass and the root density explained part of the fertility indicators

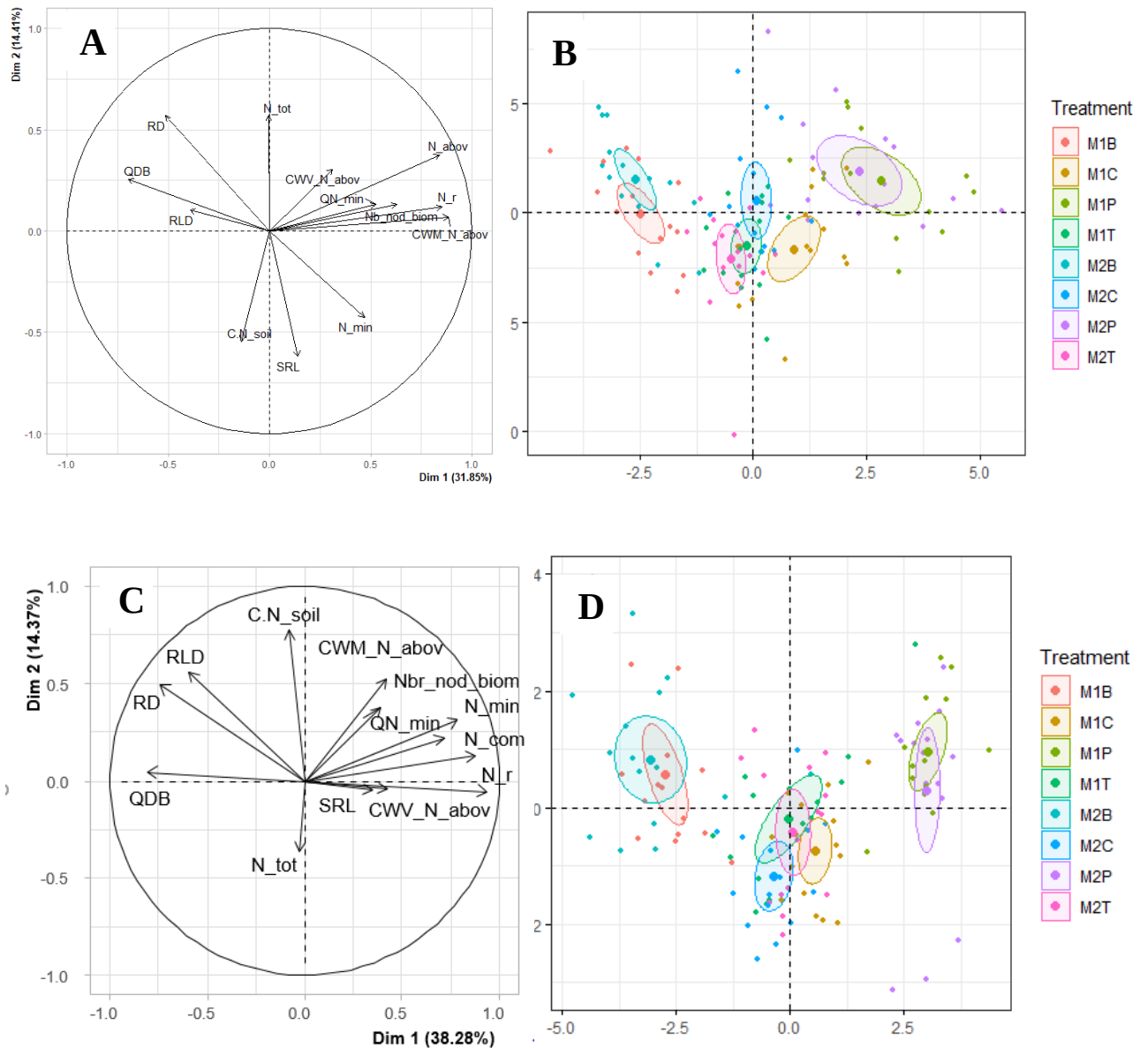


Figure V.3: Principal component analysis (PCA) performed on the soil indicators, root functional markers and aboveground community descriptors for each quadrat calculated for N_{min} , N_{tot} , C/N_{soil} , QN_{min} , RD , RLD , SRL , N_r , $Nb_{nod\ biom}$, QDB , N_{abov} , $CWM_{N_{abov}}$ and $CWV_{N_{abov}}$, seven months and twelve months after sowing: (A) correlation circle between soil indicators and communities descriptors on the first two axes seven months after sowing; (B) Observations in the first two axes with representation of the treatments (ellipses and colors), (C) correlation circle between soil indicators and communities descriptors on the first two axes seven months after sowing; (D) Observations in the first two axes with representation of the treatments (ellipses and colors). See Table V.3 for traits abbreviations.

Seven months after sowing, the first two PCA axis constructed on the soil indicators, root functional markers and aboveground community descriptors calculated for each quadrat for depth 0-20cm explained 46.26% of the total variance (Figure V.3.A.B). $CWM_{N_{abov}}$, N_r , N_{com} and quadrats biomass (QDB) contributed the most to Axis 1 (18.86%, 17.52%, 16.99% and 11.71% respectively). Specific root length (SRL), N_{tot} and root density (RD) contributed the

most to Axis 2 (20.50%, 17.26%, 17.25% respectively). Most of the variables were more correlated to Axis 1 than to Axis 2, excepted N_{tot} and C/N_{soil} and specific root length (SRL) which on the contrary were more correlated to Axis 2 (Figure V.3.A). The HCPC identified three clusters (SM.D.6.A.B) that corresponded to the experimental treatments: G1 included communities associated with *Brachiaria sp.* (M1B and M2B), G2 included communities associated with *C. spectabilis* (M1C and M2C) and the vegetation control (M1T and M2T), and G3 included communities associated with *P. phaseoloïdes* (M1P and M2P). All clusters were significantly different from the others on axis 1, while G1 and G3 were significantly different from G2 on axis 2 (SM.D.6.A.B, $p\text{-values}<0.05$). G1 was characterised by a high RD, a high dry biomass (QDB), a high C/N_{com} , and high CWM C/N_{abov} and CWV C/N_{abov} (SM.D.7, $p\text{-values}<0.05$). G2 was characterised by a high SRL ($p\text{-values}<0.05$). G3 was characterised by a high N_{min} , a high N_r , a high number of nodules by biomass (Nb nod biom), and high N_{com} , CWM N_{abov} , CWV N_{abov} ($p\text{-values}<0.05$). The results were similar for depth 20-40cm with the exception SRL which was not significantly different between G2 and G3 ($p\text{-values}<0.05$).

Twelve months after sowing, the results were almost the same. The first two PCA axis constructed on the soil indicators, root functional markers and aboveground community descriptors calculated for each quadrat for depth 0-20cm twelve months after sowing explained 52.65% of the total variance (Figure V.3.C.D). N_r , N_{com} , QDB, N_{min} , RD, QN_{min} contributed the most to Axis 1 (17.70%, 15.42%, 13.14%, 12.38%, 11.14% and 10.33% respectively). C/N_{soil} , RLD and CWM N_{abov} contributed the most to Axis 2 (31.94%, 16.70% and 14.55% respectively). The same clusters were identified with a HCPC that for seven months after sowing. All clusters were significantly different on axis 1, while G1 and G3 were significantly different from G2 on axis 2 (SM.D.6.C.D, $p\text{-values}<0.05$). G1 was characterised by a high RD, RLD, QDB, C/N_{com} , CWM C/N_{abov} and CWV C/N_{abov} (SM.D.7, $p\text{-values}<0.05$). For each indicator, functional marker and community descriptor, G2 had no value significantly different from G1 and G3 (SM.D.7). G3 was characterised by a high N_{min} , QN_{min} , N_r , Nb nod biom, N_{com} , and CWM N_{abov} ($p\text{-values}<0.05$). The results were similar for depth 20-40cm with the exception of G2, which had the highest SRL ($p\text{-values}<0.05$).

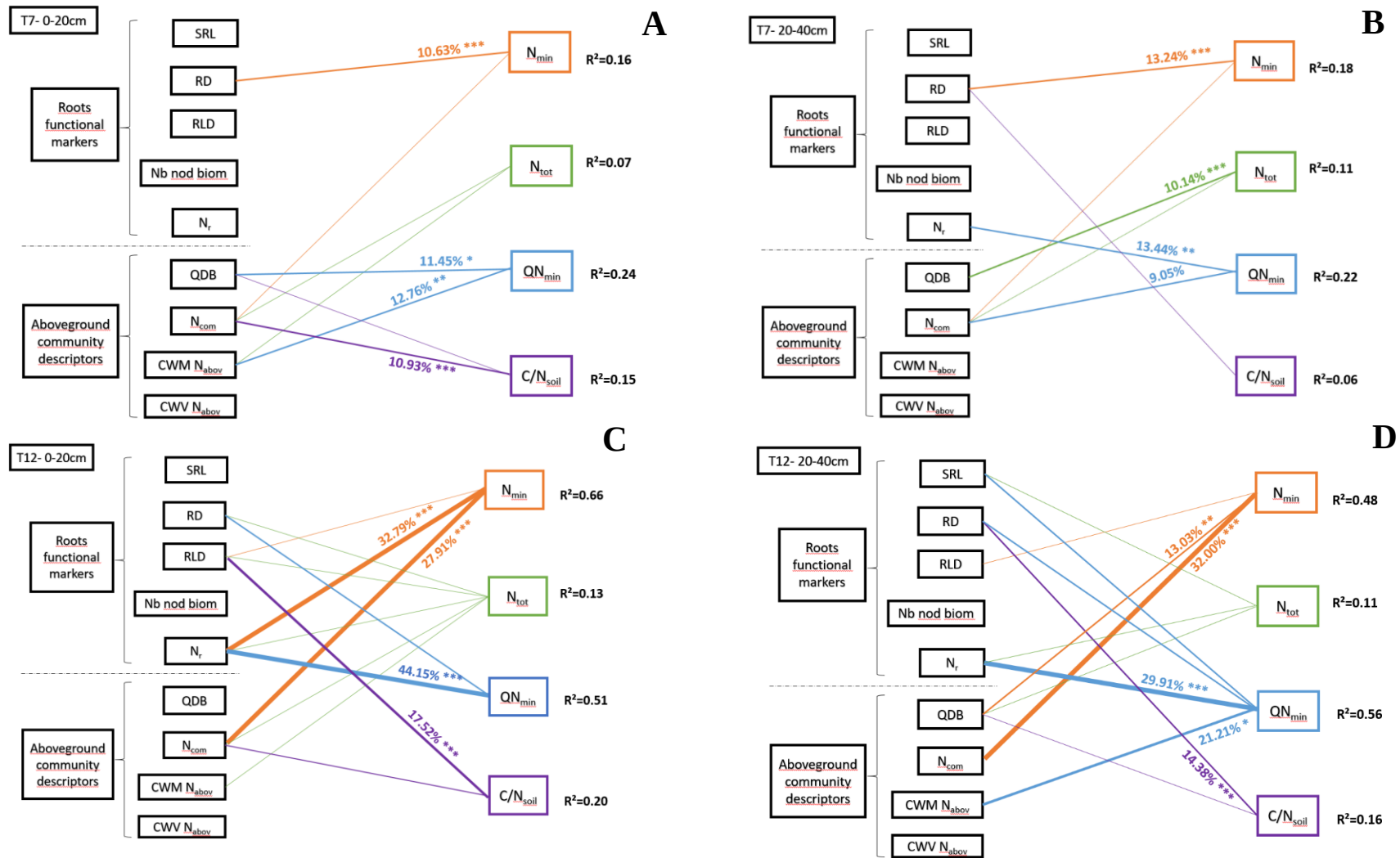


Figure V.4: Summary of the main relationships determined by parsimonious models between soil fertility indicators, aboveground community descriptors and root functional markers after variable selection procedure. Results are presented 7 months after sowing of the cover crops (t7) and 12 months after sowing (t12), for soil depths 0-20cm and soil depth 20-40cm. (A) Results seven months after sowing in depth 0-20 cm; (B) Results seven months after sowing in depth 20-40 cm; (C) Results twelve months after sowing in depth 0-20 cm; (D) Results twelve months after sowing in depth 20-40 cm; Only relative contribution of the variables superior to 10% are indicated; R^2 : model r-square; Asterisks represent the level of significance of the variable; * stands for p-values < 0.05; ** for p-values < 0.01; *** for p-values < 0.001.

*Table V.6: Summary of the parsimonious models between soil fertility indicators, aboveground community descriptors and root functional markers, determined after variable selection procedure. Results are presented 7 months after sowing of the cover crops (t7) and 12 months after sowing (t12), for soil horizon 0-20cm (H1) and soil horizon 20-40cm (H2). Var.: variables selected in the parsimonious model; Estim: estimated slope of the variables; Contrib.: relative contribution of the variables; R²: model r-square; N.C: Non calculable. Asterisks represent the level of significance of the paths; * stands for p-values < 0.05; ** for p-values < 0.01; *** for p-values < 0.001.*

Date	Fertility indicators	H1					H2				
		Var.	Estim.	Contrib.	R ²	p-value	Var.	Estim.	Contrib.	R ²	p-value
t7	N _{min}	N com	0.67	5.12%	0.16	1.70e-2*	N com	0.57	4.97%	0.18	4.06e-2*
		RD	-7.76e-4	10.63%		3.45e-4***	RD	-1.59e-3	13.24%		1.08e-4***
	N _{tot}	CWM N _{abov}	-0.03	2.40%	0.07	1.50e-2*	QDB	4.78e-05	10.14%	0.11	2.02e-4***
		N com	0.05	4.32%		4.19e-3**	N com	1.91e-02	1.08%		0.09
	QN _{min}	QDB	-8.71e-3	11.45%	0.24	1.15e-2*	N com	2.95	9.05%	0.22	0.09
		CWM N _{abov}	5.78	12.76%		3.95e-3**	N r	7.97	13.44%		2.59e-3**
	C/N _{soil}	QDB	-1.21e-4	3.72%	0.15	3.35e-3**	RD	-2.28e-04	N.C	0.06	7.43e-3**
		N com	-0.16	10.93%		2.84e-5***					
t12	N _{min}	N r	4.95	32.79%	0.66	6.39e-8***	QDB	-7.60e-4	13.03%	0.48	6.15e-3**
		N com	1.95	27.91%		3.79e-4***	N com	2.71	32.00%		3.32e-11***
		RLD	0.11	5.11%		1.21e-5***	RLD	0.11	2.99%		4.64e-4***
	N _{tot}	CWM N _{abov}	-1.14e-02	1.64%	0.13	0.11	QDB	1.39e-05	5.13%	0.11	2.43e-3**
		N com	-2.00e-02	1.54%		2.05e-2*	N r	2.97e-02	3.15%		5.24e-3**
		N r	5.47e-02	3.03%		3.04e-3**	SRL	-1.05e-06	2.89%		0.08
		RD	1.166e-05	2.78%		7.20e-3**					
		RLD	-1.41e-03	3.79%		3.18e-3**					
	QN _{min}	N r	1.82e+01	44.15%	0.51	< 2.2e-16***	CWM N _{abov}	1.81e+00	21.21%	0.56	2.72e-2*
		RD	2.08e-03	7.06%		1.56e-3**	N r	9.74e+00	29.91%		3.16e-7***
							RD	1.00e-03	3.62%		0.08
							SRL	-1.26e-04	0.79%		0.12
	C/N _{soil}	N com	6.51e-2e	2.40%	0.20	9.03e-3**	QDB	-3.95e-05	1.64%	0.16	3.70e-2*
		RLD	9.74e-3	17.52%		3.13e-7***	RD	9.70e-05	14.38%		6.12e-6***

The results of GLMs on the soil fertility indicators showed that models seven months after sowing explain a little part of the variability (Figure V.4, Table V.6, $0.06 < R^2 < 0.27$), contrary to twelve months after sowing where their variability is better explained ($0.11 < R^2 < 0.66$). Generally, for each date and each soil depth, $N_{\min}$ and $QN_{\min}$ were better explained than N_{tot} and C/N_{soil} . Root functional markers were seldom selected in models run at 7 months after sowing (Figure V.4.A.B). On the contrary, they can explain a substantial part of variability 12 months after sowing (Figure V.4.C.D). The aboveground community descriptor N_{com} also explained 62.5% of the models (Table V.6, N_{com} present in 10/16 models).

Seven months after sowing in depth 0-20cm, RD and N_{com} contributed the most to $N_{\min}$ and C/N_{soil} (10.63% and 10.93% respectively) (Figure V.4.A, Table V.6). CWM N_{abov} and QDB contributed the most to $QN_{\min}$ (12.76% and 11.45% respectively). The same was observed in depth 20-40cm excepted that N_r and N_{com} contributed the most to $QN_{\min}$ (13.44% and 9.05% respectively).

Twelve months after sowing in depth 0-20cm RLD contributed the most to C/N_{soil} (Figure V.4.C, Table V.6, 17.52%). N_r contributed the most to $QN_{\min}$ (44.15%). N_r and N_{com} contributed the most to $N_{\min}$ (32.79% and 27.91% respectively). In depth 20-40 cm, RD contributed the most to C/N_{soil} (14.38%), N_r and CWM N_{abov} contributed the most to $QN_{\min}$ (29.91% and 21.21% respectively) and N_{com} and QDB contributed the most to $N_{\min}$ (32.00% and 13.03% respectively).

4. Discussion

4.1. The soil nitrogen fertility indicators are impacted by the time and the treatment

The soil fertility indicator $QN_{\min}$ decreased with time and $N_{\min}$ did the same, excepted for communities associated with *P. phaseoloïdes* (P). N_{tot} had a small increase with time and C/N_{soil} decreased then increased with time. Consequently, our hypothesis 1 expecting a decrease of all the indicators with time is partly refuted and depends on the indicator considered. However, we observed that in accordance with hypothesis 1, the variation in the indicators depends on the nitrogen contained in the plants and on the recalcitrant nitrogen contained in their litter. Indeed, we noticed that in communities associated with *P. phaseoloïdes* (P), which contained a high level of nitrogen, $N_{\min}$ increased contrary to the other communities. Communities with recalcitrant nitrogen in their litter like the ones associated with *Brachiaria sp.* (B) had a higher increase of $N_{\min}$ and $QN_{\min}$.

Our results highlighted the importance of the factor time in the measurement of the soil nitrogen indicators. Factor time is related to three main process: 1) the nitrogen absorption by the plants, 2) the nitrogen mineralisation, 3) the temporal variation of the climate.

First, nitrogen absorption can explain the decrease of $N_{\min}$ between t_0 and t_7 because communities absorb $N_{\min}$ to grow. Between t_7 and t_{12} , $N_{\min}$ keep decreasing in communities associated with *Brachiaria sp.*, which absorb high quantities of $N_{\min}$ because their C/N is high so they absorb high quantities of $N_{\min}$.

Second, nitrogen mineralization can explain the increase in $N_{\min}$ observed under communities associated with *P. phaseoloïdes*, because plants in these communities had probably fixed

atmospheric nitrogen and then they have furnished high quantities of nitrogen with their N-rich root and aboveground litter restitutions. This result can explain the high contribution of N_r and N_{com} to N_{min} variation between communities. For example, Craine et al., (2002) demonstrated that leguminous species that succeed to symbiose with N_2 -fixing bacteria develop traits that include high nutrient concentration and accelerated nitrogen cycling. Concerning communities associated with *C. spectabilis* (C) and communities in vegetation control (T), N_{min} decreased between t_0 and t_7 but stabilised between t_7 and t_{12} . An hypothesis to explain this result could be plants in these communities absorb less nitrogen than plants in communities associated with *Brachiaria sp.* because of their taxonomy. Indeed, Craine et al. (2002) demonstrated that species containing low nitrogen could also maintain a greater biomass than species with higher nitrogen and that they produced tissues which had low nitrogen concentrations instead of acquiring more nitrogen. Another hypothesis could be that the degradation of their roots and litter can furnish low quantities of N_{min} which could be rapidly reabsorbed by the plants. However, we noticed that contrary to what have been expected, the leguminous *C. spectabilis* did not succeed to furnish important quantities of nitrogen compared to what the other leguminous *P. phaseoloïdes* did. This probably result from the poor success of implantation of *C. spectabilis* and its consequent low density in communities.

Third, the temporal variation of the climate may have impacted the speed of mineralization of the roots and litter residues. Indeed, rainfall and temperature are major parameters that impact residue mineralization. High values of these two parameters enhance the microbial activity responsible for the mineralization process. Under tropical conditions, with heavy rainfalls and high temperatures all the year (Dorel et al., 2008), microbial activity is high and mineralization processes are very fast. Variations of N_{tot} were very small because dynamic of this indicator is lower and one year of experiment is not enough to see changes. Moreover, differences between R^2_m and R^2_c of the models on N_{tot} and C/N_{soil} were high (Table V.4), suggesting that the variability due to the sub-plot effect is important. On the contrary, this variability due to the sub-plot effect is negligible for N_{min} and QN_{min} .

In this study, the impact of the soil tillage with the use of the false seedbed technique was only noticeable for QN_{min} with values of QN_{min} higher in M1 than in M2 at t_0 and t_7 . It could be explained by the impact of soil tillage on nitrogen mineralization. Indeed, by moving the soil layers, the initial soil operation could have placed the litter residues of the precedent vegetation communities, which theoretically was homogeneous everywhere in the field experiment, under optimal conditions of mineralization. This impact of soil tillage on soil nitrogen mineralisation has been observed in many studies on conventional systems. It increase the rate of mineralization of the organic matter, which was previously non submitted to optimal conditions of decomposition (Roger-Estrade et al., 2010). Indeed, many studies showed that soil tillage can be disorganized soil decomposers communities when the soil is turned upside down (Cortet et al., 2002 ; Roger-Estrade et al., 2010 ; Coudrain et al., 2016). It has also been shown that a repeated soil management can disturb the soil microbial functioning by removing the vegetation residues which feed the microbial communities and by modifying their optimal biochemical living conditions (oxygen and water flux influencing the metabolism of nitrifying bacteria and fungi) (Roger-Estrade et al., 2010). The use of the false seedbed technique repeated three times in M2 could have compacted the soil and reduced the litter mineralisation process. This could explain the differences observed between M1 and M2 concerning QN_{min} at t_0 . These differences seem to be reduced with time.

4.2. The roots functional markers and the aboveground community descriptors are impacted by the time and the cover crop identity.

Communities that have developed with different cover crops differ according to their root functional markers and their aboveground community descriptors, supporting our second hypothesis. Communities associated with *P. phaseoloïdes* have higher values of roots and aboveground nitrogen than others. Communities associated with *Brachiaria sp.* have higher values of aboveground quadrats biomass (QDB), roots density (RD), roots length density (RLD) and C/N_{com} than others.

Indeed, twelve months after sowing, communities associated with *Brachiaria sp.* are characterized by a high RD, a high RLD, a high QDB, C/N_{com} , CWM C/N_{abov} and CWV C/N_{abov} . These roots functional markers and aboveground community descriptors are characteristic of communities with high densities of Poaceae and especially of the mixture of *Brachiraria sp.* used here (Tardy et al. 2017, Damour et al. 2014). Communities associated with *P. phaseoloïdes*, which is the main species in this modality, are characterized by a high N_r , a high number of nodules by biomass, a high N_{com} and a high CWM N_{abov} , which is characteristic for communities with leguminous like *Pueraria phaseoloïdes*. Finally, communities associated with *C. spectabilis* (C) and the vegetation control (T) have mid values of specific roots functional markers.

Roots functional markers change with time as the communities are developing but the soil tillage modalities seem to have little impact on them, excepted for RLD in depth 20-40cm. These results are not surprising considering the nature of the different soil operations made. Indeed, the only differences between the modality without false seedbed (M1) and the modality with false seedbed (M2) is that in M2, the first soil operation was followed by three false seedbed operations. False seedbed is expected to sleek the seedbed in the 0-5 cm depth, that is not sufficient to modify the structure and favor root development

We thus showed that there are noticeable differences of root functional markers and aboveground community descriptors observed between communities associated with *Brachiaria sp.* (B) and *P. phaseoloïdes* (P), which suggest that their furniture of nitrogen in the soil will differ.

4.3. The root nitrogen and the community nitrogen explained a substantial part of the fertility indicators

Some of the roots functional markers and especially the root nitrogen (N_r) and the aboveground community descriptors (especially N_{com}) explain the values of some of the soil fertility indicators (especially N_{min} and QN_{min}), in line with hypothesis 3.

Twelve months after sowing, in depth 0-20cm, the GLM showed that QN_{min} was mainly explained by the root nitrogen and N_{min} was mainly explained by the root nitrogen and the aboveground nitrogen. This explain why N_{min} and QN_{min} were the highest in communities associated with *P. phaseoloïdes*, which have a high root nitrogen. This could be explained by the fact that under tropical conditions, the root nitrogen is fastly mineralised and quickly available in its mineral form (N_{min}) to be then absorbed by the plants but because plants needs in nitrogen in communities associated with *P. phaseoloïdes* are lower than plants in other communities because of their status of leguminous, N_{min} stay higher in communities associated with *P. phaseoloïdes*.

N_{com} also explained an important part of N_{min} . This may be explained because leguminous are known to have high nitrogen content in their aboveground organs, and so the mineralisation of their litter furnishes a high N_{com} . On the contrary, a low N concentration of the aerial organs is strongly associated with lower net N mineralization and lower nitrate availability (Craine et al., 2002).

5. Conclusion

In this study, we demonstrated that communities differing by their species composition and densities, obtained with the combination of two practices (cover crops and soil tillage), had different roots functional markers and aboveground community descriptors, and impact differently the indicators of nitrogen fertility we measured. Communities with high root nitrogen and high aboveground nitrogen (as observed in communities associated with *P.phaseoloides*) were related with high N_{min} and QN_{min} twelve months after the sowing of the cover crop. On the contrary, communities with a high root density (RD), root length density (RLD), a high C/N and a high biomass (as observed in communities with *Brachiarias*) were related with low N_{min} and QN_{min} . N_{tot} and C/N_{tot} were only marginally impacted by community characteristics. These results could help in future research on plants impact on soil nitrogen fertility. They could for example help the choice of the roots functional markers, aboveground community descriptors and soil nitrogen fertility indicators to determinate the best proxy to use.

Acknowledgements

This work benefited from financial support provided mainly by the project “Rivage 2” from E.U. FEDER, and to a lesser extent by the project “TACOS”(ID 1702–014), which was publicly funded through ANR (the French National Research Agency) under the "Investissements d'avenir" programme with the reference ANR-10-LABX-001–01 Labex Agro and coordinated by Agropolis Foundation under the frame of I-SITE MUSE (ANR-16-IDEX-0006). The authors thank Steewy Lakhia and Jérôme Saint-Marc, technicians at the CIRAD research station in Guadeloupe, for their help in the setting up of the experiment and Mylène Ramassamy and Kelly Lakhia, for their help in the CIRAD laboratory.

TRANSITION

Le chapitre 3 nous a permis d'étudier l'impact des communautés végétales mises en place sur l'amélioration de la fertilité azotée du sol.

Nous avons pu mettre en évidence l'existence de relations entre de fortes concentrations d'azote racinaire et d'azote organique dans les parties aériennes ainsi que de fortes quantités d'azote minéralisable (QN_{min}) et d'azote minéral (N_{min}) présents dans le sol.

Nous avons noté que c'était les communautés végétales associées à *Pueraria phaseoloides* (P) qui remplissaient ces conditions.

Dans le chapitre 4 nous étudierons l'impact de ces communautés végétales à la composition et aux structures fonctionnelles différentes sur l'amélioration de la structure du sol.

Ce chapitre permettra de répondre à la composante structure du sol de la troisième question de recherche (QR3) :

« Peut-on mettre en évidence l'impact de la communauté végétale sur les services d'amélioration de la fertilité azotée du sol et de sa structure par des relations entre structure fonctionnelle de la communauté et indicateurs de services ? »

Nous chercherons à valider les hypothèses suivantes :

Hyp 4.1 : Les indicateurs de la structure du sol (granulométrique, traduisant l'origine des éléments du sol et de caractérisation de la taille des pores) varient selon les traitements et au cours du temps

- (a) Les volumes d'agrégats entre 1 et 5mm augmentent au cours du temps sous l'action du système racinaire des plantes.
- (b) Les éléments d'origine biogénique augmentent et les éléments gamma d'origine anthropique diminuent au cours du temps sous l'influence du système racinaire des plantes.

Hyp 4.2 : Les communautés qui se structurent autour des plantes de services sont différentes au regard de leurs marqueurs racinaires et aériens.

Hyp 4.3 : Les marqueurs racinaires et les descripteurs aériens expliquent les indicateurs de structuration du sol.

VI. CHAPITRE 4

Le chapitre 4 correspond à un article en préparation avancée dont la soumission est prévue dans *Plant and Soil* en 2021.

Root functional markers, aboveground functional traits and community descriptors impact soil structure

RAKOTOMANGA Diane, DOREL Marc, DAMOUR Gaelle

1. Introduction

The soil structure is a determining element of the agrosystems because it has a large impact on the crop roots development and consequently on the plant nutrients and water acquisition. Soil structure is mainly impacted by the agricultural equipment, which provoke important compaction (Tracy et al., 2011), by the climate, which is responsible for desiccation of the clay part of the soil, by the vegetation cover and by the soil macrofauna. In intensive and mechanized cropping systems, soil structure is often degraded, with consequent risks of run-off, and poor crop rooting.

The use of a cover crop in agrosystems is an interesting way to improve plant diversity and a bundle of related ecosystem services. Among them, cover crops may improve soil fertility, regulate pest, reduce run-off and improve the soil structure (Lu et al., 2000 ; Damour et al., 2018). However, the settlement of a pure cover crop cover is rarely reached and cover crop covers are frequently contaminated by spontaneous species. We assume that such mixed covers composed by the cover crop and the spontaneous species able to grow with them can deliver the above ecosystem services as well, without heavy cultural interventions that aim at suppressing the spontaneous species.

To assess changes in the soil structure, indicators of the soil structure like its granulometry, the origin of the soil elements or the pores size distribution can be measured. Water infiltration rate in the soil can be another indicator, informing on the soil functioning.

To better understand the impacts of plant communities on indicators of soil structure, “root functional markers” (Damour et al., 2015) can be measured at the community level. Indeed, in field conditions, roots of the species composing a community are intermingled and species traits as defined by Violle et al. (2007) cannot be determined. Root functional markers, like the specific root length (SRL), the root density (RD), root length density (RLD) and the mean root diameter can be related to the community root system architecture (Roumet et al., 2006 ; Freschet et al., 2017).

The aim of this study was to determine how communities and their functional characteristic impact soil structure over time. To answer this question, we used an experiment based on contrasted communities (i.e. difference of density and of composition) in an improved fallow (i.e. a fallow sown with cover crop) preceding banana crop. These communities were obtained with the sowing of different species of cover crops and different modalities of soil tillage before the cover crop sowing (e.g. false seedbed technique). We assume that the false seedbed technique used between 0 and 5 cm depth to obtain communities with contrasted compositions

has a limited effect on the soil structure located between 0 and 40 cm. We measured aboveground descriptors (e.g. community biomass) and root functional markers of the communities and soil structure indicators (granulometry, the origin of the soil elements or of the pores size distribution) at the sowing of the cover crops, seven and twelve months after sowing. We also measured the water infiltration rate twelve months after sowing. We tested four hypothesis. First, the indicators of soil structure differ according to the treatment and vary with time. We expect that a) the volumes of soil aggregates between 1- and 5-mm increase with time due to the community root system, b) the volume of biogenic elements and the gamma element of anthropic origin respectively increase and decrease under the influence of the community root system. Second, communities developing with cover crops have different root functional markers and aboveground community descriptors. Third, root functional markers and aboveground community descriptors explain the values of the soil structure indicators. Fourth, the water infiltration rate differs between treatments and is faster under a soil covered by an abundant vegetation community because the number and the size of its resulting pores facilitates water infiltration.

2. Material and methods

2.1. Experimental site and design

The experiment took place in a banana plantation in Capesterre-Belle-Eau in Guadeloupe, French West Indies (16°04'39.1''N; 61°36'17.3''W, 285 m a.s.l.), from June 2018 to June 2019. The cumulated precipitation over the study period was 4,489 mm, with a mean daily temperature of 24.2°C (range 21.5-27.5°C), and a mean solar radiation of 422 MJ/m²/month. The soil was an andosol (FAO, 2014) (pH(H₂O): 5.64; M.O: 8.31%). A 0.9 ha field, previously under fallow, was selected. The experimental design was presented in Rakotomanga et al. (2021) and is detailed in SM.B.1 and SM.C.1. A split-plot design with five blocks and two factors (the soil tillage modality and the species of cover crop sown) was adopted. Soil tillage modality was applied in whole plots and had two modalities: “without false seedbed” (M1), which consists in only one tillage operation before the cover crop sowing and “with false seedbed” (M2), which consists in four successive tillage operations (see SM.C.1). Cover crop species was applied in sub-plots and had four modalities (see Table VI.1 for cover crops characteristics): a 50-50 mixture of *Brachiaria decumbens* (Stapf, 1919) and *Brachiaria ruziziensis* (Germ. & C.M.Evrard, 1953) (sowing density of 10kg.ha⁻¹ each) (modality B), *Crotalaria spectabilis* (Roth, 1821) (sowing density of 30kg.ha⁻¹) (modality C), *Pueraria phaseoloides* (Roxb.) Benth. (sowing density of 30kg.ha⁻¹) (modality P), and non-sown spontaneous vegetation control (modality T). One-meter-wide alleys separated the blocks and each sub-plot was 196 m². The eight treatments were named according to the abbreviations of the two factors (e.g. M1B for *Brachiaria* sp. without false seedbed).

Table VI.1: Main cover crop characteristics, sowing densities and depth used in the experiment.

Code of the modality	Abbreviation	Full name	Family	Cycle	Growth habit	Sowing density (kg/ha)	Sowing depth (cm)
B	BD	<i>Brachiaria decumbens</i> (Stapf.1919)	Poaceae	Perennial	Semi-erect	10	3
B	BR	<i>Brachiaria ruziziensis</i> (Germ. & C.M.Evrard. 1953)	Poaceae	Perennial	Semi-erect	10	3
C	CS	<i>Crotalaria spectabilis</i> (Roth. 1821)	Fabaceae	Annual (6 months)	Erect	30	3
P	PPh	<i>Pueraria phaseoloides</i> (Roxb.) Benth.	Fabaceae	Perennial	Twining	30	3

In each strip, a fourth sub-plot was not sown and was used as a spontaneous vegetation control (modality T). The eight treatments were named according to the abbreviations of the two factors (Table VI.2).

Seven months after sowing (t7) and twelve months after sowing (t12), aboveground community descriptors, roots functional markers of the communities and soil structure indicators were measured.

Table VI.2: List of the eight treatments applied.

Abbreviation	Soil tillage modality	Cover crop
M1B	Without false seedbed	<i>Brachiaria</i> mixture
M1C		<i>Crotalaria spectabilis</i>
M1P		<i>Pueraria phaseoloides</i>
M1T		Spontaneous vegetation
M2B	With false seedbed	<i>Brachiaria</i> mixture
M2C		<i>Crotalaria spectabilis</i>
M2P		<i>Pueraria phaseoloides</i>
M2T		Spontaneous vegetation

2.2. Community aboveground descriptors

In each sub-plot, six 50 cm x 50 cm permanent quadrats were installed far from the borders, at the beginning of the experiment. Seven months after sowing, the whole vegetation of three quadrats among six was cut at ground level, harvested and placed in plastic bags. These samples were oven dried at 70°C for 48h and weighted to determine the total **quadrat dry biomass** (QDB, g.m⁻²). The same was done on the three remaining quadrats twelve months after sowing.

2.3. Root functional markers

The roots of the species composing the communities could not be differentiated, so it was not possible to determine the roots functional traits of each species (as defined in Violle et al. 2007). “Root functional markers” of the communities (Damour et al. 2015) were calculated instead. They represent the root traits of an “average plant” in the community (Garnier et al. 2004).

Seven and twelve months after sowing of the cover crop, and just after aboveground biomass sampling, one soil core for each soil depth previously described was collected in each of the three quadrats (8 cm diameter, 0-20cm and 20-40cm depth). All the samples were stored in a freezer at -20°C before root measurements. After storage, the samples were thawed out in water at 22°C during at least 4h. Roots were washed and sifted in 1 mm sieves and then scanned at 600 dpi (scanner Epson expression 10000XL Pr) using a clear acrylic tray filled with water. The scanned images were analysed with WinRHIZO Pro 2009a (Regent Instruments, Quebec, Canada) to determine the sample root length, and repartition of root length into diameter classes. 20 root diameter classes were determined: each 0.1 mm from 0 to 1.9 mm and above 1.9 mm. Finally, because the majority of the measured roots had diameters between 0 and 0.5 mm, we determined the **mean length for roots with diameters between 0 and 0.5mm** (L0-0.5, m) as another root class to synthesis this information into one single root functional marker.

The roots were then oven dried at 60°C for 48h, and weighted to determine the sample dry weight. For each sample, five root functional markers were determined (Table VI.3): i) the **root length density** (RLD, cm.m^{-3}) as the root length divided by the soil volume sampled, ii) the **specific root length** (SRL, m.g^{-1}) as the root length divided by the root dry weight, iii) the **root density** (RD, g.m^{-3}) as the root dry weight divided by the soil volume sampled, iv) the **average diameter** (DIAM, mm) as the roots total projected area divided by the roots total length (automatically calculated by the software).

2.4. Description of the soil granulometry and of the soil elements structure origin

In each sub-plot, a $L=100\text{ cm} \times l=40\text{ cm} \times H=50\text{ cm}$ pit was dug at the beginning of the experiment (t_0) and then at t_7 and t_{12} . A $20\text{ cm} \times 10\text{ cm} \times 6\text{ cm}$ cart board box with one face opened was placed between 0 and 20 cm depth at 20 cm from the pit edge and a soil monolith was delicately sampled in the card box (see SM.E.3 for details of the sampling). Two other samples were made 20 cm apart from each previous sample but at the same depth. Then, three other cart boards were positioned at 20-40cm depth and the same was done. As a consequence, six samples by sub-plots were obtained, three samples by depth. The samples were stored and dried during 7 days at 25°C . Then, each sample was weighted and passed through a succession of three sieves: 12.5mm, 5mm and 1mm (SM.E.4). At each stage, the soil fraction was collected and weighted. The rocks and plant parts like roots were collected and weighted separately. Finally, four soil fractions were collected (SM.E.2, Table VI.3). Fraction 1 corresponded to clods that could not pass through the 12.5mm sieve. Fraction 2 corresponded to clods that could pass through 12.5mm but not the 5mm sieve. Fraction 3 corresponded to soil which could pass through 5mm but not the 1mm sieve and was considered as **soil aggregates** (Aggreg, %). Fraction 4 corresponded to the **fine soil** that could pass through 1mm (Soil_f , %). Fractions 1 and 2 were then examined with a magnifying glass and sorted out in categories according to the internal state of their structural elements (Gautronneau et al., 1987 ; FAO, 2006) (Table VI.3): i) **Delta**, if the breaking front was plane and smooth with angular clods, difficult to fragment, compact, with no visible macroporosity or aggregates, most often considered as an anthropic origin ; ii) **Gamma**, if the breaking front was not regular but quite easy to fragment, not very

compact, rugged with rounded clods, with no visible macroporosity, discernible aggregates, most often considered as an anthropic origin; iii) **Biogenic**; if the breaking front was irregular, rugged, easy to fragment, friable, with clods irregular outlines, with a visible interaggregate macroporosity or a visible tubular porosity, considered as a biogenic origin (coming from roots or soil fauna). Each fraction sorted out was placed in a tray and weighted and a soil proportion was calculated. We hypothesised that i) the aggregate part of the soil between 1 and 5 mm (Fraction 3) was mainly due to biological activities, consequently, the internal state of their structural elements was considered as Biogenic, ii) and that the fine soil (Fraction 4) was mainly due to an anthropic activity, consequently, the internal state of their structural elements was considered as Gamma.

2.5. Description of the sample porosity

Twelve months after sowing, the Biogenic categories of Fraction 1 and 2 were divided into two sub-categories (Table VI.3) (see SM.E.4 for protocol details): i) **clods Gamma with a visible inter aggregate macroporosity** (C_{IA}) if the breaking front was irregular, rugged, easy to fragment, friable, with clods irregular outlines, with a visible interaggregate macroporosity, and visible aggregates, ii) **clods Gamma with a visible tubular macroporosity** if the clods had the same elements as above but with no discernible aggregates and visible tubular macroporosities. For this sub-category, elements were then sorted out in function of the size and the abundance of their observed porosity described in FAO (2006). Clods with a size superior to 5cm were fragmented in smaller homogeneous blocks then sorted out according to the abundance and size of their pores. Three pore sizes were declined: fine (pores<0.5mm) (Cf.), medium (0.5mm<pores<2mm) (Cm.) and large (2mm<pores<5mm) (Cl.). Three abundance classes were also determined: low (≤ 0.11 pore/cm²) (C.L), medium (0.11 pore/cm²<pore ≤ 0.3 pore/cm²) (C.M) and high (0.3 pore/cm²<pore ≤ 1.3 pore/cm²) (C.H). Finally, nine groups were obtained, and weighted and each proportion was calculated. Each category was identified by the size and abundance of its pores as following: Cf_L for clods with a size>12.5mm, with fine pores which abundance is low, Cf_M for clods with a size>12.5mm, with fine pores which abundance is medium etc. (Table VI.3).

2.6. Determination of the water infiltration rate in the soil

The water infiltration rate in the soil was determined 12 months after sowing, with an adaptation of the Beerkan test (Lassabatere et al., 2006; Thoumazeau et al., 2019) on the three quadrats of each subplot. In each quadrat, the soil was cleaned from vegetation, vegetal litter residues and rocks. A PVC cylinder of 15 cm of diameter and 10 cm high was 1 cm deep pushed in the soil. Ten 500 mL bottles were filled with water and placed near the cylinder. The first bottle was then delicately emptied in the whole cylinder area while at the same time the chronometer was started at the spilling of the bottle. The chronometer was stopped when the last sign of water disappeared from the soil in the cylinder. The nine other bottles were emptied in the cylinder following the same protocol. Finally, ten measures of the water infiltration rate were determined by quadrat. The **water infiltration rate** of each quadrat (V_{inf} , mL/min) was calculated by expressing the cumulated volume as a function of the cumulated time and keeping only the steady state given by the measures. The slope of the regression of the permanent phase was determined and corresponded to the water infiltration rate.

Table VI.3 : Indicators, root functional markers and communities functional traits measured and calculated on each quadrat and each horizon

		Variable name	Abbreviation	Unit
Aboveground community descriptors		Quadrats biomass	QDB	g.m^{-2}
Soil structure indicators	Soil granulometry	Biogenic clods between 5 and 12.5 mm	C_B	%
		Aggregates between 1 and 5 mm	Aggreg	%
		Fine soil	Soil_f	%
	Soil elements structure origin	Biogenic fraction	Biogenic	%
		Gamma fraction	Gamma	%
	Pores characterization	Gamma clods superior to 12.5mm with a visible inter aggregate macroporosity	C_{IA}	%
		Gamma clods superior to 12.5mm with fine tubular pores and a low abundance	C_{fL}	%
		Gamma clods superior to 12.5mm with fine tubular pores and a medium abundance	C_{fM}	%
		Gamma clods superior to 12.5mm with fine tubular pores and a high abundance	C_{fH}	%
		Gamma clods superior to 12.5mm with medium tubular pores and a medium abundance	C_{mM}	%
		Gamma clods superior to 12.5mm with medium tubular pores and a high abundance	C_{mH}	%
Root functional markers		Specific root length	SRL	m.g^{-1}
		Root density	RD	g.m^{-3}
		Root length density	RLD	cm.m^{-3}
		Mean root diameter	DIAM	mm

	Mean length for roots with diameters between 0 and 0.5mm	L0-0.5	m
Water infiltration rate in the soil	Water infiltration rate in the soil	V _{inf}	mL/min

2.7. Data analysis

All statistical analyses were performed with R software version 3.5.3 (R Core Team, 2018). To assess the effect of the treatments and of the date of sampling on indicators of granulometry, indicators of origin of soil elements, and root functional markers (SRL, RD, RLD, DIAM), linear mixed-models were performed. Cover crops species, modality of soil tillage, their interaction and the date of observation were considered as fixed effects and sub-plot as random effect. Mixed-models were used to take into account non-independency of the observations (data were taken in the same sub-plot at the two dates for root functional markers and three dates for soil structure indicators). Models were performed, when applicable, for each soil depth. For each variable, the parsimonious model was determined with a model selection procedure based on AIC criterium using the dredge function (package *MuMin*, (Version: 1.43.17, Barton, 2020). Significance of the fixed effects was tested with an analysis of variance and type III sum of squares using Anova function of the *lmerTest* package (Version 3.1-2, Kuznetsova et al., 2020) with Satterthwaite's method of computing the denominator degrees of freedom. The marginal R squared (proportion of variance explained by fixed factors) (R²_m) of each model was calculated using the *r.squaredGLMM* function of the package *MuMin*.

The same analysis was performed to assess the effect of cover crop, soil tillage modality and depth on indicators of pore size distribution and on the root functional marker L0-0.5.

Relationships between the soil structure indicators, root functional markers and aboveground community descriptors for each quadrat were assessed with principal component analyses (PCA) using the *factominer* package (version 1.34, Husson et al., 2020). The analyses were performed on the variables calculated for each quadrat seven months and twelve months after sowing for each depth. Differences of coordinates on axis 1 and 2 between observations were assessed with ANOVAs followed by Tukey HSD tests, using the *multcomp* package (version 1.4-13, Hothorn et al., 2020). To assess the relationships between root functional markers, soil structure indicators and soil functioning, covariations between variables were assessed with Pearson correlation matrix for variables calculated twelve months after sowing on depth 0-20cm (results not presented). Variables highly correlated ($r > 0.75$) were not conserved, to avoid colinearity. We thus kept seven independent variables: DIAM, RLD, RD, C_{IA}, C_{FH}, C_{MH} and V_{inf}. We identified a priori most likely hypothesis on the links between these variables. We defined two path models according to our two soil tillage modalities (M1 and M2). Then we used the *psem* function of the *piecewiseSEM* package (version 2.1.0, Lefcheck et al., 2019) to generalize this method to a larger range of distribution families. We calculated a Fisher's C statistic with the p-values of the tests. For each path between variable, a coefficient and a marginal R square (R²_m) was calculated with the *piecewiseSEM* package to assess the variance explained by the fixed effects.

3. Results

3.1. Soil structure indicators were impacted by the cover crop or the modality of soil tillage

The soil indicators used to describe the soil element origin showed that for each date, each depth and each treatment, the elements had mainly a Biogenic origin (SM.E.5, mean treatments > 80%). Less than 10% of the soil elements had a Gamma origin and element of Delta origin were quasi-inexistent. The soil granulometry indicators showed that for each date, each depth and each treatment, the fraction of aggregates (Aggreg) varied between 10 and 20% (SM.E.5) and the fraction of Biogenic clods between 5 and 12.5 mm (C_B) varied between 2 and 10% (SM.E.5). The fine soil fraction ($Soil_f$) also represented less than 10% of the soil (SM.E.5).

*Table VI.4 : Summary of the parsimonious mixed-effect models between soil structure indicators and soil structure functioning, measured 7 and 12 months after sowing of the cover crops and the factors considered in this study. Parsimonious models were determined after variable selection procedure. Results are presented for soil depth 0-20cm (H1) and 20-40cm (H2). R^2_m : marginal R squared; Asterisks represent the level of significance of the paths; * stands for P-values < 0.05; ** for P-values < 0.01; *** for P-values < 0.001. In bold letter when the depth factor was tested instead of the date factor.*

		Cover crop	Soil tillage modality	Cover crop : Soil modality	Date / Depth	R^2_m
Indicators of granulometry	H1					
	C_B		4.15e-8 ***		7.27e-5 ***	0.27
	Aggreg		9.63e-9 ***		1.79e-5 ***	0.28
	$Soil_f$		4.12e-6 ***		3.18e-5 ***	0.19
	H2					
	C_B				2.30e-2 *	0.02
	Aggreg				1.27e-4 ***	0.06
	$Soil_f$				1.20e-5 ***	0.06
Indicators of origin of soil elements	H1					
	Biogenic		6.06e-5 ***			0.14
	Gamma		1.02e-5 ***		1.16e-4 ***	0.19
	H2					
	Biogenic				1.35e-3 **	0.06
	Gamma				7.09e-4 ***	0.04
Indicators of pore size distribution (t12)	C_{fM}	1.92e-4 ***				0.25
	C_{fH}	9.00e-16 ***			5.97e-3 **	0.62
	C_{IA}	2.35e-2 *				0.18
Soil structure functioning	V_{inf}	3.15e-2 *	2.54e-4 ***		N.C	0.27

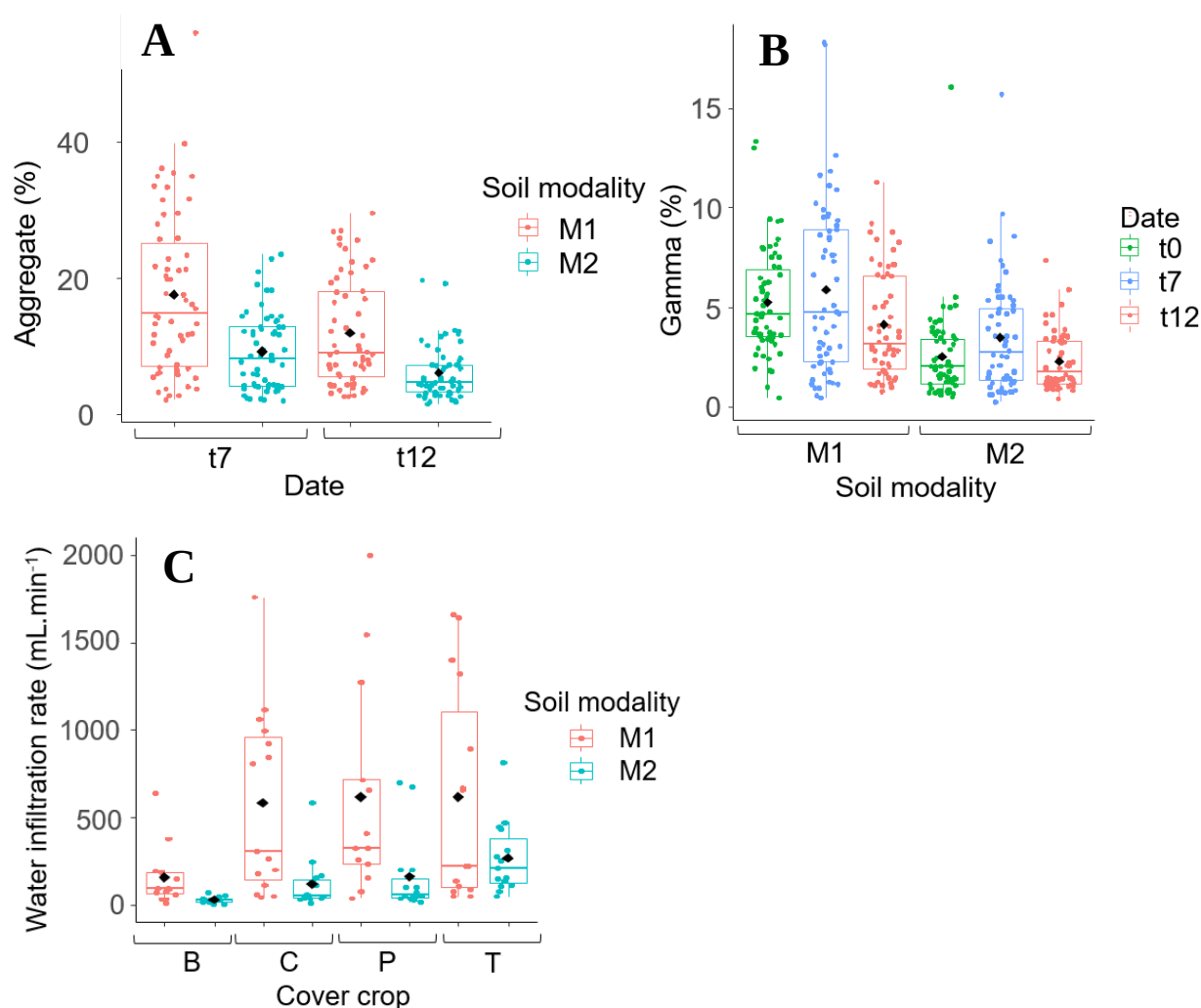


Figure VI.1 : Soil structure indicators and soil functioning indicators measured 0, 7 and 12 months after sowing for horizon 0-20cm. (A) Aggregates; (B) Gamma; (C) Water infiltration speed. t0: 0 months after sowing, t7: 7 months after sowing; t12: 12 months after sowing; B: Modality with *Brachiaria* sp.; C: Modality with *Crotalaria spectabilis*, P: Modality with *Pueraria phaseoloides*, T: Spontaneous vegetation; M1: Without false seedbed; M2: With false seedbed.

The results of mixed models on the soil structure indicators showed that C_B , Aggreg, $Soil_f$ and Gamma were impacted by the date and the soil tillage modality only in depth 0-20cm (Figure VI.1, Table VI.4, p -values<0.05). For both soil modalities, the fraction of aggregates tended to decrease with time but aggregates in the modality without false seedbed (M1) tended to be higher than aggregates in the modality with false seedbed (M2) (Figure VI.1.A). The fraction of Gamma elements tended to increase seven months after sowing then decrease twelve months after sowing for both soil modalities but the fraction of gamma elements stayed higher in the modality without false seedbed (M1) than in the modality with false seedbed (M2) (Figure VI.1.B). The Biogenic category was only impacted by the soil tillage modality in depth 0-20cm (Table VI.4, p -value<0.05). In depth 20-40cm, all the soil indicators were only impacted by the date but with low R^2_m (R^2_m <0.1).

Twelve months after sowing, the water infiltration rate was impacted by the cover crop and the soil tillage modality. For all cover crops, water infiltration rate is lower in the modality with

false seedbed (M2) than in the modality without false seedbed (M1). Water infiltration is also lower and less variable in communities associated with *Brachiaria sp.* (B) than in the other communities (Figure VI.1.C).

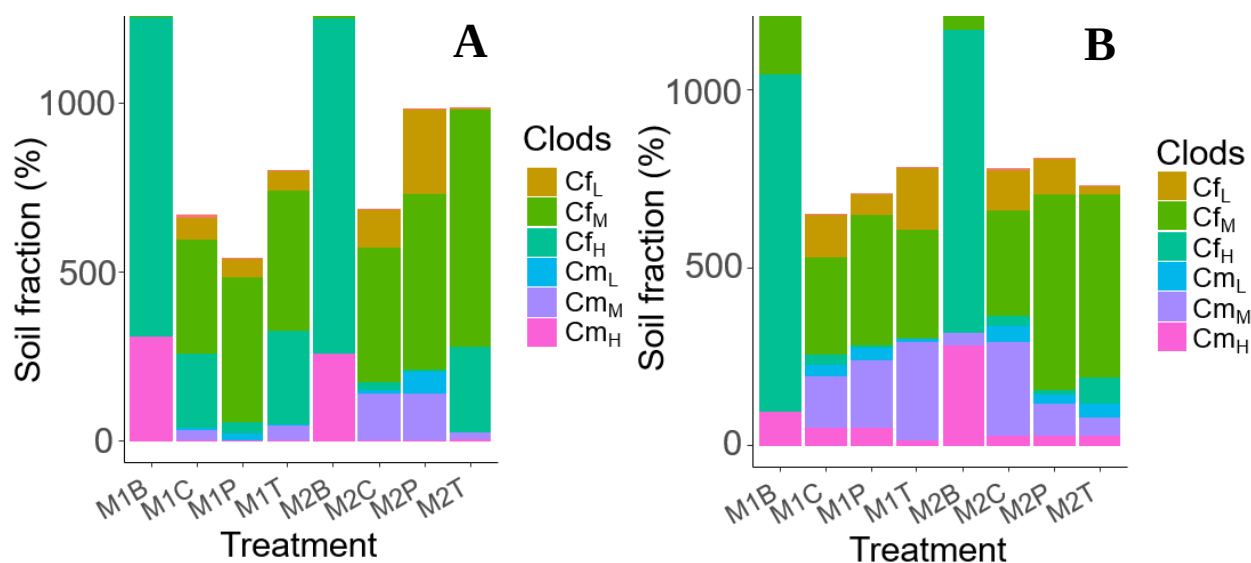


Figure VI.2 : Repartition of the indicators of pore size distribution measured 12 months after sowing for depths 0-20cm and 20-40cm (A) Soil pores fractions in 0-20 cm; (B) Soil pores fractions in 20-40 cm; See Table VI.2 for the names of the treatments and Table VI.3 for the names of the variables.

The repartition of the soil pores measured twelve months after sowing showed differences between treatments in both soil depths (Figure VI.2.A and B). In both depths, indicators of pore size distribution were the most present in communities associated with *Brachiaria sp.* (B). In depth 0-20cm, indicators of pore size distribution were the lowest for communities associated with *P. phaseoloïdes* without false seedbed (M1P) (Figure VI.2.A). In communities associated with *Brachiaria sp.* (B), the soil was almost exclusively composed of clods with pores of fine height and a high abundance (Cf_H), pores of medium height and a high abundance (Cm_H) and pores of fine height and a low abundance (Cf). In the other communities, the soil was composed of a fraction of clods Cf_M and the fraction of Cf_H was also important in communities associated with *C. spectabilis* without false seedbed (M1C) and in the vegetation control with and without false seedbed (M1T and M2T). In depth 20-40cm the repartition of soil pores groups between communities associated with *C. spectabilis*, *P. phaseoloïdes* and the vegetation control without false seedbed (M1C, M1P, M1T) and communities associated with *C. spectabilis*, *P. phaseoloïdes* and the vegetation control with false seedbed (M2C, M2P and M2T) appeared to have few differences (Figure VI.2.B). The soil of these treatments was mainly composed of Cf_M , Cm_H and Cf_L .

The results of the mixed models on the soil porosity indicators (Table VI.4) showed that twelve months after sowing the Gamma clods superior to 12.5mm with a visible inter aggregate macroporosity (C_{IA}) and the Gamma clods superior to 12.5mm with fine tubular pores and a medium abundance (Cf_M) were only impacted by the cover crop ($p\text{-values}<0.05$). C_{IA} appeared to be higher in communities associated with *P. phaseoloïdes* (P) and *C. spectabilis* (C) than in the vegetation control (T) and in communities associated with *Brachiaria sp.* (B) (Figure VI.3.B). Cf_M appeared to be higher for communities associated with *P. phaseoloïdes* and the vegetation control than for communities associated with *Brachiaria sp.* and *C. spectabilis*

(Figure VI.3.C). The Gamma clods superior to 12.5mm with fine tubular pores and a high abundance (C_{fH}) were impacted by the cover crop and the soil depth (Table VI.4, p -values<0.05). C_{fH} appeared to be the highest for communities associated with *Brachiaria sp.* (B), but for each cover crop, C_{fH} appeared to be higher in depth 0-20cm than in depth 20-40cm (Figure VI.3.D, SM.E.5).

3.2. Root functional markers were impacted by the cover crop

The results of mixed models on the root functional markers showed that for each depth, the time factor impacted every root functional marker, excepted specific root length (SRL) in depth 20-40cm (Table VI.5, p -values<0.05). Cover crops had an impact on specific root length (SRL), root density (RD), root length density (RLD) and mean length for roots with diameter between 0 and 0.5mm (L0-0.5) at t7 and t12 but not on mean root diameter (DIAM) regardless of the depth. Finally, the soil tillage modality factor was only significant for RLD in depth 20-40cm. The marginal R square (R^2_m) were the highest for RD and RLD and for L0-0.5cm at t12. In depth 20-40cm RLD had higher values at t12 than t7 (SM.E.5). L0-0.5 was the highest for communities associated with *Brachiaria sp.* (B) and for all cover crops L0-0.5 was higher in depth 0-20cm than in depth 20-40cm (Figure VI.3.A).

*Table VI.5: Summary of the parsimonious mixed-effect models of roots functional markers measured 7 and 12 months after sowing of the cover crops and the factors considered in this study. Parsimonious models were determined after variable selection procedure. Results are presented for soil depth 0-20cm (H1) and 20-40cm (H2). R^2_m : marginal R squared; Asterisks represent the level of significance of the paths; * stands for P-values < 0.05; ** for P-values < 0.01; *** for P-values < 0.001. In bold letter when the depth factor was tested instead of the date factor.*

		Cover crop	Soil tillage modality	Cover crop : Soil modality	Date / Depth	R^2_m
Roots functional markers	H1					
	SRL	4.67e-9 ***			8.97e-5 ***	0.22
	RD	2.27e-10 ***			<2.2e-16 ***	0.50
	RLD	4.92e-5 ***			<2.2e-16 ***	0.49
	DIAM				<2.2e-16 ***	0.23
	H2					
	SRL	8.41e-5 ***				0.16
	RD	1.43e-7 ***			1.95e-15 ***	0.43
	RLD	2.07e-4 ***	2.61e-2 *	0.51	<2.2e-16 ***	0.41
	DIAM				5.65e-15 ***	0.22
	L0-0.5 (t7)	2.93e-2 *			2.62e-14 ***	0.23
	L0-0.5 (t12)	9.41e-5 ***			<2.2e-16 ***	0.40

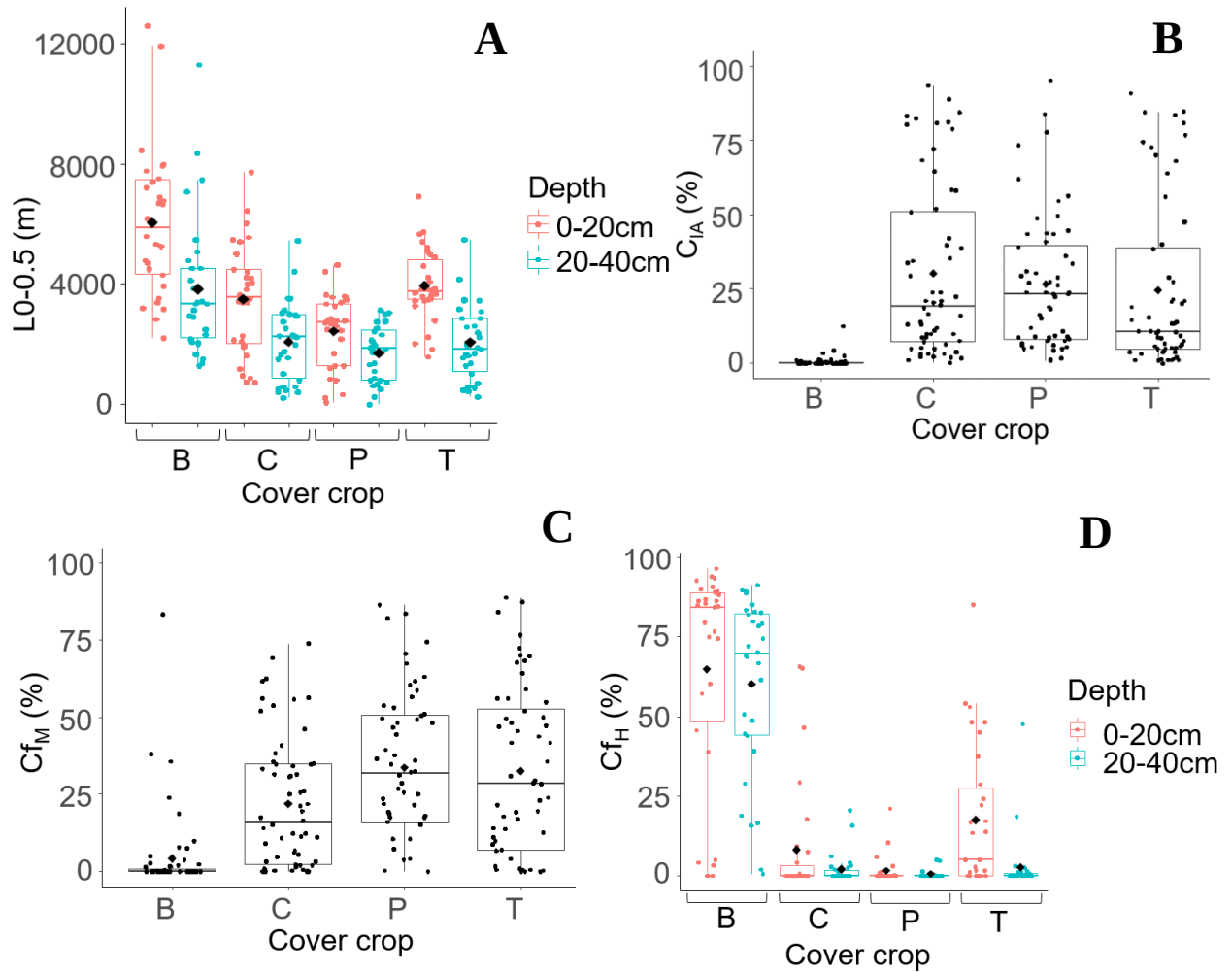


Figure VI.3: Soil root functional markers and pores characterisation indicators indicators measured 7 and 12 months after sowing for depth 0-20cm. (A) Mean length for roots with diameters between 0 and 0.5mm ($L_{0-0.5}$); (B) Gamma clods superior to 12.5mm with a visible inter aggregate macroporosity (C_{IA}); (C) Gamma clods superior to 12.5mm with fine tubular pores and a medium abundance (C_{fM}); (D) Gamma clods superior to 12.5mm with fine tubular pores and a high abundance (C_{fH}); B: Modality with *Brachiaria* sp.; C: Modality with *Crotalaria spectabilis*, P: Modality with *Pueraria phaseoloides*, T: Spontaneous vegetation.

3.3. The soil porosity was mainly related to root density and root length density

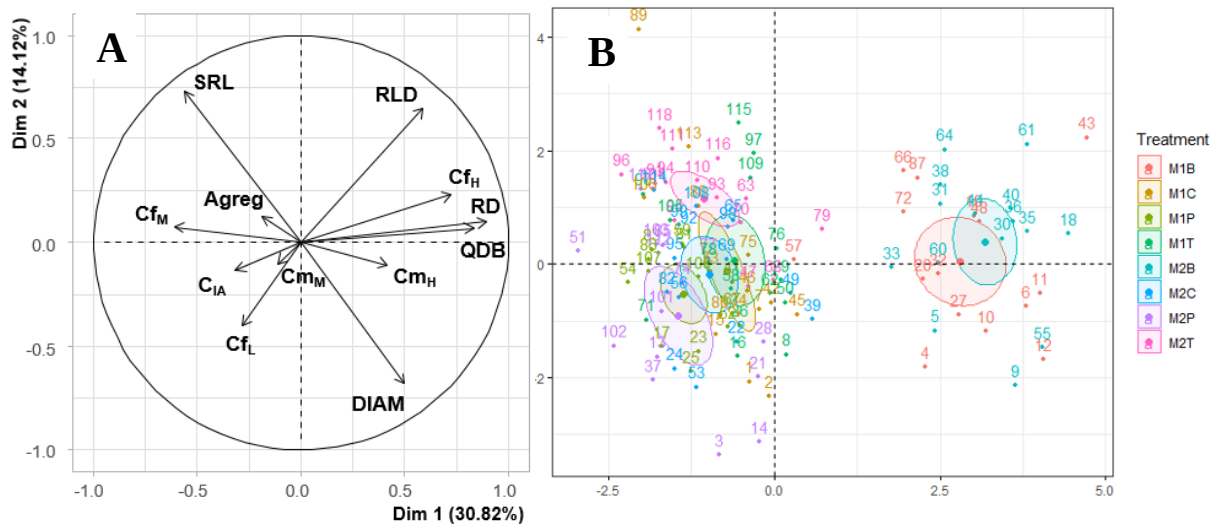


Figure VI.4: Principal component analysis (PCA) performed on the soil indicators, root functional markers and aboveground community descriptors for each quadrat calculated twelve months after sowing in depth 0-20cm: (A) correlation circle between soil indicators and communities descriptors on the first two axes seven months after sowing; (B) Observations in the first two axes with representation of the treatments (ellipses and colors). See Table VI.2 and VI.3 for abbreviations.

The PCA constructed on the soil indicators, root functional markers and aboveground community descriptors calculated for each quadrat twelve months after sowing for depth 0-20 cm explained 44.94% of the total variance (Figure VI.4.A). Root density (RD), quadrats biomass (QDB) and Cf_H contributed the most to Axis 1 (21.66%, 18.72% and 14.12% respectively). Specific root length (SRL), mean diameter (DIAM) and root length density (RLD) contributed the most to Axis 2 (31.14%, 27.31%, and 24.52% respectively). SRL and DIAM were negatively correlated (opposed arrows) and RLD was uncorrelated to them (orthogonal arrows). The observation coordinates projected on Axis 1 showed that communities associated with *Brachiaria sp.* (M1B and M2B) were significantly different from the other treatments (p -value<0.05). The observation coordinates projected on Axis 2 showed that communities of the vegetation control with false seedbed (M2T) was significantly different from communities associated with *P. phaseoloides* (M1P and M2P) (p -value<0.05).

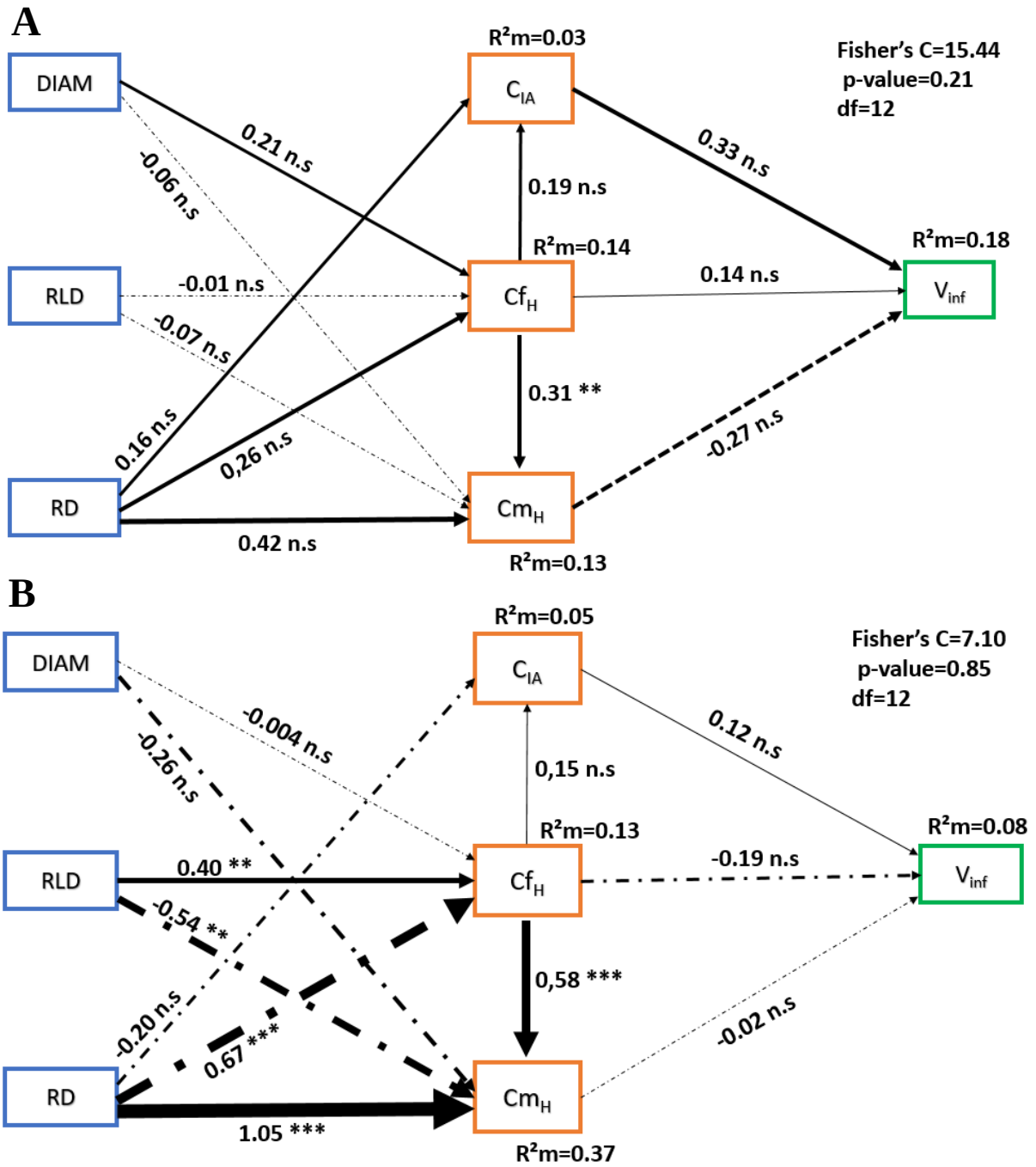


Figure VI.5 : Piecewise structural equation models on root functional markers impacts on soil structure for soil modality without false seedbed (M1) (A), and soil modality with false seedbed (M2) (B) twelve months after sowing. Variables of root functional markers, soil porosity and soil functioning are represented in blue, orange and green, respectively. The numbers on the arrows are path coefficients; dashed line arrows indicate negative effects, and double arrows covariation relationships. DIAM: mean diameter; RLD: Root length density; RD: root density; C_{IA} : Gamma clods superior to 12.5mm with a visible inter aggregate macroporosity; C_{fH} : Gamma clods superior to 12.5mm with fine tubular pores and a high abundance; C_{mH} : Gamma clods superior to 12.5mm with medium tubular pores and a high abundance; The R^2m value represents the proportion of total variance explained for the dependent variable of interest. Asterisks represent the level of significance of the paths; * stands for P-values < 0.05; ** for P-values < 0.01; *** for P-values < 0.001

The piecewise structural equation models showed different relationships between root functional markers, soil structure indicators and infiltration rate according to the soil tillage modality (Figure VI.5). Model *p-value* was higher for modality with false seedbed (M2) than for modality without false seedbed (M1) (Figure VI.5.A.B, 0.21 and 0.85 respectively). For modality without false seedbed (M1), the only significant relationship was between C_{mH} and C_{fH} (Figure VI.5.A, *p-value*<0.05). C_{mH} and C_{fH} were mainly positively linked to root density (RD) but not significantly. The infiltration rate was positively linked to C_{IA} and negatively linked to C_{mH} but not significantly. For modality with false seedbed (M2), C_{mH} was significantly and highly positively linked to root density (RD) and significantly negatively linked to root length density (RLD). Conversely, C_{fH} was significantly positively linked to RLD and significantly negatively linked to RD (Figure VI.5.B, *p-values*<0.05). The infiltration rate was linked negatively to C_{fH} and positively to C_{IA} , but not significantly.

4. Discussion

4.1. Soil structure granulometry and origin of the element were impacted by the modality of soil tillage

Indicators of soil granulometry and indicators of origin of the soil elements in depth 0-20 cm were mainly impacted by the soil tillage modality and by the time.

The impact of the soil tillage modality on the indicators of granulometry could be explained by the differences between the two soil tillage modalities tested. In modality without false seedbed (M1), the soil was ploughed 40 cm deep with a spading machine to mix the soil layers and obtain a homogeneous content of spontaneous seeds. In theory, we also obtained a homogeneous soil texture composed of clods, aggregates and fine soil. In modality with false seedbed (M2), the soil tillage operation with a spading machine also happened but three false seedbed operations followed to stimulate the germination of the spontaneous seeds and to sleek the seedbed. The multiple operations in modality with false seedbed (M2) using heavy tools could have compacted the soil and explained the lowest proportions of biogenic clods between 5 and 12.5 mm (C_B), aggregates (Aggreg) and fine soil ($Soil_f$) in M2 compared to M1. Indeed, Tracy et al. (2011) insisted on the importance of soil compaction caused by engines during field operations and considered that it was the main factor of soil compaction. With time, proportions of biogenic clods between 5 and 12.5 mm (C_B), aggregates (Aggreg) and fine soil ($Soil_f$) decreased under the effect of the vegetation cover, which explain why on both soil tillage modalities we have less biogenic clods between 5 and 12.5 mm (C_B), aggregates (Aggreg) and fine soil ($Soil_f$) at t12 than at t7. We also notice that in depth 20-40 cm there is no influence of the soil tillage modality on indicators of granulometry because the false seedbed happened superficially and its impact on soil compaction did not reach this depth. However, all the marginal R square calculated for these models were very low ($R^2_m < 0.30$) excepted for the indicator of pore size distribution C_{fH} ($R^2_m = 0.62$). Thus, our first hypothesis is partly not validated: granulometry indicators vary with time but the increase of the volumes of soil aggregates between 1 and 5 mm is not due to the community root system.

Another result in our study is that the origin of the soil elements is mainly Biogenic, contrary to what have been expected. Indeed, we expected to see significant differences between proportions of Biogenic and Gamma soil fractions for modality without false seedbed (M1) and

with false seedbed (M2) with a higher proportion of Gamma elements in M2 than in M1 because of the repetition of the soil operations in this soil tillage modality. The results showed that even if there was a higher soil compaction in M2 than in M1, this compaction generated by the soil tillage engines was not sufficient to change the breaking front of the clods from an irregular one, observed on Biogenic fraction, to a quite regular one, which indicates an anthropic origin and a very compact soil. Finally, in both soil tillage modalities, we obtained a majority of Biogenic fractions at the end of the soil operations before the sowing at t0 and we did not notice an improvement at the end of the experiment, meaning that the origin of the soil elements was already satisfying from the beginning. This high proportion of the Biogenic fraction in all treatments can also be explained by the previous state of the field experiment before the soil tillage operations. Indeed, this field was covered by a spontaneous vegetation which developed during 6 months, so the root system of this vegetation may have had an impact on the soil structure as well as the soil macrofauna which developed at the same time. The soil tillage operations made at the beginning of our experiment may have not been sufficient to destroy this Biogenic soil fraction created by the previous vegetation and macrofauna. Consequently, our hypothesis that the indicators of the origin of the soil elements (biogenic and gamma) would change with time according to the treatments and that the volume of biogenic elements would increase and the gamma element of anthropic origin would decrease under the influence of the community root system is rejected.

4.2. The characterisation of the tubular and inter-aggregate pores can be explained by the identity of the cover crop

Indicators of pore size distribution were mainly impacted by the cover crop and the time.

Contrary to preceding results, our indicators of pore size distribution are impacted by the identity of the cover crop and by the time. Gamma clods superior to 12.5mm with fine tubular pores and a high abundance (C_{fH}) are directly linked to the communities associated with *Brachiaria sp.* (B), whereas Gamma clods superior to 12.5mm with fine tubular pores and a medium abundance (C_{fM}) are mainly characteristics of communities associated with *P. phaseoloïdes* (P) and in the spontaneous vegetation control (T), and Gamma clods superior to 12.5mm with a visible inter aggregate macroporosity (C_{IA}) are characteristics of communities associated with *P. phaseoloïdes* and *C. spectabilis*.

These differences could be explained by the fact that communities associated with *Brachiaria sp.* (B) have a root system highly developed contrary to communities of other treatments (quadrat biomass (QDB), root density (RD), specific root length (SRL), root length density (RLD) and mean length for roots with diameters between 0 and 0.5 mm (L0-0.5) higher in communities associated with *Brachiaria sp.* (B) than in other treatments). Consequently, the pores observed under these communities are highly abundant. On the contrary, communities associated with *P. phaseoloïdes* (P) and the vegetation control (T) have root systems less developed than communities associated with *Brachiaria sp.* (B), so the abundance of the pores observed under these communities is medium. Finally, we observed that Gamma clods superior to 12.5mm with a visible inter aggregate macroporosity (C_{IA}) were in majority under communities associated with *P. phaseoloïdes* (P) and with *C. spectabilis* (C). It is consistent with the fact that leguminous species release more exudates than other species because the communities of fungi and bacteria are more developed near their roots. These exudates help the

aggregation of the soil particles. Finally, our hypothesis that the indicators of the pores size distribution differ between treatments is partly validated because it is mainly the identity of the cover crop which makes them differ.

We can also validate the hypothesis that communities developing with cover crops have different root functional markers and aboveground community descriptors. Indeed, communities associated with *Brachiaria sp.* (B) have higher root density (RD), root length density (RLD) and quadrats biomass (QDB) than others because their root system is more developed than others. It could be because the *Brachiaria sp.* contained in communities associated with *Brachiaria sp.* are known to have very dense and extended root systems (Guenni et al., 2002), and that is why they are frequently used to restore soil structure, particularly in banana cropping systems.

Finally, contrary to what have been expected, we did not notice differences of root diameter between communities. It explains why there was almost no Gamma clods superior to 12.5mm with medium of high tubular pores. It could be because of the method used to sample the roots and the nature of the species present in the experiment. Indeed, for lianas like *P.phaseoloïdes* with a taproot system and a low taproot density, it is likely that our soil core did not target the main taproot, consequently, the calculated diameter could be misjudged.

4.3. Relationship between indicators of soil structure, root functional markers and soil functioning

Our results of the mixed models showed that the water infiltration rate in the soil was impacted by the soil tillage modality and by the identity of the cover crop even if the marginal R square was not very high ($R^2m=0.27$). The analyse made with the Piecewise structural equation models on root functional markers and soil structure for the two soil modalities showed that the water infiltration rate in the soil was not well explained by the size of the tubular pores (C_{fH} for fine pores and C_{mH} for medium pores) or by the inter-aggregate porosity. We hypothesize that fine ($<0.5mm$) and medium (0.5-2 mm) pores are too small to allow water to go through it and that water may use large (2-5mm) pores that we did not observe here, maybe because of the sampling method. Another hypothesis is that water could use space between clods that we did not measure here, to go through the soil.

However, the Piecewise structural equation models on root functional markers and soil structure for the two soil modalities allowed us to highlight the relationship between root density (RD) and C_{fH} and C_{mH} , and the relationship between root length density (RLD) and C_{fH} and C_{mH} in modality with false seedbed (M2). We hypothesis that in M2, the relationship between root functional markers is stronger than in modality without false seedbed (M1). Our hypothesis about root functional markers and aboveground community descriptors which could explain the values of the soil structure indicators is validated here. Moreover, to link the root density (RD) to C_{IA} we hypothesised that the higher the root density is, and the higher the biological activity is and consequently, the more there are exudates, which enhance the water infiltration. Our hypothesis was not verified here.

Finally, our fourth hypothesis that the water infiltration rate differs between treatments and is faster under a soil covered by an abundant vegetation community because the number and the size of its resulting pores facilitates the water infiltration is partly rejected. Indeed, we found differences between treatments but we could not link the abundant cover vegetation and the abundant resulting tubular pores to a better water infiltration rate.

5. Conclusion

In this study, we demonstrated that communities differing by their species composition and densities, obtained with the combination of two practices (cover crops and soil tillage), had different roots functional markers and aboveground community descriptors, and impacted differently the indicators of soil structure that we measured. Communities with high root density and high root length density (as observed in communities with *Brachiaria ruziziensis* and *Brachiaria decumbens*) were related with Gamma clods superior to 12.5mm with fine tubular pores and a high abundance (C_{fH}) twelve months after the sowing of the cover crop. These results could help in future research on plants impact on soil structure and particularly about the relationship between root functional markers, pore size and water infiltration rate.

Acknowledgment

This work benefited from financial support provided by the project “Rivage 2” from E.U. FEDER. The authors thank Steewy Lakhia and Jérôme Saint-Marc, technicians at the CIRAD research station in Guadeloupe, for their help in the setting up of the experiment and Mylène Ramassamy and Kelly Lakhia, for their help in the CIRAD laboratory.

TRANSITION

Le chapitre 4 nous a permis d'étudier l'impact des communautés végétales mises en place sur l'amélioration de la structure du sol.

Nous avons pu mettre en évidence l'existence de relations entre de fortes densités de longueur racinaire (RLD), de fortes densités racinaires (RD), une forte biomasse racinaire au sein de certaines communautés végétales étudiées et la création de pores fins très abondants par ces communautés. Ce sont les communautés végétales associées à *Brachiaria sp.* (B) qui remplissent ces conditions.

Le chapitre suivant qui est la discussion générale va nous permettre d'étudier les compromis possibles entre gestion des spontanées difficiles à gérer comme *Mikania micrantha*, amélioration de la fertilité azotée du sol et amélioration de sa structure.

VII. DISCUSSION GENERALE

1. Synthèse des résultats

Dans cette partie, nous résumerons les principaux résultats obtenus et présentés dans cette thèse. Ils permettent de répondre aux questions de recherche qui sont ici rappelées :

QR1. En quoi les communautés végétales associant plantes de services et spontanées mises en place sous l'influence de deux filtres biotique et abiotique (plantes de services et travail du sol) diffèrent au niveau de leur densité, richesse spécifique et composition ?

QR2. Comment le développement et la composition de la communauté de spontanées et le développement de la population de plantes de services sont-ils orientés par les compétitions entre plantes de services et spontanées ?

QR3. Peut-on mettre en évidence l'impact de la communauté végétale sur les services d'amélioration de la fertilité azotée du sol et de sa structure par des relations entre structure fonctionnelle de la communauté et indicateurs de services ?

Nous allons tout d'abord revenir sur les résultats acquis au cours de cette étude.

1.1. Les communautés végétales mises en place ont des diversités spécifiques différentes

Le chapitre 1 nous a permis de conclure que la dynamique des spontanées était différente selon les traitements (plantes de services combinés à un travail du sol) durant les 12 mois de l'étude. En effet, les densités des spontanées et leur richesse spécifique sont significativement plus faibles dans les communautés avec les *Brachiarias* et avec *P. phaseoloïdes* que dans celles avec *C. spectabilis* et celles du témoin en végétation spontanée (T). De plus, dans les communautés avec *C. spectabilis*, les densités des spontanées et la richesse spécifique de la communauté sont significativement plus élevées dans M2 que dans M1.

Ces effets sont probablement à relier aux différences de compétitivité des plantes de services et aux effets du travail du sol sur le stock de semence en M2 qui, au lieu de diminuer la pression en spontanées en épuisant le stock, a au contraire stimulé sa germination en plaçant les semences dans des conditions de germination optimales.

Ce 1^{er} chapitre nous a donc confirmé que l'implantation d'une plante de services combinée à un travail du sol pouvait avoir un impact sur la mise en place et le développement de communautés végétales durant la jachère de bananeraie. En effet, les communautés avec les *Brachiarias* et avec *P. phaseoloïdes* se sont révélées efficaces pour contrôler le développement des spontanées, en limitant leur présence à 2 ou 3 espèces souvent ubiquistes comme la liane *Mikania micrantha* ou l'herbacée érigée *Bidens alba*. On peut donc affirmer que, dans le cadre de notre étude, les plantes de services du mélange *Brachiaria sp.* et la liane *Pueraria phaseoloïdes* se sont révélées plutôt efficaces pour contrôler la plupart des spontanées.

Pour aller plus loin et approfondir les connaissances en matière de mécanismes d'installations des communautés végétales et leurs relations de compétitions sous-jacentes, nous avons donc voulu vérifier si des différences fonctionnelles pouvaient expliquer les différences de composition observées. Pour cela, nous avons étudié la structure fonctionnelle de chaque communauté végétale, sur la base de traits associés aux compétitions pour la lumière entre espèce. C'est l'objet du chapitre 2.

1.2. Les communautés végétales mises en place sont fonctionnellement différentes vis-à-vis de traits associés aux compétitions pour la lumière

Le chapitre 2 nous a permis de conclure qu'un gradient de niveaux de compétitions entre espèces (généralisé par la compétitivité de la plante de service semée et la modalité de travail du sol choisie) permet d'obtenir des communautés végétales différentes non seulement en termes d'espèces et de densité, mais également en termes de descripteurs de la structure fonctionnelle de ces communautés (CWM, CWV, FDiv et RaoQ). Nous avons également montré que les traits sélectionnés différaient entre les 12 espèces étudiées (les plus fréquentes dans cet essai) et que les traits des PdS différaient des traits des spontanées. Enfin, bien qu'il nous ait été difficile d'expliquer les valeurs de traits des espèces spontanées d'une communauté par les valeurs de traits de la PdS semée dans cette communauté, une relation forte entre biomasse de la population de PdS et biomasse de la communauté de spontanées a été établie.

Ce 2^e chapitre nous a confirmé que les communautés végétales qui s'étaient mises en place dans notre essai différaient sur le plan fonctionnel. Il nous encourage, en outre, à réfléchir sur les traits à mesurer pour mieux comprendre les relations de compétitions entre espèces, les traits mesurés dans cette étude n'ayant pas permis de mettre en évidence des relations entre valeurs de traits des espèces spontanées d'une communauté et valeurs de traits de la PdS semée dans cette communauté. Une approche dynamique de la mesure des traits, ainsi que la prise en compte de la variabilité de valeurs de traits entre individus d'une même espèce, ont été évoquées. Ces aspects seront repris plus en détails au VII.6.

Nous avons ensuite voulu savoir comment ces communautés végétales diversifiées étaient susceptibles de fournir les services écosystémiques attendus par l'agriculteur (amélioration de la fertilité azotée du sol, amélioration de la structure du sol). Pour cela, considérant que le cadre d'étude fourni par l'écologie fonctionnelle était adapté pour comprendre les mécanismes mis en jeu, nous avons cherché à mettre en lien des marqueurs fonctionnels de la communauté avec des indicateurs des deux services recherchés. Cette démarche correspond à nos chapitres 3 et 4.

1.3. Impact des communautés végétales sur la fertilisation azotée et la structure du sol

Les chapitres 3 et 4 nous ont permis de mettre en évidence un effet de la PdS sur les indicateurs de fertilité azotée $N_{\min}$ et $QN_{\min}$ (teneur en azote minéral du sol et quantité d'azote minéralisable), sur les indicateurs de la distribution de taille et d'abondance des pores et sur la vitesse d'infiltration. La modalité de travail du sol a quant à elle impacté $QN_{\min}$, les indicateurs de granulométrie et d'origine des éléments du sol dans l'horizon 0-20cm, ainsi que la vitesse d'infiltration. Enfin, le temps a impacté tous les indicateurs de fertilité azotée et de structure du sol mesurés. Nous avons également pu mettre en évidence des relations statistiques entre marqueurs fonctionnels des communautés végétales et indicateurs des services d'amélioration de la fertilité azotée et de la structure du sol, en particulier en fin d'expérimentation (après 12 mois). $N_{\min}$ a été substantiellement relié à la teneur en azote des parties aériennes (N_{com}) et à la teneur en azote des racines (N_r). $QN_{\min}$ a été fortement reliée à N_r . Enfin, la porosité tubulaire du sol (indicateurs Cf_H et Cm_H) a été reliée à la biomasse racinaire (RD) et à la densité de longueur racinaire (RLD), dans la modalité de travail du sol M2. Cependant, aucun lien n'a pu être mis en évidence entre marqueurs fonctionnels et vitesse d'infiltration de l'eau dans le sol.

L'absence de relation suggère que ni les porosités tubulaires fines, quel que soit leur abondance, ni la porosité inter-agrégats, ne facilitent l'infiltration de l'eau dans le sol, contrairement aux éléments donnés dans la littérature (Bodner et al., 2014). Nous faisons donc l'hypothèse que, dans nos conditions, l'infiltration de l'eau dans le sol se fait surtout via une porosité inter-mottes qui n'a pas été mesurée dans le cadre de notre étude.

De manière plus appliquée, les chapitres 3 et 4 permettent de conclure que certaines des communautés végétales obtenues peuvent fournir les services écosystémiques attendus. Les communautés végétales obtenues avec *Pueraria phaseoloides*, qui possèdent de fortes valeurs de N_r caractéristiques des légumineuses, sont le plus à même de fournir le service d'amélioration de la fertilité azotée du sol. Les communautés végétales obtenues avec le mélange *Brachiaria decumbens* et *Brachiaria ruziziensis*, à la forte biomasse racinaire, ont améliorée la structure du sol via une augmentation de sa porosité tubulaire. Les communautés végétales obtenues avec *Crotalaria spectabilis* n'ont pas permis d'observer une amélioration de la fertilité azotée du sol, contrairement à ce qui était attendu, cette espèce étant une légumineuse. Ceci s'explique par les difficultés d'implantation de cette espèce et son manque de compétitivité vis-à-vis des espèces spontanées, qui ne lui ont pas permis de se maintenir dans la communauté végétale.

L'un des résultats majeurs de notre étude est ainsi que certaines communautés végétales mélangeant plantes de services et spontanées étaient à même de fournir les services écosystémiques attendus durant la jachère de bananeraie. En outre, il ressort de la synthèse ci-dessus, qu'une seule et même communauté n'est pas en mesure de rendre pleinement les services d'amélioration de la structure du sol et de fertilité azotée. Il apparaît donc que des compromis entre ces services devront être décidés par l'agriculteur lorsqu'il choisira quelle plante de services utiliser durant la jachère.

2. Compromis entre services et perspectives agronomiques

2.1. Compromis entre les services ciblés

Nous avons vu dans les chapitres 1, 2, 3 et 4 que certaines communautés végétales étaient à même de fournir certains des services attendus par l'agriculteur : contrôler certaines spontanées (chapitre 1 et 2), améliorer la fertilité azotée du sol (chapitre 3) et améliorer la structure du sol (chapitre 4).

Cependant, une même communauté végétale s'est révélée incapable de fournir de manière satisfaisante pour l'agriculteur les trois services. Pratiquement, des compromis sont alors à trouver et une priorisation de ces services doit être décidée par l'agriculteur. La recherche de compromis entre différents services ne pouvant être maximisée par une même communauté ou dans un même système est assez fréquente. Par exemple, Rapidel et al., (2015) ont analysé les compromis entre services écosystémiques dans les agrosystèmes contenant des plantes pérennes. Garcia et al. (2020) ont montré, en viticulture, les difficultés de maximiser simultanément la fourniture d'eau au sol et la limitation des pertes d'eau.

Dans cette partie, nous préciserons la nature des compromis observés dans notre étude sur la base d'une ACP réalisée sur les principaux indicateurs de services mesurés.

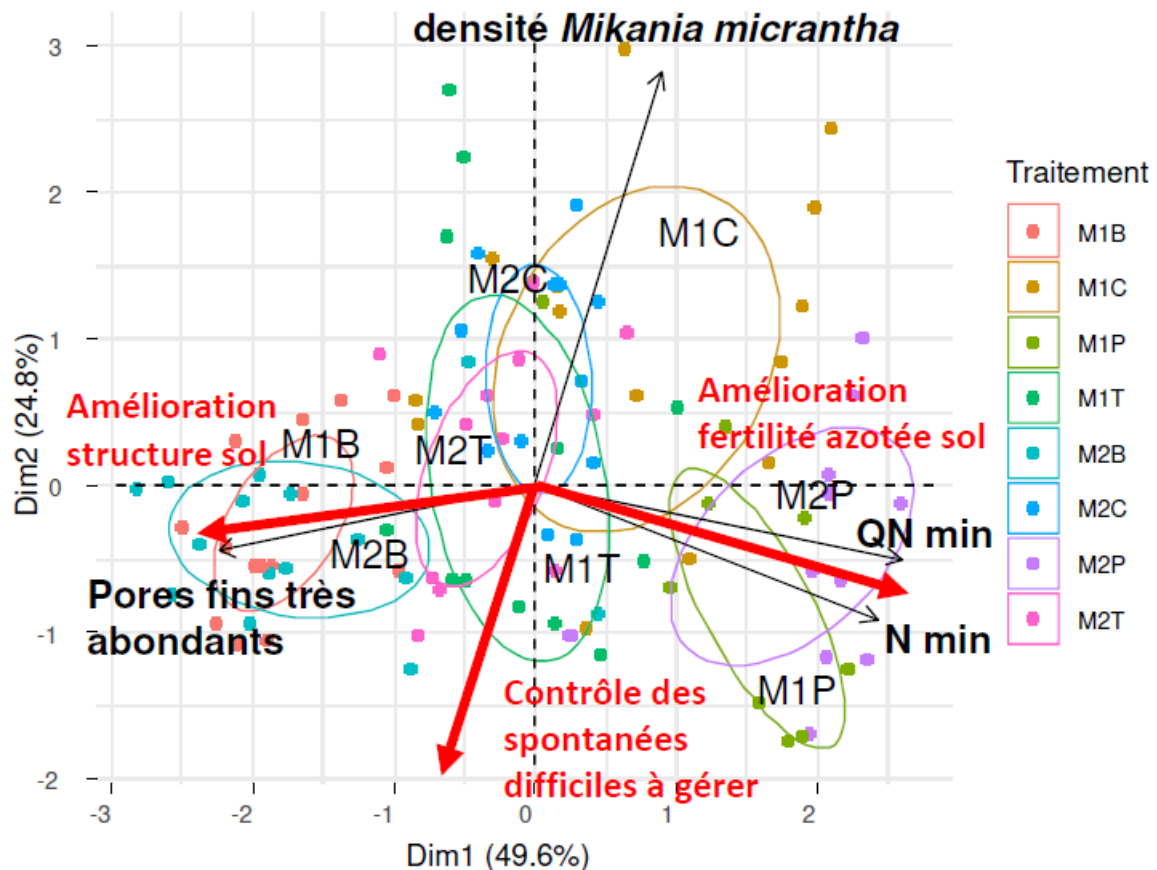


Figure VII.1: ACP réalisée à t12 sur les principaux indicateurs des trois services mesurés sur les communautés végétales expérimentalement obtenues. La densité de *Mikania micrantha* a été sélectionnée pour décrire le contrôle des spontanées difficiles à gérer. Les indicateurs de fertilité azotée N_{min} et QN_{min} du sol ont été sélectionnés pour décrire l'amélioration de la fertilité azotée du sol. La fraction de sol contenant des pores tubulaires fins très abondants a été sélectionnée pour décrire l'amélioration de la structure du sol, considérant que cet indicateur de structure traduit les effets les plus profitables sur la structure du sol.

Dans un premier temps, nous constatons que les deux indicateurs d'amélioration de la fertilité azotée du sol choisis sont positionnés dans la même direction. L'indicateur de porosité tubulaire fine et très abondante (considéré ici, par soucis de simplicité, comme celui traduisant le mieux le service d'amélioration de la structure du sol) et les indicateurs N_{min} et QN_{min} (traduisant le service d'amélioration de la fertilité azotée du sol) sont corrélés négativement. Ce résultat suggère que, dans le cadre de notre étude, il existe un compromis fort à trouver entre ces deux services puisqu'aucune communauté ne permet de maximiser ces deux services. Le vecteur représentant l'indicateur de contrôle des spontanées difficiles à gérer (flèche rouge opposée au vecteur de densité de *Mikania micrantha*) et l'indicateur des pores fins très abondants sont quant à eux quasi orthogonaux, indiquant une décorrélation entre ces indicateurs. On constate la même décorrélation entre les indicateurs de fertilisation azotée du sol et l'indicateur de contrôle des spontanées difficiles à gérer. Ce résultat suggère que des communautés pourraient fournir de forts niveaux de ces deux services (sans en maximiser aucun).

2.2. Quelle communauté pour quels compromis ?

Dans le chapitre 3, nous avons ainsi constaté que les communautés avec une forte teneur en azote racinaire et en azote des parties aériennes (Fig.VII.1) apparaissent comme très efficaces pour améliorer la fertilité azotée du sol. De plus, nous avons montré que ces communautés étaient à même de limiter de manière satisfaisante les spontanées (faible densité des spontanées et faible richesse spécifique enregistrées au cours des 12 mois de l'étude ainsi que faible hauteur dynamique et faible biomasse des spontanées à 12 mois) (chapitre 2). **Ces deux services sont donc compatibles. Dans notre essai, cela correspondait aux communautés (P) associées avec la plante de services *Pueraria phaseoloïdes* qui peut ainsi être sélectionnée par l'agriculteur pour la fourniture de ces deux services.**

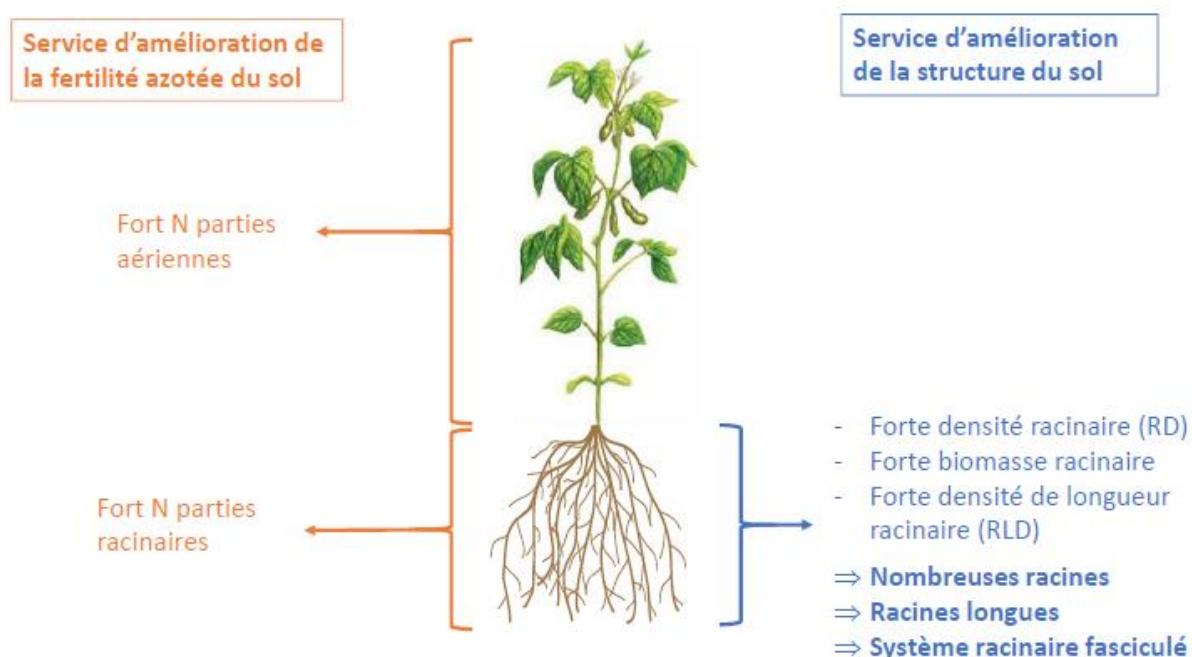


Figure VII.2: Schéma donnant les caractéristiques d'une espèce « type » capable de fournir les services d'amélioration de la fertilité azotée du sol et d'amélioration de sa structure.

Le chapitre 4 nous a permis de constater que les communautés avec une forte densité racinaire (RD), une forte biomasse racinaire et une forte densité de longueur racinaire (RLD) (Fig.VII.2) permettaient une forte amélioration de la structure du sol au bout de 12 mois en augmentant le nombre de porosités tubulaires avec la création de pores fins et très abondants (Cf_H), témoins d'une stabilité structurale du sol (Figure VII.1) (chapitre 4). Ces communautés se caractérisent par un système racinaire fasciculé très développé avec des racines à la fois nombreuses et longues. Ces communautés apparaissent également comme relativement efficaces pour limiter les spontanées (faible densité des spontanées et faible richesse spécifique enregistrées au cours des 12 mois de l'étude) (chapitre 1) ainsi que faible hauteur dynamique, faible biomasse des spontanées à 12 mois (chapitre 2) et forte biomasse des plantes de services (QDB_{CC}) au bout de 12 mois (chapitre 2). **Ces deux services sont donc compatibles et dans notre essai, cela correspondait aux communautés (B) associées avec le mélange de plantes de services *Brachiaria ruziziensis* et *Brachiaria decumbens* qui peuvent ainsi être sélectionnées par l'agriculteur pour la fourniture de ces deux services.**

Le compromis entre amélioration de la fertilité azotée du sol et amélioration de la structure du sol est plus difficile à trouver au vu des résultats fournis par notre étude. En effet, d'un côté les communautés végétales avec une forte teneur en azote racinaire fournissent de l'azote au sol mais améliorent très peu sa structure (Fig.VII.1). D'un autre côté, les communautés végétales avec une forte densité racinaire (RD) et une forte densité de longueur racinaire (RLD) permettent d'améliorer la structure du sol en créant une porosité fine et abondante, favorable à sa stabilisation, mais consomment l'azote du sol puisque ce sont des espèces avec un C/N élevé (chapitres 2 et 3). L'agriculteur devra donc décider s'il préfère privilégier une meilleure structuration du sol qui permettra un meilleur enracinement du bananier, ou alors une fertilité plus élevée du sol en azote, qui pourra lui permettre d'économiser durant le 1^{er} cycle de production sur le nombre d'apports azotés à fournir à sa parcelle. Cette décision est également à raisonner en fonction des caractéristiques de la parcelle et donc du niveau de chaque service que l'agriculteur souhaite atteindre. Des analyses de sol faites en début de jachère pourraient aussi confirmer les besoins en azote à fournir à la parcelle et ainsi choisir ou non d'implanter *Pueraria phaseoloïdes*. De la même manière, un profil cultural du sol déterminé avant l'installation de la jachère permettrait de connaître l'état structural du sol et de décider du recourt ou non à l'utilisation du mélange de *Brachiaria sp.* pour améliorer la structure du sol.

3. Apports de l'étude à la conception de SdC bananiers diversifiés

3.1. Implications pratiques pour la culture de bananiers

La quantification de l'azote potentiellement restituable par les communautés végétales obtenues au cours de l'essai nous permet de déterminer l'impact potentiel de communautés sur la fertilité azotée du sol durant le 1^{er} cycle. Ces apports en azote fournis par les couverts en phase de jachère sont-ils suffisant pour couvrir les besoins du bananier durant le 1^{er} cycle? Les besoins en azote du bananier durant le 1^{er} cycle s'élèvent à 4,5g/m² entre le 1^{er} et le 3^e mois du bananier, puis à 48,6g/m² à partir du 3^e mois (M. Dorel, R. Achard & P. Tixier, com. personnelle, 25/01/21). Les données obtenues en fin d'essai sur les quantités moyennes d'azote organique présent dans les parties aériennes des communautés végétales ainsi que la biomasse aérienne moyenne obtenue pour chaque communauté permettent de calculer l'azote moyen potentiellement restituable par chaque communauté végétale (Fig.VII.3).

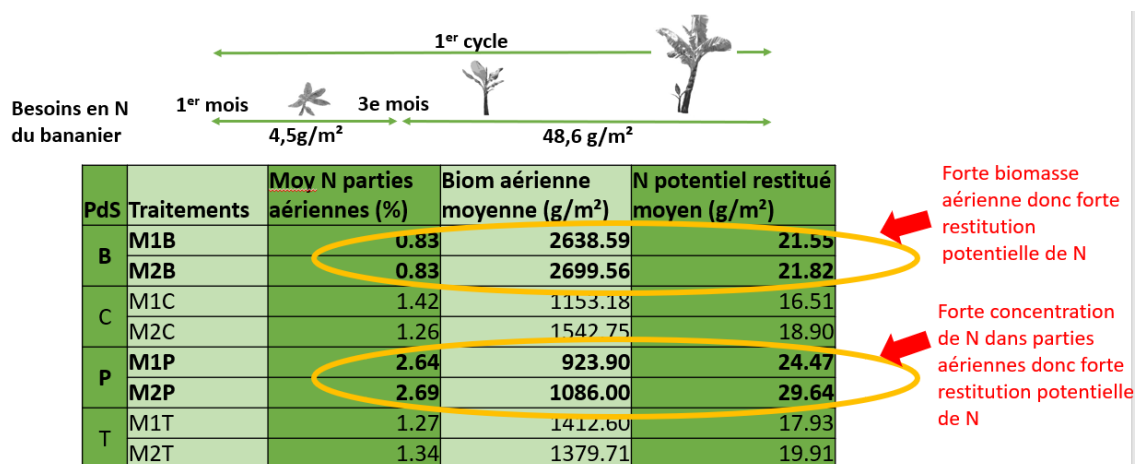


Figure VII.3: Calcul des besoins en azote du bananier durant le 1^{er} cycle et des quantités d'azote potentiellement restituables par les différentes communautés végétales mises en place durant l'essai.

On constate que ce sont les communautés végétales associées avec *Brachiaria sp.* et *Pueraria phaseoloïdes* qui sont les plus intéressantes en terme de restitution potentielle d'azote. En effet, les communautés associées avec *Brachiaria sp.* se caractérisent par une faible concentration en azote dans les parties aériennes (environ 0.83%) mais par une biomasse aérienne moyenne élevée. Les quantités d'azote potentiellement restituables sont d'environ 22g/m², ce qui permet de couvrir les besoins d'un bananier durant une partie du 1^{er} cycle. Les communautés associées avec *Pueraria phaseoloïdes* se caractérisent par des concentrations en azote dans les parties aériennes nettement plus élevées (environ 2.7%) que dans celles associées avec *Brachiaria sp.* mais à l'inverse ont des biomasses aériennes moyennes plus faibles. Ces communautés sont potentiellement à même de restituer des quantités d'azote moyennes entre 25 et 30g/m², ce qui couvre presque entièrement les besoins d'un bananier au 1^{er} cycle.

On peut également s'interroger sur l'impact des communautés végétales mises en place durant la jachère sur la structure du sol durant le 1^{er} cycle. Le chapitre 4 a permis de déterminer que 12 mois après semis, le diamètre racinaire moyen des communautés était de 0.25 mm. Hors, Tardy et al. (2015) a déterminé que le diamètre racinaire moyen du bananier à 6 mois est compris entre 1.5 et 2 mm. Les pores créés par les communautés végétales possèdent donc un diamètre insuffisant pour que cela profite aux racines du bananier en leur permettant d'y pénétrer. Cependant, Bodner et al. (2014) a montré la capacité des plantes à augmenter la taille des pores déjà existants plutôt que d'en créer nouveaux. On peut donc faire l'hypothèse que la porosité structurale mise en place par les communautés végétales pourra être profitable aux racines du bananier pour faciliter son enracinement et son captage en eau et en nutriments. De plus, cette porosité structurale mise en place est importante car elle facilite le drainage de la parcelle, nécessaire à la culture du bananier.

3.2. Implications des résultats de l'étude pour la gestion des spontanées

Cette étude nous a montré qu'augmenter et orienter la biodiversité durant la jachère pour améliorer les fonctions de l'écosystème en introduisant l'une des trois plantes de services choisies était difficile. En effet, cette introduction d'une plante de services pour orienter les communautés de spontanées à même de fournir les services écosystémiques attendus a en réalité permis d'établir des communautés végétales où la plante de services instaurée a dominé la communauté de spontanées (cas des *Brachiaria sp.* et de *P. phaseoloïdes*) (voir aussi 5.4) ou alors n'a pas réussi à s'implanter correctement et ainsi n'a contribué que très peu à la communauté (cas de *C. spectabilis*). Dans le chapitre 2, on a ainsi pu constater que les structures fonctionnelles des communautés observées étaient « tirées » par les valeurs de traits des plantes de services composant ces communautés. On peut donc faire l'hypothèse que les marqueurs racinaires mesurés dans les chapitres 3 et 4 décrivent eux aussi en majorité les caractéristiques des plantes de services composant les communautés. De fait, la fourniture des services d'amélioration de la fertilité azotée et de la structure du sol a donc pu être en majorité faite par les plantes de services composant ces communautés.

L'étude de la composition des communautés végétales à t7 et t12 réalisée dans le chapitre 1 a mis en évidence les changements de flore qui se sont opérés au cours de l'essai et qui se sont aussi traduits par des changements dans la structure fonctionnelle des communautés vus au

chapitre 2. Par la suite, il est fort possible que du fait des relations de compétitions qui continuent de s'opérer entre plantes de services et spontanées ainsi qu'entre plantes de services lors des contaminations entre parcelles, on observe encore des changements dans la flore durant le 1^{er} cycle du bananier si on décide de conserver ces couverts tels quels, ce qui en pratique se produit rarement, notamment de fait de la trop forte compétition engendrée par *Brachiaria sp.* C'est une question que nous n'avons pas eu le temps d'étudier au cours de notre essai mais qui reste importante : le devenir des communautés végétales mises en place. En effet, la fin d'une jachère signifie souvent la destruction du couvert végétal pour éviter toute compétition pour les ressources (lumière, nutriments, eau) entre végétation déjà en place et bananier. Cependant, certaines jachères, notamment contenant des plantes de services, sont conservées pour pouvoir notamment limiter le développement de spontanées difficiles à gérer durant le 1^{er} cycle où le bananier est le plus en compétition pour la lumière que durant les cycles suivants (cf partie I). Le maintien de la végétation mise en place durant la jachère pourrait également permettre d'avoir des communautés qui continuent de fournir de l'azote au bananier.

3.3. Quelles pratiques culturales adopter, pour quel(s) service(s) ?

A la lumière de nos résultats, on peut donc s'interroger sur les pratiques culturales à adopter en système bananier et notamment quelle plante de service utiliser. Dans cette étude, il a été démontré que l'utilisation des plantes de services permettait de diminuer la présence de spontanées. C'est également une preuve apportée à l'agriculteur que des couverts associant plantes de services et quelques spontanées restent efficaces pour fournir les services attendus. En effet, notre étude a montré que les plantes de services associées à des spontanées pouvaient être utilisées comme complément pour la fourniture d'azote dans le sol avant implantation des bananiers. Ainsi, les communautés végétales associées à *Pueraria phaseoloïdes* pouvaient fournir de l'azote au sol en le restituant et ainsi améliorer la fertilité azotée du sol à destination du bananier. En effet, l'azote minéral (N_{min}) mesuré à t12 dans les parcelles des communautés comportant *Pueraria phaseoloïdes* est d'environ 16mg/kg de sol (chapitre 3). Il faudrait mesurer l'azote fourni au sol après dégradation de la litière de ces communautés en cas de mulching pour savoir combien ce couvert végétal a fourni d'azote au sol et ainsi pouvoir ajuster en conséquence les apports d'azote minéral aux pieds de bananiers.

Notre étude a également montré que les communautés végétales associées aux *Brachiaria sp.* pouvaient améliorer la porosité structurale du sol sur 0-40 cm grâce à un système racinaire fasciculé très développé (chapitre 4), profondeur où le système racinaire du bananier se développe en priorité. Une meilleure structuration du sol devrait se traduire par un meilleur ancrage du bananier et donc par un plus faible risque de chute et également par un meilleur accès aux ressources du sol, ce qui devrait entraîner de meilleurs rendements. Cependant le couvert de *Brachiaria sp.* est systématiquement détruit pour éviter toute compétition avec le bananier en utilisant du glyphosate, pratique qui va à l'encontre de l'intérêt écologique de l'utilisation de cette plante de services en jachère. Des études pourraient être menées à ce sujet pour améliorer ces pratiques de destruction de ce couvert et éviter le recours aux herbicides. En revanche, les résultats observés pour les communautés avec *Pueraria phaseoloïdes* et *Crotalaria spectabilis* sont un peu décevants puisque ce sont deux espèces avec des systèmes racinaires pivotants qui auraient dû avoir un impact plus important sur la structuration du sol en créant des pores de taille plus grande que *Brachiaria sp.* Pour *Pueraria phaseoloïdes* cela

s'explique probablement par une densité de pivots peu élevée et pour *Crotalaria spectabilis* par une mauvaise implantation dans l'essai. D'autres études devraient être faites avec ces deux espèces pour compléter les résultats obtenus.

En ce qui concerne le choix du travail du sol à privilégier avant semis, cette étude a démontré quelle pratique utiliser entre M1 (absence de faux semis) et M2 (présence de faux semis) pour limiter la présence des spontanées et améliorer la structure du sol pour le bananier. Le chapitre 1 a en effet montré que le stock de semences de spontanées était stimulé par les faux semis en M2 pour les communautés avec *Crotalaria spectabilis*, mais que ces différences de modalités de travail du sol n'avaient que peu d'impact sur la fertilisation azotée du sol et sur la structure du sol. Cela pourrait pousser les agriculteurs à privilégier la modalité M1, moins coûteuse, suffisante pour limiter les spontanées, et qui n'impacte pas la fourniture d'azote du sol et l'amélioration de sa structure. Cependant, il reste le problème de contrôle de *Mikania mikrantha* qui est une liane compliquée à gérer avec des stolons et une vitesse de croissance très importante et qui doit souvent être retirée à la main. Cette difficulté de contrôle se pose dans une moindre mesure pour *Bidens alba*, qui est une herbacée ubiquiste, pérenne, qui fait aussi des stolons et beaucoup de semences, avec une floraison quasi toute l'année observée et donc une très grande facilité de reproduction et de colonisation.

4. Apports de l'étude à l'écologie fonctionnelle

Comme évoqué dans la partie I, l'originalité de cette thèse repose sur l'application du cadre-effet réponse selon ses deux volets :

- 3) La réponse à des filtres (biotiques et abiotiques);
- 4) L'effet de la communauté mise en place sur l'agrosystème en cherchant à mettre en évidence des relations statistiques entre marqueurs fonctionnels des communautés et indicateurs de services, pour deux services écosystémiques attendus en bananeraies (amélioration de la fertilité azotée et de la structure du sol).

4.1. Preuve de concept sur la généricité de l'approche et de l'applicabilité du cadre effet-réponse aux agrosystèmes

Dans cette étude, le cadre effet-réponse n'a pas semblé aussi pertinent qu'espéré pour étudier les relations de compétitions entre espèces qui déterminent la mise en place des communautés végétales (volet « réponse »). En effet, les résultats obtenus ne nous permettent de valider que partiellement l'utilisation d'un faible nombre de traits fonctionnels pour comprendre la mise en place des communautés végétales puisque seule la biomasse des communautés/populations nous a permis de vraiment expliciter les relations de compétitions rencontrées au sein des communautés végétales. Pourtant dans d'autres agrosystèmes, ce cadre a été utilisé de manière satisfaisante pour comprendre l'implantation de communautés végétales sous l'influence de pratiques culturales et de plantes de services (Gunton et al., 2011 ; Cordeau et al., 2017 ; Fried et al., 2019 ; Mahaut et al., 2019). Néanmoins, cette étude nous a permis de récolter des données et d'établir un référentiel de valeurs de traits pour des espèces spontanées encore très peu étudiées.

Au contraire, dans notre étude, le cadre effet-réponse a semblé pertinent pour étudier le lien entre marqueurs fonctionnels et indicateurs de services (volet « effet »). Nous avons ainsi pu déterminer quels marqueurs fonctionnels permettaient d'évaluer la fourniture des services d'amélioration de la fertilité azotée du sol et de sa structure. Cela conforte l'idée que ce cadre s'avère adapté pour étudier la fourniture de services de communautés végétales dans des agrosystèmes (Tribouillois et al., 2015 ; Kazakou et al., 2016 ; Faucon et al., 2017 ; Blesh, 2018 ; Garcia et al., 2019 & 2020). Garcia et al. (2019 ; 2020) a ainsi montré l'intérêt d'utiliser cette approche pour comparer des systèmes de culture contenant plantes de services et spontanées et étudier leur impact sur la fourniture de services en viticulture. Blesh (2018) a également montré l'intérêt de l'utilisation de l'approche fonctionnelle pour évaluer la fourniture d'azote et la limitation des spontanées par des plantes de services. Faucon et al. (2017) a également démontré les relations existant entre traits fonctionnels des plantes et propriétés du sol.

4.2. Mise en évidence de relations entre marqueurs fonctionnels des communautés et indicateurs de services

Dans cette étude, nous avons réussi à mettre en évidence des relations statistiques entre traits des plantes et services, pour deux services écosystémiques attendus en jachère de bananeraie (amélioration de la fertilité azotée et de la structure du sol). Ainsi, nous avons réussi à mettre en lien des marqueurs fonctionnels racinaires des plantes avec des indicateurs de service de la fertilité azotée du sol et de l'amélioration de la structure du sol durant cette période. Nos résultats viennent donc fournir de nouveaux éléments pour comprendre les relations existant entre marqueurs fonctionnels de communautés et fonctions écosystémiques.

Cette étude nous fournit également un référentiel de valeurs de traits pour certaines espèces de spontanées encore assez peu mesurées au champ comme *Mikania micrantha* même si elle est de plus en plus étudiée à cause de son caractère invasif. Yu et al. (2020) s'est ainsi intéressé à son invasivité et à sa compétitivité face à *Pueraria lobata*. Certains traits des espèces avaient déjà été étudiés par Tardy et al., (2015) mais sur un nombre restreint de plantes de services comme *Brachiaria decumbens*, *Brachiaria ruziziensis*, *Crotalaria spectabilis*, *Pueraria phaseoloides*, et pour la spontanée *Bidens pilosa*. Ici notre étude a porté sur un grand nombre d'espèces de spontanées pour tenir compte des conditions agro-environnementales et des relations de compétitions entre espèces.

5. Limites expérimentales et méthodologiques

5.1. Choix des traits et des indicateurs de services

Pour rendre compte des compétitions entre espèces, nous avons choisi un faible nombre de traits aériens, principalement morphologiques, relatifs à la compétition pour la lumière. D'autres traits importants pour l'évaluation des compétitions entre espèces auraient pu être mesurés comme les traits phénologiques (Gunton et al., 2011). En effet, Gunton et al. (2011) a montré l'importance de leur rôle pour expliquer la composition des communautés de spontanées selon la date de semis d'une culture de rente.

En ce qui concerne le choix des marqueurs racinaires, nous aurions pu essayer de comparer les systèmes racinaires des communautés en déterminant l'ordre des racines comme proposé par

Freschet & Roumet (2017). En effet, mesurer différentes parties du système racinaire permet de mieux capturer les fonctions des plantes. Cependant, c'est un processus chronophage et compliqué à faire avec un carottage comme nous l'avons fait car cela ne fournit que des systèmes racinaires partiels et l'ordre des racines est compliqué à discerner selon les espèces. De plus cela pourrait être peu représentatif du système racinaire des communautés végétales qui se développent dans C et P puisque *P. phaseoloïdes* et *C. spectabilis* ont des racines pivots qui poussent rarement à la verticale : si la carotte n'est pas réalisée à l'emplacement du pivot, il ne sera pas pris en compte.

Enfin d'autres méthodes auraient pu être utilisées pour évaluer l'amélioration de la structure du sol, comme des analyses d'images effectuées sur des monolithes de sol prélevés dont l'espace poral a été imprégné par de la résine (Moran et al., 1989). La coloration fluorescente de ces espaces poraux (Ringrose-Voase, 1996) nous aurait permis de quantifier l'espace poral et les vides présents dans chaque échantillon de sol et de mieux décrire l'impact des racines sur ces éléments. Nous n'avons pas retenu cette méthode car les manipulations d'imprégnation des blocs à la résine sont très chronophages (délai d'un mois pour que la résine ne sèche) et nécessitent une forte technicité (manipulation de substances chimiques comme des polyesters).

5.2. Courte durée de l'étude, réalisée sur une seule parcelle

Une critique que l'on peut faire à notre étude et qu'elle ne s'est faite que sur une parcelle et sur une seule année, donc elle ne permet pas de quantifier l'effet année qui est souvent un facteur important à prendre en compte dans les études floristiques (Fried et al., 2016). Cela réduit donc la généralité que l'on pourrait attendre des résultats obtenus.

De plus, les conditions pédoclimatiques pourraient modifier les relations que nous avons établies. Elles sont souvent inféodées à un territoire, voir à un bassin versant, ce qui rend là encore difficile la généralité des résultats obtenus dans cette étude. De plus, comme nous l'avons vu dans la partie I, le stock de semences est directement inféodé à la parcelle puisqu'il dépend des précédents culturels et des pratiques culturales mises en place précédemment sur cette parcelle ainsi que des parcelles environnant celle-ci et qui peuvent contaminer son stock de semences.

Cependant, nous rappelons que cette parcelle a été choisie car elle est représentative des pratiques culturales et des conditions climatiques survenant dans le Croissant bananier de Guadeloupe (Fig.VII.4). Ce qui garantit une certaine généralité des résultats pour les parcelles se trouvant dans les mêmes conditions pédo-climatiques de cette zone et recevant les mêmes pratiques culturales.

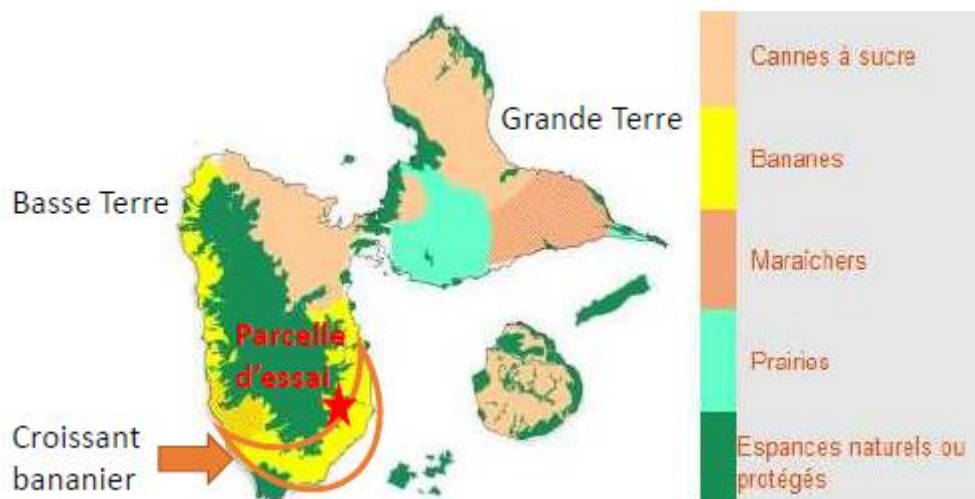


Figure VII.4: Localisation géographique de la parcelle d'essai et positionnement par rapport au Croissant bananier de Guadeloupe.

De plus, comme évoqué dans la partie II.1, la période durant laquelle l'étude a été réalisée n'a connu aucun événement climatique atypique (cyclones, sécheresse, etc.). Ce qui permettrait de penser que les résultats obtenus durant cette période pourraient avoir une certaine généricité.

5.3. Evaluation ponctuelle de la structure fonctionnelle des communautés

Nous avons évalué la structure fonctionnelle des communautés de manière ponctuelle. Or ce type d'évaluation ne permet pas de prendre en compte le fait que deux communautés peuvent avoir la même structure au moment de la mesure (à t7 par exemple) alors qu'elles ont pu avoir des dynamiques différentes. Si c'est le cas, ces communautés ont aussi pu avoir des impacts différents sur l'agrosystème dont une évaluation ponctuelle ne peut rendre compte.

5.4. Le choix d'espèces de plantes de services très compétitives conduit à l'obtention de communautés très peu diversifiées

Finalement, on peut se demander si le niveau de diversité obtenu au sein des communautés associées à *Brachiaria sp.* et à *Pueraria phaseoloïdes* (faibles richesse spécifique et densité de spontanées) est suffisant pour prétendre à la fourniture de multiples services. En effet, dans les communautés associées à *Brachiaria sp.* et à *Pueraria phaseoloïdes*, on a quasiment obtenu des couverts monospécifiques de la plante de services avec très peu de spontanées du fait de la forte compétition engendrée par cette plante de services. De fait, les valeurs de traits observées dans ces communautés et qui définissent la structure fonctionnelle des communautés associées à *Brachiaria sp.* et à *Pueraria phaseoloïdes* résultent donc en majorité de ces plantes de services. Plus de diversité amenée par plus de spontanées d'espèces différentes aurait peut-être permis d'améliorer la multiplicité des services fournis par ces communautés végétales avec des valeurs de traits différentes de celles des plantes de services. Cependant, les plantes de services sont souvent sélectionnées pour leurs capacités à contrôler les spontanées grâce à leur grande compétitivité, donc in fine il s'avère délicat d'obtenir des couverts possédant une grande

diversité spécifique, combinant plantes de services et spontanées et à même de fournir une multiplicité de services.

6. Perspectives de recherche

6.1. Evaluer traits et structure fonctionnelle de manière dynamique

Dans cette étude, nous avons fait l'hypothèse que la variation au sein d'une espèce des traits fonctionnels aériens était négligeable au regard de la variation entre espèces. Nous avons mesuré les traits au pic de floraison, selon les protocoles standardisés proposés par Perez-Harguindeguy et al., (2013). Cependant, les valeurs de traits varient au cours de la vie d'une plante et nos mesures en dynamique de la hauteur de chaque espèce ont permis de mieux expliquer les compétitions existant au sein des communautés que la mesure ponctuelle de hauteur (chapitre 2).

Moyennant une réduction du nombre d'espèces étudiées, vu la surcharge de travail que cela génère, nous aurions pu suivre en dynamique mensuellement certains autres traits comme la surface foliaire spécifique (SLA), la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC) ou encore la teneur en azote des feuilles, qui sont trois traits aériens qui permettent de positionner les espèces selon le Leaf economic spectrum (Wright et al., 2004), et qui pourraient permettre de mieux traduire les relations de compétition entre espèces. Ces données mensuelles nous auraient également permis de calculer des CWM et des CWV mensuels ainsi que des indices multidimensionnels de diversité FDiv et RaoQ mensuels. Cela aurait peut-être permis de mieux affiner les relations de compétitions qui régissent l'implantation des communautés végétales. Les biomasses des plantes de services et des spontanées auraient par exemple pu être suivies mensuellement pour affiner les relations de compétitions qui s'opèrent entre elles.

6.2. Perspectives de recherches en écologie fonctionnelle : Etudier la variabilité intraspécifique des traits et leur impact sur les services écosystémiques.

Les résultats obtenus dans cette étude ne tiennent pas compte de la variabilité intraspécifique (ITV) puisque l'hypothèse a été faite que celle-ci est négligeable par rapport à la variabilité interspécifique (BTV) et que le classement des espèces dans les communautés est conservé. Pourtant, Albert et al., (2011) suggéraient que c'était à l'échelle de la parcelle qu'on devait commencer à prendre en compte la variabilité interspécifique. D'autres études comme celles d'Al Haj Khaled et al. (2005) ou de Garcia et al. (2020) ont aussi montré un changement dans ces valeurs de traits qui pourraient amener à réfléchir sur l'importance de la variabilité intraspécifique par rapport à la variabilité interspécifique.

Le stage d'Ariane Chaudot (2019), qui a été réalisé en se basant sur notre dispositif et qui a porté sur la part de variation interspécifique de trois espèces de spontanées, *Mikania micrantha* (liane pérenne), *Bidens alba* (érigée pérenne) et *Digitaria ciliaris* (graminée érigée), a permis de montrer que cette variabilité existait et qu'elle était importante. Huit traits ont été étudiés (biomasse aérienne, DMC, encombrement, hauteur, LAR (rapport de surface foliaire), LDMC, fraction de masse foliaire (LMF) et SLA). Des calculs de coefficient de variation intraspécifique

ont été réalisés pour quantifier la variabilité intraspécifique pour chaque trait ainsi que des calculs de variabilité interspécifique (coefficient de variation de chaque trait parmi l'ensemble des espèces étudiées). Puis des mesures de l'effet du traitement sur les valeurs des traits et des coefficients de variations intraspécifiques ont été réalisées ainsi que des mesures pour étudier l'effet du facteur espèce étudiée.

Les résultats ont montré que les traits qui varient le plus au sein des 3 espèces sont la biomasse aérienne, la hauteur, l'encombrement, le LAR et le SLA. Ces traits varient plus au sein d'une même espèce qu'entre espèces. La BTV est supérieure à l'ITV seulement pour les teneurs en matière sèche de LDMC et DMC et au LMF, comme l'a aussi constaté Garcia et al. (2020). Il y a peu de différences de résultats pour le LDMC au sein d'une même espèce, ce qui avait déjà été observé chez Kazakou et al., (2014) et Jung et al., (2010).

La conclusion de cette étude était qu'au regard du nombre d'espèces observées ici (3), l'ITV était non négligeable pour la biomasse, la hauteur et le SLA et négligeable pour le LDMC et le DMC. De plus, l'espèce de spontanée étudiée avait plus d'impact que le traitement (plante de services combinée au travail du sol) pour expliquer l'ITV. Ce travail a également permis de montrer que les rangs des espèces étaient globalement conservés, même en milieu agricole comme l'a constaté Garcia et al. (2020). Cependant, prendre en compte cet ITV, notamment par des protocoles de prélèvements au champ adaptés, pourrait permettre d'obtenir de meilleures relations entre traits et indicateurs de services et devrait faire l'objet de nouvelles études.

6.3. Mener des études multi-locales et/ou pluriannuelles

Une autre voie d'amélioration des relations entre structure fonctionnelle et indicateurs de services serait d'inclure des covariables environnementales dans ces relations pour tenir compte de l'effet direct de ces facteurs sur la fourniture de services. Cela permettrait de s'affranchir d'une part des spécificités liées à la parcelle et à son environnement local, et d'autre part de s'affranchir de l'effet « année » pour obtenir une généricité des relations. Pour déterminer ces covariables, il faudrait donc répéter ces études sur un grand nombre de parcelles aux environnements pédo-climatiques contrastés et les répéter sur plusieurs années.

6.4. Perspectives de recherches en agronomie : Planter des plantes de services en mélange, une alternative possible pour améliorer la fourniture des services ?

Pour permettre de profiter des services fournis par différentes espèces et communautés végétales une alternative pourrait être de combiner différentes plantes de services au sein d'une même parcelle.

De nombreuses études ont testé l'effet de combinaisons des plantes de services pour augmenter la multifonctionnalité des communautés végétales (Finney et al., 2016 ; 2017 ; Blesh et al., 2018). Blesh (2018) a ainsi montré qu'une augmentation de la diversité fonctionnelle grâce à un mélange de plantes de services possédant des traits complémentaires pouvait augmenter la multifonctionnalité d'un agroécosystème ainsi que sa durabilité. Finney et al. (2017) a également montré qu'une faible augmentation du nombre de plantes de services en mélange en rotation avec une culture de maïs avait un faible impact sur les services agrosystémiques mais que des

systèmes de polycultures de plantes de services pouvait permettre de maximiser la diversité fonctionnelle de ces agrosystèmes pour augmenter leur multifonctionnalité.

Dans notre étude, la communauté « idéale » en termes de descripteurs fonctionnels pour éviter les compromis entre ces trois services (voir partie VII.2.2.2) devrait donc avoir des marqueurs fonctionnels racinaires de densité racinaire (RD) et densité de longueur racinaire (RLD) élevés pour garantir la mise en place d'une porosité tubulaire importante ainsi qu'une concentration en azote racinaire élevée pour fournir de l'azote au sol. De plus, la concentration en azote de ses parties aériennes doit également être élevée. Enfin, cette communauté végétale devra également produire une biomasse élevée pour limiter le développement des spontanées difficiles à gérer par l'agriculteur.

Cependant, on ne sait pas si les plantes en mélange produiront le même niveau de services que lorsqu'elles sont cultivées seules ou même si de telles plantes existent, en raison de compromis physiologiques qui pourraient exister. Les relations de compétitions qui vont s'opérer entre espèces pourraient faire l'objet d'une prochaine étude pour vérifier les conclusions.

De plus, dans la pratique il nous semble difficile de pouvoir combiner les bénéfices tirés d'une communauté présentant de fortes teneurs en azote racinaire et aérien pour fournir de l'azote au sol avec l'utilisation d'une espèce qui présente un fort C/N et qui donc a des besoins en azote importants pour améliorer la structure du sol. En effet, il paraît plus probable que l'azote fourni au sol par l'espèce riche en azote sera absorbé par l'espèce qui a de forts besoins en azote. Finney et al. (2016) a également démontré qu'un mélange de plantes de services complémentaire dans l'acquisition de l'azote permettait d'obtenir une biomasse plus importante mais aussi diminuait l'azote minéral du sol, notamment par la présence de plantes de services avec un C/N élevé. En fin de jachère, les bénéfices tirés en matière de fourniture d'azote par l'espèce riche en azote pourraient donc être très faibles, au profit de l'espèce aux forts besoins en azote qui se sera « sur-développée » en ayant consommé l'azote fourni par la première. Si c'est le cas, on ne perçoit pas l'intérêt d'associer ces deux types de plantes en phase de jachère dans le but de fournir de l'azote au sol.

VIII. CONCLUSION

Cette thèse nous a permis de valider le fait que dans les systèmes de production bananiers de Guadeloupe, la mise en place d'une période de jachère était l'occasion d'établir des communautés végétales pouvant rendre des services écosystémiques dont l'agriculteur pouvait tirer parti lors du premier cycle de production de la banane suivant la jachère. Elle s'est appuyée sur une approche fonctionnelle de la diversité, appliquée au cas des agrosystèmes.

Le semis d'une plante de services plus ou moins compétitrice vis-à-vis des espèces spontanées, ainsi qu'un travail du sol fait avant le semis des plantes de services, a permis d'obtenir des communautés aux densités, richesses spécifiques et compositions différentes entre traitements. Des relations de compétitions entre espèces et entre plantes de services et spontanées ont été partiellement démontrées sur la base de l'observation de traits fonctionnels liés à l'acquisition des ressources lumineuses et de la structure fonctionnelle des communautés. Une relation nette a été établie entre biomasse des plantes de service et biomasse des spontanées. Enfin, des relations entre marqueurs fonctionnels des communautés et indicateurs des services ont été établies.

Cependant, certaines communautés ont permis d'améliorer la fertilité azotée du sol ou sa structure, mais ont eu des difficultés à contrôler les spontanées dont la gestion est difficile pour l'agriculteur. De plus, amélioration de la fertilité azotée et de la structure du sol ont été reliées à des caractéristiques différentes des couverts que nous n'avons pu observer dans une même communauté, suggérant un compromis à trouver entre ces deux services. D'autres travaux de recherche seront donc nécessaires pour trouver des compromis entre les différents services ciblés ainsi que pour affiner les relations de compétitions observées entre espèces et entre plantes de services et spontanées.

Sur un plan conceptuel, cette thèse a permis de tester, dans le cadre de l'agrosystème bananier, les deux volets du cadre effet-réponse développé par Lavorel & Garnier (2002). Le volet « effet » a pu être appliqué avec succès, puisque des relations entre structure fonctionnelle des communautés et indicateurs de services ont été mises en évidence. En revanche, le volet « réponse » n'a donné des résultats que partiellement satisfaisants, les traits des espèces spontanées n'ayant pas pu être expliqués par ceux des plantes de services.

Sur un plan appliqué, les résultats acquis durant cette thèse pourront aider au choix des espèces et couverts, par la connaissance de leurs valeurs de traits, à insérer dans les systèmes de culture bananiers diversifiés, en fonction des services recherchés.

IX. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Achard, R., Fevrier, A., Estrade, J.R., 2018. Weed control by two cover crops *Neonotonia wightii* and *Centrosema pascuorum* in banana plantations – impact on nitrogen competition and banana productivity. *Acta Horticulturae* 87–94. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1196.10>
- Al Haj Khaled, R., Duru, M., Theau, J.P., Plantureux, S., Cruz, P., 2005. Variation in Leaf Traits through Seasons and N-Availability Levels and Its Consequences for Ranking Grassland Species. *Journal of Vegetation Science* 16, 391–398.
- Albert, C.H., de Bello, F., Boulangeat, I., Pellet, G., Lavorel, S., Thuiller, W., 2012. On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity. *Oikos* 121, 116–126. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19672.x>
- 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? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13, 217–225. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.04.003>
- Altieri, M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems 13.
- Bàrberi, P., Bocci, G., Carlesi, S., Armengot, L., Blanco-Moreno, J.M., Sans, F.X., 2018. Linking species traits to agroecosystem services: a functional analysis of weed communities. *Weed Research* 58, 76–88. <https://doi.org/10.1111/wre.12283>
- Bàrberi, P., Mazzoncini, M., 2001. Changes in weed community composition as influenced by cover crop and management system in continuous corn. *Weed Science* 49, 491–499. [https://doi.org/10.1614/0043-1745\(2001\)049\[0491:CIWCCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0043-1745(2001)049[0491:CIWCCA]2.0.CO;2)
- Barbosa, E.G., Pivello, V.R., Meirelles, S.T., 2008. Allelopathic evidence in *Brachiaria decumbens* and its potential to invade the Brazilian Cerrados. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 51, 625–631. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132008000400021>
- Barton, K., 2020. Multi-Model Inference (MuMin).
- Bengough, A.G., Bransby, M.F., Hans, J., McKenna, S.J., Roberts, T.J., Valentine, T.A., 2006. Root responses to soil physical conditions; growth dynamics from field to cell. *J Exp Bot* 57, 437–447. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj003>
- Bjorkman, A.D., Myers-Smith, I.H., Elmendorf, S.C., Normand, S., Rüger, N., Beck, P.S.A., Blach-Overgaard, A., Blok, D., Cornelissen, J.H.C., Forbes, B.C., Georges, D., Goetz, S.J., Guay, K.C., Henry, G.H.R., HilleRisLambers, J., Hollister, R.D., Karger, D.N., Kattge, J., Manning, P., Prevéy, J.S., Rixen, C., Schaepman-Strub, G., Thomas, H.J.D., Vellend, M., Wilmking, M., Wipf, S., Carbone, M., Hermanutz, L., Lévesque, E., Molau, U., Petraglia, A., Soudzilovskaia, N.A., Spasojevic, M.J., Tomaselli, M., Vowles, T., Alatalo, J.M., Alexander, H.D., Anadon-Rosell, A., Angers-Blondin, S., Beest, M. te, Berner, L., Björk, R.G., Buchwal, A., Buras, A., Christie, K., Cooper, E.J., Dullinger, S., Elberling, B., Eskelinen, A., Frei, E.R., Grau, O., Grogan, P., Hallinger, M., Harper, K.A., Heijmans, M.M.P.D., Hudson, J., Hülber, K., Iturrate-Garcia, M., Iversen, C.M., Jaroszynska, F., Johnstone, J.F., Jørgensen, R.H., Kaarlejärvi, E., Klady, R., Kuleza, S., Kulonen, A., Lamarque, L.J., Lantz, T., Little, C.J., Speed, J.D.M., Michelsen, A., Milbau, A., Nabe-Nielsen, J., Nielsen, S.S., Ninot, J.M., Oberbauer, S.F., Olofsson, J., Onipchenko, V.G., Rumpf, S.B., Semenchuk, P., Shetti, R., Collier, L.S., Street, L.E., Suding, K.N., Tape, K.D., Trant, A., Treier, U.A., Tremblay, J.-P., Tremblay, M., Venn, S., Weijers, S., Zamin, T., Boulanger-Lapointe, N., Gould, W.A., Hik, D.S., Hofgaard, A., Jónsdóttir, I.S., Jorgenson, J., Klein, J., Magnusson, B., Tweedie, C., Wookey, P.A., Bahn, M., Blonder, B., van Bodegom, P.M., Bond-Lamberty, B., Campetella, G., Cerabolini, B.E.L., Chapin, F.S., Cornwell, W.K., Craine, J., Dainese, M., de Vries, F.T., Díaz, S., Enquist, B.J., Green, W., Milla, R., Niinemets, Ü., Onoda, Y., Ordoñez, J.C., Ozinga, W.A., Penuelas, J., Poorter, H.,

- Poschlod, P., Reich, P.B., Sandel, B., Schamp, B., Sheremetev, S., Weiher, E., 2018. Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature* 562, 57–62. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0563-7>
- Blazy, J.-M., 2011. De l'innovation à l'adoption de nouvelles pratiques dans la filière banane. *Innovations Agronomiques* (16), 25-37. (2011).
- Blesh, J., 2018. Functional traits in cover crop mixtures: Biological nitrogen fixation and multifunctionality. *Journal of Applied Ecology* 55, 38–48. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13011>
- Bodner, G., Leitner, D., Kaul, H.-P., 2014. Coarse and fine root plants affect pore size distributions differently. *Plant and Soil* 380, 133–151. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2079-8>
- Booth, B.D., Swanton, C.J., 2002. Assembly Theory Applied to Weed Communities. *Weed Science* 50, 2–13.
- Botta-Dukát, Z., 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16, 533–540. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x>
- Bourgoin, C., 2013. Consommations de produits phytosanitaires 2012 sur Banane (Note d'information No. NIIT2 2013_17). IT², Guadeloupe&Martinique.
- Cardina, J., Herms, C.P., Doohan, D.J., 2002. Crop Rotation and Tillage System Effects on Weed Seedbanks. *Weed Science* 50, 448–460.
- Cardinale, B.J., Wright, J.P., Cadotte, M.W., Carroll, I.T., Hector, A., Srivastava, D.S., Loreau, M., Weis, J.J., 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 18123–18128. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709069104>
- Chaudot, A., 2019. Quantification de la variabilité intra-spécifique des traits chez les espèces de jachère améliorée de bananeraies.
- Chauvin, C., Dorel, M., Villenave, C., Roger-Estrade, J., Thuries, L., Risède, J.-M., 2015. Biochemical characteristics of cover crop litter affect the soil food web, organic matter decomposition, and regulation of plant-parasitic nematodes in a banana field soil. *Applied Soil Ecology* 96, 131–140. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.07.013>
- Colbach, N., Busset, H., Roger-Estrade, J., Caneill, J., 2014. Predictive modelling of weed seed movement in response to superficial tillage tools. *Soil and Tillage Research* 138, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.still.2013.12.002>
- Colbach, N., Cordeau, S., Gardarin, A., 2020. Effets des modalités de préparation des sols et de semis sur la flore adventice, in: Réussir l'implantation Des Cultures. Enjeux Agroécologiques, Itinéraires Techniques., Savoir Faire. p. 440.
- Colbach, N., Roger-Estrade, J., Chauvel, B., Caneill, J., 2000. Modelling vertical and lateral seed bank movements during mouldboard ploughing. *European Journal of Agronomy* 13, 111–124. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(00\)00069-1](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(00)00069-1)
- Cordeau, Stéphane, Ryan, M.R., Bohan, D.A., Reboud, X., Chauvel, B., 2017. Which Traits Allow Weed Species to Persist in Grass Margin Strips? *Weed Science* 65, 381–394. <https://doi.org/10.1017/wsc.2016.39>
- Cordeau, S., Smith, R.G., Gallandt, E.R., Brown, B., Salon, P., DiTommaso, A., Ryan, M.R., 2017. How do weeds differ in their response to the timing of tillage? A study of 61 species across the northeastern United States. *Annals of Applied Biology* 171, 340–352. <https://doi.org/10.1111/aab.12377>
- Cortet, J., Ronce, D., Poinot-Balaguer, N., Beaufreton, C., Chabert, A., Viaux, P., Paulo Cancela de Fonseca, J., 2002. Impacts of different agricultural practices on the biodiversity of microarthropod communities in arable crop systems. *European Journal of Soil Biology* 38, 239–244. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(02\)01152-4](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(02)01152-4)

- Coudrain, V., Hedde, M., Chauvat, M., Maron, P.-A., Bourgeois, E., Mary, B., Léonard, J., Ekelund, F., Villenave, C., Recous, S., 2016. Temporal differentiation of soil communities in response to arable crop management strategies. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 225, 12–21. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.03.029>
- Craine, J.M., Tilman, D., Wedin, D., Reich, P., Tjoelker, M., Knops, J., 2002. Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology* 16, 563–574. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00660.x>
- Creamer, N.G., Baldwin, K.R., 2000. An Evaluation of Summer Cover Crops for Use in Vegetable Production Systems in North Carolina. *HortScience* 35, 600–603. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.35.4.600>
- Damour, G., Dorel, M., Quoc, H.T., Meynard, C., Risède, J.-M., 2014. A trait-based characterization of cover plants to assess their potential to provide a set of ecological services in banana cropping systems. *European Journal of Agronomy* 52, 218–228. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2013.09.004>
- Damour, G., Garnier, E., Navas, M.L., Dorel, M., Risède, J.-M., 2015. Using Functional Traits to Assess the Services Provided by Cover Plants, in: *Advances in Agronomy*. Elsevier, pp. 81–133. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2015.06.004>
- Damour, Gaëlle, Navas, M.L., Garnier, E., 2018. A revised trait-based framework for agroecosystems including decision rules. *Journal of Applied Ecology* 55, 12–24. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12986>
- Damour, G., Quoc, H.T., Tardy, F., Meynard, C., Dorel, M., 2018. A trait-based approach for the choice of cover crops in banana cropping systems: theoretical developments and practical applications. *Acta Horticulturae* 33–40. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1196.4>
- de Mendiburu, F., 2020. Statistical Procedures for Agricultural Research.
- Deffontaines, L., Mottes, C., Della Rossa, P., Lesueur-Jannoyer, M., Cattani, P., Le Bail, M., 2020. How farmers learn to change their weed management practices: Simple changes lead to system redesign in the French West Indies. *Agricultural Systems* 179, 102769. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2019.102769>
- den Hollander, N.G., Bastiaans, L., Kropff, M.J., 2007. Clover as a cover crop for weed suppression in an intercropping design: I. Characteristics of several clover species. *European Journal of Agronomy* 26, 92–103. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2006.08.011>
- Díaz, S., Lavorel, S., Chapin, F.S., Tecco, P.A., Gurvich, D.E., Grigulis, K., 2007. Functional Diversity — at the Crossroads between Ecosystem Functioning and Environmental Filters, in: Canadell, J.G., Pataki, D.E., Pitelka, L.F. (Eds.), *Terrestrial Ecosystems in a Changing World, Global Change — The IGBP Series*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 81–91. https://doi.org/10.1007/978-3-540-32730-1_7
- Dorel, M., Achard, R., Tixier, P., 2008. SIMBA-N: Modeling nitrogen dynamics in banana populations in wet tropical climate. Application to fertilization management in the Caribbean. *European Journal of Agronomy* 29, 38–45. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2008.02.004>
- Dorel, M., Tixier, P., Dural, D., Zanoletti, S., 2011. Alternatives aux intrants chimiques en culture bananière. *Innovations Agronomiques* 16, 1–11.
- Duarte, C.M., Sand-Jensen, K., Nielsen, S.L., Enríquez, S., Agustí, S., 1995. Comparative functional plant ecology: rationale and potentials. *Trends in Ecology & Evolution* 10, 418–421. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)89163-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89163-6)
- Edwards, L.J., Muller, K.E., Wolfinger, R.D., Qaqish, B.F., Schabenberger, O., 2008. An R2 Statistic for Fixed Effects in the Linear Mixed Model. *Stat Med* 27, 6137–6157. <https://doi.org/10.1002/sim.3429>
- Eissenstat, D.M., 1992. Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *Journal of*

- Plant Nutrition 15, 763–782. <https://doi.org/10.1080/01904169209364361>
- FAO, 2014. World reference base for soil resources 2014: international soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. FAO, Rome.
- FAO, 2006. Guidelines for soil description, 4th ed. ed. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Faucon, M.-P., Houben, D., Lambers, H., 2017. Plant Functional Traits: Soil and Ecosystem Services. *Trends Plant Sci* 22, 385–394. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.01.005>
- Finney, D.M., Kaye, J.P., 2017. Functional diversity in cover crop polycultures increases multifunctionality of an agricultural system. *Journal of Applied Ecology* 54, 509–517. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12765>
- Finney, D.M., White, C.M., Kaye, J.P., 2016. Biomass Production and Carbon/Nitrogen Ratio Influence Ecosystem Services from Cover Crop Mixtures. *Agronomy Journal* 108, 39–52. <https://doi.org/10.2134/agronj15.0182>
- Fournet, J., 1993. Caractérisation phytoécologique des peuplements de mauvaises herbes des champs de canne à sucre et des bananeraies de la Basse Terre (Guadeloupe). *Weed Research* 33, 383–395. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1993.tb01954.x>
- Freschet, G.T., Roumet, C., 2017. Sampling roots to capture plant and soil functions. *Functional Ecology* 31, 1506–1518. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12883>
- Fried, Chauvel, B., Reboud, X., 2015. Weed flora shifts and specialisation in winter oilseed rape in France. *Weed Research* 55, 514–524. <https://doi.org/10.1111/wre.12164>
- Fried, Chauvel, Munoz, Reboud, X., 2020. Which Traits Make Weeds More Successful in Maize Crops? Insights from a Three-Decade Monitoring in France. *Plants* 9, 40. <https://doi.org/10.3390/plants9010040>
- Fried, G., Cordeau, S., Metay, A., Kazakou, E., 2019. Relative importance of environmental factors and farming practices in shaping weed communities structure and composition in French vineyards. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 275, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.01.006>
- Fried, G., Dessaint, F., Reboud, X., 2016. Local and regional changes in taxonomic and functional diversity of arable weed communities in Burgundy (France) between the 1970s and the 2000s. *Botany Letters*, Taylor&Francis 163, 359–371. <https://doi.org/10.1080/23818107.2016.1234410>
- Fried, G., Kazakou, E., Gaba, S., 2012. Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, ELSEVIER 147–155. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2012.06.005>
- Fried, G., Norton, L.R., Reboud, X., 2008. Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 128, 68–76. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.05.003>
- Friry, J., 2013. Analyse de l'effet de l'environnement, du précédent et des pratiques culturales, sur la composition des communautés d'adventices des bananeraies de Guadeloupe. Université Montpellier 2/CIRAD/INRA.
- Gaba, S., Fried, G., Kazakou, E., Chauvel, B., Navas, M.-L., 2014. Agroecological weed control using a functional approach: a review of cropping systems diversity. *Agronomy for Sustainable Development* 34, 103–119. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0166-5>
- Gaba, S., Perronne, R., Fried, G., Gardarin, A., Bretagnolle, F., Biju-Duval, L., Colbach, N., Cordeau, S., Fernández-Aparicio, M., Gauvrit, C., Gibot-Leclerc, S., Guillemain, J.-P., Moreau, D., Munier-Jolain, N., Strbik, F., Reboud, X., 2017. Response and effect traits of arable weeds in agro-ecosystems: a review of current knowledge. *Weed Research* 57, 123–147. <https://doi.org/10.1111/wre.12245>
- Garcia, L., Celette, F., Gary, C., Ripoche, A., Valdés-Gómez, H., Metay, A., 2018. Management of service crops for the provision of ecosystem services in vineyards: A review.

- Agriculture, Ecosystems and Environment 251, 158–170. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.09.030>
- Garcia, L., Damour, G., Gary, C., Follain, S., Le Bissonnais, Y., Metay, A., 2019. Trait-based approach for agroecology: contribution of service crop root traits to explain soil aggregate stability in vineyards. *Plant and Soil* 435, 1–14. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3874-4>
- Garcia, L., Damour, G., Kazakou, E., Fried, G., Bopp, M.-C., Metay, A., 2020a. Seasonal and interannual variations in functional traits of sown and spontaneous species in vineyard inter-rows. *Ecosphere* 11, e03140. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3140>
- Garcia, L., Metay, A., Kazakou, E., Storkey, J., Gary, C., Damour, G., 2020b. Optimizing the choice of service crops in vineyards to achieve both runoff mitigation and water provisioning for grapevine: a trait-based approach. *Plant and Soil* 452, 87–104. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04543-y>
- Gardarin, A., Garnier, É., Carrère, P., Cruz, P., Andueza, D., Bonis, A., Colace, M.-P., Dumont, B., Duru, M., Farruggia, A., Gaucherand, S., Grigulis, K., Kernéis, É., Lavorel, S., Louault, F., Loucugaray, G., Mesléard, F., Yaverkovski, N., Kazakou, E., 2014. Plant trait–digestibility relationships across management and climate gradients in permanent grasslands. *Journal of Applied Ecology* 51, 1207–1217. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12293>
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.-P., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630–2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Garnier, E., Navas, M.-L., 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 32, 365–399. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0036-y>
- Garnier, E., Navas, M.-L., Grigulis, K., 2018. Plant Functional Diversity: Organism Traits, Community Structure, and Ecosystem Properties, in: *The Quarterly Review of Biology*, Oxford University Press. The University of Chicago Press, pp. 51–51.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., Laurent, G., 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15, 688–695. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00563.x>
- Gaudet, C.L., Keddy, P.A., 1988. A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature* 334, 242–243. <https://doi.org/10.1038/334242a0>
- Gautronneau, Y., Manichon, H., 1987. GUIDE METHODIQUE DU PROFIL CULTURAL 62.
- Gobat, J.-M., Aragno, M., Matthey, W., 2010. LE SOL VIVANT. Bases de pédologie, Biologie des sols, Sciences de la terre. ed, Science et ingénierie de l’environnement. Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne.
- Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86, 902–910. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>
- Grime, J.P., 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250, 26–31. <https://doi.org/10.1038/250026a0>
- Groemping, U., Lehrkamp, M., 2018. Relative Importance of Regressors in Linear Models (Relaimpo).
- Gross, N., Suding, K.N., Lavorel, S., Roumet, C., 2007. Complementarity as a mechanism of coexistence between functional groups of grasses. *Journal of Ecology* 95, 1296–1305. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01303.x>
- Grossard, F., 2013. Adventilles Guadeloupe&Martinique, Les adventices des Antilles françaises, CTCS Guadeloupe. ed.

- Guenni, O., Marín, D., Baruch, Z., 2002. Responses to drought of five *Brachiaria* species. I. Biomass production, leaf growth, root distribution, water use and forage quality. *Plant and Soil* 243, 229–241. <https://doi.org/10.1023/A:1019956719475>
- Gunton, R.M., Petit, S., Gaba, S., 2011. Functional traits relating arable weed communities to crop characteristics: Traits relating weed communities to crops. *Journal of Vegetation Science* 22, 541–550. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01273.x>
- Gyssels, G., Poesen, J., Bochet, E., Li, Y., 2005. Impact of plant roots on the resistance of soils to erosion by water: a review. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment* 29, 189–217. <https://doi.org/10.1191/0309133305pp443ra>
- Hector, A., Bagchi, R., 2007. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* 448, 188–190. <https://doi.org/10.1038/nature05947>
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., 2020. Simultaneous Inference in General Parametric Models.
- Hulshof, C.M., Violle, C., Spasojevic, M.J., McGill, B., Damschen, E., Harrison, S., Enquist, B.J., 2013. Intra-specific and inter-specific variation in specific leaf area reveal the importance of abiotic and biotic drivers of species diversity across elevation and latitude. *Journal of Vegetation Science* 24, 921–931. <https://doi.org/10.1111/jvs.12041>
- Husson, F., Josse, J., Le, S., Mazet, J., 2020. Multivariate Exploratory Data Analysis and Data Mining.
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W.S., Reich, P.B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D., van Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B.J., Zavaleta, E.S., Loreau, M., 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477, 199–202. <https://doi.org/10.1038/nature10282>
- Jackson, L., van Noordwijk, M., Bengtsson, J., Foster, W., Lipper, L., Pulleman, M., Said, M., Snaddon, J., Vodouhe, R., 2010. Biodiversity and agricultural sustainability: from assessment to adaptive management. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 2, 80–87. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2010.02.007>
- Jamshidi, K., Yousefi, A.R., Oveisi, M., 2013. Effect of cowpea (*Vigna unguiculata*) intercropping on weed biomass and maize (*Zea mays*) yield. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* 41, 180–188. <https://doi.org/10.1080/01140671.2013.807853>
- Jensen, L.S., Salo, T., Palmason, F., Breland, T.A., Henriksen, T.M., Stenberg, B., Pedersen, A., Lundström, C., Esala, M., 2005. Influence of biochemical quality on C and N mineralisation from a broad variety of plant materials in soil. *Plant and Soil* 273, 307–326. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-8128-y>
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., Muller, S., 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly: Intraspecific variability and community assembly. *Journal of Ecology* 98, 1134–1140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01687.x>
- Kanatas, P., Travlos, I., Papastylianou, P., Gazoulis, I., Kakabouki, I., Tsekoura, A., 2020. Yield, quality and weed control in soybean crop as affected by several cultural and weed management practices. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca* 48, 329–341. <https://doi.org/10.15835/nbha48111823>
- Kazakou, E., Fried, G., Richarte, J., Gimenez, O., Violle, C., Metay, A., 2016. A plant trait-based response-and-effect framework to assess vineyard inter-row soil management. *Botany Letters* 163, 373–388. <https://doi.org/10.1080/23818107.2016.1232205>
- Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kattge, J., Garnier, E., 2014. Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? *Journal of Vegetation Science* 25, 235–247. <https://doi.org/10.1111/jvs.12066>
- Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Pintor, C., Gimenez, O., Garnier, E., 2009. Litter quality and decomposability of species from a Mediterranean succession depend on leaf traits

- but not on nitrogen supply. *Annals of Botany* 104, 1151–1161. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp202>
- Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157–164. <https://doi.org/10.2307/3235676>
- Keddy, P.A., 1989. *Competition*, Chapman and Hall. ed. London.
- Koliji, A., Laloui, L., Cusinier, O., Vulliet, L., 2006. Suction Induced Effects on the Fabric of a Structured Soil. <https://doi.org/10.1007/S11242-005-3656-3>
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S., Levine, J.M., 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29, 592–599. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P.B., Christensen, R.H.B., 2020. Tests in Linear Mixed Effects Models.
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B., 2014. Measuring functional diversity (FD) from multiple traits, and other tools for functional ecology.
- Lambers, H., Poorter, H., 2004. Inherent Variation in Growth Rate Between Higher Plants: A Search for Physiological Causes and Ecological Consequences, in: *Advances in Ecological Research*. Elsevier, pp. 283–362. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(03\)34004-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(03)34004-8)
- Lamour, A., Lotz, L.A.P., 2007. The importance of tillage depth in relation to seedling emergence in stale seedbeds. *Ecological Modelling* 201, 536–546. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.10.015>
- Lassabatère, L., Angulo-Jaramillo, R., Ugalde, J.M.S., Cuenca, R., Braud, I., Haverkamp, R., 2006. Beerkan Estimation of Soil Transfer Parameters through Infiltration Experiments—BEST. *Soil Science Society of America Journal* 70, 521–532. <https://doi.org/10.2136/sssaj2005.0026>
- Lassourdière, A., 2007. *Le bananier et sa culture*, Quae. ed, Savoir faire.
- Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J.H.C., Garnier, E., Harrison, S.P., McIntyre, S., Pausas, J.G., Pérez-Harguindeguy, N., Roumet, C., Urcelay, C., 2007. Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail?, in: Canadell, J.G., Pataki, D.E., Pitelka, L.F. (Eds.), *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*, Global Change — The IGBP Series. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 149–164. https://doi.org/10.1007/978-3-540-32730-1_13
- Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16, 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Le Roux, X., Barbault, R., Baudry, J., Burel, F., Doussan, I., Garnier, E., Herzog, F., Lavorel, S., Lifran, R., Roger-Estrade, J., Sarthou, J.-P., Trommetter, M., 2008. Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies.
- Lefcheck, J., 2019. *Piecewise Structural Equation Modeling*.
- Lesueur Jannoyer, M., Le Bellec, F., Lavigne, C., Achard, R., Malézieux, E., 2011. Choosing cover crops to enhance ecological services in orchards: A multiple criteria and systemic approach applied to tropical areas. *Procedia Environmental Sciences, Ecological Engineering: from Concepts to Applications*, Paris 2009 9, 104–112. <https://doi.org/10.1016/j.proenv.2011.11.017>
- Lipiec, J., Hatano, R., 2003. Quantification of compaction effects on soil physical properties and crop growth. *Geoderma, Quantifying agricultural management effects on soil properties and processes* 116, 107–136. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(03\)00097-1](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(03)00097-1)
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D.A., 2001. Biodiversity

- and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges 294, 5.
- Lu, Y.-C., Watkins, K.B., Teasdale, J.R., Abdul-Baki, A.A., 2000. Cover crops in sustainable food production. *Food Reviews International* 16, 121–157. <https://doi.org/10.1081/FRI-100100285>
- Ma, Z., Willis, C.G., Zhang, C., Zhou, H., Zhao, X., Dong, S., Yao, B., Huang, X., Zhao, F.-Y., Yin, G.-J., Wei, D., Du, G., 2019. Direct and indirect effect of seed size on seedling survival along an experimental light availability gradient. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 281, 64–71. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.05.009>
- MacLaren, C., Swanepoel, P., Bennett, J., Wright, J., Dehnen-Schmutz, K., 2019. Cover Crop Biomass Production Is More Important than Diversity for Weed Suppression. *Crop Science* 59, 733–748. <https://doi.org/10.2135/cropsci2018.05.0329>
- Mahaut, L., Gaba, S., Fried, G., 2019. A functional diversity approach of crop sequences reveals that weed diversity and abundance show different responses to environmental variability. *Journal of Applied Ecology* 56, 1400–1409. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13389>
- Marshall, E.J.P., Brown, V.K., Boatman, N.D., Lutman, P.J.W., Squire, G.R., Ward, L.K., 2003. The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields*. *Weed Research* 43, 77–89. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.2003.00326.x>
- Martin, A.R., Isaac, M.E., 2015. REVIEW: Plant functional traits in agroecosystems: a blueprint for research. *Journal of Applied Ecology* 52, 1425–1435. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12526>
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B., 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111, 112–118. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
- Matos, E. da S., Mendonça, E. de S., Cardoso, I.M., Lima, P.C. de, Freese, D., 2011. Decomposition and nutrient release of leguminous plants in coffee agroforestry systems. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 35, 141–149. <https://doi.org/10.1590/S0100-06832011000100013>
- McCormack, M.L., Dickie, I.A., Eissenstat, D.M., Fahey, T.J., Fernandez, C.W., Guo, D., Helmisaari, H.-S., Hobbie, E.A., Iversen, C.M., Jackson, R.B., Leppälampi-Kujansuu, J., Norby, R.J., Phillips, R.P., Pregitzer, K.S., Pritchard, S.G., Rewald, B., Zadworny, M., 2015. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist* 207, 505–518. <https://doi.org/10.1111/nph.13363>
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- McIntyre, S., 2008. The role of plant leaf attributes in linking land use to ecosystem function in temperate grassy vegetation. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 128, 251–258. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.06.015>
- Médiène, S., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P., de Tourdonnet, S., Gosme, M., Bertrand, M., Roger-Estrade, J., Aubertot, J.-N., Rusch, A., Motisi, N., Pelosi, C., Doré, T., 2011. Agroecosystem management and biotic interactions: a review. *Agronomy Sust. Developm.* 31, 491–514. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0009-1>
- Meiffren, O., Oudin, B., Gallois-Bride, F., Galan, M.-B., 2014. Evaluation du Plan Banane Durable 1- livrable 5 (Rapport final: synthèse de l'étude). BLEZAT CONSULTING-OC2.
- Messier, J., McGill, B.J., Lechowicz, M.J., 2010. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology: How do traits vary across ecological scales? *Ecology Letters* 13, 838–848. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01476.x>

- Minotti, P.L., 1991. Role of crops interference in limiting losses for weed., in: Handbook of Pest Management in Agriculture, Pimentel, D., Hanson A.A. pp. 359–368.
- Moran, C.J., McBRATNEY, A.B., Ringrose-Voase, A.J., Chartres, C.J., 1989. A method for the dehydration and impregnation of clay soil. *Journal of Soil Science* 40, 569–575. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1989.tb01298.x>
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* 28, 167–177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>
- Navas, M., Violle, C., 2009. Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities? *Community Ecology* 10, 131–137. <https://doi.org/10.1556/ComEc.10.2009.1.15>
- Navas, M.-L., 2012. Trait-based approaches to unravelling the assembly of weed communities and their impact on agro-ecosystem functioning: Functional structure of weeds. *Weed Research* 52, 479–488. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2012.00941.x>
- Nicolardot, B., Mary, B., Houot, S., Recous, S., 1997. La dynamique de l’azote dans les sols cultivés, in: G Lemaire, B.N. (Ed.), *Maitrise de l’azote Dans Les Sols Cultivés, Les Colloques de l’INRA N° 83*. pp. 87–104.
- Oksanen, J., 2019. Design decisions and implementation details in vegan.
- Pakeman, R.J., Quested, H.M., 2007. Sampling plant functional traits: What proportion of the species need to be measured? *Applied Vegetation Science* 10, 91–96. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2007.tb00507.x>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61, 167. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9, 741–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Petit, S., Boursault, A., Le Guilloux, M., Munier-Jolain, N., Reboud, X., 2011. Weeds in agricultural landscapes. A review. *Agronomy Sust. Developm.* 31, 309–317. <https://doi.org/10.1051/agro/2010020>
- Poorter, H., Garnier, E., 2007. Ecological Significance of Inherent Variation in Relative Growth Rate and Its Components, in: *Functional PLant Ecology Second Edition, Books in Soils, Plants, and the Environment*.
- R Core Team, 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rakotomanga, D., Lacoma, M., Dorel, M., Damour, G., 2021. Cover crops combined with soil tillage impact the spontaneous species density, richness and diversity in banana cover cropping systems. *Agron. Sustain. Dev.* 41, 37. <https://doi.org/10.1007/s13593-021-00692-1>
- Rapidel, B., Ripoche, A., Allinne, C., Metay, A., Deheuvels, O., Lamanda, N., Blazy, J.-M., Valdés-Gómez, H., Gary, C., 2015. Analysis of ecosystem services trade-offs to design agroecosystems with perennial crops. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 1373–1390. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0317-y>
- Ringrose-Voase, A.J., 1996. Measurement of soil macropore geometry by image analysis of sections through impregnated soil. *Plant and Soil* 183, 27–47.
- Ringselle, B., Berge, T.W., Stout, D., Breland, T.A., Hatcher, P.E., Haugland, E., Koesling, M.,

- Mangerud, K., Lunnan, T., Brandsæter, L.O., 2019. Effects of renewal time, taproot cutting, ploughing practice, false seedbed and companion crop on docks (*Rumex* spp.) when renewing grassland. *European Journal of Agronomy* 103, 54–62. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2018.11.005>
- Risède, J.-M., Lescot, T., Cabrera Cabrera, J., Guillon, M., Tomekpé, K., Kema, G.H.J., Côte, F.-X., 2010. Challenging short and mid-term strategies to reduce pesticides in bananas. From Science to Field Banana Case Study – Guide Number 1, 8.
- Roberge, G. (ed), Toutain, B. (ed), 1999. Cultures fourragères tropicales. CIRAD.
- Rochette, R., Bonnal, V., Andrieux, P., Cattani, P., 2020. Analysis of surface water reveals land pesticide contamination: an application for the determination of chlordecone-polluted areas in Guadeloupe, French West Indies. *Environ Sci Pollut Res* 27, 41132–41142. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-10718-y>
- Roger-Estrade, J., Anger, C., Bertrand, M., Richard, G., 2010. Tillage and soil ecology: Partners for sustainable agriculture. *Soil and Tillage Research*, IZMIR conference (ISTRO 2009) 111, 33–40. <https://doi.org/10.1016/j.still.2010.08.010>
- Roumet, C., Urcelay, C., Díaz, S., 2006. Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. *New Phytologist* 170, 357–368. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01667.x>
- Ryser, P., 1996. The Importance of Tissue Density for Growth and Life Span of Leaves and Roots: A Comparison of Five Ecologically Contrasting Grasses. *Functional Ecology* 10, 717–723. <https://doi.org/10.2307/2390506>
- Sáenz-Romo, M.G., Veas-Bernal, A., Martínez-García, H., Campos-Herrera, R., Ibáñez-Pascual, S., Martínez-Villar, E., Pérez-Moreno, I., Marco-Mancebón, V.S., 2019. Ground cover management in a Mediterranean vineyard: Impact on insect abundance and diversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 283, 106571. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106571>
- Sauvadet, M., Saj, S., Freschet, G.T., Essobo, J.-D., Enock, S., Becquer, T., Tixier, P., Harmand, J.-M., 2020. Cocoa agroforest multifunctionality and soil fertility explained by shade tree litter traits. *Journal of Applied Ecology* 57, 476–487. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13560>
- Senarathne, S.H.S., Sangakkara, R.U., 2009. Effect of different weed management systems on the weed populations, and seedbank composition and distribution in tropical coconut plantations. *Weed Biology and Management* 9, 209–216. <https://doi.org/10.1111/j.1445-6664.2009.00341.x>
- Smith, R.G., 2006. Timing of tillage is an important filter on the assembly of weed communities. *Weed Science* 54, 705–712. <https://doi.org/10.1614/WS-05-177R1.1>
- Smith, R.G., Gross, K.L., 2006. Weed community and corn yield variability in diverse management systems. *Weed Science* 54, 106–113. <https://doi.org/10.1614/WS-05-108R.1>
- Snapp, S.S., Swinton, S.M., Labarta, R., Mutch, D., Black, J.R., Leep, R., Nyiraneza, J., O’Neil, K., 2005. Evaluating Cover Crops for Benefits, Costs and Performance within Cropping System Niches. *Agronomy Journal* 97, 322–332. <https://doi.org/10.2134/agronj2005.0322a>
- Storkey, J., 2006. A functional group approach to the management of UK arable weeds to support biological diversity. *Weed Research* 46, 513–522. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2006.00528.x>
- Storkey, J., Döring, T., Baddeley, J., Collins, R., Roderick, S., Jones, H., Watson, C., 2015. Engineering a plant community to deliver multiple ecosystem services. *Ecological Applications* 25, 1034–1043. <https://doi.org/10.1890/14-1605.1>
- Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Díaz, S., Garnier, E., Goldberg,

- D., Hooper, D.U., Jackson, S.T., Navas, M.-L., 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology* 14, 1125–1140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01557.x>
- Tardy, F., Damour, G., Dorel, M., Moreau, D., 2017. Trait-based characterisation of soil exploitation strategies of banana, weeds and cover plant species. *PLOS ONE* 12, e0173066. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173066>
- Tardy, F., Moreau, D., Dorel, M., Damour, G., 2015. Trait-based characterisation of cover plants' light competition strategies for weed control in banana cropping systems in the French West Indies. *European Journal of Agronomy* 71, 10–18. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2015.08.002>
- Teasdale, J.R., Brandsaeter, L.O., Calegari, A., Skora Neto, F., 2007. *Cover Crops and Weed Management, Non Chemical Weed Management: Principles, Concepts and Technology*. Cabi Publishing-C a B Int, Wallingford. <https://doi.org/10.1079/9781845932909.0049>
- Thoumazeau, A., Bessou, C., Renevier, M.-S., Trap, J., Marichal, R., Mareschal, L., Decaëns, T., Bottinelli, N., Jaillard, B., Chevallier, T., Suvannang, N., Sajjaphan, K., Thaler, P., Gay, F., Brauman, A., 2019. Biofunctool®: a new framework to assess the impact of land management on soil quality. Part A: concept and validation of the set of indicators. *Ecological Indicators* 97, 100–110. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.09.023>
- Tian, G., Hauser, S., Koutika, L.-S., Ishida, F., Chianu, J.N., 2001. Pueraria Cover Crop Fallow Systems: Benefits and Applicability, in: *Sustaining Soil Fertility in West Africa*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 137–155. <https://doi.org/10.2136/sssaspecpub58.ch7>
- Tibi, A., Therond, O., 2018. *Services écosystémiques fournis par les espaces agricoles*. éditions Quae. <https://doi.org/10.35690/978-2-7592-2917-8>
- Tilman, D., 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press. ed, *Monographs in Population Biology*. Princeton.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., Siemann, E., 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* 277, 1300–1302. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1300>
- Tixier, P., Lavigne, C., Alvarez, S., Gauquier, A., Blanchard, M., Ripoché, A., Achard, R., 2011. Model evaluation of cover crops, application to eleven species for banana cropping systems. *European Journal of Agronomy* 34, 53–61. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2010.10.004>
- Tracy, S.R., Black, C.R., Roberts, J.A., Mooney, S.J., 2011. Soil compaction: a review of past and present techniques for investigating effects on root growth. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 91, 1528–1537. <https://doi.org/10.1002/jsfa.4424>
- Tribouillois, H., Cruz, P., Cohan, J.-P., Justes, É., 2015a. Modelling agroecosystem nitrogen functions provided by cover crop species in bispecific mixtures using functional traits and environmental factors. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 207, 218–228. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.04.016>
- Tribouillois, H., Fort, F., Cruz, P., Charles, R., Flores, O., Garnier, E., Justes, E., 2015b. A Functional Characterisation of a Wide Range of Cover Crop Species: Growth and Nitrogen Acquisition Rates, Leaf Traits and Ecological Strategies. *PLOS ONE* 10, e0122156. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122156>
- Valdez-Eleuterio, G., Uscanga-Mortera, E., Kohashi-Shibata, J., García-Nava, R., Martínez-Moreno, D., Torres-García, J., García-Esteva, A., 2015. Seed size, substrate granulometry and sowing depth in seed and seedling vigor of two weeds. *Agrociencia* 899–915.
- van der Plas, F., Schröder-Georgi, T., Weigelt, A., Barry, K., Meyer, S., Alzate, A., Barnard, R.L., Buchmann, N., de Kroon, H., Ebeling, A., Eisenhauer, N., Engels, C., Fischer, M.,

- Gleixner, G., Hildebrandt, A., Koller-France, E., Leimer, S., Milcu, A., Mommer, L., Niklaus, P.A., Oelmann, Y., Roscher, C., Scherber, C., Scherer-Lorenzen, M., Scheu, S., Schmid, B., Schulze, E.-D., Temperton, V., Tschamtker, T., Voigt, W., Weisser, W., Wilcke, W., Wirth, C., 2020. Plant traits alone are poor predictors of ecosystem properties and long-term ecosystem functioning. *Nature Ecology & Evolution*. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01316-9>
- Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89, 2290–2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., Jung, V., Messier, J., 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 27, 244–252. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.014>
- Violle, C., Garnier, E., Lecoœur, J., Roumet, C., Pothier, C., Blanchard, A., Navas, M.-L., 2009. Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia* 160, 747–755. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1333-x>
- Violle, C., Lecoœur, J., Navas, M.-L., 2007. How relevant are instantaneous measurements for assessing resource depletion under plant cover? A test on light and soil water availability in 18 herbaceous communities. *Functional Ecology* 21, 185–190. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01241.x>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Wickham, H., 2019. *Ggplot2: Elegant graphics for data analysis* [computer software]. Springer-Verlag, New York.
- Wilson, J.B., 1990. Mechanisms of species coexistence: twelve explanations for Hutchinson's "paradox of the plankton": evidence from New Zealand plant communities. *New Zealand Journal of Ecology* 13, 17–42.
- Wilson, P.J., Thompson, K., Hodgson, J.G., 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143, 155–162. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00427.x>
- Wood, S.A., Karp, D.S., DeClerck, F., Kremen, C., Naeem, S., Palm, C.A., 2015. Functional traits in agriculture: agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends Ecol Evol* 30, 531–539. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.013>
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., Villar, R., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Wyka, T.P., Oleksyn, J., Karolewski, P., Schnitzer, S.A., 2013. Phenotypic correlates of the lianescent growth form: a review. *Annals of Botany* 112, 1667–1681. <https://doi.org/10.1093/aob/mct236>
- Yu, H., Yue, M., Wang, C., Le Roux, J.J., Peng, C., Li, W., n.d. Priority effects and competition by a native species inhibit an invasive species and may assist restoration. *Ecol. Evol.* 2020. <https://doi.org/10.1002/ece3.6938>
- Yunusa, I.A.M., Newton, P.J., 2003. Plants for amelioration of subsoil constraints and hydrological control: the primer-plant concept. *Plant and Soil* 257, 261–281.

X. ANNEXES

1. Appendices A

Appendice A.1 : RESUME POSTER COLOC ECOVEG 15

Effet de l'implantation d'une plante de services et des pratiques de gestion de la couverture végétale sur la communauté végétale accompagnatrice de la banane

Dans les systèmes de cultures, la mise en place de jachères semées avec une plante de service (PdS) peut permettre de gérer les espèces spontanées nuisibles à la culture. Dans une jachère de bananeraies de Guadeloupe, nous avons cherché à évaluer l'effet sur les communautés d'espèce spontanées de l'implantation de trois espèces de PdS (*Brachiaria decumbens* B, *Crotalaria spectabilis* C, *Pueraria phaseoloïdes* P) et d'un témoin de végétation spontanée (T), ainsi que de deux modalités de travail du sol préalables à leur semis (travail simplifié ou intense). Cinq mois après le semis, les communautés végétales spontanées obtenues avec B et P présentent des abondances et richesses spécifiques significativement inférieures à celles obtenues dans C et T, suggérant un fort pouvoir compétitif de B et P. Pour les traitements C et T, la richesse spécifique et l'abondance ont été significativement supérieures avec un travail du sol intense, suggérant que cette modalité a favorisé la germination du stock de semences.

Appendice A.2 : RESUME COMMUNICATION ORALE ESA XVI

EFFECTS OF COVER CROPS AND SOIL TILLAGE ON THE SPONTANEOUS COMMUNITY IN FALLOW PRECEEDING BANANA CROP

Diane RAKOTOMANGA^{1,2,3*} – Gaëlle DAMOUR^{1,3} – Médina LACOMA^{2,3}

– Marc DOREL^{2,3}

¹ CIRAD, UPR GECO, F-34398 Montpellier, France,

² CIRAD, UPR GECO, F-97130 Capesterre-Belle-Eau, France

³ GECO, CIRAD, Univ Montpellier, Montpellier, France

*corresponding author: diane.rakotomanga@cirad.fr

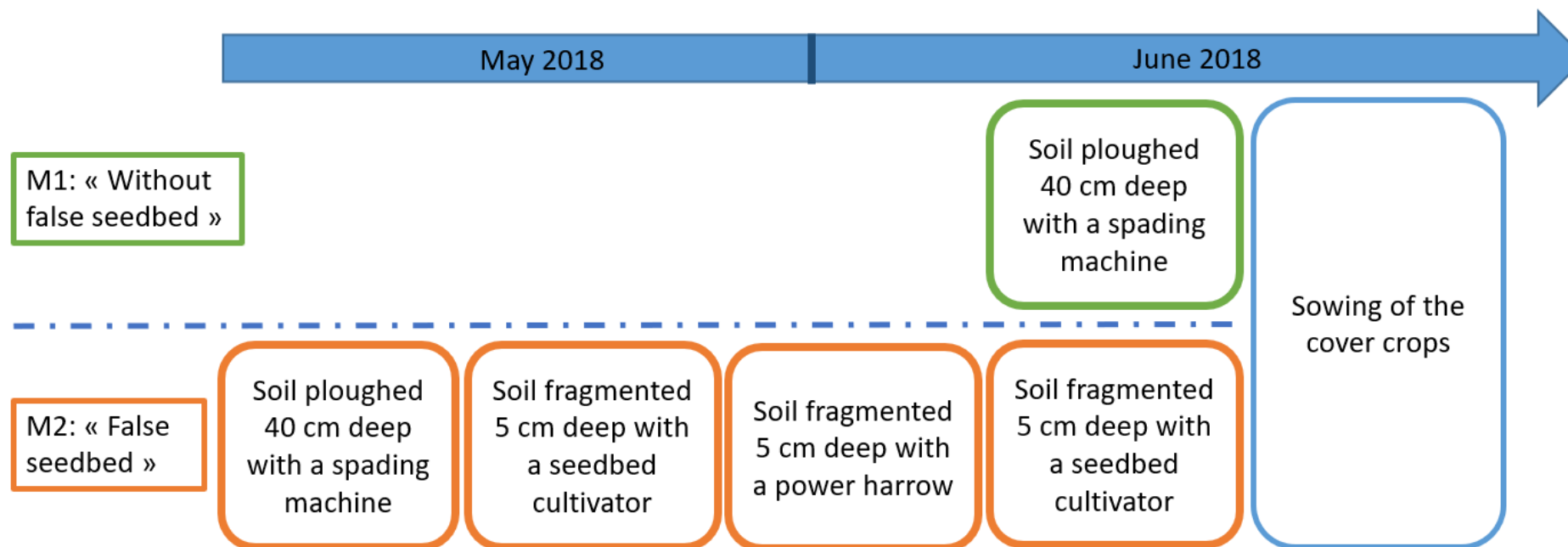
Cover crop are frequently used to control the spontaneous species (Lu et al. 2000; Snapp et al. 2005). Soil tillage is another mean to control the spontaneous species by destroying seedlings and decreasing the seedbank (false seedbed technique) (Cordeau et al. 2017; Kanatas et al. 2020), while improving cover crop rate of germination. However, the effects of the combination of these practices on the spontaneous community are poorly documented. Our aim was to understand how different modalities of soil tillage and species of cover crops affect the density and richness of the spontaneous community in a fallow of banana cropping system after five months.

The experiment was carried out in Guadeloupe Island, in a banana cropping system during the fallow period preceding banana replantation. Two factors were crossed in a split-plot design composed of five blocks and eight treatments repeated in each block. The main factor was the modality of soil tillage before sowing of the cover crop (M1: without false seedbed, M2: with false seedbed technique). The nested factor was the species of cover crop (B: a mixt of *Brachiaria decumbens*+*Brachiaria ruziziensis*, C: *Crotalaria spectabilis*, P: *Pueraria phaseoloïdes*, T: a reference of spontaneous vegetation). Five months after sowing, in three quadrats per elementary plot, all spontaneous species were identified, the number of individuals of each species was counted and the specific richness calculated. The effects of the treatments on these variables were assessed with nested anovas.

Five months after the sowing of the cover crops, we observed that the eight treatments provided communities with different species composition and densities. Densities and specific richness of communities associated with C and T were significantly higher than the ones associated with B and P. This suggests that *Brachiaria decumbens*+*Brachiaria ruziziensis* and *Pueraria phaseoloïdes* are more competitive than *Crotalaria spectabilis*. In C and T treatments, specific richness and densities were significantly higher in M2 than in M1. This suggests i) that the soil tillage modalities impacts the spontaneous community only when poor competitive cover crops are used, ii) and that the false seedbed technique has promoted the germination of the spontaneous species seeds without efficiently reduce the seedbank, contrary to what had been expected. We concluded that *Brachiarias* and *Pueraria phaseoloïdes* were highly efficient to control spontaneous species after five months of growth and that the effects of the modalities of soil tillage depended on the species of cover crop sown.

2. Appendices B (Supplementary materials chapitre 1)

SM.B.1: Timeline of the soil tillage operations applied in the experiment.



SM.B.2: Mean density (dspon), species richness (S) and Shannon indicator (H') of spontaneous species according to the eight treatments at each measurement date (ti). Different letters indicate a significant difference between treatments for each date (Tukey HSD test with $\alpha = 0.05$). M1B: without false seedbed + Brachiaria mixture; M1C: without false seedbed + Crotalaria spectabilis; M1P: without false seedbed + Pueraria phaseoloides; M1T: without false seedbed + spontaneous vegetation; M2B: with false seedbed + Brachiaria mixture; M2C: with false seedbed + Crotalaria spectabilis; M2P: with false seedbed + Pueraria phaseoloides; M2T: with false seedbed + spontaneous vegetation. Signif. codes: '***' 0.001 ; '**' 0.01 ; '*' 0.05 ; '.' 0.1; ' ' 1

	M1B	M1C	M1P	M1T	M2B	M2C	M2P	M2T	Cover crop	Cover crop :
									(Pr(>F))	Tillage modality
dspon										(Pr(>F))
t1	259.70±123.11	304.53±84.08	235.38±70.01	313.33±75.09	228.53±76.67	241.33±73.47	266.40±68.47	269.33±90.13	0.14	0.09
t2	173.60±100.16 a	173.60±91.21 a	155.00±113.32 a	177.43±78.50 a	123.71±68.45 a	106.13±37.52 a	109.33±63.78 a	137.07±59.09 a	0.60	0.018*
t4	57.90±34.40 a	96.80±45.18 ab	107.08±67.04 ab	165.60±55.30 bc	125.6±104.53 ab	221.07±94.89 c	101.07±71.83 ab	219.47±55.01 c	1.26e-07 ***	3.14e-06 ***
t5	45.60±27.46 a	141.87±90.23 b	50.15±32.07 a	150.67±46.84 b	43.20±32.26 a	217.87±133.86 b	43.73±32.58 a	196.00±102.75 b	1.10e-14 ***	0.03 *
t7	45.07±34.79 a	181.33±99.00 b	52.31±37.86 a	231.73±66.84 bc	45.60±36.34 a	302.13±132.62 c	38.40±30.83 a	244.27±112.26 bc	< 2e-16 ***	2.18e-03 **
t8	41.07±25.36 a	185.87±57.17 bc	49.23±23.69 a	177.47±43.15 b	41.07±29.72 a	276.53±67.58 d	36.80±22.84 a	230.40±69.53 cd	< 2e-16 ***	1.01e-06 ***
t9	33.87±22.57 a	185.60±80.15 b	40.00±24.82 a	180.53±69.48 b	33.60±22.05 a	309.87±102.67 c	30.67±13.15 a	232.53±64.76 b	< 2e-16 ***	9.32e-07 ***
t10	41.33±39.18 a	159.47±67.98 b	38.77±26.75 a	192.00±58.71 bc	26.40±19.11 a	272.53±81.09 d	23.47±13.51 a	242.13±79.48 cd	< 2e-16 ***	8.09e-07 ***
t11	37.07±35.24 a	165.60±92.70 b	22.15±20.63 a	194.93±45.77 bc	22.93±24.31 a	294.67±105.64 d	20.80±17.97 a	236.53±78.53 cd	< 2e-16 ***	2.63e-06 ***
t12	28.27±26.60 a	166.13±99.20 b	10.46±7.75 a	206.40±78.69 bc	16.27±16.10 a	279.20±120.32 c	16.00±13.35 a	222.67±106.20 bc	<2e-16 ***	2.00e-03 **
S										
t1	5.60±1.76	6.07±1.33	5.54±1.20	6.00±1.25	6.40±1.12	6.13±0.83	5.73±0.80	5.80±0.77	0.49	0.43
t2	5.93±1.58 ab	5.27±1.87 ab	5.00±1.91 ab	4.43±1.70 a	5.36±1.08 ab	6.27±1.67 b	5.40±1.40 ab	6.13±1.30 ab	0.50	0.02 *
t4	3.40±2.26 a	4.00±1.60 a	4.15±2.73 a	4.73±1.62 a	4.40±2.35 a	7.13±1.81 b	3.93±1.67 a	7.00±1.56 b	8.65e-05 ***	1.74e-05 ***

t5	2.13±1.30 ab	3.47±1.13 b	1.62±0.77 a	3.47±1.13 b	2.60±1.30 ab	6.53±2.45 c	2.07±1.71 ab	6.07±1.94 c	9.05e-15 ***	1.41e-0800 ***
t7	1.93±0.88 a	6.13±2.70 b	1.85±1.41 a	6.47±1.88 bc	2.67±1.50 a	8.27±2.34 cd	2.13±1.60 a	8.60±1.68 d	< 2e-16 ***	5.07e-04 ***
t8	2.33±1.23 a	6.60±3.35 bc	2.08±1.32 a	5.60±1.55 b	2.40±1.12 a	8.73±2.94 d	1.73±0.88 a	8.07±1.49 cd	< 2e-16 ***	1.19e-04 ***
t9	2.13±0.92 a	7.07±3.08 bc	1.85±1.07 a	6.60±2.77 b	2.40±0.99 a	10.33±1.95 d	1.93±0.70 a	9.13±1.92 cd	< 2e-16 ***	2.37e-06 ***
t10	2.13±1.06 a	6.47±2.61 b	2.00±1.35 a	6.07±2.02 b	2.00±1.00 a	9.40±1.99 c	1.80±0.77 a	8.40±1.72 c	< 2e-16 ***	1.46e-06 ***
t11	2.33±1.72 a	6.67±3.35 b	1.77±1.54 a	7.53±2.36 bc	1.60±0.91 a	9.80±2.62 c	1.53±0.74 a	9.07±3.01 bc	<2e-16 ***	1.30 e-03 **
t12	2.07±1.22 a	8.60±3.52 b	1.38±0.77 a	10.07±2.74 bc	1.87±1.30 a	11.33±3.33 c	1.20±0.68 a	9.33±2.77 bc	<2e-16 ***	0.03 *
H'										
t1	1.84±1.76	1.84±1.33	1.86±1.20	1.89±1.25	1.91±1.12	1.90±0.83	1.68±0.80	1.72±0.77	0.38	0.22
t2	1.85±1.58 ac	1.56±1.87 a	1.60±1.91 ab	1.45±1.70 a	1.81±1.08 ac	2.17±1.67 c	1.96±1.40 ac	2.12±1.30 bc	0.94	1.33e-05 ***
t4	1.25±2.26 a	1.53±1.60 a	1.28±2.73 a	1.62±1.62 a	1.65±2.35 ab	2.35±1.81 bc	1.50±1.67 a	2.40±1.56 c	1.32e-04 ***	5.87e-05 ***
t5	0.72±1.30 ac	1.31±1.13 c	0.36±0.77 a	1.06±1.13 bc	1.02±1.30 bc	2.09±2.45 d	0.58±1.71 ab	2.01±1.94 d	2.58e-14 ***	8.30e-07 ***
t7	0.64±0.88 a	1.89±2.70 b	0.45±1.41 a	2.00±1.88 b	1.01±1.50 a	2.44±2.34 b	0.68±1.60 a	2.50±1.68 b	< 2e-16 ***	1.97e-03 **
t8	0.82±1.23 a	2.21±3.08 bc	0.65±1.32 a	1.86±1.55 b	0.94±1.12 a	2.43±2.94 c	0.50±0.88 a	2.44±1.49 c	<2e-16 ***	0.02 *
t9	0.74±0.92 a	2.22±2.56 bc	0.58±1.07 a	2.08±2.77 b	0.95±0.99 a	2.71±1.95 c	0.68±0.70 a	2.70±1.92 c	< 2e-16 ***	1.84e-03 **
t10	0.68±1.06 a	2.11±2.61 bc	0.64±1.35 a	1.98±2.02 b	0.69±1.00 a	2.66±1.99 c	0.60±0.77 a	2.50±1.72 c	< 2e-16 ***	5.76e-03 **
t11	0.76±1.72 a	2.07±3.35 b	0.63±1.54 a	2.18±2.36 b	0.45±0.91 a	2.65±2.62 b	0.49±0.74 a	2.49±3.01 b	<2e-16 ***	0.01 *
t12	0.73±1.22 a	2.43±3.52 b	0.34±0.77 a	2.67±2.74 b	0.71±1.30 a	2.76±3.33 b	0.28±0.68 a	2.52±2.77 b	<2e-16 ***	0.50

SM.B.3: List of all species identified over the 12-month experimental period and their characteristics.

Abbreviation	Species name	Botanical family	Cycle	Growth habit	References
AF	<i>Alternanthera flavescens</i>	Amaranthaceae	Perennial	Erect	www.eFloras.org
BH	<i>Begonia hirtella</i>	Begoniaceae	Annual	Erect	www.tela-botanica.org
BA	<i>Bidens alba</i>	Asteraceae	Annual	Erect	www.wikitrop.org
BD	<i>Brachiaria decumbens</i>	Poaceae	Perennial	Semi-erect	www.supagro.fr/ress-pepites/PlantesdeCouverture/
BM	<i>Brachiaria mutica</i>	Poaceae	Perennial	Erect	www.tela-botanica.org
BR	<i>Brachiaria ruziziensis</i>	Poaceae	Perennial	Semi-erect	https://www.supagro.fr/ress-pepites/PlantesdeCouverture/co/1_Caracteristiques_4.html
CF	<i>Cardamine flexuosa</i>	Brassicaceae	Annual	Erect	www.wikitrop.org
CI	<i>Chloris inflata</i>	Poaceae	Annual	Erect	www.wikitrop.org
Cru	<i>Cleome rutidosperma</i>	Cleomaceae	Annual	Erect	www.wikitrop.org
CH	<i>Clidemia hirta</i> (L.) D. Don	Melastomataceae	Perennial	Erect	www.wikitrop.org
CE	<i>Colocasia esculenta</i>	Araceae	Perennial	Erect	www.wiktrop.org
Cdi	<i>Commelina diffusa</i>	Commelinaceae	Annual or perennial	Creeping	www.wikitrop.org
CS	<i>Crotalaria spectabilis</i>	Fabaceae	Annual	Erect	www.tela-botanica.org
Cda	<i>Cynodon dactylon</i>	Poaceae	Perennial	Erect	www.wikitrop.org
CO	<i>Cyperus odoratus</i>	Cyperaceae	Annual	Erect	www.eFloras.org
Cro	<i>Cyperus rotundus</i> L.	Cyperaceae	Perennial	Erect	Grossard (2013)
Dci	<i>Digitaria ciliaris</i>	Poaceae	Annual	Erect	www.eFloras.org
DS	<i>Digitaria sanguinalis</i>	Poaceae	Annual	Erect	www.eFloras.org
Dco	<i>Drymaria Cordata</i>	Caryophyllaceae	Annual or perennial	Creeping	Grossard (2013)
ECo	<i>Echinochloa colona</i> (L.) Link	Poaceae	Annual	Erect	Grossard (2013)
EP	<i>Eclipta prostrata</i>	Asteraceae	Annual	Erect	www.eFloras.org
EI	<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.	Poaceae	Annual	Erect	Grossard (2013)
ECa	<i>Emilia calthifolia</i>	Asteraceae	Annual	Erect	www.eFloras.org
EF	<i>Emilia fosbergii</i>	Asteraceae	Annual	Erect	Grossard (2013)

E	<i>Erechtites sp.</i>	Asteraceae	Annual or perennial	Erect	www.tela-botanica.org
EH	<i>Euphorbia hirta</i>	Euphorbiaceae	Annual	Erect	Grossard (2013)
F	<i>Filicophyta</i>	Filicophyta	Annual or perennial	Erect	www.tela-botanica.org
FD	<i>Fimbristylis dichotoma (L.) Vahl</i>	Cyperaceae	Annual or perennial	Erect	Grossard (2013)
HL	<i>Hedyotis lancifolia</i>	Rubiaceae	Annual	Erect	www.wiktrop.org
IW	<i>Impatiens walleriana Hook.f.</i>	Balsaminaceae	Annual	Erect	Grossard (2013)
IP	<i>Ipomea nil (L.) Roth</i>	Convolvulaceae	Annual	Twining	Grossard (2013)
IT	<i>Ipomea tiliacea (Willd.) Choisy</i>	Convolvulaceae	Annual	Twining	Grossard (2013)
KE	<i>Kyllinga erecta Schumach.</i>	Cyperaceae	Perennial	Erect	Grossard (2013)
Lvirgi	<i>Lepidium virginicum</i>	Brassicaceae	Annual	Erect	www.wiktrop.org
Lvirga	<i>Leptochloa virgata</i>	Poaceae	Annual	Erect	
LC	<i>Lindernia crustacea</i>	Linderniaceae	Annual or perennial	Erect	www.wiktrop.org
LO	<i>Ludwigia octovalvis (Jacq.) Raven.</i>	Oenotheraceae	Annual	Erect	Grossard (2013)
MP	<i>Mecardonia procumbens</i>	Plantaginaceae	Annual or perennial	Erect	www.eFlora.org
MM	<i>Mikania micrantha</i>	Asteraceae	Perennial	Twining	Grossard (2013)
OB	<i>Oxalis barrelieri</i>	Oxalidaceae	Annual	Erect	Grossard (2013)
OL	<i>Oxalis latifolia</i>	Oxalidaceae	Perennial	Erect	www.wiktrop.org
PM	<i>Panicum maximum Jacq.</i>	Poaceae	Perennial	Grass	Grossard (2013)
PC	<i>Paspalum conjugatum Berg.</i>	Poaceae	Perennial	Grass	Grossard (2013)
PPa	<i>Paspalum paniculatum</i>	Poaceae	Perennial	Grass	Grossard (2013)
PPe	<i>Peperomia pellucida</i>	Piperaceae	Annual	Erect	Grossard (2013)
PS	<i>Phenax sonneratii (Poir.) Wedd.</i>	Urticaceae	Annual	Erect	Grossard (2013)
PG	<i>Philodendron giganteum</i>	Araceae	Perennial	Erect	www.tela-botanica.org
PA	<i>Phyllanthus amarus (Schum.)</i>	Euphorbiaceae	Annual	Erect	Grossard (2013)
PT	<i>Phyllanthus tenellus</i>	Euphorbiaceae	Annual	Erect	www.wiktrop.org
PU	<i>Phyllanthus urinaria</i>	Euphorbiaceae	Annual	Erect	www.wiktrop.org
PPh	<i>Pueraria phaseoloides</i>	Fabaceae	Perennial	Twining	www.tela-botanica.org
RC	<i>Rottboellia cochinchinensis (Lour.) Clayton</i>	Poaceae	Annual	Grass	Grossard (2013)
SO	<i>Senna obtusifolia (L.) Irw. & Barn.</i>	Fabaceae	Annual	Erect	Grossard (2013)

SAm	<i>Solanum americanum</i>	Solanaceae	Annual	Erect	Grossard (2013)
SAr	<i>Sorghum arundinaceum</i> (Willd.) R.&S.	Poaceae	Annual	Grass	Grossard (2013)
SH	<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers	Poaceae	Perennial	Grass	www.tela-botanica.org
SJ	<i>Stachytarpheta jamaicensis</i>	Verbenaceae	Annual	Erect	www.wiktrop.org
SG	<i>Stylosanthes guianensis</i>	Fabaceae	Perennial	Erect	www.supagro.fr/ress-pepites/PlantesdeCouverture/
VZ	<i>Vetiveria zizanioides</i> (L.) Nash	Poaceae	Perennial	Grass	www.wiktrop.org
VR	<i>Vigna radiata</i>	Fabaceae	Annual	Twining	Grossard (2013)
YJ	<i>Youngia japonica</i>	Asteraceae	Annual	Erect	www.wiktrop.org

3. Appendices C (Supplementary materials chapitre 2)

SM.C.1: Detailed field operations conducted in the experimental plot

The field was divided into ten strips of four sub-plots each. Two factors were applied: the soil tillage modality (applied in strips, two modalities, one strip per modality and per block) and the sown cover crop species (applied on a sub-plot in strips, four modalities, sown at the same date in all sub-plots). The blocks were separated by 1 m wide alleys and each sub-plot was 196 m². In the whole field, the vegetation was cut with a rotary slasher 7 weeks before the cover crops were sown to facilitate soil tillage. In five strips (one per block), the soil was ploughed to 40 cm depth with a spading machine the day before sowing to destroy and bury the current vegetation and improve the soil seedbed for the future crop (modality M1: “without false seedbed”). In the five other strips (one per block), the soil was tilled four times at different depths and with different tools (modality M2: “with false seedbed”). Seven weeks before the cover crop was sown, the soil was ploughed to 40 cm depth with a spading machine. Then the superficial soil layer was fragmented three times to 5 cm depth to eliminate seedlings that had emerged and deplete the soil seedbank (false seedbed technique): i) 5.5 weeks before sowing with a seedbed cultivator, ii) 4 weeks before sowing with a power harrow, and iii) the day before sowing with a seedbed cultivator. In late June 2018, three tropical cover crop species were sown, each on a sub-plot per strip: a 50-50 mixture of *Brachiaria decumbens* (Stapf, 1919) and *Brachiaria ruziziensis* (Germ. & C.M.Evrard, 1953) (modality B), *Crotalaria spectabilis* (Roth, 1821) (modality C) and *Pueraria phaseoloides* (Roxb.) Benth. (modality P). The main species characteristics, sowing densities and sowing depths are presented in (Rakotomanga et al., 2021).

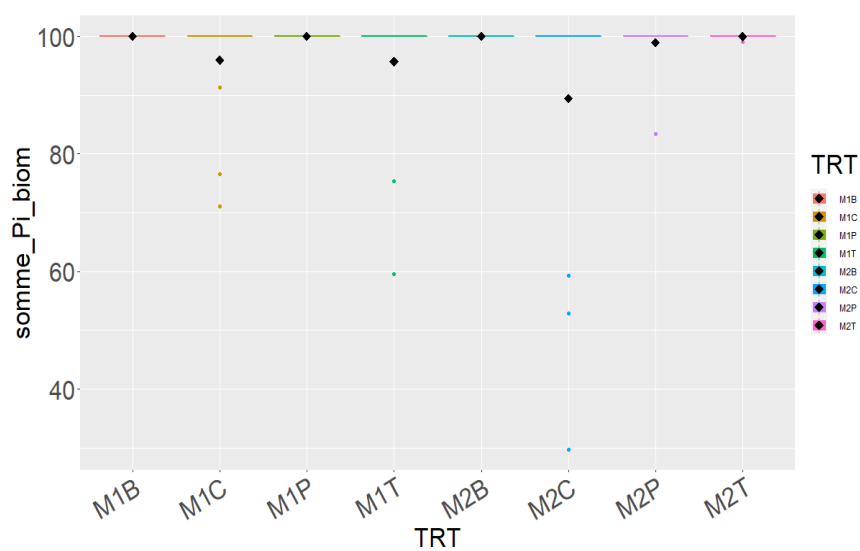
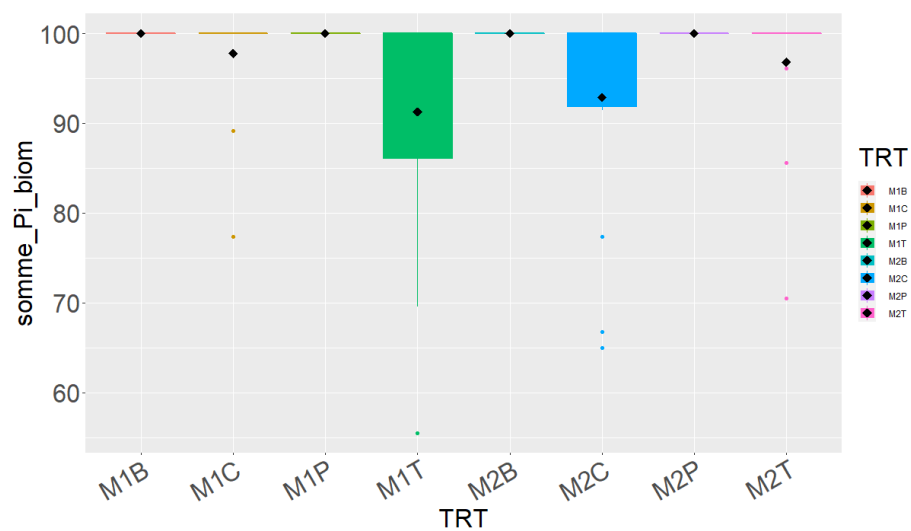
SM.C.2: List of the eight treatments applied.

Abbreviation	Soil tillage modality	Cover crop
M1B	Without false seedbed	<i>Brachiaria</i> mixture
M1C		<i>Crotalaria spectabilis</i>
M1P		<i>Pueraria phaseoloïdes</i>
M1T		Spontaneous vegetation
M2B	With false seedbed	<i>Brachiaria</i> mixture
M2C		<i>Crotalaria spectabilis</i>
M2P		<i>Pueraria phaseoloïdes</i>
M2T		Spontaneous vegetation

SM.C.3: List of the 12 species whose traits were determined and their main botanical characteristics.

Abbreviation	Species name	Botanical family	Cycle	Growth habit	References
BA	<i>Bidens alba</i>	Asteraceae	Annual	Erect	www.wikitrop.org
BD	<i>Brachiaria decumbens</i>	Poaceae	Perennial	Semi-erect	https://www.supagro.fr/ress-pepites/
BR	<i>Brachiaria ruziziensis</i>	Poaceae	Perennial	Semi-erect	PlantesdeCouverture/co/1_Caracteristiques_4.html
CS	<i>Crotalaria spectabilis</i>	Fabaceae	Annual	Erect	www.tela-botanica.org
DCi	<i>Digitaria ciliaris</i>	Poaceae	Annual	Erect	www.eFloras.org
ECO	<i>Echinochloa colona</i> (L.) Link	Poaceae	Annual	Erect	Grossard, F., 2013. Adventilles Guadeloupe&Martinique, Les adventices des Antilles françaises, CTCS Guadeloupe. ed.
EI	<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.	Poaceae	Annual	Erect	
IT	<i>Ipomea tiliacea</i> (Willd.) Choisy	Convolvulaceae	Annual	Twining	
LVirga	<i>Leptochloa virgata</i>	Poaceae	Annual	Erect	www.eFloras.org
LO	<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) Raven.	Oenotheraceae	Annual	Erect	Grossard, F., 2013. Adventilles Guadeloupe&Martinique, Les adventices des Antilles françaises, CTCS Guadeloupe. ed.
MM	<i>Mikania micrantha</i>	Asteraceae	Perennial	Twining	www.tela-botanica.org
PPh	<i>Pueraria phaseoloides</i>	Fabaceae	Perennial	Twining	

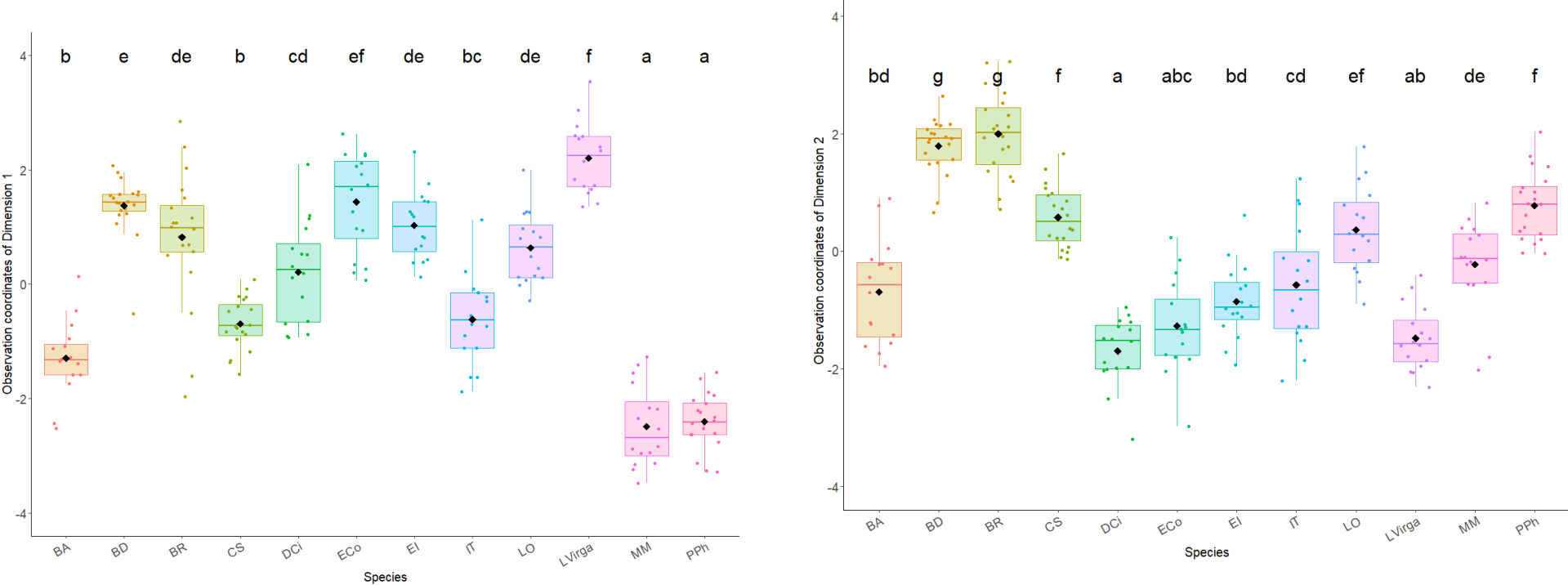
SM.C.4: Sums of relative biomasses (P_i) calculated by treatments 7 and 12 months after sowing.



SM.C.5 : Mean community weighted means (CWM), community weighted variances (CWV), functional diversity indices (FDiv) and Rao's quadratic entropy (RaoQ) values of the communities in each treatment seven and twelve months after sowing. M1B: without false seedbed + *Brachiaria* mixture; M1C: without false seedbed + *Crotalaria spectabilis*; M1P: without false seedbed + *Pueraria phaseoloides*; M1T without false seedbed+ spontaneous vegetation; M2B: with false seedbed + *Brachiaria* mixture; M2C: with false seedbed + *Crotalaria spectabilis*; M2P: with false seedbed + *Pueraria phaseoloides*; M2T: with false seedbed+ spontaneous vegetation.

date		M1B	M1C	M1P	M1T	M2B	M2C	M2P	M2T
t7	CWM H	86.04	70.32	62.61	66.55	87.15	75.83	61.86	70.18
	CWM SLA	24.09	33.28	35.05	34.42	23.42	32.97	35.57	34.91
	CWM LDMC	267.84	199.18	191.97	209.77	275.47	235.96	187.07	234.55
	CWM DMC	195.09	141.98	146.80	145.19	200.19	163.72	149.61	158.18
	CWM PTLA	0.17	0.08	0.19	0.06	0.17	0.06	0.23	0.05
	CWM TIB	34.02	7.11	13.31	5.66	34.69	6.40	15.89	5.00
	CWM N	1.52	2.83	3.49	2.79	1.44	2.58	3.69	2.62
	CWV H	43.1	150.69	7.26	15.82	37.79	151.18	5.96	37.11
	CWV SLA	31.53	18.12	0.77	3.98	28.45	27.74	0.84	7.04
	CWV LDMC	530.67	1250.1	300.66	579.39	409.82	1983.12	271.55	1896.93
	CWV DMC	292.3	245.04	78.43	213.37	209.61	811.39	96.98	582.50
	CWV PTLA	3794.95	2159.75	11650.48	2276.37	3672.36	868.54	7099.84	1953.70
	CWV TIB	105.52	11.2	44.63	7.46	94.95	12.40	29.89	7.90
	CWV N	0.18	0.04	0.34	0.08	0.16	0.11	0.25	0.13
	FDiv	0.81	0.70	0.79	0.62	0.87	0.82	0.76	0.79
	RaoQ	0.07	0.01	0.02	4.89e-03	0.06	0.02	0.02	0.02
t12	CWM H	138.38	23.55	46.53	21.44	122.24	28.23	44.48	26.99
	CWM SLA	33.58	13.10	24.82	11.38	28.97	13.56	22.68	14.36
	CWM LDMC	427.02	71.22	139.42	68.01	379.51	89.3	131.4	85.42
	CWM DMC	315.12	54.37	114.8	50.04	280.73	66.65	107.72	64.20
	CWM PTLA	0.33	0.06	0.22	0.04	0.29	0.06	0.20	0.06
	CWM TIB	65.44	4.06	17.77	3.08	57.01	6.26	17.73	4.84
	CWM N	1.85	1.18	2.68	1.02	1.67	1.11	2.33	1.32
	CWV H	54.96	33.73	51.61	23.00	57.33	73.14	24.04	58.32
	CWV SLA	31.8	7.23	3.43	9.49	30.03	17.87	2.04	14.51
	CWV LDMC	607.62	2110.19	577.02	1446.63	641.61	3268.64	554.24	2399.49
	CWV DMC	251.11	509.52	204.37	609.84	216.030	1150.45	225.22	804.58
	CWV PTLA	383970.00	7048.60	3217.62	5826.61	3297.22	7557.46	2697.63	12448.19
	CWV TIB	93.82	26.60	54.78	19.85	72.36	49.74	38.35	53.70
	CWV N	0.34	0.28	0.48	0.22	0.43	0.41	0.301	0.58
	FDiv	0.86	0.64	0.76	0.47	0.91	0.58	0.77	0.61
	RaoQ	5.21	2.53	2.10	1.99	4.34	3.83	2.65	3.67

SM.C.6 A and B: PCA coordinates projections on Axes 1 and 2 results on traits species. Different letters indicate a significant difference between dates for one cluster (Tukey HSD test with $\alpha = 0.05$).



SM.C.7 : Mean values of the traits for Standing vegetative height (H), Specific leaf area (SLA), Leaf dry matter content (LDMC), Plant total leaf blade area (PTLA), Total individual biomass (TIB), Dry matter content (DMC) and Leaf nitrogen (N) for each of the 12 species. Different letters indicate a significant difference between dates for one treatment (Tukey HSD test with $\alpha = 0.05$). *p-values* in bold were calculated using log10 of the value. Asterisks represent the level of significance; * stands for p-values < 0.05; ** for p-values < 0.01; *** for p-values < 0.001.

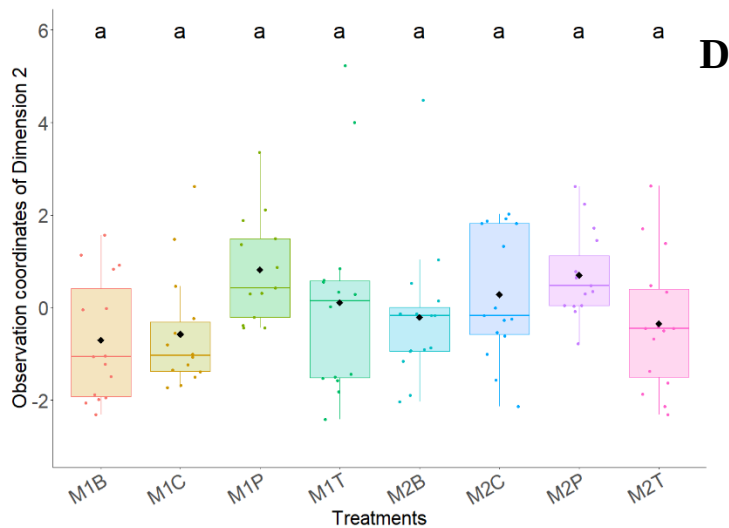
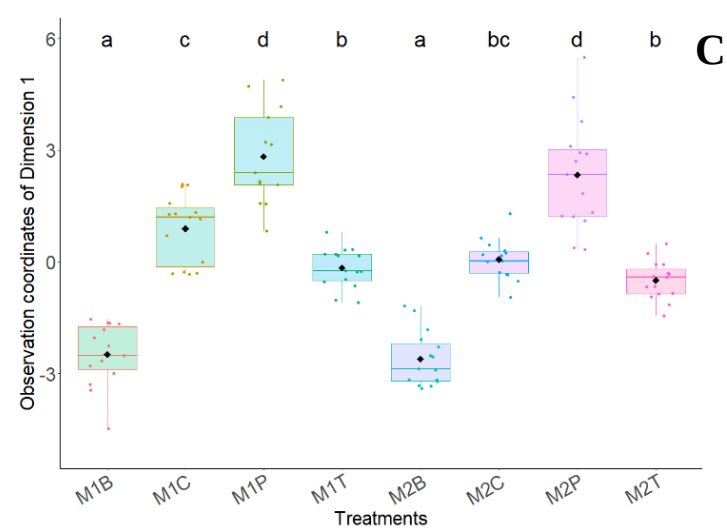
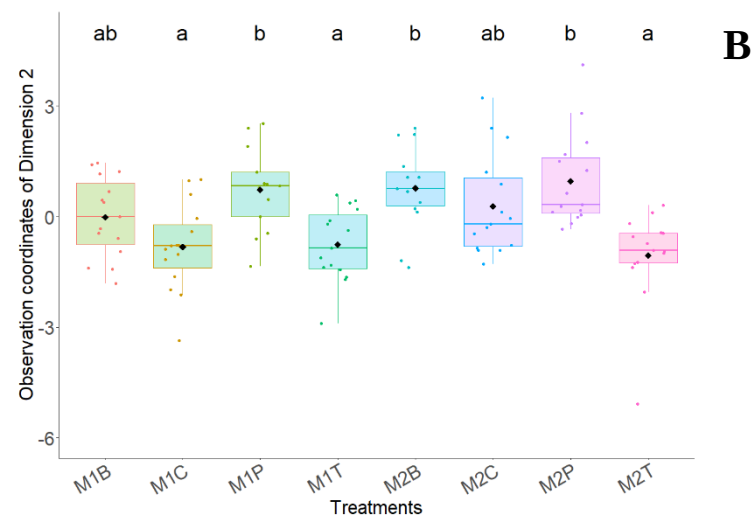
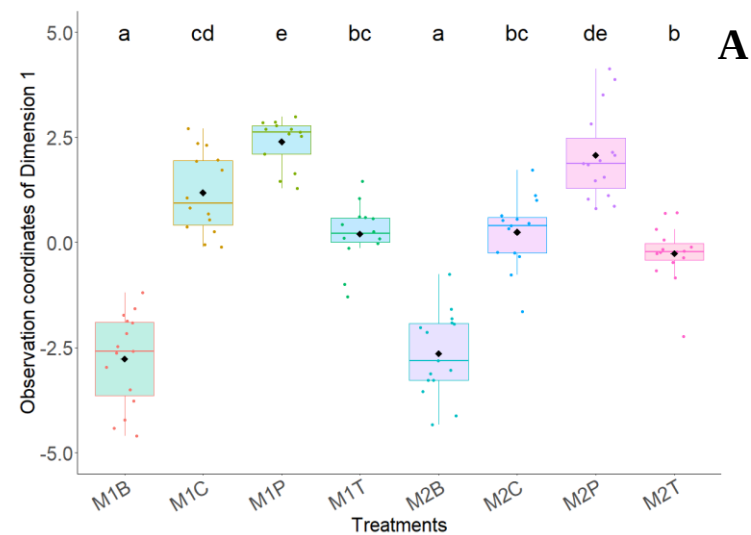
	BA	BD	BR	CS	DCi	ECo	EI	IT	LO	LVirga	MM	PPh	<i>p-value</i>
H	66.17 b	91.85 a	95.80 a	98.10 a	80.19 ab	78.69 ab	66.75 b	94.44 a	61.63 b	100.44 a	57.63 b	59.65 b	<2e-16 ***
SLA	34.01 ca	16.79 e	26.79 cde	23.72 ae	39.40 a	23.57 cde	21.30 de	32.82 ad	22.15 bcde	37.96 ab	38.41 a	35.61 a	1.81e-11 ***
LDMC	211.34 ef	295.83 bcd	282.17 bcf	214.84 cf	250.73 cf	344.19 ac	395.29 ab	205.39 df	280.26 bcde	474.78 a	120.32 g	181.98 f	<2e-16 ***
DMC	143.61 g	216.81 bc	208.96 bd	158.59 fg	183.60 e	197.29 cde	191.37 de	174.64 ef	232.73 b	261.74 a	108.79 h	154.85 fg	<2e-16 ***
PTLA	0.05 cd	0.17 ab	0.28 a	0.10 bc	0.01 e	4.56e-3 f	9.47e-3 ef	0.06 d	0.09 bd	9.18e-3 e	0.16 ab	0.33 a	<2e-16 ***
TIB	5.59 de	38.68 a	52.61 a	14.40 bc	1.87 fg	3.74 ef	4.26 de	5.51 de	10.09 cd	1.52 g	6.41 de	21.96 b	<2e-16 ***
N	2.84 NA	0.98 NA	1.22 NA	3.03 NA	1.92 NA	1.45 NA	1.95 NA	3.04 NA	2.11 NA	1.67 NA	2.74 NA	4.25 NA	NA

4. Appendices D (Supplementary materials chapitre 3)

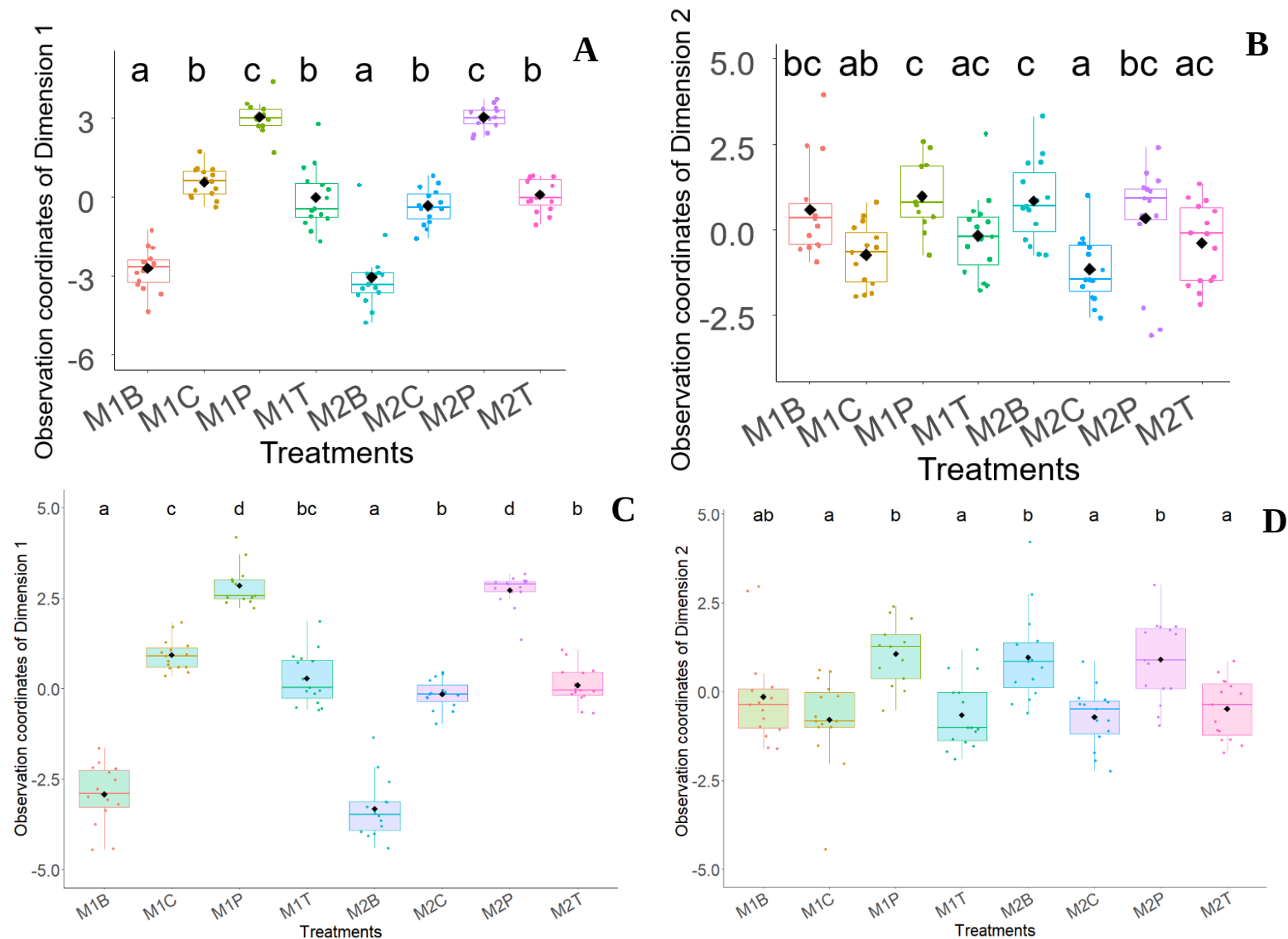
SM.D.1 : General soil analysis sampled the day after sowing. (1) pH measurement (water extraction) ; (2) pH measurement (KCl extraction) ; (3) ICP-AES determination of exchangeable cations (ammonium acetate) ; (4) Colorimetric determination of assimilable P (Olsen-Dabin) ; (5) Total carbonates (total limestone) ; (6) Measurement of organic matter by dry combustion (Dumas).

Horizon	(1) pH (water)	(2) pH (KCl)	(3) Ca me/100g	(3) Mg me/100g	(3) K me/100g	(3) Na me/100g	(4) P mg/kg	(5) CT %	(6) MO %	(6) Corg %	(6) N ‰	(6) C/N
H1	5.64±0.26	4.96±0.19	4.03±1.52	1.01±0.35	1.32±0.40	0.14±0.03	529.90±109.15	0.24±0.05	8.31±0.62	4.82±0.36	5.17±0.39	9.32±0.19
H2	5.60±0.26	4.95±0.20	3.77±1.40	0.93±0.33	1.25±0.39	0.14±0.02	525.08±94.22	0.24±0.05	8.19±0.57	4.75±0.33	5.10±0.35	9.32±0.20

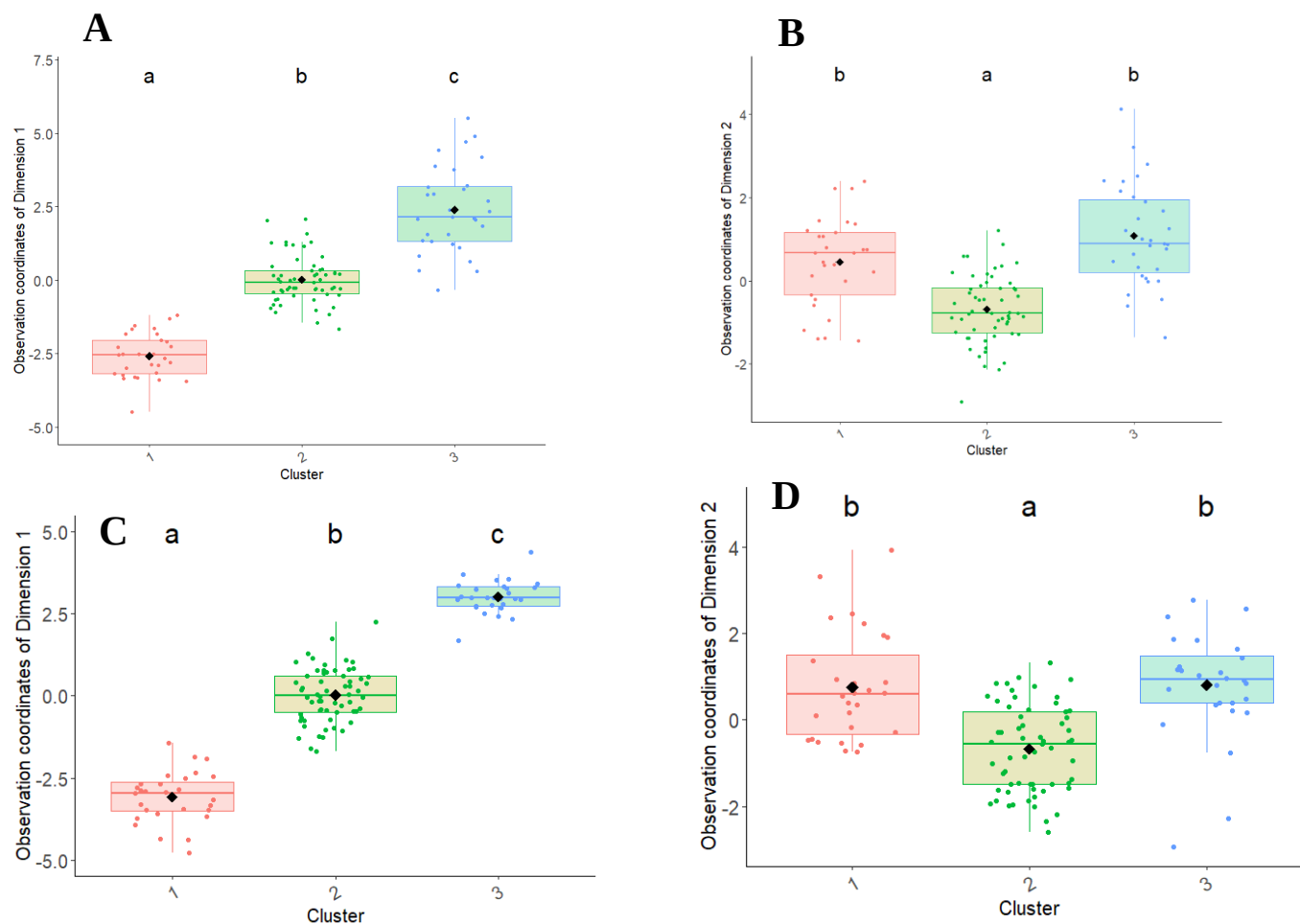
SM.D.4 : Coordinates projections on Axis 1 and 2 for ACP of soil indicators, root functional markers and aboveground community descriptors for each quadrat calculated seven months after sowing in depths 0-20 cm and 20-40cm. (A) Coordinates on projections on Axis 1 in depth 0-20cm; (B) Coordinates on projections on Axis 2 in depth 0-20cm; (C) Coordinates on projections on Axis 1 in depth 20-40cm; (D) Coordinates on projections on Axis 2 in depth 20-40cm. Different letters indicate a significant difference between dates for one cluster (Tukey HSD test with $\alpha = 0.05$).



SM.D.5: Coordinates projections on Axis 1 and 2 for ACP of soil indicators, root functional markers and aboveground community descriptors for each quadrat calculated twelve months after sowing in depths 0-20 cm and 20-40cm. (A) Coordinates on projections on Axis 1 in depth 0-20cm; (B) Coordinates on projections on Axis 2 in depth 0-20cm; (C) Coordinates on projections on Axis 1 in depth 20-40cm; (D) Coordinates on projections on Axis 2 in depth 20-40cm. Different letters indicate a significant difference between dates for one cluster (Tukey HSD test with $\alpha = 0.05$)



SM.D.6: Clusters coordinates projections on Axis 1 and 2 for ACP of soil indicators, root functional markers and aboveground community descriptors for each quadrat calculated seven and twelve months after sowing in depth 0-20 cm. (A) Clusters coordinates on projections on Axis 1 seven months after sowing; (B) Clusters coordinates on projections on Axis 2 seven months after sowing ; (C) Clusters coordinates on projections on Axis 1 twelve months after sowing; (D) Clusters coordinates on projections on Axis 2 twelve months after sowing. Different letters indicate a significant difference between dates for one cluster (Tukey HSD test with $\alpha = 0.05$).



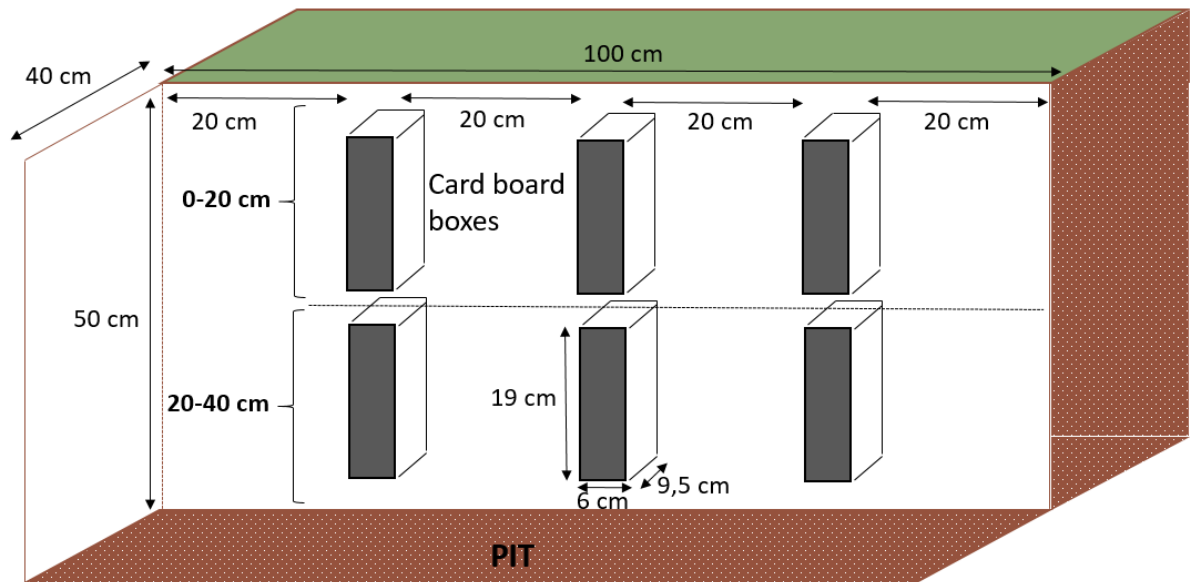
SM.D.7 : Mean soils fertility indicators, root functional markers and aboveground community descriptors of the three clusters defined by the PCA seven and twelve months after sowing for horizons 1 and 2. Differences of mean values between clusters were tested with ANOVA. Different letters indicate a significant difference between clusters for one indicator or descriptor (Tukey HSD test with $\alpha = 0.05$). Asterisks represent the level of significance of the paths; * stands for P-values < 0.05; ** for P-values < 0.01; *** for P-values < 0.001. Bold letters indicate remarkable values.

		0-20 cm						20-40 cm					
Date		G1	G2	G3	p-value	G1	G2	G3	p-value				
t7	N _{min}	10.69 b	11.18 b	12.49 a	2.64e-3 **	10.31 b	10.92 b	12.24 a	9.26 e-4***				
	N _{tot}	0.54 a	0.53 a	0.54 a	0.37	0.55 a	0.51 b	0.53 ab	1.74e-2 *				
	QN _{min}	14.15 b	32.68 a	37.86 a	1.33e-06 ***	14.45 b	23.47 a	26.23 a	7.34e-06 ***				
	C/N _{soil}	9.08 a	9.12 a	9.00 a	0.11	9.02 a	8.98 a	9.05 a	0.78				
	RD	1820.21 a	958.22 b	1091.12 b	9.64e-06 ***	832.39 a	398.80 b	348.62 b	4.42e-06 ***				
	RLD	8.92 a	8.34 a	6.12 a	0.06	5.76 a	4.16 ab	3.41 b	1.07e-2 *				
	SRL	5515.02 b	10109.17 a	6947.31 b	8.96e-05 ***	7918.18 b	13663.29 a	12453.25 ab	3.51e-3 **				
	N _r	0.90 c	1.69 b	2.07 a	<2e-16 ***	1.05 c	1.81 b	1.97 a	<2e-16 ***				
	Nb nod biom	0.00 b	0.00 b	22.37 a	1.45e-11 ***	0.00 b	0.00 b	9.40 a	8.32e-4 ***				
	QDB	1758.98 a	966.52 b	844.66 b	2.55e-13 ***	1758.98 a	966.32 b	844.66 b	3.64e-13 ***				
	N _{com}	0.85 c	1.29 b	2.41 a	<2e-16 ***	0.85 c	1.28 b	2.41 a	<2e-16 ***				
	C/N _{com}	55.20 a	39.26 b	21.12 c	<2e-16 ***	55.20 a	39.26 b	21.12 c	<2e-16 ***				
	CWM N _{abov}	1.17 c	2.82 b	3.97 a	<2e-16 ***	1.17 c	2.82 b	3.97 a	<2e-16 ***				
	CWM C/N _{abov}	37.10 a	15.26 b	11.32 c	<2e-16 ***	37.10 a	15.26 b	11.32 c	<2e-16 ***				
t12	CWV N _{abov}	0.17 b	0.09 c	0.29 a	3.53e-10 ***	0.17 b	0.09 c	0.29 a	3.53e-10 ***				
	CWV C/N _{abov}	37.57 a	3.43 b	3.26 b	<2e-16 ***	37.57 a	3.43 b	3.26 b	<2e-16 ***				
	N _{min}	8.36 c	11.08 b	17.71 a	<2e-16 ***	9.55 b	10.97 b	16.26 a	2.56e-15 ***				
	N _{tot}	0.55 a	0.54 a	0.54 a	0.76	0.53 a	0.51 a	0.53 a	0.05				
	QN _{min}	5.24 c	13.46 b	26.47 a	3.45e-16 ***	2.03 c	9.74 b	17.89 a	<2e-16 ***				

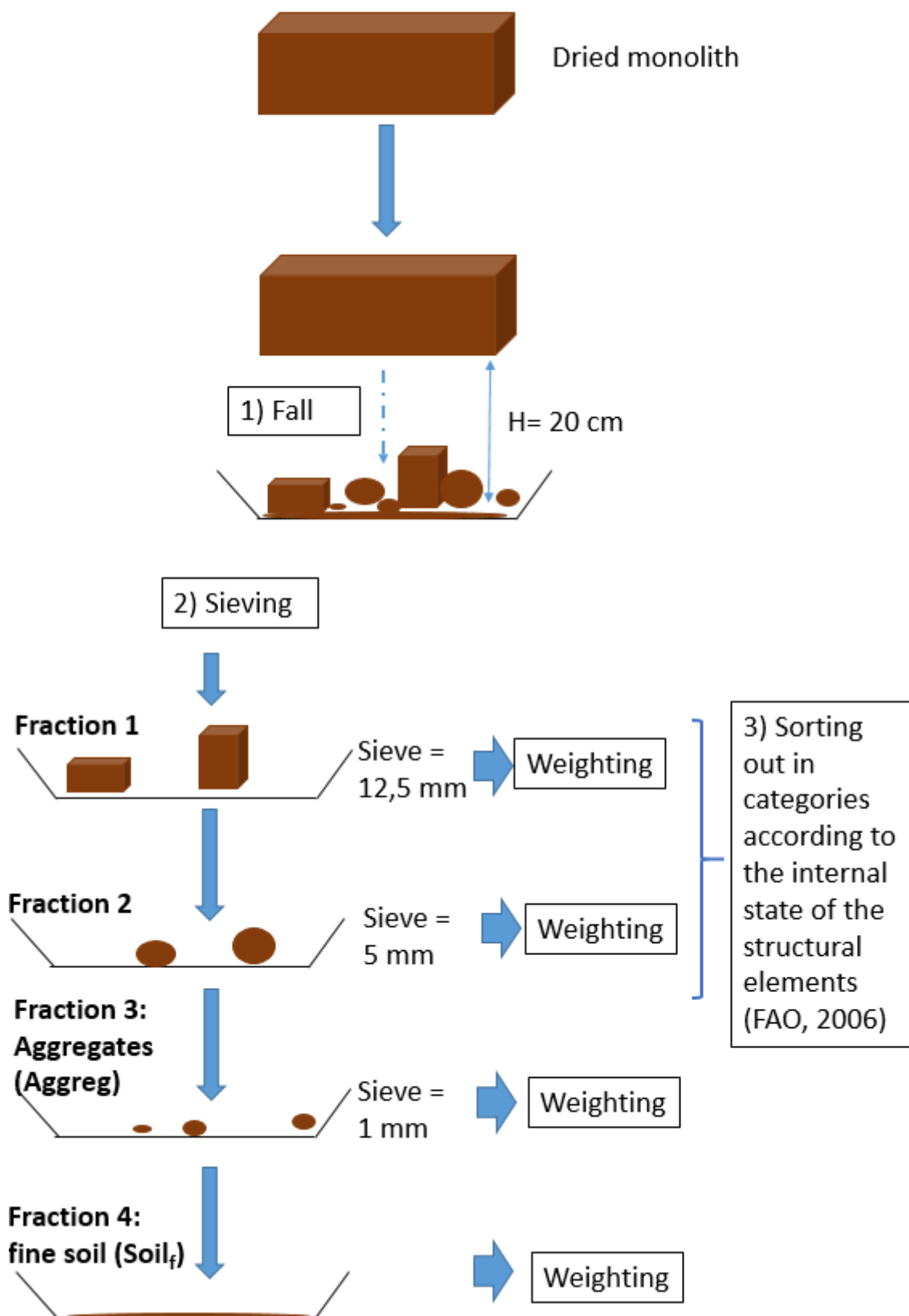
C/N _{soil}	9.34	a	9.27	a	9.31	a	0.31	9.23	a	9.18	a	9.18	a	0.60
RD	4366.63	a	1728.58	b	1425.41	b	<2e-16 ***	2405.40	a	767.61	b	836.76	b	8.23e-16 ***
RLD	32.45	a	19.79	b	12.92	c	1.91e-12 ***	20.30	a	10.81	b	8.93	b	1.05e-07 ***
SRL	7736.74	b	11725.09	a	10265.50	a	4.54e-06 ***	9042.46	b	14727.32	a	11296.80	b	7.05e-05 ***
N _r	0.97	c	1.77	b	2.41	a	<2e-16 ***	1.03	c	1.81	b	2.29	a	<2e-16 ***
Nb nod biom	0.62	b	1.10	b	4.59	a	4.84e-3 **	0.11	b	0.26	b	4.24	a	1.23e-05 ***
QDB	3579.18	a	1772.42	b	1176.81	c	<2e-16 ***	3579.18	a	1772.42	b	1176.81	c	<2e-16 ***
N _{com}	0.81	c	1.36	b	2.92	a	<2e-16 ***	0.81	c	1.36	b	2.92	a	<2e-16 ***
C/N _{com}	58.64	a	37.81	b	16.86	c	<2e-16 ***	58.64	a	37.81	b	16.86	c	<2e-16 ***
CWM N _{abov}	1.76	b	1.16	c	2.49	a	8.27e-15 ***	1.76	b	1.16	c	2.49	a	8.27e-15 ***
CWM C/N _{abov}	51.89	a	5.83	b	10.17	b	<2e-16 ***	51.89	a	5.83	b	10.17	b	<2e-16 ***
CWV N _{abov}	1.90	b	2.86	ab	3.47	b	7.95e-3 **	1.90	b	2.86	ab	3.47	b	7.95e-3 **
CWV C/N _{abov}	93.69	a	70.58	b	74.82	b	<2e-16 ***	93.69	a	70.58	b	74.82	b	<2e-16 ***

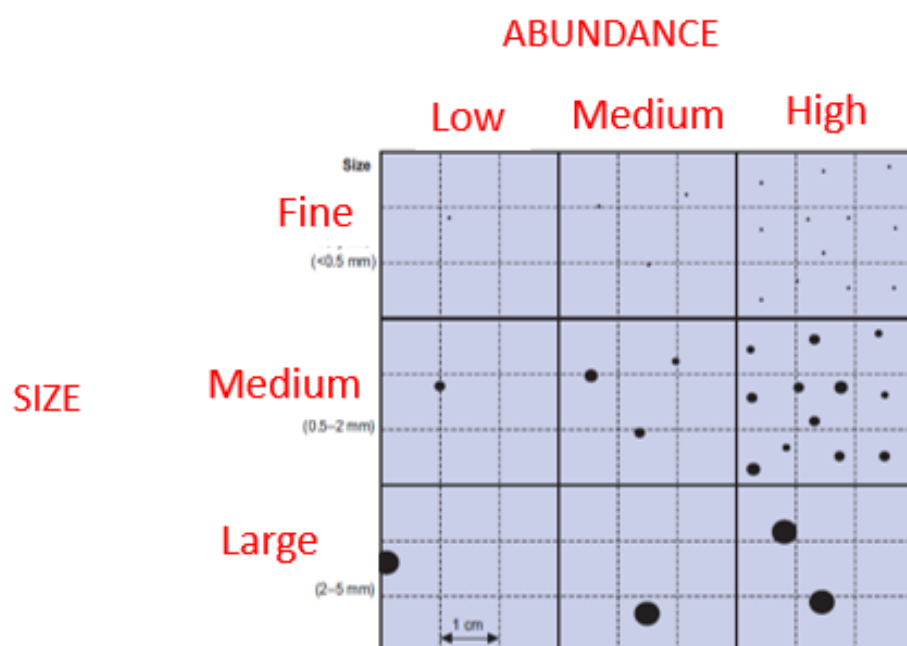
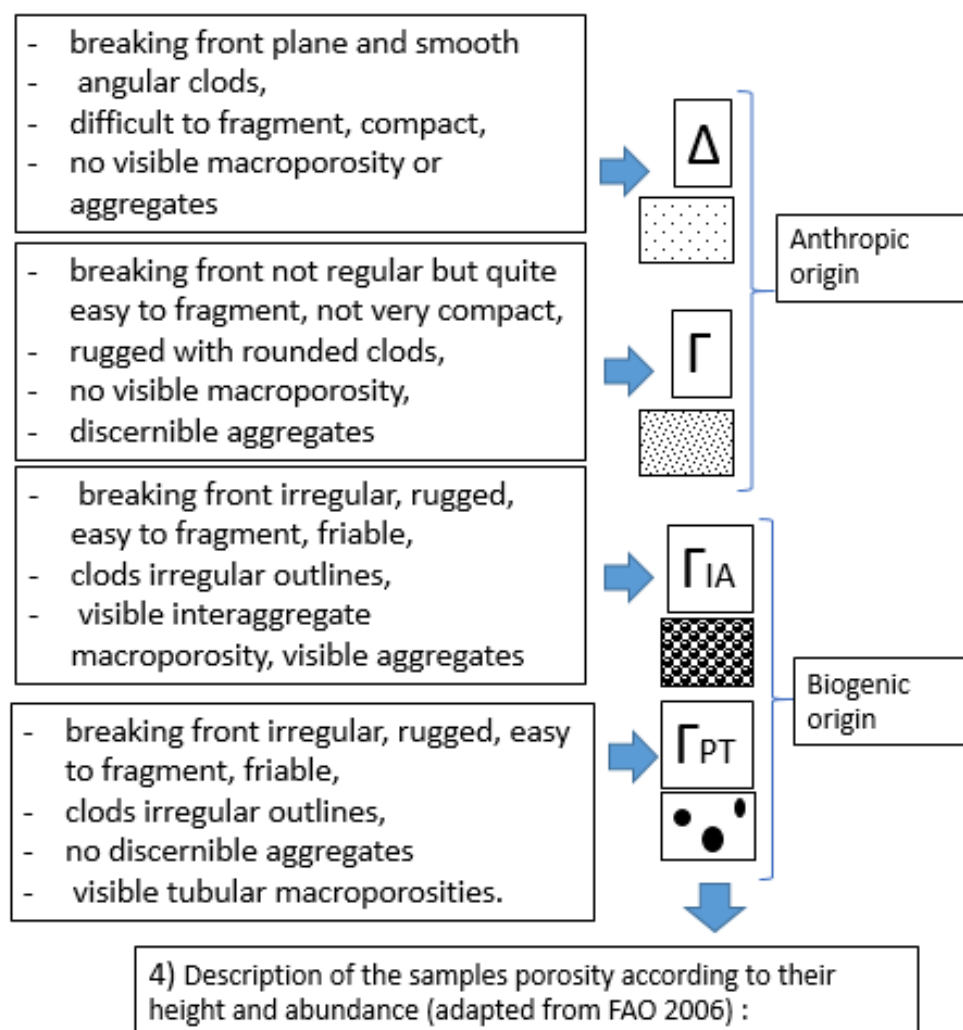
5. Appendices E (Supplementary materials chapitre 4)

SM.E.3 : Sampling of the monoliths in a pit to determine the soil structure



SM.E.4: Protocol description for the determination of the soil structure and of the samples porosity adapted from FAO (2006)





SM.E.5 : Mean and standard deviation of each soil structure indicator, root functional marker and community descriptor seven and twelve months after sowing for each soil depth and each treatment.

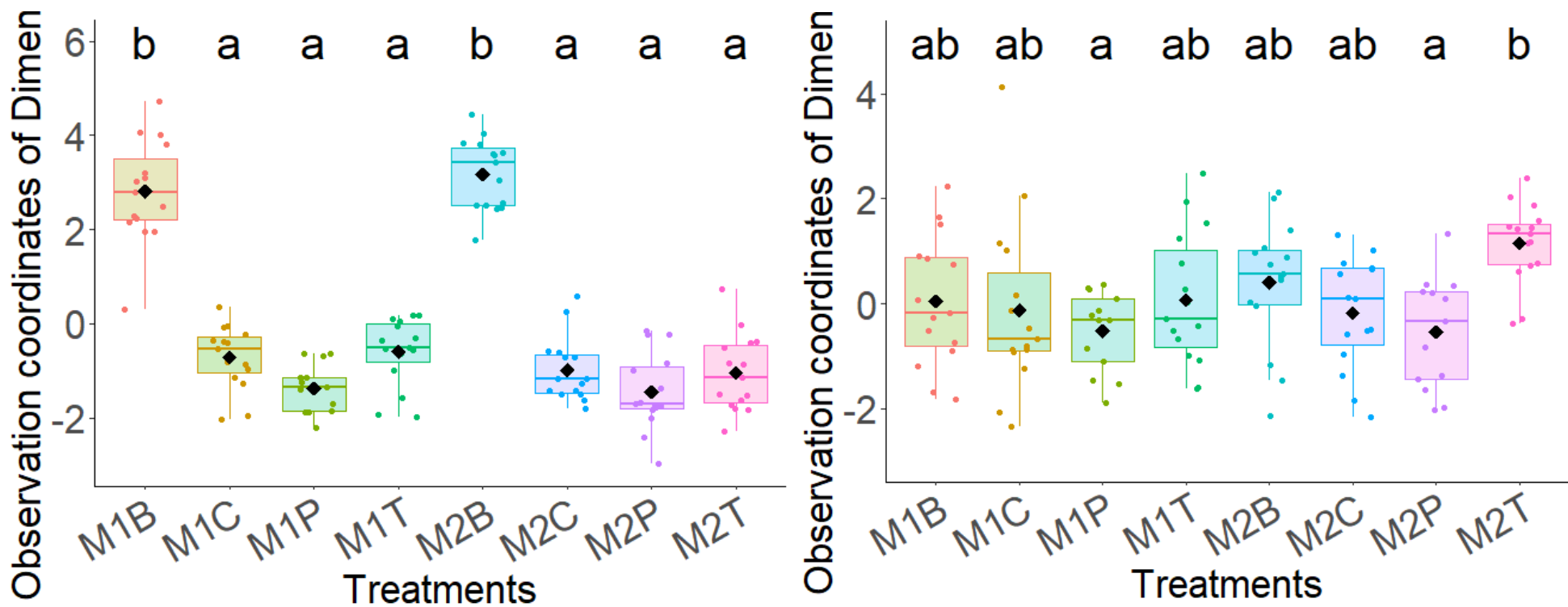
Date	Depth	Indicator/ Functional marker	M1B	M1C	M1P	M1T	M2B	M2C	M2P	M2T
t0	0-20cm	Biogenic	93.47±3.43	93.64±2.44	94.59±2.82	87.5±14.71	96.68±3.91	97.28±2.02	97.29±1.05	96.05±2.01
		Gamma	5.1±3.07	5.16±2.38	4.14±2.22	6.46±2.6	2.55±3.85	2±1.18	2.23±1.03	3.22±1.72
		Delta	0±0	0±0	0±0	0±0	0.02±0.07	0±0	0±0	0±0
		Vegetation residues and rocks	1.13±0.93	0.72±0.45	0.98±0.89	0.73±0.5	0.23±0.4	0.57±1.11	0.28±0.31	0.47±0.5
		C _B	8.03±3.15	7.66±3.49	7.79±3.94	9.36±5.59	2.54±1.39	3.1±2.28	3.28±2.69	3.61±1.74
		Aggreg	16.97±6.52	16.42±7.8	14.16±8.23	19.14±8.02	4.71±2.21	5.9±3.38	5.82±2.81	8.22±3.83
		Soil _f	4.93±3.05	4.96±2.35	3.92±2.05	5.57±1.48	1.52±0.9	1.86±1.05	2.18±0.99	2.98±1.55
	20- 40cm	Biogenic	96.78±3.65	98.19±1.21	96.99±2.27	95.18±11.02	97.5±1.63	96.51±2.35	97.31±2.07	97.39±2.34
		Gamma	2.39±2.82	1.28±0.58	2.48±2.15	1.05±0.65	1.77±1.65	2.17±1.05	2.06±1.39	1.51±1.01
		Delta	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
		Other	0.68±2.03	0.22±0.23	0.21±0.17	0.69±1.06	0.49±0.64	1.07±1.89	0.36±0.55	0.9±1.57
		C _B	3.71±2.87	3.8±2.46	4.86±3.03	3.02±1.79	3.57±1.9	5.34±2.17	4.89±3.73	4.11±2.65
		Aggreg	5.78±3.97	4.9±2.55	7.33±4.35	4.07±2.45	5.48±2.3	8.6±3.84	7.27±5.83	6.27±4.34
		Soil _f	1.33±0.75	1.18±0.58	1.85±1.11	0.91±0.43	1.23±0.78	2.04±0.92	1.9±1.3	1.4±0.91
t7	0-20 cm	Biogenic	92.07±5.14	94.66±3.86	92.99±4.31	91.46±5.98	96.18±2.52	95.95±2.72	95.44±2.87	96.42±3.11
		Gamma	5.85±3.42	4.15±3.13	6.03±4.13	7.49±5.59	2.92±1.94	3.35±2.35	3.89±2.4	3.74±4.2
		Delta	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
		Other	1.63±2.74	0.63±1.11	0.63±0.7	0.63±0.68	0.58±0.81	0.35±0.38	0.45±0.81	0.3±0.34
		C _B	8.7±5.96	6.84±4.59	8.12±5.14	10.53±5.96	4.49±2.69	5.84±4.05	5.35±2.5	3.49±2.81
		Aggreg	20.79±14.46	11.27±6.45	17.21±11.2	20.84±11.66	9±5.52	9.69±6.19	11.16±5.84	7.12±4.63
		Soil _f	5.07±3.05	3.58±2.58	5.17±3.73	6.53±5.14	2.74±1.88	2.78±2.04	3.33±2.26	2.9±3.69
		SRL	60.02±44.00	108.90±63.33	74.86±34.74	102.71±40.47	50.29±24.56	84.88±25.67	64.80±31.78	107.87±89.72
		RD	1665.66±745.7	558.34±354.44	947.37±573.35	1063.74±572.06	1974.75±881.01	1007.74±513.19	1215.7±1355.5	1203.06±655.89

		RLD	8.62±3.94	5.33±3.62	6.11±3.57	9.83±5.16	9.22±6.56	8.05±4.21	6.13±4.37	10.15±4.92
		DIAM	0.32±0.04	0.28±0.03	0.32±0.05	0.28±0.03	0.32±0.04	0.28±0.02	0.32±0.07	0.28±0.02
		LO-0.5	1533.07±725.11	964.52±678.96	1077.25±643.62	1786.73±971.92	1634.44±1212.52	1443.17±769.59	1080.91±780.75	1839.17±917.06
		QDB	1901.5±611.65	766.67±352.23	667.9±230	901.61±235.06	1616.45±569.35	1194.72±493.06	997.86±318.54	1003.08±494.84
20-40 cm		Biogenic	91.82±17	94±7.38	88.65±23.72	95.3±3.43	95.82±4.8	96.69±3.34	98.28±2.65	94.54±5.73
		Gamma	3.08±3.73	2.6±2.31	2.74±2.95	2.67±1.79	3.41±4.53	1.39±0.59	1.67±1.52	2.33±1.83
		Delta	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
		Other	0.3±0.24	2.98±6.64	8.77±20.77	1.22±2.36	0.54±0.63	1.15±1.51	0.36±0.34	2.41±4.54
		C _B	5.81±5.37	5.17±4.99	3.25±1.62	6.05±3.73	4.37±3.09	4.39±2.62	4.4±3.9	4.88±3.14
		Aggreg	11.62±10.17	7.76±6.26	8.29±7.02	10.39±5.17	8.2±5.12	5.78±2.14	7±5.87	8.35±6.57
		Soil _f	2.62±3.06	1.99±1.72	2.43±2.87	2.03±1.64	2.4±1.99	1.15±0.44	1.55±1.4	2.05±1.87
		SRL	71.88±29.83	186.17±132.78	125.26±81.39	133.03±40.73	86.49±57.15	123.31±55.55	123.90±85.68	107.08±56.78
		RD	853.82±578.33	187.25±178.64	265.66±224.75	392.33±267.54	810.95±522.93	360.21±240.43	420.51±395.86	640.89±498.73
		RLD	5.32±3.07	2.72±2.72	2.62±1.99	5.02±3.37	6.21±3.74	3.81±2.58	4.1±3.55	5.05±2.25
		DIAM	0.31±0.04	0.36±0.16	0.33±0.09	0.26±0.03	0.31±0.08	0.28±0.04	0.3±0.1	0.29±0.04
		LO-0.5	942.91±547.16	493.32±526.74	462.65±362.72	928.44±636.19	1112.47±677.28	693.02±492.36	747.07±676.58	895.78±392.06
		QDB	1901.5±611.65	777±363.16	667.9±230	871.53±211.85	1616.45±569.35	1194.72±493.06	997.86±318.54	1003.08±494.84
t12 0-20 cm		Biogenic	95.17±3.03	92.43±3.27	93.13±4.45	94.1±2.58	95.9±1.81	95.67±2.13	96.82±1.32	95.36±2.52
		Gamma	2.14±1.42	5.57±2.48	4.63±3.15	4.19±2.23	1.94±1.17	2.61±1.31	1.83±1.26	2.78±1.82
		Delta	0±0.02	0±0	0±0	0±0	0±0	0.01±0.03	0±0	0±0
		Other	1.37±2.18	0.75±0.81	1.35±2.11	0.69±0.6	0.44±0.33	0.65±1.1	0.28±0.18	0.7±0.76
		C _B	2.96±1.81	8.92±4.2	6.42±5.17	7.11±3.74	3.06±2.72	2.89±1.6	2.33±1.29	3.39±2.17
		Aggreg	7.25±4.84	16.36±7.63	11.87±9.7	12.45±6.85	6.85±4.63	5.85±3.28	4.66±2.47	7.03±4.62
		Soil _f	1.97±1.39	4.75±2.36	3.39±2.61	3.54±2	1.9±1.13	2.04±1.14	1.58±1.2	2.25±1.73
		SRL	77.41±26.27	111.17±52.77	98.65±18.89	107.58±31.70	77.32±27.58	111.40±27.86	106.12±40.61	138.86±29.34
		RD	4108.17±1520.62	1709.1±746.79	1317.77±544.85	1765.05±554.87	4625.08±1103.22	1668.81±692.76	1518.7±1198.05	1771.36±641.83
		RLD	30.21±12.43	18.42±10.45	12.7±5.35	18.45±6.13	34.69±13.28	18.95±8.83	13.11±7.66	23.33±5.3
		DIAM	0.28±0.04	0.26±0.05	0.25±0.03	0.24±0.04	0.28±0.03	0.24±0.03	0.25±0.05	0.22±0.02
		LO-0.5	5632.77±2382.08	3435.59±2035.96	2376.49±1018.12	3461.69±1207.16	6456.03±2557.19	3552.49±1685.25	2460.95±1446.57	4433.00±1025.77
		QDB	843.92±262.35	380.5±131.61	294.97±92.33	480.15±143.4	945.67±249.57	472.69±166.86	293.53±138.02	439.08±162.13

	Cf _L	0.01±0.03	4.39±10.64	4.59±8.4	3.89±8.65	0.01±0.04	7.75±11.55	16.98±19.96	0.45±1.04
	Cf _M	0.11±0.42	22.62±20.17	32.77±25.6	27.8±24.45	2.53±9.21	26.72±25.11	34.74±21.14	47.05±31.13
	Cf _H	63.3±35.02	14.91±24.5	2.88±6.36	18.36±23.34	66.39±35.45	1.49±4.61	0.34±0.82	16.68±22.69
	Cm _L	0±0	0.04±0.14	1.23±2.95	0.33±0.97	0±0	0.92±3.56	4.53±11.81	0±0
	Cm _M	0±0	2.09±8.09	0±0	2.63±6.59	0±0	8.86±22.01	8.98±11.66	1.5±3.99
	Cm _H	20.45±34.27	0±0	0±0	0±0	16.98±35.24	0±0	0±0	0.05±0.2
	Cg _L	0±0	0.05±0.14	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
	Cg _M	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	1.28±4.94	0±0
	Cg _H	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
	cf _L	0±0	0.09±0.2	0.16±0.41	0.04±0.12	0±0.02	0.09±0.18	0.08±0.13	0.03±0.11
	cf _M	0±0	0.42±0.64	0.4±0.64	0.73±0.92	0.01±0.04	0.09±0.22	0.19±0.27	0.52±0.7
	cf _H	2.5±1.98	0.45±1.01	0.01±0.03	0.22±0.63	2.74±2.71	0.01±0.03	0±0	0.13±0.31
	cm _L	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
	cm _M	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
	cm _H	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
	cg _L	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
	cg _M	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
	cg _H	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
	C _{IA}	1.1±3.26	23.06±30.84	33.37±33.76	21.54±33.59	0.07±0.15	41.2±32.51	22.99±12.69	19.2±30.1
	c _{IA}	0.46±0.76	7.95±3.82	5.85±4.56	6.12±3.36	0.31±0.45	2.7±1.56	2.05±1.27	2.71±1.65
	V _{inf}	155.12±162.51	583.43±525.3	618.16±615.6	615.88±617.36	29.27±19.27	119.06±145.45	159.37±221.92	268.8±204.09
20-40cm	Biogenic	93.93±5.02	92.59±3.34	93.06±6.06	93.67±6.1	94.51±2.94	94.7±2.07	95.65±1.61	92.45±4.83
	Gamma	2.54±1.23	3.28±1.53	2.17±0.79	2.41±1.95	2.32±1.53	3.33±1.55	2.28±1.06	4.22±3.86
	Delta	0±0	0±0	0±0	0.02±0.05	0±0.02	0.04±0.14	0.01±0.03	0±0
	Other	1.94±4.16	2.57±3.07	3.71±6.08	1.6±2.16	1.32±2.02	0.83±0.55	0.61±0.76	1.92±2.18
	C _B	4.33±2.07	7.1±2.68	5.4±2.51	3.93±1.78	4.61±3.08	5.2±2.32	5.48±2.96	5.63±4.51
	Aggreg	8.43±4.02	11.21±4.88	8.25±3.11	6.72±3.35	8.3±5.01	9.19±3.93	8.01±4.21	12.01±11.69
	Soil _f	2.2±1.08	3.05±1.54	2.1±0.74	1.78±0.91	2.23±1.49	2.7±1.18	1.99±1	3.77±3.99
	SRL	90.52±33.37	173.50±134.87	109.46±26.86	132.91±37.52	90.33±24.59	138.62±32.19	116.01±42.56	144.06±40.76
	RD	2056.61±1418.88	683.59±443.08	830.41±375.95	611.29±383.72	2754.19±1156.35	844.92±437.85	842.26±668.18	930.64±504.79

RLD	15.71±7.83	9.75±6.47	9.03±4.28	8.49±5.69	24.9±13.66	12.05±6.91	8.85±5.49	12.94±6.7
DIAM	0.25±0.05	0.22±0.04	0.23±0.04	0.23±0.05	0.26±0.03	0.22±0.04	0.23±0.05	0.22±0.03
L0-0.5	2972.39±1495.71	1863.98±1255.08	1704.53±818.08	1626.23±1110.84	4704.22±2598.62	2296.98±1334.92	1687.51±1049.92	2468.10±1292.66
QDB	843.92±262.35	380.5±131.61	294.97±92.33	480.15±143.4	945.67±249.57	472.69±166.86	293.53±138.02	439.08±162.13
Cf _L	0.06±0.23	8.49±14.21	4.48±7.19	11.7±15.54	0.37±0.84	8.07±16.14	6.8±10.74	1.59±4.55
Cf _M	10.94±22.83	18.18±18.16	28.71±29.28	20.25±17.04	2.74±5.17	19.59±21.07	36.9±24.18	34.32±29.98
Cf _H	63.42±26.2	1.85±4.11	0.1±0.38	0.14±0.37	57.09±30.11	2.04±5.42	0.67±1.74	4.97±12.73
Cm _L	0±0	2.12±8.21	2.96±6.7	0.68±2.13	0±0	2.94±6.14	1.71±4.73	2.41±7.25
Cm _M	0±0	9.73±14.82	14.6±17.72	18.45±29.89	2.45±9.38	17.53±21.24	5.96±11.16	3.63±8.85
Cm _H	6.1±16.12	3.07±9.81	3.5±12.64	0.71±2.55	18.5±30.27	1.68±6.52	1.71±6.1	1.57±4.44
Cg _L	0±0	0±0	0.02±0.07	0±0	0±0	0.78±1.9	0±0	0±0
Cg _M	0±0	1.02±3.95	2.36±8.5	0±0	0±0.02	0±0	0.07±0.26	0±0
Cg _H	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	1.1±4.27	0.93±3.62	0±0
cf _L	0±0	0.12±0.19	0.33±0.32	0.09±0.19	0.03±0.07	0.13±0.25	0.15±0.23	0.16±0.29
cf _M	0±0	0.09±0.19	0.04±0.15	0.11±0.14	0.15±0.55	0.05±0.12	0.28±0.4	0.27±0.41
cf _H	3.42±2.08	0.03±0.1	0±0.01	0±0	3.26±2.44	0.01±0.02	0.01±0.05	0±0
cm _L	0±0	0.01±0.03	0±0	0±0	0±0	0.01±0.04	0±0	0±0
cm _M	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0.01±0.02	0±0.01	0±0
cm _H	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
cg _L	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
cg _M	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
cg _H	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
C _{IA}	0.66±1.14	29.84±28.23	22.68±24.69	31.11±23.72	0.45±0.69	26.57±23.95	27.42±16.04	26.31±26.05
C _{IA}	0.91±1	6.85±2.67	5.02±2.45	3.73±1.75	1.17±1.85	5.01±2.18	5.03±2.93	5.2±4.34
V _{inf}	155.12±162.51	583.43±525.3	618.16±615.6	615.88±617.36	29.27±19.27	119.06±145.45	159.37±221.92	268.8±204.09

SM.E.6: Coordinates projections on Axis 1 and 2 for ACP of soil indicators, root functional markers and aboveground community descriptors for each quadrat calculated twelve months after sowing in depths 0-20 cm. (A) Coordinates on projections on Axis 1 in depth 0-20cm; (B) Coordinates on projections on Axis 2 in depth 0-20cm. Different letters indicate a significant difference between dates for one cluster (Tukey HSD test with $\alpha = 0.05$).



Effet de l'implantation d'une plante de services et des pratiques de gestion de la couverture végétale sur la communauté végétale accompagnatrice de la banane et les services qu'elle y rend

Résumé : Le recours aux intrants de synthèse dans les monocultures intensives entraîne une pollution et une dégradation des régulations écologiques de ces systèmes. Dans les systèmes de production bananiers des Antilles françaises, la mise en place d'une jachère après les cycles de production permet d'établir des communautés végétales diversifiées, capables de restaurer ces fonctions écologiques et de fournir des services écosystémiques à l'agriculteur. L'installation de ces communautés peut être orientée par des pratiques comme le semis d'une plante de services (PdS) et un travail du sol avant le semis des PdS. Nous faisons l'hypothèse que les communautés qui vont émerger, associant PdS et espèces spontanées aptes à pousser avec elles, pourront fournir des services d'amélioration de la fertilité azotée du sol, de sa structure, et de contrôle de spontanées dont la gestion s'avère difficile. L'objectif de cette thèse est d'étudier les effets de l'implantation d'une PdS et du travail du sol avant semis de la PdS sur la communauté végétale et les services rendus par cette communauté diversifiée. Il a été décliné en trois questions de recherche: 1) En quoi les communautés associant PdS et spontanées mises en place sous l'influence de deux filtres (PdS et travail du sol) diffèrent au niveau de leur densité, richesse spécifique et composition ? 2) Comment le développement et la composition de la communauté de spontanées et le développement de la population de PdS sont-ils orientés par les compétitions entre PdS et spontanées? 3) Peut-on mettre en évidence l'impact de la communauté végétale sur les services d'amélioration de la fertilité azotée du sol et de sa structure par des relations entre structure fonctionnelle de la communauté et indicateurs de services ? Pour cela, une approche fonctionnelle basée sur la description des traits des espèces a été adoptée. Le cadre effet-réponse de Lavorel & Garnier (2002) a ainsi été adapté au cas d'étude pour comprendre la mise en place de la communauté végétale sous l'action des filtres imposés à cette communauté, puis l'impact de cette communauté sur les services ciblés. Un essai au champ a été conduit sur un an, selon un dispositif en split-plot combinant deux modalités de travail du sol avant semis et trois PdS ainsi qu'un témoin de végétation spontanée. Les compositions des communautés ont été suivies chaque mois. Les traits associés aux compétitions entre espèces ainsi qu'à l'amélioration de la fertilité azotée du sol et de sa structure ont été mesurés sur les 12 espèces les plus fréquentes dans l'essai. Des indicateurs des services ciblés ont été mesurés en début d'expérimentation, puis après 7 et 12 mois. Les résultats montrent la mise en place de communautés aux densités, richesses spécifiques et compositions différentes entre traitements. Des relations de compétitions entre espèces et entre PdS et spontanées ont été partiellement démontrées sur la base de l'observation de traits fonctionnels liés à l'acquisition des ressources lumineuses et de la structure fonctionnelle des communautés. Une relation nette a été établie entre biomasse des PdS et biomasse des spontanées. Enfin, des relations entre marqueurs fonctionnels des communautés et indicateurs des services ont été établies. Certaines communautés ont permis d'améliorer la fertilité azotée du sol ou sa structure, mais ont eu des difficultés à contrôler les spontanées dont la gestion est difficile pour l'agriculteur. De plus, amélioration de la fertilité azotée et structure du sol ont été reliées à des caractéristiques différentes des couverts que nous n'avons pu observer dans une même communauté, suggérant un compromis à trouver entre ces deux services. L'originalité scientifique de cette thèse a résidé dans l'application du cadre effet-réponse de Lavorel & Garnier (2002) au cas de la jachère en bananeraie. Les résultats pourront aider au choix des espèces et couverts à insérer dans les systèmes de culture bananiers diversifiés.

Mots-clés : spontanées, systèmes bananiers, services agroecosystemiques, communauté végétale, traits fonctionnels, agroecologie,

Effects of cover crops and cover management practices on the plant community associated to the banana and the services it provides

Resume: The use of chemical inputs in intensive monocultures causes pollution and decrease the ecological regulations of these systems. In the banana cropping production systems of the West French Indies, diversified plant communities in fallows preceding the banana production cycles can restore these ecological functions and deliver ecosystem services to the farmer. The composition of these communities can be oriented by practices like the sowing of a cover crop or soil tillage before the sowing of the cover crop. We hypothesize that these communities, mixing cover crops and spontaneous species able to grow with them, can deliver services like the improvement of the soil nitrogen fertility, of the soil structure or the control of spontaneous species difficult to control by the farmer. The objective of this thesis is to study the effects of the settling of a cover crop combined with soil tillage before the sowing on the plant community and the services delivered by this diversified community. It has been declined into three main research questions: 1) Do the communities mixing cover crops and spontaneous species, which respond to two filters (cover crop and soil tillage), differ by their density, specific richness and composition? 2) How the development and the composition of the spontaneous communities and the development of the cover crop population are oriented by competitions between cover crops and spontaneous species? 3) Can the impact of the plant community on the improvement of the soil nitrogen fertility and of the structure be described by relationships between the community functional structure and indicators of services? To do so, a trait-based approach has been adopted. The « response-and-effect framework » (Lavorel & Garnier, 2002) has been adapted to our study case to understand the plant community settlement in response to filters and the impact of this resulting community on the targeted services. A one-year field experiment has been conducted based on a split-plot design with two modalities of soil tillage and three cover crop species and a spontaneous vegetation control. The composition of the communities has been determined monthly. Traits associated to competitions between species and to soil nitrogen fertility and structure improvement have been measured on the 12 most frequent species of the experiment. Indicators of the targeted services have been measured at the beginning of the experiment then after 7 and 12 months. The results show that the communities have differed in densities, specific richness and composition between treatments. Competition relationships between species and between cover crops and spontaneous species have been partly proved using functional traits linked to light resources acquisition and community functional structure. A strong relationship has been established between cover crop biomass and spontaneous species biomass. Finally, relationships between community functional markers and indicators of services have been established. Some communities succeeded to improve soil nitrogen fertility and others soil structure but none was able to do both. They also had difficulties to control spontaneous species difficult to control by the farmer. Moreover, the soil nitrogen fertility and the soil structure improvement were linked to different covers characteristics, which suggests trade-offs between these two services. The scientific originality of this thesis lies on the application of the response-and-effect framework (Lavorel & Garnier, 2002) to the case of the banana fallow period. These results could help to choose which cover crop and cover to insert in diversified banana cropping systems.

Key words: spontaneous species, banana cropping systems, ecosystemic services, plant community, functional traits, agroecology