



**Mélanger les espèces pour produire des services écosystémiques : co-conception d'un prototype d'outil d'intégration et de partage des connaissances scientifiques et empiriques en mobilisant les concepts de l'écologie fonctionnelle**

Malick S Ouattara

► **To cite this version:**

Malick S Ouattara. Mélanger les espèces pour produire des services écosystémiques : co-conception d'un prototype d'outil d'intégration et de partage des connaissances scientifiques et empiriques en mobilisant les concepts de l'écologie fonctionnelle. Agronomie. Université Paris-Saclay, 2023. Français. NNT : 2023UPASB075 . tel-04403477

**HAL Id: tel-04403477**

**<https://pastel.hal.science/tel-04403477v1>**

Submitted on 18 Jan 2024

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

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



HAL Authorization

Mélanger les espèces pour produire des services  
écosystémiques : co-conception d'un prototype d'outil  
d'intégration et de partage de connaissances scientifiques et  
empiriques en mobilisant les concepts de l'écologie  
fonctionnelle

*Mixing species to produce ecosystem services: co-design of a prototype  
tool for integrating and sharing scientific and empirical knowledge  
using functional ecology concepts*

Thèse de doctorat de l'université Paris-Saclay

École doctorale n°581 : Agriculture, alimentation, biologie, environnement et santé  
(ABIES)

Spécialité de doctorat : Agro-écologie

Graduate School : Biosphera. Référent : AgroParisTech

Thèse préparée dans l'UMR **Agronomie** (Université Paris-Saclay, AgroParisTech, INRAE), sous la direction de **Muriel VALANTIN-MORISON**, Directrice de recherche, la co-direction de **Safia MEDIENE** Maîtresse de conférences (HDR), le co-encadrement de **Raphaël PAUT**, Chargé de recherche, et la co-supervision de **Jérôme LABREUCHE**, Ingénieur

Thèse soutenue à Paris-Saclay, le 11 décembre 2023, par

**Malick Sidiki OUATTARA**

## Composition du Jury

Membres du jury avec voix délibérative

**Jérôme ENJALBERT**

Directeur de recherche, INRAE (Université Paris-Saclay)

Président

**Guénaëlle CORRE-HELLOU**

Enseignante-chercheuse (HDR), ESA Angers

Rapporteur & Examinatrice

**Delphine MOREAU**

Directrice de recherche, INRAE (centre Bourgogne-Franche-Comté)

Rapporteur & Examinatrice

**Lionel ALLETTO**

Directeur de recherche, INRAE (centre Occitanie-Toulouse)

Examineur

**Chloé SALEMBIER**

Chargée de recherche, INRAE (Université Paris-Saclay)

Examinatrice

**Titre :** Mélanger les espèces pour produire des services écosystémiques : co-conception d'un prototype d'outil d'intégration et de partage de connaissances scientifiques et empiriques en mobilisant les concepts de l'écologie fonctionnelle

**Mots clés :** atelier multiacteur, expérimentation au champ, hybridation des connaissances, mélanges d'espèces, modèle trait-fonction-service, outil d'aide à la conception

**Résumé :** Dans une perspective de transition vers des systèmes de cultures agroécologiques, la diversification des agroécosystèmes *via* les mélanges d'espèces a été identifiée comme une pratique centrale. Les mélanges soigneusement conçus permettraient de rendre des services écosystémiques afin de soutenir une agriculture durable, résiliente et moins dépendante des intrants de synthèse. Toutefois, le choix adéquat des espèces constitutives d'un mélange, afin de rendre les services écosystémiques recherchés et adaptés localement, n'est pas aisé. L'approche trait-fonction-service de l'écologie fonctionnelle a été identifiée comme intéressante pour établir les règles d'assemblage des traits, afin de guider le choix des espèces d'un mélange en fonction du service recherché. Notre objectif est donc de proposer une méthode générique de conception des mélanges d'espèces basée sur une approche d'écologie fonctionnelle prenant en compte les conditions locales et les services écosystémiques recherchés.

Dans ce travail de thèse, nous avons (i) compilé et analysé des données existantes, dans l'objectif de faire un état des lieux de la diversité des mélanges et des services rendus, (ii) conduit une expérimentation au champ dans le but d'étudier le comportement des espèces en culture pure vs. en mélange (iii) mené des ateliers de partage de connaissances afin de construire des règles d'assemblage pour la conception de mélanges et (iv) modélisé et développé un prototype d'outil d'aide à la conception des mélanges.

Nos résultats ont montré que (i) 60% des mélanges réalisés étaient entre des céréales et des légumineuses et que les services les plus recherchés sont la régulation des adventices et le recyclage de l'azote, (ii) les valeurs de traits d'une culture pure et d'une culture en mélange étaient différentes et ne dépendaient pas seulement du trait considéré, mais aussi des espèces présentes dans le mélange, (iii) la réalisation d'un service écosystémique dépendait de plusieurs traits et qu'un même trait pouvait être important pour la réalisation de plusieurs services écosystémiques. De plus, nous avons montré que (iv) l'expertise de différents acteurs était complémentaire et permettait de combler des manques de connaissances et de décontextualiser certaines connaissances pour les rendre génériques, et (v) l'approche fonctionnelle est une base solide pour la conception des mélanges. Nous avons construit un prototype d'outil d'aide à la conception des mélanges d'espèces basé sur cette approche.

Pour finir, il ressort que les différentes approches méthodologiques mobilisées (expérimentation, modélisation, ateliers de partage de connaissances, analyse de base de données) se sont avérées très complémentaires pour la conception du prototype EcosysteMIX.

**Title:** Mixing species to produce ecosystem services: co-design of a prototype tool for integrating and sharing scientific and empirical knowledge using functional ecology concepts

**Keywords:** multi-actor workshop, field experiment, knowledge hybridization, species mixtures, trait-function-service model, design aid tool

**Abstract:** In a transition to agroecological cropping systems, the diversification of agroecosystems through species mixtures has been identified as a central practice. Carefully-designed mixtures could provide ecosystem services to support sustainable, resilient agriculture and less dependence on synthetic inputs. However, it is not easy to choose the right species for a mixture, in order to deliver the ecosystem services sought and adapted locally. The trait-function-service approach of functional ecology has been identified as an interesting way to establish trait assembly rules, in order to guide the choice of species in a mixture according to the targeted service. Our aim is therefore to propose a generic method to design species mixtures based on a functional ecology approach, taking into account local conditions and the ecosystem services sought.

In this PhD work, we (i) compiled and analyzed existing data, with the aim to assess the diversity of mixtures and the services provided, (ii) conducted a field experiment with the aim to study the behavior of species in sole crop vs. in mixture (iii) conducted knowledge sharing workshops in order to build assembly rules for the design of mixtures and (iv) modeled and developed a prototype tool to assist in the design of mixtures.

Our results showed that (i) 60% of the mixtures made were between cereals and legumes, and that the most sought-after services were weed regulation and nitrogen recycling, (ii) the trait values of a sole crop and a mixed crop were different and depended not only on the trait considered, but also on the species present in the mixture, (iii) the realization of an ecosystem service depended on several traits, and that the same trait could be important for the realization of several ecosystem services. In addition, we showed that (iv) the expertise of different stakeholders was complementary and made it possible to fill knowledge gaps and decontextualize some knowledge to make it generic, and (v) the functional approach is a strong basis for the design of mixtures. We built a prototype tool to support the design of species mixtures based on this approach.

Finally, the different methodological approaches used (experimentation, modelling, knowledge-sharing workshops, database analysis) proved to be highly complementary in the design of the EcosysteMIX prototype.

## Avant propos

Cette thèse a été financée par le métaprogramme BIOSEFAIR de l'INRAE et Arvalis institut du végétal.

Dans le cadre de la thèse, nous avons mobilisé des travaux préliminaires réalisés dans le cadre du projet CASDAR Alliance (Projet IP5376, de 2013 à 2017) et du projet européen REMIX (Projet 15000414, de 2017 à 2021).

Les travaux de cette thèse, ont également été appuyés par le projet MOBIDIV (ANR-20-PCPA-0006-01, de 2021 à 2027) et des fonds propres de l'UMR Agronomie INRAE/AgroParisTech pour la partie expérimentale de la thèse.



## Remerciements

*« Merci au maître qui a su mettre un peu de bien-être dans mon piètre être »*

Quand je suis arrivé en école d'ingénieurs, j'étais sûr de vouloir faire une thèse, mais je ne savais pas qu'une thèse était au-delà d'une activité de recherche, une aventure humaine, une construction de la personnalité et de la personne. L'équipe d'encadrement est l'élément central qui a guidé le choix de mon laboratoire et de mon sujet. Je suis plus que comblé d'avoir eu un trio de « choc », de qualité, plein de bienveillance.

J'aimerais tout d'abord, remercier **Muriel Valantin-Morison, Safia Médiène et Raphaël Paut** mes encadrants et directeurs de thèse. Vous m'avez fait grandir sur le plan scientifique à travers votre rigueur et vos relectures. Vous m'avez appuyé dans ma réflexion et m'avez rattrapé quand je dérivais trop de mon chemin. Je ne pouvais pas espérer mieux.

**Safia, Muriel et Raphaël**, vous m'avez soutenu avec une énergie et un engagement que je n'oublierai jamais. Vous avez soutenu mon goût pour la recherche et avez su m'accompagner dans cette aventure. Durant 3 ans, vous avez vécu avec moi les bons et mauvais moments, mes doutes et mes convictions. Je vous en remercie, je garderai toute cette rigueur et cet esprit critique que vous m'avez transmis.

**Safia**, ces lignes tracent la fin d'un projet, mais je n'oublie pas que tu as donné de ta personne pour le voir aboutir. Tu as toujours trouvé les mots justes pour me pousser à la réflexion, et surtout pour me dire qu'on pouvait toujours aller plus loin. Tu m'as apporté une rigueur dans ma démarche et tu as toujours pris le temps quand j'en avais besoin pour qu'on mûrisse mes réflexions. Comme Muriel l'a dit lors de la formation eden tu es entourée de deux jeunes qui font du karaté, cela veut dire que tu es bien entourée et le seras même après ma thèse.

**Muriel**, merci pour tout et surtout la liberté que tu m'as donnée. J'avais l'impression de tout le temps proposer de nouvelles choses, très souvent avec des répercussions administratives et financières, que je te laissais assumer, sans jamais m'inquiéter. Tu avais toujours une solution à me proposer, je n'oublierai pas cette phrase « ne t'inquiètes pas Malick, on trouvera une solution ». Mais le « on » ce n'était pas moi, c'était surtout toi, Safia et Raphaël. J'ai bénéficié de ta gentillesse et de ta bienveillance.

**Raphaël**, tu étais supposé quitter le navire quelques mois après le début de ma thèse, mais ton implication et ta disponibilité ont fait que tu es resté jusqu'au bout. Merci pour ta constance dans nos échanges, merci d'avoir toujours pris le temps pour résoudre mes blocages. Merci de cette complicité lors de nos réflexions. Je suis heureux d'être le premier à mettre ton nom comme encadrant sur une thèse dans ta belle carrière qui s'annonce.

J'aimerais remercier chaleureusement **Jérôme Labreuche** pour nos échanges constructifs, notamment sur la partie appliquée de ma démarche qui était très conceptuelle.

Je remercie **Guénaëlle Corre-Hellou, Delphine Moreau** pour l'évaluation de mon manuscrit de thèse ainsi que **Lionel Alleto, Jérôme Enjalbert, Chloé Salembier**, d'avoir accepté d'examiner ce travail.

J'aimerais également, remercier les membres de mon comité de thèse. Comité qui n'a cessé de s'agrandir entre le premier comité et le dernier. Merci à **Gaëlle Damour**, **Jérôme Labreuche**, **Laurent Bedoussac**, **Noémie Gaudio**, **Lorène Prost** et à **Olivier Thérond**. **Olivier** merci particulièrement d'avoir rejoint l'aventure en cours de route après notre rencontre à Lyon. Une petite mention à **Laurent**, **Gaëlle** et **Lorène** qui se sont particulièrement impliqués dans la thèse dans la relecture et leur contribution forte à certains chapitres.

**L'UMR agronomie** est le laboratoire qui m'a vu grandir. Arrivé en stage en 2019, j'y suis resté 5 ans, 5 belles années aux côtés d'une unité qui m'a soutenu et épaulé durant tout ce temps et encore plus durant ma thèse. Je commencerai par remercier l'équipe technique dont chacun des membres a contribué à mes travaux. Merci à **Véro** pour ces moments autour d'une tasse. Merci **Alexandre** pour nos discussions autour des « chevaux » et pour les échantillons de sols, merci **Richard** pour nos discussions autour « des avions », de m'avoir appris quelques éléments du langage des signes, et pour le temps consacré sur mes échantillons, merci **Dominique** malgré ton « jeune » âge d'avoir consacré autant d'énergie pour mon terrain et pour nous avoir guidé. Tu as toujours aimé nous rappeler que tu nous avais prévenu quand on faisait une gaffe. **Arnaud alias inspecteur Nono**, mon acolyte depuis des années, cher ami, des terrains durant mon stage au terrain de ma thèse que de bons moments. Ton implication et ta disponibilité me touchent. Grâce à moi, tu auras semé du maïs à la canne pour la première fois, tu auras arrosé du maïs avec un tuyau et grâce à toi nous sortons fier, la tête haute avec la conviction qu'aucune expérimentation ne nous résistera.

Merci aux plus aguerris des membres de l'unité, merci **Claudine**, marraine, tu as été toujours bienveillante et disponible pour moi. Comme tu aimes le dire « burkinabè connection ». Merci **Raymond**, pour tous ces fromages et noix et des discussions très instructives. **Michel l'historique**, merci pour nos discussions autour de l'actualité, **Marie-Noëlle** pour ta bienveillance et aussi d'avoir sauvé mon expé, **Marie-hélène** pour ta contribution significative à la replanification de mon expé, à ta relecture et à la co-écriture d'un de mes chapitres. **Arnaud G.**, merci pour nos échanges sur les stats qui ont permis à la « petite étoile » de réorienter ses analyses, ton aide et tes conseils m'ont été d'une grande utilité. Merci **Remy** pour nos discussions et les verres hors des murs de l'agro. Merci **Angélique** pour ta bienveillance. **Mimi**, il y a des personnes qui lorsqu'elles sont à tes côtés, tu as l'impression que rien ne peut t'arriver. C'est le sentiment que j'ai eu durant toute ma présence dans l'unité, et cela grâce à ta présence. Tu sais déjà tout ce que je pense de toi et ça ne changera pas.

Aux plus jeunes, merci **Poala** de toujours t'inquiéter de mon état de stress et des discussions autour d'un verre. Merci à **Quentin** et **Maude** pour nos discussions et d'avoir relu l'intro de ma thèse. Vous êtes super ! **Maude** une pensée particulière pour ta bienveillance. **Momo**, la team des cdds, **Louis alias Mr Bourdini**, à **Simon alias le S** à **Baptiste alias le B**, **Julius G.**, au **Matt**, à **Lucie**, à **Mr Vieceli**, à **Louise**, à **Claire**, il y a tellement de choses à dire, allant de votre aide pour le dépouillement de mes échantillons, des séances sports, de nos sorties en dehors du labo, de nos petites escapades et surtout de la bonne humeur que vous contribuez à maintenir dans les locaux je vous dis grandement merci ! Vous avez contribué énormément à mon équilibre entre travail et distraction. A jamais dans mon cœur !

Merci **Chantal, Corentin, Margot, Antoine, Nicolas, Lucile, Foteini, Ivan, Olivier, Alain**, pour nos discussions dans les couloirs du labo.

J'en arrive à la team des doctorants, **Justine**, tu es celle avec qui j'ai passé le plus de temps, arrivé en stage au même moment nous avons franchis des étapes ensemble, un grand merci pour les moments magnifiques que j'ai vécu grâce à ta forte implication et à ton grand cœur envers les autres. A **Emma (lo), Marie (ve), Tiana (you), Pius (ma) et Juliette (te)**, quelle team ! Vous êtes d'une bienveillance remarquable, au final ce petit cocon à l'autre bout du couloir nous a beaucoup rapproché et j'espère qu'on se retrouvera sur des projets futurs ou en dehors du travail.

Une pensée particulière à **Léah, Alexandre et Audrey** que j'ai eu le plaisir d'encadrer. Votre motivation a contribué énormément à l'aboutissement de cette thèse. Merci !

Une thèse se vit également en dehors du labo,

Merci **Gigi** pour ton soutien, qui n'a point faillit et pour la relecture de mon manuscrit.

**Momo and co., Boubou, Julie, Bintou, Shino and co., Jalil and co., Salim, Eleo et Cheick**, on ne change pas une équipe qui gagne et qui gagnera toujours. Vous êtes géniaux. Le terme « dort tranquille » prend tout son sens avec vous ! Il y a la famille et il y a les amis qui deviennent la famille. Un soutien indescriptible à tous les niveaux, je ne vous dis pas merci, mais plutôt bravo !

Merci à **Myke, Caleb, Yannick, Oscar, Gildas, Mounira, Nadège, So, Oumar, Fayçal, Laëti, Yves, Pascal, Uro, Dominique** et sa femme **Marie-jeanne**, pour votre soutien surtout durant mes moments de baisse de motivation.

**Issif**, cher ami, tu as été d'un soutien remarquable depuis le début. Merci d'avoir relu mes écrits.

**Gengen, Mathilde C., Elodie** merci pour votre amitié, un café ou un verre a toujours été meilleur avec vous.

Un grand merci à ma famille pour leur immense soutien. A ma **Mère**, à mes frères et sœurs **Fatié, Wassila, Stella** vous êtes, le socle sur lequel je m'appuie depuis des années. Vous êtes tout simplement étincelants et magnifiques. Je vous dis grandement merci. **Maman**, tu assures comme une cheffe, je n'y serai pas arrivé sans toi ! A mon oncle, **Daouda** pour la constance dans son soutien et pour les obstacles qu'il m'a aidé à franchir.



*Au Dr korodjouma Ouattara, mon confident, mon très cher père, qui nous a quitté un mois après le début de ma thèse. Tu aimais tellement la science ! Tu m'as transmis cela par la plus belle des manières.*

*Tu n'es jamais parti, car tu vivras en nous et à travers nous !*

*Je te dédie ce travail de thèse.*

## Valorisations

### Publications avant la thèse :

**Ouattara, M. S.,** Laurent, A., Barbu, C., Berthou, M., Borujerdi, E., Butier, A., Malvoisin, P., Romelot, D., & Loyce, C. (2020). Effects of several establishment modes of *Miscanthus × giganteus* and *Miscanthus sinensis* on yields and yield trends. *GCB Bioenergy*, 12(7), 524-538. <https://doi.org/10.1111/gcbb.12692>

**Ouattara, M. S.,** Laurent, A., Ferchaud, F., Berthou, M., Borujerdi, E., Butier, A., Malvoisin, P., Romelot, D., & Loyce, C. (2020). Evolution of soil carbon stocks under *Miscanthus × giganteus* and *Miscanthus sinensis* across contrasting environmental conditions. *GCB Bioenergy*, 13(1), 161-174. <https://doi.org/10.1111/gcbb.12760>

### Publications durant la thèse, non incluses dans la thèse:

**Ouattara M.S.,** Laurent A., Berthou M., Borujerdi E., Butier A., Malvoisin P., Romelot D., Loyce C. (2022). Identifying Factors Explaining Yield Variability of *Miscanthus × giganteus* and *Miscanthus sinensis* Across Contrasting Environments: Use of an Agronomic Diagnosis Approach. *Bioenerg. Res.* 15, 672–685. <https://doi.org/10.1007/s12155-021-10332-x>

Delaune, T., **Ouattara, M. S.,** Ballot, R., Sausse, C., Felix, I., Maupas, F., Chen, M., Morison, M., Makowski, D., & Barbu, C. (2021). Landscape drivers of pests and pathogens abundance in arable crops. *Ecography*, 44(10), 1429-1442. <https://doi.org/10.1111/ecog.05433>

### Publications de la thèse :

**Ouattara, M. S.,** Paut, R., Valantin-Morison, M., Verret, V., & Médiène, S. (2023). Hierarchical modeling highlights how ecosystem service provisioning by service crops intercropped with oilseed rape depends on their functional trait values. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 357, 108690. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108690> (**Chapitre 1**)

**Ouattara M. S.,** Paut R., Valantin-Morison M., Bedoussac L., Jeuffroy M-H., Médiène S. (soumis à European Journal of Agronomy). Assessment of ecosystem services provided by species mixtures through a knowledge complementarity approach (**Chapitre 2**).

### Publications en preparation:

**Ouattara M. S.,** Paut R., Buttier A., Damour G., Stepler L., Médiène S., Valantin-Morison M. : Variability of functional traits in species mixtures and functional indexes for crop mixture design (**Chapitre 3**).

**Ouattara M. S.** et al. : A functional ecology approach to define a conceptual method for species mixing design: a case study on nitrogen cycling and weed management (**Chapitre 4**).

## Communications lors de congrès internationaux (\*présentateur)

19<sup>e</sup> Symposium du European weed research society (EWRS), Grèce-Athens, 2022 (Présentation orale, Annexe 2)

**Ouattara M. S.\*,** Paut R., Valantin-Morison M., Médiène S.: What ecological traits and functions are important in a crop mixture for effective weed management?

Présidence française de l'union européenne, congress for pesticide free, France-Dijon, 2022 (Présentation orale, Annexe 3)

**Ouattara M. S.,** Paut R., Valantin-Morison M., Médiène S.\*: A functional ecology approach to define a conceptual method for species mixing design: a case study on nitrogen management

17<sup>e</sup> Congrès du European society for agronomy, Allemagne-Potsdam, 2022 (Poster, Annexe 1)

### Prix du meilleur poster de doctorants

**Ouattara M. S.\*,** Paut R., Valantin-Morison M., Médiène S: A functional ecology approach to define a conceptual method for species mixing design: a case study on nitrogen management

## **Encadrement durant la thèse**

### **Stage de M2:** Léah Stepler

*Détermination des règles d'assemblage des traits dans les mélanges bi et tri spécifiques : cas de 9 espèces de grandes cultures*

### **Stage Première année Ingénieur :** Audrey Machet

*Evaluation de l'outil d'aide aux choix des plantes de services à associer au colza caps (colza associé à des plantes de services)*

### **Stage de L3 :** Alexandre Esperabé-Vigneau

*Caractérisation d'indicateurs fonctionnels pour la conception de mélanges bispécifiques : construction d'une base de données et suivi d'une expérimentation au champ*

### **Stage découverte de la recherche :** Armand Consigny

*Evaluation des services écosystémiques rendus par les mélanges : Mise à jour d'une base de données de traits fonctionnels*

## **Participation et interventions en cours**

- TD au 2<sup>e</sup> année AgroParisTech : découverte de la flore prairial en octobre 2021 et octobre 2022
- Présentation de la thèse au master AAE en Octobre 2021 et Novembre 2022
- Présentation de la thèse au 2<sup>e</sup> année AgroParisTech pour le module « la recherche en agronomie et en agroécologie » en janvier 2023
- Présentation de la thèse au 1<sup>ère</sup> année AgroParisTech pour le module découverte de la recherche en septembre 2022 et septembre 2023.

## **Table des matières**

|                                                                                                                                                                                                                                           |           |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>Introduction générale .....</b>                                                                                                                                                                                                        | <b>1</b>  |
| <b>Etat de l'art.....</b>                                                                                                                                                                                                                 | <b>5</b>  |
| <b>1 De la diversification à la simplification.....</b>                                                                                                                                                                                   | <b>5</b>  |
| 1.1 Une agriculture qui a profondément changé en un demi-siècle.....                                                                                                                                                                      | 5         |
| 1.2 Conséquences de la révolution verte sur l'agriculture.....                                                                                                                                                                            | 6         |
| 1.3 Conséquences environnementales de l'intensification, de la simplification et de la spécialisation de l'agriculture.....                                                                                                               | 7         |
| 1.4 Émergence d'une nouvelle forme d'agriculture.....                                                                                                                                                                                     | 9         |
| <b>2 De la simplification à la diversification.....</b>                                                                                                                                                                                   | <b>10</b> |
| 2.1 Pourquoi et comment re-diversifier ?.....                                                                                                                                                                                             | 10        |
| 2.2 Les services écosystémiques.....                                                                                                                                                                                                      | 12        |
| 2.3 Les services et disservices observés en agriculture et en particulier pour les mélanges d'espèces.....                                                                                                                                | 15        |
| <b>3 L'écologie fonctionnelle comme base de conception des mélanges .....</b>                                                                                                                                                             | <b>20</b> |
| 3.1 Qu'est-ce que l'écologie fonctionnelle.....                                                                                                                                                                                           | 20        |
| 3.2 L'aide à la conception des mélanges via une approche fonctionnelle.....                                                                                                                                                               | 23        |
| 3.3 Comprendre l'assemblage fonctionnel des communautés d'espèces.....                                                                                                                                                                    | 24        |
| 3.4 Assemblage des espèces pour la conception des mélanges : mise à profit d'indicateurs fonctionnels.....                                                                                                                                | 25        |
| <b>4 Co-conception de mélanges d'espèces pour les praticiens .....</b>                                                                                                                                                                    | <b>27</b> |
| 4.1 La conception de mélanges d'espèces.....                                                                                                                                                                                              | 27        |
| 4.2 La place des utilisateurs dans le processus de conception : hybridation des connaissances..                                                                                                                                           | 28        |
| 4.3 Faciliter la conception pour les praticiens.....                                                                                                                                                                                      | 29        |
| <b>Problématique de la thèse .....</b>                                                                                                                                                                                                    | <b>30</b> |
| <b>Organisation du manuscrit.....</b>                                                                                                                                                                                                     | <b>34</b> |
| <b>Démarche .....</b>                                                                                                                                                                                                                     | <b>35</b> |
| <b>Chapitre 1 : La modélisation hiérarchique met en évidence la manière dont la fourniture de services écosystémiques par les plantes de service associées au colza dépend de la valeur de leurs caractéristiques fonctionnelles.....</b> | <b>38</b> |
| <b>1 Introduction .....</b>                                                                                                                                                                                                               | <b>41</b> |
| <b>2 Material and methods .....</b>                                                                                                                                                                                                       | <b>43</b> |
| 2.1 General framework.....                                                                                                                                                                                                                | 43        |

|                                                                                                                                                                   |                                                                                                               |            |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 2.2                                                                                                                                                               | <i>Description of the different steps in the construction and the using of the DEXi trees.....</i>            | 44         |
| 2.2.1                                                                                                                                                             | <i>Hierarchical structure of trait-function-service trees.....</i>                                            | 44         |
| 2.2.2                                                                                                                                                             | <i>Choice of service crops and definition of their traits .....</i>                                           | 49         |
| 2.2.3                                                                                                                                                             | <i>Use of multicriteria assessment tool for tree aggregation.....</i>                                         | 49         |
| 2.2.4                                                                                                                                                             | <i>Genericity and implementation of trees by modelling .....</i>                                              | 50         |
| 2.3                                                                                                                                                               | <i>Data analysis.....</i>                                                                                     | 51         |
| <b>3</b>                                                                                                                                                          | <b>Results.....</b>                                                                                           | <b>52</b>  |
| 3.1                                                                                                                                                               | <i>Identification of key traits for plant functional profile building .....</i>                               | 52         |
| 3.2                                                                                                                                                               | <i>Ecosystem services provided by species and by functional groups .....</i>                                  | 53         |
| 3.3                                                                                                                                                               | <i>Relationships between ecosystem services and disservice .....</i>                                          | 55         |
| <b>4</b>                                                                                                                                                          | <b>Discussion .....</b>                                                                                       | <b>57</b>  |
| 4.1                                                                                                                                                               | <i>Link between plant traits and ecosystem services and disservice .....</i>                                  | 57         |
| 4.2                                                                                                                                                               | <i>Variability of ecosystem services and traits plasticity.....</i>                                           | 59         |
| 4.3                                                                                                                                                               | <i>Operationalization of results for practitioners .....</i>                                                  | 60         |
| <br><b>Chapitre 2 : Évaluation des services écosystémiques fournis par les mélanges d'espèces grâce à une approche de complémentarité des connaissances. ....</b> |                                                                                                               |            |
| <b>77</b>                                                                                                                                                         |                                                                                                               |            |
| <b>1</b>                                                                                                                                                          | <b>Introduction .....</b>                                                                                     | <b>80</b>  |
| <b>2</b>                                                                                                                                                          | <b>Material and methods .....</b>                                                                             | <b>82</b>  |
| 2.1                                                                                                                                                               | <i>Definition of terms .....</i>                                                                              | 82         |
| 2.2                                                                                                                                                               | <i>Data collection.....</i>                                                                                   | 83         |
| 2.2.1                                                                                                                                                             | <i>A survey to track on-farm innovative practices related to species mixtures .....</i>                       | 83         |
| 2.2.2                                                                                                                                                             | <i>11 multi-actor experimental networks (MAENs).....</i>                                                      | 84         |
| 2.2.3                                                                                                                                                             | <i>Scientific literature review .....</i>                                                                     | 85         |
| 2.3                                                                                                                                                               | <i>Data processing and statistical analysis.....</i>                                                          | 86         |
| 2.3.1                                                                                                                                                             | <i>Data description .....</i>                                                                                 | 86         |
| 2.3.2                                                                                                                                                             | <i>Analysis of the species composition of the mixture types .....</i>                                         | 89         |
| 2.3.3                                                                                                                                                             | <i>Analysis of the ecosystem services provided by mixtures, according to farming systems and data sources</i> | 89         |
| 2.3.4                                                                                                                                                             | <i>Relationship between species mixtures and ecosystem services .....</i>                                     | 89         |
| <b>3</b>                                                                                                                                                          | <b>Results.....</b>                                                                                           | <b>89</b>  |
| 3.1                                                                                                                                                               | <i>Wide diversity of species mixtures, depending on the data sources .....</i>                                | 89         |
| 3.2                                                                                                                                                               | <i>The ecosystem services provided depend on data sources and farming systems .....</i>                       | 92         |
| 3.3                                                                                                                                                               | <i>Types of species mixtures according to data source and farming system.....</i>                             | 93         |
| 3.4                                                                                                                                                               | <i>Ecosystem services provided according to the type of species mixtures.....</i>                             | 97         |
| <b>4</b>                                                                                                                                                          | <b>Discussion .....</b>                                                                                       | <b>100</b> |
| 4.1                                                                                                                                                               | <i>Ecosystem services provided depend on the composition of the mixture.....</i>                              | 100        |
| 4.2                                                                                                                                                               | <i>Knowledge complementarity.....</i>                                                                         | 103        |

|     |                                            |     |
|-----|--------------------------------------------|-----|
| 4.3 | <i>Analysis of mixture typologies.....</i> | 104 |
|-----|--------------------------------------------|-----|

### **Chapitre 3 : Variabilité des traits fonctionnels en mélange d'espèces et indicateurs fonctionnels pour la conception de mélanges ..... 113**

|          |                                                                                               |            |
|----------|-----------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>1</b> | <b>Introduction .....</b>                                                                     | <b>117</b> |
| <b>2</b> | <b>Material and methods .....</b>                                                             | <b>119</b> |
| 2.1      | <i>Site characteristics .....</i>                                                             | 119        |
| 2.2      | <i>Trial description.....</i>                                                                 | 120        |
| 2.3      | <i>Species choices.....</i>                                                                   | 121        |
| 2.4      | <i>Crop management .....</i>                                                                  | 121        |
| 2.5      | <i>Measurements.....</i>                                                                      | 123        |
| 2.6      | <i>Data analysis.....</i>                                                                     | 125        |
| 2.6.1    | Analysis of trait values measured at one time .....                                           | 125        |
| 2.6.2    | Analysis of trait measured at different growing stages.....                                   | 126        |
| 2.6.3    | Characterizing the functional properties of mixtures: calculation of functional indexes ..... | 126        |
| 2.6.4    | Comparison of functional indexes.....                                                         | 127        |
| 2.6.5    | Species ranking between sole crop and mixture crop.....                                       | 127        |
| <b>3</b> | <b>Results.....</b>                                                                           | <b>128</b> |
| 3.1      | <i>Evolution of trait values between sole crop and mixed crop.....</i>                        | 128        |
| 3.2      | <i>Ranking of sole and mixed species according to their trait value.....</i>                  | 135        |
| 3.3      | <i>Comparison of mean and functional divergence calculated in pure vs. mixed crop.....</i>    | 138        |
| <b>4</b> | <b>Discussion .....</b>                                                                       | <b>141</b> |
| 4.1      | <i>Trait value variability.....</i>                                                           | 141        |
| 4.2      | <i>Is it relevant to use CWM and RAO indexes for mixture design?.....</i>                     | 142        |
| 4.3      | <i>Using functional traits to design agroecosystems.....</i>                                  | 143        |

### **Chapitre 4 : Une approche d'écologie fonctionnelle pour définir une méthode conceptuelle pour la conception de mélanges d'espèces : une étude de cas sur le cycle de l'azote et la gestion des adventices... 146**

|          |                                                          |            |
|----------|----------------------------------------------------------|------------|
| <b>1</b> | <b>Introduction .....</b>                                | <b>150</b> |
| <b>2</b> | <b>Matériel et méthodes.....</b>                         | <b>153</b> |
| 2.1      | <i>Premier atelier de partage des connaissances.....</i> | 154        |
| 2.1.1    | Schéma fonctionnel utilisé .....                         | 154        |
| 2.1.2    | Conduite de l'atelier 1 .....                            | 155        |
| 2.2      | <i>Deuxième atelier de partage de connaissances.....</i> | 160        |
| 2.2.1    | Cadre fonctionnel utilisé .....                          | 160        |
| 2.2.2    | Conduite de l'atelier 2 .....                            | 161        |
| 2.3      | <i>Synthèse et apport bibliographique.....</i>           | 165        |
| <b>3</b> | <b>Résultats .....</b>                                   | <b>168</b> |

|                                                                                                            |                                                                                                                                      |            |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 3.1                                                                                                        | <i>Fonctionnement des mélanges pour améliorer les flux d'azote .....</i>                                                             | 168        |
| 3.2                                                                                                        | <i>Fonctionnement des mélanges pour la régulation des adventices .....</i>                                                           | 171        |
| <b>4</b>                                                                                                   | <b>Discussion .....</b>                                                                                                              | <b>175</b> |
| 4.1                                                                                                        | <i>Relations entre traits et services écosystémiques.....</i>                                                                        | 175        |
| 4.2                                                                                                        | <i>Les indicateurs fonctionnels permettent d'identifier la complémentarité nécessaire aux choix des espèces dans le mélange.....</i> | 177        |
| 4.3                                                                                                        | <i>Hybridation des connaissances multiacteurs.....</i>                                                                               | 178        |
| <b>Chapitre 5 : Prototypage de EcosysteMix : Un outil d'aide à la conception de mélange d'espèces.....</b> |                                                                                                                                      | <b>183</b> |
| <b>1</b>                                                                                                   | <b>Introduction .....</b>                                                                                                            | <b>185</b> |
| <b>2</b>                                                                                                   | <b>Matériel et méthodes .....</b>                                                                                                    | <b>186</b> |
| 2.1                                                                                                        | <i>Etapes pour la conception du prototype de l'outil d'aide à la conception de mélanges.....</i>                                     | 186        |
| 2.2                                                                                                        | <i>Construction basée sur l'approche d'écologie fonctionnelle traits-fonctions-services .....</i>                                    | 188        |
| 2.2.1                                                                                                      | <i>L'approche traits-fonctions-services comme cœur de l'outil.....</i>                                                               | 188        |
| 2.2.2                                                                                                      | <i>Hiérarchisation des arbres fonctionnels.....</i>                                                                                  | 188        |
| 2.2.3                                                                                                      | <i>Règles d'assemblage des espèces .....</i>                                                                                         | 189        |
| 2.3                                                                                                        | <i>Développement d'un exemple pour la simulation de mélanges .....</i>                                                               | 191        |
| 2.3.1                                                                                                      | <i>Construction d'une base de données de traits.....</i>                                                                             | 191        |
| 2.3.2                                                                                                      | <i>Relation entre les indicateurs calculés et les règles d'assemblage souhaitées .....</i>                                           | 194        |
| 2.4                                                                                                        | <i>Développement du programme et simulation.....</i>                                                                                 | 194        |
| <b>3</b>                                                                                                   | <b>Résultats .....</b>                                                                                                               | <b>196</b> |
| 3.1                                                                                                        | <i>Évaluation du service « amélioration des flux d'azote ».....</i>                                                                  | 196        |
| 3.2                                                                                                        | <i>Évaluation du service « régulation des adventices ».....</i>                                                                      | 198        |
| <b>4</b>                                                                                                   | <b>Discussion .....</b>                                                                                                              | <b>200</b> |
| 4.1                                                                                                        | <i>L'écologie fonctionnelle est une approche intéressante pour la conception des mélanges d'espèces.....</i>                         | 200        |
| 4.2                                                                                                        | <i>Les traits complémentaires permettent une réalisation des services écosystémiques .....</i>                                       | 201        |
| 4.3                                                                                                        | <i>Le mode d'insertion des espèces : une première étape d'une applicabilité des résultats.....</i>                                   | 201        |
| 4.4                                                                                                        | <i>Les pratiques agricoles et environnementales pour une opérationnalisation des résultats..</i>                                     | 202        |
| <b>Discussion générale .....</b>                                                                           |                                                                                                                                      | <b>205</b> |
| <b>1</b>                                                                                                   | <b>La nécessité d'avoir une réflexion systémique .....</b>                                                                           | <b>205</b> |
| 1.1                                                                                                        | <i>Utilisation de l'écologie fonctionnelle pour la conception des mélanges d'espèces .....</i>                                       | 206        |
| 1.1.1                                                                                                      | <i>Une approche fonctionnelle comme cadre de réflexion.....</i>                                                                      | 206        |
| 1.1.2                                                                                                      | <i>Complémentarité des espèces et variabilité des traits .....</i>                                                                   | 206        |
| 1.1.3                                                                                                      | <i>Utilisation des traits fonctionnels pour l'amélioration des espèces .....</i>                                                     | 208        |
| 1.2                                                                                                        | <i>Une vision systémique à l'échelle de la rotation .....</i>                                                                        | 209        |
| 1.2.1                                                                                                      | <i>La temporalité de la réalisation des services écosystémiques dans les systèmes de culture .....</i>                               | 209        |

|          |                                                                                                                                                        |            |
|----------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 1.2.2    | Compromis entre services écosystémiques et disservices : synergies et antagonismes .....                                                               | 210        |
| 1.3      | <i>Les freins à la mise en place des mélanges d'espèces.....</i>                                                                                       | <i>211</i> |
| 1.3.1    | Des mélanges essentiellement basés sur les moyens techniques disponibles .....                                                                         | 212        |
| 1.3.2    | Des freins au-delà des connaissances sur la conduite des mélanges.....                                                                                 | 213        |
| <b>2</b> | <b>Des connaissances complémentaires détenues par les acteurs .....</b>                                                                                | <b>215</b> |
| 2.1      | <i>Complémentarité et spécificité des connaissances.....</i>                                                                                           | <i>215</i> |
| 2.2      | <i>L'hybridation des connaissances ne fait pas tout .....</i>                                                                                          | <i>217</i> |
| 2.3      | <i>Validité et évaluation des connaissances .....</i>                                                                                                  | <i>217</i> |
| <b>3</b> | <b>Une approche méthodologique originale et complémentaire .....</b>                                                                                   | <b>219</b> |
| 3.1      | <i>Quatre approches de production de connaissances complémentaires.....</i>                                                                            | <i>219</i> |
| 3.2      | <i>Des ateliers de partage de connaissances nécessaires pour une prise en compte de toutes les connaissances, empiriques et scientifiques. ....</i>    | <i>220</i> |
| 3.3      | <i>L'expérimentation : un support important pour la validation d'hypothèses.....</i>                                                                   | <i>222</i> |
| 3.4      | <i>La modélisation : Une double utilisation comme un outil d'aide à la conception et comme un outil de simulation pour tester des hypothèses. ....</i> | <i>223</i> |
| <b>4</b> | <b>Perspectives de recherche .....</b>                                                                                                                 | <b>223</b> |
| 4.1      | <i>D'une approche conceptuelle à une opérationnalisation des résultats.....</i>                                                                        | <i>223</i> |
| 4.2      | <i>Importance de la quantification des services écosystémiques.....</i>                                                                                | <i>225</i> |
| 4.3      | <i>La nécessité d'étudier une diversité de traits fonctionnels .....</i>                                                                               | <i>225</i> |
| 4.4      | <i>Améliorer les règles d'assemblage des espèces pour la conception de mélanges.....</i>                                                               | <i>226</i> |
| 4.5      | <i>L'utilisation d'essais systèmes pour une conception des mélanges à plus grandes échelles.....</i>                                                   | <i>226</i> |
|          | <b>Conclusion générale.....</b>                                                                                                                        | <b>227</b> |
|          | <b>Références bibliographiques .....</b>                                                                                                               | <b>228</b> |
|          | <b>Annexes.....</b>                                                                                                                                    | <b>256</b> |
|          | <b>Liste des Figures.....</b>                                                                                                                          | <b>259</b> |
|          | <b>Liste des Tableaux.....</b>                                                                                                                         | <b>262</b> |

### Liste des acronymes en français

MAEC : Mesures agroenvironnementales et Climatiques

FAO : Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture

PAC : Politique agricole commune

SAU : Surface agricole utile

IC : Interval de confiance

IP : Interval de prédiction

SE : Service écosystémique

EFESE : Évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques

OCDE : Organisation de coopération et de développement économiques

INRAE : Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement

CIRAD : Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement

MEA : Millennium Ecosystem Assessment

TFS : Trait-fonction-service

### Liste des acronymes en anglais

TFS: Trait-function-service

EEA: European environment agency

CWM: Community-weight mean

MCA: Multiple correspondence analysis

HAC: hierarchical ascending classification

ES: Ecosystem service

GMA: General mixing ability

SMA: Specific mixing ability

CICES: Common International Classification of Ecosystem Service

### Introduction générale

L'évolution de l'agriculture mondiale basée essentiellement sur l'utilisation intensive des engrais de synthèse, des produits phytosanitaires et de l'irrigation a permis d'accroître et de maintenir la production agricole élevée (Gomiero et al., 2011; Tilman et al., 2002). Cette production a ainsi augmenté de 2,5 fois durant la deuxième moitié du 20<sup>e</sup> siècle (MEA, 2005; Geels and Schot, 2007). Cette révolution agricole dite verte post deuxième guerre mondiale a été permise par un usage important des intrants de synthèse (engrais et pesticides), l'amélioration variétale et la mécanisation (Matson et al., 1997). Il en a résulté une simplification et une spécialisation des systèmes agricoles à l'échelle mondiale (Foley et al., 2005; Vitousek et al., 1997). Les rotations sont raccourcies et se focalisent sur des cultures de rente à forte valeur ajoutée quand le milieu le permet (Schott et al., 2010). Selon L'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO), 75 % de la diversité des cultures a été perdue entre 1900 et 2000 (FAO, 2010). Elle estime que, sur près de 250 000 variétés végétales propres à l'agriculture, on n'en cultive aujourd'hui environ 7 000, soit moins de 3 %.

Ce modèle agricole impacte négativement l'environnement et a montré ses limites en termes de durabilité et de résilience (Foley et al., 2005; Galloway et al., 2003; Lassaletta et al., 2014). La pollution de l'air, des sols, de l'eau, l'érosion des sols et le déclin général de la biodiversité en sont des conséquences directes (Kronberg and Ryschawy, 2019; Stoate et al., 2009, 2001; Tsiafouli et al., 2015). Les pratiques culturales peu diversifiées ont contribué à une sélection de bioagresseurs (adventices, insectes, maladies) très néfastes pour les cultures restantes, puis à une résistance de ces bioagresseurs aux pesticides, dont les doses et les molécules actives sont de plus en plus inefficaces (Bass et al., 2015; Hawkins et al., 2019; Lucas et al., 2015; Powles and Yu, 2010). Les agriculteurs se retrouvent confrontés à des impasses techniques et économiques, car ayant peu de choix pour la conduite des cultures (Chauvel et al., 2001; Houndété et al., 2010). En outre, de nombreux scientifiques s'inquiètent du déclin de la biodiversité car il met en danger le fonctionnement des écosystèmes et des agroécosystèmes (encadré 1). En effet, il limite la fourniture de services écosystémiques, rendus gratuitement depuis des millénaires, comme la pollinisation et la régulation biologique des bioagresseurs (Dirzo et al., 2014). En Allemagne, ce sont 76 % de la biomasse des insectes volants qui ont disparu en 27 ans (Hallmann et al., 2017). En France, l'abondance des oiseaux communs spécialistes des milieux

agricoles a diminué de 22 % sur la période 1989-2017 (Commissariat général au développement durable, 2018).

La transition vers des systèmes agroécologiques plus durables s'est imposée au cours des 10 dernières années (Duru et al., 2015a; Kremen et al., 2012), notamment par la diversification des cultures, à l'échelle d'une exploitation ou d'un territoire, qui a été identifiée comme un levier actionnable pour relever ce défi (Brooker et al., 2015; Finney et al., 2017; Kremen et al., 2012). L'augmentation de la diversité des communautés biologiques, tant en surface qu'en profondeur, peut accroître l'efficacité de l'utilisation des ressources et la stabilité de la production des écosystèmes dans le temps (Cardinale et al., 2012; Renard and Tilman, 2019). En agriculture, plusieurs travaux ont montré que l'augmentation de la biodiversité cultivée dans le temps et dans l'espace, notamment *via* les mélanges d'espèces, permettait de rendre des services écosystémiques et une plus grande résilience des agroécosystèmes (Tamburini et al., 2020; Beillouin et al., 2021).

Les mélanges d'espèces augmentent les interactions biologiques dans l'agroécosystème, modifient les états du milieu : physique/chimique/biologique ce qui impacte la fertilité du sol et pourraient réduire l'usage des intrants de synthèse par la régulation des bioagresseurs (Malézieux et al., 2009a; Duru et al., 2015b; Beillouin et al., 2019). L'avantage des mélanges d'espèces par rapport aux cultures pures est l'utilisation complémentaire des ressources et des niches disponibles notamment en raison des niveaux plus élevés de diversité fonctionnelle au sein du système (Malézieux et al., 2009; Tosti & Guiducci, 2010; George et al., 2012 ; Bedoussac et al., 2015). Les mélanges permettent ainsi de rendre différents services écosystémiques : stabilité de la biodiversité, augmentation du rendement et qualité des récoltes, réduction de la présence de bioagresseurs (adventices, maladies et insectes), recyclage des nutriments ou encore une meilleure séquestration de carbone (Malézieux et al., 2009; Tosti & Guiducci, 2010; George et al., 2012 ; Bedoussac et al., 2015). On attend à travers la réalisation de ces services, la réduction des intrants par une régulation naturelle des bioagresseurs et un cycle plus efficace des nutriments.

Toutefois cette pratique a du mal à se généraliser pour diverses raisons : manque de connaissances sur les mélanges d'espèces et leur gestion, verrouillage des chaînes de valeur des filières agricoles, manque de volonté politique, inadaptabilité du matériel de production. L'ensemble de ces contraintes constitue des verrous sociotechniques, qui rendent les mélanges

très peu visibles à l'échelle de l'agriculture française : le pourcentage de mélanges n'apparaît quasiment pas dans les statistiques agricoles françaises, malgré les initiatives grandissantes de quelques pionniers (Meynard, 2012; Caron et al., 2014; Agreste, 2022a). Le manque de connaissances se traduit par la difficulté de choisir des espèces pour constituer les mélanges en fonction des services écosystémiques recherchés par les praticiens, d'autant que les possibilités de combinaisons entre les espèces sont importantes, couplées à la variabilité des environnements, ce qui complexifie les interactions (compétition, facilitation, etc.) entre les cultures du mélange, mais aussi au sein de l'agroécosystème (Vandermeer et al., 1998).

Les combinaisons d'espèces étant élevées, il est impossible de tester tous les mélanges individuellement. Nous faisons l'hypothèse dans ce travail que l'utilisation d'un cadre d'analyse basé sur des principes de l'écologie fonctionnelle permet de traduire le fonctionnement des mélanges et d'aider à leur conception. Cette approche basée sur les traits fonctionnels permet d'appréhender les fonctions et stratégies des plantes et de guider leur intégration dans des mélanges (Lavorel and Garnier, 2002; Luck et al., 2009; de Bello et al., 2010). L'intérêt de l'approche fonctionnelle réside dans sa capacité à effectuer de grandes généralisations. Bien qu'elle puisse manquer de la précision nécessaire à la description de mécanismes détaillés à petite échelle, elle permet d'identifier des processus génériques (Duarte et al., 1995). On peut ainsi travailler à un niveau supérieur (e.g. profil fonctionnel) et ne pas étudier chaque espèce individuellement. La bonne combinaison des espèces pour optimiser leur fonctionnement et améliorer les performances des mélanges d'espèces et rendre des services écosystémiques est toutefois difficile, car selon la valeur des traits des espèces utilisées dans le mélange, les fonctions peuvent être différentes ou avoir des niveaux de performance différents (Damour et al., 2014). Lorsque des traits importants pour la réalisation de services sont gérés suivant des pratiques agricoles et dans des environnements favorables, ils rendent ces services écosystémiques. Par contre, ces mêmes pratiques et environnements, peuvent être contraignants pour d'autres traits et générer des disservices (Finney et al., 2017; Hanisch et al., 2020). Les disservices peuvent également être liés à une forte compétition entre les espèces du mélange. De ce fait, pour concevoir des mélanges, il faut donc chercher à maximiser la complémentarité entre les valeurs de traits en identifiant des valeurs de traits optimales pour la réalisation des services tout en minimisant les potentiels disservices.

Les travaux présentés dans cette thèse, utilisent l'écologie fonctionnelle pour capitaliser des connaissances scientifiques et empiriques afin de faciliter la conception de mélanges d'espèces, pourvoyeurs de services écosystémiques en tenant compte des conditions locales. Ces travaux aboutissent à un prototype d'outil d'agrégation de ces connaissances en vue de leur mise à disposition aux praticiens.

## Etat de l'art

### 1 De la diversification à la simplification

#### 1.1 Une agriculture qui a profondément changé en un demi-siècle

La deuxième moitié du 20<sup>e</sup> siècle marque un tournant dans l'agriculture européenne et Française, par une intensification des systèmes agricoles. Elle est marquée par une forte volonté politique d'atteindre l'autosuffisance alimentaire et de relancer l'économie après les effets de la seconde guerre mondiale. La Politique Agricole Commune (PAC) a ainsi favorisé l'intensification de l'agriculture afin de répondre à la demande croissante de nourriture et de fourrages à partir des années 1950. Une forte croissance des rendements, principalement des céréales s'est opérée sur le continent européen. Le rendement du blé a connu une augmentation particulièrement remarquable avec une moyenne de 250 % au cours des 50 dernières années (Slafer et al., 1994). En France le rendement des principales cultures a largement augmenté, celui du blé a grimpé d'environ 1,2 quintal par an à partir des années d'après-guerre pour atteindre son record en 1998 (Schauberger et al., 2022, 2018) (Figure 0. 7). De telles augmentations de rendement ont pu être possibles grâce aux progrès techniques *via* l'utilisation d'engrais chimiques et de pesticides, l'utilisation de variétés à fort potentiel de rendement et aux avancées dans le machinisme agricole. Ces progrès techniques ont été soutenus par des facteurs socio-économiques tels que la baisse du prix de l'énergie, des prix plus favorables pour les productions végétales, la recherche de meilleures conditions de travail et les accords commerciaux internationaux. Bien que cette politique de transformation de l'agriculture, appelée « révolution verte » ait permis de nourrir les populations, les impacts délétères sur les écosystèmes n'ont pas été pris en compte et ne se sont pas faits attendre (Chatterjee and Lahiri, 2011; Tilman et al., 2002).

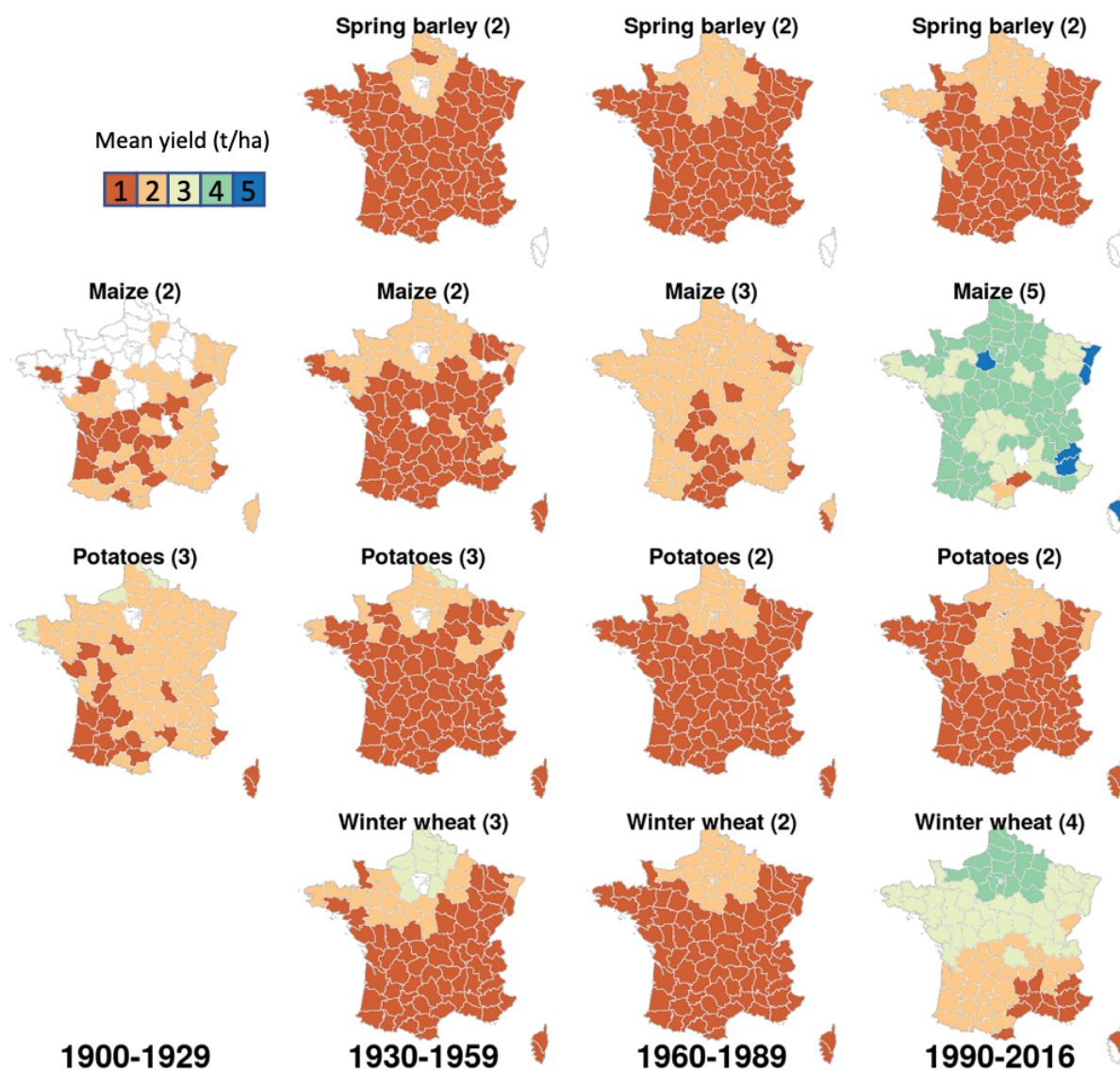


Figure 0. 1: Évolution du rendement des cultures en France (Schauberger et al., 2018).

## 1.2 Conséquences de la révolution verte sur l'agriculture

Les paysages agricoles dans le monde ont largement muté durant la révolution verte. Cela s'est traduit par une spécialisation des zones de productions, l'Asie concentre 90 % de la production mondiale de riz, les Etats-Unis produisent 81 % du soja mondial, tandis que la France a centré sa production sur la culture du blé (55 % des surfaces en céréales sont consacrées au blé), du colza (53 % des surfaces des oléagineux) et de l'orge (21 % des surfaces de céréales) (Agreste, 2023). En Europe, les systèmes agricoles étaient traditionnellement basés sur des systèmes de polyculture-élevages, de mosaïques culturelles complexes, de cultures extensives qui maintenaient des niveaux élevés de biodiversité (Clark et al., 1997; Henriksen, 2015).

L'intensification de l'agriculture a eu comme principale conséquence, la simplification et la spécialisation des systèmes agricoles (encadré 1). Les exploitations agricoles ont ainsi changé dans leur structure. En 1955, la France comptait 2,3 millions d'exploitations agricoles. En 2003, elles n'en comptaient plus que 590 000. La Surface Agricole Utile (SAU) est passée de 19 ha en moyenne à 69 ha entre 1970 et 2020 (Figure 0. 2). 20 % des exploitations ont une surface moyenne de 135 ha et représentent 45 % du territoire agricole. Les exploitations agricoles se sont spécialisées en ne produisant qu'une très faible diversité d'espèces tirant l'essentiel de leur revenu de la production d'une ou deux espèces. En France en 2021, le blé (env. 5 millions d'hectares), l'orge (env. 1,8 millions d'hectares), le maïs (env. 1,4 millions d'hectares) et le colza (env. 1,2 millions d'hectares) dominent l'ensemble des surfaces en grandes cultures (Agreste, 2023).

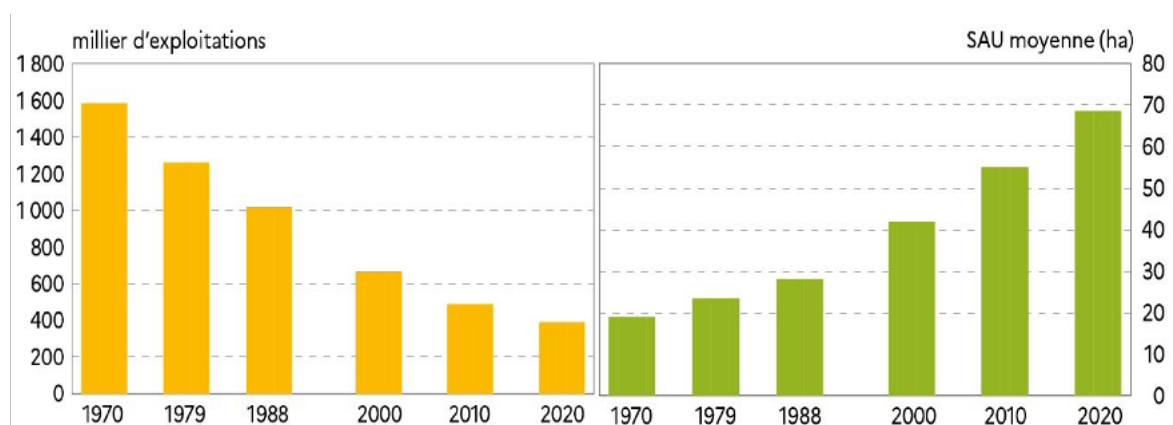


Figure 0. 2: Évolution du nombre d'exploitations et de leur surface agricole utile moyenne (SAU), (Agreste, 2022b)

### 1.3 Conséquences environnementales de l'intensification, de la simplification et de la spécialisation de l'agriculture

Outre le changement dans les zones de production et la structuration des exploitations, la simplification et la spécialisation ont progressivement conduit à un usage important d'intrants de synthèse (pesticides et engrais de synthèse), une simplification des assolements, et une standardisation des itinéraires techniques (Duc et al., 2010; Schott et al., 2010) dans un souci d'améliorer les rendements, de lutter contre les bioagresseurs des cultures et d'être compétitif sur le marché international. L'utilisation accrue des intrants de synthèse a impacté négativement l'environnement par la contamination par des polluants des nappes phréatiques,

la pollution de l'air, des eaux de surface et souterraines et des sols, et le développement de résistances chez les bioagresseurs (Foucher et al., 2014; Tsiafouli et al., 2015).

La sur-utilisation d'engrais azotés et phosphatés dans les cultures a entraîné des lessivages importants vers les eaux souterraines et de surface, conduisant à l'eutrophisation de ces derniers et à la prolifération d'algues (Carpenter et al., 1998; Withers et al., 2019). Environ 70 % des pesticides appliqués ne parviennent pas à leur cible et se retrouvent dans l'environnement, contaminant les eaux de surface et souterraines et deviennent des risques pour la santé humaine (Anas et al., 2020). L'utilisation intensive de fertilisants et d'amendements calcaires modifie le pH et la teneur en nutriments des sols, entraînant leur dégradation (chimique, physique et biologique) et leur imperméabilisation (Gerber et al., 2013; Gomiero et al., 2011; Tilman et al., 2002). A cela s'ajoute le rejet dans l'atmosphère de dioxyde d'azote, de méthane, d'ammoniac et autres gaz à effet de serre contribuant au changement climatique (Leip et al., 2015; Sutton et al., 2011).

L'utilisation intensive et systématique de pesticides favorise l'émergence de résistances chez les adventices et insectes ravageurs, posant de sérieux défis techniques aux agriculteurs (Gould et al., 2018; Storkey et al., 2015a). C'est le cas pour le glyphosate, l'un des herbicides les plus utilisés (Chauvel et al., 2001; Houndété et al., 2010; Murphy and Lemerle, 2006; Norsworthy et al., 2012). Plus de 500 espèces d'insectes résistantes à un ou plusieurs insecticides ont été répertoriées aux États-Unis (Elzen and Hardee, 2003). Une sélection s'est opérée en faveur des adventices, ravageurs et maladies capables de résister aux mêmes molécules utilisées année après année (Murphy and Lemerle, 2006; Storkey et al., 2015b). La culture régulière des mêmes espèces dans une rotation maintient ces communautés qui peuvent se développer à nouveau dans des conditions favorables (Chauvel et al., 2001; Houndété et al., 2010). En France les cas du ray-grass, du vulpin, des méligèthes et des altises sont emblématiques de ces résistances aux molécules herbicides et insecticides, utilisées massivement dans les systèmes de culture simplifiés de cultures d'hiver.

La perte de biodiversité causée par l'intensification de l'agriculture est considérée comme majeure, comparable à celle attendue par le changement climatique (Tilman et al., 2002). Par exemple, en France métropolitaine, selon le rapport de l'Agence Française pour la Biodiversité de 2018, l'agrobiodiversité (encadré 1) et plus précisément l'abondance des oiseaux communs spécialistes des milieux agricoles a diminué de 22 % entre 1989 et 2017. Les populations

d'oiseaux spécifiques aux milieux agricoles ont chuté de 33 % tandis que les espèces généralistes ont augmenté de 19 %. De même, les populations de chauves-souris ont diminué de 38 % en 10 ans (2006-2016).

Enfin, l'usage des produits phytosanitaires soulève des questions de santé publique. De nombreuses études épidémiologiques montrent des relations entre l'exposition aux pesticides et un risque accru de cancers, de maladies neurodégénératives et de troubles du développement (Baldi et al., 2013; Mostafalou and Abdollahi, 2013). Des liens ont été trouvés avec la maladie de Parkinson, la sclérose latérale amyotrophique et la maladie d'Alzheimer (Baldi et al., 2013; Mostafalou and Abdollahi, 2013; Tanner et al., 2011).

### ENCADRE 1

**Simplification** : homogénéisation du système agricole à travers la réduction du nombre d'espèces cultivées, des pratiques agricoles et l'augmentation de la taille des parcelles.

**Spécialisation de l'agriculture** : évolution d'une agriculture basée sur des systèmes en polyculture-élevage vers des systèmes de production spécialisés, avec des régions orientées vers l'élevage et d'autres vers les grandes cultures.

**Agrobiodiversité** : la diversité des organismes vivant dans les paysages agricoles

**Agroécosystème** : écosystème, comprenant des éléments biotiques et abiotiques et leurs interactions, qui est géré pour la production agricole.

## 1.4 Émergence d'une nouvelle forme d'agriculture

Face aux limites de plus en plus évidentes de l'agriculture intensive sur les écosystèmes, l'économie et la société, des perspectives de formes d'agriculture plus durables ont émergé.

Au début du 20<sup>ème</sup> siècle, l'agroécologie est apparue comme discipline scientifique, un mouvement social et des pratiques (Wezel et al., 2009). Le principe général de l'agroécologie est de baser le fonctionnement des agroécosystèmes non plus sur une dépendance aux intrants de synthèse, mais sur le fonctionnement des écosystèmes naturels (Stassart et al., 2012). En se basant sur une meilleure connaissance du fonctionnement des agroécosystèmes et sur l'agroécologie, l'alternative à la simplification et à la spécialisation, est de favoriser la diversification des espèces à la fois dans l'espace et dans le temps (Altieri, 1999; Malézieux et

al., 2009a; Gaba et al., 2015a; Isbell et al., 2017). Cette trajectoire a été décrite par Duru et al. (Duru et al., 2015b) dans l'objectif de montrer l'intérêt d'aller vers des systèmes diversifiés (Figure 0. 3).

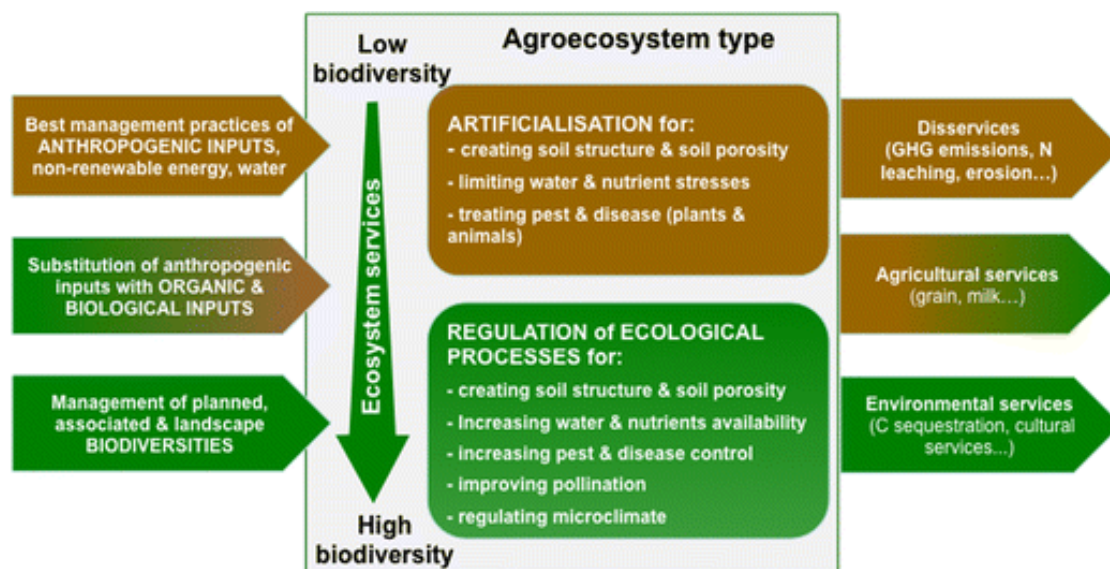


Figure 0. 3: Représentation synoptique des principales caractéristiques de l'agriculture basée sur l'efficacité/la substitution (marron) et la reconception de l'agriculture basée sur la biodiversité (vert), c'est-à-dire le mode de production agricole basé la minimisation des intrants externes pour mobiliser au mieux des régulations internes fournies par la biodiversité (agriculture basée sur la biodiversité) (Duru et al., 2015b).

## 2 De la simplification à la diversification

### 2.1 Pourquoi et comment re-diversifier ?

La diversification agricole est l'ajout intentionnel d'une biodiversité fonctionnelle (encadré 2) aux systèmes de culture à de multiples échelles spatiales et/ou temporelles, visant à générer des interactions biotiques qui sous-tendent les services écosystémiques (encadré 2) (Kremen et al., 2012; Bommarco et al., 2013; Duru et al., 2015b; Isbell et al., 2017). La diversification temporelle (encadré 2) consiste à allonger le temps qui sépare deux cultures d'une même espèce via l'allongement de la rotation culturale. De fait le délai de retour pour une culture est allongé et le nombre de cultures dans la rotation augmente. La diversification spatiale peut prendre la forme d'un mélange de variétés, d'un mélange d'espèces annuelles, de mélanges multi espèces pluriannuelles intra et extraparcellaire (Figure 0. 4). Ces deux modes de diversification, dans l'espace et dans le temps, peuvent se faire à une échelle parcellaire, paysagère ou même territoriale. La diversification comprend diverses pratiques de gestion des

cultures, des habitats non cultivés, des sols et des paysages pour augmenter la biodiversité fonctionnelle (Benton et al., 2003; Kremen and Miles, 2012). La biodiversité fonctionnelle peut être accrue en cultivant un mélange d'espèces dans la parcelle (cultures intermédiaires, rotations), en augmentant la diversité des espèces non cultivées, mais planifiées, dans et autour des champs (bandes fleuries, haies) (Seree, 2022) ou en introduisant des micro-organismes bénéfiques dans le sol ou des insectes pour du biocontrôle (Jackson et al., 2012; Tilman et al., 2014). La diversité fonctionnelle du sol peut également être stimulée en ajoutant des intrants organiques (fumier) ou en réduisant les perturbations du sol (réduction du labour), ce qui crée une stratification des ressources nutritionnelles et davantage de niches écologiques favorables à la diversification des organismes (Crowder and Reganold, 2015; De Vries et al., 2013).

Dans cette thèse nous nous intéressons à la diversification par les mélanges d'espèces annuelles cultivées dans la parcelle.

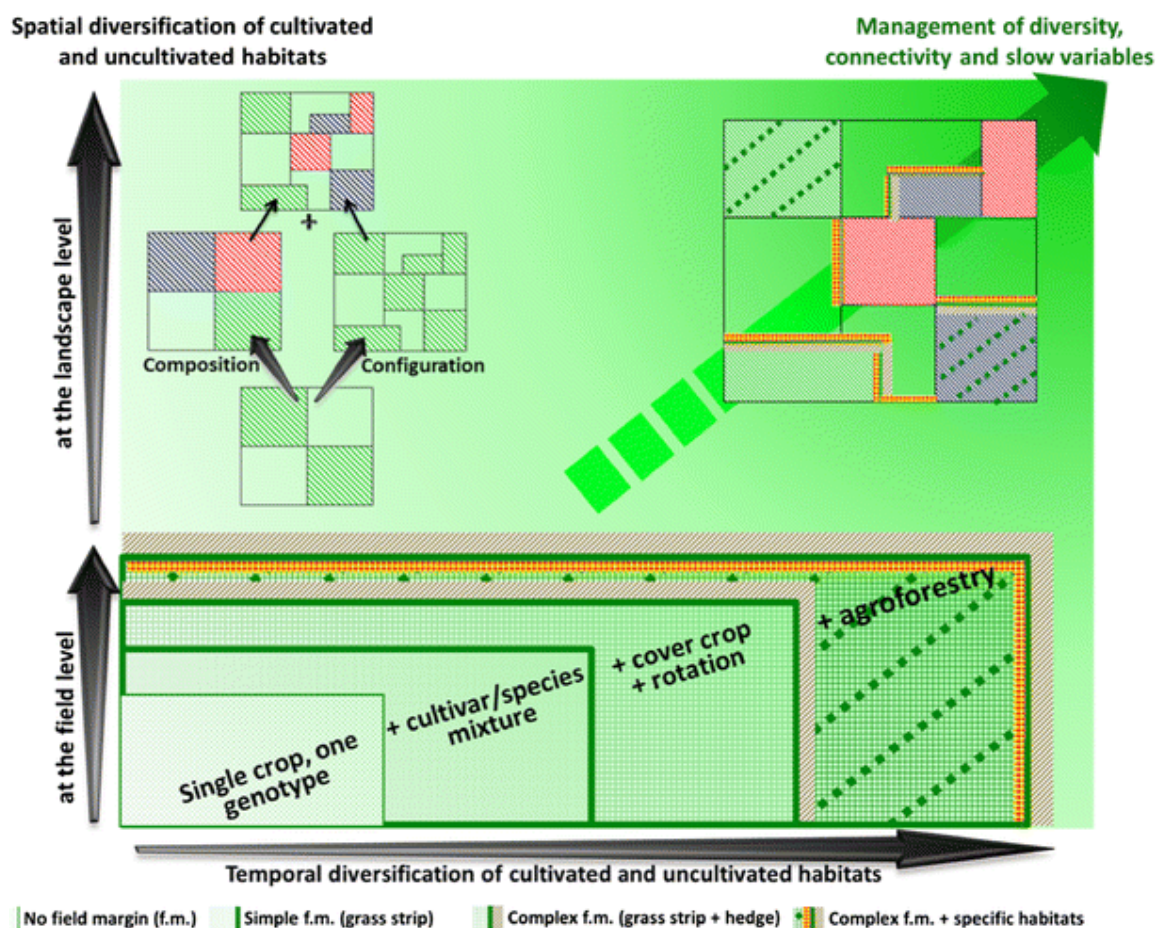


Figure 0. 4: Augmentation de la diversité végétale dans le temps (axe X) et dans l'espace (axe Y) au niveau du champ, de la bordure du champ et du paysage (Duru et al., 2015b).

**ENCADRE 2**

**Service écosystémique** : propriété ou processus d'un écosystème qui confère des avantages directs ou indirects à l'homme.

**Diversification temporelle** : consiste à allonger le temps qui sépare deux cultures d'une même espèce. Par exemple, passer d'une rotation blé-maïs à colza-blé-maïs-orge

**Biodiversité fonctionnelle** : ensemble des espèces qui contribuent à des services écosystémiques dans un agroécosystème.

## 2.2 Les services écosystémiques

Le concept de service écosystémique (SE) est de plus en plus utilisé dans le monde scientifique et dans les politiques publiques avec parfois des terminologies et des objets différents (encadré 3). Des acteurs comme le Millennium Ecosystem Assessment en 2005 (MEA, 2005), l'Agence Européenne de Environnement (EEA) et l'Efese (Evaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques) s'attachent à clarifier et standardiser les différents services écosystémiques.

La classification suivant le MEA catégorise les services écosystémiques en 4 groupes :

- **Services de support ou de soutien** : ils sous-tendent les autres services écosystémiques (par ex. formation des sols, cycle des nutriments, les habitats) et procurent tout ce qui est nécessaire à une plante ou un animal pour survivre. Ils ne sont pas directement utilisés par l'Homme mais conditionnent le bon fonctionnement des écosystèmes (recyclage des nutriments, production primaire) et donc la réalisation des trois autres types de services écosystémiques. Ce sont les services qui créent les conditions de base au développement de la vie sur Terre.
- **Services d'approvisionnement ou de production ou de prélèvement** : ce sont les services correspondant aux produits nutritionnels, matériels ou énergétiques et potentiellement commercialisables, issus du fonctionnement des écosystèmes. Cela inclut les aliments, l'eau et d'autres ressources (fibres, combustibles, produits biochimiques et pharmaceutiques, etc).

- **Services de régulation** : correspondent aux processus écologiques contribuant à l'activité régulatrice des écosystèmes ; c'est-à-dire la capacité à moduler dans un sens favorable à l'Homme des phénomènes comme le climat, l'occurrence et l'ampleur des maladies ou différents aspects du cycle de l'eau (crues, étiages, qualité physico-chimique) et du transport des matières (ex. érosion). Ce sont les services permettant de modérer ou réguler les phénomènes naturels (régulation du climat, de l'érosion, des bioagresseurs, etc).
- **Services culturels** : ces services permettent aux Hommes de dériver des avantages non matériels récréatifs, esthétiques et spirituels de leur interaction avec les écosystèmes. Ce sont les bénéfices non-matériels que l'humanité peut tirer des écosystèmes, à travers un enrichissement spirituel ou le développement cognitif des peuples (patrimoine, esthétisme, éducation, religion, etc).

Plusieurs classifications des services écosystémiques s'inspirant de celle du MEA (2005) ont été proposées récemment (encadré 3). La plupart d'entre elles (comme l'OCDE en 2008 ou CICES en 2013) retiennent les trois premières catégories de services du MEA (Figure 0. 5) : services d'approvisionnement, de régulation et culturels. Mais elles ne retiennent pas la quatrième catégorie qu'elles caractérisent de "fonctions" ou "processus" afin d'éviter le double comptage (Bastian et al., 2012; CICES, 2013; Kandziora et al., 2013). Ici, nous privilégions la catégorisation faite par le MEA, car notre approche est basée sur une caractérisation fonctionnelle dans laquelle les services de support/soutien sont quantifiables, mesurables et permettent de bien faire une analyse qui peut être indépendante de la production.

| Services de Support/Soutien                                                                                                                                                | Services de Production                                                                                                                                                                                        | Services de Régulation                                                                                                                                                                                                                                                | Services Culturels                                                                                                                                          |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <ul style="list-style-type: none"> <li>• Cycle de la matière</li> <li>• Cycle de l'eau</li> <li>• Formation des sols</li> <li>• Conservation de la biodiversité</li> </ul> | <ul style="list-style-type: none"> <li>• Alimentation</li> <li>• Eau</li> <li>• Fibres</li> <li>• Combustible</li> <li>• Ressources génétiques</li> <li>• Produits biochimiques et pharmaceutiques</li> </ul> | <ul style="list-style-type: none"> <li>• Du climat</li> <li>• De la qualité de l'air</li> <li>• Des flux hydriques</li> <li>• De l'érosion</li> <li>• Des maladies</li> <li>• Des parasites</li> <li>• De la pollinisation</li> <li>• Des risques naturels</li> </ul> | <ul style="list-style-type: none"> <li>• Valeurs spirituelles et religieuses</li> <li>• Valeurs esthétiques</li> <li>• Récréation et écotourisme</li> </ul> |

Figure 0. 5: Classification des services écosystémiques selon le MEA (2005).

### ENCADRE 3

Parmi les définitions issues de la littérature on trouve les définitions suivantes : « Les services écosystémiques sont les bénéfices que les humains tirent des écosystèmes » (MEA, 2005), ou « Les services écosystémiques représentent les bénéfices que les humains tirent des écosystèmes » (Costanza et al., 1997) ou « Les services écosystémiques sont les conditions et processus grâce auxquels les écosystèmes naturels et les espèces qui y vivent entretiennent la vie humaine » (Daily, 1997) ou « Les services écosystémiques sont les bénéfices que les humains retirent des fonctions des écosystèmes » (De Groot et al., 2002) ou « Les services écosystémiques sont les contributions directes et indirectes des écosystèmes au bien-être humain » (Boyd and Banzhaf, 2007).

D'autres définitions récentes mettent l'accent sur les contributions que les écosystèmes apportent au bien-être humain. Elles ont en commun de formaliser le lien entre la nature et le bien-être humain. Le concept de service écosystémique repose sur l'idée que le bien-être humain dépend de la qualité de l'environnement et des ressources qu'il peut en tirer.

### 2.3 Les services et disservices observés en agriculture et en particulier pour les mélanges d'espèces

Dans l'objectif de favoriser la diversité fonctionnelle, le mélange d'espèces est une pratique agricole qui consiste à faire coexister ensemble et pendant un temps significatif de leur cycle deux ou plusieurs espèces (Vandermeer et al., 1998; Lithourgidis et al., 2011; Brooker et al., 2015). Les mélanges d'espèces peuvent prendre différentes formes, par exemple en terme d'usage des cultures pour un mélange de deux espèces : (i) les deux espèces du mélange peuvent être récoltées et valorisées; (ii) une des espèces n'est pas récoltée et sert de couverture ou de plante de service pour l'autre culture (Bedoussac et al., 2021; Gardarin et al., 2022). En plus de l'usage des espèces, le mode d'insertion des cultures est une caractéristique importante des mélanges d'espèces. Lorsque les deux cultures ont un cycle synchronisé on parle de culture simultanée (les deux espèces sont semées en même temps et sont récoltées simultanément ou non), et lorsque leur cycle est décalé on parle de culture en relais (la seconde culture est semée dans la première et est récoltée simultanément ou persiste après la récolte de la première). Dans le cas d'une association entre une culture principale et une plante de service, cette dernière est généralement détruite ou exportée avant la fin du cycle de la culture principale (Gardarin et al., 2022). Les différents modes d'insertion pour les mélanges avec des plantes de services associées à une culture de rente ont été décrits par Gardarin et al. (2022)- *Figure 0. 6*

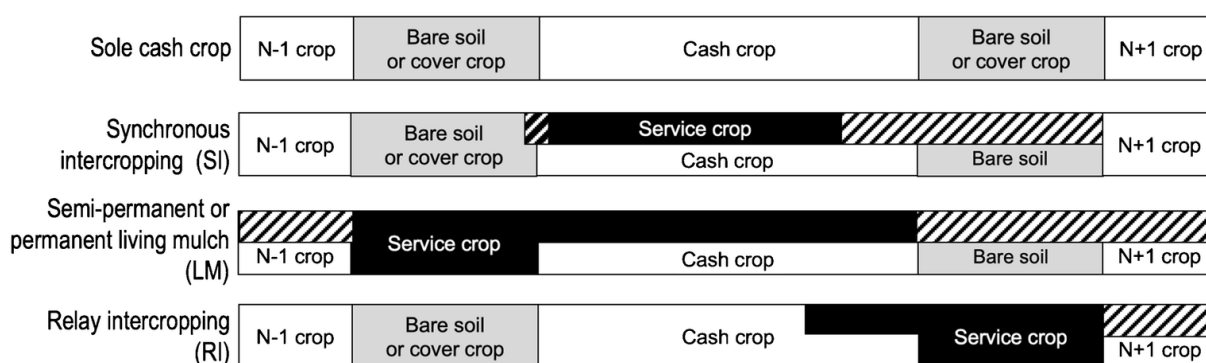


Figure 0. 6: Les trois principaux modes d'insertion d'une plante de service (en noir) dans la séquence des cultures commerciales (en blanc) : le paillage vivant (LM), la culture intercalaire synchrone (SI) et la culture intercalaire en relais (RI). D'autres configurations possibles sont indiquées dans les zones en pointillées (Gardarin et al., 2022).

Le mélange d'espèces n'est pas nouveau, il est souvent pratiqué dans les zones tropicales (Lithourgidis et al., 2011) et moins dans les pays tempérés où les mélanges les plus rencontrés sont les associations céréales-légumineuses. Le mélange d'espèces a été de plus en plus mis

en œuvre en agriculture biologique (Whitmore and Schröder, 2007; Lithourgidis et al., 2011). Le mélange d'espèces repose sur des principes écologiques de la biodiversité, les interactions entre les plantes et d'autres mécanismes de régulation naturelle. Les systèmes de culture constitués de mélanges d'espèces soigneusement conçus présentent de nombreux avantages potentiels dans diverses conditions environnementales, tant en agriculture tempérée que tropicale. Les différents avantages procurés par les mélanges ont orienté plus récemment les scientifiques vers l'analyse des services écosystémiques que pourraient rendre les mélanges d'espèces mais aussi toutes les stratégies de diversification (Altieri, 1999; Whitmore and Schröder, 2007; George et al., 2012; Smith et al., 2013). Les méta-analyses réalisées par Tamburini et al. (2020) et Beillouin et al. (2021) montrent l'effet positif de la diversification par association d'espèces sur la régulation de l'eau, le cycle des nutriments, le contrôle des bioagresseurs, la fertilité du sol, les pollinisateurs, etc. sans pour autant compromettre les rendements (Figure 0. 7). Les services écosystémiques de soutien et de régulation peuvent ainsi améliorer de 51 % la qualité de l'eau, de 63 % la lutte contre les insectes et les maladies et de 11 % la qualité des sols même si ces services sont fortement variables en fonction du type de mélange considéré (Beillouin et al., 2021). Par exemple, l'utilisation du trèfle comme couverture entre les rangées de cultures de brassicacées réduisait les populations de trois insectes nuisibles (*Brevicorne brassicae* L., *Artogeia rapae* L. et *Erioischia brassicae*) (Dempster, 1974). Les mélanges entre des espèces complémentaires sur le plan des occupations de niches écologiques (encadré 4), tels qu'une brassicacée associée à une légumineuse ou une céréale associée à une légumineuse sont efficaces pour gérer les adventices dans la parcelle (Cadoux et al., 2012; Hauggaard-Nielsen et al., 2009; Hauggaard-Nielsen and Jensen, 2005). Les mélanges avec les légumineuses, grâce à leur capacité fixatrice, sont les plus rencontrés dans les mélanges d'espèces et permettent d'améliorer le recyclage de l'azote dans le mélange et pour la culture suivante.

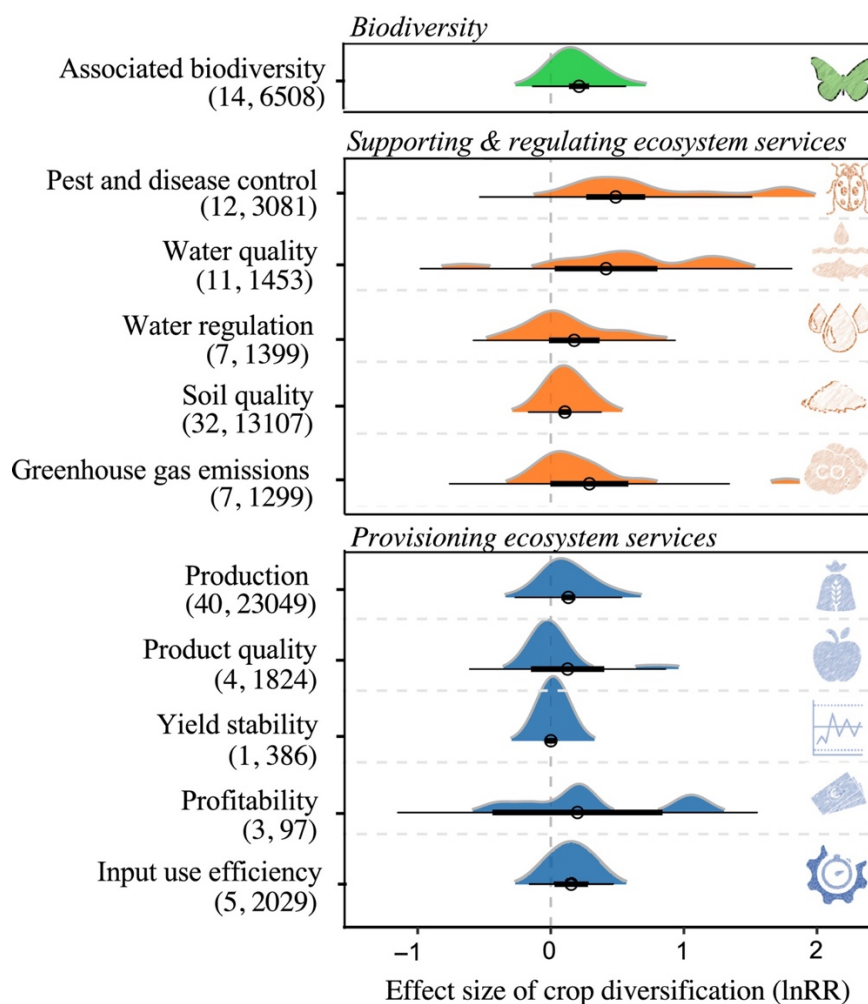


Figure 0. 7: Impacts de la diversification des cultures sur la biodiversité associée et sur les services écosystémiques d'approvisionnement, de soutien et de régulation. Les points, les lignes épaisses et les lignes fines représentent l'effet résumé médian estimé, les intervalles de confiance à 95 % (IC) et les intervalles de prédiction à 95 % (IP - voir section 2) des logRatios estimés à partir d'un modèle pondéré à effets mixtes (Beillouin et al., 2021).

Nous avons relevé ci-dessus les multiples services rendus par les mélanges d'espèces, ayant même fait l'objet de plusieurs méta-analyses (Beillouin et al., 2021; Tamburini et al., 2020). Malgré les potentiels bénéfices agronomiques rendus par les mélanges d'espèces, les surfaces cultivées en association sont encore minoritaires et ne peuvent pas être comptabilisées dans les statistiques agricoles françaises (Agreste, 2018). Il existe des difficultés à leur généralisation, particulièrement liées aux filières, à la faisabilité et au coût du tri des grains après récolte (Bedoussac et al. 2013). La revue de Meynard et al. (2013) sur la diversification agricole met en lumière des freins présents tout au long des filières, de la sélection variétale à la concurrence sur les marchés de matières premières, en passant par le manque de références techniques et de solutions de biocontrôle. Ces deux derniers points sont explicités par Mamane and Farès

(2020) qui insistent sur les risques sanitaires, notamment de maladies, engendrés par des associations d'espèces. Cela demande également un renouvellement au niveau des pratiques agricoles, entraînant par exemple une hausse du temps de travail lors du semis et de la récolte (Lithourgidis et al., 2011), ou des impasses techniques comme pour le désherbage chimique ou mécanique (Corre-Hellou et al., 2014). Enfin, le manque de connaissances opérationnelles sur les questions pratiques de conduites culturales telles que le labour, le semis, la protection phytosanitaire, la fertilisation et la récolte rend difficile la mise en œuvre des mélanges dans des systèmes agricoles hautement mécanisés (Tosti and Guiducci, 2010; Lithourgidis et al., 2011). L'une des connaissances opérationnelles faisant cruellement défaut réside en la difficulté à décider des espèces à mélanger pour atteindre les services attendus. Beaucoup d'expertise et d'empirisme, confortés par des connaissances scientifiques biologiques permettent de « choisir » les espèces à combiner pour assurer telles ou telles fonctions et services écosystémiques. Peu de travaux s'attardent sur la formalisation et la capitalisation de ces formes de connaissances pour un tel choix (Damour et al., 2014).

Bien que fréquents, les avantages et bénéfices des systèmes plurispécifiques ne doivent pas être généralisés. Toutes les cultures ne sont pas bénéfiques dans les mélanges, car elles ne génèrent pas systématiquement des services écosystémiques et peuvent impliquer des relations complexes et parfois désavantageuses et produisant des disservices (encadré 4). Ces disservices écosystémiques peuvent se manifester de différentes manières. Les mélanges d'espèces peuvent se concurrencer et avoir un impact négatif sur le rendement des cultures. Un autre exemple est celui des légumineuses qui sont plus sensibles à l'attaque des insectes à cause de leurs fleurs qui sont parfois attractives, rendant leur gestion en mélange souvent difficile et préjudiciable pour le mélange (Pousset, 2011).

**ENCADRE 4**

**Niche écologique** : ensemble des paramètres qui caractérisent les exigences écologiques (climatiques, alimentaires, reproductives...) propres à une espèce vivante et qui la différencient des espèces voisines d'un même peuplement.

**Disservice** : à la notion de service écosystémique on associe depuis récemment la notion de "disservice" ou "disservice écosystémique" qui désigne les effets négatifs des écosystèmes sur le bien-être humain. Plusieurs définitions ont été proposées dans la littérature scientifique : Lyytimäki et Sipilä (2009) définissent un disservice écosystémique comme "une influence négative des processus écologiques sur le bien-être humain ou la santé". Gómez-Baggethun and Barton (2013) le décrivent comme "les effets négatifs des écosystèmes et de leurs processus sur le bien-être humain". Zhang et al. (2007) utilisent le terme "disbenefit" et le définissent comme "une perte ou un coût induit sur les humains à cause des écosystèmes".

Ces définitions mettent toutes en évidence le caractère négatif des disservices écosystémiques pour le bien-être humain. Il s'agit en quelque sorte du versant contraire des services écosystémiques, qui représentent plutôt les bénéfices que les humains tirent des écosystèmes. Les disservices écosystémiques les plus couramment cités sont liés aux maladies véhiculées par la faune, aux ravageurs des cultures, à la prolifération d'espèces invasives, à la compétition des cultures pour les nutriments. Ils résultent souvent d'une mauvaise gestion ou d'une perturbation des écosystèmes.

La conduite des mélanges d'espèces nécessite de tenir compte de leur capacité à produire des services écosystémiques mais également des potentiels disservices. Le niveau de service et disservice dépend essentiellement de la gestion des écosystèmes agricoles à travers leur composition, pratiques agricoles, et l'environnement de production (Gardarin et al., 2022; Zhang et al., 2007a) (Figure 0.8). En résumé, l'agriculture dépend étroitement des services de soutien et de régulation fournis, tandis que la mauvaise gestion et la réduction de la biodiversité peuvent entraîner des disservices affectant négativement la production. La gestion intensive des terres agricoles et celle des écosystèmes naturels dans le paysage sont donc intimement liées.

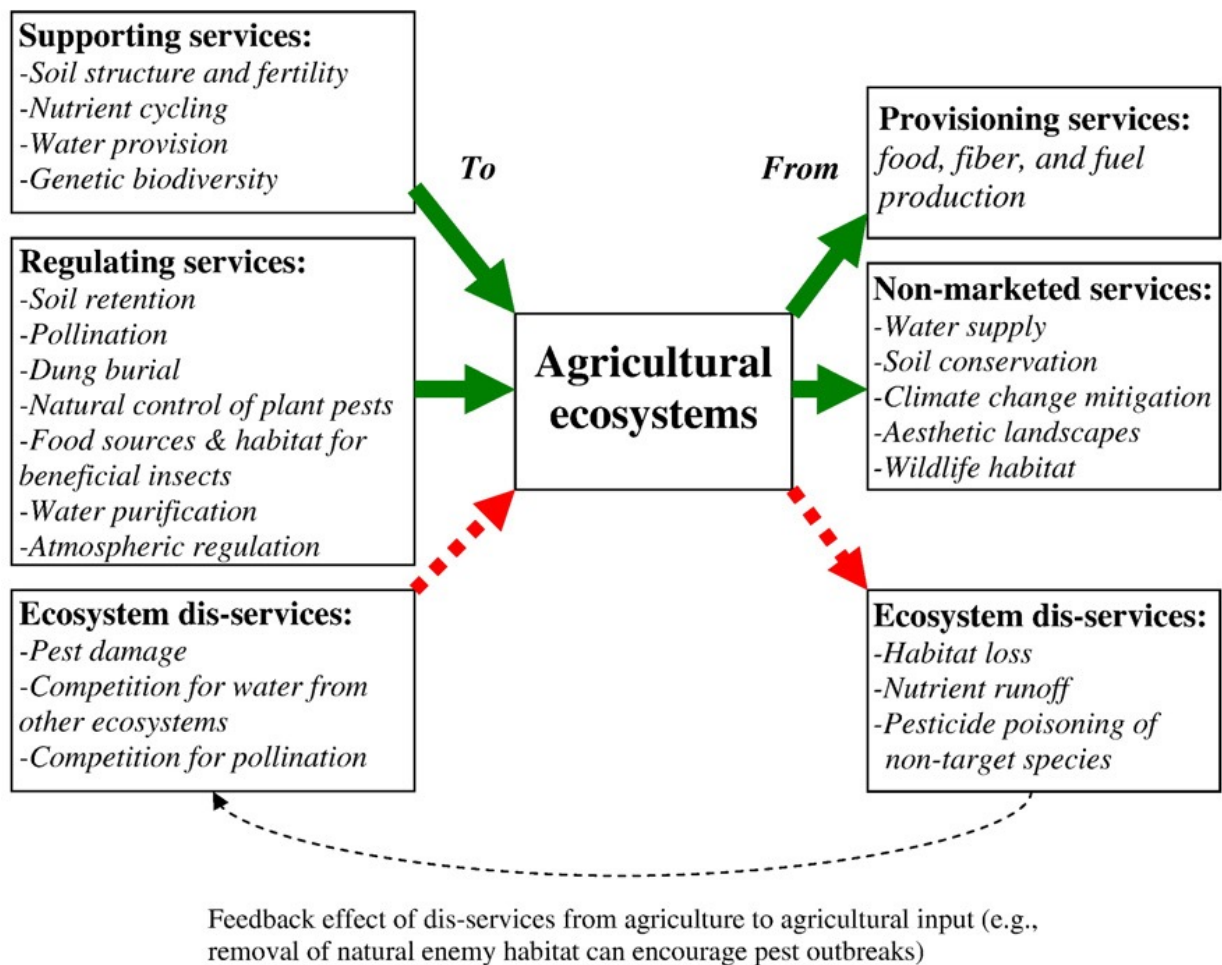


Figure 0. 8: Services et disservices écosystémiques de l'agriculture. Les flèches pleines indiquent les services, tandis que les flèches en pointillés indiquent les disservices (Zhang et al., 2007b).

### 3 L'écologie fonctionnelle comme base de conception des mélanges

#### 3.1 Qu'est-ce que l'écologie fonctionnelle

L'écologie fonctionnelle étudie la manière dont les traits biologiques et écologiques des organismes (morphologie, physiologie, phénologie) influencent leur fonctionnement, leurs interactions et le fonctionnement global de l'écosystème (Lavorel et al., 2013). Elle considère les organismes non pas en tant qu'espèces, mais en tant que groupes fonctionnels partageant des « caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques qui impactent la valeur sélective d'une espèce indirectement via ses effets sur la croissance, la reproduction ou la survie » communs qui leur confèrent un rôle similaire dans l'écosystème (Violle et al., 2007a). La définition des traits a longtemps été variable suivant les disciplines mais également suivant différents niveaux de lecture (interaction avec l'environnement, échelle de mesure, accessibilité

du trait) -encadré 5-. Les approches basées sur les traits sont de plus en plus utilisées en agronomie car elles permettent de mieux comprendre le lien entre la biodiversité et le fonctionnement des agroécosystèmes (Lavorel et al., 2013). L'écologie fonctionnelle permet de mieux cibler la gestion de la biodiversité dans les agroécosystèmes, en identifiant les traits clés des organismes qui contrôlent leur rôle fonctionnel et leur impact sur la production agricole et la production de services (Lavorel et al., 2013). Cette approche vise *in fine* à intégrer la biodiversité dans la conception et la gestion durable des agroécosystèmes. L'intérêt de cette approche réside dans sa capacité à établir des généralisations utiles, bien qu'elle manque parfois de précision pour décrire des mécanismes détaillés à petite échelle. Elle permet d'identifier des tendances générales et de travailler à un niveau supérieur, le groupe fonctionnel, sans étudier chaque espèce individuellement -Figure 0. 9- (Duarte et al., 1995; McGill et al., 2006).

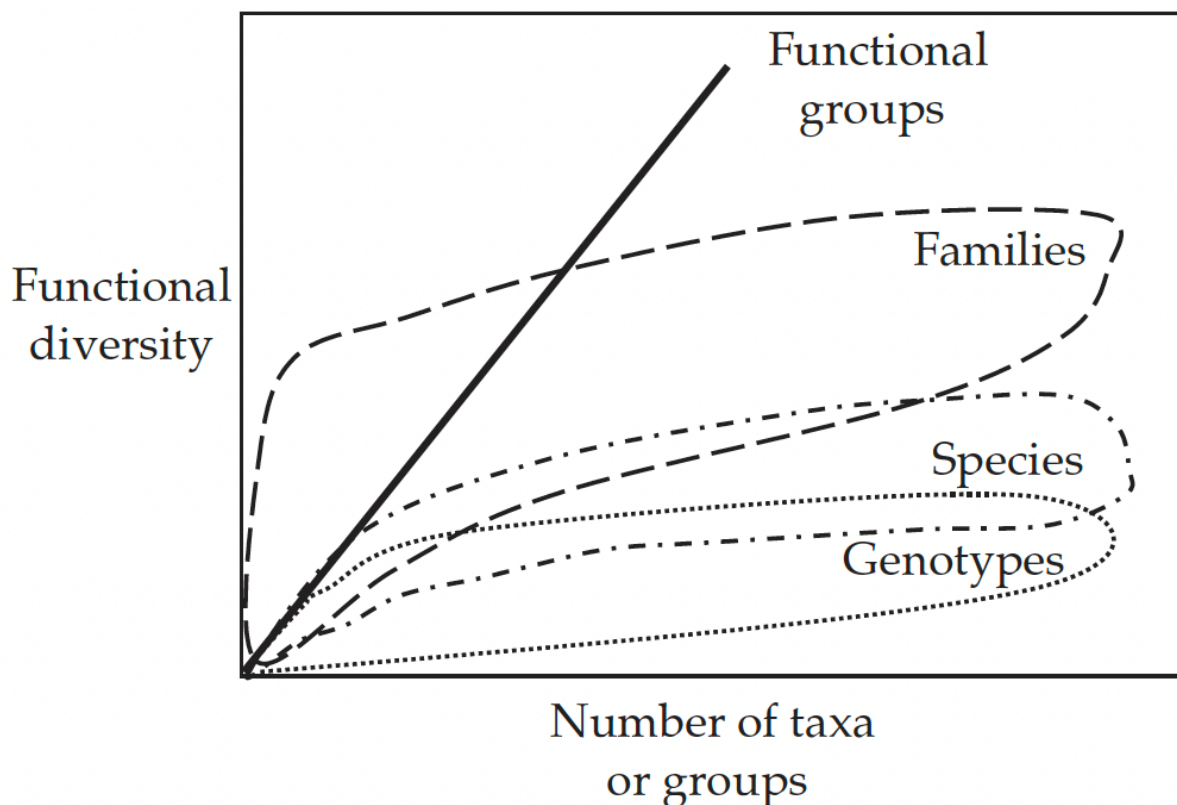


Figure 0. 9: Relations théoriques entre la richesse des différents taxons dans un écosystème et la quantité totale de variation des traits, c'est-à-dire la diversité fonctionnelle. (Mermillod-Blondin et al., 2002)

## ENCADRE 5

Les différentes déclinaisons que peuvent prendre un trait ont été explicitées dans le Tableau E. 1 :

Tableau E. 1 : Synthèse des définitions en lien avec les traits par Violle et al. (2007)

| Terms                                       | Definitions                                                                                                                                                                                                                                                        |
|---------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Individual level:                           |                                                                                                                                                                                                                                                                    |
| Overall definitions:                        |                                                                                                                                                                                                                                                                    |
| • Trait                                     | <ul style="list-style-type: none"> <li>Any morphological, physiological or phenological feature measurable at the individual level, from the cell to the whole-organism level, without reference to the environment or any other level of organization.</li> </ul> |
| • Attribute                                 | <ul style="list-style-type: none"> <li>Value or modality taken by a trait at a point of an environmental gradient.</li> </ul>                                                                                                                                      |
| • Functional trait                          | <ul style="list-style-type: none"> <li>Any trait which impacts fitness indirectly via its effects on growth, reproduction and survival.</li> </ul>                                                                                                                 |
| • Performance trait                         | <ul style="list-style-type: none"> <li>Direct measure of fitness. In plants, only three types of performance traits are recognized: vegetative biomass, reproductive output (e.g. seed biomass, seed number), plant survival.</li> </ul>                           |
| Interactions with environment:              |                                                                                                                                                                                                                                                                    |
| • Response trait                            | <ul style="list-style-type: none"> <li>Any trait the attribute of which varies in response to changes in environmental conditions.</li> </ul>                                                                                                                      |
| • Ecological performance                    | <ul style="list-style-type: none"> <li>Response of the whole-organism performance, assessed by one or more performance traits (maximum, mean or variance), to an environmental gradient.</li> </ul>                                                                |
| • Effect trait                              | <ul style="list-style-type: none"> <li>Any trait which reflects the effects of a plant on environmental conditions; community or ecosystem properties.</li> </ul>                                                                                                  |
| Population, community and ecosystem levels: |                                                                                                                                                                                                                                                                    |
| • Demographic parameter                     | <ul style="list-style-type: none"> <li>Population feature which directly conditions the finite rate of increase (<math>\lambda</math>) of the population: age- or stage-specific rates of survival, reproduction, growth, development.</li> </ul>                  |
| • Community or ecosystem property           | <ul style="list-style-type: none"> <li>Any feature or process measured at the community or ecosystem level</li> </ul>                                                                                                                                              |
| • Community functional parameter            | <ul style="list-style-type: none"> <li>Any feature resulting from the community-aggregation of functional traits</li> </ul>                                                                                                                                        |

Dans une logique de hiérarchisation des traits, Violle et al. (2007) a proposé un schéma (Figure E. 1) qui distingue les traits de performance et les traits fonctionnels. Cette réflexion est basée sur le paradigme « morphology, performance, fitness » de Arnold (1983). Les traits fonctionnels sont ainsi en amont des traits de performance. Ces derniers vont ensuite déterminer la performance de la plante à l'échelle individuelle.

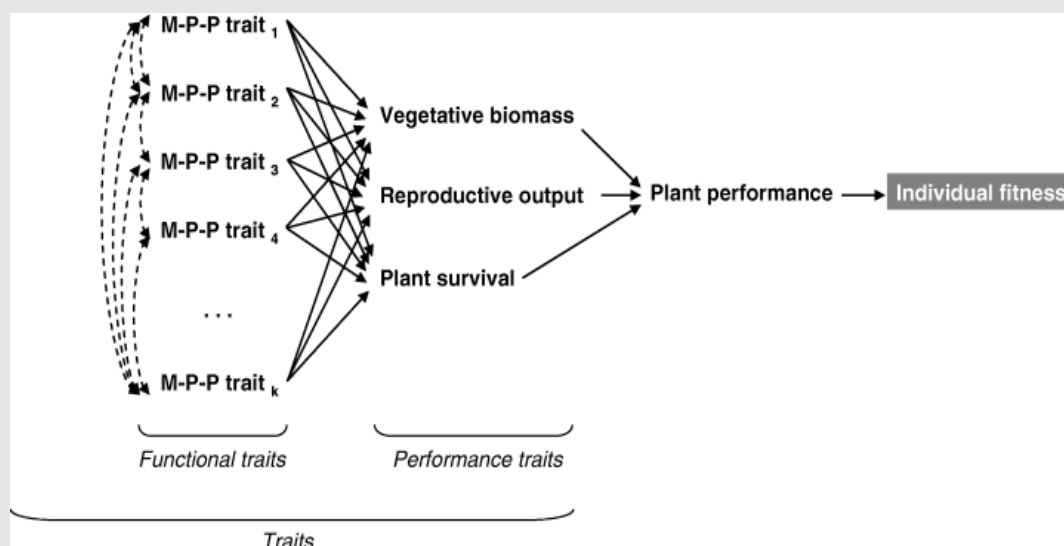


Figure E. 1: Le cadre d'Arnold (1983) revisité dans une perspective d'écologie végétale. Les traits morpho-physio-phénologiques (M-P-P) modulent un ou les trois traits de performance (biomasse végétative, reproduction et survie de la plante) qui déterminent la performance de la plante et, in fine, son aptitude individuelle. Les traits M-P-P peuvent être interdépendants (doubles flèches en pointillé).

### 3.2 L'aide à la conception des mélanges *via* une approche fonctionnelle

L'utilisation des concepts de l'écologie fonctionnelle permettra de comprendre le fonctionnement et de concevoir des mélanges d'espèces. L'approche par les traits fonctionnels permet d'appréhender les fonctions et stratégies des plantes et de sélectionner les traits d'intérêt pour la composition des mélanges (Lavorel and Garnier, 2002; Luck et al., 2009; de Bello et al., 2010; Fridley and Grime, 2010). La complémentarité entre espèces pour les traits fonctionnels clés régulant les interactions entre plantes et leur productivité dans les mélanges permet généralement une meilleure utilisation des ressources et une productivité accrue des mélanges (Hector et al., 1999; Hooper et al., 2005; Tilman et al., 2001). Un cadre en particulier, le modèle Traits-Fonctions-Services (Figure 0. 10) de l'écologie fonctionnelle, qui se base sur les traits des plantes, a été utilisé par plusieurs auteurs (Damour et al., 2014; Ouattara et al., 2023a) qui ont montré l'utilité de cette approche pour comprendre les liens entre les services écosystémiques rendus et les processus sous-jacents dans les agroécosystèmes. Cette approche basée sur le fonctionnement permet de travailler à un niveau supérieur de l'espèce qui ne tient pas compte au cas par cas de la spécificité de chaque espèce mais permet d'identifier des processus communs à différentes espèces. Ainsi, la capacité d'un agroécosystème à fournir des services se basera essentiellement sur les fonctions écosystémiques pertinentes à chaque service et à identifier quelles plantes, ou groupes de plantes, contrôlent ces propriétés le tout soumis aux conditions de l'environnement (Bengtsson, 1998; Kremen, 2005).

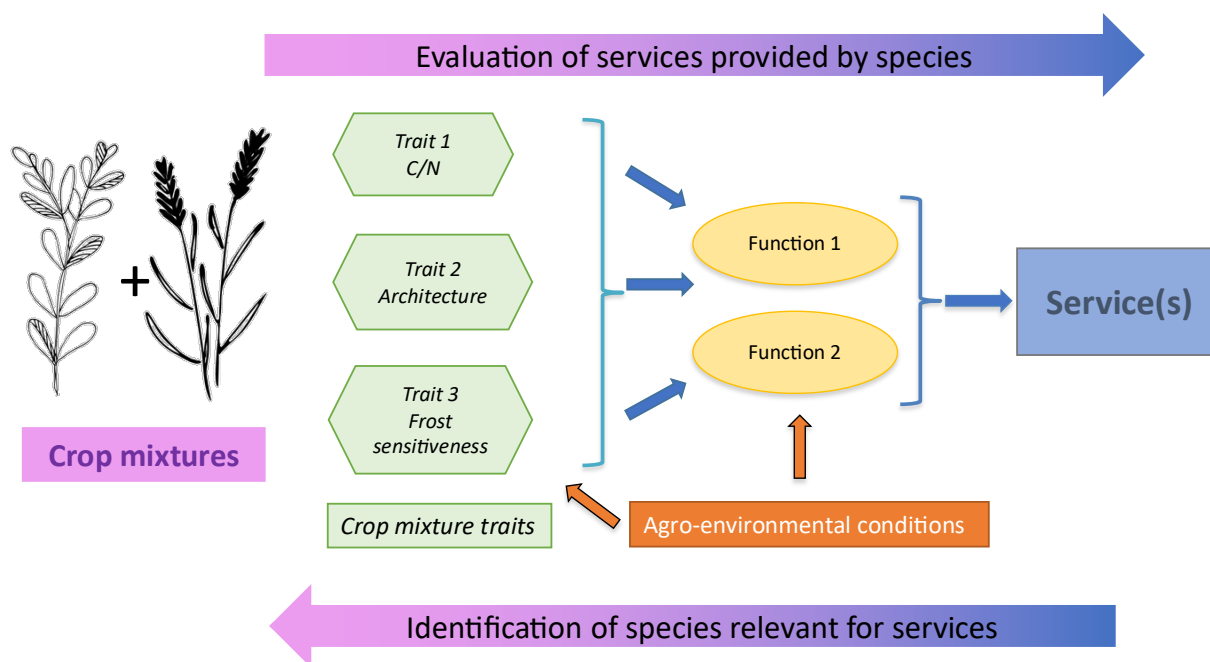


Figure 0. 10: Description du cadre d'écologie fonctionnelle Traits-Fonctions-Services. Inspiré de Médiène et al. (2016)

### 3.3 Comprendre l'assemblage fonctionnel des communautés d'espèces

Le principe de base de l'écologie fonctionnelle est de regrouper les espèces en fonction de leur similitude de réponse aux gradients écologiques (caractéristiques du milieu et pratiques) et d'effet sur les propriétés des agroécosystèmes qui vont déterminer les services rendus (Lavorel and Garnier, 2002). Un des enjeux majeurs en écologie est de comprendre l'assemblage des communautés, c'est-à-dire comment les espèces coexistent au sein d'une communauté, en identifiant les mécanismes sous-jacents. Les théories actuelles proposent essentiellement deux grands types de mécanismes pour expliquer les patrons d'assemblage observés. La théorie neutre postule que la stochasticité, comme la dispersion aléatoire des individus et la démographie locale, joue un rôle clé, indépendamment des différences de niche entre les espèces. La théorie des niches suppose au contraire que l'assemblage traduit des adaptations des espèces aux différentes niches écologiques disponibles. Notre étude s'inscrit dans ce deuxième cadre, car l'approche par les traits vise à relier les mécanismes d'assemblage à leurs profils fonctionnels. Elle suppose que les différences de traits fonctionnels, reflétant les caractéristiques biologiques des espèces, influencent leur probabilité de coexistence. Dans les cultures monospécifiques, la sélection de l'espèce et de la variété en fonction de leurs traits est

connue et utilisée depuis des décennies pour piloter les cultures. Cependant, dès lors que l'on souhaite mettre en place un système plurispécifique soumis aux interactions de compétition/facilitation et la variabilité des effets environnementaux, des trous de connaissances sur la manière de constituer ces mélanges apparaissent. La connaissance des règles d'assemblage des traits au sein des communautés peut alors aider à faciliter la conception des mélanges en tenant compte de leur compatibilité pour rendre les services visés.

### 3.4 Assemblage des espèces pour la conception des mélanges : mise à profit d'indicateurs fonctionnels

La compatibilité des traits est caractérisée par la divergence ou la convergence des valeurs de traits. La convergence et la divergence de traits chez les plantes font référence au fait que des espèces indépendantes évoluent vers des traits similaires (convergence) ou divergents (divergence) au fil du temps (Cornwell and Ackerly, 2009; Webb et al., 2002). En résumé, pour concevoir des associations plurispécifiques performantes, il est important de tenir compte des règles d'assemblage des traits fonctionnels au sein des communautés, en favorisant soit la convergence soit la divergence des valeurs de traits selon les services visés. La valeur ou attribut d'un trait est la modalité particulière prise par le trait en tout lieu et à tout moment (Lavorel et al., 1997). Les valeurs de traits sont toutefois fonction de l'environnement, des pratiques agricoles et des espèces en interaction (Römermann et al., 2016), leurs valeurs dans les conditions de culture en pur différeront de leurs valeurs en mélange. La conception des mélanges basée sur les valeurs de traits mesurés dans des conditions de culture pure ne garantit donc pas les mêmes performances en mélange.

L'utilisation d'indicateurs pour caractériser la relation fonctionnelle entre les valeurs de traits, permettrait de traduire leur performance en mélange (Ricotta and Moretti, 2011). Ces indicateurs comprennent des classifications, des sommes (Walker et al., 1999), des moyennes (Botta-Dukát, 2005; Ricotta, 2005; Schmera et al., 2009) ou des distances fonctionnelles au sein des mélanges d'espèces (Petchey and Gaston, 2002). Plusieurs auteurs ont mobilisé diverses métriques dans ce sens, un regroupement de ces mesures est fait dans l'article de Petchey et Gaston (2002). Dans la recherche en écologie et plus récemment en agronomie/agroécologie (Damour et al., 2015; Lavorel et al., 2007; Rakotomanga et al., 2023; Vandewalle et al., 2010)

deux indicateurs sont de plus en plus utilisés pour décrire et caractériser la composition des espèces. Il s'agit de :

- la valeur moyenne des traits pondérée par l'abondance de la communauté CWM (en anglais « *community-weighted mean* ») qui permet de caractériser la distribution des valeurs des différents traits d'un assemblage d'espèces donné, (Garnier et al., 2004). D'un point de vue écologique, cette métrique est comprise comme définissant les traits dominants d'une communauté et est directement liée à l'hypothèse du rapport de masse de Grime (1998) qui considère que les traits des espèces les plus abondantes déterminent largement les processus de l'écosystème (Mokany et al., 2008). Le CWM se calcule comme suit :

$$CWM = \sum_{i=1}^n x_i * p_i$$

Avec  $p_i$  l'abondance relative de chaque espèce,  $n$  le nombre d'espèces et  $x_i$  la valeur du trait pour chaque espèce  $i$ .

- le coefficient de Rao, qui est défini comme la dissimilarité attendue entre deux individus d'un assemblage d'espèces donné (Rao, 1982). L'indice de Rao se calcule comme suit :

$$RAO = \sum_{i,j=1}^S d_{ij} * p_i * p_j$$

Où  $d_{ij}$  est la dissimilarité entre les valeurs de trait des espèces  $i$  et  $j$ ,  $p_i$  et  $p_j$  l'abondance relative des espèces  $i$  et  $j$ ,  $S$  le nombre d'espèces.

Toutefois, Ricotta et Moretti (2011) soutiennent plutôt l'importance de combiner ces deux mesures dans un cadre unifié, en soulignant qu'elles peuvent être utilisées pour décrire deux facettes complémentaires de la relation entre la structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes comme la «moyenne» et la «dispersion» des traits fonctionnels au sein d'une communauté donnée. Dans le cadre de ce travail nous nous sommes donc focalisés sur ces deux indicateurs comme étant intéressants pour la conception des mélanges.

De cette partie il ressort que l'écologie fonctionnelle est une approche intéressante pour la conception des mélanges dans un objectif de rendre des services écosystémiques pour une agriculture basée sur la diversification des espèces. Toutefois, ces approches restent très conceptuelles et pas facilement appréhendables par les praticiens. Différents acteurs ont de ce fait évoqué la nécessité de produire des connaissances transférables ou facilement exploitables

par les praticiens même si elles sont basées sur des approches plus abstraites. Dans notre approche nous pensons que cela peut passer par la co-conception d'outils, qui agrègent ces connaissances, dont la prise en main est intuitive et constitue un support pour la conception de systèmes de culture diversifiés.

## 4 Co-conception de mélanges d'espèces pour les praticiens

### 4.1 La conception de mélanges d'espèces

L'aide à la décision ou l'aide à la conception sont précieuses pour traiter des problématiques complexes auxquelles l'agronomie doit faire face. L'aide à la conception se distingue de la décision dans la mesure où l'objectif n'est pas de sélectionner une solution parmi des alternatives possibles déjà existantes, mais d'élaborer une solution qui n'existait pas au démarrage du processus (Hatchuel and Weil, 2002). La conception de mélanges d'espèces, du fait de leur caractère peu répandu nécessite de concevoir des mélanges nouveaux adaptés aux besoins des agriculteurs et plus diversifiés que ceux existants aujourd'hui. Parmi la diversité des approches de conception de systèmes de culture innovants, Le Gal et al. (2011) proposent de distinguer deux grandes catégories. La première comprend les méthodes orientées vers la conception ("design oriented methods") où les chercheurs élaborent eux-mêmes de nouveaux systèmes. La seconde rassemble les méthodes d'accompagnement à la conception ("design support oriented methods") qui visent à assister les agriculteurs dans leur transition vers un nouveau système ou à outiller les conseillers agricoles pour les accompagner. Dans cette thèse, nous nous inscrivons dans une démarche d'aide à la conception des mélanges d'espèces. Nous cherchons donc à identifier les facteurs clés pour la conception de mélanges d'espèces, afin de les rendre disponibles pour les praticiens. Comme nous l'avons montré plus haut, les combinaisons entre les espèces sont grandes et les mélanges d'espèces se concentrent aujourd'hui autour d'un petit groupe de mélanges. L'approche développée dans cette thèse permettra d'identifier les règles d'assemblage d'espèces possibles, que les praticiens sur la base de leur expertise et d'un outil d'aide à la conception, vont mobiliser pour concevoir des mélanges d'espèces qui pourraient être nouveaux ou déjà connus et surtout adaptés localement.

Les travaux de Meynard et al. (Meynard, 2012; Meynard et al., 2012) proposent une autre classification en deux grandes catégories de la conception. La première est la conception

progressive ("conception pas-à-pas") qui consiste à transformer de façon graduelle, année après année, un système de culture existant, tout en visant des objectifs radicalement nouveaux, aboutissant *in fine* à des systèmes très différents du point de départ. La seconde est la "conception *de novo*" qui vise à inventer, sur la base d'une exploration large, des systèmes de culture innovants et en rupture, en décrivant leurs caractéristiques futures sans se préoccuper des étapes de transition. Dans le cadre de cette thèse, il est difficile de caractériser tous les mélanges d'espèces qui seront conçus comme étant des mélanges nouveaux. De plus, les mélanges conçus ne sont pas figés et sont appelés à être intégrés dans la succession culturelle globale et donc cela peut nécessiter un ajustement/réajustement sur du long terme.

#### 4.2 La place des utilisateurs dans le processus de conception : hybridation des connaissances

La recherche a identifié un besoin urgent de renouveler l'organisation traditionnelle de la conception en agriculture et de favoriser des approches plus ouvertes, décentralisées, contextualisées et participatives de la conception et de l'innovation (Vanloqueren and Baret, 2009; Berthet et al., 2018). Les processus de conception doivent s'appuyer sur l'exploration des connaissances scientifiques et empiriques (Quinio et al., 2022). Les agriculteurs ainsi que les différents acteurs du monde agricole sont de ce fait davantage impliqués dans le processus de conception et sont passés du statut d'utilisateur à celui de concepteur (Schiere et al., 2012; Martin et al., 2013; Prost et al., 2017). C'est la démarche de co-conception, de conception participative ou de conception inclusive dénommée « méthode orientée vers le soutien à la conception » par Le Gal et al. (2011) et visant à favoriser la capacité de conception et de transition progressive des agriculteurs à faire des systèmes innovants (Le Gal et al., 2011; Meynard, 2012) mais aussi d'apporter leur expertise et leur éthique dans le processus de conception pour une meilleure acceptabilité des éléments conçus. Les agriculteurs ne doivent pas être considérés uniquement comme des utilisateurs, mais aussi comme concepteurs (Le Gal et al., 2011; Prost et al., 2017). Des recherches récentes ont mis en avant l'utilisation de formes hybrides de connaissances pour concevoir des systèmes de culture agroécologiques (Coolsaet, 2016; Girard and Magda, 2020; Ouattara et al., 2023b; Prost et al., 2017). Elles montrent l'intérêt d'articuler connaissances fondées sur l'expérience et connaissances scientifiques. Certaines études soulignent la valeur des connaissances empiriques, pour compléter les connaissances scientifiques (Prost et al., 2018; Schon, 1992).

#### 4.3 Faciliter la conception pour les praticiens

La multitude des combinaisons d'espèces possibles pour la conception de mélanges ainsi que l'interaction avec le milieu pédoclimatique rendent difficiles la mise en œuvre des mélanges d'espèces. Pour une conception des mélanges adaptée aux conditions pédoclimatiques, cela implique que chaque agriculteur adapte la gestion de son mélange à son contexte de production (conditions pédoclimatiques et pratiques agricoles) (Lien et al., 2007; Verret et al., 2020). Les productions de connaissances multiples faites par les différents acteurs ne sont pas synthétisées de manière à pouvoir aider les agriculteurs dans la conception de leur système. Cette synthèse et cette mise à disposition des connaissances produites pour leur utilisation pratique devraient passer par une réadaptation vers des formalismes plus accessibles et plus « parlants » pour les acteurs (Havard et al., 2017; Quinio, 2021). Cela pourrait être notamment par des outils d'aide à la conception des systèmes. L'idée n'est pas de se substituer aux praticiens en leur proposant des mélanges d'espèces clés en main, mais plutôt, de les outiller à travers une synthèse des connaissances et leur implication pour les guider vers la conception de mélanges d'espèces propres à leur contexte. Les outils (logiciels, modèles, etc ;) ont souvent été utilisés pour traduire les systèmes complexes en mobilisant des connaissances existantes. Dans ce travail de thèse, nous proposons un prototype d'outil agrégeant différents types de connaissances (empiriques et scientifiques), pour l'aide à la conception des mélanges d'espèces.

### Problématique de la thèse

Dans une perspective de transition vers des systèmes de cultures agroécologiques, la diversification des agroécosystèmes *via* des mélanges d'espèces a été identifiée comme intéressante. Les mélanges soigneusement conçus permettraient de rendre des services écosystémiques afin de soutenir une agriculture durable et résiliente. Ces services écosystémiques se traduisent entre autres par une régulation naturelle des bioagresseurs et une fertilisation moins dépendante des intrants externes. Nous avons toutefois montré que la mise en place des mélanges fait face à un certain nombre de verrous, qui sont d'ordre organisationnel/technique et des verrous liés aux connaissances agronomiques pour la gestion des mélanges de cultures. Ce travail de thèse se positionne sur le volet lié aux connaissances agronomiques et ne traitera pas des questions organisationnelles/techniques.

Afin de choisir les bonnes espèces constitutives d'un mélange, il est nécessaire d'identifier une manière générique d'assembler les espèces les plus adaptées en fonction des conditions et des services écosystémiques recherchés (Lavorel et Garnier 2002 ; Luck et al. 2009 ; de Bello et al. 2010). L'écologie fonctionnelle nous paraît adaptée pour conduire cette réflexion, au vu de sa capacité à établir des généralisations fonctionnelles au sein d'une communauté. Ces généralisations fonctionnelles serviront de base pour des conceptions plus fines de mélanges d'espèces adaptés aux contextes de production.

**L'objectif de ce travail de thèse est, de proposer une méthode générique de conception des mélanges d'espèces basée sur une approche d'écologie fonctionnelle prenant en compte les conditions locales et les services écosystémiques recherchés.**

Les mélanges d'espèces, bien que minoritaires dans les agroécosystèmes actuels, constituent un levier potentiel pour diversifier les systèmes de culture à travers des associations de cultures, des couverts d'interculture, l'introduction de plantes de service allant de deux à plusieurs espèces que l'on retrouve aussi bien chez des praticiens innovants que dans des études scientifiques. Ce qui nous a conduits à nous poser comme première question de la thèse :

### **Q1 : Quels sont les mélanges les plus répandus et quels sont les services qui leurs sont associés ?**

Au vu des dimensions techniques et organisationnelles qui sont les plus contraignantes pour les agriculteurs, nous faisons l'hypothèse (**hypothèse 1**) que « les mélanges dont la mise en œuvre technique est la plus facile sont ceux qui sont les plus rencontrés dans la littérature scientifique et chez les praticiens ».

Après avoir identifié les mélanges d'espèces les plus rencontrés, nous nous sommes intéressés aux verrous liés aux connaissances dont la principale conséquence est le cantonnement sur très peu de mélanges dont les preuves ont été faites sur leur intérêt. Cette première étape d'analyse de l'existant a permis (i) de guider le choix des espèces à travailler pour une expérimentation, en se focalisant sur celles qui n'étaient pas beaucoup mesurées dans la littérature et pourtant testées au champ et (ii) d'identifier les espèces et les valeurs de traits des espèces que l'outil devra renseigner. L'utilisation de l'écologie fonctionnelle, comme nous l'avons montré plus haut, permet de guider le choix des espèces pour concevoir un mélange en se basant sur les traits fonctionnels et ainsi explorer de nouveaux mélanges potentiels. Toutefois les valeurs des traits des plantes étant variables en fonction de l'espèce avec laquelle elles sont associées et en fonction de l'environnement pédoclimatique, il est crucial d'identifier comment se fait cette variation, notre deuxième question de recherche se décline donc comme suit :

### **Q2 : Comment varient les valeurs de traits des espèces lorsqu'elles sont en mélanges ?**

Etant donné que les effets de compétition et de facilitation ne sont pas les mêmes d'un mélange à l'autre et que l'adaptabilité des plantes n'est pas la même, nous faisons les hypothèses suivantes :

**Hypothèse 2 :** Les valeurs de traits en mélanges sont différentes de celles en culture pure

**Hypothèse 3 :** Les valeurs de traits varient différemment d'une espèce à l'autre

### **Q3 : Comment définir des règles d'assemblage des mélanges à partir de valeurs de traits mesurées en culture pure ?**

Comme nous l'avons montré plus haut, les mélanges d'espèces qui produisent des services écosystémiques et peu de disservices sont ceux qui ont une complémentarité dans l'occupation des niches écologiques. Nous faisons donc les hypothèses suivantes :

**Hypothèse 4 :** Les règles d'assemblage sont définies par le niveau de complémentarité des valeurs de traits dans le mélange.

**Hypothèse 5 :** La complémentarité des valeurs de traits repose sur la convergence et la divergence fonctionnelle au sein du mélange.

Au-delà de la variabilité des valeurs de traits, il est important de savoir quels sont les traits importants pour la réalisation d'un service écosystémique donné ainsi que le mode d'assemblage optimal de ces traits pour rendre ce service. Un même trait peut être impliqué dans la réalisation de plusieurs services, mais c'est sa valeur et la complémentarité qui résulte de son assemblage, qui permet d'aboutir à la réalisation d'un service ou d'un autre. L'amélioration des flux d'azote et la régulation des adventices ont été identifiées comme des services primordiaux recherchés par les agriculteurs. Nous avons fait le choix de nous focaliser sur ces deux services écosystémiques dans le cadre de ces travaux. Nous nous sommes donc posés les questions suivantes :

### **Q4 : Quels sont les traits et fonctions impliqués dans la réalisation des services écosystémiques d'amélioration des flux d'azote et de régulation des adventices ?**

L'approche Traits-Fonctions-Services permet de traduire le fonctionnement des communautés et des services écosystémiques associés. Nous faisons l'hypothèse (**Hypothèse 6**), que l'utilisation du modèle Traits-Fonctions-Services permettra d'établir les liens entre les traits fonctionnels et les processus biologiques à l'origine de la réalisation de services écosystémiques au sein d'un mélange d'espèces dans des conditions agro-environnementales données.

### **Q5 : Comment les traits impliqués dans l'amélioration des flux d'azote et dans la régulation des adventices doivent-ils être assemblés pour effectivement rendre ces services ?**

Les connaissances sur les mélanges d'espèces qu'elles soient empiriques ou scientifiques sont détenues par différents acteurs à travers les expériences acquises sur le terrain pour ce qui concerne les praticiens, et à travers les travaux de recherche pour les scientifiques. Ces connaissances sont complémentaires pour la conception de mélanges innovants. Nous faisons donc l'hypothèse suivante :

**Hypothèse 7 :** L'hybridation des connaissances expertes et scientifiques permettra de combler les trous de connaissances indispensables pour l'utilisation de la démarche Traits-Fonctions-Services dans le processus de conception de mélanges.

Les connaissances produites en l'état ne sont pas immédiatement et directement utilisables par les praticiens, car il existe des multitudes de combinaisons de mélanges d'espèces. De plus, comme évoqué plus haut, l'approche fonctionnelle permet de gagner en généricité, mais nécessite une réadaptation pour être utilisée à petite échelle. Dans le cas des agriculteurs, cela nécessite de tenir compte de leur contexte de production et du contexte pédoclimatique des parcelles (Lien et al. 2007 ; Verret et al. 2020). La co-conception d'outil permet d'agréger toutes les connaissances et rend l'utilisation de ces derniers plus adaptés aux besoins des praticiens. Nous avons donc conçu un premier prototype d'outil basé sur les connaissances produites dans la thèse sur la conception de mélanges d'espèces mobilisant le modèle Traits-Fonctions-Services.

### Organisation du manuscrit

Ce travail de thèse s'articulera autour de 5 chapitres (Figure 0.10), le cœur de la thèse mobilise une approche fonctionnelle basée sur les traits des plantes. Le modèle Traits-Fonctions-Services de l'écologie fonctionnelle, au-delà de son utilisation pour décrire et traduire le fonctionnement des agroécosystèmes, a été utilisé pour la construction d'un outil d'aide au choix de plantes de service à associer au colza (Médiène et al., 2016; Ouattara et al., 2023b). Nous avons utilisé cet outil pour la prise en main de l'approche Traits-Fonctions-Services, puis avons approfondi cette démarche en évaluant, à partir de cet outil, les plantes de service dans des contextes environnementaux contrastés. Ce travail sur le colza (**Chapitre 1**) a mis en évidence la nécessité d'élargir cette démarche à d'autres espèces. Pour cela, dans le **deuxième chapitre** de la thèse nous avons, en premier abord, identifié les mélanges les plus rencontrés/recherchés par les praticiens et pour obtenir quels services écosystémiques. Nous avons ainsi fait un état des lieux sur les grands types de mélanges c'est-à-dire les familles de plantes les plus utilisées, leur mode d'insertion, les services écosystémiques les plus recherchés ou rendus par les praticiens et les scientifiques. Dans le **Chapitre 3**, nous avons entamé la réflexion sur la manière de concevoir différents mélanges en particulier sur la manière dont nous devons considérer les traits des plantes (traits en pur *vs.* en mélange). Nous avons donc traité la question de la variabilité des traits et des indicateurs fonctionnels utilisables pour concevoir des mélanges d'espèces dans ce chapitre. Un dispositif expérimental conduit sur deux ans a été mis en place pour étudier 6 espèces conduites en pur et en mélange bispécifique. Le modèle Traits-Fonctions-Services que nous avons pris en main dans le premier chapitre a été mobilisé comme cadre de réflexion pour la construction d'arbres fonctionnels génériques pour la conception de mélanges permettant l'obtention de deux services : l'amélioration des flux d'azote et la régulation des adventices (**Chapitre 4**). Le **cinquième et dernier chapitre** est consacré à la méthodologie de conception d'un prototype d'outil d'aide à la conception de mélanges dénommé EcosysteMIX, qui est basé sur les connaissances produites dans les précédents chapitres pour passer d'une approche conceptuelle à une phase appliquée.

### Démarche

Quatre grandes approches ont été utilisées pour la conduite de cette thèse : la construction et l'analyse d'une base de données, la conduite d'ateliers de partage de connaissances, de la modélisation et la conduite d'une expérimentation au champ (*Figure 0. 11*). La méthodologie détaillée de ces différentes approches est présentée dans les différents chapitres de cette thèse, nous ne ferons donc qu'une description synthétique dans cette partie.

(i) **Construction et analyse d'une base de données** : Nous avons construit une base de données en mobilisant trois sources différentes d'informations (une enquête auprès des agriculteurs, 11 réseaux expérimentaux multi-acteurs et une revue de la littérature scientifique) à l'échelle européenne et à dominante française. Cette approche a permis de répondre à la Question 1.

(ii) **Expérimentation au champ** : Un dispositif expérimental a été conçu et conduit sur le site de Thiverval-Grignon en 2021/2022 et à Versailles en 2022/2023. Ce dispositif a permis de tester la conduite en culture pure et en mélange de 6 espèces. Les espèces constitutives de ce dispositif étaient l'avoine, le lupin, la cameline, le lin, le pois et le sarrasin et les mélanges testés étaient le lupin/avoine, le lin/pois et le mélange cameline/sarrasin. Nous avons mesuré des traits de plante tels que la hauteur, la biomasse à la floraison, la surface foliaire etc. Cette approche nous a permis de répondre aux Questions 2 et 3 de la thèse.

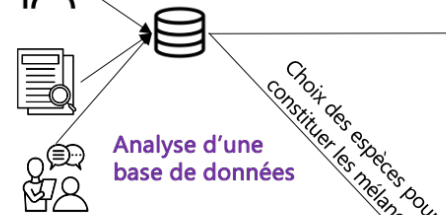
(iii) **Conduite d'ateliers de partage de connaissances** : Des ateliers de partage de connaissances avec différents acteurs, à savoir des scientifiques, des agriculteurs et des conseillers ont été organisés pour décrire le fonctionnement des mélanges pour la réalisation de deux services écosystémiques (recyclage de l'azote et régulation des adventices). Au total 21 experts ont été invités pour ces ateliers. Les ateliers ont été organisés en deux étapes, une première vague d'ateliers basés sur l'identification des traits, des fonctions pour la réalisation d'un service donné et une deuxième vague sur l'identification des règles d'assemblage entre traits pour la réalisation du service. Les ateliers de partage de connaissances nous ont permis de répondre aux Questions 4 et 5 de la thèse.

(iv) **Modélisation et développement** : Nous avons utilisé cette approche dans le chapitre 1 pour évaluer 20 plantes de service associées au colza. En outre, cette démarche nous a permis de retranscrire les informations que nous avons produites dans les chapitres 2, 3 et 4, sous

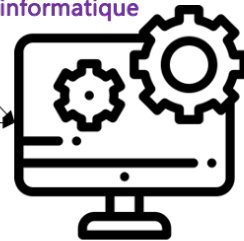
forme d'un modèle, afin de construire une première ébauche d'un prototype d'outil d'aide à la conception de mélanges bispécifiques (EcosysteMIX) dans le Chapitre 5.

**Chapitre 2 :** Évaluation des services écosystémiques fournis par les mélanges d'espèces grâce à une approche de complémentarité des connaissances

**Q1 :** Quels sont les mélanges les plus répandus et quels sont les services qui leur sont associés ?

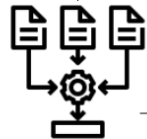


**Modélisation  
Développement  
informatique**



**Chapitre 5:** Prototype de EcosysteMix : Un outil d'aide à la conception de mélange

Utilisation du même cadre:  
• de modélisation  
• Fonctionnel TFS



**Modélisation**

Choix des traits à mesurer

**Chapitre 1:** La modélisation hiérarchique met en évidence la manière dont la fourniture de services écosystémiques par les plantes de services associées au colza dépend de la valeur de leurs traits fonctionnels.

**Chapitre 3 :** Variabilité des traits fonctionnels en mélange d'espèces et indicateurs fonctionnels pour la conception de mélanges

**Expérimentation**



**Q2 :** Comment varient les valeurs de traits des espèces lorsqu'elles sont en mélanges ?

**Q3 :** Comment définir des règles d'assemblages des mélanges à partir de valeurs de traits mesurées en culture pure ?

Utilisation d'indicateurs fonctionnels

Arbres fonctionnels pour la construction du modèle

Validation d'indicateurs fonctionnels

Choix des traits à mesurer

**Atelier de  
partage de  
connaissances**



**Chapitre 4:** Une approche d'écologie fonctionnelle pour définir une méthode conceptuelle pour la conception de mélanges d'espèces : une étude de cas sur le cycle de l'azote et la gestion des mauvaises herbes

**Q4 :** Quels sont les traits et fonctions impliqués dans la réalisation des services écosystémiques d'amélioration des flux d'azote et de régulation des adventices ?

**Q5 :** Comment les traits impliqués dans l'amélioration des flux d'azote et dans la régulation des adventices doivent-ils être assemblés pour effectivement rendre ces services ?

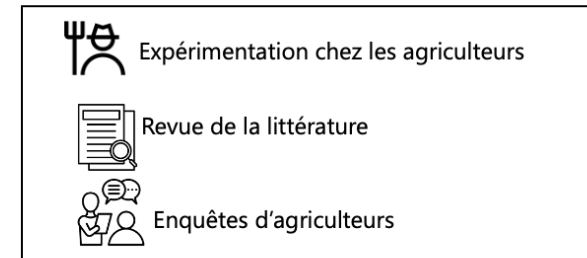
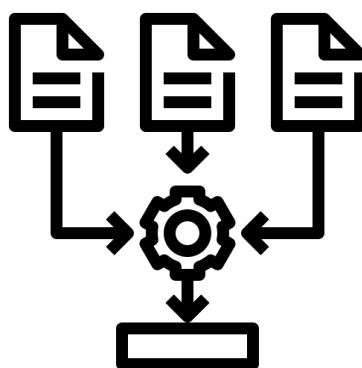


Figure 0. 11: Schéma synthétique de la démarche de la thèse : une démarche entre analyse de données, modélisation, expérimentation et atelier de partage de connaissances multiacteurs.



Photo du lupin conduit en expérimentation sur le site de Versailles en 2022/2023 (©M. Ouattara)

**Chapitre 1 : La modélisation hiérarchique met en évidence la manière dont la fourniture de services écosystémiques par les plantes de service associées au colza dépend de la valeur de leurs caractéristiques fonctionnelles.**



Ce chapitre correspond à l'article publié dans le journal *Agricultural, Ecosystems and Environment*.

Ouattara, M.S., Paut, R., Valantin-Morison, M., Verret, V., Médiène, S., 2023. Hierarchical modeling highlights how ecosystem service provisioning by service crops intercropped with oilseed rape depends on their functional trait values. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 357, 108690. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108690>

Entre 2013 et 2017 un projet de recherche multiacteurs a été conduit au sein de l'UMR Agronomie en partenariat avec différents instituts techniques. Ces travaux ont permis de construire un outil d'aide à la conception dénommé CAPS (Colza Associé à des plantes de service) que nous avons mobilisé dans ce chapitre. Notre objectif était de rassembler des connaissances sur les services rendus par les espèces en mélange avec le colza, afin d'aider au choix des espèces constitutives du mélange, en fonction des services écosystémiques recherchés et en utilisant l'approche traits-fonctions-services.

**Positionnement dans la thèse :** Le premier intérêt de l'utilisation de ce travail **était de me familiariser avec l'approche traits-fonctions-services**, d'identifier les limites de son utilisation et d'en tenir compte pour la conception d'un nouvel outil qui prendrait en compte d'autres espèces que le colza et qui ne serait pas uniquement focalisé sur les plantes de service.

**Apport :** A partir de ces travaux nous avons observé que l'approche traits-fonctions-services était intéressante pour traduire les systèmes de culture complexes. Toutefois, nous avons identifié la nécessité d'améliorer les aspects suivants dans notre démarche. Premièrement, CAPS est basée sur les valeurs de traits des plantes de service sans tenir compte de celles du colza. Deuxièmement, CAPS utilise les valeurs de traits en pur sans autre modification pour traduire l'effet du mélange. Ces deux éléments sont des limites dans la prise en compte de la complémentarité fonctionnelle des traits lorsqu'on fait un mélange.

**Hierarchical modeling highlights how ecosystem service provisioning by service crops intercropped with oilseed rape depends on their functional trait values.**

### Highlights

- Service crops associated with oilseed rape provide ecosystem services.
- The level of the disservice increased when the ecosystem services provided increased.
- Some species functional groups can provide multiple ecosystem services and other only one.

### Abstract

The mix of oilseed rape with service crops is currently considered to be an interesting way to reduce the use of external inputs by supporting the provision of ecosystem services.

Our aim was to synthesize knowledge on the services provided by service crops mixed with oilseed rape, in order to inform the choice of service crops using the trait-function-service functional ecology approach.

To do so, we built a simulation model of trait-function-service based on expert knowledge and the scientific literature on weed regulation, nitrogen recycling, and pest regulation, as well as the disservice related to competition. We simulated the ecosystem services and the disservice provided by 20 service crops clustered in functional groups.

Our results showed that the trait values of height, dead biomass in contact with the soil, growth rate, earliness, leaf area, nitrogen fixing capacity, drought resistance and biomass production potential were the traits that were decisive for the classification of species into functional groups. The services provided differed according to the functional groups and therefore the values of their traits. Hence, some functional groups can provide multiple services while some are single service. We also showed that the level of the disservice increased when the ecosystem services provided increased.

The identification of the traits of interest allows us to orient research on the assembly rules of the traits and thus the interspecific mixtures with oilseed rape most likely to provide a given ecosystem service.

**Keywords:** species mixture, plant traits, decision tool, DEXi model, co-designing, trait-function-service approach

## 1 Introduction

Current farming systems based on simplification, mechanization and input use intensification have shown their limits with regard to sustainable and resilient agriculture (Tilman et al., 2002; Hazell and Wood, 2008; Tamburini et al., 2020). Agricultural intensification is considered to be one of the major drivers of habitat and biodiversity loss, soil and water degradation, environmental pollution and greenhouse gas emissions (Power, 2010; Campbell et al., 2017; Tamburini et al., 2020). Oilseed rape is one of the most intensive crops, it is very demanding in terms of nitrogen (on average 162 kg/ha), presents high levels of pest pressure and pesticide use (number of pesticide application at the full recommended dose of 6.1 (Agreste, 2022a)), and is often inserted in a short rotation of oilseed rape - winter wheat - winter barley that is widespread throughout northern France. To date, the management of oilseed rape has required a large use of phytosanitary products (Primot et al., 2006; Flenet et al., 2007; Valantin-Morison and Meynar, 2012). Due to the strong pressure of bioaggressors and to summer and autumn droughts, oilseed rape areas have decreased by 26% since 2016 in France (Agreste, 2022a).

One lever that can be considered to address these challenges is to diversify cropping systems through the introducing of new crops in time and space at the plot level, to provide ecosystem services. The use of crop mixtures can provide biological regulation, thus reducing the use of pesticides and their negative impacts (Lassaletta et al., 2014; Michel Duru et al., 2015b). Many studies concerning the cultivation of oilseed rape with service crops have been carried out, with different crop management (sowing date, harvest date, etc.) (Valantin-Morison and Meynar, 2012; Lorin, 2015; Genard et al., 2017). We will consider in this paper service crops that are sown simultaneously with oilseed rape and harvested simultaneously or not, if they are killed during the winter by the frost or by chemicals. In these latter cases, the service crop is a dead mulch in spring when oilseed rape starts growing again.

In the current state of knowledge, the possibilities of mixing oilseed rape species with other plants present numerous challenges. The level of competition or facilitation between the service crop and the oilseed rape is difficult to anticipate because it strongly depends on the production context (Lorin, 2015). In addition, the range of possible combinations of oilseed rape with other species is vast, and the farmer's choice will depend on the objective sought and the potential of the service crop (Lorin et al. 2015). Increasing crop diversity can also be a

source of disservice, particularly by negatively impacting the yield of oilseed rape or, in some conditions, favoring insect attacks that could be attracted by the mixed plant (Pousset, 2011). In order to rationally choose the plants to mix with oilseed rape according to the services sought, it is necessary to identify a generic way of assembling the most adapted service crop according to the conditions and ecosystem services sought (Lavorel and Garnier, 2002; Luck et al., 2009; de Bello et al., 2010). Functional traits and their values have been identified as essential information to guide species assembly, and the key mechanisms by which species influence agroecosystem functioning (Tilman, 1985). Plant traits are the morphological, physiological and phenological characteristics of a plant, measured at the individual scale (Lavorel et al., 1997; Violle et al., 2007a) and their values or attributes are the particular modalities they can take.

The trait-function-service framework commonly used in functional ecology, which is based on plant traits and functioning, has been used by several authors (Boyer et al., 2007; de Bello et al., 2010; Damour et al., 2014). They have shown the usefulness of biological processes for understanding the links between the services provided and the species present in agroecosystems. The ability of an agroecosystem to provide services consists first of assigning relevant ecosystem functions to each service and identifying which plants, or groups of plants, control these properties (Bengtsson, 1998; Damour et al., 2014; Kremen, 2005; Médiène et al., 2016).

The trait-function-service approach is however limited by the lack of knowledge on some traits or functions not addressed by the literature (Tamburini et al., 2020). There is also a lack of knowledge about farming practices in the trait-function-services framework. Some experts do nevertheless have knowledge that could fill this gap (Salembier et al., 2021a; Quinio et al., 2022; Toffolini et al., 2017a). This expert knowledge could be mobilized and combined with knowledge from the scientific literature to propose locally adapted tools and solutions that can be used by practitioners (Girard, 2004, 2015).

Our aim is to gather knowledge on the services provided by species mixed with oilseed rape, in order to assist in the choice of species in the mixture, in relation to the ecosystem services sought and using the trait-function-service approach. We therefore built a hierarchical tree synthesizing the knowledge of traits, functions and services and used it to identify the potential services of such mixtures. We evaluated the capacity of a service crop to provide services during oilseed rape growing season by simulating 50,000 agronomic and environmental conditions with this model. In total, 20 service crops that can be mixed with oilseed rape were considered

for this study. We then: (i) identified in a generic way the main plant traits that contribute to provide the main ecosystem services of oilseed rape crops in a mixture; (ii) identified the functional groups of plants and the services they provide, including generalist (providing multiple services) and/or specialist (providing a single service) functional groups; and (iii) identified the trade-off between the disservice due to competition between the service crop and oilseed rape and the ecosystem services delivered by the service crop.

## 2 Material and methods

### 2.1 General framework

We selected three ecosystem services (weed regulation, pest regulation and nitrogen recycling) and one disservice (competition with oilseed rape) for evaluating their potential in oilseed rape mixed with service crops. They have been selected according to the results of a survey of 42 innovative farmers practicing oilseed rape mixture with service crops in western France.

Functional tree models (one tree for each service) were built with experts on the functioning of mixtures, during several workshops, based on the functional ecology approach trait - function - service. This expert knowledge was completed by scientific literature to build the functional trees (Figure 1. 1, Step 1). A second step consisted in the identification of 20 service crops to be considered in this study. We built a trait database for these selected service crops by again mobilizing data from the scientific literature and experts' knowledge (Step 3). The functional trees were implemented using the DEXi software (Bohanec, 2022) and validated by experts (Step 4). Finally, we implemented DEXi trees in R in order to run simulations for the 20 species in 50,000 agro-environmental situations and to determine the level of services they can provide.

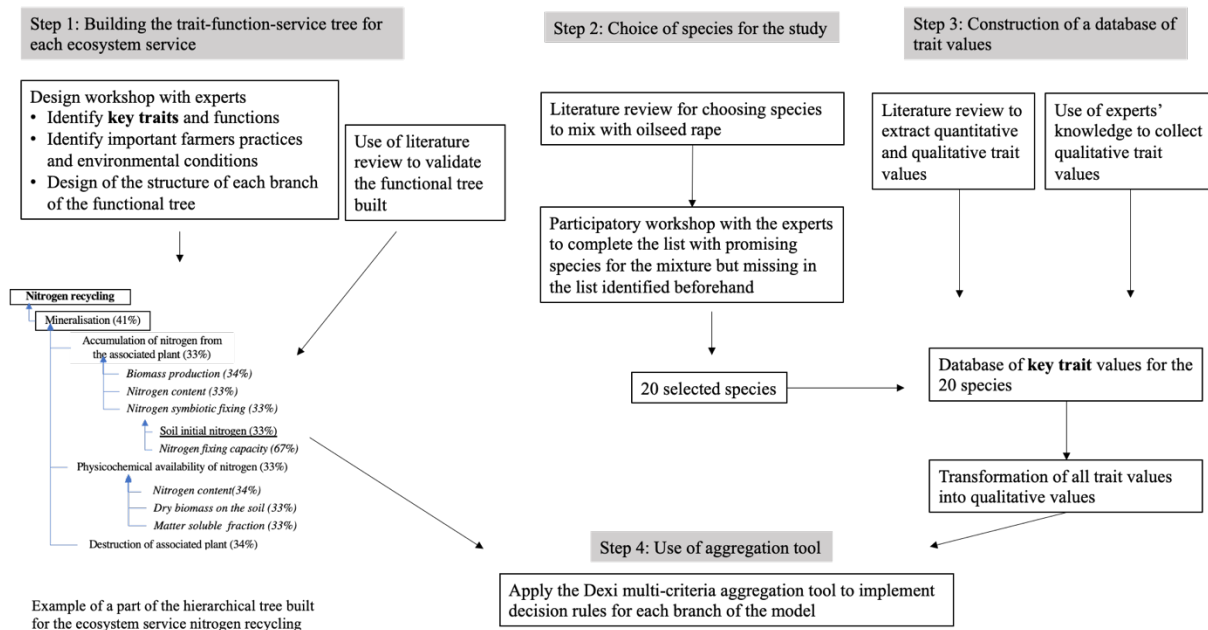


Figure 1. 1: Description of the general approach to building DEXi trees. Grey boxes represent the four main steps and white boxes the description of each step.

## 2.2 Description of the different steps in the construction and the using of the DEXi trees

### 2.2.1 Hierarchical structure of trait-function-service trees

Functional trees for each ecosystem service and disservice were built in co-design workshops with various stakeholders: scientists and advisors who had expertise on the functioning of oilseed rape mixed with service, crop mixture, functional ecology, weed regulation, nitrogen recycling, pest management and disservice crop (Step 1 in Figure 1. 1). The background of participants is provided in table I, a total of 12 experts participated in the co-design workshops. The choice of design objectives, actors and workshop sequences was carefully anticipated, as described by Jeuffroy et al. (Jeuffroy et al., 2022). For each service and disservice, two co-design workshops were conducted. The first workshop aimed to build the trait-function-service tree by successively identifying the important functions and traits, and the agronomic and environmental conditions that impact the realization of the functions. The second workshop consisted in defining the weight of each branch in the functional trees: e.g., for the nitrogen recycling service, the experts defined that for the realization of this service, nitrogen uptake capacity of the service plant was more important than its mineralization (Figure 1. 2). In order to define as accurately as possible, the hierarchy of the traits, functions and agronomic and

environmental conditions, they were weighted by percentage. At each level of the tree, the sum of branch weightings is equal to 100% (Figure 1. 2). In total, eight co-design workshops were organized.

- **Nitrogen recycling service**

Nitrogen recycling accounts for improving the nitrogen nutrition of oilseed rape over its entire cycle due to the mixture with a service plant in autumn. On the one hand, oilseed rape can benefit from the mineralization of service crop residues after their destruction by frost or herbicides during winter (Lorin, 2015). This mineralization releases nitrogen that can be mobilized in part by the oilseed rape in spring (MERCI tool, 2010; Lorin et al., 2016). It depends on the amount of nitrogen accumulated in the aerial parts of the service crop before its destruction, on the physical availability of this nitrogen (ease/rapidity of organic nitrogen to be mineralized), and on the state of the service crop at the end of the winter (living plant or destroyed plant). On the other hand, facilitation effects can lead oilseed rape to better use the nitrogen available in the environment (Fustec et al., 2010; Génard et al., 2017) (Figure 1. 2).

- **Weed regulation service**

Weed regulation has been divided into autumn and spring regulation. Weed regulation in the autumn is enabled by competitive effects, which are achieved if the service crop has traits that make it good competitor and produce significant biomass (Lorin, 2015). Regarding weed regulation in spring, we consider two cases. Case 1, if the service crop has not frozen, then competition effect from living plants, as in the autumn, is achieved, and the autumn functional tree continues to apply for this criterion in spring. Case 2, if the service crop has frozen, then the residual weed regulation effect is allowed by a mulching effect of the dead plant residues that remain on the ground before their degradation.

- **Pest regulation service**

We identified three important functions for pest regulation in a mixture between oilseed rape and a service crop. (i) Slugs may be preferentially attracted to service crops over oilseed rape if the appetite of the selected species is higher than the appetite of oilseed rape. The provision of this service also depends on the presence or absence of slugs to be diverted. (ii) Insect disturbance in autumn corresponds to the disruption of flights and host recognition of insect pests of oilseed rape in autumn by service crops, through camouflage and visual disturbance effects. These effects are strongest for canopies exceeding the oilseed rape in height, and producing large biomass (Trotin and Ginestière, 2012). (iii) Finally, the potential of

the service crop to attract auxiliaries: favouring auxiliaries would allow a better regulation of pest during the mixing period (Hooks and Johnson, 2004).

- **Disservice**

The disservice corresponds to the competition exerted by the service crop on the oilseed rape, and the risk of yield loss incurred when practicing the mix. As the destruction of the service crop is expected in the majority of uses, we are only interested here in the effects of competition in the autumn. The competition depends on the traits of the service crop, linked to its ability to compete, as well as to the production of biomass.

The level of services and disservice delivered by service crops depends on the quantity of biomass they can produce (Gardarin et al., 2022), Finney et al. (2016) showed a correlation between cover crop biomass and ecosystem services they provide. Therefore, we built a functional tree for the evaluation of the biomass produced by service crops taking into account traits and growth conditions (biomass tree). The result of the biomass evaluation was used for the evaluation of the ecosystem services and the disservice (SI.3.). A description of the biomass tree was given in supporting information (Figure SI.3). A full description of the functional trees taking into account functions, traits and agro-environmental conditions for each service and disservice was given in supporting information (Table SI.2; Tables SI.8).

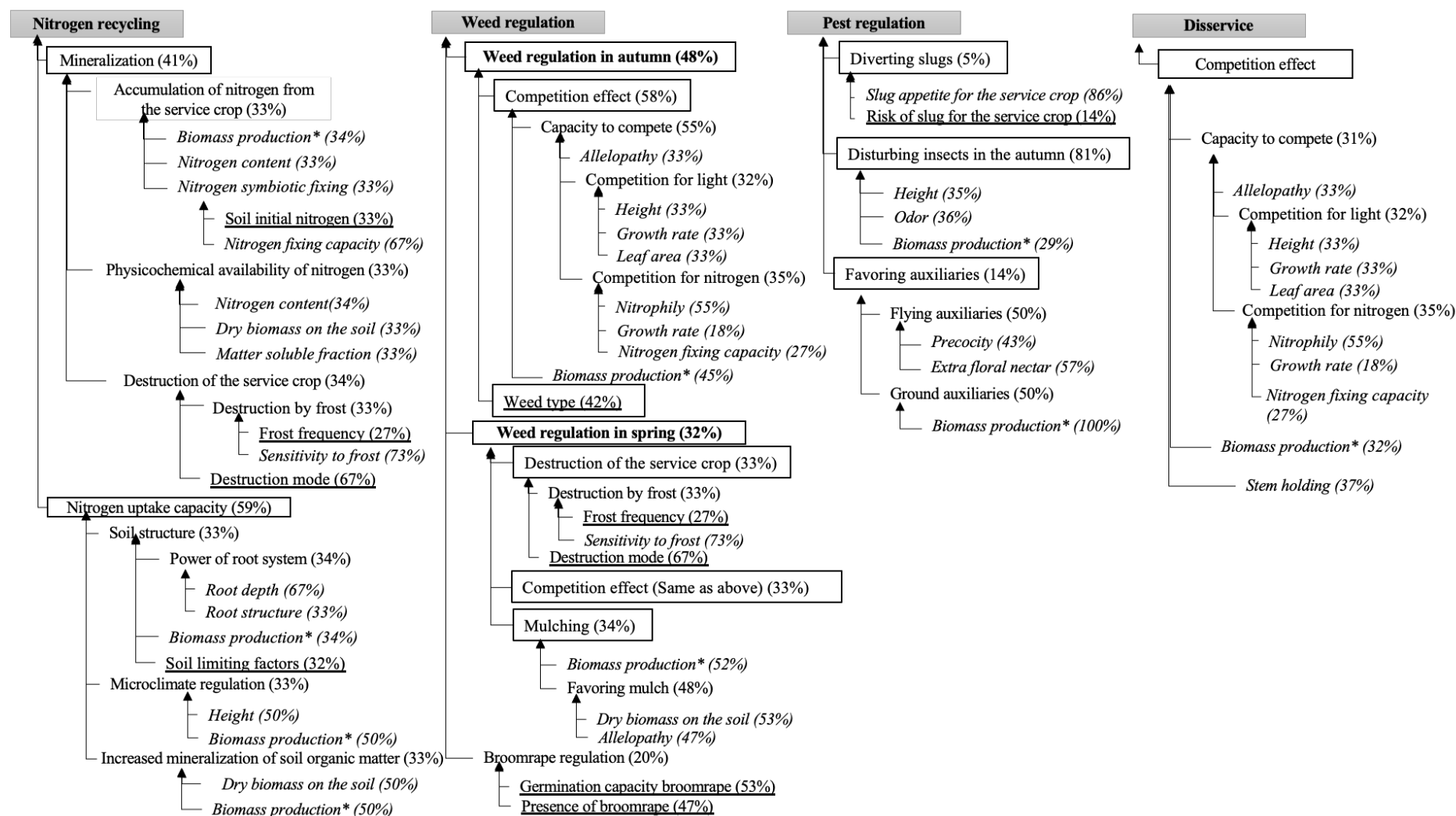


Figure 1. 2: DEXi functional trees built for three ecosystem services and disservice. Services or disservice are in bold and in grey boxes; sub-services are in bold and in white boxes; functions are in white boxes; sub-functions are in normal font; functional traits are in italics; agro-environmental

data are underlined. The biomass production of the service crop is indicated with a star because it is a separate tree that is used in all other service trees. For each branch (aggregation), the weight of each criterion is indicated in percentage. A more detailed version of the aggregation trees is provided in supporting information (SI.5, SI.7, SI.8).

### 2.2.2 Choice of service crops and definition of their traits

We identified a first group of species by analyzing the practices reported in the scientific literature as interesting mixtures of service crops and oilseed rape. We then completed this list with expert knowledge (same experts as for the workshop, Table I). This two-step process allowed us to select 20 species (12 Fabaceae, 2 Poaceae, 2 Brassicaceae, 2 Asteraceae, 1 Boraginaceae and 1 Polygonaceae) (Table SI.1).

The trait values of the selected species and involved in functional trees were defined based on a scientific and grey literature review. In this way, classes were not defined on the basis of threshold values, but according to expert knowledge only. As retrieved trait values were partly quantitative and/or qualitative, all plant trait values were transformed into qualitative categorical values with the experts in order to harmonize the two sources of information (Table II). These data were validated separately by two experts in order to obtain the most accurate values.

### 2.2.3 Use of multicriteria assessment tool for tree aggregation

The hierarchical trees built (Figure 1. 2) were aggregated to establish successive decision rules starting from the traits, agronomic and environmental conditions and thus to obtain a service evaluation. In order to build these decision rules, we used the multi-criteria evaluation software DEXi (Bohanec, 2015; Craheix et al., 2015). This is a qualitative and hierarchical multi-criteria modeling and decision support method that consists in decomposing a complex decision problem into smaller and less complex sub-problems (Delmotte et al., 2009; Bohanec, 2010; Aubertot and Robin, 2013). This approach allowed us to build a tree around our object (here the mixture of oilseed rape with service crops), starting with the desired ecosystem services, including the traits involved in the realization of these services and taking into account the agronomic and environmental conditions. This tree was identical to those shown in Figure 1. 2. The relationships between the different levels of the functional tree were translated into DEXi decision rules (Figure 1. 3). All the decision rules are available on supporting information (SI.2). From these intermediate decision rules, the targeted ecosystem service was evaluated by aggregating the evaluation obtained for the different ecological functions involved in the realization of the service. The same levels of functional trees are aggregated to give the value of the higher level (ex 1: "Mineralization" and "Nitrogen uptake" capacity were aggregated to give "Nitrogen recycling", ex 2: "Destruction by frost" was aggregated with "Destruction mode" to give the value of "Destruction of the service crop"). The lines of the same level are materialized by the

number of dots before the label. As a result, each ecosystem service had an achievement value described in seven levels (nul, low, very low, medium, high, very high and excellent -Figure 1. 3 -).

a)

| Mineralization | Nitrogen uptake capacity | Nitrogen recycling |
|----------------|--------------------------|--------------------|
| Very low       | Very low                 | Very low           |
| Very low       | Low                      | Very low           |
| Very low       | Medium                   | Low                |
| Very low       | High                     | Medium             |
| Very low       | Very high                | Medium             |
| Low            | Very low                 | Very low           |
| Low            | Low                      | Low                |
| Low            | Medium                   | Medium             |
| Low            | High                     | Medium             |
| Low            | Very high                | Medium             |
| Medium         | Very low                 | Low                |
| Medium         | Low                      | Medium             |
| Medium         | Medium                   | Medium             |
| Medium         | High                     | Medium             |
| Medium         | Very high                | High               |
| Medium         | Very low                 | Medium             |
| Medium         | Low                      | Medium             |
| Medium         | Medium                   | Medium             |
| Medium         | High                     | Medium             |
| Medium         | Very high                | High               |
| High           | Very low                 | Medium             |
| High           | Low                      | Medium             |
| High           | Medium                   | Medium             |
| High           | High                     | High               |
| High           | Very high                | High               |
| High           | Very low                 | Medium             |
| High           | Low                      | High               |
| High           | Medium                   | High               |
| High           | High                     | High               |
| High           | Very high                | Very high          |
| Very high      | Very low                 | High               |
| Very high      | Low                      | High               |
| Very high      | Medium                   | High               |
| Very high      | High                     | Very high          |
| Very high      | Very high                | Very high          |

b)

|                                                     | Flax      | Bristle oat | Camelina  | Faba bean | ...       |
|-----------------------------------------------------|-----------|-------------|-----------|-----------|-----------|
| <b>Nitrogen recycling</b>                           | Nul       | Very high   | Medium    | Very high | Excellent |
| <b>Mineralization</b>                               | Nul       | Low         | Very low  | Low       | Very low  |
| ... Accumulation of nitrogen from the service crop  | Low       | Very low    | Low       | Medium    | Medium    |
| ... Biomass production                              | Low       | Low         | Low       | Low       | Low       |
| ... Nitrogen content                                | Nul       | Nul         | Nul       | Nul       | Very high |
| ... Nitrogen symbiotic fixing                       | Nul       | Nul         | Nul       | Nul       | Nul       |
| ... Soil initial nitrogen                           | Low       | Very low    | Low       | Medium    | Medium    |
| ... Nitrogen fixing capacity                        | Very low  | Nul         | Nul       | Nul       | Very low  |
| ... Physicochemical availability of nitrogen        | Very high | Low         | Very high | Very high | Low       |
| ... Nitrogen content                                | Very low  | Very low    | Low       | Low       | Very low  |
| ... Dry biomass on the soil                         | Very high | Very low    | Low       | Low       | Low       |
| ... Matter soluble fraction                         | Nul       | Very low    | Low       | Low       | Very low  |
| ... Destruction of the service crop                 | Low       | Very low    | Low       | Medium    | Low       |
| ... Destruction by frost                            | Very low  | Very low    | Very low  | Low       | Very low  |
| ... Frost frequency                                 | Very low  | Nul         | Very low  | Very low  | Very low  |
| ... Sensitivity to frost                            | Very low  | Very low    | Low       | Low       | Low       |
| ... Destruction mode                                | Low       | Low         | Low       | Low       | Low       |
| <b>Nitrogen uptake capacity</b>                     | Very low  | Low         | High      | Low       | Very low  |
| ... Soil structure                                  | Very low  | Very low    | Very low  | Very low  | Very high |
| ... Power of root system                            | Very low  | Low         | Nul       | Low       | Very low  |
| ... Root depth                                      | Low       | Very low    | Low       | Very low  | Low       |
| ... Root structure                                  | Low       | Very low    | Low       | Very low  | Low       |
| ... Biomass production                              | Very low  | Very high   | Very low  | Very high | Very high |
| <b>Soil limiting factors</b>                        | Very low  | Very low    | Very low  | Very low  | Very low  |
| ... Microclimate regulation                         | Very high | Very low    | Very low  | Very low  | Very low  |
| ... Height                                          | Very low  | Very low    | Very low  | Very high | Very high |
| ... Biomass production                              | Excellent | Medium      | Excellent | Medium    | Medium    |
| ... Increased mineralization of soil organic matter | Low       | Low         | Low       | Low       | Low       |
| ... Dry biomass on the soil                         | Nul       | Nul         | Nul       | Nul       | Nul       |
| ... Biomass production                              | Very low  | Nul         | Very low  | Very low  | Very low  |

Figure 1. 3: Example of DEXi aggregation (utility function) for the last level of nitrogen recycling service (a), the evaluation for each species in a given context (b). The lines of the same level are materialized by the number of dots before the label.

#### 2.2.4 Genericity and implementation of trees by modelling

We implemented the DEXi model in R software to simulate various agronomic and environmental conditions for each of the 20 species included in our study. The modalities taken by the agronomic and environmental conditions are described in Table SI.4. These agronomic and environmental conditions indicate the conditions for growing oilseed rape and define the technical management of the service crop mixed with oilseed rape.

Because the number of possible combinations of model inputs and traits for the 20 species is very large (>4 million), we simulated 50,000 random scenarios (i) to highlight the species for which services are most frequently provided under a variety of conditions, (ii) and to highlight the robustness of the relationships, particularly in terms of disservices and the services they could provide. For each simulation, species trait values are fixed, only agronomic (i.e sowing date, frequency of weed control, length of rotation, nitrogen supply, preceding crop, yield target achieved, straw export, service crop destruction mode) and environmental conditions (i.e frost frequency, water deficit, harmfulness of weed species, soil limiting factors, risk of presence of slugs in the field, weed type, pH of soil) can vary according to local plot conditions (Figure 1. 4). For each simulation run, the

final value is then a single value that takes into account both trait values (fixed for each species but varying across species) and agronomic and environmental conditions (varying), and this value is calculated for each species. This means that each simulation (i.e., corresponding to an agronomic and environmental condition) gives us 20 values corresponding to the evaluation for each species. The suitability of agronomic and environmental conditions was given according to oilseed rape requirement. A description of each agronomic and environmental condition was provided in supporting information (Table SI.2). The outputs of the simulations were analyzed to define the capacity of service crops to provide (or not) services in various agronomic and environmental contexts.

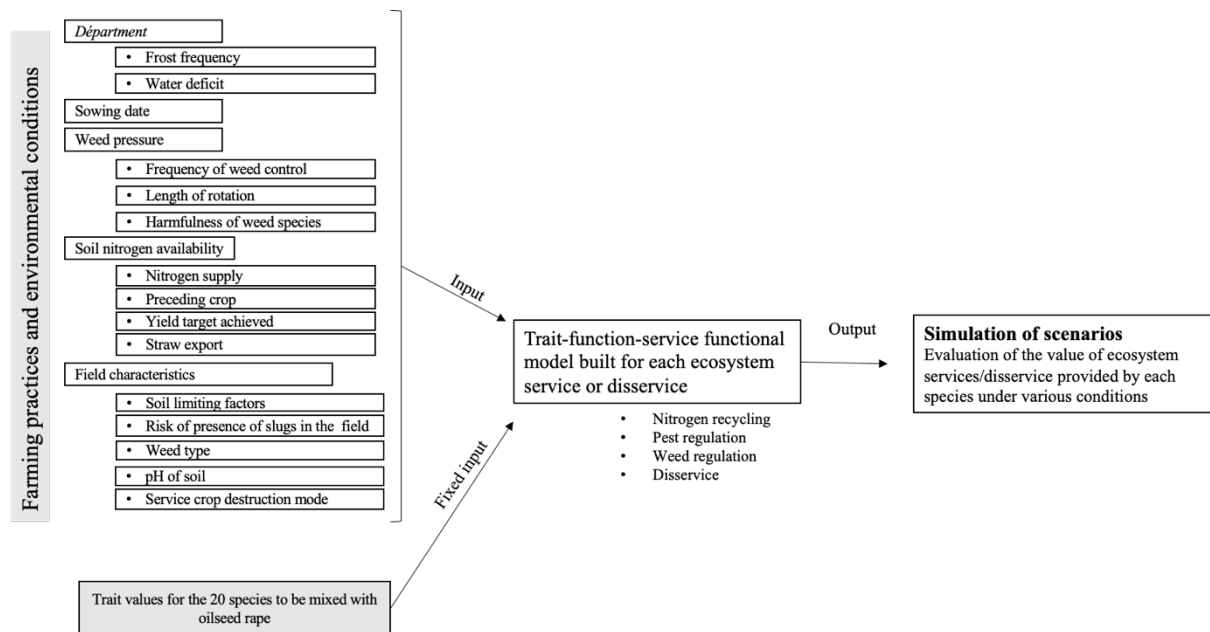


Figure 1. 4: Simulation model for the ecosystem services or the disservice evaluation of 20 species crops mixed with oilseed rape. Plant traits are fixed inputs and agro-environmental conditions are input data varying for each simulation.

### 2.3 Data analysis

To group service crops into functional groups, we performed a cluster analysis. We first checked the correlation between plant traits using Khi2 test and Cramer's V values (SI.6). Then, 20 species were clustered into groups by considering the values of the 21 traits identified in functional trees. The choice of clustering in functional groups allowed the introduction of a genericity that is based more on the functioning than on the individual species. We made a direct link between trait assemblages and the services and disservices provided. This makes it possible to go beyond the species to show

which combinations of traits could be favourable for the realization of one or more services. At this stage, no link was made with the simulated scenarios; only the plant traits were used to build the different functional groups. The first step was to perform a multiple correspondence analysis (MCA) for the 21 plant traits considered of the 20 species, followed by a hierarchical ascending classification (HAC). The HAC was performed using the pairwise Euclidean distance matrix and Ward's aggregation criterion (Ward, 1963). We chose the number of groups based on the elbow method (D'Silva and Sharma, 2020). All statistical analyses were performed with the R software (R core Team, 2022).

For each species and functional group, we calculated the frequency of each value of ecosystem service. This frequency allowed us to determine the value of ecosystem service that each species and functional group could provide under a wide range of agronomic and environmental conditions. Finally, we calculated for each value of disservice the level of ecosystem service provided for weed regulation, pest regulation and N recycling. This last calculation was made for all 50,000 simulation runs without distinguishing between functional groups or species. This revealed a global relationship between services and disservices.

### 3 Results

#### 3.1 Identification of key traits for plant functional profile building

By clustering the species into functional groups, we identified 5 groups (Figure 1. 5a). From the 21 plants traits identified in workshop, the groups were differentiated by 11 traits after clustering (Figure 4b).

Plants that are tall and non-nitrogen fixing, have a large leaf area and a low nitrogen content constitute functional group 1 (FG1, Figure 1. 5b). Functional group 2 (FG2) is composed mainly of species of medium height, with low drought resistance and medium soil contact dead biomass (Figure 1. 5b). A taproot system and medium dead biomass in contact with the soil were the characteristic traits of functional group 3 (FG3), while shallow root system depth, high soil contact dead biomass, and high drought resistance are the trait values characterizing functional group 4 (FG4). Functional group 5 (FG5) corresponds to one species and is characterized by late earliness and low growth rate. Three traits are characteristic of at least 2 functional groups: height, dead biomass in contact with the soil, and drought resistance, although the value retained for each functional group is different (Figure 1. 5b).

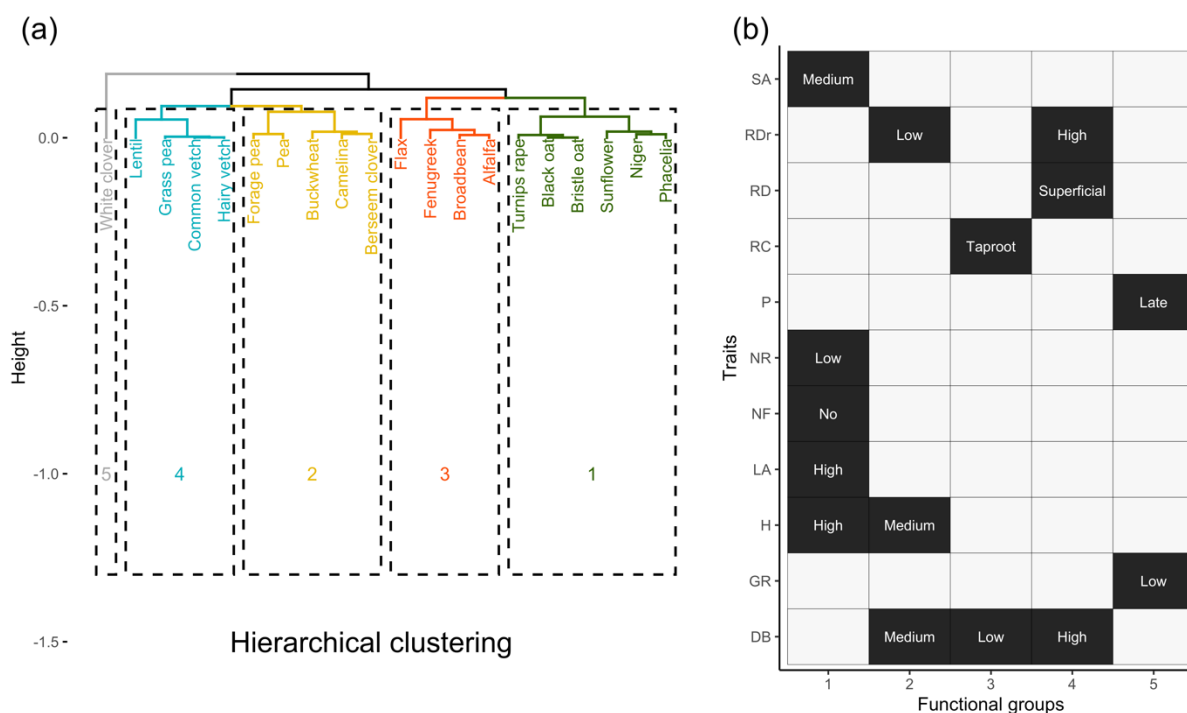


Figure 1. 5: Multiple component analysis clustering species in functional groups (a) and trait values characteristic of each functional group (b). The trait values in the black boxes are characteristic of the functional group. The absence of trait values in white boxes indicates no effect of the traits on the constitution of the functional groups. Functional group 1= turnips rape, black oat, bristle oat, niger, phacelia; Functional group 2= forage pea, pea, buckwheat, camelina, berseem clover; Functional group 3= flax, fenugreek, broadbean, alfalfa; Functional group 4= lentil, grass pea, common vetch, hairy vetch; Functional group 5 = White clover. SA= slug appetite, RDr= resistance to drought, RD= root depth, RC= root configuration, P= Precocity (duration of the growing period), NR= nitrogen rate, NF= nitrogen fixing plant, LA= leaf area, H= height, GR= growth rate, DB= dry biomass in contact with soil.

### 3.2 Ecosystem services provided by species and by functional groups

The values of ecosystem services and disservice provided by service crops and their corresponding functional groups were simulated for various agronomic and environmental conditions and are presented in Figure 1. 6.

Weed regulation provided by all species was more distributed on the different values of the ecosystem service, contrary to pest regulation, disservice and nitrogen recycling. Taking into account all species, the medium value was the most frequent for services and disservice provided. 19% of the

simulated situations for black oat were excellent, it is the species that shows a value of excellent weed regulation the highest followed by hairy vetch (12%). White clover and fenugreek had very low weed regulation, 100% and 75% of the simulations were null or very low. Turnip rape was the only species, with 34% of the scenarios showing excellent pest regulation. Phacelia and bristle oat had a medium level of pest regulation with 48% and 56% of simulations, respectively. White clover had a null level of pest regulation. The disservice is ranged from low to very high levels. Phacelia's disservice was very high in 48% of simulations. Black oat, berseem clover, lentil, and white clover had 100% of the disservice below a medium level. Broadbean, forage pea, hairy vetch and grass pea were the only species that could provide excellent N recycling in 10%, 15%, 28%, and 17% of the simulated situations. Common vetch, lentil, and niger varied very little as in more than 80% of the simulated situations, the level of N recycling was medium.

The functional groups (FG) were differently distributed according to the levels of ecosystem services and disservice they provide. Species in FG 1 had a high frequency between medium and high for N recycling, disservice and pest regulation and between medium and excellent for weed regulation (Figure 1. 6). FG 1 provided several services at high levels. FG 5 did not provide any pest regulation services and the frequency of provision of other services was between medium and very low. Pest regulation was essentially low for FG 2 and 4 (26.9% and 24.2%, respectively) and medium (67.1% and 54.1%, respectively). Disservice linked to FG 2 and 4 were also low and medium. N recycling was essentially medium for FG 4 (51.6%) and between medium (50.1%) and high (19.3%) for FG2. Weed regulation was between medium and high for FG 4 and between medium (32.2%) and high (29%) for FG 2. FG 3 was distributed over all values of the nitrogen recycling and weed regulation services. The frequency of pest regulation and disservice was low (with 27.7% and 39.8% for pest regulation and disservice, respectively) and medium (with 48.1% and 47.5% for pest regulation and disservice, respectively) for FG3. FG5 was nul (100%) for pest regulation, very low (50%) and low (50%) for disservice, essentially nul (42%) for weed regulation, and medium (46%) for N recycling. FG 1, 2 and 4 provided a good level of ecosystem services for at least two services.

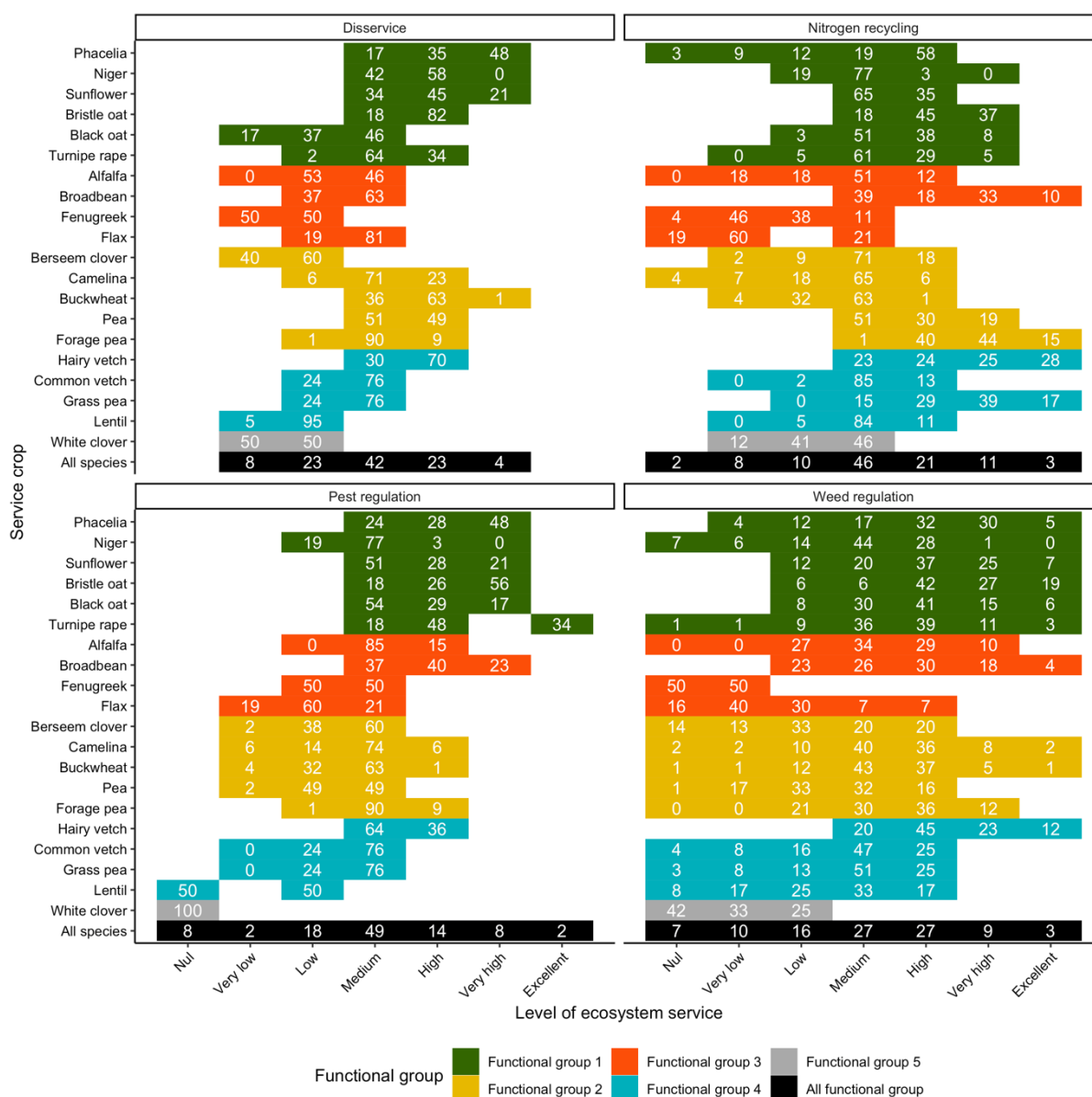


Figure 1. 6: Levels of ecosystem services and disservice achieved by species (in line) and functional groups (indicated by colors). Numbers correspond to the percentage of service or disservice levels provided by each species taking into account all simulations performed for each species.

### 3.3 Relationships between ecosystem services and disservice

Regardless of species and functional group, ecosystem services increased with very low, low, and medium disservice levels, and then decreased with high and very high disservice levels (Figure 1. 7). Weed regulation, N recycling, and pest regulation were best provided when disservice was medium, i.e. 13.8%, 14.1%, and 14% of simulations, respectively. The frequency of ecosystem services provided were the lowest for very low disservice (WR= 1.8%; PR=1.3%; NR=2.6%) and very high disservice

(WR= 1.1%; PR= 1.2%; NR=1.2%). For the very low value of disservice the level of ecosystem services provided was mainly low or nul. For the very high value of disservice the ecosystem services were provided at high/very high levels. The frequency of N recycling was higher than the other two services with 2.6%, 7.3%, 14.1%, 7.9%, and 1.2% for low, very low, medium, high, and very high levels of disservice respectively. The frequency of weed regulation is close to that of pest regulation when the disservice is low (6.9% vs 6%) or high (7.9% vs 7.8%). The frequency of pest regulation is close to that of weed regulation for the other three disservice levels with 1.8% vs. 1.3%, 14% vs. 13.8%, and 1.2% vs. 1.1% for very low, medium, and very high respectively.

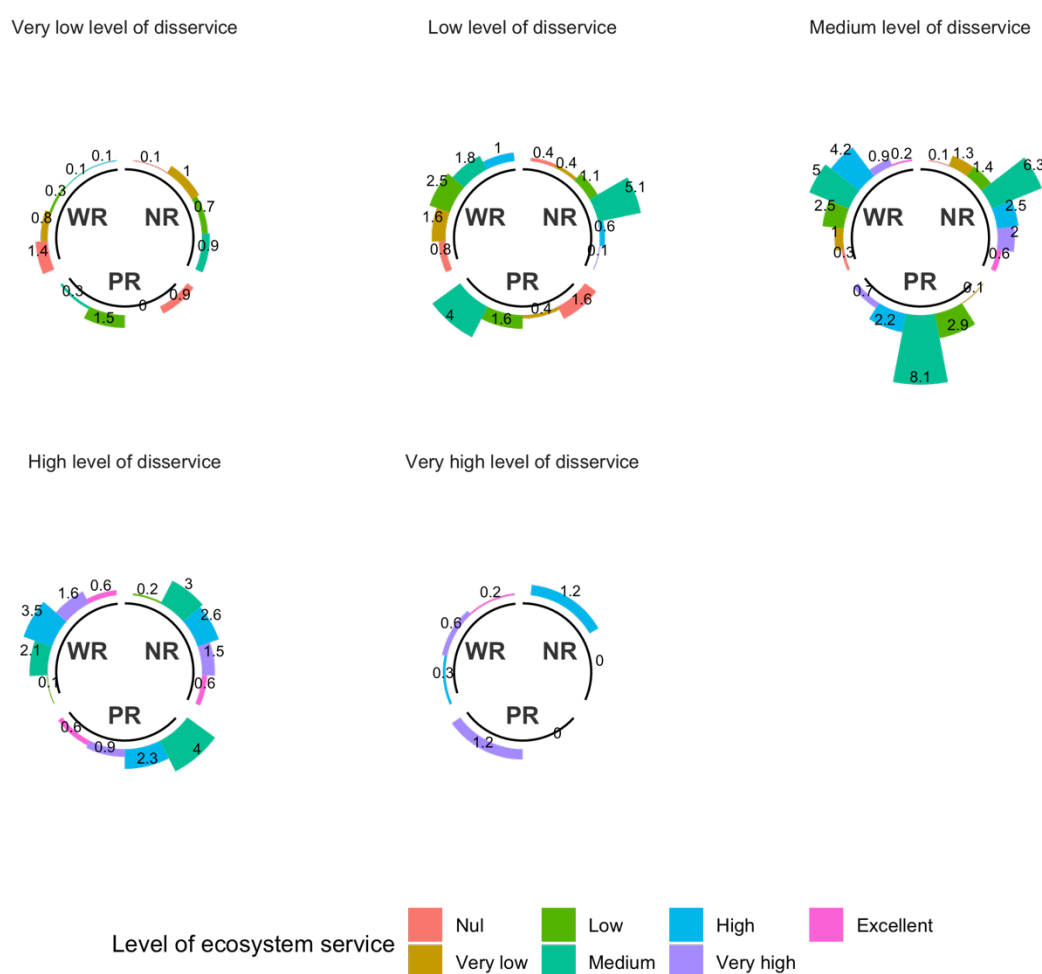


Figure 1. 7: Relationship between weed regulation, pest regulation, N recycling and the levels of disservice. WR= weed regulation, NR= nitrogen recycling, PR= pest regulation. The calculation of total level of ecosystem services provided is the sum of the frequency of all the level of service

without the 'nul' level. Numbers correspond to the frequency of the service levels provided according to the level of disservice. The higher the number, the longer the bar. This graph took into account all the simulation without distinguish species and functional group.

## 4 Discussion

### 4.1 Link between plant traits and ecosystem services and disservice

From the 21 traits identified in the workshops, 11 traits were significant to clustered the species into functional groups. The trait values of height, dead biomass in contact with the soil, growth rate, precocity, leaf area, nitrogen fixing capacity, drought resistance and biomass production potential were the traits that were decisive for the classification of species into functional groups. In addition, we identified "generalist" functional groups, i.e., those that have the capacity to provide multiple services, as opposed to "specialist" functional groups that provide a single Ecosystem service, mainly with the other services provided at low levels. This could be explained by the combination which could be involved in the realization of several services, or specific to given services (Hanisch et al., 2020). These results are consistent with ours, as for generalist functional groups 1, 2, and 4, Functional group 1 was the most generalist group but also the one with the most traits that have close values (5/11). The realization of several services at high levels would increase depending on the trait values and their combination. Indeed, the involvement of several trait values allows the fulfillment of several ecological functions that will be the basis for the realization of several services. The functional group approach could be used to design mixtures between oilseed rape and several complementary service crops in terms of their trait value. Farmers who mix several species may aim for different objectives, such as maximizing the level of an ecosystem service, optimizing trade-offs between services/disservices in order to obtain more than one ecosystem service, or reducing the risk of growth failure of the service crop (Bousselin et al., 2021).

Turnip rape, oats, bristle oats, sunflower, niger and phacelia compose functional group 1, which is the most efficient for weed regulation, but also relatively balanced for the other ecosystem services (figure 5). These species are characterized by a broad leaf area and important height, which are important competitive characteristics. These results are consistent with those of (Lorin, 2015) who showed that the use of service crops (fenugreek, grass pea, forage pea, faba bean, lentil, berseem clover, and common vetch) in mixtures with oilseed rape led to a reduction in weed biomass in the

autumn, of up to 75% for the most effective species. Verret et al. (Verret et al., 2017a) likewise showed a reduction in weed biomass of 38% to 52%, even though the non-leguminous service crops had a negative impact on oilseed rape yield. Given the characteristics highlighted above, the species of functional group 1 would allow a better occupation of the space with a coverage of the various ecological niches, thus reducing the competitiveness of the weeds. Functional group 4, composed of common vetch, field pea, lentil and hairy vetch, obtained the highest level for nitrogen recycling, probably because this functional group is composed solely of legumes; moreover, those species in the 4th functional group were also significant to provide weed regulation. Similar results have been obtained by several authors who have shown a positive effect on nitrogen recycling when crucifers are grown in mixtures with legumes such as common vetch, pea and hairy vetch (Thériault et al., 2009; Tribouillois et al., 2016a; Couedel et al., 2018). Verret al. (2017a) concluded that combining oilseed rape with non-legume service crops decreased the nitrogen nutrition index of oilseed rape by 7%, while pea and faba bean increased this index by 6% and 3%, respectively.

Our results showed that in most cases, the more intense the ecosystem service is, the more important is the disservice (Figure 6); it is rather noticeable for the trades-off between weed regulation and production disservice. However, we observed that, despite this positive correlation, the ecosystem services provided outweighed the associated disservice. In a study conducted between 2012 and 2015 on the effect of 10 service crops on the maize crop (*Zea mays*), Finney et al. (Finney et al., 2017) found results consistent with ours. Their study showed that services were associated with disservices in 9 cases out of 10. However, the disservice level was lower than that of the services provided. One explanation for the possible relationship between services and disservices would be that it depends on existing synergistic/antagonistic relationships between traits. In our study, for example, the functional group 1 is constituted by high height species (sunflower, phacelia, etc.) which produce high potential biomass provides several ecosystem services: either nitrogen recycling, pest regulation and weed regulation, suggesting that trait values which induce high biomass production are very important to compete with weeds, to create confusion for pests and to re-distribute nitrogen in the crop cycle. Finney et al. (2017) and Hanisch et al. (2020) show that the trait and the trait value are the source of potential trade-offs. When traits that are important for the realization of a service are under certain favorable agronomic and environmental conditions, they can disadvantage other traits and generate disservices. In our study, the biomass produced by the service crop is a key element explaining services and disservices. Increasing the biomass of the service crop means good

development of the crop and the ecosystem services it provides. However, this good development also means greater competition with oilseed rape and hence disservices. The challenge here is to look at the trade-offs between services and disservices and to identify what level of disservices is acceptable in relation to the services provided. It should be borne in mind, however, that crop management can help reduce disservices. The work of Gardarin et al. (2022) and Cheri re et al. (2020) highlighted the importance of taking into account the temporal pattern (relay or simultaneous cropping) and spatial arrangement (alternate row or within row) and the sowing dates to reduce the competition effects between the service crop and the main crop. Finally, a decisive factor for farmers would be to translate the effect of these services into a net gain for them, particularly in terms of reducing the purchase of external inputs or in yield increase, because even if the associated disservices are less important than the services, the practice of mixture must be economically interesting for them. But in our study, we did not evaluate the gain in terms of yield improvement or external cost reduction.

### 4.2 Variability of ecosystem services and traits plasticity

Weed regulation, nitrogen recycling, and pest regulation services were highly variable within a functional group. Several authors have shown that the services/disservices were highly variable depending on the context (Finger and Buchmann, 2015; Le Clec'h et al., 2019; Tamburini et al., 2020). In our study, this variability is directly attributable to agronomic and environmental conditions, which are the only variables that changed from one scenario to another. Le Clec'h et al. (Le Clec'h et al., 2019) have thus highlighted the relationship between the variability of ecosystem services and farming practices. However, the trait value that we have assigned to each species, even if it is fixed, already reflects the capacity to provide a given level of service, and varies between species and functional groups according to the trait value and the environment. This is what Violle et al. (2007a) called the "ecological performance" of traits. Montazeaud et al. (2020) estimated the effect of traits in the variability of yield-related services under crop mixture between 12% and 22%. Highly plastic traits have a greater effect on the level of variability in ecosystem services. In our study, we could not take into account the plasticity effect of traits because we used fixed trait values. Neither the effect of the environment nor the effect of the mixture was considered to modulate the trait values, which nevertheless varied according to the level of competitiveness of the plant and its abundance in the mixture (Cheriere et al., 2020). Little work has been carried out to understand the behavior of trait values when moving from a sole crop to a mixture crop. Research on the subject would allow us to

obtain genericity on the functional approach, to apply it to a wider range of service crops, and then to transpose it to other crops. In our study, we considered the trait values in sole crop. We do not integrate aspects of trait plasticity within species when grown with another plant. Therefore, if we remove the effect of competition on the service crop as well as the sowing date of the service crop, which is adapted to that of oilseed rape, the biomass produced by the service crop associated with oilseed rape would be comparable to mixture with of another crop. For example, some species can have large leaves when grown as a sole crop and be very small when grown in mixtures or subject to environmental effects (Nicotra et al., 2010; Gratani, 2014). However, since the rank of the species is kept when moving from the individual to the mixture scale, we can expect that the use of trait values in pure stands is sufficient to characterize the services provided in mixtures (Garnier and Navas, 2012; Garcia et al., 2020a). In addition to the value of the traits being fixed, the change from quantitative to qualitative trait values has created a degradation in the level of information. This has an impact on the level of accuracy of the model as well as its sensitivity, which could explain part of the uncaptured variability of ecosystem services. This choice was made taking into account the DEXi multi-criteria evaluation software, whose inputs can only be qualitative. This limitation of the DEXi software has already been noted (Robin et al., 2013; Vedy-zecchini, 2020) without however questioning the relevance of the use of this tool and the quality of the results provided. In addition, some traits are present in all the functional trees, which constitutes a redundancy that could make the evaluations converge toward the same values. However, for a given trait or function, the weighting can vary from one tree to another, which allows to scale this evaluation according to its importance in the considered functional tree.

### 4.3 Operationalization of results for practitioners

Through these results, we show that the co-design of cropping systems through the aggregation of existing knowledge from different sources allowed for a participatory and inclusive approach. In fact, the information gathered from different scientific actors and advisors was complementary. This could be an interesting way to fill knowledge gaps and to foster the acceptability of the designed cropping systems by all stakeholders (Doré et al., 2011a; Serrano-Bedia et al., 2018; Salembier et al., 2021a; Quinio et al., 2022). However, although expertise is an advantage, it is sometimes a limitation, as it does not provide data as precise as that obtained from measurements, and is often subject to the expert's subjectivity. Mobilizing several experts reduces this effect.

The gathering of knowledge on the functional approach and its modeling have allowed to perform a multi-criteria evaluation of oilseed rape in mixture with service crops. However, this information as

it stands is difficult for practitioners to use. The wide diversity of mixtures grown by farmers implies that each farmer adapts the management of their oilseed rape crop to their agronomic and environmental conditions (Lien et al., 2007; Verret et al., 2020). One solution would be to provide farmers and other practitioners with tools that aggregate the knowledge developed over time and allow them to apply this knowledge in an expert way. This can be done by developing tools to help in designing of crop mixture. The complexity of multispecies systems and the specific properties that result from them often make it difficult to access the homogeneity hypothesis that is the basis of many agronomic tools (Malézieux et al., 2009a). This work has resulted in a tool with both an operational and an educational purpose, with the aim of aggregating and making available to farmers, technicians and students this knowledge on crop mixtures with service crops, and specifically for oilseed rape. A prototype of this tool called CAPS is available here: <https://www6.versailles-grignon.inrae.fr/agronomie/Productions/Outils-et-modeles/Caps-Colza-associe> .

The identification of traits of interest allows research to be oriented to the assembly rules of these trait's values and thus the interspecific mixtures most likely to provide a given ecosystem service.

### Acknowledgments

This research has received funding from the French government managed by the Ministry of agriculture within the framework of the CASDAR Alliance project (Project IP5376, from 2013 to 2017) and the European REMIX project (Project 15000414, from 2017 to 2021). We thank *Arvalis insitut du vegetal* for their financial support which made this work possible. We would like to thank all the partners and internships who contributed to the realization of the study for their participation in the different design workshops. We would particularly like to thank Annick Basset, Sébastien Minette, Mathieu Lorin, Cristophe Naudin, Florian Celette, for their significant contribution to the hierarchy of the functional trees and the first evaluations that were made. We also thank the reviewers for their feedback that helped us to improve the manuscript. Finally, we thank Liz Carey Libbrecht for revising the English language.

## Supporting information

Les informations supplémentaires accompagnant l'article étant volumineux, nous avons fait le choix de ne présenter que les plus importants. La dernière partie consacrée à la description de la modélisation hiérarchique n'est pas présentée. Pour accéder à la totalité des informations supplémentaires, veuillez-y accéder *via* le lien suivant : <https://ars.els-cdn.com/content/image/1-s2.0-S0167880923003493-mmc1.pdf>

Table SI.1: List of service crops and their traits values

|                              |              | Species common name | Black oat    | Bristle oat    | Camelina        | Fenugreek                 | Broadbean  | Grass pea        | Lentil         | Flax                | Alfalfa         | Turnip rape   |
|------------------------------|--------------|---------------------|--------------|----------------|-----------------|---------------------------|------------|------------------|----------------|---------------------|-----------------|---------------|
|                              |              | Latin name          | Avena sativa | Avena strigosa | Camelina sativa | Trigonella foenum-graecum | Vicia faba | Lathyrus sativus | Lens nigricans | Linum usitatissimum | Medicago sativa | Brassica rapa |
|                              |              | Abbreviation        | Bo           | Bro            | C               | Fe                        | Bb         | Gp               | Le             | Fl                  | Al              | Tr            |
| Traits                       | abbreviation | Botanic families    | Poaceae      | Poaceae        | Brassicaceae    | Fabaceae                  | Fabaceae   | Fabaceae         | Fabaceae       | Fabaceae            | Fabaceae        | Brassicaceae  |
| Biomass production potential | B            |                     | Medium       | High           | Medium          | Low                       | High       | Medium           | Medium         | Low                 | High            | Medium        |
| Allelopathic plant           | A            |                     | No           | Yes            | Yes             | No                        | No         | No               | No             | Yes                 | No              | No            |
| Height                       | H            |                     | High         | High           | Medium          | Medium                    | High       | Medium           | Low            | Medium              | Medium          | High          |
| Growth rate                  | GR           |                     | Medium       | High           | High            | Medium                    | Medium     | Medium           | High           | Medium              | Medium          | High          |
| Leaf area                    | LA           |                     | High         | High           | Medium          | Low                       | High       | Medium           | Low            | Low                 | Medium          | High          |
| Nitrophilous plant           | N            |                     | Low          | Low            | Low             | Low                       | Medium     | Medium           | Low            | Medium              | Medium          | Medium        |

|                                         |     |  |               |               |               |               |               |               |         |               |               |               |
|-----------------------------------------|-----|--|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------|---------------|---------------|---------------|
| <i>Nitrogen fixing plant</i>            | NF  |  | No            | No            | No            | Yes           | Yes           | Yes           | Yes     | No            | Yes           | No            |
| Resistance to drought                   | RDr |  | High          | High          | Low           | High          | Low           | High          | High    | Medium        | High          | Low           |
| <i>Slug appetite</i>                    | S   |  | Low           | Low           | Medium        | Medium        | Medium        | Medium        | Medium  | Low           | Medium        | Low           |
| pH preference                           | pH  |  | No preference | No preference | No preference | No preference | No preference | No preference | Basic   | No preference | No preference | No preference |
| Sensitivity to frost                    | F   |  | Low           | Medium        | Low           | Medium        | Low           | Medium        | Medium  | High          | Tres Low      | Low           |
| <i>Nitrogen rate</i>                    | NR  |  | Low           | Low           | Low           | Medium        | High          | High          | Medium  | Low           | Low           | Low           |
| <i>Dry biomass in contact with soil</i> | DB  |  | High          | High          | Medium        | Low           | Low           | High          | High    | Low           | Low           | High          |
| Soluble fraction                        | SF  |  | Medium        | Medium        | Medium        | Medium        | Medium        | Medium        | Medium  | Medium        | Medium        | Medium        |
| <i>Root depth</i>                       | RD  |  | Intermediate  | Intermediate  | Deep          | Intermediate  | Deep          | Intermediate  | Shallow | Deep          | Deep          | Deep          |
| <i>Root configuration</i>               | RC  |  | Fasciculated  | Fasciculated  | Taproot       | Taproot       | Taproot       | Fasciculated  | Mixte   | Taproot       | Taproot       | Taproot       |
| Smell                                   | S   |  | No            | No            | No            | Yes           | No            | No            | No      | No            | No            | Yes           |
| <i>Precocity</i>                        | P   |  | Intermediate  | Intermediate  | Early         | Intermediate  | Early         | Intermediate  | Early   | Early         | Early         | Early         |
| Extra floral nectar                     | EFN |  | No            | No            | No            | No            | Yes           | No            | No      | No            | No            | No            |
| Germination capacity of broomrape       | GB  |  | No            | No            | No            | No            | No            | No            | No      | Yes           | No            | No            |
| Stem strength                           | SS  |  | Yes           | Yes           | Yes           | Yes           | Yes           | Yes           | Yes     | Yes           | Yes           | Yes           |

|  |  |                     |                            |                               |                      |                       |                             |                          |                               |                         |                     |                      |
|--|--|---------------------|----------------------------|-------------------------------|----------------------|-----------------------|-----------------------------|--------------------------|-------------------------------|-------------------------|---------------------|----------------------|
|  |  | Species common name | <i>Niger</i>               | Phacelia                      | Forage pea           | Pea                   | Buckwheat                   | Sunflower                | <i>Berseem clover</i>         | White clover            | Common vetch        | Hairy vetch          |
|  |  | Latin name          | <i>Guizotia abyssinica</i> | <i>Phacelia tanacetifolia</i> | <i>Pisum arvense</i> | <i>Pisum sativum.</i> | <i>Fagopyrum esculentum</i> | <i>Helianthus annuus</i> | <i>Trifolium alexandrinum</i> | <i>Trifolium repens</i> | <i>Vicia sativa</i> | <i>Vicia villosa</i> |

|                                         |              | Abbreviation     | Ni            | Ph            | FP            | Pe            | Bu            | Su            | Bc            | Wc            | CV            | HV            |
|-----------------------------------------|--------------|------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| Traits                                  | abbreviation | Botanic families | Asteraceae    | Boraginaceae  | Fabaceae      | Fabaceae      | Polygonaceae  | Asteraceae    | Fabaceae      | Fabaceae      | Fabaceae      | Fabaceae      |
| Biomass production potential            | B            |                  | Medium        | High          | High          | Medium        | Medium        | High          | Medium        | Low           | Medium        | High          |
| Allelopathic plant                      | A            |                  | No            | No            | No            | No            | Yes           | Yes           | No            | Yes           | No            | No            |
| Height                                  | H            |                  | High          | High          | Medium        | Medium        | Medium        | High          | Medium        | Low           | Medium        | Medium        |
| Growth rate                             | GR           |                  | Medium        | High          | Medium        | Medium        | High          | Medium        | Medium        | Low           | Medium        | High          |
| Leaf area                               | LA           |                  | High          | High          | High          | High          | Medium        | High          | Medium        | Low           | Medium        | Medium        |
| Nitrophilous plant                      | N            |                  | High          | High          | Medium        | High          | Medium        | High          | Medium        | Low           | Low           | Medium        |
| <i>Nitrogen fixing plant</i>            | NF           |                  | No            | No            | Yes           | Yes           | No            | No            | Yes           | Yes           | Yes           | Yes           |
| Resistance to drought                   | RDr          |                  | Low           | High          | Low           | Low           | Medium        | High          | Low           | Medium        | High          | High          |
| <i>Slug appetence</i>                   | S            |                  | High          | Medium        | Medium        | Medium        | Low           | High          | High          | Low           | Medium        | Medium        |
| pH preference                           | pH           |                  | No preference | No preference | No preference | No preference | No preference | No preference | No preference | No preference | No preference | No preference |
| Sensitivity to frost                    | F            |                  | High          | Medium        | Medium        | High          | High          | High          | Medium        | Tres Low      | Low           | Medium        |
| <i>Nitrogen rate</i>                    | NR           |                  | Low           | Low           | High          | Medium        | Low           | Low           | Medium        | Medium        | Medium        | Medium        |
| <i>Dry biomass in contact with soil</i> | DB           |                  | High          | Low           | Medium        | High          | Medium        | Medium        | Medium        | High          | High          | High          |
| Soluble fraction                        | SF           |                  | Medium        | Medium        | Medium        | Medium        | Medium        | Medium        | Medium        | Medium        | Medium        | Medium        |
| <i>Root depth</i>                       | RD           |                  | Deep          | Deep          | Deep          | Deep          | Intermediate  | Deep          | Intermediate  | Intermediate  | Shallow       | Shallow       |
| <i>Root configuration</i>               | RC           |                  | Mixte         | Mixte         | Mixte         | Mixte         | Mixte         | Taproot       | Fasciculated  | Fasciculated  | Fasciculated  | Fasciculated  |
| Smell                                   | S            |                  | No            | No            | No            | No            | No            | No            | No            | No            | No            | No            |
| <i>Precocity</i>                        | P            |                  | Early         | Early         | Early         | Intermediate  | Early         | Intermediate  | Early         | Late          | Early         | Early         |
| Extra floral nectar                     | EFN          |                  | No            | No            | No            | No            | No            | Yes           | No            | No            | Yes           | No            |
| Germination capacity of broomrape       | GB           |                  | No            | No            | No            | No            | No            | Yes           | No            | No            | No            | No            |
| Stem strength                           | SS           |                  | Yes           | Yes           | No            | No            | Yes           | Yes           | Yes           | Yes           | Yes           | Yes           |

Table SI.2: Description of main functions/subfunctions of the functional tree

| Ecosystemservices  | Functions/sub-functions                        | Description                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  |
|--------------------|------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                    | Mineralization                                 | This function accounts for the mineralization process of service crop residues after their destruction by frost or chemically during winter. This mineralization releases nitrogen that can be mobilized in part by the rapeseed in the spring (MERC tool, Lorin et al., 2016). It depends on the amount of nitrogen accumulated in the aerial parts of the service crops before their destruction, on the physical availability of this nitrogen (ease/rapidity of organic nitrogen to be mineralized) and on the state of the service crops at the end of the winter (living plant or destroyed plant)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
|                    | Nitrogen uptake capacity                       | The phenomena of N uptake facilitation for oilseed rape by service plants that occur throughout its crop cycle are described here. Indeed, an oilseed rape associated with one or several service crops is able to absorb more nitrogen than an oilseed rape alone (Jamontet al, 2013). This translates in the field into "greener" oilseed rape crops in association compared to the pure oilseed rape crop (deficient oilseed rape, paler, reddened, etc.). Oilseed rape in association with legumes also has a better nitrogen use coefficient (Lorin, 2015). The mechanisms behind these facilitation processes are not yet well known. However, the hypotheses retained are: (1) an improvement in the root exploration of rapeseed, (2) a regulation of the microclimate within the plot, and (3) an acceleration of the decomposition of soil organic matter.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| Nitrogen recycling | Accumulation of nitrogen from the service crop | ant prior to vegetative winterkill. It depends on the amount of biomass produced and the nitrogen content of the service crops, with an advantage given to legume species to account for the ability of these plants to mobilize nitrogen from the air in addition to soil resources.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |
|                    | Physicochemical availability of nitrogen       | This function accounts for the physical and chemical availability of nitrogen in residues, i.e., the ability of nitrogen in residues to be released and mineralized rapidly after the service crop is destroyed (Lorin, 2015). This depends on the C/N ratio of the service crop residue (i.e., the nitrogen content of the service crop, since the carbon content is assumed to be roughly constant across species), the dead biomass in contact with the soil (The underlying assumption is that a species whose biomass will be in close contact with the soil after destruction will be more rapidly degraded than one for which this is not the case (Lorin, 2015). Through close contact with the soil, the residues are more easily accessible to soil organisms (microorganisms and detritivorous macro/microfauna)), and the fraction of soluble matter (the amount of total dissolved matter in a sample resulting from the leaching of a solid sample). The C/N ratio also evolves according to the stages of development, we considered that the service crops at the time of their destruction are still "green", and have not yet evolved towards a lignification stage. The measurements of C/N found in the literature are often made before or at the flowering stage, before lignification, which corresponds to our case. |
|                    | Destruction of the service crop                | Here we show the state of the service crops at the end of the winter, after having undergone or not more or less strong frost episodes, or a destruction by chemical way. Chemical control is considered to be 100% effective.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |

|                                                 |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            |
|-------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Nitrogen symbiotic fixing                       | Symbiotic fixation expresses the capacity of species to fix nitrogen from the air. This is possible for legume species, and depends on the availability of mineral nitrogen in the soil: the more nitrogen is available, the less the establishment of fixing nodules takes place (Voisin et al., 2002).                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
| Destruction by frost                            | The destruction by frost accounts for the damage caused explicitly by frost during the winter to the service crops. It depends on the frequency of frost and the sensitivity of the service crop to frost. This frost frequency depends on the region where we want to grow oilseed rape. It is calculated from a frequency analysis of the minimum temperatures reached at the departmental level over the last 15 years.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
| Soil structure                                  | The effect of soil structuring by the roots of service plants, in conjunction with that of oilseed rape, contributes to improve soil exploration by these plants and the absorption of the available pool of nitrogen. Jamont et al. (2013) showed that the root architecture of rapeseed changes when associated with faba bean, through competition/complementarity effect, with consequences on N uptake. Morphological characteristics of the root systems are involved. In addition, practitioners have observed that the performance of oilseed rape is most visible in soils with limiting factors: soils with high hydromorphy in autumn, shallow soils, etc. We also hypothesize that this structuring effect is all the more important when the biomass of service crops and therefore of the roots of these plants is important |
| Power of root system                            | The power of the root system aggregates two traits describing the architecture of the plant root system into a synthetic function accounting for the power of the effect of the roots of service crop species on the soil and the competition effects with the roots of oilseed rape.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |
| Microclimate regulation                         | The microclimate created by the service crops within the canopy has potential effects on the protection of the oilseed rape against frost, which improves and extends the functioning of the oilseed rape (root function, nitrogen uptake) and favors its recovery in spring. The "windbreak" and "living mulch" effects are all the better when the plants are tall and produce biomass                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
| Increased mineralization of soil organic matter | This function accounts for the "root priming effect" process, whereby the roots of a living plant, through root exudates, as well as the return of organic matter to the soil (or contact of biomass with the soil, accessible to microorganisms), stimulate soil life, which in turn increases the mineralization of organic matter already in the soil (Cheng et al., 2014; Nakamoto et al., 2006).                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |
| Weed control in autumn                          | Weed control in the autumn is enabled by competitive effects, which are exerted if the species have traits that make them good competitors and produce a large biomass (Lorin; 2015). At the same time, regulation is more effective on dicotyledonous species than on monocotyledons.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
| Weed regulation                                 |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            |
| Competition effect                              | The competition effect expresses the capacity of the service plants to be competitive when they are alive (during the fall, in the case of a specific service). This depends on their traits, i.e., whether they have favorable characteristics for competition, and the biomass produced (Lorin, 2015).                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |

|                                 |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |
|---------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Weed control in spring          | For weed control in spring we consider two cases. Case 1, if the service crop has not frozen, then competition effects from living plants, as in the autumn, apply and the autumn decision tree continues to apply for this criterion in spring. Case 2, if the service crop has frozen, then the residual weed control effect is allowed by a mulch effect of dead plant residues that remain on the ground before their degradation.                                                                                                                                                                                                                                                        |
| Destruction by frost            | The destruction by frost accounts for the damage caused explicitly by frost during the winter to the service crops. It depends on the frequency of frost and the sensitivity of the service crop to frost. This frost frequency depends on the region where we want to grow oilseed rape. It is calculated from a frequency analysis of the minimum temperatures reached at the departmental level over the last 15 years.                                                                                                                                                                                                                                                                    |
| Destruction of the service crop | Here we show the state of the service crops at the end of the winter, after having undergone or not more or less strong frost episodes, or a destruction by chemical way. Chemical control is considered to be 100% effective.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                |
| Competition in autumn           | This function accounts for the competition exerted by the service crop on the oilseed rape before winter and the risks of yield loss incurred when practicing the mixture. As the destruction of the service crop is expected in the majority of uses, we are only interested here in the effects of competition in the autumn. As with the competition of the service crop on weeds, this criterion depends on the traits of the service crop, linked to its ability to compete, as well as to the production of biomass. In addition, it has been observed that species with low stem holding tend to crush and smother the oilseed rape during winter, especially after their destruction. |
| Allelopathy                     | The phenomena of allelopathy translate the release of molecules inhibiting the germination or the growth of the weeds during its degradation by the service plant.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            |
| Competition for light           | This function aggregates the criteria that reflect the ability of the service crop to capture light. It is essentially based on the growth dynamics and the maximum height of the service crop.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |
| Competition for nitrogen        | Competition for nitrogen is related to the ability of the service plant to take up nitrogen from the soil and to compete for this resource. In this aggregation, we consider nitrogen-fixing legumes to be less competitive for nitrogen than non-legumes (Corre-Hellou et al., 2011).                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |
| Capacity to compete             | This criterion represents the ability of service crops to compete with other species present in the plot ("oilseed rape" and "weeds"). In this aggregation, we consider that nitrogen-fixing legumes are less competitive for nitrogen than non-legumes (Corre-Hellou et al., 2011).                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |

|                 |                                  |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |
|-----------------|----------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                 | Mulching                         | In the case of a dead plant, the residues can create a mulch effect, a barrier to the development of weeds if the biomass accumulated before the destruction of the plant is sufficiently important, and if these residues have traits that are favorable to this barrier effect                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
|                 | Favoring mulch                   | This function aggregates different traits favoring a mulch effect, produced by the service crops after their destruction. This criterion includes a physical component, a "barrier effect" of the residues when they settle on the ground, represented by the dead biomass in contact with the soil, and a chemical component for allelopathy phenomena, when the service crop releases molecules that inhibit the germination or growth of weeds during its degradation.                                                                                                                                                                                                                     |
|                 | Diverting Slug                   | This function reflects the fact that slugs may be preferentially attracted to service crops rather than to oilseed rape if the palatability of the selected species is higher than the palatability of the oilseed rape. The realization of this service also depends on the presence or not of slugs to divert.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
|                 | Disturbing insects in the autumn | This criterion accounts for the disruption of flights and host recognition by insect pests of oilseed rape in autumn (flea beetles and terminal bud weevils in particular) by service plants, through camouflage and visual disruption effects. These effects are strongest for canopies exceeding the rapeseed in height, and producing large biomasses (Trotin et al., 2012). Olfactory confusion is also highlighted with odorous plants such as fenugreek                                                                                                                                                                                                                                 |
| Pest regulation | Flying auxiliaries               | This criterion considers that the provision of nectar or pollen resources by service crops for flying insects ("syrphids", etc.) through the flowering of species or the presence of extra-floral nectaries favors the fitness of individuals and populations. The flowering of species occurs if they have been sown early enough and if their cycle is early.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |
|                 | Ground auxiliaries               | Here we consider that the simple presence of two species, by providing additional habitats, refuges and trophic resources, contributes to favouring the populations of ground walking beneficials (carabids, etc.). The effect is considered to be proportional to the biomass produced by the service crop.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  |
|                 | Favoring auxiliaries             | Here we aggregate the components related to flying and ground beneficials. The positive effects on the maintenance and development of the populations of beneficials are considered more during the period of association, i.e. in the fall. The criterion does not take into account the effects of the following practices: insecticide treatments, and tillage, which affect the beneficials whatever the conditions of oilseed rape cultivation: pure or associated with a service plant                                                                                                                                                                                                  |
| Disservices     | Competition in autumn            | This function accounts for the competition exerted by the service crop on the oilseed rape before winter and the risks of yield loss incurred when practicing the mixture. As the destruction of the service crop is expected in the majority of uses, we are only interested here in the effects of competition in the autumn. As with the competition of the service crop on weeds, this criterion depends on the traits of the service crop, linked to its ability to compete, as well as to the production of biomass. In addition, it has been observed that species with low stem holding tend to crush and smother the oilseed rape during winter, especially after their destruction. |

|                          |                                                                                                                                                                                                                                                                                        |
|--------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Allelopathy              | The phenomena of allelopathy translate the release of molecules inhibiting the germination or the growth of the weeds during its degradation by the service plant.                                                                                                                     |
| Capacity to compete      | This criterion represents the ability of service crops to compete with other species present in the plot ("oilseed rape" and "weeds"). In this aggregation, we consider that nitrogen-fixing legumes are less competitive for nitrogen than non-legumes (Corre-Hellou et al., 2011).   |
| Competition for light    | This function aggregates the criteria that reflect the ability of the service crop to capture light. It is essentially based on the growth dynamics and the maximum height of the service crop.                                                                                        |
| Competition for nitrogen | Competition for nitrogen is related to the ability of the service plant to take up nitrogen from the soil and to compete for this resource. In this aggregation, we consider nitrogen-fixing legumes to be less competitive for nitrogen than non-legumes (Corre-Hellou et al., 2011). |

---

Figure SI.3: DEXi functional tree built for service crop biomass production

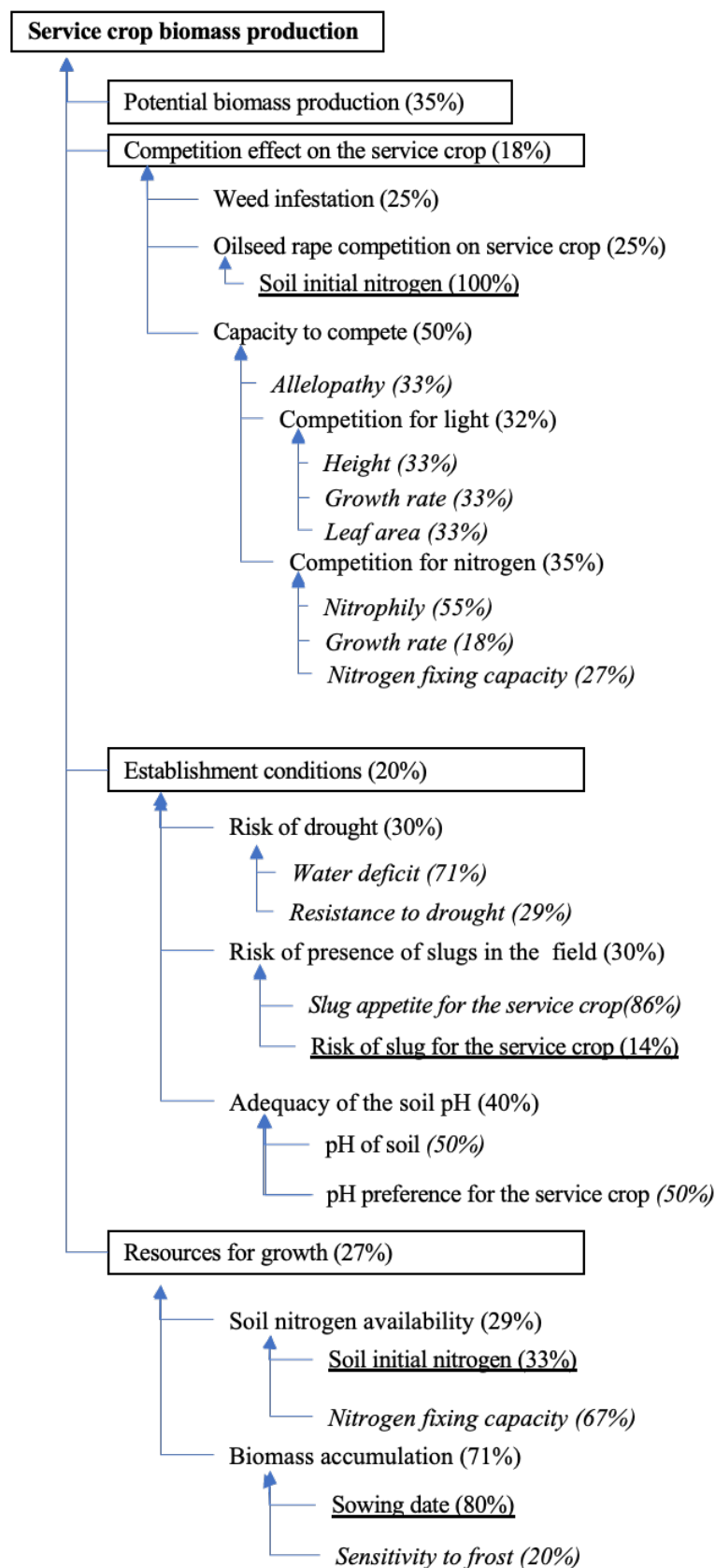


Table SI.4: Description of agronomic and environmental conditions

| Agronomic and environmental conditions               | Description                                                                                                                                 | Modalities                        |
|------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------|
| Departement/region                                   | See supplementary material for the combination between department and sowing date                                                           | All department in France          |
| Frost frequency                                      | Probability of reaching an intense freeze on the plot, which will lead to the destruction of the service crop (according to the department) | Low / Medium / High               |
| Water deficit                                        | Risk of water stress during the crop establishment phase (according to the department)                                                      | Low / Medium / High               |
| Sowing date                                          | According to the department, this date will be early, appropriate or late                                                                   | Before august 20th                |
| Considered for oilseed rape                          |                                                                                                                                             | From august 21st to 28th          |
| Frequency of weed regulation                         |                                                                                                                                             | From august 29th to September 5th |
| What is the intensity of the weed regulation program | No weed regulation or light weed regulation (frequent no weed regulation or reduced dose in early)                                          | After septembre 6th               |
| for the oilseed rape crop in the field               |                                                                                                                                             | Low                               |

|                             |                                                                                                                                                             |                                                                              |
|-----------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------|
|                             | Weeds are well controlled, but with a strong weed regulation program: pre-emergence/post-emergence early full dose and systematic treatment.                | Medium                                                                       |
|                             | Weeds are rather difficult to manage, full dose pre-emergence weed regulation program (type Colzamid2.8L, Colzor trio 3.5L). Resistant species are present. | High                                                                         |
|                             |                                                                                                                                                             | More than 5 years                                                            |
| Length of rotation          | How often is rapeseed grown again on the plot                                                                                                               | Between 4 and 5 years                                                        |
|                             |                                                                                                                                                             | Less than 4 years                                                            |
|                             |                                                                                                                                                             | Few or no harmful species                                                    |
| Harmfulness of weed species | Qualification of the harmfulness of weed species                                                                                                            | Harmful species present but well managed                                     |
|                             |                                                                                                                                                             | Presence of harmful species and poorly managed                               |
|                             |                                                                                                                                                             | Low (No input)                                                               |
| Nitrogen supply             | Is nitrogen applied before sowing the oilseed rape?                                                                                                         | Medium (Low input of mineral fertilizer, or input of compost, straw, manure) |
|                             |                                                                                                                                                             |                                                                              |

|                                        |                                                                                                                                                                                                                                                                                          |                                                                                                                                      |
|----------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                                        |                                                                                                                                                                                                                                                                                          | High (High N input in the form of oraganic matter such as mature compost, mineral N or digestate)                                    |
| Preceding crop                         | What is the botanical family of the preceding crop?                                                                                                                                                                                                                                      | Legumes<br><br>Non legumes                                                                                                           |
| Yiel target achieved                   | The target is considered missed if it is reduced by 10-20%, e.g. a loss of 10 quintals in a wheat crop                                                                                                                                                                                   | Yes<br><br>No                                                                                                                        |
| Straw export                           | Are the straws exported                                                                                                                                                                                                                                                                  | Yes<br><br>No                                                                                                                        |
| Soil limiting factors                  | Does the soil of the field potentially present one of the following limiting factors: hydromorphy, shallow soil, loamy soil                                                                                                                                                              | Yes (At least one of the factors listed)<br><br>No (None of the factors listed)                                                      |
| Risk of presence of slugs in the field | Refers to the ATCA evaluation grid:<br><br><a href="http://www.ciblage-anti-limaces.fr/c/evaluer-la-presence-et-lactivite-des-limaces/grille-devaluation-du-risque/">http://www.ciblage-anti-limaces.fr/c/evaluer-la-presence-et-lactivite-des-limaces/grille-devaluation-du-risque/</a> | Low (Targeting score > 23 points)<br><br>Medium (Targeting score between 18 and 23 points)<br><br>High (Targeting score < 18 points) |
| Type of weeds                          | What are the dominant weed species generally present in the field?                                                                                                                                                                                                                       | Monocotyledonous                                                                                                                     |

Weed flora dominated by monocotyledonous species

Mono- and Dicotyledonous

Dicotyledonous

None

Acid (<7)

Soil pH

Soil pH

Neutral (~7)

Basic (>7)

Service crop destruction mode

Destruction of the crop by frost, otherwise by a catch-up herbicide at the end of winter

By frost

Systematic chemical destruction, included in a weed regulation strategy at the beginning of winter

Chemical

---

ACTA: *Association de coordination technique agricole*

## Supporting information SI.5: Sensitivity analysis for the Nitrogen recycling DEXi tree

For the sensitivity analysis, we used the R package 'Sensitivity', version 1.28.1 (loos et al. 2023).

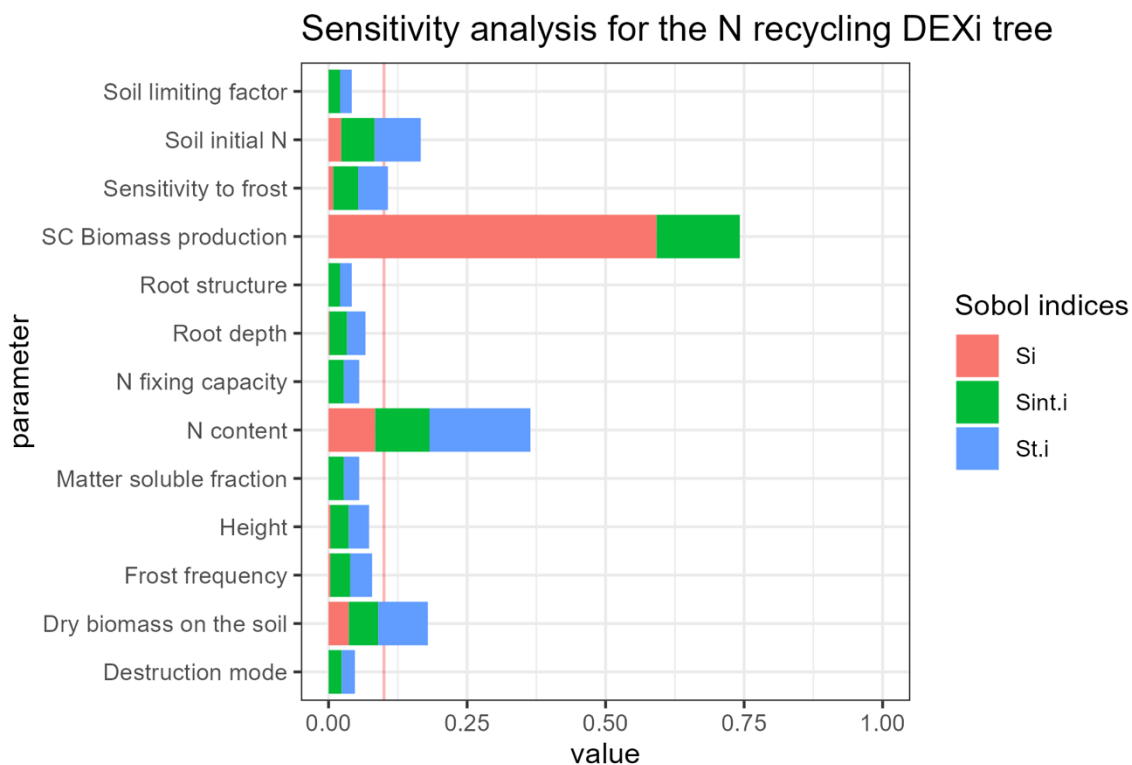
We implemented the "extended-FAST" method (Saltelli et al. 1999). This method allows the estimation of first order and total Sobol' indices for all the factors (all together  $2p$  indices, where  $p$  is the number of factors) at a total cost of  $n * p$  simulations.

Sensitivity index (Sobol indices) calculations from fast99 :

$S_i$  = main effect -> first order indices (main effects) =  $D1/V \text{ var}(E(Y|X_i=x_i))$

$St_i$  = total order -> total effect indices =  $1 - Dt/V$  expected variance that would be left if all factors but  $X_i$  were to be fixed

$Sint_i$  = interaction -> interaction effects =  $1 - (Dt/V) - (D1/V)$



## SI.6: Correlation matrix between trait values

An analysis of the correlation matrix showed that correlations between the different traits are relatively weak. There is, however, a strong correlation between soluble fraction and stem strength, soluble fraction and pH preference, odor and soluble fraction, fixing capacity, and nitrogen content.

The color represented the p value associated to khi2 test.

Numbers are the correlation between the traits based on cramer's V calculation.

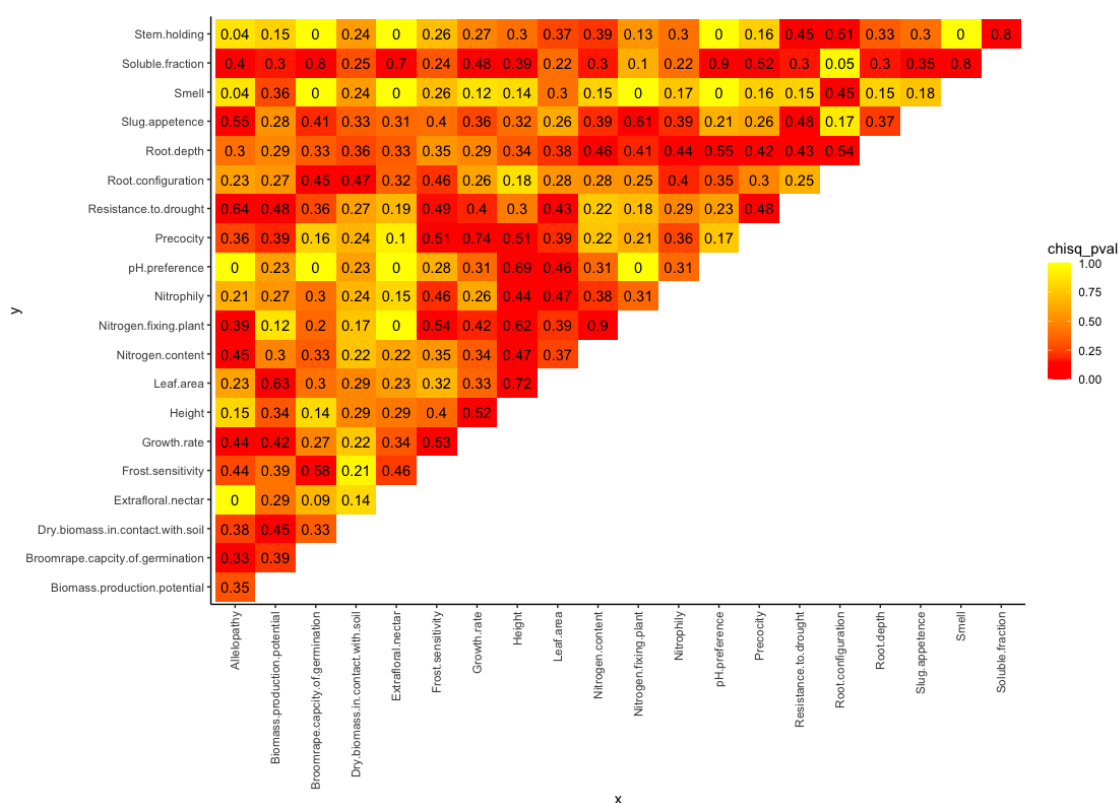
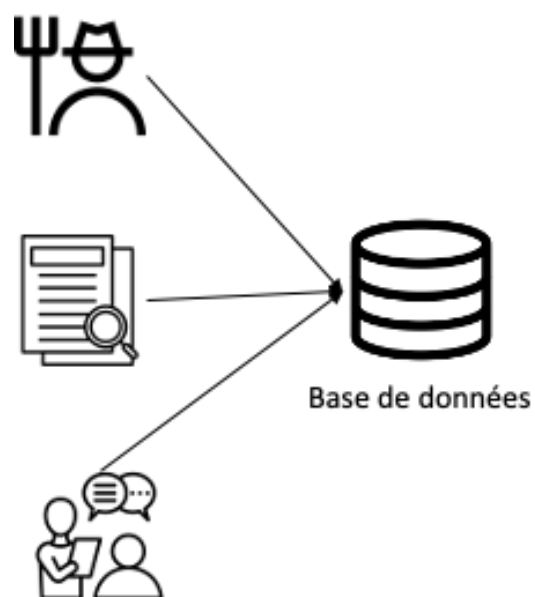




Photo de l'expérimentation conduit en 2021/2022 à Thiverval-Grignon (© M. Ouattara)

## Chapitre 2 : Évaluation des services écosystémiques fournis par les mélanges d'espèces grâce à une approche de complémentarité des connaissances.



Ce chapitre correspond à un article soumis dans le journal *European Journal of Agronomy*.

Dans le chapitre 1 nous sommes arrivés à la conclusion qu'il était nécessaire d'élargir les travaux menés sur le colza pour aller vers la conception de plus de mélanges avec une plus grande diversité d'espèces. Nous avons donc dans le cadre du chapitre 2 mobilisé différentes sources d'information (revue de la littérature scientifique, données d'expérimentations et enquêtes auprès d'agriculteurs) pour faire un état des lieux à travers l'analyse et la caractérisation de la diversité des mélanges de cultures en fonction des espèces, de leur usage (culture principale ou plante de service) et de leur insertion temporelle, et à évaluer la capacité de différents types de mélanges et de systèmes de culture à fournir des services.

**Positionnement dans la thèse :** Ce travail nous a permis de cibler dans le cadre de la thèse des espèces intéressantes à conduire en expérimentation et d'évaluer leur comportement en mélanges d'espèces (chapitre 3), d'identifier les services écosystémiques recherchés que nous avons étudiés au chapitre 4, mais aussi d'identifier des espèces pour aller vers la conception d'un prototype d'outil d'aide à la conception de mélanges d'espèces (chapitre 5).

**Apport :** Ce chapitre nous a permis de voir que les services recherchés lors de la conduite des mélanges dépendaient de l'usage des cultures (plantes de service ou cultures de rente), le mode d'insertion des espèces (synchrone ou asynchrone), en fonction du type d'agriculture (conventionnel ou biologique) et selon les acteurs qui les mettent en œuvre.

# Assessment of ecosystem services provided by species mixtures through a knowledge complementarity approach

Malick S. Ouattara<sup>1a\*</sup>, Raphaël Paut<sup>1a</sup>, Muriel Valantin-Morison<sup>1</sup>, Laurent Bedoussac<sup>2</sup>, Marie-Hélène Jeuffroy<sup>1</sup>, Safia Médiène<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Université Paris-Saclay, AgroParisTech, INRAE, UMR Agronomie, F-91123, Palaiseau, France

<sup>2</sup> Université de Toulouse, INRAE, ENSFEA, UMR AGIR, F-31326, Castanet-Tolosan, France

## Highlights

- Weed control is the most ecosystem service provided by mixtures
- Species mixtures combinations are higher in conventional than in organic farming
- Services cited in farmers' survey are different from those of scientific experiments
- Cash crops are involved in 54.5% of species mixtures against 45.5% for service crops
- Organic and conventional farming provides the same services but at different levels

## Abstract

Mechanization and increased use of synthetic inputs (including pesticides and fertilizers) have led to serious environmental problems, such as soil erosion, groundwater pollution, and biodiversity loss. Biodiversity-based agriculture using species mixtures can promote ecosystem services by increasing biological interactions in agroecosystems, thus limiting dependence on external inputs.

Several studies have already been conducted to highlight the ability of species mixtures to provide ecosystem services. However, these studies were generally farmer surveys whose results were often not experimentally validated or scientific experimentation that did not consider some of the farmers' needs, thus limiting the adaptability of the mixtures designed by these actors. Our aim was thus to analyze and characterize the diversity of ecosystem services provided by species mixtures taking into account the diversity of knowledge sources, collected from experiments and farmers' practices, and then we discuss how the design of species mixtures should be adapted to be more in line with farmers needs and interests.

To this end, we used three sources of data: a survey of 47 farmers in France, data from 11 multi-actor experimental networks (MAENs) located in Europe, including two in France, and data from 140 scientific papers based on experiments in Europe. We combined two existing typologies to group

the species mixtures into major types. These types were used to identify the link between mixtures and the ecosystem services provided.

Most mixtures, whether used by farmers or experimented by scientists, consisted of cereals and legumes (60%). Regardless of the source, 70.3% of the mixtures correspond to species cultivated simultaneously and 29.7% to relay mixtures. In addition, 84.4% of the species were bispecific mixtures, although mixtures cultivated by farmers included a wider diversity. The services considered in the scientific experiments were mainly linked to yields (29% of the mixtures studied) and weed control (24% of the mixtures studied), such as for the MAENs (30% and 25% of the mixtures studied, respectively), while those mostly studied in the farmers' survey concerned nitrogen recycling (26%) and weed control (26% and 25% of the mixtures studied, respectively). The different data sources thus showed a complementarity of knowledge, as neither all types of mixtures, nor all ecosystem services provided, were represented in each of the sources. The challenge for research today is to articulate knowledge production and management strategies design taking into account the context of action.

**Keywords:** crop diversification, intercropping, typology, literature review, farmers' survey.

### 1 Introduction

Mechanization and increased use of synthetic inputs (including pesticides and fertilizers) have greatly improved the capacity of temperate arable systems to provide food for a growing population (Tilman et al., 2002). Yet, this agricultural intensification, which has entailed the shortening of crop sequences, has also led to numerous environmental damages such as soil erosion (Pimentel and Burgess, 2013), groundwater pollution (Moss, 2008), and biodiversity losses (Hoekstra et al., 2005; Potts et al., 2010). Improving agriculture's impacts on environment and health requires innovative cropping systems, using lower levels of synthetic inputs, and maintaining or even increasing yields (Doré et al., 2011a; Colnenne-David and Doré, 2015). To reach both targets, those cropping systems should provide a range of ecosystem services, in a context of strong and growing uncertainties (Wezel et al., 2011).

One of the ways to reach these multiple goals is to increase crop diversity (Miguel A Altieri, 1999; Tiftonell, 2014; Gaba et al., 2015b), which has been reported by several authors to provide numerous regulating and supporting services (Doré et al., 2011a; Médiène et al., 2011; Bommarco et al., 2013). In arable systems, species mixtures, defined as the simultaneous cultivation of at least two species on a same field for a significant part of their life cycle, without necessarily being sown or harvested together (Willey, 1979; Vandermeer, 1989; Fukai, 1993), appear to be a promising way to increase

cultivated diversity and to provide a wider range of ecosystem services compared to sole species (Bedoussac et al., 2015; Brooker et al., 2015; Cong et al., 2015; Beillouin et al., 2021). Through niche complementarity and facilitation mechanisms (Justes et al., 2021), species mixtures are likely to make better use of available resources and enable farmers to obtain higher and more stable yields, to increase grain quality (protein content), decrease weeds, insects and diseases, reduce nitrate leaching risks, and to decrease greenhouse gas emissions, due to the smaller quantities of fertilizers applied to them (Pelzer et al., 2012; Bedoussac et al., 2015; Verret et al., 2017; Stomph et al., 2020; Gardarin et al., 2022).

Despite these renowned benefits, species mixtures are still marginally grown compared to sole crops (Verret et al., 2020). In France, only 1.4% of surfaces under cereals and 1.6% of all species are grown in mixtures (Agreste, 2022a). Indeed, several interconnected obstacles, leading to a sociotechnical lock-in, contribute to hampering the wider adoption of species mixtures by farmers as for major sole crop (Meynard et al., 2018a). These obstacles are mainly organizational, technical, knowledge-based, and economic, and occur at different scales ranging from the seed producers to processors, including farmers and collectors. At the farm scale, farmers sometimes lack appropriate equipment to grow species mixtures, for instance for sowing two different species at their own optimal depths. As collectors always sell pure products to processors, those harvested from species mixtures have to be sorted first, with a significant cost and more complex logistics. The collectors are therefore reluctant to collect mixed grains (Magrini et al., 2013). There is also a lack of knowledge when it comes to choosing and managing species mixtures adapted to the specific pedo-climatic and socio-economic context of each farmer, due to the functional interactions that occur between species and the diversity of services targeted by farmers and to the possible motives of farmers and outlets (Duru et al., 2015; Lamé et al., 2015; Verret et al., 2020). This problem is compounded by the large number of possible species combinations, along with the possible ranges of density, sowing pattern, fertilization, and crop protection.

Several scientific studies have been conducted to highlight and quantify the ecosystem services provided by species mixtures, in various situations (Verret et al., 2020; Gardarin et al., 2022). Unfortunately, they are often limited to a specific type of species (Verret et al., 2020; Gardarin et al., 2022). The expert knowledge of practitioners who innovate in the design and cultivation of species mixtures is therefore getting more and more attention (Verret et al., 2020), even if such knowledge is still scarce. Despite their complementarity, scientific experiments and expert knowledge are rarely combined, whereas their hybridization has been shown to support design approaches (Hatchuel & Weil, 2009; Salembier et al., 2021; Quinio et al., 2022). It is acknowledged that the agroecological

transition will rely on knowledge sharing between practitioners and scientists (Doré et al., 2011), especially due to the complexity of agroecological systems, particularly those based on species mixtures. Indeed, there is a need for new scientifically validated knowledge (on processes that are difficult to access for practitioners) and knowledge related to the production context that farmers can provide. We therefore posit that knowledge from different sources, collected by knowledge-oriented experiments, by design-oriented experimental networks, or by farmers' survey, will lead to a better understanding. To this end, characterizing the type of knowledge held by each stakeholder on species mixtures, and combining it, could highlight complementarities and fundamental knowledge that could support species mixtures design. Knowledge aggregation could help to achieved many goals (fill, knowledge gaps, redesign cropping systems, etc.). In this study especially, it could help to identify which ecosystem services are essential to different stakeholders when they mix species, because the most appropriate species mixture largely depends on the production context (Lamé et al., 2015; Verret et al., 2020).

This paper aims to (i) analyze and characterize the diversity of species mixtures studied in the literature, by combining three sources of data collected from scientific and farmers knowledge, and (ii) then we discuss how the design of species mixtures should be adapted to be more in line with farmers needs and interests. With this aim in view, we used different sources of knowledge: a farmers' survey, 11 multi-actor experimental networks (MAENs), and a scientific literature review.

## 2 Material and methods

### 2.1 Definition of terms

In this study, we investigate mixtures in which at least one species is a cash crop (in the sense of harvested as grain or fodder, whether for sale or used within the farm), while the others may be cash or service crops. We excluded perennial and vegetable species mixtures.

Ecosystem services (ES) are broadly defined by the Millennium Ecosystem Assessment (MEA, 2005) as benefits to people, obtained from ecosystems. In agroecosystems, definitions of ecosystem services are numerous and used in different contexts (Zhang et al., 2007b; Bennett et al., 2009; Bommarco et al., 2013; Lescourret et al., 2015). In this study, we consider eleven ES (Table 2. 1) based on MEA categorization: (i) provisioning services, (ii) regulating services, and (iii) supporting services.

Table 2. I: Definition of the ecosystem services used in this study and their corresponding category according to the Millennium Ecosystem Assessment

| Type of service              | Definition                                                                                                    |
|------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Provisioning services</b> |                                                                                                               |
| Yield increase               | Increase the yield of the cropping system                                                                     |
| Yield stabilization          | Maintain stable yields under contrasting conditions                                                           |
| Quality improvement          | Improve yield quality (e.g. higher feed value or grain protein content)                                       |
| Double production            | Obtain a second production in addition to the main crop                                                       |
| <b>Regulating services</b>   |                                                                                                               |
| Weed control                 | Reduction of weeds or herbicide use                                                                           |
| Pest control                 | Reduction of pests or pesticide use                                                                           |
| Disease control              | Reduction of diseases or fungicide use                                                                        |
| <b>Supporting services</b>   |                                                                                                               |
| N recycling                  | Nitrogen supply, improved N use efficiency or reduction of N fertilizer use                                   |
| Other nutrients recycling    | Other nutrients supply, improved other nutrients use efficiency, or reduction of corresponding fertilizer use |
| Soil fertility improvement   | Improved physical, chemical and biological soil properties                                                    |
| Pollination                  | Improved pollination                                                                                          |

## 2.2 Data collection

The data used in this study come from three different sources (a farmers' survey, 11 multi-actor experimental networks, and a scientific literature review) on a European scale and with a predominantly French focus (Figure 2. 1)

### 2.2.1 A survey to track on-farm innovative practices related to species mixtures

This survey was based on the on-farm innovative practices tracking method (Salembier et al., 2016, 2021b). It was carried out in 2017-2018 in central-western and south-western France, as detailed in Verret et al. (2020), within the H2020 ReMix project (Redesigning European cropping systems based on species mixtures; EU Horizon 2020 program grant 727217). The authors mobilized a list of farmers, identified by Terrena cooperative, who had participated in previous research projects and supplemented them with new contacts provided by these farmers, or by advisors. A total of 47 farmers, 24 of whom were organic farmers, were interviewed in semi-structured interviews lasting

between 10 and 90 minutes. The aim was to determine the mixtures grown in terms of species and crop management (sowing and harvesting dates, densities, fertilization, weeds, pests and diseases control) and their corresponding objectives (end-use and the ecosystem services expected and observed by farmers).

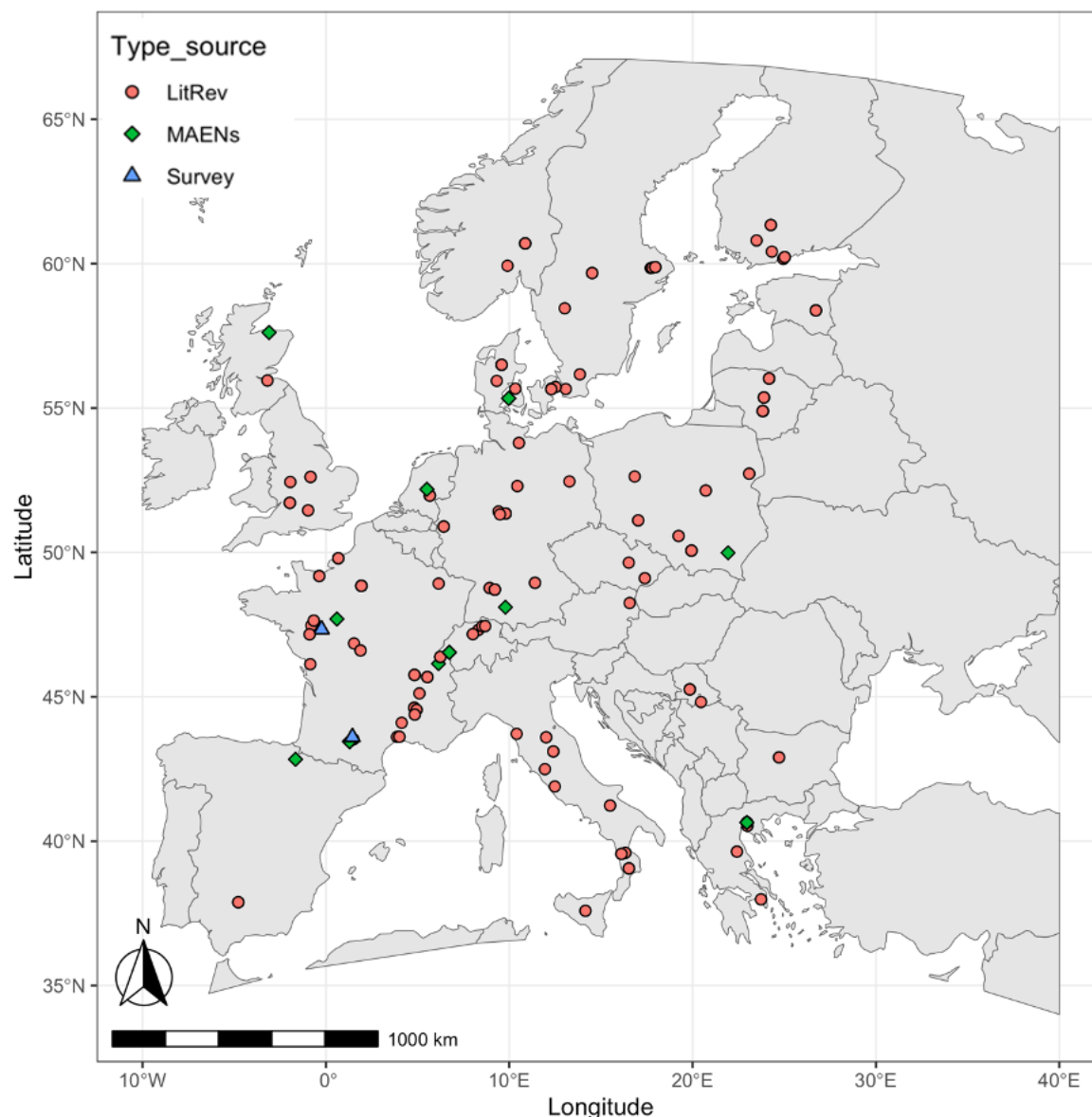


Figure 2. 1: Data localization according to the three different data sources. LitRev= scientific literature review, MAENs= multi-actor experimental networks, Survey= tracking of on-farm innovative practices.

### 2.2.2 11 multi-actor experimental networks (MAENs)

The 11 multi-actor experimental networks (MAENs) were part of the H2020 ReMix project from 2017 to 2020 (cited above). The MAENs consisted of several experiments, involving practitioners, scientists from research organizations, and advisors from extension services. They collaborated to design and

experiment mixtures, and to generate new knowledge that is both scientifically credible and socially valid, for conventional and organic farming systems (Salembier et al., 2023). The 11 MAENs of the ReMix project were located in 10 European countries (three in France), each involving two to 15 experiments per year, during three years, spread across one to 13 sites, on experimental stations or on farms, and scattered across a region or the whole country (Salembier et al., 2023). Data were collected on species mixtures, including information on crop management (sowing and harvesting dates, densities, fertilization, weeds, pests and disease control), end-use, and a qualitative assessment of the ecosystem services provided. The ecosystem services assessment was carried out by researchers, experiment managers or farmers, on the basis of their own expertise or previous experience, and observations or measurements from the experiments.

### 2.2.3 Scientific literature review

We conducted a scientific literature review to collect data on species mixtures and services provided, to complement the data from the survey and the MAENs. We used the Web of Science search tool and the query equation: (i) (*"crop mix"* OR *"mix\* plant"* OR *"plant mix"* OR *"undersow"* OR *"undersow"* OR *"underseed"* OR *"interseed"* OR *"intercrop"* OR *"companion plant"* OR *"living mulch"* OR *"interplant"* OR *"understory"* OR *"subsidiary crop"* OR *"cover crop"*) for the different forms of species mixtures, (ii) NOT (*"Horticult"* OR *"vineyard"* OR *"pasture"* OR *"grassland"* OR *"orchard"* OR *"agroforest"* OR *"tree"* OR *"forest"* OR *"vegetable"* OR *"energy crop"* OR *"garden"* OR *"meta-analysis"*) to exclude perennial and vegetables intercropping and meta-analysis papers, and (iii) AND (*"ecosystem service"* OR *weed* OR *"weed management"* OR *"weed regulation"* OR *"weed control"* OR *"nitrogen"* OR *"nitrogen recycling"* OR *"pest"* OR *"pest regulation"* OR *"pest control"* OR *"pest management"* OR *"disease"* OR *"disease control"* OR *"disease regulation"* OR *"disease management"* OR *"yield increase"* OR *"yield"* OR *"yield stabilization"* OR *"yield stabilisation"* OR *"yield quality"* OR *"double production"* OR *"nutrient improve"* OR *"nutrient recycling"* OR *"soil"* OR *"soil fertility"* OR *"pollination"*) for ecosystem services sought. To be in line with the survey and the 11 MAENs which were collected before 2020 and in Europe, we restricted the results to peer-reviewed articles published and to and target the recent period of emergence of studies on species mixtures from 2000 to 2019 and only in European pedoclimatic contexts. A total of 1444 articles were returned. Based on the titles and abstracts, we excluded topics that did not concern species mixtures or ecosystem services, or did not have at least one cash crop, resulting in 352 articles. After a detailed reading of these articles, we retained only 121, to which were added 19 other articles selected on the basis of the authors' bibliographic knowledge. Our literature review was thus finally based on 140

papers. For each paper, we collected data on the mixtures (species, farming system, temporal pattern, crop management) and information on the ecosystem services provided, which were binary coded (1 when the service was provided and 0 when the service was not provided or was not measured).

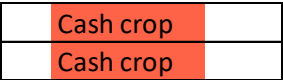
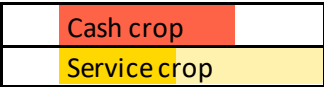
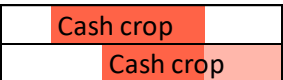
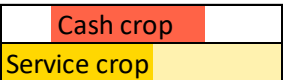
### 2.3 Data processing and statistical analysis

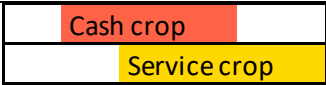
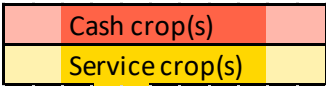
#### 2.3.1 Data description

Each species mixture listed in each of the three sources was considered unique: (i) 134 species mixtures for the survey (66% in organic farming and all in France), (ii) 52 species mixtures for the MAENs (77% in organic farming and 50% in France), and (iii) 391 species mixtures for the scientific literature review (31% in organic farming and 26% in France). Each unique species mixture was characterized by the species mixed, the temporal pattern, the end-use and the ecosystem services provided.

Given the wide diversity of mixed species, they were grouped into types by combining two complementary typologies, both of which included the temporal pattern of the crops, to build a more generic one (Table 2. //). These typologies were: (i) that of Gardarin et al. (2022) for mixtures with service crops, and (ii) that of Verret et al. (2020) for species mixtures in which at least one crop is annual and grown for grain or forage.

Table 2. II: Description of species mixture types based on temporal patterns and crops' types

| Species mixture types and reference                                | Percentage (%)           | Description                                                                                                                                                                                                                        |                                                                                       | Examples                                             |
|--------------------------------------------------------------------|--------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------|
| Synchronous crops: SCC (Verret et al., 2020)                       | Cash/Cash 35.7           | Two cash crops sown and harvested simultaneously. The most frequently reported mixtures are composed of cereals and legume crops. Harvested products can be sorted or not, depending on final use.                                 |    | Pea-barley<br>Lentil-wheat                           |
| Synchronous crop: SCS (Verret et al., 2020; Gardarin et al., 2022) | Cash/Service 21.7        | One cash crop with one (or several) service crop(s) sown simultaneously. The service crop may be destroyed chemically, physically or by frost before the commercial crop is harvested.                                             |    | Oilseed rape-Red fescue<br>Rye-Vetch                 |
| Relay (Verret et al., 2020)                                        | Cash/Cash crops: RCC 3.9 | One cash crop undersown in an already established cash crop. Both crops are harvested and valorized. The established crop is usually a winter crop and the second a spring crop.                                                   |    | Wheat sown in soybean<br>Buckwheat sown in barley    |
| Late Relay LRCS (Verret et al., 2020; Gardarin et al., 2022)       | Cash/Service crop: 16.4  | One cash crop undersown in an already established living mulch of a service crop that can be destroyed chemically, physically or by frost before the cash crop is harvested. The most common combinations are cereals and legumes. |  | Wheat sown in white clover<br>Pea sown in red clover |

|                                                                                             |                                                                                                                                                                                                                                                                                                  |                                                                                     |                                                                                |
|---------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------|
| Early Relay Cash/Service 6.6<br>crops: ERCS (Verret et al.,<br>2020; Gardarin et al., 2022) | Service crop undersown in an already established cash crop. The service crops grow within the cash crop, develop slowly until the cash crop harvest.                                                                                                                                             |  | Alfalfa sown in<br>wheat<br><br>Hairy vetch sown<br>in rye                     |
| Complex Mixture: CM (Verret et al., 2020)                                                   | Cultivation of more than two species (three to eight in our database). The most common is the cultivation of one cash crop with several service crops. The temporal pattern is not taken into account in this type, and it is possible to have many cash crops or services crops in the mixture. |  | Triticale-spelt-<br>oat-pea-faba<br>bean<br><br>Barley-white<br>clover-alfalfa |

### 2.3.2 Analysis of the species composition of the mixture types

We clustered the species in eight groups (five groups of cash crops: C3 cereals, C4 cereals, grain legumes, oilseed, and pseudocereals, and three groups of service crops: legumes, poaceae, and other families; Appendix A). From this clustering, we analyzed, for each data source (survey, MAENs and scientific literature review) and each farming system (organic, conventional), the co-occurrence of species among mixtures through a network analysis (*igraph* R package; Csárdi and Nepusz, 2006).

### 2.3.3 Analysis of the ecosystem services provided by mixtures, according to farming systems and data sources

For each farming system (organic, conventional) and each data source (survey, MAENs and scientific literature review), we calculated the percentage of species mixtures where each type of ecosystem services described in table 1 was provided. This analysis allowed us to identify the services most provided when mixing species.

### 2.3.4 Relationship between species mixtures and ecosystem services

Finally, to assess the frequency of ecosystem services occurrences according to each type of species mixture, we built a contingency table. For each type of species mixtures and each type of ecosystem service, we calculated the frequency of occurrences of species mixtures in which the different services were provided. We then established the links between the temporal pattern (relay and synchronous), the type of crop (cash and service crop) and farming system (organic and conventional) of the different species and the services provided. All analyses were performed using R software (R core Team, 2022).

## 3 Results

### 3.1 Wide diversity of species mixtures, depending on the data sources

In total, 78 different species (Appendix A) were identified in the 577 species mixtures reported in the three data sources. As some species were common between sources, we identified a total of 220 unique different mixtures within the three data sources. Most species mixtures were composed of two or three species (84.4% and 7.8% respectively), with a maximum of eight species. The categorization of species by types allowed us to show that the species mixture types did not appear

to be equally common, depending on the data source (Figure 2. 2). For the three data sources, C3 cereal(s)–grain legume(s) was the most common, followed by C3 cereal(s)–legume(s) service crops (33% and 16.5% respectively on average over the three data sources). The main species were: (i) wheat, barley and oats for C3 cereals, (ii) pea, faba bean and lentil for grain legumes, and (iii) vetch, red clover and white clover for legumes service crops (see appendix C for details).

Differentiation of data sources shows that grain legume(s)–C3 cereal was more common in MAENs (45.5%) than in the scientific literature review (22.1%) or in the farm survey (31.0%). The same result was found when comparing organic mixtures with conventional ones (41.1% and 18.2% respectively of grain legume(s)–C3 cereal; Figure 2. 2). Also, a wider diversity of species mixtures in terms of combined species was found in conventional compared to organic farming systems, and the same between the scientific literature data source compared (28 combinations between the 8 groupes of species) to the survey (20 combinations between the 8 groupes of species) and the MAENs (16 combination between the 8 groupes of species) data sources. In conventional farming, there were 28 combinations between groupes of species against 25 for organic farming system (Figure 2. 2).

Some mixtures were intra-family combinations, such as C3 cereal mixtures (6%), followed by grain legume mixtures (4.3%), and legume service crop mixtures (3%) whatever the data source and the farming system.

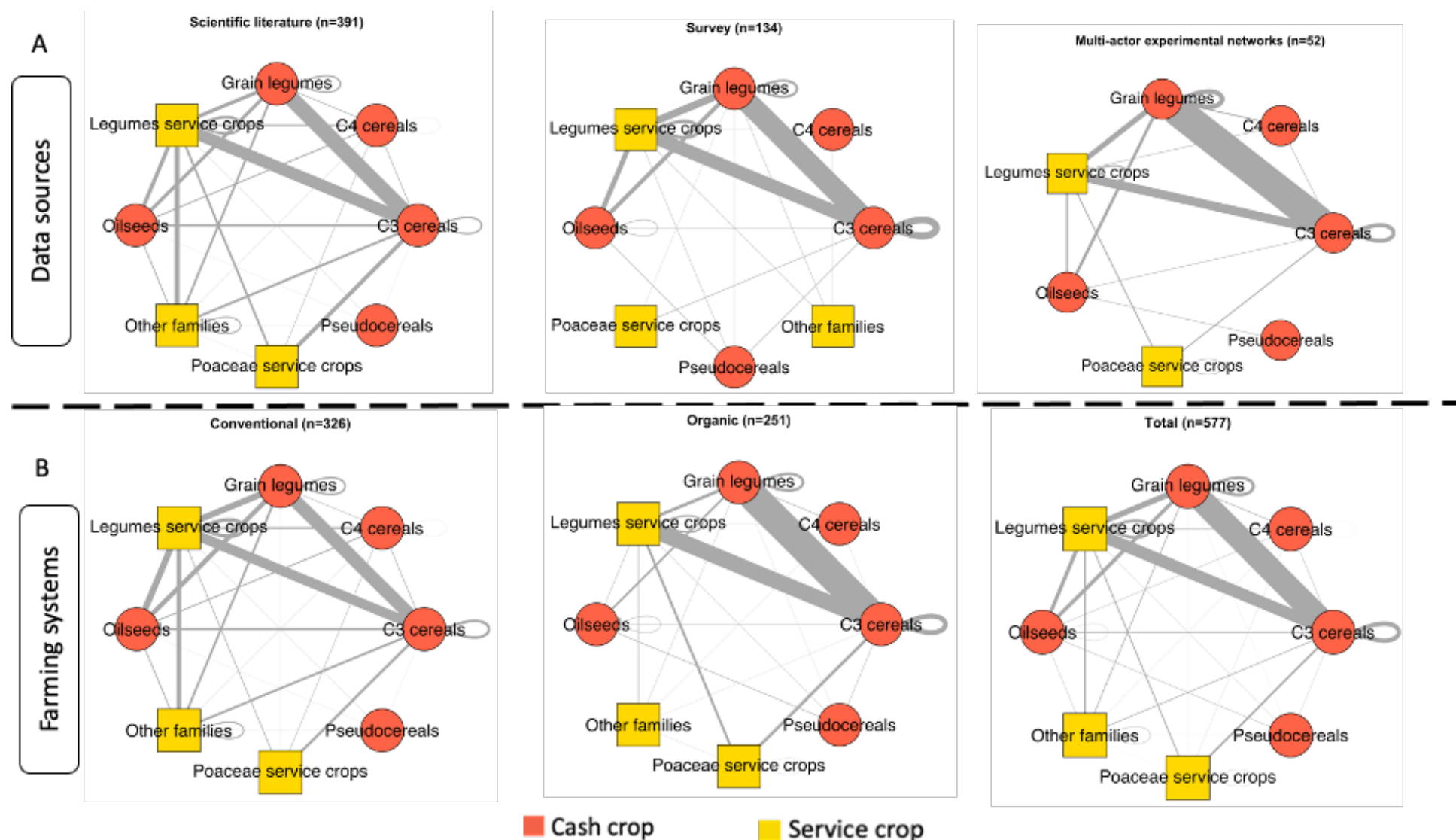


Figure 2. 2: Species combination networks for the mixtures identified in the three data sources (A) and according to farming systems (B), with n the number of species mixtures. The link thickness is proportional to the percentage of species mixtures recorded. n= number of species mixtures.

### 3.2 The ecosystem services provided depend on data sources and farming systems

The number of ecosystem services provided, differed from 9 to 11 depending on data source and farming system (Figure 2. 3). In the same way, the relative importance of the ecosystem services provided by species mixtures depends on the data source and farming system, with the exception of weed control. On average, the ecosystem services provided were the highest for weed control (34.5%), then 22.2% for yield increase, 16.7% for nitrogen recycling, 10.8% for quality improvement, 8.4% for double production, 6.9% for soil fertility improvement, 3.5% for pest control, 2.6% for yield stabilization, 2.0% for disease control, 1.9% for other nutrients recycling and 0.4% pollination services (the least cited service on average).

Yield increase was the most cited service in the MAENs and scientific literature review, but much less in the survey (30.8%, 29.3% and 6.6% respectively), and more cited in conventional farming (28.9%), than in organic systems (20.8%). In organic farming, weed control was the most cited with 27.4% against 20.8% for conventional farming. Double production is hardly cited in MAENs data (12.5%), survey data (11.5%) and organic farming (7.1%), while it accounts for only 1.2% in the scientific literature and for 2.2% in conventional farming. Finally, the nitrogen recycling service is the most cited in the farm survey (26.2%), and ranks third in the scientific literature review (17.2%), conventional (19.3%) and organic (16.6%), whereas it ranks fifth only in the MAENs (6.7%) data. Finally, for each data source or farming system, the two most cited services account for 48.1% to 55.8%, three services for 62.2% to 80.76% while the five less cited services account for 6.5% to 13.1%.

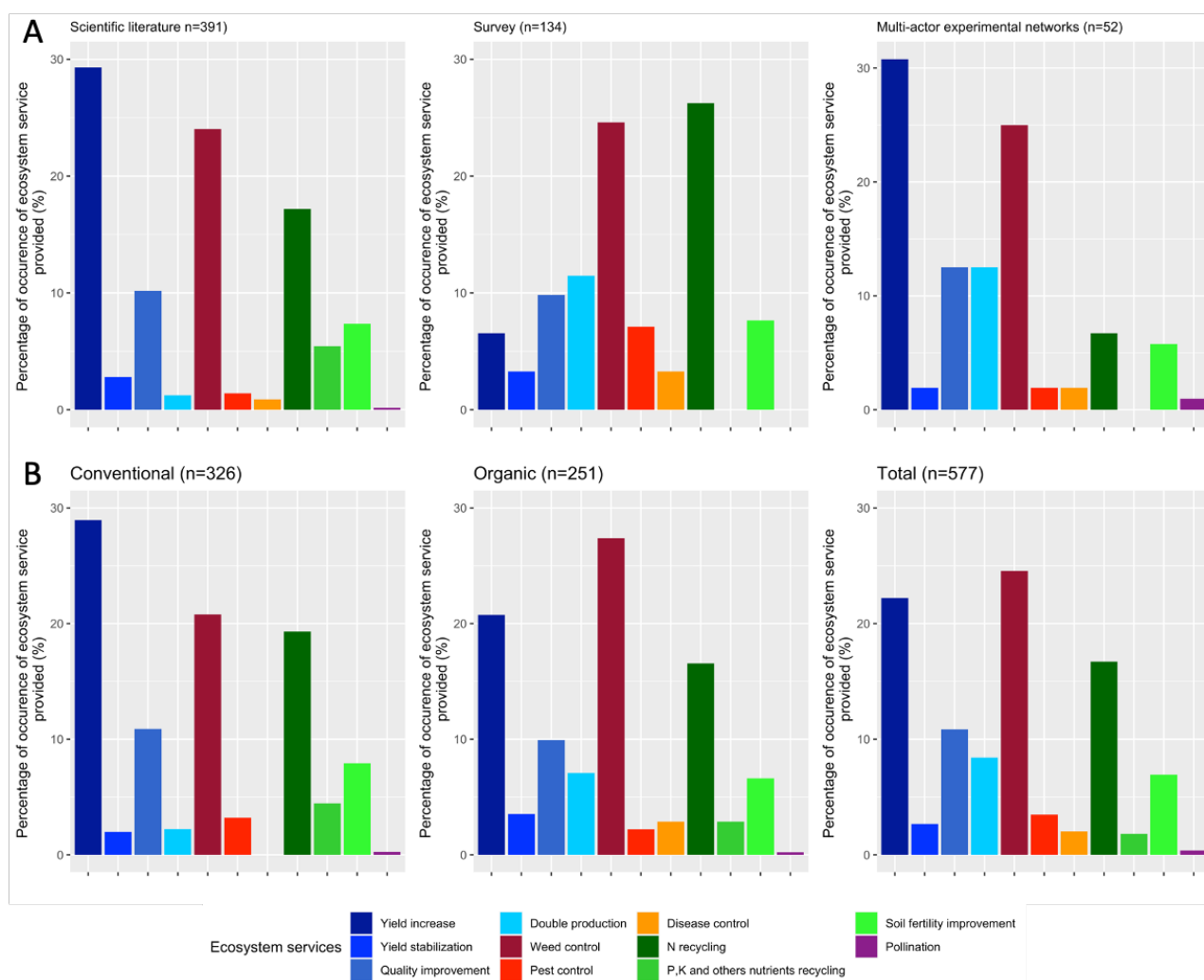


Figure 2. 3: Percentage of occurrence of the 11 ecosystem services provided by each of the three data sources (LitRev= Scientific literature review, MAENs= multi-actor experimental networks and Survey = tracking of on-farm innovative practices; Fig. 3A) and by each of the two farming systems (conventional, organic; Fig. 3B). The data used for the total is the average of the percentage obtained in each source. n = the number of species mixtures.

### 3.3 Types of species mixtures according to data source and farming system

Only scientific literature included all six species mixture types (Figure 2. 4) whereas MAENs and the survey included only four and five types respectively. When considering farming system, organic and conventional systems covered all six mixture types. Synchronous cash/cash crops mixtures (SCC) and synchronous cash/service crops mixtures (SCS) were the most common (35.7% and 21.7% respectively; Table 2. ///). SCS were the most common regardless of the data source (30.7%, 50%, 44.8%, for scientific literature review, MAENs, survey; Appendix B) and the farming system (48.2% in organic, and 31.3% in conventional). They were followed by late relay cash/service crops mixtures (LRCS; 16.4%) and complex mixtures (CM; 15.6%), while early relay cash/service crop mixtures (ERCS) accounted for only 6.6%, and relay cash/cash crop (RCC) only for 3.9%. The SCS type was not present

in the survey, while the RCC type only occurred in the survey (Figure 2. 4). Relay mixtures accounted for 33.0% for scientific literature review, 38.8% for survey, but only 17.3% for MAENs. Temporal patterns used in mixtures were similar for conventional (32.5% and 67.5% in relay and synchronous, respectively) and organic (33.5% and 66.5% in relay and synchronous, respectively; Table 2. //). Service crops were involved in 64.7% and 68.7% of the species.

Table 2. III: Ecosystem services provided according to the temporal pattern and the type of crop. Production services (Prod) are composed by yield increase (YI), yield stabilization (YS), production quality improvement (QI) and double production (DP). Regulating services (reg) are composed of weed control (WC), pest control (PC) and disease control (DC). Supporting services (Supp) are composed of nitrogen recycling (NR), P, K and other nutrient recycling (PK), soil fertility improvement (SF) and pollination (PO). MAENs= multi-actor experimental networks, LitRev= scientific literature review, Survey= tracking of on-farm innovative practices

|                  |              |           |            | Production ES (%) |    |    |    | Regulation ES (%) |    |    | Supporting ES (%) |    |    |    | Total (%) |     |      |
|------------------|--------------|-----------|------------|-------------------|----|----|----|-------------------|----|----|-------------------|----|----|----|-----------|-----|------|
| Data sources     |              | ES number | Percentage | YI                | YS | QI | DP | WC                | PC | DC | NR                | PK | SF | PO | Prod      | Reg | Supp |
| Temporal pattern |              |           |            |                   |    |    |    |                   |    |    |                   |    |    |    |           |     |      |
| LitRev           | Relay        | 7         | 33.0       | 24                | 1  | 3  | 0  | 33                | 0  | 0  | 13                | 9  | 18 | 0  | 27        | 33  | 40   |
|                  | Synchronous  | 11        | 67.0       | 32                | 4  | 13 | 2  | 20                | 2  | 1  | 19                | 4  | 3  | 0  | 50        | 24  | 26   |
| MAENs            | Relay        | 7         | 17.3       | 17                | 0  | 11 | 17 | 33                | 6  | 0  | 6                 | 0  | 11 | 0  | 44        | 39  | 17   |
|                  | Synchronous  | 10        | 82.7       | 34                | 2  | 13 | 12 | 23                | 1  | 2  | 7                 | 0  | 5  | 1  | 60        | 27  | 13   |
| Survey           | Relay        | 9         | 38.8       | 5                 | 1  | 9  | 13 | 28                | 11 | 3  | 24                | 0  | 6  | 0  | 28        | 41  | 31   |
|                  | Synchronous  | 9         | 61.2       | 8                 | 6  | 11 | 10 | 21                | 3  | 3  | 28                | 0  | 9  | 0  | 35        | 28  | 37   |
| Total            | Relay        | 10        | 29.7       | 15                | 1  | 8  | 10 | 31                | 5  | 1  | 14                | 3  | 12 | 0  | 33        | 38  | 29   |
|                  | Synchronous  | 11        | 70.3       | 24                | 4  | 12 | 8  | 22                | 2  | 2  | 18                | 1  | 6  | 0  | 48        | 26  | 25   |
| Type of crop     |              |           |            |                   |    |    |    |                   |    |    |                   |    |    |    |           |     |      |
| LitRev           | Cash crop    | 10        | 35.3       | 29                | 5  | 17 | 3  | 17                | 0  | 2  | 16                | 7  | 3  | 0  | 54        | 20  | 26   |
|                  | Service crop | 9         | 64.7       | 29                | 1  | 6  | 0  | 29                | 2  | 0  | 18                | 4  | 10 | 0  | 36        | 31  | 33   |
| MAENs            | Cash crop    | 9         | 59.6       | 34                | 2  | 14 | 16 | 20                | 0  | 3  | 5                 | 0  | 5  | 2  | 66        | 23  | 11   |
|                  | Service crop | 8         | 40.4       | 25                | 3  | 10 | 8  | 33                | 5  | 0  | 10                | 0  | 8  | 0  | 45        | 38  | 18   |
| Survey           | Cash crop    | 9         | 68.7       | 11                | 5  | 10 | 14 | 23                | 4  | 3  | 24                | 0  | 8  | 0  | 39        | 29  | 32   |

|                |              |    |      |    |   |    |    |    |    |   |    |   |   |   |    |    |    |
|----------------|--------------|----|------|----|---|----|----|----|----|---|----|---|---|---|----|----|----|
| Total          | Service crop | 8  | 31.3 | 0  | 1 | 10 | 8  | 27 | 12 | 4 | 30 | 0 | 7 | 0 | 19 | 44 | 37 |
|                | Cash crop    | 11 | 54.5 | 25 | 4 | 14 | 11 | 20 | 1  | 3 | 15 | 2 | 5 | 1 | 53 | 24 | 23 |
|                | Service crop | 11 | 45.5 | 18 | 2 | 8  | 5  | 30 | 6  | 1 | 19 | 1 | 8 | 0 | 34 | 37 | 29 |
| Farming system |              |    |      |    |   |    |    |    |    |   |    |   |   |   |    |    |    |
| LitRev         | Conventional | 10 | 68.8 | 32 | 2 | 10 | 1  | 20 | 2  | 0 | 19 | 5 | 9 | 0 | 44 | 22 | 34 |
|                | Organic      | 10 | 31.2 | 26 | 4 | 10 | 2  | 30 | 1  | 2 | 14 | 6 | 5 | 0 | 43 | 33 | 24 |
| MAENs          | Conventional | 7  | 23.1 | 26 | 0 | 13 | 13 | 26 | 4  | 0 | 13 | 0 | 4 | 0 | 52 | 30 | 17 |
|                | Organic      | 10 | 76.9 | 32 | 2 | 12 | 12 | 25 | 1  | 2 | 5  | 0 | 6 | 1 | 59 | 28 | 12 |
| Survey         | Conventional | 7  | 33.6 | 3  | 3 | 19 | 13 | 22 | 19 | 0 | 22 | 0 | 0 | 0 | 38 | 41 | 22 |
|                | Organic      | 9  | 66.4 | 7  | 3 | 8  | 11 | 25 | 5  | 4 | 27 | 0 | 9 | 0 | 30 | 34 | 36 |
| Total          | Conventional | 10 | 41.8 | 20 | 2 | 14 | 9  | 23 | 8  | 0 | 18 | 2 | 4 | 0 | 45 | 31 | 24 |
|                | Organic      | 11 | 58.2 | 22 | 3 | 10 | 9  | 27 | 2  | 3 | 15 | 2 | 7 | 0 | 44 | 32 | 24 |

### 3.4 Ecosystem services provided according to the type of species mixtures

The ecosystem services (ES) provided differed depending on the type of mixture (Figure 2. 4), but none of them provided all the 11 services (from 2 to 10 services). Regardless of farming system and data source, on average, production services were provided by SCS, SCC and RCC, regulating services by CM and ERCS, and supporting services were provided by LRCS. Synchronous mixtures of two cash crops (SCC) provided 10 services, 53% of which were related to production services (Figure 2. 4). Regulating services were less cited in conventional than in organic, while production services were highly cited both in organic and conventional farming. Pest control was best provided by complex mixtures (7.0%), followed by LRCS and ERCS (4.0%). When not grown synchronously, mixtures with two cash crops (RCC) provided only five ecosystem services, with a focus on yield increase (41.0%) and weed control (35.0%). The synchronous mixtures (SCS and SCC) mostly provided yield increases (42.0% and 29.0%, respectively). Pest control, yield stabilization, disease control, P, K and other nutrient recycling, and pollination were services very poorly provided by all mixtures (3.5%, 2.7%, 2.0%, 1.8% and 0.4%, respectively), with only SCC and LRCS mixtures providing disease control, and only CM a pollination service.

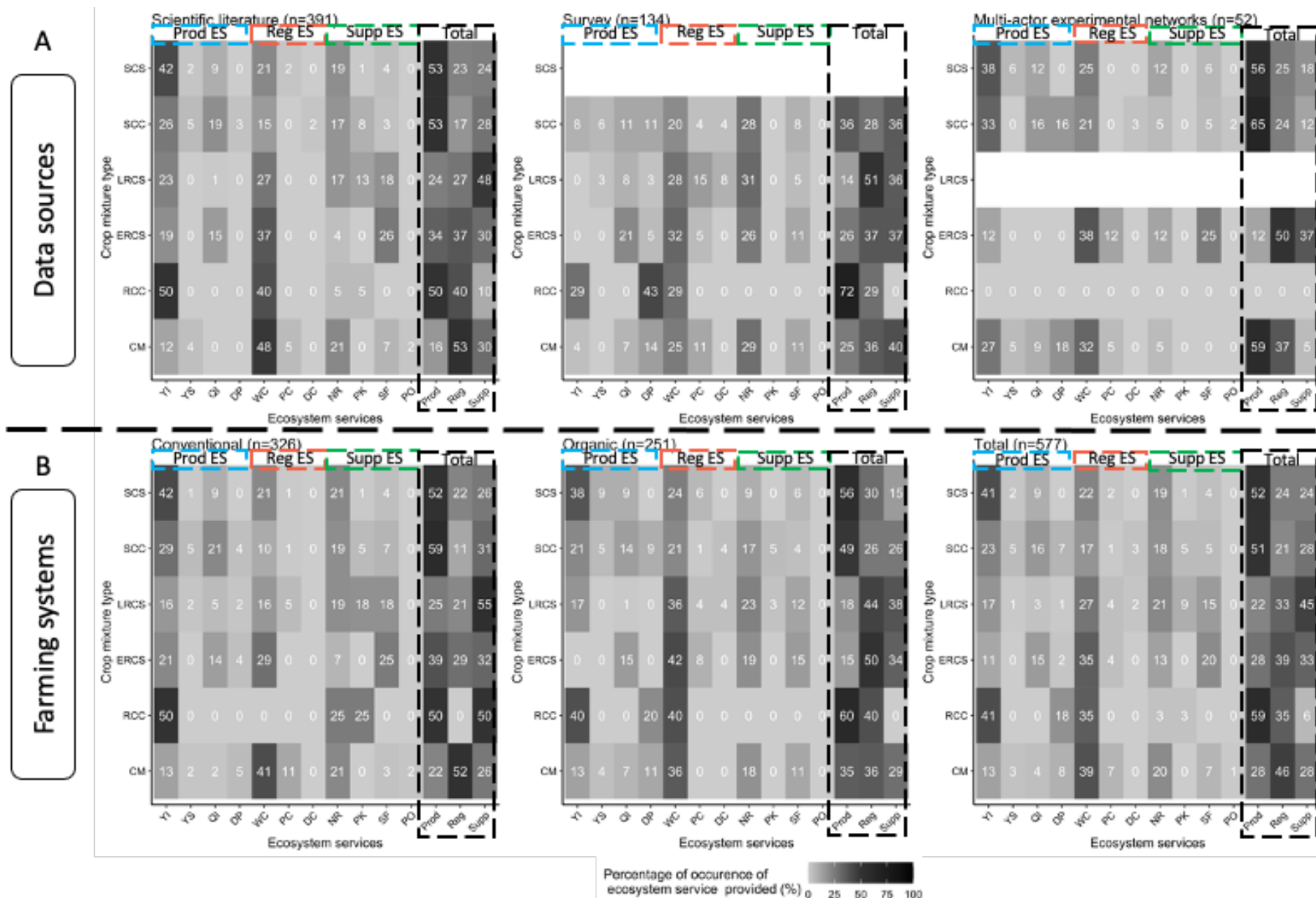


Figure 2. 4: Ecosystem services provided in relation to species mixture type according to the data sources (A) and farming systems (B). Production services (Prod) are composed by yield increase (YI), yield stabilization (YS), production quality improvement (QI) and double production (DP). Regulating services (reg) are composed of weed control (WC), pest control (PC) and disease control (DC). Supporting services (Supp) are composed of nitrogen recycling (NR), P, K and other nutrient recycling (PK), soil fertility improvement (SF) and pollination (PO). The values are the number of types for which the ecosystem services were provided, i.e. the sum of the binary code 1 or 0. The data used for the total is the average of the percentage obtained in each source..

## 4 Discussion

### 4.1 Ecosystem services provided depend on the composition of the mixture

The analysis of 577 mixtures, from either a scientific literature review, or a survey to track on-farm innovative practices, or multi-actor experimental networks data, showed that the most common species mixtures are consistent with those identified in a review article by Lizarazo et al. (2020). The mixture of cereals with legumes is the most widespread (Lizarazo et al., 2020). Wheat is the most cultivated sole cereal in France and Europe for human and animal consumption (Agreste, 2022a; Eurostat, 2023). Similarly, pea is the leading grain legume in France and in Europe (Eurostat, 2023). Mixed pea and wheat enable farmers to obtain a second cash crop with cultivation practices that adapt very well to each other and secure a stable yield (Hauggaard-Nielsen et al., 2001, 2008; Bedoussac et al., 2018). The importance of these two species in European and French agriculture most probably explain their high representation in all the mixtures studied.

In the composition of the mixtures, grain legumes, but also legume service species, are mainly chosen because they are able to fix atmospheric nitrogen, thus allowing to reduce the use of synthetic N fertilizer (Fustec et al., 2010; Pelzer et al., 2012; Iannetta et al., 2016; Monti et al., 2016; McAlvay et al., 2022). Nitrogen fertilization is a major issue because it strongly contributes to climate change through the emission of greenhouse gases linked to the consumption of fossil energy for their manufacture (Erisman et al., 2008), and to N<sub>2</sub>O emissions when applied on the field (Shcherbak et al., 2014). In addition, losses of nitrate contribute to groundwater pollution (Tian et al., 2019). The cost of synthetic nitrogen has been increasing steadily over years, especially since the beginning of the war in Ukraine which has led to a very sharp increase, creating a sustainability problem for agriculture based on these external inputs, because the crop prices did not follow the same increase. Legumes, through their fixing capacity, would thus allow both the use of synthetic nitrogen and the production costs to be reduced (Barnett, 2006). Most studies on species mixtures have therefore focused on different species of the legume family in order to highlight their interests (Malézieux et al., 2009a; Layek et al., 2018). Other aspects favor the use of leguminous plants in mixture with cereals such as their pivotal root systems which are complementary to the fasciculated systems of cereals for nutrients absorption (Jat et al., 2012; Layek et al., 2018). With their different aboveground and

underground architectures, and the fact that they are not host to the same insects, cereal–legume mixtures are moreover a particularly good way to control insects, diseases. Cereal–legume are also competitive in weed control through thanks to this different architecture (Corre-Hellou et al., 2011; Verret et al., 2017b; Daryanto et al., 2020). Other families of species also make it possible to achieve double production or architecture complementarity, but they are grouped in one for legumes family that makes them a good choice for species mixtures, specifically in systems with a low input (synthetic nitrogen use, pesticide use) such as organic systems (Bedoussac et al., 2015).

Mixtures between two crops sown simultaneously are the type of mixture encountered most commonly in agricultural systems, independently of the three data sources and farming system considered. Lizarazo et al. (2020) explain that synchronous crops can be managed together, thus enabling the farmer to avoid returning to the same field several times to carry out specific works but only is the sowing of the two species is done in one pass. In contrast with asynchronous mixtures, this constitutes a saving in working time and fuel.

Complex mixtures (CM), with more than two species, are the third main type of mixture, with greater representations in the survey than in scientific literature and MAENs. Indeed, many practitioners interviewed in the survey were livestock producers using directly the mixture of several cash crops to feed their animals without sorting grains. This, combined with their expertise, made it possible to grow mixtures with more than two species, which are cultivated in a similar way (crop management, no problems related to sorting), and could have a better nutritional value (Miller et al., 2018). In addition, mixture with more than two species could be more stable than mixture with two species face to climate or bioagressors crisis. Wortman et al. (2012), experimented mixtures with two to eight species, and showed no increase in yields and their stability with the combinations of more species. Instead, species mixing favored multifunctionality (each species could provided different functions) and therefore complementarity in the ecological and functional niches (Mallinger et al., 2019; Bousselin et al., 2021). Many ecosystem services provided by 2 species mixtures were also provided by CMs, the most difference is that CMs make the system and management more complex for the farmers. In addition, in this type of mixture you can have several cash crops and mixtures with 1 cash crop and several service crops, which is different in terms of management for the farmer.

Most part of asynchronous mixtures combine a cash crop and a service crop. Indeed, agricultural equipment do not yet easily allow for the proper management of two cash crops without compromising one of them during the establishment of the second or the harvesting of the first. Innovation should be accelerated toward such equipment to enhance double crops in relay cropping. Conversely, relay cropping is well developed in less mechanized countries such as West Africa and China with cereals (corn, millet) mixed with cowpeas, groundnuts, soybeans or beans (Sivakumar, 1993; Kermah et al., 2019; Mudare et al., 2022), and sugar cane–soybean or wheat–corn–sweet potato (Yan et al., 2010; Wang et al., 2015). In contrast to the European agricultural systems, the presence of a large labor supply (often family) and the smaller size of farms in China and Africa are factors that favor the establishment of mixtures of two relayed cash crops (Hong et al., 2020), because many of the activities that are difficult to perform with mechanization are performed manually or are semi-mechanized (Hong et al., 2020). In the case of relay cropping between a cash crop and a service crop, they are not sown and/or harvested/destroyed at the same time in order to avoid strong competition between them (Amossé et al., 2013; Garcia et al., 2020b; Gardarin et al., 2022). In line with our results, some studies showed that the main services provided in relay cropping are yield increase, weed control, and nitrogen recycling (Zhang et al., 2007b; Leoni et al., 2022; Mudare et al., 2022). The temporal niche differentiation allows a longer soil cover and competition over a longer period against weeds. Recycling and a Supply of nitrogen would be explained by the fact that most of the service crops are found to be leguminous, whether in the scientific literature review or in the farmers' survey, or in the MAENs.

The ecosystem services provided by species mixtures in conventional farming are mostly the same as those provided in organic farming but at different levels. This is because the ecological functions involved in the realization of ecosystem services are the same regardless of the system. The level and effectiveness of the ecosystem services is then determined by the expression of these functions. For example, N recycling service is less provided in conventional farming, due to the usual use of mineral fertilizers, while legumes fix atmospheric nitrogen better when they are in N-limited conditions (Ledgard and Steele, 1992; Naudin et al., 2010). Services related to bioagressors control (insects, diseases, weeds) could be masked or reduced in conventional systems, compared to organic farming, as bioagressors are regulated by external inputs such as plant protection products. The use of external inputs in conventional

systems explains the higher number of mixture combinations than in organic farming, in which all of these technical options are unusable for crop management.

#### 4.2 Knowledge complementarity

The mobilization of knowledge from different sources allowed for an inclusive and broad approach, in which we show that the information collected from scientific experiments and farmers' practices, using different methodologies, was often concordant regarding the main services provided. However, there are differences in the number and percentage of services provided, between the different data sources. This is due to the fact that not all types of mixtures were present in all three data sources, with not the same species and with not the same proportion of organic and conventional. Species mixtures were also more diverse in the scientific literature review than in the survey. However, in survey, farmers were testing unfamiliar mixtures with more than two species, whereas scientists focused on binary species mixtures. As an illustration, in temperate agriculture, most scientific studies have focused on pea or faba bean mixed with wheat or barley with the aim to study precisely the functioning of these complex systems (Poggio, 2005; Hauggaard-Nielsen et al., 2009; Bedoussac et al., 2013; Corre-Hellou et al., 2013; Pelzer et al., 2014b). This has increased scientific knowledge, but is generally not enough for farmers to design innovative systems adapted to their particular situations, which explain why the species mixtures encountered in survey were different from scientific experiments (Toffolini et al., 2017a). Combining data from the scientific literature review, the MAENs and the survey, allows to explore a wide range of type of mixtures, species combinations and farming systems and to obtain more complete information than when each data source is considered individually. Interviews with farmers provide explanations and conditions for success for the good performance of innovations on their farms. Such farmers' practice analysis can be a way to strengthen lay expertise, which is useful and even needed to design and implement agroecological systems (Doré et al., 2011b; Serrano-Bedia et al., 2018; Salembier et al., 2021b; Quinio et al., 2022). This highlights the importance to seek out innovative practices and their results from farmers, so that research can then analyze and evaluate them (Verret et al., 2020; Salembier et al., 2021b; Quinio et al., 2022). Designing innovative practices by mobilizing actors (farmers, advisors and cooperative) and their expertise is consistent with a radical change in the innovation model, to one that emphasizes the need to hybridize different sources of knowledge in order to develop locally-adapted

innovations, to involve a diversity of actors in the design process, and to conduct shared local design-oriented experiments within networks (Prost et al., 2018; Salembier et al., 2023). This paper shows the rich base of knowledge, whether it comes from a survey, a MAEN or a scientific literature review, allowing to characterize species mixtures and, using the major types identified, to feed the design of mixtures according to the services potentially provided. The challenge for research today is to design knowledge production and management strategies that take into account the context of action and uncertainty (climate variabilities, potential damages of bioagressors), in order to make those strategies easily exploitable and actionable (Girard, 2015; Toffolini et al., 2016; 2020).

The aggregation of different sources of knowledge provide more complete information by bringing together the specifics of each source, which is not always easy, as the information collected is often at different scales (farm, plot, etc.) or has different formats (quantitative, qualitative, etc.). The data analysis therefore involves a process of standardization, in which the vocabulary and scales of measurement are harmonized, and which could lead to the loss of certain details. An example in our case was the levels of quantification of ecosystem services that were accessible for certain studies in the scientific literature review, but were not available for the farmers' survey and MAENs because they were not carried out with the same objective.

### 4.3 Analysis of mixture typologies

The grouping of mixtures into types, based on the temporal pattern (relay or synchronous), and the purpose of the crop (cash or service crop), made it possible to distinguish the mixtures according to the services they provide. This information is important, as it allows stakeholders to design their mixtures based on the potential services they target. Verret et al. (2020) showed that the choice and crop management of mixtures grown by farmers differed according to their various objectives related to the achievement of certain ecosystem services, such as yield increase, yield stability, weed management, nitrogen nutrition management, and so on. According to Toffolini et al. (2017), fundamental knowledge was useful to the re-design process when articulated to farmers' actions. Mixtures including the same species can be cultivated very differently due to the very different intended results (Verret et al., 2020).

Another way to mix species could be the using of functional approach. Damour et al. (2014) have used functional trait approach to identify the service crops to be associated with banana, based on the value and combination of traits and the ecosystem services sought. The

construction of functional typologies would make it possible to identify groups of species that could provide an ecosystem service by taking into account the phenotypic rather than the phylogenetic link, although modulated by the management options and the environment (Gitay and Noble, 1997; Ansquer et al., 2009). With this in mind, functional traits have been widely used in comparative ecology studies to describe the relationships between plant diversity, community structure, and ecosystem properties (Garnier and Navas, 2013). The choice of species in a mixture could consist in selecting crop species whose trait values optimize positive interactions and minimize negative interactions for the achievement of expected services. Functional approach, based on the relationships between species traits, could then allow for innovation in the design of species mixtures (Médiène et al., 2016).

This does not however argue for building a typology based only on functioning or on some of the traits. An interesting approach would be to build a typology that combines these different aspects (functional approach, temporal pattern and the purpose of the crop), because the interactions between plants and the expected ecosystem services not only depends on the traits but also on the crop management and context (Damour et al., 2014; Médiène et al., 2016; Garcia et al., 2020b; Dépigny and Damour, 2022). Lamé et al. (2015) emphasize the importance of considering sorting and market variables as characteristics orienting the choice and the cultivation practices of mixtures, and of taking them into account in the construction of mixture typologies. The desirable characteristics of the components of a species mixture are those that optimize complementarity or facilitation (Costanzo and Bàrberi, 2014), through the appropriate interactions between species trait values, practices and context. The ecology of agricultural systems and the systemic approach in agronomy have therefore highlighted the principles and concepts of interactions between species and their dependence on context (Brooker et al., 2007; Vandermeer, 2009; Schöb et al., 2014; Richard, 2018).

### **Acknowledgments**

This work was carried out thanks to the financial support of the European REMIX project (Project 15000414, from 2017 to 2021) and of the French government, managed through the Ministry of Agriculture under MOBIDIV (ANR-20-PCPA-0006-01, from 2021 to 2027). We thank Liz Carey Libbrecht for language editing the English version of this paper.

### **Credit authorship contribution statement**

**Malick Sidiki Ouattara:** Conceptualization, Data curation; Formal analysis, Investigation, Methodology, Writing - original draft, Writing - review & editing. **Raphaël Paut:** Conceptualization, Data curation; Formal analysis, Investigation, Methodology, Writing - original draft, Writing - review & editing. **Muriel Valantin-Morison:** Conceptualization, Funding acquisition, Methodology, Supervision, Writing – review & editing. **Laurent Bedoussac:** Validation, Data curation; Writing - review & editing. **Marie-Hélène Jeuffroy:** Validation, Data curation; Writing - review & editing. **Safia Médiène:** Conceptualization, Formal analysis, Funding acquisition, Methodology, Supervision, Writing – review & editing.

### Declaration of competing 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.

### Appendix A: Species found in the 220 species mixtures from the three data sources

| Common name         | Latin name                    | Botanical family | Family type           |
|---------------------|-------------------------------|------------------|-----------------------|
| Alfalfa             | <i>Medicago sativa</i>        | Fabaceae         | Legumes service crops |
| Alsike clover       | <i>Trifolium hybridum</i>     | Fabaceae         | Legumes service crops |
| Barley              | <i>Hordeum vulgare</i>        | Poaceae          | C3 cereals            |
| Barrel medic        | <i>Medicago truncatula</i>    | Fabaceae         | Legumes service crops |
| Bean                | <i>Phaseolus</i> spp          | Fabaceae         | Grain legumes         |
| Berseem clover      | <i>Trifolium alexandrinum</i> | Fabaceae         | Legumes service crops |
| Bird's foot trefoil | <i>Lotus corniculatus</i>     | Fabaceae         | Legumes service crops |
| Black medic         | <i>Medicago lupulina</i>      | Fabaceae         | Legumes service crops |
| Black oat           | <i>Avena sativa</i>           | Poaceae          | C3 cereals            |
| Blue lupine         | <i>Lupinus angustifolius</i>  | Fabaceae         | Grain legumes         |
| Bristle oat         | <i>Avena strigosa</i>         | Poaceae          | C3 cereals            |
| Brown mustard       | <i>Brassica juncea</i>        | Brassicaceae     | Oilseeds              |

|                 |                           |              |                       |
|-----------------|---------------------------|--------------|-----------------------|
| Buckwheat       | Fagopyrum esculentum      | Polygonaceae | Pseudocereals         |
| Camelina        | Camelina sativa           | Brassicaceae | Oilseeds              |
| Cereals         | -                         | Poaceae      | C3 cereals            |
| Chickpea        | Cicer arietinum           | Fabaceae     | Grain legumes         |
| Chicory         | Cichorium intybus         | Asteraceae   | Other families        |
| Climbing bean   | Phaseolus vulgaris        | Fabaceae     | Grain legumes         |
| Clover          | Trifolium spp             | Fabaceae     | Legumes service crops |
| Cocksfoot grass | Dactylis glomerata        | Poaceae      | Poaceae service crops |
| Common sainfoin | Onobrychis viciifolia     | Fabaceae     | Legumes service crops |
| Common vetch    | Vicia sativa              | Fabaceae     | Legumes service crops |
| Cowpea          | Vigna unguiculata         | Fabaceae     | Grain legumes         |
| Crimson clover  | Trifolium incarnatum      | Fabaceae     | Legumes service crops |
| Durum wheat     | Triticum turgidum         | Poaceae      | C3 cereals            |
| Einkorn wheat   | Triticum aestivum         | Poaceae      | C3 cereals            |
| Faba bean       | Vicia faba                | Fabaceae     | Grain legumes         |
| Fenugreek       | Trigonella foenum-graecum | Fabaceae     | Legumes service crops |
| Fescue          | Festuca spp.              | Poaceae      | Poaceae service crops |
| Flax            | Linum usitatissimum       | Linaceae     | Grain legumes         |
| Grass           | -                         | Poaceae      | Poaceae service crops |
| Grass pea       | Lathyrus sativus          | Fabaceae     | Legumes service crops |
| Grasslands_l    | -                         | Fabaceae     | Legumes service crops |
| Grasslands_p    | -                         | Poaceae      | Poaceae service crops |

|                    |                                              |                 |                       |
|--------------------|----------------------------------------------|-----------------|-----------------------|
| Hairy vetch        | <i>Vicia villosa</i>                         | Fabaceae        | Legumes service crops |
| Honey clover       | <i>Melilotus albus</i>                       | Fabaceae        | Legumes service crops |
| Italian ryegrass   | <i>Lolium multiflorum</i>                    | Poaceae         | Poaceae service crops |
| Legumes            | -                                            | Fabaceae        | Legumes service crops |
| Lentil             | <i>Lens culinaris</i>                        | Fabaceae        | Grain legumes         |
| Lupine             | <i>Lupinus</i> spp                           | Fabaceae        | Grain legumes         |
| Maize              | <i>Zea mays</i>                              | Poaceae         | C4 cereals            |
| Meadow fescue      | <i>Festuca pratensis</i>                     | Poaceae         | Poaceae service crops |
| Melilot            | <i>Melilotus officinalis</i>                 | Fabaceae        | Legumes service crops |
| Millet             | <i>Panicum miliaceum</i>                     | Poaceae         | C4 cereals            |
| Mustard            | <i>Sinapis</i> spp.                          | Brassicaceae    | Oilseeds              |
| Nyger              | <i>Guizotia abyssinica</i>                   | Asteraceae      | Other families        |
| Oat                | <i>Avena sativa</i>                          | Poaceae         | C3 cereals            |
| Oilseed rape       | <i>Brassica napus</i>                        | Brassicaceae    | Oilseeds              |
| Pea                | <i>Pisum sativum</i>                         | Fabaceae        | Grain legumes         |
| Perennial ryegrass | <i>Lolium perenne</i>                        | Poaceae         | Poaceae service crops |
| Persian clover     | <i>Trifolium resupinatum</i>                 | Fabaceae        | Legumes service crops |
| Phacelia           | <i>Phacelia tanacetifolia</i>                | Hydrophyllaceae | Other families        |
| Legume crops       | -                                            | Fabaceae        | Grain legumes         |
| Purple vetch       | <i>Vicia benghalensis</i>                    | Fabaceae        | Legumes service crops |
| Radish             | <i>Raphanus sativus</i> var. <i>oleifera</i> | Brassicaceae    | Oilseeds              |
| Red clover         | <i>Trifolium pratense</i>                    | Fabaceae        | Legumes service crops |
| Red fescue         | <i>Festuca rubra</i>                         | Poaceae         | Poaceae service crops |

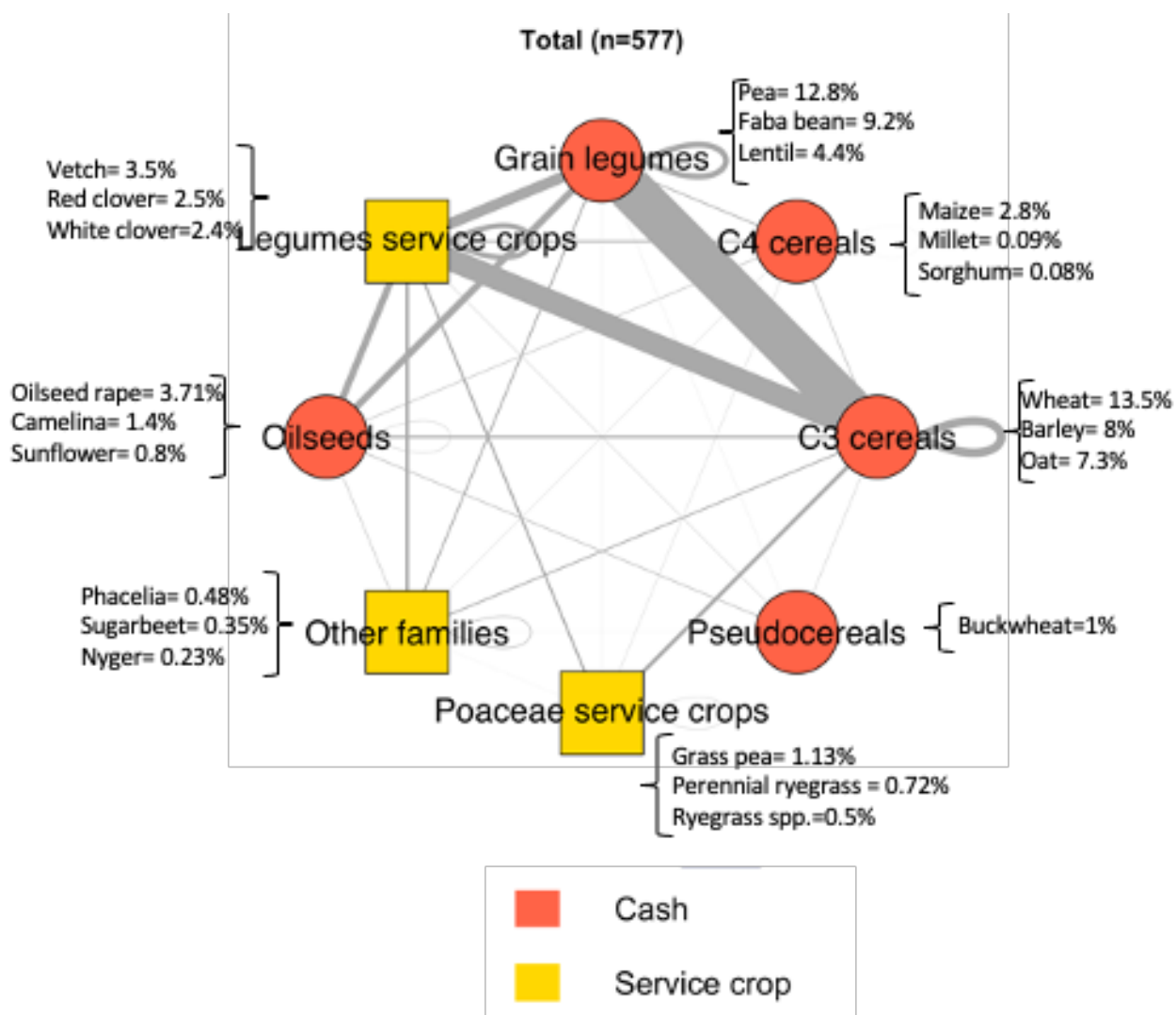
|                  |                        |                |                       |
|------------------|------------------------|----------------|-----------------------|
| Rye              | Secale cereale         | Poaceae        | C3 cereals            |
| Ryegrass         | Lolium spp             | Poaceae        | Poaceae service crops |
| Safflower        | Carthamus Tinctorius   | Asteraceae     | Other families        |
| Serradella       | Ornithopus sativus     | Fabaceae       | Legumes service crops |
| Sheep fescue     | Festuca ovina          | Poaceae        | Poaceae service crops |
| Sorghum          | Sorghum bicolor        | Poaceae        | C4 cereals            |
| Soybean          | Glycine max            | Fabaceae       | Oilseeds              |
| Spelt            | Triticum spelta        | Poaceae        | C3 cereals            |
| Squarrose clover | Trifolium squarrosum   | Fabaceae       | Legumes service crops |
| Subclover        | Trifolium subterraneum | Fabaceae       | Legumes service crops |
| Sugarbeet        | Beta vulgaris          | Chenopodiaceae | Other families        |
| Sunflower        | Helianthus annuus      | Asteraceae     | Oilseeds              |
| Triticale        | Triticosecale Wittmark | Poaceae        | C3 cereals            |
| Vetch            | Vicia spp              | Fabaceae       | Legumes service crops |
| Virginia mallow  | Sida hermaphrodita     | Malvaceae      | Other families        |
| Wheat            | Triticum spp           | Poaceae        | C3 cereals            |
| White clover     | Trifolium repens       | Fabaceae       | Legumes service crops |
| White lupine     | Lupinus albus          | Fabaceae       | Grain legumes         |
| White mustard    | Sinapis alba           | Brassicaceae   | Oilseeds              |
| Turnip rape      | Brassica rapa          | Brassicaceae   | Oilseeds              |

## Appendix B: Percentage of species mixture type according to the cropping systems

|                              | Mixture type                  | Number of observation | Percentage |
|------------------------------|-------------------------------|-----------------------|------------|
| Data sources                 |                               |                       |            |
| Scientific literature review | Complex mixture               | 42                    | 10.7       |
|                              | Early cash service crop       | 24                    | 6.1        |
|                              | Relay cash cash               | 14                    | 3.6        |
|                              | Relay cash service crop       | 76                    | 19.4       |
|                              | Synchronous cash cash         | 120                   | 30.7       |
|                              | Synchronous cash service crop | 115                   | 29.4       |
| MAENs                        | Complex mixture               | 11                    | 21.2       |
|                              | Early cash service crop       | 4                     | 7.7        |
|                              | Relay cash cash               | 1                     | 1.9        |
|                              | Synchronous cash cash         | 26                    | 50.0       |
|                              | Synchronous cash service crop | 10                    | 19.2       |
| Survey                       | Complex mixture               | 37                    | 27.6       |
|                              | Early cash service crop       | 10                    | 7.5        |
|                              | Relay cash cash               | 8                     | 6.0        |
|                              | Relay cash service crop       | 19                    | 14.2       |
|                              | Synchronous cash cash         | 60                    | 44.8       |
| Farming systems              |                               |                       |            |
| Conventional                 | Complex mixture               | 53                    | 16.3       |
|                              | Early cash service crop       | 23                    | 7.1        |
|                              | Relay cash cash               | 7                     | 2,1        |
|                              | Relay cash service crop       | 56                    | 17.2       |
|                              | Synchronous cash cash         | 85                    | 26.1       |
|                              | Synchronous cash servicecrop  | 102                   | 31.3       |
| Organic                      | Complex mixture               | 37                    | 14.7       |
|                              | Early cash service crop       | 15                    | 6.0        |
|                              | Relay cash cash               | 16                    | 6.4        |
|                              | Relay cash service crop       | 39                    | 15.5       |

|  |                               |     |      |
|--|-------------------------------|-----|------|
|  | Synchronous cash cash         | 121 | 48.2 |
|  | Synchronous cash service crop | 23  | 9.2  |

## Appendix C: The most species used to do species mixtures according to the family type



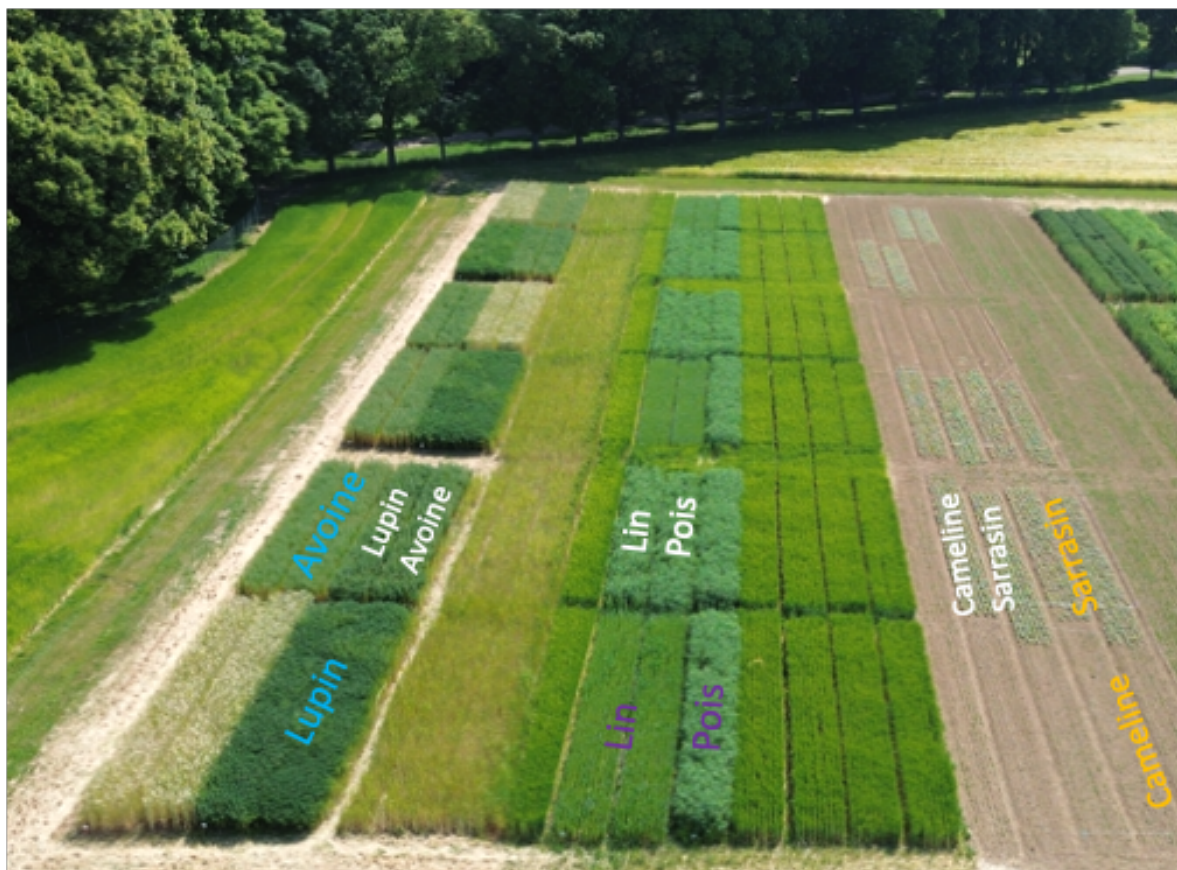
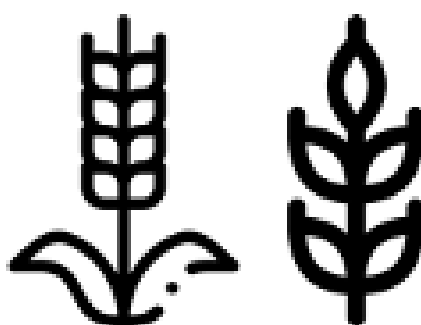


Image du dispositif expérimental conduit à versailles en 2022/2023 (© M. Ouattara)

### Chapitre 3 : Variabilité des traits fonctionnels en mélange d'espèces et indicateurs fonctionnels pour la conception de mélanges



Ce chapitre correspond à un article qui sera soumis dans le journal *Fields Crop Research*.

Les valeurs de traits des plantes ont été identifiées comme des informations essentielles qui pourraient être utilisées pour la conception des mélanges d'espèces. Sur le site INRAE de Thiverval-Grignon et Versailles de 2021 à 2023, une expérimentation a été conduite pour tester 6 espèces conduites en culture pure et en mélange. Cette expérimentation avait pour objectif d'évaluer l'évolution des valeurs de traits fonctionnels quand on passe d'une culture pure à une culture en mélange et de tester des indicateurs fonctionnels pouvant servir pour la conception des mélanges.

**Positionnement dans la thèse :** La démarche fonctionnelle traits-fonctions-services que nous utilisons comme cadre de réflexion pour la conception des mélanges utilise les valeurs de traits. Dans le cas d'un mélange d'espèces, plusieurs espèces sont considérées, de ce fait, il faut tenir compte des valeurs de traits de chaque espèce dans le processus de conception. Ce chapitre nous a permis de tester des indicateurs fonctionnels (tenant compte des valeurs de traits de toutes les espèces dans un mélange) que nous pourrions mobiliser par la suite pour la construction des règles d'assemblage des espèces (chapitre 4) et pour le prototypage d'un outil d'aide à la conception de mélange (chapitre 5).

**Apport :** Ce chapitre nous a permis de montrer comment différentes valeurs de traits variaient lorsque les cultures étaient conduites en pure vs lorsqu'elles étaient conduites en mélanges. En plus, nous avons mis en évidence les conditions et les limites d'utilisation des indicateurs fonctionnels dans le processus de conception de mélanges.

### Variability of functional traits in species mixtures and functional indexes for crop mixture design

Malick S. Ouattara, Raphaël Paut, Arnaud Buttier, Gaëlle Damour, Léah Stepler, Safia Médiène, Muriel Valantin-Morison

#### Abstract

A biodiversity-based agriculture, through crop mixtures, was identified as being particularly interesting insofar as it provides ecosystem services by increasing biological interactions in agroecosystems, with the aim of limiting agriculture's current dependency on agrochemicals and fossil fuels. However, little is known about the design of crop mixtures that promote these ecosystem services. As the value of plant traits has been identified as a key element explaining the level of ecosystem services provided in an agroecosystem, sole trait values can be used to design crop mixtures. However, trait values depend on the environment, farming practices, and interacting species. The value of a trait in a pure stand compared to its value in a mixture is a question that arises when we know that the processes involved in the two types of management are not the same.

In this research we set out to assess how height, growth rate, leaf area, cover ratio, and biomass at flowering evolve in sole crop vs crop mixture management, and how community-weighted mean (CWM) functional indexes and RAO's quadratic index could be used to design mixtures based on a sole crop trait value. To do so, we conducted a two-year experiment in northern France, in which we tested lupin, oat, buckwheat, camelina, flax, and pea in pure form on the one hand, and lupin/oat, flax/pea, and camelina/buckwheat mixtures on the other, for a total of six pure crops and three bispecific mixtures.

We showed that the difference between sole and mixed crop trait values depends not only on the trait considered, but also on the species present in the mixture. Only oat and lupin, when mixed together, showed a significant difference in their trait values in sole and mixed conditions. We also showed that functional indexes calculated from trait values in mixtures, compared with those calculated from sole crop trait values, were not different for

camelina/buckwheat and flax/pea mixtures. These results showed that for some mixtures, the gap between species remains stable between their pure stand trait values and their mixed trait values.

In the final analysis, knowledge derived from functional traits should not be considered as the only indicators of the performance of an agroecosystem, and more specifically of a crop mixture, as these are mostly generic, whereas the performance of agroecosystems varies according to production contexts and management methods. The functional approach is therefore a strong basis for designing cropping systems, but must be adapted to each specific context.

## 1 Introduction

To design cropping systems that meet the challenges of intensive agriculture (massive use of phytosanitary products and synthetic fertilizers), mixing species is an alternative that can provide ecosystem services such as weed regulation or nitrogen recycling in the system (Malézieux et al., 2009a). The technical choices involved in their management are multiple, complex, and less easy to grasp than in pure cultivation. The functional approach has been described and used by many researchers (Garnier et al., 2004; de Bello et al., 2010; Damour et al., 2014; Finney et al., 2017; Garcia et al., 2020a), who have shown that plant traits can be used to represent the functioning of plant canopies and to deduce the ecosystem services potentially provided. More broadly, functional traits have been identified as enabling the description of cultivated species or communities of natural species (Martin and Isaac, 2015; Wood et al., 2015). The review by de Bello et al. (de Bello et al., 2010) shows that in 69% of cases studied, there is a clear relationship (beneficial or not) between functional traits and the provision of ecosystem services.

Trait values however depend on the environment, farming practices and interacting species (Römermann et al., 2016). The value of a trait in a pure stand compared to its value in a mixture is a question that arises when we know that the processes involved are dependent on this value (de Bello et al., 2010; Ajal et al., 2021). Studies on the evolution of trait values in natural communities have shown that intraspecific variability is key to ecological functions and to the survival of a species in relation to other species in the community (Violle et al., 2012). In the agricultural context, there is a paucity of studies to understand this evolution of trait values in pure stand and mixtures, despite the importance of this information for the choice of species to be mixed. Moreover, the few existing studies in agriculture have focused on the links between traits and the services directly provided (de Bello et al., 2010).

Many studies use trait data from databases such as LEDA (Kleyer et al., 2008), TRY (Kattge et al., 2011), FRED (Iversen et al., 2017) and GRoot (Guerrero-Ramírez et al., 2021), which represent excellent sources of information for different traits and species on a European and global scale. However, most data for cultivated species have been collected in pure stand, and for many other species, only a single trait value in pure cultivation is available (Römermann et al., 2016). Moreover, some traits, such as root traits, are challenging to measure in the field, particularly when species are grown in mixtures (Tosti and Thorup-Kristensen, 2010). It is therefore difficult,

especially for cultivated species, to directly include the effect of intraspecific trait variability when using database information, as the evolution of trait values when moving from a single species to a multispecies mixture is unknown.

To make the best use of trait values measured in pure stand to represent trait values at the community scale, different indexes are used by combining species-specific values (Ricotta and Moretti, 2011). Among these indexes, the community-weighted mean (CWM) (Grime, 1998) and Rao's quadratic index (Rao, 1982) are the most widely used for cultivated species (Ricotta and Moretti, 2011; Montazeaud et al., 2020). The CWM summarizes the mean value of a trait within a community (it identifies a level of realization of a function in the mixture). At the same time, the Rao index is used to analyze the functional difference between trait values (it identifies possible complementarities for the realization of a function in the agroecosystem). However, we posit that these indexes calculated from trait values in pure stand could differ from the real evolution of trait values in mixtures. A comparison of these indexes calculated with values of traits in pure stand and in the mixture would enable us to know whether the use of trait values in pure stand is appropriate to characterize multispecies environments.

In this study, our objective was to evaluate crop trait modifications from pure to mixed species management. More specifically, we tested (i) how height, growth rate, leaf area, cover ratio, and biomass at flowering changed when switching from pure stand to mixed cropping and (ii) whether species traits measured in pure stand could be used to represent community properties, in mixture. To do so, we conducted a two-year experiment in northern France, in which we tested lupin, oat, buckwheat, camelina, flax, and pea in pure form on the one hand, and lupin/oat, flax/pea, and camelina/buckwheat mixtures on the other, for a total of six pure crops and three bispecific mixtures.

## 2 Material and methods

### 2.1 Site characteristics

A trial was set up on two sites between 2021 and 2023. The first part was conducted in 2021-2022 at the Thiverval-Grignon site (48°53'56.8" N, 1° 54' 2.31" E) and the second at Versailles (48°48'19.9" N, 2° 5' 09.2" E). These two sites are approximately 15 km distant from each other. Both the Thiverval-Grignon and Versailles sites have a deep silty-clay textured soil. Average daily precipitation and temperature at the two sites were calculated from October 1 to September 30 for the years 2021-2022 and 2022-2023 for Thiverval-Grignon and Versailles, respectively. The annual mean temperature was 12.3°C and 12.48°C for Thiverval-Grignon and Versailles, respectively. The rainfall was 450 mm in Thiverval-Grignon during the period of calculation and 613 mm for Versailles, during the same period (Table 3. 1). The pH of both sites was slightly basic.

Table 3. 1: Soil and climate characteristics of study sites.

| Characteristics       |                          | Sites                             |                                   |
|-----------------------|--------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|
|                       |                          | Thiverval-Grignon (2021-2022)     | Versailles (2022-2023)            |
| Lat. and Long.        |                          | 48°53'56.8" N,<br>1° 54' 2.31" E  | 48°48'19.9" N,<br>2° 5' 09.2" E   |
| Preceding crop        |                          | Barley ( <i>Hordeum vulgare</i> ) | Barley ( <i>Hordeum vulgare</i> ) |
| Rainfall (mm)         |                          | 450                               | 613                               |
| Mean temperature (°C) |                          | 12.30                             | 12.48                             |
| 0-30 cm               | Clay (g/kg)              | 266                               | 173                               |
|                       | Sand (g/kg)              | 99                                | 221                               |
|                       | Silt (g/kg)              | 637                               | 606                               |
|                       | pH                       | 8.2                               | 7.61                              |
|                       | CaCO <sub>3</sub> (g/kg) | 5                                 | 12.04                             |
|                       | Organic matter (g/kg)    | 26.2                              |                                   |
|                       | CEC (cmol+/kg)           | 16                                |                                   |
|                       | K <sub>2</sub> O (g/kg)  | 0.275                             | 0.55                              |

|          |                       |       |       |
|----------|-----------------------|-------|-------|
|          | MgO (g/kg)            | 0.271 | 0.94  |
|          | P2O5 (g/kg)           | 0.090 | 0.042 |
| 30-60 cm | Clay (g/kg)           | 294   | 204   |
|          | Sand (g/kg)           | 79    | 186   |
|          | Silt (g/kg)           | 627   | 610   |
|          | pH                    | 8.3   | 7.87  |
|          | CaCO3 (g/kg)          | 3     | 12.04 |
|          | Organic matter (g/kg) | 16.8  |       |
|          | CEC (cmol+/kg)        | 15.5  |       |
|          | K2O (g/kg)            | 0.213 | 0.43  |
|          | MgO (g/kg)            | 0.263 | 0.94  |
|          | P2O5 (g/kg)           | 0.034 | 0.031 |
|          |                       |       |       |
| 60-90 cm | Clay (g/kg)           | 309   | 242   |
|          | Sand (g/kg)           | 109   | 163   |
|          | Silt (g/kg)           | 583   | 595   |
|          | pH                    | 8.6   | 8.05  |
|          | CaCO3 (g/kg)          | 65    | 14.03 |
|          | Organic matter (g/kg) | 12.1  |       |
|          | CEC (cmol+/kg)        | 14.6  |       |
|          | K2O (g/kg)            | 0.186 | 0.39  |
|          | MgO (g/kg)            | 0.299 | 1.03  |
|          | P2O5 (g/kg)           | 0.015 | 0.016 |
|          |                       |       |       |

## 2.2 Trial description

The trial covered a total area of 3,876 m<sup>2</sup> (102 m x 38 m) divided into three blocks. Each block was composed of individual plots (hereafter called treatments) of 42 m<sup>2</sup> (12 m x 3.5 m). With a seeding line width of 1.75 m, each plot was then composed by two seeding lines. Each treatment was repeated three times. Considering the sowing periods of the crops, a comparison was made between crops sown on the same dates. Nine treatments were tested,

three as a mixture and six as a pure crop. The mixtures were camelina (*Camelina sativa*)/buckwheat (*Fagopyrum esculentum*), lupin (*Lupinus albus*)/oat (*Avena sativa*), and flax (*Linum usitatissimum*)/pea (*Pisum sativum*). The six other treatments correspond to the six species mentioned above but grown as pure crops.

Pure species were sown at the recommended density, while bispecific mixtures were sown at 50% of the recommended rate.

Two weeks after sowing, five plots (three sub-plots dedicated to various measurements such as height and leaf area and two plots dedicated solely to measuring cover rate) were laid out in each treatment, taking care to avoid wheel tracks and edges. These were 1 m<sup>2</sup> sub-plots with six rows of seedlings.

### 2.3 Species choices

For the choice of species, we relied on a database compiling species mixture in France and Europe (Ouattara et al., in review). As a first criterion, we chose species for which there was little data in the literature. Secondly, we took into account a diversity of botanical families and species architecture to reflect a variety of plant communities. Thirdly, we took into account the way in which species were inserted – simultaneously or in relay – in the choice of species and mixtures.

### 2.4 Crop management

For both sites, the previous crop was barley (*Hordeum vulgare*). The entire plot was ploughed using a plough and tractor. Ploughing was followed by harrowing to crumble the soil and prepare the seedbed. The lupin, oat, and lupin/oat crops were sown on October 14, 2021 (Grignon site) and October 13, 2022 (Versailles site); the flax, pea, and flax/pea treatments were sown on March 7, 2022 (Grignon) and March 3, 2023 (Versailles); and the camelina, buckwheat, and camelina/buckwheat treatments were sown May 4, 2022 (Grignon) and May 15, 2023 (Versailles). Sowing was carried out in two stages for the mixed treatments, using an experimental cone seeder INOTEC (SB-25) (Table 3. //). The crop with the largest seed was sown before the second species. After sowing, whistling strips were installed to protect the crops

from bird attacks. Nitrogen was applied at a rate of 40 kg/ha to treatments in which a cereal crop was present (i.e. pure oat, and lupin/oat). All other treatments were left unfertilized. A seed treatment with a fungicide before sowing was carried out with INPUT (prothioconazole + spiroxamine) et AMISTAR (azoxystrobine), then an antifungal treatment was applied to the oat and lupin/oat treatments, as we observed an attack with VIBRANCE GOLD (Sadaxane + Fludioxonil + Difenoconazole) in both years. No herbicides were used to control weeds; however, we weeded manually outside the measurement plots to prevent the experiment from becoming completely overgrown.

Table 3. II: Technical itinerary of treatment

| Treatment          | Species             | Sowing date                                                     | Sowing density                      | Special cultivation operation                                           |
|--------------------|---------------------|-----------------------------------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------|
| oat                | oat                 | October 14, 2021 for Grignon<br>October 13, 2022 for Versailles | 110 kg/ha                           | 40 units of nitrogen on February 22<br>Disease treatment on February 14 |
| lupin              | lupin               | 2022 for Versailles                                             | 90 kg/ha                            | Disease treatment on February 14                                        |
| lupin/oat          | lupin, oat          |                                                                 | 45 kg/ha (lupin)<br>55 kg/ha (oat)  | Disease treatment on February 14                                        |
| flax               | flax                | March 7, 2022 for Grignon                                       | 3 kg/ha                             |                                                                         |
| pea                | pea                 | March 3, 2023 for Versailles                                    | 210 kg/ha                           |                                                                         |
| flax/pea           | flax, pea           |                                                                 | 1,5 kg/ha (flax)<br>105 kg/ha (pea) |                                                                         |
| camelina           | camelina            | May 4, 2022 for Grignon                                         | 3 kg/ha                             |                                                                         |
| buckwheat          | buckwheat           | May 15, 2023 for Versailles                                     | 40 kg/ha                            |                                                                         |
| camelina/buckwheat | camelina, buckwheat |                                                                 | 1,5 kg/ha (camelina)                |                                                                         |

|  |  |  |                         |  |
|--|--|--|-------------------------|--|
|  |  |  | 20 kg/ha<br>(buckwheat) |  |
|--|--|--|-------------------------|--|

## 2.5 Measurements

### Plant height:

Plant height was measured monthly on the three dedicated sub-plots for each treatment and on all three blocks (until growth had stopped), avoiding edge zones or wheel paths. Using a graduated ruler, we measured five plants per plot, from the base of the stem at ground level to the top of the ear (without the beards for bearded cereals). So, for each treatment, 15 plants were measured for each observation date in each block.

### Growth rate:

From monthly height measurements, and the sum of cumulative degree-days.

The sum of degree-days was calculated as the difference between the average daily temperature and the base temperature of the crop, as follows:

$$DD = \sum_{d=1}^n (T_d - T_0)$$

Where n is the number of days, DD is the sum of degree-days (°C),  $T_d$  is the average daily temperature (°C) and  $T_0$  is the base temperature of the crop (°C).

The base temperature ( $T_0$ ) of lupin, oat, flax, pea, camelina, and buckwheat is respectively 3.0°C (Shield et al., 2000), 0°C (Sonego, 2000), 4.8°C (Casa et al., 1999), 5°C (Nicolas Tremblay and Desjardins, 2006), 5°C (Gesch, 2014), and 5°C (Bulan et al., 2015)

Height growth rate is calculated using the following formula:

$$GR = \frac{H_{max}}{DD}$$

where GR was the growth rate in cm/°C;  $H_{max}$  was the plant height at the maturity in cm/DD, DD is the sum of degree-days (°C).

Cover rate weed excluded:

Cover rate measurements were taken at the same times as height measurements, i.e., every month. Measurements were taken on the two sub-plots dedicated to photo-taking. Two photos per treatment (corresponding to the two sub-plots) were taken at a height of around 1.50 m. The images were analyzed to calculate the percentage of green (corresponding to the percentage of soil covered by plants) using SATVA software

(<https://www6.paca.inrae.fr/emmah/Production-Documentation/Outils-et-modeles/SATVA>).

On these sub-plots, regular manual weeding was carried out to ensure that only the crops of interest were left, so that the image processing software would not take weeds into account when calculating the coverage rate.

Speed of covering:

Based on the monthly cover rate measurements, we calculated the speed of covering rate as follows:

$$SCR = \frac{CR_{max}}{DD}$$

Where SCR is the speed of covering in %/°C;  $CR_{max}$  is the cover rate provided by the species in %; DD is the sum of degree-days accumulated throughout the cycle in °C.

Leaf area:

At maturity, we sampled between ten and twenty plants, depending on the species, and for each plant we detached all the leaves, then ran them through a planimeter (LI-COR, LI-3100) to determine the leaf area for each species. The leaf area measurement was divided by the number of plants sampled to obtain the leaf area per plant in cm<sup>2</sup>/plant. This measurement was done once for each treatment and repeated for each block.

Biomass at flowering:

Biomass at flowering was measured by sampling between ten and twenty plants, depending on the species. Measurements were taken for each treatment repeated three times (i.e. for each block). The whole plant was sectioned at the base of the stem, without removing the roots. The whole plant was oven-dried for 48 hours at a temperature of 80°C. The sample was then weighed to obtain the dry matter for each species and divided by the number of plants to obtain the biomass per plant in g/plant.

## 2.6 Data analysis

The analysis was carried out in two stages: (i) we analyzed the effect of management (sole crop or mixture) on height, leaf area, growth rate, biomass at flowering, cover rate, and cover speed; and (ii) we then used functional indicators to assess whether the trait values of pure species could be used to represent the behavior of these species in mixture. Data analysis was carried out using R (R core Team, 2022).

### 2.6.1 Analysis of trait values measured at one time

We performed an ANOVA to compare trait values in sole crops with those in mixtures, for each species and for each trait. The aim was to characterize changes in trait values measured between sole and mixed stand.

The analysis was performed according to the following model:

$$T_{ijk} = \mu_T + \alpha_{MC}MC_i + \alpha_B B_j + \alpha_S S_k + e_{T,ijk}$$

Where  $T_{ij}$  is the value of the trait of  $i^{\text{th}}$  management,  $j^{\text{th}}$  block and the  $k^{\text{th}}$  site.  $MC_i$  is the  $i^{\text{th}}$  mangement,  $B_j$  is the  $j^{\text{th}}$  species,  $S_k$  is the  $k^{\text{th}}$  site and year,  $\mu_T$  is the mean value of trait,  $\alpha_{MC}$ ,  $\alpha_B$  and  $\alpha_S$  are the parameters associated with each factor, and  $e_{T,ijk}$  is the residual associated with  $T_{ijk}$ .  $T_{ijk}$  is assumed to follow independent Gaussian distribution with mean zero and constant variance.

The difference between treatment was evaluated using a Tukey test with a confidence level of 0.05. Comparisons of means between treatments were made using R's multcomp package (Hothorn et al., 2016).

Coefficients of variation were then calculated to determine the range of variation in trait values for pure and mixed species. The coefficients of variation were calculated as follows:

$$CV = \frac{\sigma_i}{\mu_i} * 100$$

where  $CV_i$  is the coefficient of variation of the  $i^{\text{th}}$  value of the trait in %,  $\sigma_i$  is the standard deviation of the  $i^{\text{th}}$  value of the trait, and  $\mu_i$  is the mean value of the  $i^{\text{th}}$  trait.

## 2.6.2 Analysis of trait measured at different growing stages

Dynamic measurements were taken from sowing to harvest, i.e. height and cover rate. For these two measurements, we used the logistic function  $f$  to parameterize these evolutions as a function of time. The logistic function describing the evolution of cover rate or height growth as a function of degree-days is described as follows:

$$f(H_i \text{ or } CR_i, P_{1,i}, P_{2,i}, P_{3,i}) = \frac{P_{1,i}}{1 + \exp((P_{2,i} - H \text{ or } CR)/P_{3,i})}$$

Where  $H_{ij}$  is the plant height at the  $j^{\text{th}}$  degree-days of the  $i^{\text{th}}$  site,  $CR_{ij}$  is the cover rate at the  $j^{\text{th}}$  degree-days of the  $i^{\text{th}}$  site.  $(P_{1,i}; P_{2,i} \text{ and } P_{3,i})$  are the parameter vector of the  $i^{\text{th}}$  site. The first parameter  $(P_{1,i})$  is the asymptote of deviation of the curve towards the plateau, i.e. the maximum value of the line. The second parameter  $(P_{2,i})$  represents the inflection point, i.e. the time taken to reach half of the maximum trait value. The third parameter  $(P_{3,i})$  gives an indication of the dispersion of the function, but can also be interpreted as the time that elapsed between reaching the second and the third quarter of the maximum trait value.

## 2.6.3 Characterizing the functional properties of mixtures: calculation of functional indexes

In this part of our analysis, we investigate whether functional ecology indicators can be used to characterize the functioning of species mixtures based on their trait values.

Two indexes were calculated: the community-weighted mean (CWM) (Grime, 1998; Ricotta and Moretti, 2011) and, for functional diversity, Rao's quadratic index (Rao, 1982; Ricotta and Moretti, 2011)).

CWM reflects changes in mean trait values within a community (in this case, a bi-specific species mixture). To calculate CWM, we used the formula described below:

$$CWM = \sum_{i=1}^n x_i * p_i$$

where  $p_i$  is the relative abundance of each species,  $n$  the number of species, and  $x_i$  the trait value for each species  $i$ .

RAO's quadratic index is a measure of weighted divergence. It is used to give a dissimilarity between two trait values. To calculate the RAOindex, we used the following formula:

$$Q(\text{RAO}) = \sum_{i,j=1}^S d_{ij} * p_i * p_j$$

where  $Q(\text{RAO})$  is RAO's quadratic index,  $d_{ij}$  is the dissimilarity between the trait values of species  $i$  and  $j$ ,  $p_i$  and  $p_j$  the relative abundance of species  $i$  and  $j$ , and  $S$  is the number of species. Dissimilarity between species can be calculated as the Euclidean distance between the two trait values, but the literature leaves open the possibility of other modes of representation.

#### 2.6.4 Comparison of functional indexes

The CWM and RAO functional indexes were calculated using trait values measured in pure form on the one hand, and values measured in mixture on the other. We then performed an ANOVA to compare CWMs and RAOs calculated in pure vs. those calculated in mixture. The difference between these values was evaluated using a Tukey test with a confidence level of 0.05.

#### 2.6.5 Species ranking between sole crop and mixture crop

A rank analysis was carried out between species and between management for the height, growth rate, leaf area, and biomass at flowering. Species were ranked according to their trait values in pure and mixed form. To do so, we calculated a Spearman's rank correlation between data on the mean trait values of species in pure stand and those in mixture. We used Spearman rank tests to assess the conservation of species rankings based on their mean traits across years and seasons, as Garcia et al. (2020) had already done for a similar study.

### 3 Results

#### 3.1 Evolution of trait values between sole crop and mixed crop

Biomass at flowering was significantly higher for pure lupin, with a biomass of 17.38 g/plant, compared with 11.1 g/plant for mixed lupin (Figure 3. 7). The flowering biomass of pure oat (11.3 g/plant) was significantly higher than that of mixed oat (7.7 g/plant). In contrast to oat and lupin, buckwheat biomass in pure stand was lower than in mixtures, with 5.40 g/plant and 8.75 g/plant, respectively. Biomass at flowering did not differ between pure stand and mixed for flax, pea, and camelina. Mixed lupin (37.7%), pure oat (34.03%) and pure flax (30.9%) were the most variable. With coefficients of variation of 15.6% and 14.4%, pure and mixed, respectively, pea was the species with the least variable biomass at flowering.

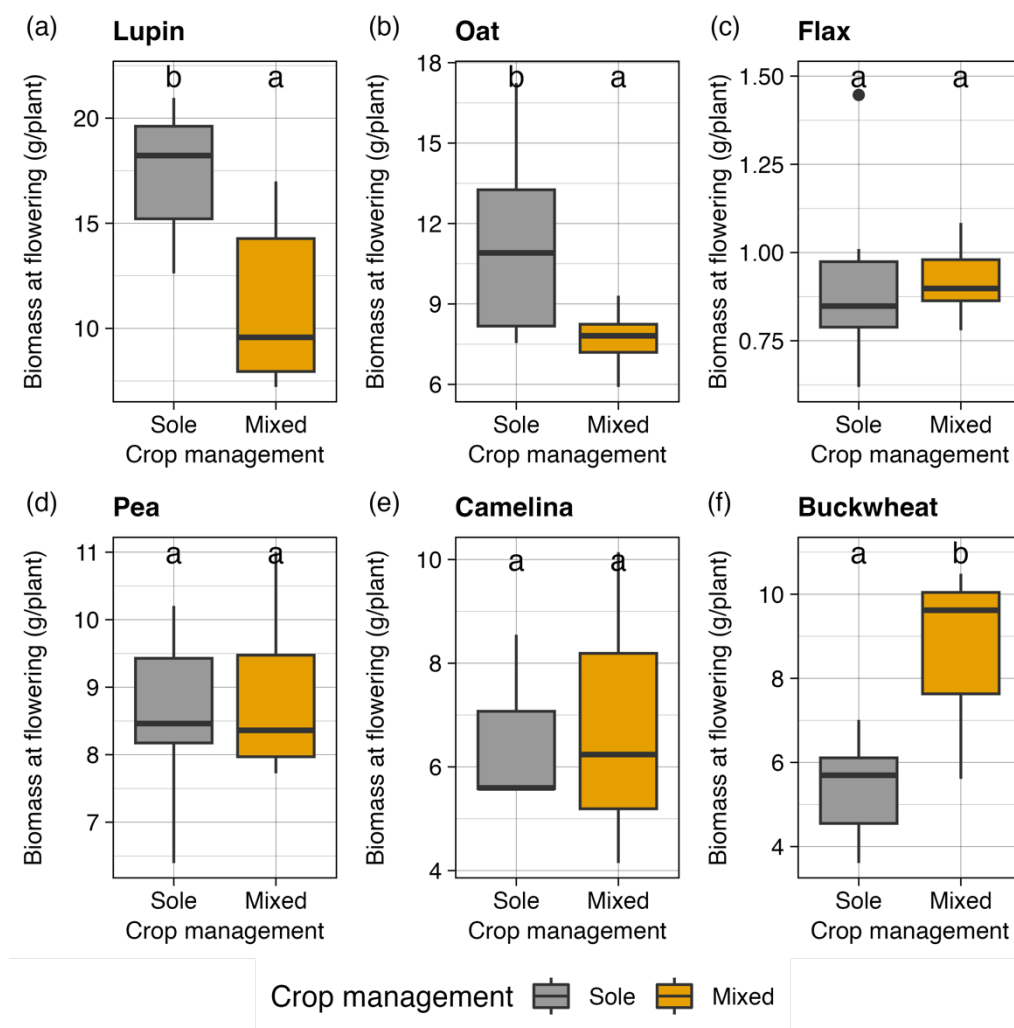


Figure 3. 1: Comparison of biomass at flowering for pure and mixed management of lupin, oat, flax, pea, camelina and buckwheat. Boxplots with same letters are not significantly different at the 5% threshold.

The leaf area of pure lupin (1420.04 cm<sup>2</sup>/plant) was significantly different from that of mixed lupin (772.95 cm<sup>2</sup>/plant). At 368.53 cm<sup>2</sup>/plant, the leaf area of mixed buckwheat was significantly higher than that of mixed buckwheat (211.75 cm<sup>2</sup>/plant). The leaf areas of oat, flax, pea and camelina in pure stand (88.25 cm<sup>2</sup>/plant, 16.42 cm<sup>2</sup>/plant, 316.45 cm<sup>2</sup>/plant and 104.20 cm<sup>2</sup>/plant) were not significantly different from their leaf area in mixed stand (83.75 cm<sup>2</sup>/plant, 14.78 cm<sup>2</sup>/plant, 356.67 cm<sup>2</sup>/plant and 23.96 cm<sup>2</sup>/plant) (Figure 3. 2). While average leaf area values are close, variability is high, with coefficients of variation ranging from 28% for pure oat to 82% for mixed lupin. Sole buckwheat and mixed camelina, with coefficients of variation of 14.37% and 18.21% respectively, had the least variable leaf areas. Pea leaf area variability was close, between pure (43.67%) and mixed (46.88%).

Height was significantly greater in sole crop than in mixed crop for lupin (79.91 cm and 72.02 cm in sole and mixed form, respectively) and oat (107.31 cm and 101.78 cm in sole and mixed form, respectively). Flax (60.53 cm vs. 58.88 cm sole and mixed, respectively), pea (79.06 cm vs. 79.08 cm sole and mixed, respectively), camelina (30.57 cm vs. 34.65 cm sole and mixed, respectively) and buckwheat (108.09 cm vs. 109.69 cm sole and mixed, respectively) did not differ significantly in height from sole to mixed crop (Figure 3. 2). Camelina had the most variable heights, with 49.24% and 56.69% as the coefficient of variation in sole and mixed stand, respectively. With 9.8% and 6.4% coefficients of variation, respectively in sole and mixed stand, buckwheat was the species with the least variable height.

Growth rate were significantly different for lupin (0.050 cm/DD vs. 0.04 5cm/DD), oat (0.048 cm/DD vs. 0.046 cm/DD) and buckwheat (0.104 cm/DD vs. 0.107 cm/DD). There were no significant differences between the growth rates of flax, pea and camelina grown in pure and in mixture stand (Figure 3. 2). Oat had the least variable growth rate, with 3.39% in sole and 6.27% in mixed conditions. The other species (i.e. lupin, flax, pea, camelina and buckwheat) had variabilities ranging from 19.50% to 50.43%.

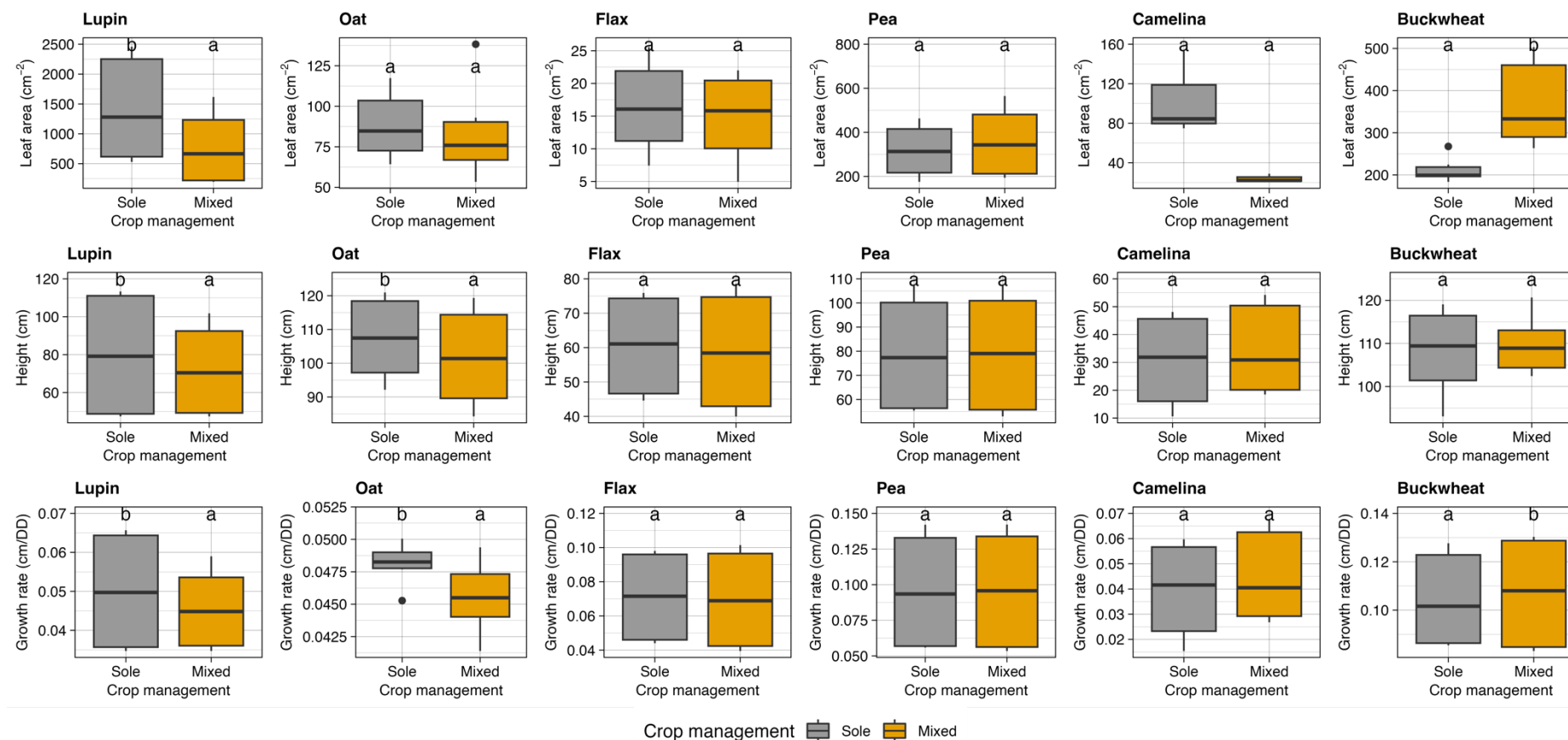


Figure 3. 2: Comparison of leaf area, height and growth rate of lupin, oat, flax, pea, camelina, and buckwheat, managed in pure culture and in mixtures. Boxplots with same letters are not significantly different at the 5% threshold. DD is degree day.

Mixture cover rate was not significantly higher in the lupin/oat mixture (71.11%) than in sole lupin (64.63%) and sole oat (71.03%) (Figure 3. 3). At 49.81%, the cover rate of sole flax was significantly lower than that of sole pea (80.29%) and the flax/pea mixed (74.84%). Sole buckwheat (76.34%) and the camelina/buckwheat mixture (73.48%) had a significantly higher cover rate than sole camelina (18.95%). The cover rate was not significantly different between sole lupin, sole oats and the lupin/oat mixture. Flax/pea mixture and sole pea (0.118%/DD and 0.108%/DD, respectively) had a higher cover rate than sole flax (0.071%/DD). Buckwheat and the camelina/buckwheat mixture (0.103%/DD and 0.099%/DD, respectively) had significantly higher cover rates than camelina (0.024%/DD).

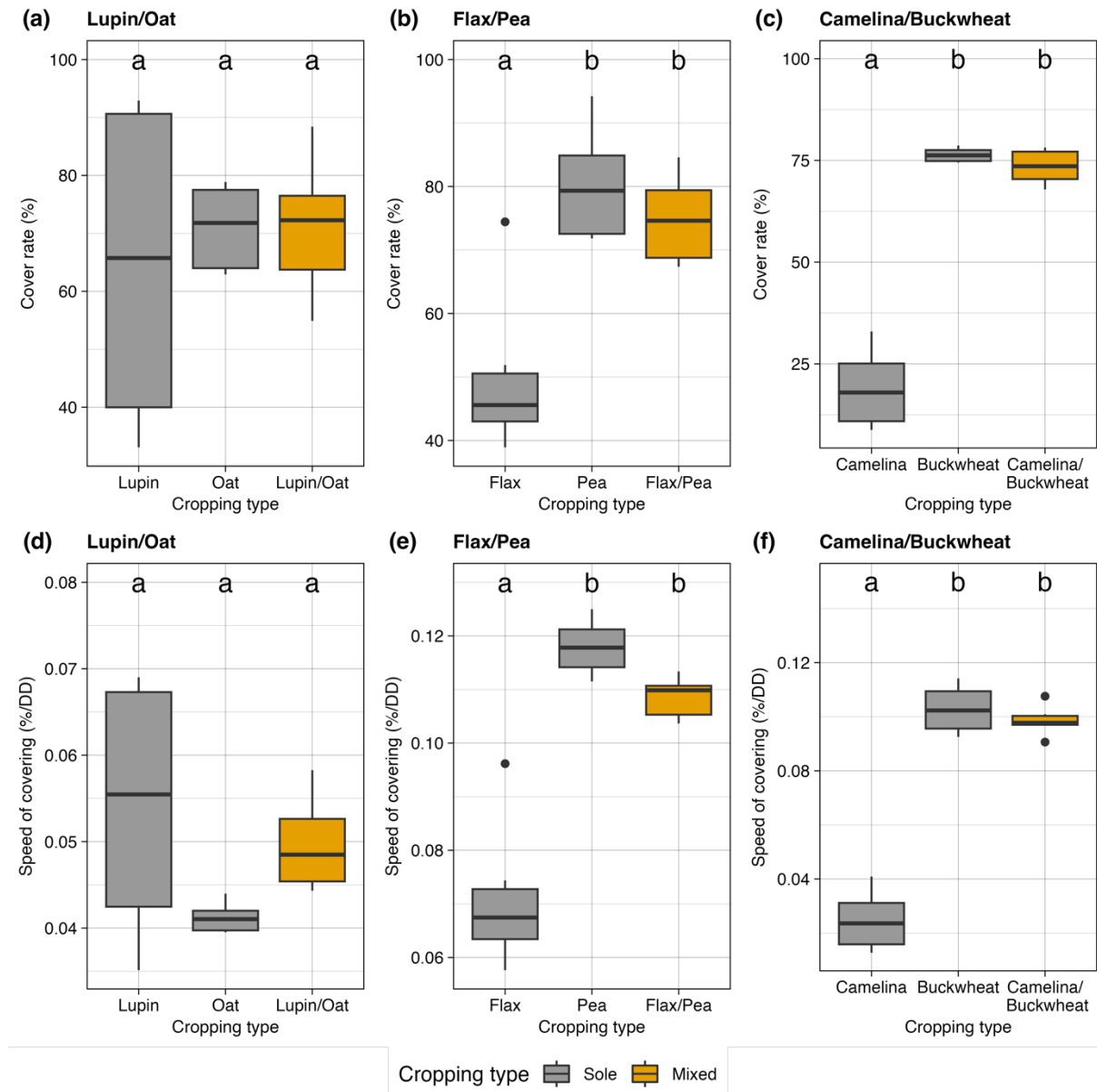


Figure 3. 3: Comparison of coverage rate and coverage speed of pure cuttings of lupin, oat, flax, pea, camelina, and buckwheat, and lupin/oats, flax/peas and camelina/buckwheat mixtures. Boxplots with the same letters are not significantly different at the 5% threshold.

The height dynamic was greater at the Versailles site than at the site for lupin, flax, pea and camelina. The height was similar at both sites for oat and buckwheat. The height-growth curves for sole versus mixed crops were similar for flax, pea and buckwheat (Figure 3. 4). Flax, oat, pea and buckwheat had almost identical growth dynamics whether they were cultivated in mixtures or pure crops.

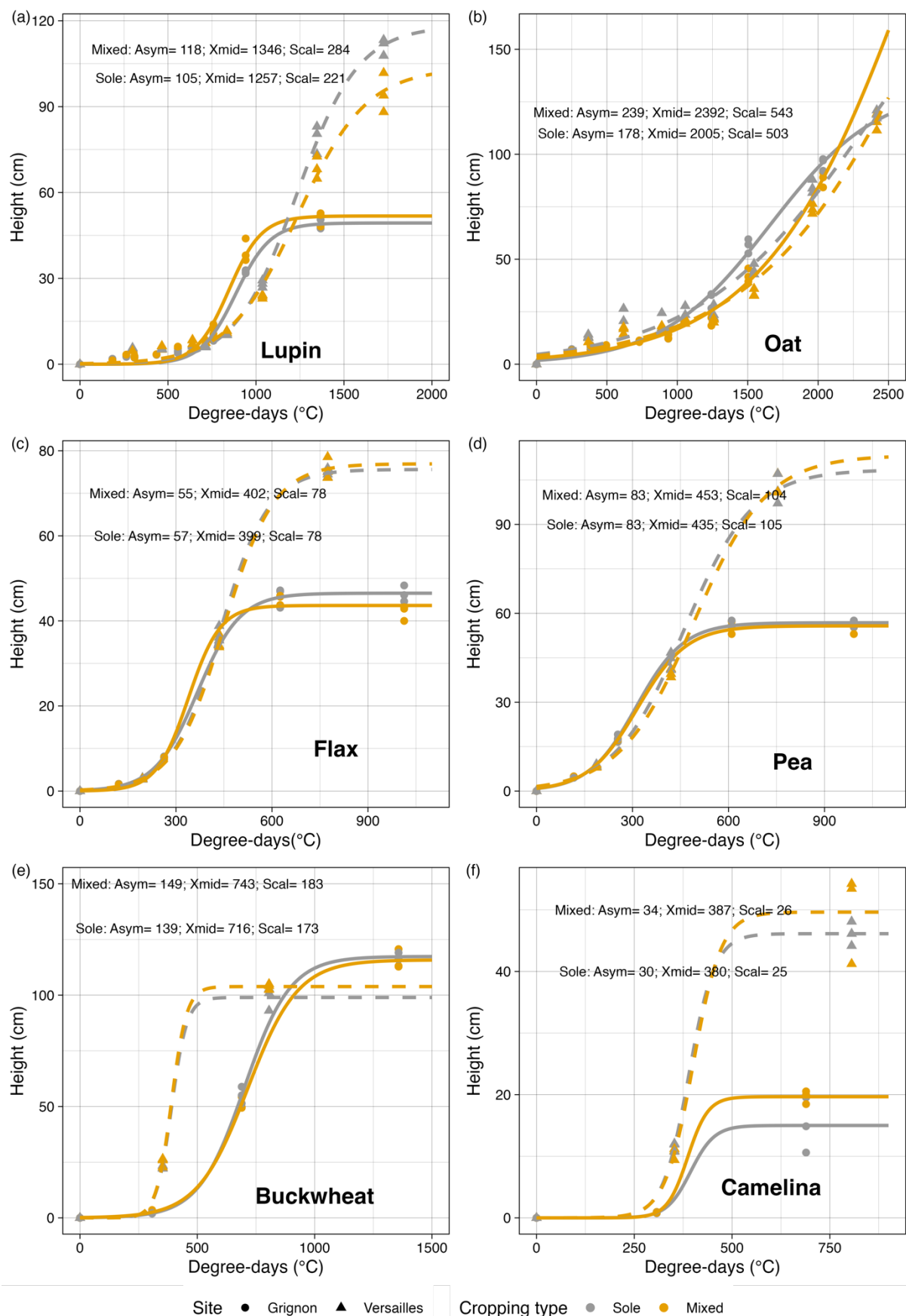


Figure 3. 4: Growth dynamics in pure and mixtures crop for lupin, oat, flax, pea, camelina and buckwheat. Dashed lines represent the curve for the Versailles site and full lines represent the curve for the Grignon site.

### 3.2 Ranking of sole and mixed species according to their trait value

The ranking between species was maintained between pure and mixed cultivation for the traits height ( $\rho=0.94$ ), leaf area ( $\rho=0.92$ ) and growth rate ( $\rho=0.98$ ). The ranking of species according to biomass at flowering was not maintained ( $\rho=0.5$ ;  $p\text{-value} = 0.121$ ) between pure and mixed cultivation (Table 3. ///). In the ranking of oat, flax, pea and camelina for height and leaf area for both measurement sites, lupin was the only species whose pure vs. mixed ranking was different for all traits. Growth rate was the only trait for which buckwheat's rank did not change between pure and mixed cultivation. Camelina's ranking changed only for growth speed. Biomass at flowering was the trait for which the ranking of species changed the most.

Table 3. III: Ranking of species according to their trait values in pure and mixed species

| Site       | Rank | Height   |          | Leaf area |           | Average growth rate |          | Biomass at flowering |           |
|------------|------|----------|----------|-----------|-----------|---------------------|----------|----------------------|-----------|
| Grignon    |      | Sole     | Mixed    | Sole      | Mixed     | Sole                | Mixed    | Sole                 | Mixed     |
|            | 1    | Camelina | Camelina | Camelina  | Camelina  | Camelina            | Camelina | Camelina             | Camelina  |
|            | 2    | Flax     | Flax     | Flax      | Flax      | Lupin               | Lupin    | Flax                 | Flax      |
|            | 3    | Lupin    | Lupin    | Oat       | Oat       | Flax                | Flax     | Oat                  | Buckwheat |
|            | 4    | Pea      | Pea      | Pea       | Pois      | Oat                 | Oat      | Lupin                | Oat       |
|            | 5    |          |          |           | Buckwheat |                     |          |                      |           |
|            | 6    | Oat      | Oat      | Lupin     | t         | Pois                | Pois     | Buckwheat            | Pea       |
| Versailles |      | Buckwhea | Buckwhea |           |           | Buckwhea            | Buckwhea |                      |           |
|            |      | t        | t        | Buckwheat | Lupin     | t                   | t        | Pea                  | Lupin     |
|            | 1    | Camelina | Camelina | Flax      | Flax      | Oat                 | Oat      | Flax                 | Flax      |
|            | 2    | Flax     | Flax     | Camelina  | Camelina  | Lupin               | Camelina | Camelina             | Buckwheat |
|            | 3    |          | Buckwhea |           |           |                     |          |                      |           |
|            |      | Lupin    | t        | Oat       | Oat       | Camelina            | Lupin    | Pea                  | Camelina  |
|            | 4    |          |          |           | Buckwhea  |                     |          |                      |           |
|            |      | Pea      | Pea      | Buckwheat | t         | Flax                | Flax     | Oat                  | Pea       |
|            | 5    | Buckwhea |          |           |           | Buckwhea            | Buckwhea |                      |           |
|            |      | t        | Lupin    | Pois      | Pois      | t                   | t        | Buckwheat            | Oat       |
|            | 6    | Oat      | Oat      | Lupin     | Lupin     | Pois                | Pois     | Lupin                | Lupin     |

---

|             |                     |                     |                     |                 |
|-------------|---------------------|---------------------|---------------------|-----------------|
| Spearman's  |                     |                     |                     |                 |
| rank        | rho= 0.94           | rho= 0.92           | rho= 0,98           | rho= 0.5        |
| correlation | p-value = < 2.2e-16 | p-value = < 2.2e-16 | p-value = < 2.2e-16 | p-value = 0.121 |

---

rho is Spearman's rank correlation. Height and leaf area were measured at maturity. Growth rate was measured every month.

### 3.3 Comparison of mean and functional divergence calculated in pure vs. mixed crop

The weighted mean (CWM) and RAO index calculated with sole trait values were not significantly different ( $p$ -value  $> 0.05$ ) from CWM and RAO calculated with mixed trait values (Table 3. /V). For the camelina/buckwheat mixture, only the weighted mean biomass at flowering was significantly different when calculated with pure (4.34 g/plant) vs. mixed (6.08 g/plant) trait values.

CWM was significantly different ( $p$ -value  $< 0.05$ ) for the lupin/oat combination (93.6 cm vs. 86.9 cm for CWM height calculated respectively with sole and mixed values, 754.1 vs. 428.4 for CWM leaf area calculated respectively with sole and mixed values, 0.049 vs. 0.045 for CWM of growth rate calculated with sole and mixed values respectively) when the calculation was performed with sole trait values compared with the calculation performed with mixed trait values. For height, leaf area, biomass at flowering, growth rate and CWM calculated with sole trait values, the results were not significantly different from CWM calculated with mixed trait values for the flax/pea mixture. The functional divergence calculated with the RAO quadratic index for the lupin/oat mixture was also significantly different for the calculation performed with sole values compared with those in mixture, except for biomass at flowering and height (Table 3. /V). The RAO indices calculated with trait values in sole compared with those in mixtures were not significantly different for the camelina/buckwheat and flax/pea mixtures for all traits.

For the lupin/oat mixture, the mean of trait values in mixtures was lower than the mean calculated from sole values. The divergence between trait values of species in mixtures also decreased compared with the divergence calculated from sole values.

Table 3. IV: Difference in functional indexes according to calculation method.

|                    |                  | CWM            |                          |                 |                   | RAO |        |                          |                 |                   |    |
|--------------------|------------------|----------------|--------------------------|-----------------|-------------------|-----|--------|--------------------------|-----------------|-------------------|----|
| Mixture            | Trait value used | Height         | Leaf area                | Growth rate     | Biomass flowering | at  | Height | Leaf area                | Growth rate     | Biomass flowering | at |
|                    |                  | (cm)           | (cm <sup>2</sup> /plant) | (cm/°C)         | (g/plant)         |     | (cm)   | (cm <sup>2</sup> /plant) | (cm/°C)         | (g/plant)         |    |
| Camelina/Buckwheat | Mixed            | 72.2a          | 190.3b                   | 0.076a          | 6.08b             |     | 18.76a | 89.14b                   | 0.015a          | 1.33a             |    |
|                    | Sole             | 69.3a          | 131.9a                   | 0.072a          | 4.34a             |     | 19.37a | 39.91a                   | 0.016a          | 0.74a             |    |
|                    | <i>P-value</i>   | 0.1587         | 0.0413                   | 0.090           | <b>0.0478</b>     |     | 0.2097 | 0.014785                 | 0.479           | 0.0884            |    |
| Flax/Pea           | Mixed            | 68.9a          | 185.8a                   | 0.082a          | 4.89a             |     | 5.05a  | 85.47a                   | 0.007a          | 1.98a             |    |
|                    | Sole             | 69.8a          | 166.4a                   | 0.083a          | 4.74a             |     | 4.63a  | 75a                      | 0.006a          | 1.91a             |    |
|                    | <i>P-value</i>   | 0.567          | 0.118                    | 0.1083          | 0.5515            |     | 0.372  | 0.0959                   | 0.436           | 0.6169            |    |
| Lupin/Oat          | Mixed            | 86.9a          | 428.4a                   | 0.045a          | 9.4a              |     | 7.44a  | 172.30a                  | 0.002a          | 0.86a             |    |
|                    | Sole             | 93.6b          | 754.1b                   | 0.049b          | 14.4b             |     | 6.85a  | 332.94b                  | 0.003b          | 1.77a             |    |
|                    | <i>P-value</i>   | <b>0.00394</b> | <b>0.00496</b>           | <b>0.005281</b> | <b>0.001033</b>   |     | 0.6156 | <b>0.005916</b>          | <b>0.001278</b> | 0.258             |    |

Numbers with the same letter are not significantly different at the 5% threshold. CWM= Community-weighted mean; RAO= RAO's quadratic index



## 4 Discussion

### 4.1 Trait value variability

The difference between sole and mixed crop trait values depends not only on the trait considered, but also on the species present in the mixture. Only oat and lupin, when mixed together, showed a significant difference in their trait values in sole and mixed conditions. Height and growth rate were higher for oats in pure than in mixed form, while biomass at flowering and leaf area were higher for lupin in sole than in mixed form. From a study conducted in Sweden and Denmark on wheat/pea, barley/pea and faba bean/wheat mixtures, Ajal et al. (2021) concluded that, except in certain cases, the sole values of four aerial traits (height, tillering, biomass, grain yield) were generally higher than their mixed values. The variability of trait values in mixture depends on the trait's plasticity faced with changes in the agroecosystem. Through plasticity, mixed species modify their trait values to achieve a competitive state with regard to the associated species. The aim of modifying trait values in mixtures is to deploy a better strategy to capture the limited resources necessary for plant growth (Nicotra et al., 2010; Benavides et al., 2019). The evolution of trait values for the lupin/oat mixture only could be explained by the low competitiveness of legumes compared with cereals, which are highly competitive. This difference resulted in a stronger response from both species compared with the other two mixtures, where the level of competition would be lower. Cheri re (2020) showed that soybean height differed, depending on the species with which it was associated. In particular, when associated with sorghum or buckwheat, it was higher than when associated with lentil. The plasticity of trait values is linked not only to the fact that one species is associated with another, but also to other management practices (fertilization, irrigation, number of associated species, etc.) and environmental conditions (temperature, rainfall, etc.) that impact these traits. The generalization of the experimental results obtained must therefore take into account these multiple impacts and consider the species, their respective trait values, and the environmental conditions in which they are cultivated.

The ranking of species according to their trait values in pure and mixed conditions showed that height, growth rate and leaf area were conserved. Cheri re's work (2020), which concurs with

ours, showed that height and leaf area were conserved between species when buckwheat, sunflower, lentil or sorghum were combined with soybean. Römermann et al. (2016) found that for 15 natural species studied, 80% of species kept their rank. Al Haj Khaled et al. (2005) showed that leaf biomass and specific leaf area were variable over the growing season, but that species rankings were conserved for different nutrient levels in grassland species from southern France. However, work by Garcia et al. (2020a) on cultivated and natural stands found different results and showed that ranks were not kept for plant height. This difference can be explained by the contrasting plant height values we considered. It is therefore important to note that ranking can easily shift between different species when their trait values are close.

However, the ranking was not maintained for biomass at flowering. Biomass at flowering is the result of the response of other aerial traits such as stem weight, leaf weight, number of leaves, etc. Arnold (1983) and Violle et al. (2007) defined biomass as a “performance trait”, to distinguish between functional traits and performance traits (vegetative biomass, reproductive success and individual survival), which result from the former. Biomass would therefore be more variable, as it depends on the variability of the aforementioned traits. As the same trait does not evolve in the same way depending on the associated species, biomass is more easily impacted. Cherièrè (2020) has shown that soybean biomass in mixtures can range from 0.4 t/ha to 1.5 t/ha, depending on the species with which it is associated.

#### 4.2 Is it relevant to use CWM and RAO indexes for mixture design?

The CWM and RAO functional indexes calculated from trait values in mixtures, compared with those calculated from sole crop trait values, show that there was no difference for two mixtures (camelina/buckwheat and flax/pea) out of three studied, and for all traits. On the other hand, for the lupin/oat mixture, the CWM and RAO indexes differed when calculated with pure stand trait values and trait values of mixtures. These results show that for some mixtures, the gap between species remains stable between their pure stand trait values and their mixed trait values. Cherièrè (2020) reached the same conclusion, showing that for sorghum and sunflower leaf traits, the increase or decrease in trait values was very small (less than 12%) compared with pure stand. In the same study, this distance increased more for soybean leaf biomass when soybean was combined with sunflower, and decreased significantly when combined with

sorghum. The increase or decrease in the mean value or distance between trait values can be explained by the mechanisms used by each plant to adapt to the associated species. For example, a species would increase its height to gain access to light when mixed with a taller species. It should be added, however, that some management modes (density, spatial arrangement) that we do not look at in our study could influence these CWM and RAO values (Yu et al., 2016; Cheriere, 2020). For mixtures for which distance does not change, this could be explained by low trait plasticity in these species or by a low level of competition (Zhu et al., 2015). On this basis, we could conclude that for low levels of competition and species with low plasticity, CWM and RAO indexes could be used to translate mechanisms in mixtures, while in the opposite case the processes involved could be modified. One way of using these indices appropriately would be to use the trait values of species grown in mixtures to calculate the functional indices used to design the mixtures. Another way could be to find out how the traits (of a species) vary according to environmental conditions and to simulate the traits under mixture conditions, but this approach is not very realistic given the number of species and the multitude of environmental conditions..

#### 4.3 Using functional traits to design agroecosystems

The trait-based functional approach makes it possible to translate upstream mechanisms in agroecosystems and deduce operating rules. Choosing the right combinations of trait values is important for the design of mixtures in agriculture, because as we have seen with biomass at flowering, the effects can be beneficial or negative. Relying on trait values would make it possible to choose the most complementary species, from the point of view of resource acquisition, but also of ecosystem services provided (Martin and Isaac, 2015; Damour et al., 2018; Dos Santos et al., 2021). Farmers directly manage not traits, but agricultural practices (choice of species, density, and date of sowing, etc.). Traits are used implicitly by selecting or promoting species with certain functional properties (Wood et al., 2015), and the functional properties sought depend on farmers' objectives. Functional indexes such as CWM and RAO have therefore been used, in our study and in previous work, not only to reflect the level of performance of mixtures but also to highlight the functional suitability of selected species traits (Storkey et al., 2015b; Goutiers, 2016). Damour et al. (2018) argue that functional traits are generally used for: (i) selecting crop species; (ii) assessing the response of yield components to

different management modes; and (iii) understanding weed community dynamics in relation to technical practices and crop identity.

In the final analysis, knowledge derived from functional traits should not be considered as the only indicators of the performance of an agroecosystem, and more specifically of a mixture, as it is mostly generic, whereas the performance of agroecosystems varies according to production contexts and management modes. The functional approach is therefore a strong basis for designing cropping systems, but must be adapted to each specific context.

### Acknowledgment

This research has received funding from the French government, managed by the Ministry of Agriculture under the MOBIDIV project (ANR-20-PCPA-0006-01, from 2021 to 2027). The work was supported by the INRAE BIOSEFAIR metaprogramme. We thank *Arvalis insitut du vegetal* for their financial support which made this work possible. Finally, we thank Liz Carey Libbrecht for language editing the English version of this article.

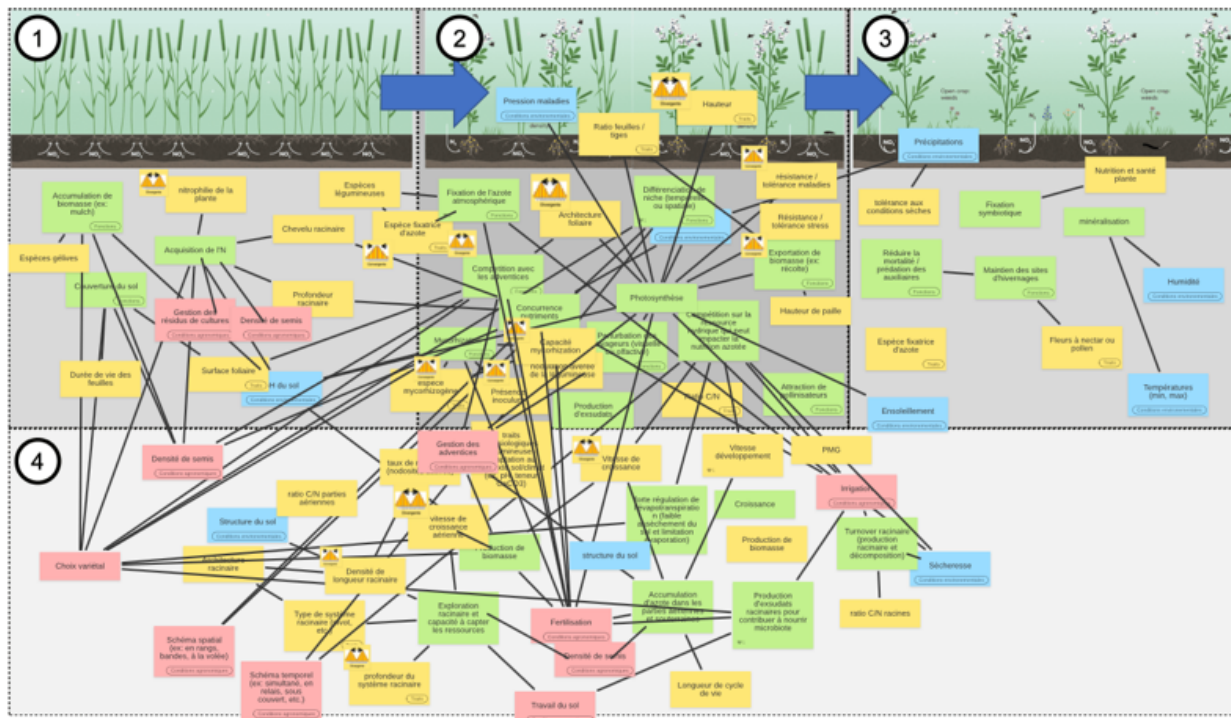
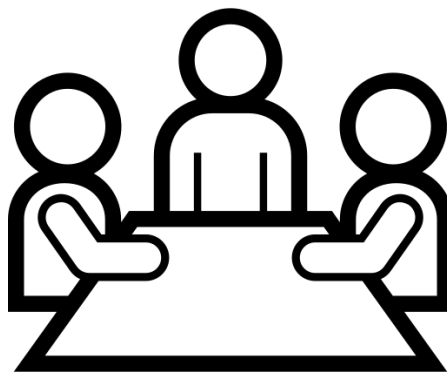


Tableau commun de partage des idées en atelier (© M. Ouattara)

# Chapitre 4 : Une approche d'écologie fonctionnelle pour définir une méthode conceptuelle pour la conception de mélanges d'espèces : une étude de cas sur le cycle de l'azote et la gestion des adventices



Ce chapitre a reçu une contribution forte de Lorène Prost.

Dans l'objectif de construire des arbres fonctionnels traduisant le fonctionnement des mélanges d'espèces, nous avons organisé plusieurs ateliers de partage de connaissances avec différents acteurs choisis pour leurs expertises sur les services que nous avons sélectionnés. Le cadre de réflexion mobilisé était basé sur le modèle traits-fonctions-services pour la conception des mélanges.

**Positionnement dans la thèse :** La démarche fonctionnelle traits-fonctions-services est le cadre qui nous a permis de traduire le fonctionnement des mélanges et d'établir les règles d'assemblage nécessaires entre les traits pour la conception des mélanges d'espèces. Ces règles d'assemblage sont par la suite utilisées dans le chapitre 5 pour la construction d'un prototype d'outil.

**Apport :** Ce chapitre nous a permis d'identifier les fonctions et les traits et conditions agroenvironnementales importants pour la réalisation de deux services écosystémiques (régulation des adventices et amélioration des flux d'azote).

### Une approche d'écologie fonctionnelle pour définir une méthode conceptuelle pour la conception de mélanges d'espèces : une étude de cas sur le cycle de l'azote et la gestion des adventices

#### Résumé

En agriculture, l'augmentation de la biodiversité cultivée dans le temps et dans l'espace à travers les mélanges d'espèces permettrait de rendre des services écosystémiques et une plus grande résilience des agroécosystèmes face aux impacts négatifs de l'utilisation des intrants externes. La régulation des adventices et l'amélioration des flux d'azote sont notamment des services très recherchés en mélange d'espèces. Mais mélanger des espèces pose des questions de choix de ces espèces pour rendre ces services. L'approche traits-fonctions-services (TFS) de l'écologie fonctionnelle a été identifiée comme intéressante pour traduire le fonctionnement des systèmes de culture complexes comme les mélanges d'espèces. Cette approche permet de faire le lien entre les traits des espèces et les services écosystémiques rendus et ainsi d'identifier les règles d'assemblage des traits nécessaires pour le choix des espèces constitutives d'un mélange en fonction du service recherché. L'approche TFS nécessitant beaucoup d'informations, nous faisons l'hypothèse que l'hybridation des connaissances permettra de combler les trous de connaissances. Notre objectif est (i) de proposer des arbres fonctionnels traduisant le fonctionnement des mélanges d'espèces pour gérer les adventices et recycler l'azote et (ii) d'identifier les règles d'assemblage des traits qui permettent la réalisation de ces deux services écosystémiques, qui pourront servir pour la conception des mélanges. Pour ce faire, nous avons organisé 4 ateliers de partage de connaissances, 2 ateliers pour la régulation des adventices et 2 ateliers pour l'amélioration des flux d'azote. Les acteurs mobilisés pour ces ateliers étaient des scientifiques, des conseillers et des agriculteurs afin de mobiliser leurs connaissances expertes que nous avons couplées avec les informations issues de la littérature scientifique. Nos résultats ont montré que l'amélioration des flux d'azote était dépendante de la réalisation des méta-fonction « favoriser et diversifier les sources d'azote », « réduire les pertes d'azote » et « améliorer l'efficacité d'utilisation de l'azote ». Le service régulation des adventices était composé des méta-fonctions « compétition » et « éviter la levée/germination des adventices ». En outre, nous avons montré que la réalisation d'un service écosystémique dépendait de plusieurs traits et qu'un même trait pouvait être important pour la réalisation de

différents services écosystémiques. En plus, nous avons montré que l'expertise de différents acteurs était complémentaire et permettait de combler des manques de connaissances et de décontextualiser certaines connaissances pour les rendre génériques. Les connaissances informelles des agriculteurs sont souvent comparées et opposées aux connaissances issues des scientifiques. L'intégration des connaissances des agriculteurs dans les arbres fonctionnels, met en avant le fait que les connaissances expertes issues d'expériences acquises dans des contextes donnés peuvent être décontextualisées pour aboutir à des connaissances génériques. Ces travaux sont une base dans le processus de conception des mélanges. Il est important d'aller plus loin en mettant à l'épreuve les arbres fonctionnels construits. Cela pourrait se faire en utilisant des valeurs de traits pour concevoir des mélanges d'espèces sur la base des règles d'assemblage de nos résultats, puis de les évaluer soit en expérimentation ou par modélisation.

## 1 Introduction

L'idée selon laquelle l'augmentation de la diversité entraîne une amélioration du fonctionnement des écosystèmes a été proposée au moins depuis le XIXe siècle (Tobner et al., 2016). En agriculture, plusieurs travaux ont montré que l'augmentation de la biodiversité cultivée dans le temps et dans l'espace à travers les mélanges d'espèces permettait de rendre des services écosystémiques et une plus grande résilience des agroécosystèmes (Tamburini et al., 2020; Beillouin et al., 2021). Dans sa revue sur les mélanges d'espèces dans les systèmes agricoles, Malézieux et al. (2009) illustrent ce lien entre mélanges d'espèces et réalisation de services écosystémiques par la stabilité de la production, l'augmentation du rendement et la qualité des récoltes, la réduction de la présence de bioagresseurs (maladies, insectes), le recyclage des nutriments ou encore une meilleure séquestration de carbone. Mais mélanger des espèces pose des questions de choix de ces espèces pour atteindre les objectifs environnementaux et productifs ; les connaissances pour formuler un choix avéré sont souvent empiriques et centrées sur les espèces et non sur les fonctions qu'elles pourraient remplir ou les caractéristiques intrinsèques à l'espèce (Damour et al., 2014; Ouattara et al., 2023a).

Les caractéristiques morphologiques, physiologiques et phénologiques des plantes mesurées à l'échelle individuelle appelés traits fonctionnels (Violle et al., 2007a) ont été utilisés pour comprendre le fonctionnement des mélanges d'espèces (plantes et animaux en général (écologie) et des mélanges d'espèces végétales en particulier pour l'agriculture) et leur rôle dans la réalisation des services écosystémiques a été mis en évidence dans plusieurs travaux (de Bello et al., 2010; Tardy et al., 2015; Médiène et al., 2016). En effet, selon cette approche dite approche fonctionnelle, par opposition à l'approche taxonomique (uniquement basée sur les espèces et pas leur traduction fonctionnelle), la performance et les fonctions des plantes dans l'agroécosystème dépendent de valeurs de traits de plantes bien définis. Les niveaux de réalisation de ces fonctions à leur tour vont permettre d'atteindre un niveau de services écosystémiques rendu (Spehn et al., 2005; Boyero et al., 2007; de Bello et al., 2010; Verret et al., 2020).

Les règles d'assemblage des traits nécessaires pour le choix des espèces constitutives du mélange sont peu connues. En fonction de la valeur des traits des espèces utilisées dans le mélange, les fonctions peuvent être différentes ou avoir des niveaux de réalisation différents (de Bello et al., 2010). Les fonctions ainsi réalisées peuvent contribuer à rendre des services

écosystémiques ou des disservices écosystémiques -lorsque l'impact est négatif sur l'agroécosystème- (Finney et al., 2017; Hanisch et al., 2020). Pour la conception des mélanges il faut donc chercher à maximiser la complémentarité entre les valeurs de traits, cela passe notamment par l'identification des valeurs de traits optimales pour la réalisation des services tout en minimisant les potentiels disservices. Le trait et la valeur du trait sont ainsi la source de compromis potentiels.

Selon Durate et al. (1995), la force de l'approche fonctionnelle réside dans sa capacité à effectuer de grandes généralisations, bien qu'elle puisse manquer de la précision nécessaire à la description de mécanismes détaillés à petite échelle, elle permet d'identifier des trajectoires génériques. Dans des systèmes anthropisés comme les systèmes agricoles, pour la conception de systèmes de culture adaptés à des conditions bien spécifiques, les pratiques agricoles et les conditions environnementales sont des facteurs qui vont influencer la réponse des traits et la performance de l'agroécosystème. Il est donc impératif d'en tenir compte pour la conception à de plus petites échelles (Damour et al., 2018; Médiène et al., 2016). Nous faisons l'hypothèse dans ce chapitre que la chaîne causale traits-fonctions-services (TFS) peut être mobilisée pour aider à choisir les traits puis les espèces les mieux adaptées à remplir plusieurs services écosystémiques et que les conditions agronomiques et les pratiques doivent s'adosser au schéma de fonctionnement pour permettre un choix agronomique pertinent (Damour et al., 2014; Ouattara et al., 2023a). Cette approche a été identifiée comme intéressante pour comprendre les liens entre les services écosystémiques rendus et les processus biologiques sous-jacents dans les agroécosystèmes (Boyero et al., 2007; Damour et al., 2015; Spehn et al., 2005)

La conception des mélanges d'espèces en mobilisant une approche fonctionnelle et en tenant compte du contexte et du mode de production nécessite que chaque agriculteur puisse adapter son mélange. Peu de travaux ont cherché à rendre opérationnel des méthodes de choix de mélange en se basant sur l'exploration de combinaison de traits. Il existe un réel manque de connaissances qui pourrait être comblé en mobilisant l'expertise des différents acteurs (scientifiques et praticiens) impliqués dans la conception et la conduite des mélanges d'espèces pour proposer des solutions adaptées aux conditions locales. En effet, la diversité et la spécificité des connaissances scientifiques et empiriques, dans leurs synergies et leurs antagonismes sont complémentaires dans les processus de conception des systèmes de

culture Girard, 2004, 2016; Toffolini et al., 2017; Quinio et al., 2022; Salembier et al., 2021). En outre, la combinaison des mélanges possibles est énorme, rendant impossible la production de connaissances par les seules voies expérimentales et analytiques (facteurs par facteurs, espèces par espèces) alors que la connaissance des experts par leurs expérience localisée est souvent sous-utilisée mais nécessaire pour l'intégration, l'enrichissement et l'émergence de connaissances actionnables (Tengö et al., 2014). Réfléchir de façon systémique est indispensable en agronomie pour appréhender toute la complexité des systèmes agricoles en particulier pour la conception de mélanges d'espèces soumis à plein d'interactions (agronomiques et environnementales). Le modèle TFS, présenté plus haut s'est avéré efficace pour la traduction de systèmes complexes dans différents travaux notamment en s'appuyant sur des arbres fonctionnels. L'approche TFS permet notamment de faire le tri et permet de ne retenir que les processus (et les traits associés) majeurs dans la réalisation des services écosystémiques. Nous faisons ainsi l'hypothèse dans cette thèse et ce chapitre que la multiplicité des formes de connaissances (scientifiques et empiriques) peut être capitalisée, testée et agrégée pour prioriser celles importantes pour construire un arbre fonctionnel sur la base du modèle TFS qui sera utilisé pour la conception des mélanges.

Les travaux réalisés par Ouattara et al. (in review) et Gardarin et al. (Gardarin et al., 2022) ont montré que l'amélioration des flux d'azote et la gestion des adventices étaient les deux services les plus recherchés lorsque les praticiens (agriculteurs mais aussi conseillers et ingénieurs ITA) conduisaient les mélanges d'espèces. Sur cette base, nous avons décidé de focaliser notre étude sur ces deux services. Notre objectif est (i) de proposer des arbres fonctionnels traduisant le fonctionnement des mélanges d'espèces pour gérer les adventices et recycler l'azote et (ii) d'identifier les règles d'assemblage des traits qui permettent la réalisation de ces deux services écosystémiques. Pour ce faire, nous avons organisé des ateliers de partage de connaissances avec des scientifiques, des conseillers et des agriculteurs afin de mobiliser leur connaissance experte que nous avons couplée avec les informations issues de la littérature scientifique.

## 2 Matériel et méthodes

L'approche TFS que nous mobilisons ici comme cadre de réflexion dans sa construction nécessite deux grandes informations. La première regroupe les informations sur les traits, les fonctions et les pratiques agricoles et environnementales importantes pour la construction d'un arbre fonctionnel. Ces informations sont identifiées à l'échelle du mélange sans tenir compte des espèces dans le mélange. La deuxième information permet d'identifier les règles d'assemblage des traits majeurs identifiés. Plus précisément, il s'agit d'identifier les interactions souhaitées entre les espèces du mélange pour chaque trait. Cette deuxième information est dépendante de l'identification des traits importants. Il est donc nécessaire dans le processus d'hybridation de stabiliser les processus majeurs avant d'aborder les questions liées à leur assemblage. C'est pourquoi nous avons effectué deux phases d'ateliers de partages de connaissances, pour décrire le fonctionnement des mélanges d'espèces ayant pour objectif de gérer des adventices (W), ou d'amélioration des flux d'azote (N) (Figure 4. 7). Chaque atelier organisé était consacré à un seul service. Pour chaque service, les premiers ateliers (W1 et N1 respectivement, pour régulation des adventices et amélioration des flux d'azote) organisés avaient pour objectif de construire une première version du fonctionnement des mélanges en identifiant clairement les fonctions, traits, pratiques agricoles et conditions environnementales importants impliqués dans la réalisation du service considéré au sein du mélange. Cette première version de l'arbre a été retravaillée et enrichie en la confrontant à la littérature scientifique, avant d'être présentée dans un second atelier (W2 et N2 respectivement, pour régulation des adventices et l'amélioration des flux d'azote) pour validation (environ 18 mois séparaient le premier du deuxième atelier) ou éventuelle restructuration puis validation. Lors du deuxième, nous avons également identifié les valeurs de trait impliqués dans la réalisation de chaque fonction ainsi que les règles d'assemblage recherchées entre les valeurs de trait des espèces pour réaliser cette fonction i.e. une convergence ou une divergence des valeurs de traits, pour chaque trait impliqué dans chaque fonction. Ces ateliers ont permis de construire des arbres fonctionnels pour chaque service. Les membres de ces ateliers étaient issus de plusieurs corps de métiers et étaient détenteurs de plusieurs formes de connaissances : les agriculteurs et les conseillers pour la connaissance technique et l'expérience localisée, les scientifiques pour leurs connaissances génériques expérimentales ou théoriques. Une description plus détaillée de la conduite des ateliers est donnée plus bas.

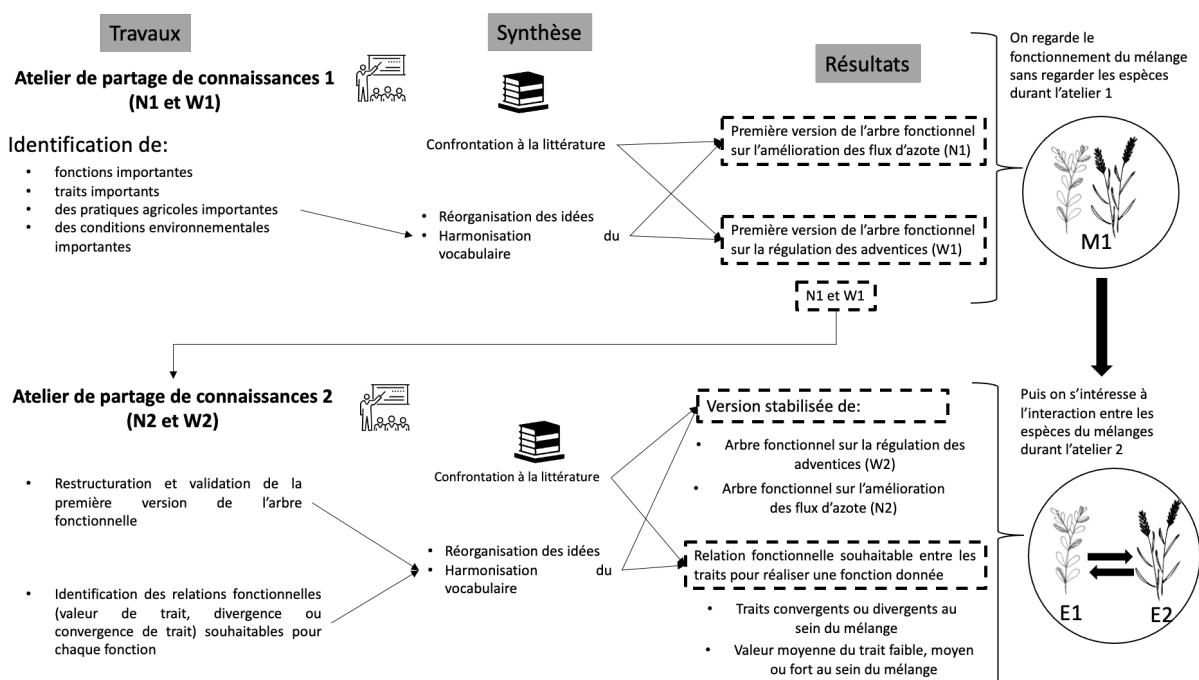


Figure 4. 1: Description des différentes étapes des ateliers de partage de connaissances. N1= atelier 1 sur l'amélioration des flux d'azote, W1= atelier 1 sur la régulation des adventices, N2= atelier 2 sur l'amélioration des flux d'azote, W2= atelier 2 sur la régulation des adventices. Ce cycle d'atelier a été réalisé séparément pour l'amélioration du flux d'azote et pour la régulation des adventices.

## 2.1 Premier atelier de partage des connaissances

### 2.1.1 Schéma fonctionnel utilisé

Selon l'approche TFS que nous mobiliserons comme cadre de réflexion, les services rendus par une plante ou un couvert dépendent de la réalisation de certaines fonctions qui elles-mêmes dépendent des traits des plantes, le tout soumis à l'effet des conditions agro-environnementales –Figure 4. 2– (Médiène et al., 2016; Ouattara et al., 2023b). En fonction de la valeur du trait, le service rendu varie. Les valeurs de trait sont les modalités particulières prises par le trait en tout lieu et en tout temps (Lavorel et al., 1997). Nous avons mobilisé cette approche comme cadre de réflexion lors de la construction de nos arbres fonctionnels (Figure 4. 2).

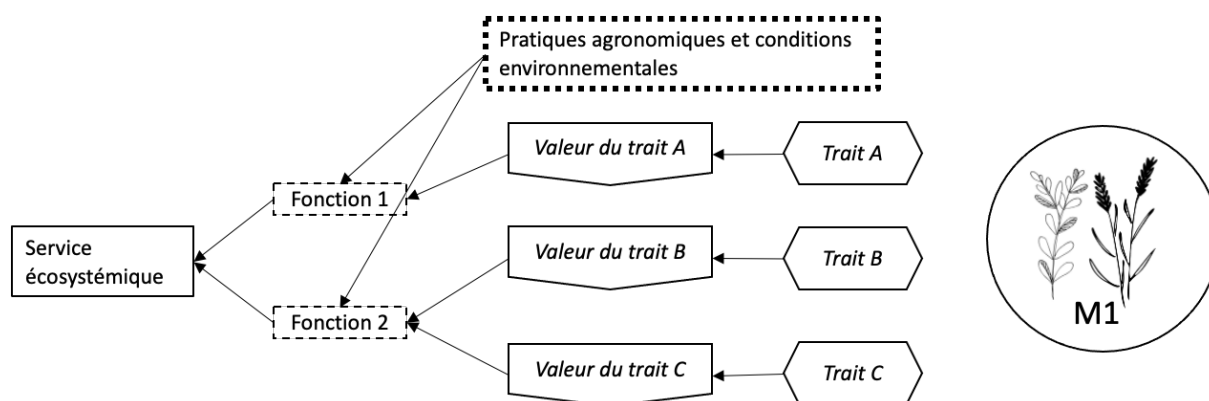


Figure 4. 2: Schéma fonctionnel traits-fonctions-services décrivant le fonctionnement d'une espèce pour rendre un service écosystémique. M1 = Mélange.

### 2.1.2 Conduite de l'atelier 1

Les premiers ateliers de partage de connaissances avaient pour objectif de construire la première version d'un schéma fonctionnel pour les deux services écosystémiques étudiés. Nous avons invité 07 participants (01 agriculteur, 05 scientifiques, 01 conseiller) à l'atelier W1 sur la gestion des adventices et 14 participants (02 agriculteurs, 06 scientifiques, 06 conseillers) à l'atelier N1 pour l'amélioration des flux d'azote dans le mélange (Tableau 4. ). Les ateliers se sont tenus en hybride (c'est-à-dire en visioconférence pour certains participants et en présentiel pour d'autres) et ont duré env. 3 h pour N1 et W1 et 2 h pour N2 et W2. Les ateliers ont été animés par M.O, MVM, SM, RP avec les tâches réparties comme suit : préparation de l'atelier, présentation et animation de l'atelier (MO, RP, SM), animation, synthèse et cadrage des discussions (MVM et SM), prise de note (MO, RP).

L'approche TFS pouvant être difficile à cerner pour des « non-initiés », les participants n'étant pas familiers de l'approche TFS, nous avons commencé l'atelier en leur fournissant tous les concepts clés de cette approche ainsi que le déroulé de l'atelier. Ainsi, lors de cette phase nous les avons définis et expliqués ce qu'était un « trait fonctionnel », « une fonction » et « un service écosystémique ». Après cette phase, les participants ont pris en main les outils nécessaires pour la conduite de l'atelier, notamment le tableau commun de partage des idées. Tous les participants ont travaillé sur un même support (un tableau en ligne ou physique, -Annexe 4.1-) de réflexion que nous leur avons fourni.

Après s'être assuré de la compréhension commune et uniforme des participants, la réflexion autour des services a commencé et a été subdivisée en trois étapes :

- (i) **Première étape** : nous avons demandé à chaque participant d'identifier et de placer sur le tableau de réflexion les fonctions importantes pour la réalisation du service étudié (gestion des adventices ou amélioration des flux d'azote).
- (ii) **Deuxième étape** : pour chacune des fonctions identifiées lors de la première étape de réflexion, les participants ont identifié les traits fonctionnels qui sont importants pour la réalisation de chacune des fonctions. Plusieurs traits peuvent être associés à la réalisation d'une même fonction.
- (iii) **Troisième étape** : Pour terminer cette phase de réflexion, les participants ont identifié les pratiques agricoles et les conditions environnementales qui ont un impact sur la réalisation des fonctions.

Pour chacune de ces trois étapes, des discussions entre les participants ont été menées pour comprendre les arguments ainsi que les mécanismes pertinents qui justifient le choix d'un trait, d'une fonction, d'une condition environnementale ou d'une pratique agricole. Ces échanges ont permis de faire la première synthèse, de solidifier, d'éliminer les doublons et d'enrichir les traits, fonctions et conditions agro-environnementales identifiés.

A l'issue de ce travail collectif réalisé avec les participants, les productions du groupe ont été formalisées par le premier auteur puis elles ont fait l'objet d'un travail de synthèse au sein de l'équipe d'animation des ateliers. Cela a permis d'harmoniser les terminologies, de clarifier les informations qui n'étaient pas correctement déclinées (par exemple retirer ou déplacer des confusions qui auraient été faites entre un trait et une fonction). Lors de la synthèse, nous avons fait le choix de regrouper les fonctions qui rejoignaient un même objectif en des méta-fonctions. A l'issue de cette phase de synthèse, un premier arbre fonctionnel ayant la structure décrite par la Figure 4. 2 décrivant le fonctionnement d'un mélange pour aboutir au service écosystémique recherché est établi puis partagé avec les membres de l'atelier 1.

Tableau 4. I: Experts invités pour les ateliers de partage de connaissances

| Service étudié                | Statut des participants         | Initial des participants | Expertise                                                                                                             | Institution       |
|-------------------------------|---------------------------------|--------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------|
| Gestion des adventices        | Scientifiques                   | Scientifique 1           | Expertise en écologie fonctionnelle et les mélanges de cultures                                                       | CIRAD Montpellier |
|                               |                                 | Scientifique 2           | Expertise sur les cultures associées, analyse des performances et du fonctionnement des associations.                 | INRAE Toulouse    |
|                               |                                 | Scientifique 3           | Spécialiste du colza-associé, du méteil et des cultures en relais                                                     | ESA Angers        |
|                               |                                 | Scientifique 4           | Expertise dans la gestion agroécologique des adventices                                                               | INRAE Dijon       |
|                               |                                 | Scientifique 5           | Spécialiste de l'approche fonctionnelle et de la gestion des adventices                                               | INRAE Dijon       |
|                               | Agriculteurs                    | Agriculteur 1            | Spécialiste en agriculture de conservation mobilisant les mélanges d'espèces                                          |                   |
| Amélioration des flux d'azote | Conseillers expérimentateurs et | CE 1                     | Spécialiste de l'association des systèmes à base de légumineuses                                                      | Terres inovia     |
|                               | Scientifiques                   | Scientifique 3           | Spécialiste du colza-associé, du méteil et des cultures en relais)                                                    | ESA Angers        |
|                               |                                 | Scientifique 6           | Spécialiste des plantes de services associées aux céréales d'hiver dans les systèmes en agriculture biologique et des | ISARA Lyon        |

---

|                                 |                |                                                                                                       |                                           |
|---------------------------------|----------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------|
|                                 |                | associations avec des espèces cultivées et récoltées ensemble.                                        |                                           |
|                                 | Scientifique 7 | Spécialiste des mélanges d'espèces céréales-légumineuses                                              | INRAE Toulouse                            |
|                                 | Scientifique 8 | Spécialiste des mélanges d'espèces céréales-légumineuses                                              | INRAE Toulouse                            |
|                                 | Scientifique 1 | Expertise en écologie fonctionnelle et les mélanges de cultures                                       | CIRAD Montpellier                         |
|                                 | Scientifique 2 | Expertise sur les cultures associées, analyse des performances et du fonctionnement des associations. | INRAE Toulouse                            |
| Agriculteurs                    | Agriculteur 1  | Spécialiste en agriculture de conservation mobilisant les mélanges d'espèces                          |                                           |
|                                 | Agriculteur 2  | Spécialiste en agriculture de conservation mobilisant les mélanges d'espèces                          |                                           |
| Conseillers et expérimentateurs | CE 2           | Spécialiste du colza conduit en association                                                           | Chambre d'agriculture                     |
|                                 | CE 3           | Expertise sur les mélanges de types méteils et céréales-légumineuses.                                 | Chambre d'agriculture                     |
|                                 | CE 4           | Spécialiste des approches d'écologies fonctionnelles                                                  | Chambre d'agriculture                     |
|                                 | CE 5           | Expertise en agriculture de conservation et des systèmes plurispécifiques                             | Centre de développement de l'agroécologie |

---

|      |                                                                                          |         |
|------|------------------------------------------------------------------------------------------|---------|
| CE 6 | Expertise sur les mélanges et les services écosystémiques                                | SOLAGRO |
| CE 7 | Experte en agriculture de conservation, agriculture biologique et des mélanges d'espèces | AgriBio |

---

INRAE : *Institut national de la recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement.*

ESA : *École supérieure des agricultures.*

CIRAD : Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement.

### 2.2 Deuxième atelier de partage de connaissances

#### 2.2.1 Cadre fonctionnel utilisé

L'objectif de l'atelier 2 était double. Il s'agissait tout d'abord de valider et compléter le travail de synthèse fait sur les arbres par le groupe projet après l'atelier 1. D'autre part, à ce stade, l'arbre fonctionnel ne prenait pas en compte l'interaction qui existe entre deux espèces lorsqu'on est en mélange, appelée « relation fonctionnelle ». Pour qualifier cette relation fonctionnelle, nous avons mobilisé deux indicateurs avec pour objectif d'aboutir à des règles d'assemblage optimales pour la réalisation du service recherché (Figure 4. 3).

Le premier indicateur est **la valeur moyenne du trait** des deux espèces **décrite par faible, moyen ou fort** et qui définit le niveau de réalisation du service atteignable par le mélange. Le deuxième indicateur est **la divergence fonctionnelle**, elle définit la différence existante entre les valeurs de traits de deux espèces. Elle permet de savoir si les traits des deux espèces doivent être divergents ou convergents pour rendre une fonction donnée.

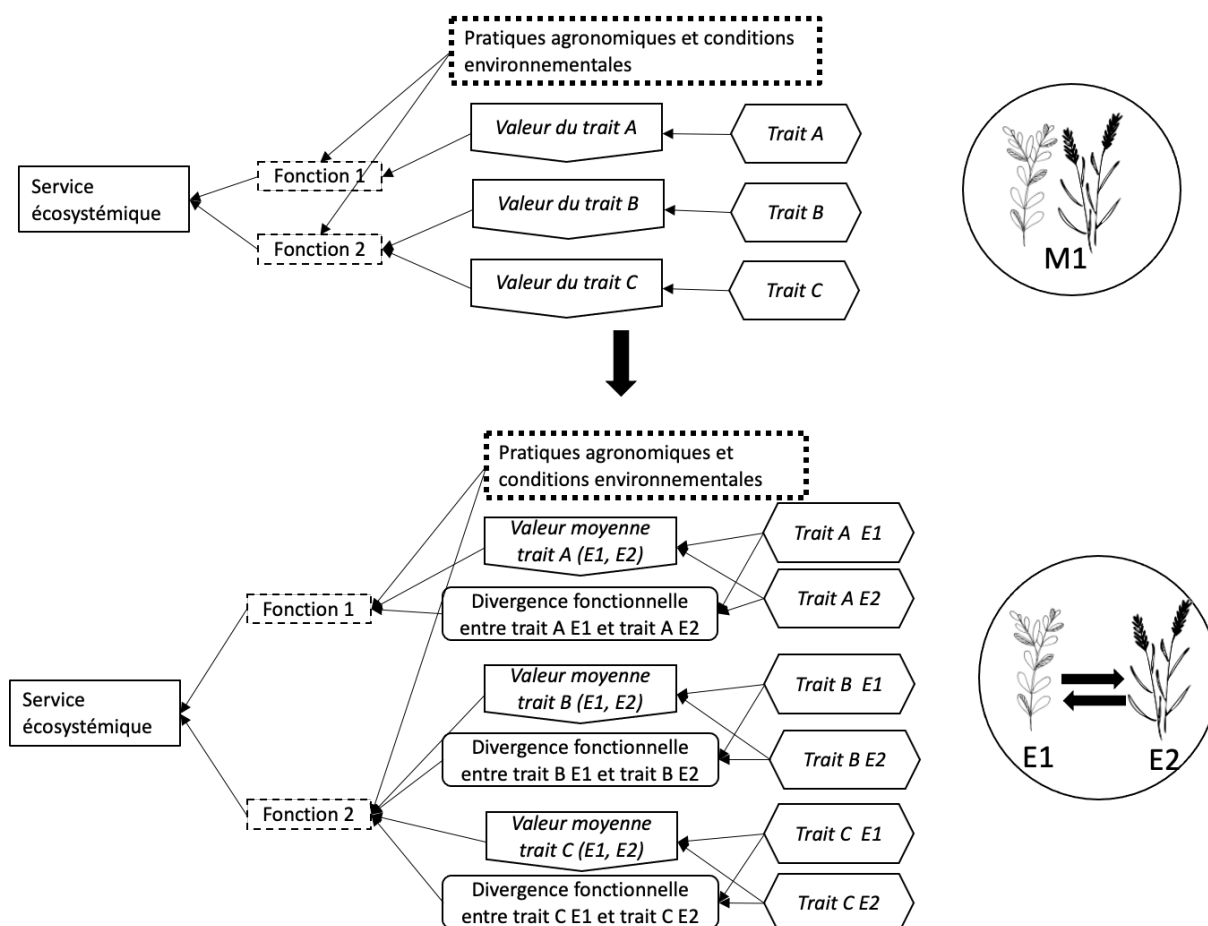


Figure 4. 3: Schéma fonctionnel traits-fonctions-services décrivant le fonctionnement d'une espèce pour rendre un service écosystémique. E1 = Espèce 1, E2=Espèce 2, M1=Mélange.

### 2.2.2 Conduite de l'atelier 2

Les personnes invitées pour le deuxième atelier n'avaient pas, toutes été invitées lors du premier atelier, et le temps séparant les deux ateliers étant conséquent (env. 18 mois), nous avons présenté l'arbre fonctionnel construit lors du premier atelier et avons fait un exposé sur l'approche fonctionnelle afin que tous les participants soient outillés pour la suite de l'atelier. Après avoir expliqué l'approche TFS comme dans le premier atelier, nous avons présenté les indicateurs fonctionnels (c.-à-d. la valeur moyenne du trait et la divergence fonctionnelle) qui seront utilisés dans le cadre de l'atelier 2. Nous leur avons présenté par la suite les outils que nous utiliserons pour l'atelier 2 qui étaient les mêmes que ceux de l'atelier 1. L'atelier W2 a été consacré à la gestion des adventices (06 participants dont 04 scientifiques et 02 conseillers) dans les mélanges et l'atelier N2 à l'amélioration des flux d'azote dans les mélanges d'espèces (04 participants dont 03 scientifiques et 01 agriculteur) (Tableau 4. //). Ces ateliers se sont déroulés en deux étapes, décrites comme suit :

- (i) **Première phase :** Nous avons remis en discussion chacun des arbres fonctionnels construits lors des ateliers W1 et N1 pour que les experts puissent les valider directement ou envisager une éventuelle restructuration avant validation.
- (ii) **Deuxième phase :** Après que tous les participants se soient accordés sur les arbres fonctionnels, un travail plus approfondi a été réalisé spécifiquement sur les traits identifiés. Pour chaque trait de l'arbre, les participants ont identifié la valeur de trait optimale au sein du mélange qui permettait de rendre une fonction donnée (ex : pour obtenir un maximum de fixation symbiotique, les participants ont identifié qu'il fallait avoir une capacité fixatrice moyenne du mélange élevée). S'agissant des traits dont la valeur était qualitative, les participants ont donné directement la valeur souhaitée (ex : pour le trait type de racine, la valeur donnée pouvait être « adventive », « pivotante » ou « fasciculée »). Par la suite, les participants ont identifié la valeur moyenne de trait que le mélange devrait avoir pour maximiser une fonction donnée (ex : Pour avoir une fixation symbiotique, les participants ont identifié que les deux espèces devaient être capables de fixer l'azote atmosphérique). Pour cette dernière partie, lorsque la valeur recherchée était la même pour les deux espèces, on parlait de convergence de valeur de trait et lorsqu'elles étaient différentes pour les deux espèces, on parlait de divergence. Il est important de préciser que pour une fonction donnée, la valeur de trait recherchée peu à la fois être de la convergence et de la divergence selon les traits impliqués.

Comme pour le premier atelier, pour chacune des étapes, des discussions ont permis de consolider les propositions faites par les participants et de bien s'accorder sur leur proposition. La préparation des ateliers a été faite par MO, RP et SM, l'animation de l'atelier et le cadrage des débats par MO, RP, SM et MVM, la synthèse et la prise de note ont été faites par GV et MVM.

Une phase de travail au sein de l'équipe d'animation, comme lors de l'atelier 1 nous a permis de consolider les propositions faites lors de l'atelier 2 notamment en mobilisant la littérature scientifique.

Tableau 4. II: Participants au deuxième atelier de partage de connaissances

| Service étudié                | Statut des participants         | Initial des participants | Expertise                                                                                                                                                                            | Institution                 |
|-------------------------------|---------------------------------|--------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------|
| Gestion des adventices        | Scientifiques                   | Scientifique 1           | Expertise en écologie fonctionnelle et les mélanges de cultures                                                                                                                      | CIRAD Montpellier           |
|                               |                                 | Scientifique 5           | Spécialiste de l'approche fonctionnelle et de la gestion des adventices                                                                                                              | INRAE Dijon                 |
|                               |                                 | Scientifique 2           | Expertise sur les cultures associées, analyse des performances et du fonctionnement des associations.                                                                                | INRAE Toulouse              |
|                               |                                 | Scientifique 9           | Spécialiste de la gestion des adventices                                                                                                                                             | CIRAD Réunion               |
|                               | Conseillers et expérimentateurs | CE 8                     | Spécialiste des intercultures et fonctionnement des mélanges                                                                                                                         | Arvalis institut du végétal |
|                               |                                 | CE 2                     | Spécialiste du colza conduit en association                                                                                                                                          | Chambre d'agriculture       |
| Amélioration des flux d'azote | Scientifiques                   | Scientifique 3           | Spécialiste du colza-associé, du méteil et des cultures en relais                                                                                                                    | ESA Angers                  |
|                               |                                 | Scientifique 6           | Spécialiste des plantes de services associées aux céréales d'hiver dans les systèmes en agriculture biologique et des associations avec des espèces cultivées et récoltées ensemble. | ISARA Lyon                  |

|              |                 |                                                                              |                 |
|--------------|-----------------|------------------------------------------------------------------------------|-----------------|
| Agriculteurs | Scientifique 10 | Spécialiste de la compétition pour l'absorption de l'azote                   | INRAE Palaiseau |
|              | Agriculteur 1   | Spécialiste en agriculture de conservation mobilisant les mélanges d'espèces |                 |

### 2.3 Synthèse et apport bibliographique

Les deux ateliers organisés ont été à chaque fois suivis d'une phase d'harmonisation, de clarification et de consolidation. Cette phase a été conduite durant des séances de travail au sein de l'équipe du projet en mobilisant des données de la littérature scientifique afin de ne garder que les éléments principaux (Tableau 4. ///).

Tableau 4. III: Revue de la littérature mobilisée pour consolider les arbres traits fonctions services

| Services écosystémiques | Littérature scientifique mobilisées                        | Informations apportées                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  | Composante de l'arbre                       | Confronté aux sorties de quels ateliers |
|-------------------------|------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------|-----------------------------------------|
| Azote                   | (Abalos et al., 2019; Dayoub et al., 2017)                 | Identification des traits racinaires, des nodulations, de la capacité fixatrice de N2 et la demande en azote minérale comme des traits importants pour l'utilisation de la biomasse par les légumineuses<br><br>Évaluation de l'effet de différents types de traits sur les fonctions intervenants dans la réalisation du service azote | Traits                                      | N1, N2, W1, W2                          |
|                         | (Abalos et al., 2019; Spiertz, 2010; Therond et al., 2017) | Restructuration des fonctions identifiées en trois grandes méta-fonctions, fourniture en azote, utilisation efficiente et réduction des pertes<br><br>Identification des fonctions clés liées aux traits pour le recyclage de l'azote                                                                                                   | Fonctions                                   | N1, N2, W1, W2                          |
|                         | (Abalos et al., 2019)                                      | Identification des pratiques agronomiques impactant la réalisation du service azote                                                                                                                                                                                                                                                     | Pratiques agronomiques et environnementales | N1, N2, W1, W2                          |
|                         | (Brooker et al., 2015)                                     | Identification des complémentarités entre traits pour le rendu du service azote                                                                                                                                                                                                                                                         | Complémentarité                             | N2, W2                                  |
| Adventices              | (Dayoub et al., 2022; Salembier et al., 2021a)             | La biomasse aérienne est le trait clé expliquant le niveau de gestion des adventices.<br><br>Identification de traits importants pour la gestion des adventices en mélanges.                                                                                                                                                            | Traits                                      | N1, N2, W1, W2                          |

|  |                                                           |                                                                                                                                                                   |                                                |                |
|--|-----------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------|----------------|
|  | (Dayoub et al., 2022; Valantin-Morison and Meynard, 2008) | Impacte de la nutrition azotée sur le niveau de gestion des adventices<br><br>Mise en lumière des fonctions remplies par les mélanges pour gérer les adventices   | Fonctions                                      | N1, N2, W1, W2 |
|  | (Salembier et al., 2021a)                                 | Identification des pratiques agricoles et environnementales pour la gestion des adventices dans les mélanges (choix de l'espèce, date de semis, densité...)       | Pratiques et conditions agro environnementales | N1, N2, W1, W2 |
|  | (Dayoub et al., 2022)                                     | La complémentarité des traits fonctionnels est l'élément clé de la gestion des adventices dans les mélanges (ex sur faba bean/oilseed rape et vetch/oilseed rape) | Complémentarité                                | N2, W2         |

### 3 Résultats

Dans cette partie, nous présenterons, d'abord, les arbres fonctionnels construits lors des ateliers 1 et 2 pour le service amélioration des flux d'azote et régulation des adventices. Puis, nous présenterons les règles d'assemblage identifiées lors de l'atelier 2 permettant de guider la conception de mélanges d'espèces remplissant un service visé. Pour faire le lien entre les arbres fonctionnels construits et les règles d'assemblage, les deux résultats de chaque service étudié seront présentés dans la même section.

#### 3.1 Fonctionnement des mélanges pour améliorer les flux d'azote

L'arbre fonctionnel issu des ateliers N1 et N2 est présenté en Figure 4. 4. L'analyse de cet arbre montre que l'amélioration du flux d'azote dans les mélanges passe par trois méta-fonctions qui permettent de (i) favoriser et de diversifier les sources d'azote dans le mélange (méta-fonction S), (ii) réduire les pertes d'azote dans le mélange (méta-fonction P), et (iii) améliorer l'efficacité d'utilisation de l'azote dans le mélange (méta-fonction E) (Figure 4. 4). La capacité fixatrice de l'azote atmosphérique et les traits liés à la biomasse aérienne (biomasse potentielle, ratio C/N et ratio feuilles/tiges) sont les traits relatifs à la diversification des sources d'azote puisqu'ils permettent des entrées d'azote soit par fixation symbiotique (fonction S1), soit par minéralisation des résidus lorsque l'une des plantes est une plante de service gélive (fonction S2). La réduction des pertes d'azote dans le mélange mobilise à la fois les traits souterrains (type de racine, densité racinaire et profondeur racinaire) et aériens (surface foliaire, biomasse foliaire). Les traits souterrains sont importants pour limiter les pertes par lixiviation (fonction P1) et par ruissellement tandis que les traits aériens jouent sur les pertes par volatilisation et par dénitrification (fonction P2). Enfin, l'efficacité d'utilisation, reliée aux capacités d'absorption de l'azote du sol par le mélange (fonction E1) mais également par la capacité du mélange à favoriser la mycorhization (fonction E2), mobilise des traits là aussi souterrains (type de racine, densité et profondeur racinaire) et des traits relatifs au caractère nitrophile et à la capacité mycorhizogène des plantes.

La fertilisation est une pratique agricole qui intervient dans 50% des fonctions. Des pratiques telles que l'arrangement spatial et temporel ou la fréquence de labour interviennent dans l'amélioration des flux d'azote. Le pH, la température, le type de sol, les précipitations sont les

conditions environnementales qui impactent la réalisation des fonctions nécessaires à l'amélioration des flux d'azote.

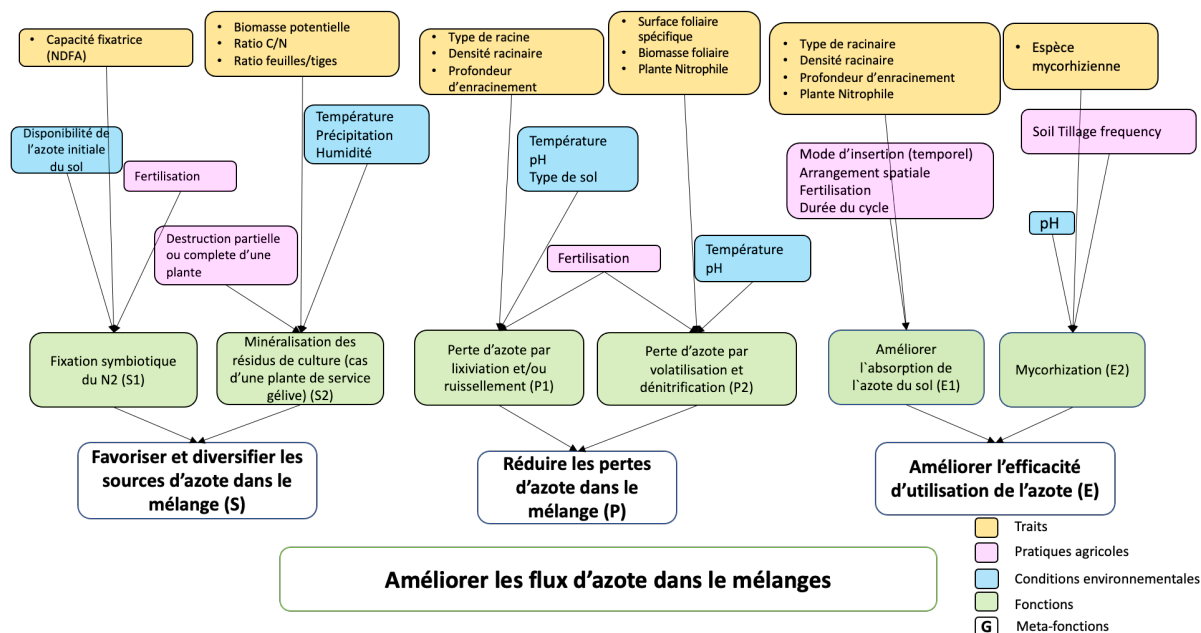


Figure 4. 4: Arbre fonctionnel traits-fonctions-services décrivant le fonctionnement d'un mélange pour améliorer les flux d'azote.

Si l'on s'intéresse aux relations fonctionnelles au sein du mélange, le Tableau 4. // récapitule plusieurs éléments. Pour la méta-fonction « favoriser et diversifier les sources d'azote dans le mélange », il apparaît tout d'abord que la fixation symbiotique est maximisée pour une capacité fixatrice forte des deux espèces et une convergence entre les valeurs de traits des deux espèces. La relation fonctionnelle pour l'ensemble des traits impliqués dans la minéralisation des résidus de culture est la convergence avec une valeur de trait forte pour la biomasse potentielle et le ratio feuilles/tiges, une valeur faible pour le ratio C/N. Pour la méta-fonction « réduire les pertes d'azote », la réduction des pertes souterraines s'appuie sur une relation divergente pour le type de racine, la densité racinaire et la profondeur racinaire. La valeur moyenne de trait recherchée était forte, forte et fasciculée respectivement pour la densité racinaire, la profondeur racinaire et le type de racine. La réduction des pertes aériennes passe quant à elle par de la convergence entre les valeurs de traits et des valeurs moyennes de traits fortes. Pour la fonction « améliorer l'absorption de l'azote du sol » de la méta-fonction « amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'azote », une relation divergente est recherchée pour le type de racine, la densité racinaire et la profondeur racinaire, tandis qu'une

convergence est recherchée pour la nitrophilie. Une valeur de trait forte était souhaitée pour ces traits, et une valeur fasciculée pour le type de racine. La mycorhization (deuxième fonction de la méta-fonction « amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'azote ») devait avoir une valeur moyenne forte et une relation fonctionnelle convergente.

Tableau 4. IV: Valeurs moyennes et relation fonctionnelle souhaitée pour chaque fonction pour améliorer les flux d'azote dans le mélange

| Méta-fonctions                                                          | Fonctions                                                                    | Traits                      | Valeurs moyennes au sein du mélange | Relation fonctionnelle dans le mélange |
|-------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------|-------------------------------------|----------------------------------------|
| <b>Favoriser et diversifier les sources d'azote dans le mélange (S)</b> | Fixation symbiotique du N <sub>2</sub> (S1)                                  | Capacité fixatrice          | Forte                               | Convergente                            |
|                                                                         | Minéralisation des résidus de culture (cas d'une plante de service) (S2)     | Biomasse potentielle        | Forte                               | Convergente                            |
|                                                                         |                                                                              | Ratio C/N                   | Faible                              | Convergente                            |
| <b>Réduire les pertes d'azote dans le mélange (P)</b>                   | Réduire les pertes d'azote par lixiviation et/ou ruissellement (P1)          | Type de racine              | Fasciculée                          | Divergente                             |
|                                                                         |                                                                              | Densité racinaire           | Forte                               | Divergente                             |
|                                                                         |                                                                              | Profondeur racinaire        | Forte                               | Divergente                             |
|                                                                         | Réduire les pertes d'azote par dénitrification et/ou par volatilisation (P2) | Biomasse potentielle        | Forte                               | Convergente                            |
|                                                                         |                                                                              | Surface foliaire spécifique | Forte                               | Convergente                            |
|                                                                         |                                                                              | Nitrophilie                 | Forte                               | Convergente                            |

|                                                                            |                       |                      |            |             |
|----------------------------------------------------------------------------|-----------------------|----------------------|------------|-------------|
| <b>Améliorer<br/>l'efficacité<br/>d'utilisation<br/>de l'azote<br/>(E)</b> | Améliorer             | Type de racine       | Fasciculée | Divergente  |
|                                                                            | l'absorption de       | Densité racinaire    | Forte      | Divergente  |
|                                                                            | l'azote du sol        | Profondeur racinaire | Forte      | Divergente  |
|                                                                            | (E1)                  | Nitrophilie          | Forte      | Convergente |
|                                                                            | Mycorhization<br>(E2) | Espèce mycorhizogène | Forte      | Convergente |

### 3.2 Fonctionnement des mélanges pour la régulation des adventices

La régulation des adventices fait appelle à deux méta-fonctions avec pour objectif (i) d'éviter la germination/levée des adventices (E) et (ii) de rendre le mélange d'espèces plus compétitif par rapport aux adventices (C) (Figure 4. 5). Pour éviter la levée et la germination des adventices, la fonction allélopathique de certaines espèces (E1) et la barrière physique créée par le mélange (E2) créent des conditions inappropriées pour la germination des graines d'adventices. La compétition s'exerce au niveau souterrain et aérien pour respectivement l'absorption de l'eau, des nutriments (C1) et l'interception de la lumière (C2). Qu'elle soit aérienne (C2) ou souterraine (C1), les traits impliqués sont essentiellement des traits relatifs à l'occupation/couverture temporelle et spatiale du sol (hauteur, vitesse de croissance, densité racinaire, etc.).

La levée et la germination sont plutôt impactées par la durée de coexistence des deux espèces mélangées, la gestion des résidus de culture et la fréquence de labour. La date et la densité de semis, l'arrangement spatial et temporel, la fertilisation sont les pratiques agricoles qui impactent la compétition entre le mélange et les adventices. Le type d'adventice et l'azote initial du milieu sont les deux conditions environnementales qui impactent à la fois la levée et la germination des adventices et la compétition avec le mélange.

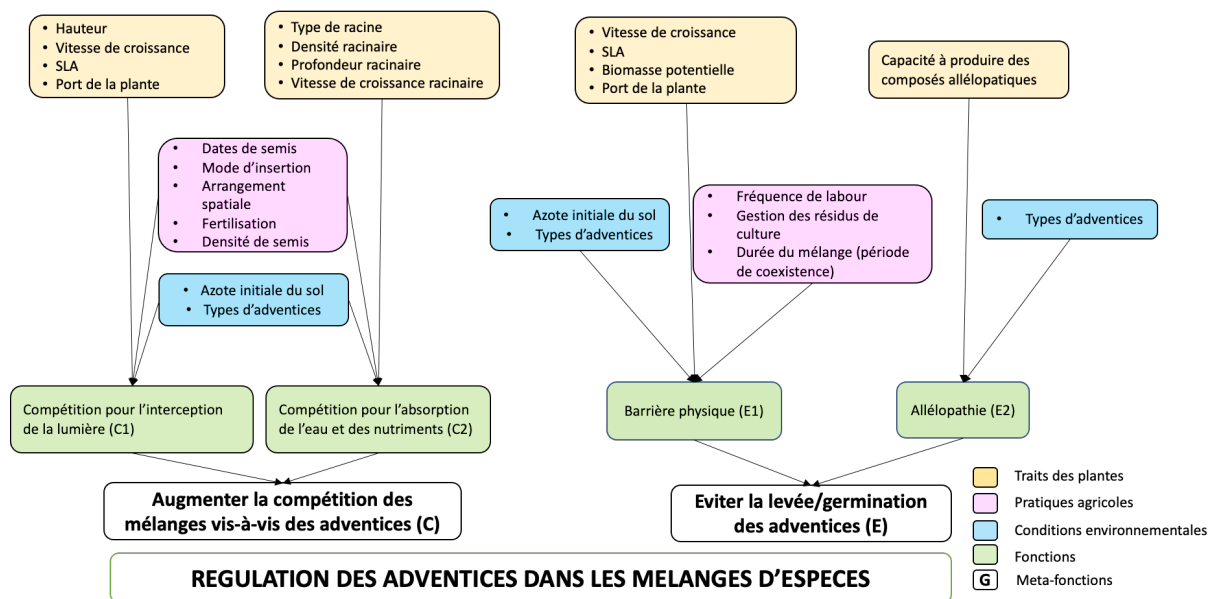


Figure 4. 5: Arbre fonctionnel traits-fonctions-services décrivant le fonctionnement des mélanges d'espèces pour gérer les adventices.

Assurer une barrière physique optimale pour empêcher le développement des adventices nécessite un port de plant rampant, une vitesse de croissance en hauteur forte, une biomasse potentielle forte et une surface foliaire forte (Tableau 4. I). La convergence des valeurs de trait est recherchée pour la hauteur, la vitesse de croissance, la surface foliaire, la densité racinaire et la biomasse potentielle. Une divergence est recherchée pour les autres traits identifiés, à savoir le port de la plante, le type de racine, la profondeur racinaire et la vitesse de croissance en hauteur. La fonction « allélopathie » de la méta-fonction E, est composée du seul trait capacité à produire des composés allélopathiques, dont la valeur moyenne doit être forte avec une convergence comme relation fonctionnelle recherchée dans le mélange. La méta-fonction « augmenter la compétition des mélanges vis-à-vis des adventices » est composée de la fonction C1 (compétition pour l'interception de la lumière) qui est optimale pour des valeurs moyennes de trait fortes pour la hauteur, la vitesse de croissance, la surface foliaire et un port de plante érigé (Tableau 4. I). Les relations fonctionnelles recherchées sont toutes convergentes à l'exception du port de la plante pour lequel une divergence est recherchée. Des racines fasciculées, une densité racinaire forte, une profondeur racinaire forte et une vitesse de croissance racinaire forte sont les valeurs de trait optimales pour la compétition pour l'eau et les nutriments (fonction C2). Une densité racinaire divergente est la relation fonctionnelle

recherchée pour cette fonction, tandis que pour les traits type de racine, profondeur racinaire, vitesse de croissance racinaire une convergence était recherchée.

Tableau 4. V: Valeurs moyennes et relation fonctionnelle souhaitée pour chaque fonction pour réguler les adventices dans le mélange

| Méta-fonctions                                                            | Fonctions                                                     | Traits                           | Valeurs moyennes au sein du mélange | Relation fonctionnelle du mélange |
|---------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------|----------------------------------|-------------------------------------|-----------------------------------|
| <b>Augmenter la compétition des mélanges vis-à-vis des adventices (C)</b> | Compétition pour l'interception de la lumière (C1)            | Hauteur                          | Forte                               | Convergente                       |
|                                                                           |                                                               | Vitesse de croissance en hauteur | Forte                               | Convergente                       |
|                                                                           |                                                               | Surface foliaire spécifique      | Forte                               | Convergente                       |
|                                                                           |                                                               | Port de la plante                | Érigée                              | Divergente                        |
|                                                                           | Compétition pour l'absorption de l'eau et des nutriments (C2) | Type de racine                   | Fasciculée                          | Divergente                        |
|                                                                           |                                                               | Densité racinaire                | Forte                               | Convergente                       |
|                                                                           |                                                               | Profondeur d'enracinement        | Forte                               | Divergente                        |
|                                                                           |                                                               | Vitesse de croissance racinaire  | Forte                               | Divergente                        |
| <b>Eviter la levée/germination des adventices (E)</b>                     | Barrière physique (E1)                                        | Vitesse de croissance en hauteur | Forte                               | Divergente                        |
|                                                                           |                                                               | Surface foliaire spécifique      | Forte                               | Convergente                       |
|                                                                           |                                                               | Biomasse potentielle             | Forte                               | Convergente                       |
|                                                                           |                                                               |                                  |                                     |                                   |

|  |                   |                                                  |          |             |
|--|-------------------|--------------------------------------------------|----------|-------------|
|  |                   | Port de la plante                                | Rampante | Divergente  |
|  | Allélopathie (E2) | Capacité à produire des composés allélopathiques | Forte    | Convergente |

## 4 Discussion

### 4.1 Relations entre traits et services écosystémiques

Nos résultats montrent que la réalisation d'un service écosystémique dépend de plusieurs traits fonctionnels. Une métaanalyse réalisée sur le lien entre les traits fonctionnels et les services écosystémiques dans les prairies en Europe est arrivée à la même conclusion et a montré que les fonctions aboutissant à la réalisations d'un service écosystémique étaient très souvent liées à plusieurs traits fonctionnels (Hanisch et al., 2020). Cela s'expliquerait par le fait que plusieurs fonctions écologiques sont nécessaires à la réalisation d'une fonction et que ces fonctions sont réalisées par différents traits. Compte tenu de la multitude des fonctions, la réalisation d'une fonction ne pourrait être liée qu'à un seul trait. En outre, un même trait peut être impliqué dans la réalisation de plusieurs services écosystémiques. Ainsi, des traits comme la biomasse foliaire, le type de racine, la profondeur racinaire sont, dans notre travail, des traits impliqués à la fois dans la réalisation de la régulation des adventices et dans l'amélioration des flux d'azote. Cela s'expliquerait par le fait qu'un seul trait pourrait être impliqué dans la réalisation de différentes fonctions écologiques. Par exemple, la profondeur racinaire était à la fois impliquée dans l'absorption de l'azote pour le service améliorer les flux d'azote et dans la fonction compétition pour l'eau et les nutriments pour le service régulation des adventices. Plusieurs travaux ont montré le lien entre un trait donné et différents services écosystémiques (de Bello et al., 2010; Hanisch et al., 2020). En revanche, dans certains cas, un trait peut être impliqué uniquement dans la réalisation d'un seul service, c'est le cas de la capacité fixatrice de N<sub>2</sub> qui n'est impliquée que dans le service amélioration des flux de l'azote. C'est aussi le cas de la capacité à produire des composés allélopathiques qui n'est impliquée que dans la régulation des adventices. Il peut arriver qu'un seul trait soit utilisé pour expliquer un service écosystémique soit parce que, par ce seul trait, on est capable de bien estimer le service, soit à cause d'un manque d'information du fait de la difficulté de les mesurer ou de les caractériser. C'est notamment le cas avec les traits racinaires difficiles d'accès et pas facilement identifiables dans les systèmes plurispécifiques (Burylo et al., 2012; Tosti and Guiducci, 2010). Dans notre étude la fixation symbiotique de l'azote est représentée uniquement par la capacité fixatrice de l'espèce, car c'est le trait majeur de cette fonction et nous pensons qu'elle est suffisante pour la caractériser. Plusieurs auteurs ont toutefois montré que plusieurs autres traits tels que le nombre, la masse et la morphologie des nodosités, entraient en considération pour évaluer la fonction fixation symbiotique de l'azote (Abalos et al., 2019; Cornelissen et al., 2003; Hartwig, 1998). Si pour

certaines fonctions, l'implication d'un nombre important de traits permet de bien définir la fonction, pour d'autres un seul trait est suffisant pour être précis dans leur caractérisation. C'est en cela que l'approche fonctionnelle est intéressante car elle n'a pas pour objectif de décrire chaque détail des processus mais plutôt d'identifier des traits fonctionnels simples qui permettraient d'appréhender le comportement des espèces. Sur cette base, on peut identifier des règles d'assemblage plus robustes et génériques pour concevoir des mélanges d'espèces multi-performantes (Cheriere, 2020).

Les relations fonctions-services écosystémiques ne sont pas bijectives, ce qui signifie qu'une fonction peut contribuer à plusieurs services écosystémiques, et qu'un service écosystémique peut-être le produit de plusieurs fonctions. Il est donc nécessaire de démêler les interdépendances complexes entre les services et les processus écologiques sous-jacents qui pilotent leur production si l'on veut réduire le risque de compromis indésirables et tirer parti des synergies entre services écosystémiques (ex. compétitivité du mélange face aux adventices et compétitivité entre les espèces du mélange) (Fu et al., 2013; Maes et al., 2012). Les pratiques agronomiques servent principalement à gérer les disservices potentiels dans les mélanges afin de rendre leur effet, quand ils existent, moins impactant que celui des services (Gardarin et al., 2022). Pour les deux services écosystémiques étudiés (c.-à-d. régulation des adventices et recyclage de l'azote), nos résultats montrent que le mode d'insertion (c.-à-d. conduite synchrone lorsque les deux espèces sont semées ensemble et asynchrone lorsque leurs semis se fait de façon décalée), la fertilisation, la densité de semis sont des pratiques agronomiques communes qui impactent la réalisation des deux services. Selon Gardarin et al. (2022) et Blaser et al. (2006) les principales pratiques couramment utilisées dans la gestion des mélanges sont les densités de semis, l'organisation spatio-temporelle (mode d'insertion, arrangement spatial), le travail du sol, les opérations de désherbage, l'application d'engrais et l'irrigation. L'approche TFS permet de mieux cibler les pratiques prioritaires et de les hiérarchiser. Pour réduire les disservices potentiels, la pratique agricole la plus utilisée est le mode d'insertion des espèces du mélange qui permet de décaler le cycle des espèces dans le mélange, notamment lorsqu'on veut éviter une forte compétition sur l'une des espèces. Elle est souvent utilisée lorsqu'on associe une plante de service avec une culture principale et que l'on ne veut pas avoir une réduction de rendement de la culture principale à cause de la compétition exercée par la plante

de service (Shili-Touzi et al., 2010; Vijaya Bhaskar et al., 2014). De par cette volonté, 30 % des mélanges d'espèces sont conduits de façon asynchrone, comme l'ont montré les travaux de Ouattara et al. (in review) sur l'analyse de 577 mélanges conduits en Europe. Toutefois, la gestion de la compétition et des disservices ne sont pas les seuls aspects qui guident le mode d'insertion des espèces, des questions techniques (matériels agricoles adaptés pour les opérations agricoles, gestion de la récolte) guident notamment le mode de conduite du mélange. Nous ne discuterons pas cet aspect dans ce chapitre, mais les travaux de Meynard et al. (2013) mettent en évidence l'importance de ces aspects dans le choix des pratiques pour la conduite du mélange.

### 4.2 Les indicateurs fonctionnels permettent d'identifier la complémentarité nécessaire aux choix des espèces dans le mélange

La réalisation d'un service écosystémique dans un mélange d'espèces passe par la valeur des traits impliqués dans les fonctions écologiques à la base de ce service, mais surtout par la complémentarité de ces valeurs de traits. Selon la fonction écologique recherchée, pour un même trait, on peut vouloir que les valeurs de traits des espèces dans le mélange soient similaires (convergentes) ou différentes (divergentes). Nos résultats ont montré que pour l'amélioration des flux d'azote et la régulation des adventices, une convergence était recherchée pour les traits comme la biomasse potentielle, la surface foliaire, la capacité fixatrice, contre une divergence pour d'autres traits comme la profondeur racinaire, la hauteur, le type de racine. Ces derniers traits sont les traits qui caractérisent l'occupation spatiale, temporelle ou chimique de l'espèce et donc sa niche écologique et sont souvent appelés traits liés à la compétition. Ainsi, la relation recherchée pour ces traits est la divergence des valeurs de traits qui permet de maximiser la complémentarité dans l'utilisation des ressources disponibles. Les mélanges composés d'espèces avec des exigences nutritionnelles différentes conduiraient à une exploitation plus complète des ressources disponibles (Litraco and Violle, 2015; Loreau and Hector, 2001). Par exemple dans le sol, les différentes profondeurs d'enracinement permettent aux plantes d'absorber de l'eau ou des nutriments provenant de différentes couches du sol, ce qui limite la concurrence. Finalement les espèces du mélange occupent des niches écologiques différentes (Engbersen et al., 2022). Damour et al. (2014) dans la même logique conclut que les plantes peuvent être considérées comme complémentaires si

elles occupent des niches aériennes différentes et évitent la compétition pour la lumière dans le cadre de la gestion des adventices dans les associations entre plantes de service et bananier.

C'est la résultante de l'ensemble des valeurs de traits qui définit le niveau de service écosystémique rendu. Le mélange idéal est celui qui correspondrait en tout point à la description faite par les arbres fonctionnels. Les espèces sont décrites par leur profil fonctionnel, qui représente les valeurs prises par les principaux traits fonctionnels d'une espèce (Damour et al., 2014; Fyllas et al., 2020). Pour mélanger les espèces, le principe repose sur la complémentarité des profils fonctionnels de chaque culture qui elle-même dépend de la complémentarité des traits (Damour et al., 2014, 2018). Par exemple les travaux de Dayoub et al. (2022) pour trouver les bonnes plantes à mélanger avec le colza pour gérer les adventices ont montré qu'en raison des caractéristiques aériennes élevées (hauteur, surface foliaire, biomasse) de la féverole et de la forte capacité concurrentielle du colza pour l'azote du sol, elles étaient complémentaires dans l'utilisation des ressources et laissaient donc moins de ressources disponibles pour les adventices. Toutefois, pour la vesce commune qui présentait des caractéristiques morphologiques aériennes similaires à celles du colza, le mélange n'a pas eu d'effet sur la régulation des adventices (Dayoub et al., 2022). Les espèces ne pouvant pas remplir toutes les fonctions écologiques, le mélange d'espèces doit tenir compte du service que l'on recherche mais également du niveau des disservices potentiels (Zhang et al., 2007b; Isbell et al., 2017). Un compromis est à faire dans le choix des espèces afin de réaliser un niveau optimum du ou des services recherchés sans produire trop de disservices (Ouattara et al., 2023b). Par exemple les légumineuses sont des espèces intéressantes pour le recyclage de l'azote, toutefois leur faible compétitivité pour l'azote du sol contribue à leur faible compétitivité vis-à-vis des adventices (Corre-Hellou et al., 2011). Pour un praticien qui n'a pas de problème d'adventices dans son champ, mélanger uniquement des légumineuses pour apporter de l'azote dans son système ne constituera pas de problème, toutefois pour un praticien qui a des problèmes d'adventices dans ces parcelles le mélange devra être conçu autrement s'il veut rendre les deux services.

### 4.3 Hybridation des connaissances multiacteurs

L'utilisation de plusieurs sources d'information nous semble une approche intéressante pour construire la compréhension du fonctionnement des agroécosystèmes. Nous avons montré

que l'expertise de différents acteurs était complémentaire et permettait de combler des manques de connaissances. Ainsi, dans notre étude, la complémentarité s'est traduite par le fait que les scientifiques apportaient beaucoup d'informations conceptuelles nécessaires pour l'organisation des informations suivant le modèle traits-fonctions-services tandis que les agriculteurs insistaient beaucoup plus sur les aspects liés aux pratiques agricoles et aux contextes de production. De nombreuses études ont montré la nécessité et l'intérêt d'impliquer activement une diversité d'acteurs issus de différents secteurs ou organisations (agriculteurs, conseillers, chercheurs, transformateurs, représentants de communautés locales ou d'organisations à but non lucratif) dans le processus de conception pour soutenir la transition agroécologique (Chantre et al., 2016). L'expertise propre de chacun des acteurs étant utile dans un processus de conception de nouveaux systèmes. Cette complémentarité des sources s'expliquerait aussi par le fait que les agriculteurs fournissent des explications plus centrées sur des dimensions opérationnelles, concrètes et situées dans des contextes pédoclimatiques données, qui donnent un éclairage différent et complémentaire de celui des chercheurs ou conseillers, plutôt porteurs de connaissances génériques. Cette analyse des pratiques des agriculteurs peut être utile et même nécessaire pour concevoir et mettre en œuvre des systèmes agroécologiques (Doré et al., 2011a; Serrano-Bedia et al., 2018; Salembier et al., 2021a; Quinio et al., 2022). Une approche similaire à la nôtre a été utilisée par Leclère et al. (2021) pour la mise en place d'une pratique innovante de la culture de la caméline dans le nord de la France.

Les ateliers participatifs de partage de connaissances, comme notre étude l'a montré, sont un bon moyen pour la production et la capitalisation des connaissances pour la compréhension de systèmes agricoles complexes. Historiquement les objets complexes et systémiques étaient étudiés en abordant différents aspects individuellement. L'expérimentation factorielle était l'approche privilégiée pour produire des connaissances agronomiques, mais elle demande beaucoup de temps et de travail et n'est souvent envisagée que par les chercheurs. Mobiliser les acteurs (agriculteurs, conseillers, scientifiques et coopératives) et leur expertise dans des ateliers de partage de connaissances comme l'ont montré plusieurs auteurs est cohérent avec un changement radical du modèle d'innovation, pour concevoir des systèmes adaptés localement aux contextes de travail des praticiens (Jeuffroy et al., 2022; Leclère et al., 2021;

Prost, 2008; Salembier et al., 2023). En outre, selon Leclère et al (2021), cette approche est pertinente pour soutenir, à faible coût, la production de connaissances exploitables pour concevoir des systèmes de culture diversifiés peu connus et poursuivre l'identification d'axes pertinents pour les programmes de recherche-action.

Le domaine de validité et le poids de chaque acteur dans le processus et partage de connaissances sont souvent des aspects pointés du doigt dans les démarches d'hybridation des connaissances. Dans notre étude, tous les acteurs concernés étaient considérés comme ayant une importance égale même si leur domaine d'expertise était différent. Les propositions retenues étant issues de discussions argumentées, l'arbre fonctionnel construit est issu d'un équilibre des apports de chacun. Le choix approprié des acteurs et la bonne définition des attentes de ces ateliers sont les éléments clés qui justifient de la qualité des résultats (Jeuffroy et al., 2022; Reau et al., 2012). Toutefois il est important de noter que les perspectives ainsi que la conception théorique de ces systèmes de cultures nécessitent souvent d'être validées par de l'expérimentation ou capitalisées sous forme d'outils facilement utilisables par les acteurs. Plusieurs auteurs ont montré que l'expérimentation était l'étape qui suivait des ateliers de partage de connaissances pour valider les sorties de la réflexion commune ou pour l'adapter à leurs conditions particulières (Leclère et al., 2021; Reau et al., 2012). La modélisation est aussi une approche qui pourrait être mise en œuvre (Louarn and Song, 2020; Ouattara et al., 2023b). Ces connaissances basées sur l'expérience et situées doivent être décontextualisées, c'est-à-dire reformulées pour produire des connaissances génériques, avant d'être utilisées dans de nouvelles situations (Doré et al., 2011a; Serrano-Bedia et al., 2018; Salembier et al., 2021a; Quinio et al., 2022).

Les connaissances informelles des agriculteurs sont souvent comparées et opposées aux connaissances issues des scientifiques. L'intégration des connaissances des agriculteurs dans les arbres fonctionnels, met en avant le fait que les connaissances expertes issues d'expériences acquises dans des contextes données peuvent être décontextualisées pour aboutir à des connaissances génériques. Ces travaux sont une base dans le processus de conception des mélanges. Il est important d'aller plus loin en mettant à l'épreuve les arbres fonctionnels construits. Cela pourrait se faire en utilisant des valeurs de traits pour concevoir des mélanges

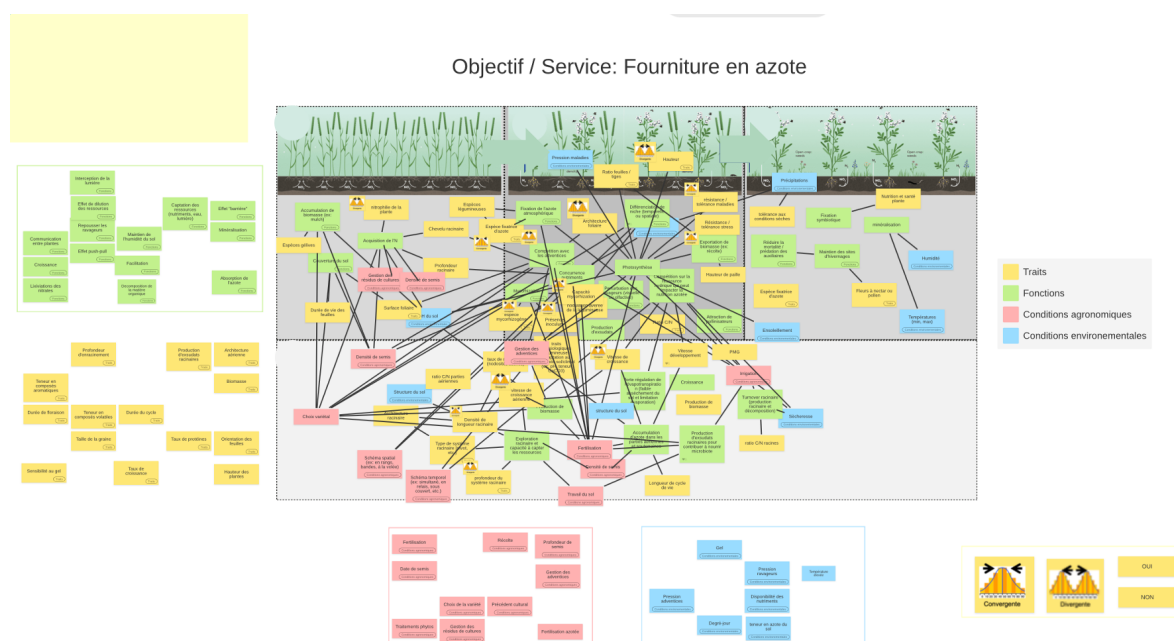
d'espèces sur la base des règles d'assemblage de nos résultats, puis de les évaluer soit en expérimentation ou par modélisation.

## Remerciements

Ce travail a été soutenu par le métaprogramme BIOSEFAIR de l'INRAE. Nous remercions Arvalis Insitut du Végétal pour son soutien financier qui a rendu ce travail possible. Ce travail a également eu un soutien financier du gouvernement français, géré par le ministère de l'Agriculture dans le cadre du projet MOBIDIV (ANR-20-PCPA-0006-01, de 2021 à 2027). Nous tenons à remercier tous les experts scientifiques, agriculteurs et conseillers qui ont contribué à la réalisation de l'étude avec leur participation aux différents ateliers de partage de connaissances. Merci à Lorène Prost pour sa relecture approfondie et ses propositions très constructives pour l'amélioration de ce chapitre.

## Annexes

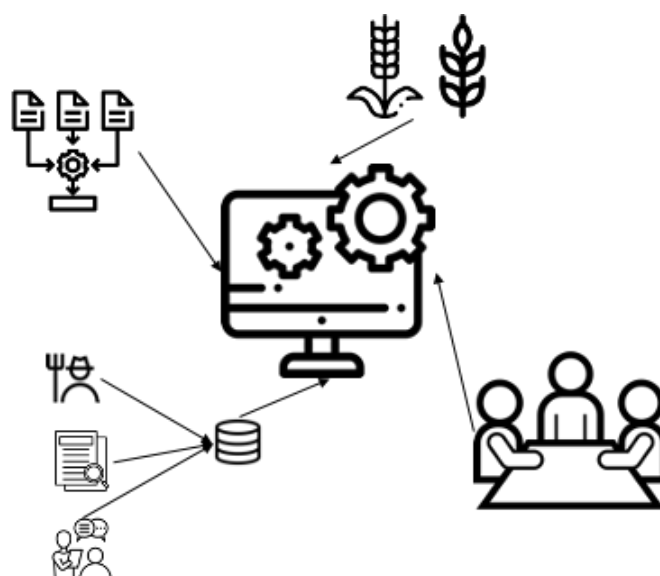
### Annexe 4.1



Annexe 4.1 : Exemple d'un tableau de travail utilisé lors des ateliers de conception. Exemple issue de l'atelier 1 sur l'amélioration des flux d'azote dans le mélange.



## Chapitre 5 : Prototype de EcosysteMix : Un outil d'aide à la conception de mélange d'espèces



Nous avons relevé la difficulté de concevoir les mélanges d'espèces. Afin de faciliter cette conception nous avons développé un prototype d'outil appelé Ecosystemix dont l'objectif est de faciliter la conception des mélanges par les praticiens.

**Positionnement dans la thèse :** Dans ce chapitre, nous avons pour objectif de passer d'une approche très conceptuelle de la conception des mélanges à une phase opérationnelle. Les connaissances produites dans les chapitres 1, 2, 3 et 4, qui ont permis de caractériser le fonctionnement des mélanges et d'établir des règles d'assemblage des traits pour la conception de mélanges, ont été utilisées pour la conception d'un prototype outil d'aide à la conception de mélange.

**Apport :** Dans ce chapitre, nous faisons la preuve du concept que l'approche fonctionnelle que nous avons mobilisée est une base solide pour la conception des mélanges, et avons proposé les différentes étapes à construire pour aboutir à un outil utile et utilisable.

## 1 Introduction

Dans une perspective de diversification des systèmes de cultures, la multitude des combinaisons de mélanges d'espèces rend les systèmes difficiles à concevoir et les interactions avec le milieu pédoclimatique et les pratiques agricoles les rendent difficiles à mettre en œuvre. Cela implique que chaque agriculteur adapte la gestion de sa culture à ses conditions agronomiques et environnementales (Lien et al., 2007; Verret et al., 2020). La production de connaissances issues de différents acteurs n'est actuellement pas synthétisée de manière à pouvoir aider les agriculteurs dans la conception de leur système. Cette synthèse et cette mise à disposition des connaissances produites pour leur utilisation pratique devraient passer par une réadaptation vers des formalismes plus accessibles et plus intelligibles pour les acteurs (Havard et al., 2017; Quinio, 2021). Cela pourrait être notamment par des outils d'aide à la conception des mélanges.

Les outils d'aide à la conception sont précieux pour traiter des problématiques complexes auxquelles l'agronomie doit faire face. En effet, les outils conçus sont rapides et puissants pour l'exploration et l'évaluation, et sont capables d'intégrer un grand nombre de phénomènes et d'interactions pour en faire une synthèse d'utilisation opérationnelle (Prost, 2008).

Toutefois, les différents outils qui ont été conçus par les scientifiques en agronomie pour traiter de diverses problématiques, pour la majorité, n'ont pas été adoptés par les agriculteurs. Cela s'expliquerait principalement par le fait que les agriculteurs n'en trouvaient pas l'utilité soit parce qu'ils ne répondaient pas à leur réalité, soit parce que les sorties de l'outil de conception pouvaient être en conflit avec leur expertise (Prost, 2008). Il s'en est suivi un écart important entre les connaissances produites et leur application pratique par les acteurs (Duru et al., 2015). La recherche a ainsi identifié un besoin urgent de renouveler l'organisation traditionnelle de la conception des outils en agriculture et de favoriser des approches plus ouvertes, décentralisées, contextualisées et participatives (Vanloqueren and Baret, 2009; Berthet et al., 2018). Afin d'agréger toutes les connaissances nécessaires aux praticiens pour cette conception, les outils agrégeront les connaissances développées au fil du temps, en intégrant tous les acteurs.

Même si des outils d'aide à la conception existent en agronomie, les concepts de l'agronomie systémique, et surtout les outils dérivés de cette discipline, ne traitent guère de la complexité des systèmes plurispécifiques, c'est pourquoi il existe très peu d'outils d'aide à la conception

de systèmes plurispécifiques. En particulier, les outils de modélisation largement utilisés aujourd'hui en agronomie ne sont pas bien adaptés pour les simuler. Il est donc nécessaire, de concevoir des outils d'aide à la conception de mélanges d'espèces, mais surtout d'intégrer tous les acteurs.

Dans ce chapitre, nous proposons un prototype d'outil, synthétisant les connaissances que nous avons produites dans le cadre de la thèse (acquises par les différents acteurs et synthétisées avec eux), afin de faire le pont entre une démarche conceptuelle issue de l'écologie fonctionnelle, des expérimentations au champ et une volonté d'applicabilité de nos productions scientifiques.

Le processus de conception étant long et continu, ce chapitre permettra surtout de voir les premiers éléments de simulations tout en pointant les différentes tâches à compléter pour aboutir à un outil utile et utilisable.

Pour cette partie, nous mobiliserons essentiellement :

- (i) Les arbres fonctionnels construits et présentés dans le chapitre 4.
- (ii) Les indicateurs fonctionnels présentés dans le chapitre 3.
- (iii) Les modes d'insertion des espèces présentés dans le chapitre 2.
- (iv) Le modèle de simulation présenté dans le chapitre 1.

Ce prototype d'outil a pour finalité de permettre l'évaluation des mélanges d'espèces en fonction des services écosystémiques recherchés et d'aider à la conception de mélanges d'espèces par les agriculteurs.

## 2 Matériel et méthodes

### 2.1 Etapes pour la conception du prototype de l'outil d'aide à la conception de mélanges

Nous avons construit un prototype schématique d'un outil d'aide à la conception de mélanges (Figure 5. 1). Ce prototype est basé sur les connaissances produites dans les quatre précédents chapitres de la thèse. Nous n'avons pas développé l'entièreté de ce prototype, mais nous avons réalisé une partie des tâches nécessaires au développement de l'outil. Les tâches que nous avons réalisées permettent à ce stade d'évaluer les services écosystémiques potentiellement rendus par différentes combinaisons de mélanges d'espèces. Ces tâches correspondent aux parties grisées de la Figure 5. 1.

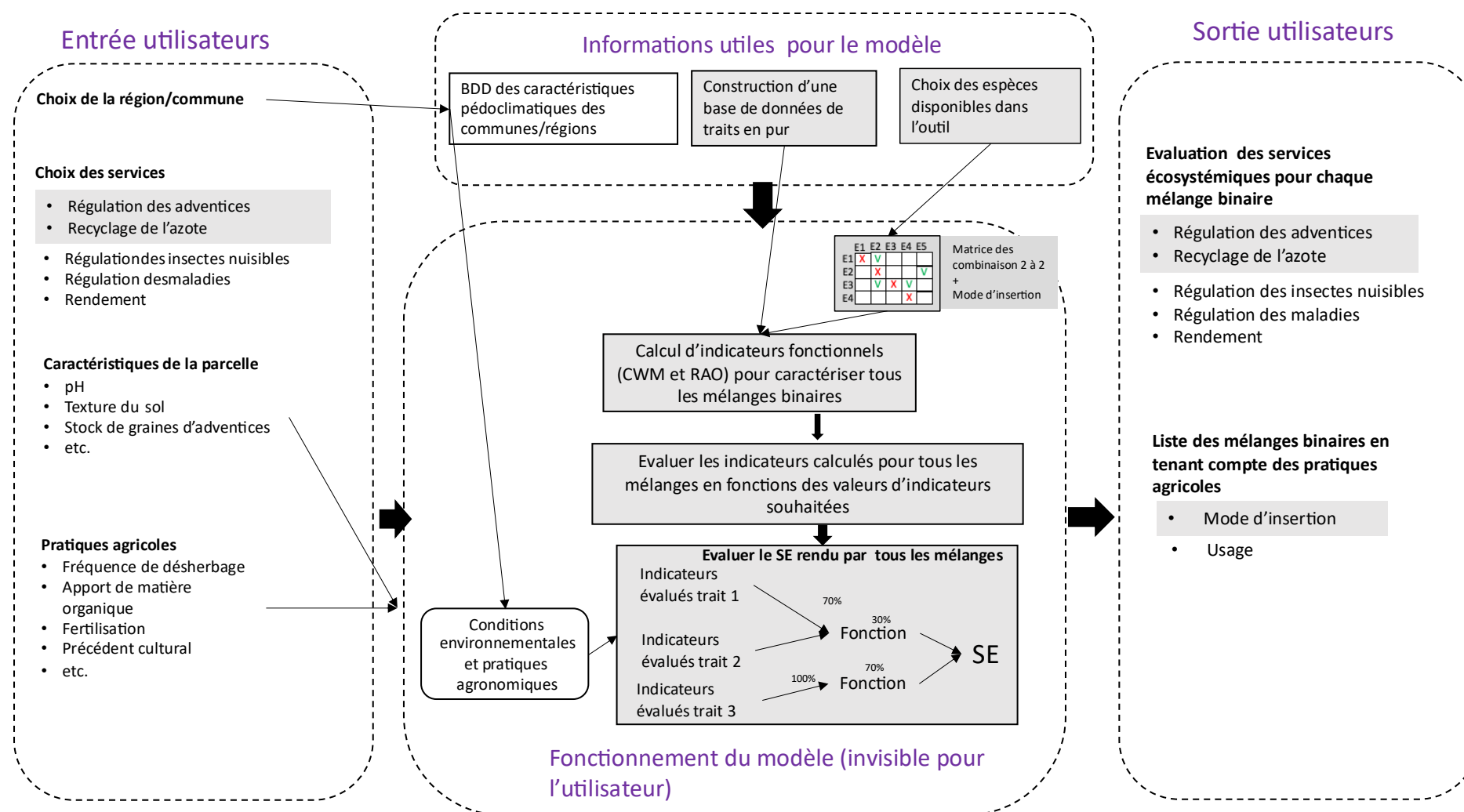


Figure 5. 1: Etapes pour la conception d'un prototype d'outil d'aide à la conception des mélanges appelé « Ecosystemix ». Les parties grises correspondent aux tâches que nous avons réalisées dans le cadre de ce chapitre. Les autres parties sont les tâches à développer pour opérationnaliser cet outil.

### 2.2 Construction basée sur l'approche d'écologie fonctionnelle traits-fonctions-services

Le schéma proposé en Figure 5. 1 est conçu pour être applicable à différents services écosystémiques. Dans les travaux qui seront présentés ici, la démarche sera appliquée sur deux services, à savoir la régulation des adventices et l'amélioration des flux d'azote dans le mélange.

#### 2.2.1 L'approche traits-fonctions-services comme cœur de l'outil

Le cœur de l'outil est basé sur l'approche d'écologie traits-fonctions-services, ce qui permet de traduire et d'établir le lien entre les traits fonctionnels et les services écosystémiques. Cette approche, basée sur le fonctionnement des organismes, permet de travailler à un niveau supérieur de l'espèce, qui ne tient pas compte au cas par cas de la spécificité de chaque espèce (taxonomie), en identifiant des processus communs et génériques à un ensemble d'espèces (groupes fonctionnels). Ainsi, la capacité d'un agroécosystème à fournir des services se basera essentiellement sur les fonctions écosystémiques pertinentes à chaque service et à identifier quelles plantes, ou groupes de plantes, possèdent ces propriétés (Bengtsson, 1998; Kremen, 2005). Une description plus complète du cadre traits-fonctions-services est fournie dans les chapitres 1 et 4.

Sur la base de cette approche traits-fonctions-services, deux arbres fonctionnels permettant de décrire le fonctionnement des mélanges pour la régulation des adventices et l'amélioration des flux d'azote ont été construits (Figure 5.2).

#### 2.2.2 Hiérarchisation des arbres fonctionnels

La deuxième étape a consisté en une hiérarchisation des différentes branches de chaque arbre fonctionnel. A chaque niveau de l'arbre, la somme des pondérations des branches est égale à 100% (Figure 5.2). Pour cette première étape de la hiérarchisation, nous avons fait le choix d'accorder le même poids à tous les traits, fonctions et métafonctions d'un même niveau. Par exemple la fonction « minéralisation des résidus de cultures » est composée des traits biomasse potentielle (33%), ratio C/N (33%) et ratio feuilles/tiges (33%).

### 2.2.3 Règles d'assemblage des espèces

La conception des mélanges basée sur les valeurs de traits mesurés dans des conditions de culture pure ne garantit pas les mêmes performances en mélange. L'utilisation d'indicateurs pour caractériser la relation fonctionnelle entre les valeurs de traits permettrait de traduire leur performance en mélange (Ricotta and Moretti, 2011). Plusieurs auteurs ont mobilisé diverses métriques dans ce sens, un regroupement de ces mesures est fait dans l'article de Petchey et Gaston (2002). Dans la recherche en écologie et plus récemment en agronomie/agroécologie (Damour et al., 2015; Lavorel et al., 2007; Rakotomanga et al., 2023; Vandewalle et al., 2010) deux indicateurs sont de plus en plus utilisés pour décrire et caractériser la composition des espèces. Il s'agit de:

- la valeur moyenne des traits pondérée par l'abondance de la communauté CWM (en anglais « *community-weighted mean* ») qui permet de caractériser la distribution des valeurs des différents traits d'un assemblage d'espèces donné, Garnier et al. (2004). D'un point de vue écologique, cette métrique est comprise comme définissant les traits dominants d'une communauté et est directement liée à l'hypothèse du rapport de masse de Grime (1998) qui considère que les traits des espèces les plus abondantes déterminent largement les processus de l'écosystème (Mokany et al., 2008).
- le coefficient de Rao, qui est défini comme la dissimilarité attendue entre deux individus d'un assemblage d'espèces donné (Rao, 1982).

Après la construction des arbres fonctionnels, nous avons mobilisé ces deux indicateurs pour établir des règles d'assemblage des espèces dans le but de réaliser des services écosystémiques (Figure 5. 2). Nous reviendrons plus en détail sur le mode de calcul de ces indicateurs plus bas.

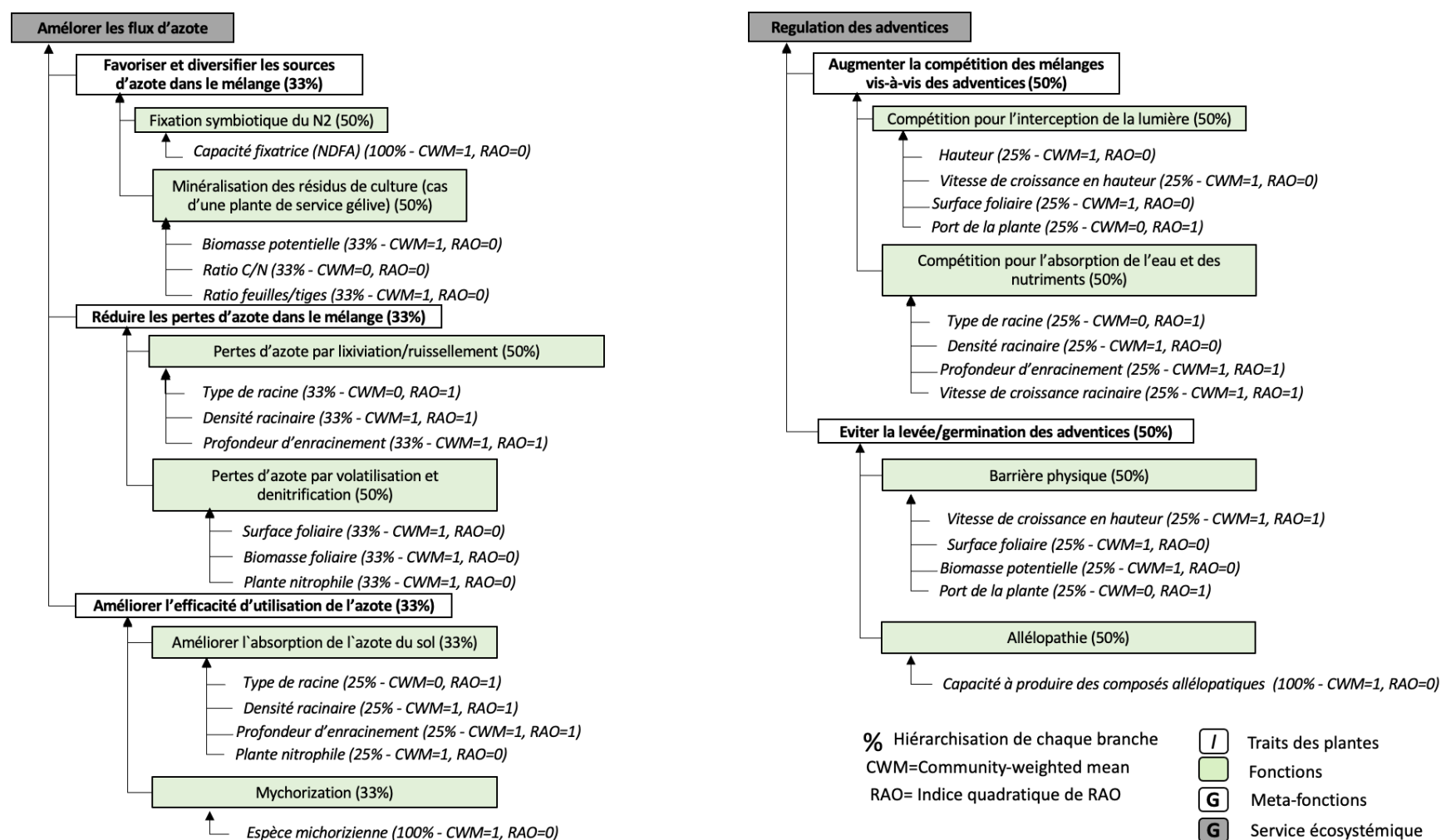


Figure 5.

2: Arbres fonctionnels décrivant le fonctionnement des mélanges pour la régulation des adventices et pour l'amélioration des flux d'azote (issus du chapitre 4), les valeurs CWM et RAO ont été rajoutées ainsi que les pondérations des différentes branches de l'arbre. Les conditions environnementales et les pratiques agricoles n'ont pas été intégrées.

### 2.3 Développement d'un exemple pour la simulation de mélanges

Sur la base des arbres fonctionnels illustrés ci-dessus (Figure 5. 2), nous avons développé un algorithme en utilisant le logiciel R (R core Team, 2022) afin de faire des simulations dans l'objectif d'évaluer des mélanges conçus *via* ces arbres. Pour ce faire, nous avons choisi 6 espèces avec des traits contrastés et venant de différentes familles botaniques, afin de capter les spécificités qu'apportent ces différentes espèces (Tableau 5. 1). Sur les 6 espèces il y a 2 céréales, 2 légumineuses, 1 brassicacée et 1 pseudo-céréale Il s'agit du blé (*Triticum aestivum*), du colza (*Brassica napus*), de la féverole (*Vicia faba*), du pois (*Pisum sativum*), de l'avoine (*Avena sativa*) et du sarrasin (*Fagopyrum esculentum*).

#### 2.3.1 Construction d'une base de données de traits

Les traits étant la clé d'entrée du fonctionnement des arbres fonctionnels, nous avons construit une base de données de traits, en nous focalisant sur les traits identifiés comme importants dans les arbres fonctionnels pour la régulation des adventices et l'amélioration des flux d'azote (Tableau 5. 1). Nous avons renseigné des informations sur la biomasse foliaire, la capacité fixatrice de l'azote atmosphérique, la capacité allélopathique, la densité racinaire, la capacité mycorhizogène de l'espèce, la hauteur, la nitrophilie, le port de la plante, la biomasse produite, la profondeur racinaire, le type de racine, le ratio C/N, le ratio feuille/tige, la surface foliaire, la vitesse de croissance en hauteur et la vitesse de croissance racinaire.

Les traits vitesse de croissance en hauteur et vitesse de croissance racinaire ont été calculés directement en faisant le rapport entre la hauteur maximum ou la profondeur racinaire sur la durée du cycle de chaque espèce. Les valeurs ou les tendances sont issues de plusieurs articles scientifiques ainsi que des bases de données de traits libre d'accès (Tableau 5. 1).

Tableau 5. I: Liste des traits et leurs valeurs pour 6 espèces

| Traits                                     | Valeur du trait          |                       |                   |                      |                     |                             | Sources                                                                                                  |
|--------------------------------------------|--------------------------|-----------------------|-------------------|----------------------|---------------------|-----------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Nom commun                                 | Blé                      | Colza                 | Féverole          | Pois                 | Avoine              | Sarrasin                    |                                                                                                          |
| Nom scientifiques                          | <i>Triticum aestivum</i> | <i>Brassica napus</i> | <i>Vicia Faba</i> | <i>Pisum sativum</i> | <i>Avena sativa</i> | <i>Fagopyrum esculentum</i> |                                                                                                          |
| Biomasse foliaire (mg/g)                   | 224                      | 78,9                  | 113               | 111                  | 194                 | 148                         | (Tribouillois et al., 2015; Wendling et al., 2016)                                                       |
| Capacité allélopathique                    | 1                        | 1                     | 1                 | 1                    | 1                   | 1                           | Connaissances propres                                                                                    |
| Densité racinaire                          | 1,55                     | 3,5                   | 2,98              | 2,4                  | 7,41                | 3,55                        | (Wendling et al., 2016; White et al., 2015)                                                              |
| Espèces mychorizogène                      | Moyen                    | Fort                  | Faible            | Fort                 | Moyen               | Moyen                       | (Mycoagra, 2019)                                                                                         |
| Hauteur (cm)                               | 120                      | 140                   | 78                | 80                   | 105                 | 90,8                        | (Trifan and Bularda, 2017)                                                                               |
| NDFA (%)                                   | 0                        | 0                     | 79,5              | 74                   | 0                   | 0                           | (Guinet, 2019)                                                                                           |
| Nitrophilie (indice d'Ellenberg)           | 1                        | 5                     | 2                 | 1                    | 2                   | 2                           | (Kattge et al., 2011)                                                                                    |
| Port de la plante                          | Érigé                    | Érigé                 | Érigé             | Érigé                | Érigé               | Érigé                       | Connaissances propres                                                                                    |
| Production de biomasse (g/plante)          | 3,5                      | 30                    | 14                | 4,3                  | 2,6                 | 6,5                         | (Aubert et al., 2021; Figueroa-Bustos et al., 2018; Guinet, 2019; Lu et al., 2020; Poisson et al., 2019) |
| Profondeur racinaire (cm)                  | 150                      | 133                   | 90                | 111                  | 92                  | 105                         | (Bodner et al., 2010; Fan et al., 2018)                                                                  |
| Ratio C/N                                  | 90                       | 26                    | 16,7              | 11                   | 39                  | 31,1                        | (Candelaria-Morales et al., 2022; Mat Hassan et al., 2012; Wendling et al., 2016)                        |
| Ratio Feuille/Tige                         | 90                       | 26                    | 16,7              | 11                   | 39                  | 31,1                        | (Candelaria-Morales et al., 2022; Mat Hassan et al., 2012; Wendling et al., 2016)                        |
| Surface foliaire (cm <sup>2</sup> )        | 28                       | 169                   | 85                | 35                   | 46                  | 94                          | (Kattge et al., 2011; Tribouillois et al., 2015)                                                         |
| Type de racine                             | Fasciculé                | Pivotant              | Pivotant          | Pivotant             | Fasciculé           | Pivotant                    | Connaissances propres                                                                                    |
| Vitesse de croissance en hauteur (cm/jour) | 0,4                      | 0,46                  | 0,43              | 0,8                  | 0,38                | 0,75                        | Hauteur (cm)/cycle (j)                                                                                   |
| Vitesse de croissance racinaire (cm/jour)  | 0,005                    | 0,012                 | 0,016             | 0,024                | 0,027               | 0,029                       | Densité racinaire (cm)/cycle (j)                                                                         |

### 2.3.2. Calcul d'indicateurs fonctionnels entre les mélanges binaires

Les valeurs de traits renseignés dans le Tableau 5. /sont les valeurs de traits pour les espèces cultivées seules. Le passage à des mélanges d'espèces nécessite de déterminer des règles d'assemblage optimales pour la réalisation des services écosystémiques. Comme nous l'avons expliqué plus haut, nous avons utilisé les indicateurs fonctionnels CWM et RAO pour calculer le niveau de « complémentarité » entre tous les mélanges binaires possibles. Ces indicateurs ont été calculés suivant les formules suivantes :

$$CWM = \sum_{i=1}^n x_i * p_i$$

Avec  $p_i$  l'abondance relative de chaque espèce,  $n$  le nombre d'espèces et  $x_i$  la valeur de trait pour chaque espèce  $i$ .

$$Q(RAO) = \sum_{i,j=1}^S d_{ij} * p_i * p_j$$

Où  $d_{ij}$  est la dissimilarité entre les valeurs de trait des espèces  $i$  et  $j$ ,  $p_i$  et  $p_j$  l'abondance relative des espèces  $i$  et  $j$ ,  $S$  le nombre d'espèces. La dissimilarité entre les espèces peut se calculer comme la distance euclidienne entre les deux valeurs de trait mais la littérature laisse ouverte la possibilité d'autres modes de représentation.

Les valeurs de traits ayant des ordres de grandeur différents nous avons normalisé toutes les valeurs de CWM et RAO entre 0 et 1 en tenant compte des spécificités suivantes :

- Pour les valeurs de traits quantitatives, binaires et qualitatives ordonnées, le calcul du CWM et du RAO a été fait suivant les formules décrites plus haut puis les valeurs des indicateurs ont été normalisées entre 0 et 1.
- Pour les valeurs de traits qualitatives non ordonnées, les RAO entre deux valeurs de traits n'avaient pas de sens (ex : pour le type de racine, lorsque nous avons 1 représentant une racine fasciculée et la valeur 2 pour représenter la valeur pivotante, le RAO est égal 0,25, ce qui n'a pas de sens fonctionnel). Étant donné que cet indicateur a pour objectif de caractériser la dissimilarité, lorsque le RAO est un nombre décimal cela veut dire que les traits sont différents et lorsque sa valeur est égale 0 cela veut dire que les deux espèces ont la même valeur de trait. Nous avons donc effectué une transformation et normalisé les valeurs entre 0 et 1 comme suit : 0 lorsque l'indice de RAO calculé est égal à 0 (valeurs de trait similaires entre les deux espèces) et 1 lorsque l'indice calculé est différent de 0 (valeurs de trait différents entre les deux espèces).

Nous avons ainsi un tableau avec des valeurs de CWM et RAO calculées comprises entre 0 et 1 pour l'ensemble des combinaisons binaires des 6 espèces, donc au total pour 21 mélanges d'espèces.

### 2.3.2 Relation entre les indicateurs calculés et les règles d'assemblage souhaitées

Les indicateurs fonctionnels ainsi calculés plus haut traduisent la complémentarité entre tous les mélanges binaires sur la base de leur trait. La prochaine étape consiste à faire le lien entre les valeurs estimées pour un mélange d'espèces et les valeurs souhaitées pour remplir une fonction, puis un service écosystémique (valeurs optimales issues des règles d'assemblage). Les indicateurs fonctionnels souhaités sont ceux décrits dans la Figure 5. 2, qui sont également traduits en 0 et 1. Pour le CWM, 1 et 0 respectivement pour traduire que la valeur du trait recherchée est forte ou faible. Pour l'indice de RAO, le 1 et le 0 indiquent que la relation optimale doit être respectivement une divergence ou une convergence pour que la fonction ou le service écosystémique soit réalisé (Figure 5. 2). Une comparaison entre les valeurs de CWM et RAO calculées pour les 21 mélanges et les valeurs de CWM et RAO optimales a permis d'évaluer les performances de tous les mélanges binaires et de les classer pour les deux services écosystémiques étudiés.

### 2.4 Développement du programme et simulation

La démarche décrite ci-dessus, comprenant le calcul des indicateurs fonctionnels CWM et RAO à partir des valeurs de trait des espèces, la description des arbres fonctionnels, ainsi que les règles d'assemblage des traits ont été implémentées sous forme d'un modèle de simulation avec le logiciel R (R core Team, 2022). Ce modèle a permis de simuler le niveau de réalisation des 21 mélanges -Figure 5. 3- (tous les mélanges binaires possibles entre les 6 espèces, y compris les mélanges intraspécifiques que nous avons choisi de garder pour voir comment ils se comportent) et pour les deux services écosystémiques. Dans ces simulations, la variable d'entrée était uniquement les indicateurs CWM et RAO calculés via les valeurs de traits des mélanges bispécifiques. Les arbres fonctionnels complets décrits dans le chapitre 4 intégraient des pratiques agricoles et des conditions environnementales pouvant influencer la réalisation des services écosystémiques, nous avons fait le choix de ne pas en tenir compte en faisant

l'hypothèse que l'évaluation faite pour les 21 mélanges est réalisée dans des conditions optimales.

Bien que nous n'ayons pu intégrer les pratiques agricoles dans nos simulations, nous avons tenu compte du mode d'insertion des cultures par la suite pour mettre en avant les premières applications concrètes de cette approche. Dans le chapitre 2, les principaux modes d'insertion sont la culture synchrone ou simultanée et les cultures asynchrones (qui peuvent être en relais tardif ou en relais précoce lorsque l'une des espèces est considérée comme une plante de service). L'intégration du mode d'insertion des espèces réduit le nombre de mélanges de 21 à 12. Suivant les mêmes raisons que celles signifiées plus haut, nous avons gardé les combinaisons d'une espèce avec elle-même.

|                                                                    |                    | Mode d'insertion    |                      |                                                                                       |
|--------------------------------------------------------------------|--------------------|---------------------|----------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|
|                                                                    |                    | Insertion synchrone | Insertion asynchrone | Mélanges retenus                                                                      |
| 21 mélanges bispécifiques possibles<br>(36 mélanges – 15 doublons) | Mélanges possibles |                     |                      |                                                                                       |
|                                                                    | Blé_Blé            | Oui                 | Non                  | Blé_Blé                                                                               |
|                                                                    | Blé_Pois           | Oui                 | Oui                  | Blé_Pois                                                                              |
|                                                                    | Blé_Colza          | Non                 | Non                  |                                                                                       |
|                                                                    | Blé_Féverole       | Oui                 | Non                  | Blé_Féverole                                                                          |
|                                                                    | Blé_Avoine         | Non                 | Non                  |                                                                                       |
|                                                                    | Blé_Sarrasin       | Non                 | Non                  |                                                                                       |
|                                                                    | Pois_Pois          | Oui                 | Non                  | Pois_Pois                                                                             |
|                                                                    | Pois_Colza         | Non                 | Non                  |                                                                                       |
|                                                                    | Pois_Féverole      | Oui                 | Non                  | Pois_Féverole                                                                         |
|                                                                    | Pois_Avoine        | Oui                 | Non                  | Pois_Avoine                                                                           |
|                                                                    | Pois_Sarrasin      | Non                 | Non                  |                                                                                       |
|                                                                    | Colza_Colza        | Oui                 | Non                  | Colza_Colza                                                                           |
|                                                                    | Colza_Féverole     | Oui                 | Non                  | Colza_Féverole                                                                        |
|                                                                    | Colza_Avoine       | Non                 | Non                  |                                                                                       |
|                                                                    | Colza_Sarrasin     | Non                 | Non                  |                                                                                       |
|                                                                    | Féverole_Féverole  | Oui                 | Non                  | Féverole_Féverole                                                                     |
|                                                                    | Féverole_Avoine    | Oui                 | Non                  | Féverole_Avoine                                                                       |
|                                                                    | Féverole_Sarrasin  | Non                 | Non                  |                                                                                       |
|                                                                    | Avoine_Avoine      | Oui                 | Non                  | Avoine_Avoine                                                                         |
|                                                                    | Avoine_Sarrasin    | Non                 | Non                  |                                                                                       |
|                                                                    | Sarrasin_Sarrasin  | Oui                 | Non                  | Sarrasin_Sarrasin                                                                     |
|                                                                    |                    |                     |                      | 12 mélanges retenus après avoir tenu compte des modes d'insertion des mélanges connus |

Figure 5. 3: Mode de conception des mélanges bispécifiques et filtrage via le mode d'insertion

### 3 Résultats

Les résultats présentés ici ne tiennent pas compte de l'effet des pratiques agricoles et de l'environnement sur les mélanges, mais ici les résultats permettent d'évaluer la capacité de l'approche traits fonction service à discriminer les différents types de mélanges.

Après avoir filtré les mélanges suivant les mélanges connus et leur mode d'insertion, sur les 21 mélanges, il en restait 12. La majorité des mélanges étant des mélanges possibles lorsqu'ils sont semés en simultané (12/12) (Figure 5. 4; Figure 5. 5). Le mélange blé/pois est le seul mélange asynchrone des mélanges identifiés. On peut s'apercevoir que des mélanges bien notés tels que colza/pois ont disparu après l'application du filtre « mode d'insertion ».

#### 3.1 Évaluation du service « amélioration des flux d'azote »

L'évaluation des 21 mélanges avant le filtrage par le mode d'insertion montre que le mélange colza/féverole a la meilleure note d'évaluation et le mélange blé/blé est la moins bien évaluée (Figure 5. 4). L'évaluation des 12 mélanges montre que pour la métafonction *favoriser et diversifier les sources d'azote* la féverole associée au colza a toujours l'évaluation la plus élevée (note de 0,57) suivi du blé associé à la féverole (0,56) (Figure 5. 4). Les mélanges qui fournissent moins d'azote sont les mélanges avoine/pois (0,35) et avoine/féverole (0,45). La fonction *réduction des pertes d'azote* était meilleure pour le mélange colza/féverole (0,55). Les mélanges avoine/féverole (0,33) et avoine/pois (0,31) étaient faibles pour la réalisation de cette métafonction. L'efficacité d'utilisation de l'azote était meilleure pour trois mélanges à savoir féverole/colza, blé/féverole et avoine/pois avec des évaluations respectives de 0,59, 0,58 et 0,50.

L'évaluation finale du service écosystémique amélioration des flux d'azote montre que les mélanges colza/féverole, blé/féverole et blé/pois sont les mélanges qui ont les meilleures évaluations moyennes avec respectivement 0,57, 0,49, 0,43. Le mélange féverole/pois avec une évaluation de 0,21 est le plus faible pour l'amélioration des flux d'azote.

Les cultures pures, de manière générale, ont montré des évaluations faibles comparativement aux mélanges plurispécifiques pour l'amélioration des flux d'azote.

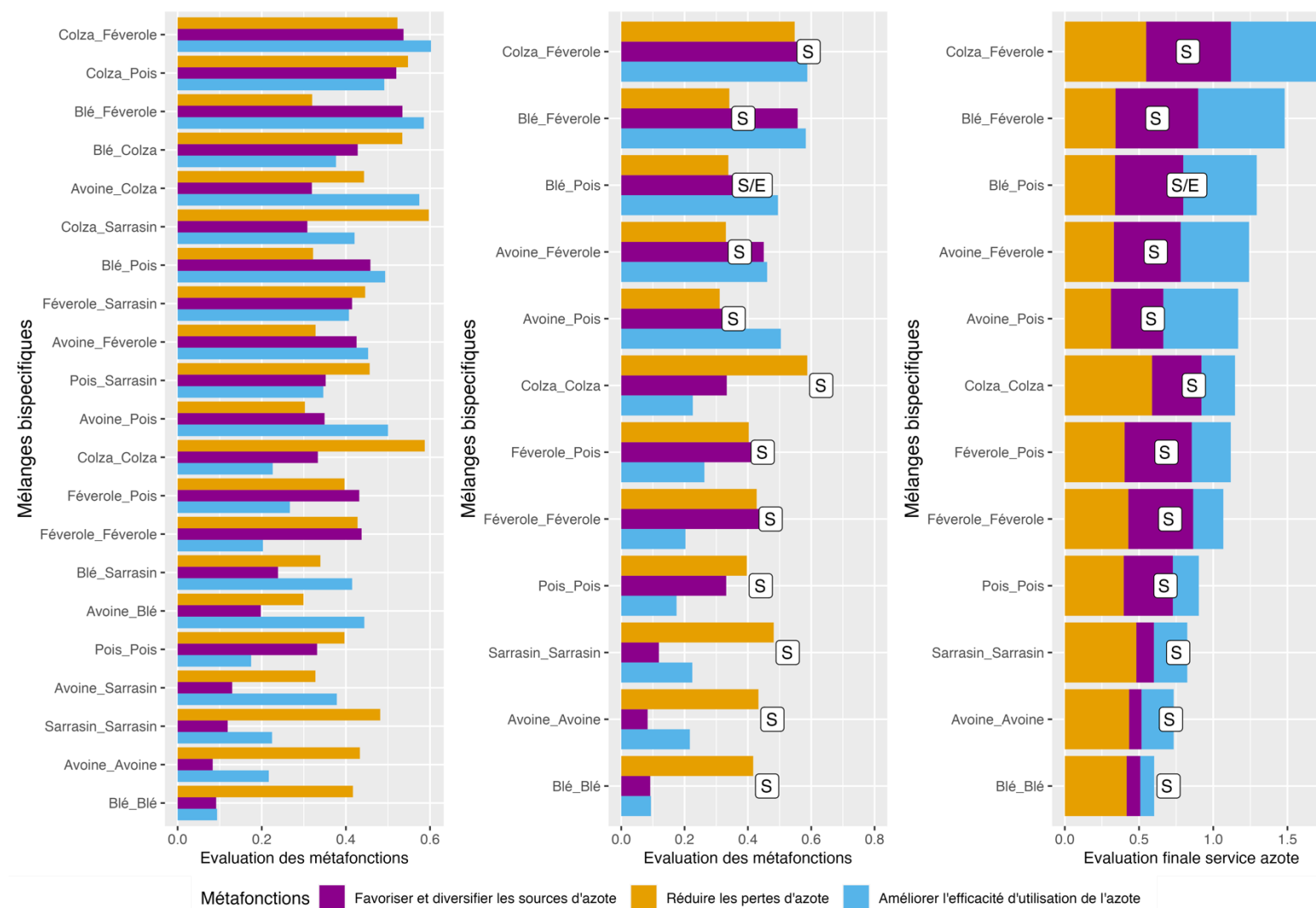


Figure 5. 4: Évaluation des fonctions favoriser et diversifier les sources d'azote (a), réduire les pertes d'azote (b), améliorer l'efficacité d'utilisation de l'azote (c) et le service amélioration des flux d'azote. S=insertion synchrone, E=insertion asynchrone.

### 3.2 Évaluation du service « régulation des adventices »

Les mélanges colza/féverole et féverole/pois sont les meilleurs mélanges pour la compétitivité face aux adventices avec des évaluations de 0,44 et 0,39 respectivement (Figure 5. 5). Les mélanges les moins compétitifs face aux adventices sont le blé/pois (0,30) et le blé/féverole (0,26). Afin d'éviter la levée et la germination des adventices le mélange colza/féverole (avec une évaluation de 0,56), le mélange blé/féverole (avec une évaluation de 0,45) sont les plus efficaces. Les mélanges blé/pois et avoine/pois sont les moins efficaces pour cette fonction avec une évaluation de 0,33 et 0,33 respectivement. Le service régulation des adventices déduit des deux précédentes métafonctions est meilleur pour les mélanges colza/féverole et féverole/pois avec une évaluation de 0,50 et 0,41 respectivement. Les mélanges blé/pois, blé/avoine et blé/féverole sont les moins efficaces pour la régulation des adventices.

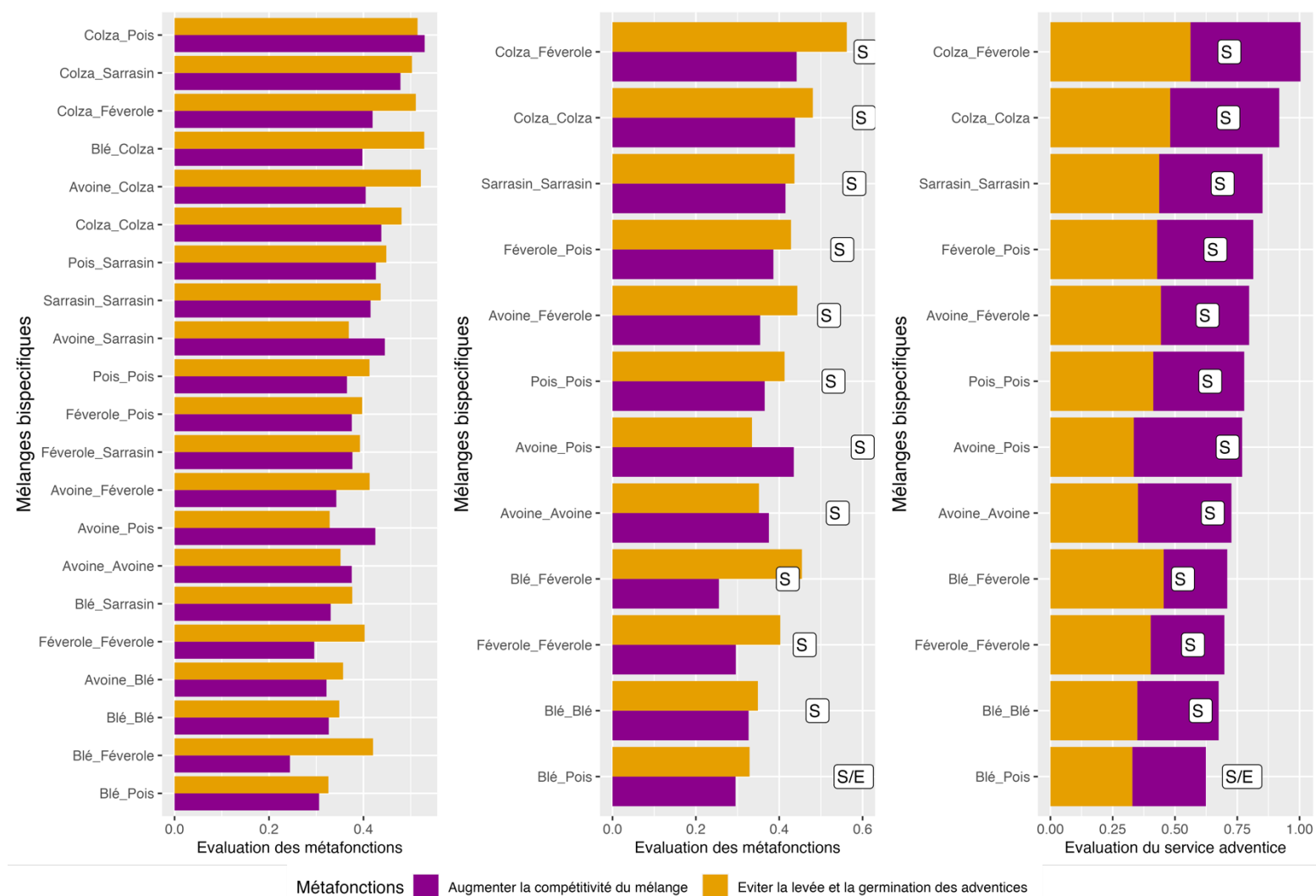


Figure 5. 5: Évaluation des fonctions amélioration de la compétitivité des adventices (a), éviter la levée/germination des adventices (b) et le service régulation des adventices (c). S=insertion synchrone, E=insertion asynchrone.

## 4 Discussion

### 4.1 L'écologie fonctionnelle est une approche intéressante pour la conception des mélanges d'espèces

Les traits fonctionnels ont permis d'évaluer la performance de réalisation des fonctions, métafonctions et des services écosystémiques par les mélanges. Nos résultats montrent que pour l'amélioration des flux d'azote, les espèces ont une bonne note pour la réalisation de certaines fonctions et pas pour d'autres, sauf le colza qui est bien évalué pour toutes les fonctions et le service rendu. Par exemple la métafonction « favoriser et diversifier les sources d'azote » était réalisée d'une part par des légumineuses à savoir la féverole et le pois. En effet, la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique par ces légumineuses grâce à leur capacité à héberger des bactéries du genre rhizobium dans leurs nodosités racinaires permet d'intégrer de l'azote dans le système (Fustec et al., 2010). D'autre part des espèces qui avaient une bonne production de biomasse et des ratio C/N faibles permettant une bonne minéralisation de leur résidu comme le blé et le colza ont été bien évaluées pour cette métafonction. Une forte teneur en azote dans les résidus de culture et leur décomposition apporte de l'azote minéral au sol (Finney et al., 2016b).

Les sorties du prototype sur colza/féverole sont plutôt encourageantes par rapport à la connaissance scientifique et notre expertise. Certains des résultats issus des agrégations successives partant des traits donnent des résultats en accord avec les connaissances établies. On peut considérer cela comme un début de preuve de concept, à consolider, que la démarche d'écologie fonctionnelle qui sous-tend notre approche peut être utilisée pour aider à la conception des mélanges.

Le colza apparaît dans nos résultats comme une plante performante pour la réalisation de plusieurs fonctions, car il a une bonne évaluation sur l'ensemble des fonctions. Cela s'expliquerait par le fait qu'il a des valeurs de traits contrastées par rapport aux autres espèces, mais également parce que, ces valeurs sont optimales pour la réalisation de ces fonctions. Le colza a notamment une production importante de biomasse racinaire ainsi qu'un système racinaire profond. Ces valeurs de traits sont importantes pour explorer de grands volumes de sol et accéder à l'azote issu de la minéralisation de la matière organique, mais également pour être compétitif vis-à-vis des adventices pour la lumière, l'eau et les nutriments (Blackshaw and Vernon, 2006; Tribouillois et al., 2015). Le colza a une croissance rapide et de larges feuilles qui

forment un couvert végétal dense au printemps et couvrent rapidement le sol, limitant la lumière disponible pour les adventices et leur développement (Cordeau et al., 2018; Kurstjens et al., 2000).

Au final, le niveau de réalisation du service dépend du nombre de valeurs de traits optimales (ou proche de l'optimum) du mélange. L'implication de plusieurs traits dont les valeurs sont optimales permet de remplir plusieurs fonctions écologiques qui sont à la base de la réalisation de ce service.

### 4.2 Les traits complémentaires permettent une réalisation des services écosystémiques

Les espèces dont les valeurs de traits étaient complémentaires pour la réalisation des fonctions avaient les meilleures évaluations. Le mélange blé/avoine est l'un des mélanges les moins bien évalués pour la régulation des adventices et l'amélioration des flux d'azote. Cela s'explique par la proximité de leurs valeurs de traits, car pour une partie des fonctions de notre étude, notamment celles liées à l'acquisition des ressources, une divergence était recherchée entre les valeurs de traits des espèces. Les valeurs de traits du blé et de l'avoine sont plutôt convergentes et donc moins bien évaluées pour la réalisation de ces fonctions écologiques. Ce sont deux céréales aux phénologies proches, il n'y a donc pas de complémentarité dans l'utilisation des ressources sol et de la lumière au cours de la saison. Leurs systèmes racinaires peu profonds se chevauchent, réduisant les potentialités de capture de ressources du sol (Bedoussac et al., 2015; Corre-Hellou et al., 2007).

### 4.3 Le mode d'insertion des espèces : une première étape d'une applicabilité des résultats

Nos résultats ont montré que lorsque l'on s'achemine vers une applicabilité des résultats, en tenant compte du mode d'insertion des espèces, des mélanges identifiés comme intéressants peuvent être inadaptés dans leur mise en œuvre. Le mode d'insertion synchrone est le plus rencontré, notamment parce qu'il permet de réduire le nombre des interventions agricoles, mais aussi parce que le matériel agricole n'est souvent pas adapté pour conduire des mélanges asynchrones. La plupart des mélanges synchrones sont des mélanges de deux cultures de rente. En effet, les équipements agricoles ne permettent pas encore de gérer facilement deux cultures commerciales sans compromettre l'une d'entre elles lors de l'implantation de la

seconde ou de la récolte de la première (Lizarazo et al., 2020). Le mode d'insertion est aussi utilisé pour gérer la compétition entre les deux espèces. Dans le cas des mélanges entre une plante de service et une culture de rente par exemple, la plante de service peut être semée en décalé par rapport à la culture principale pour éviter une forte compétition sur la culture de rente (Gardarin et al., 2022; Lizarazo et al., 2020). De même, les légumineuses sont des plantes de service idéales pour éviter la concurrence avec les cultures commerciales pour l'azote minéral du sol, en particulier en mélange avec des céréales, qui sont plus demandeuses en azote.

Le choix d'appliquer le mode d'insertion des espèces en se basant sur des mélanges connus nous a permis d'identifier des mélanges qui ont un sens agronomique pour les praticiens, et de commencer une vérification de la cohérence des sorties du modèle ; toutefois cela enlève l'un des intérêts de passer par une approche fonctionnelle, à savoir d'identifier des mélanges nouveaux, en rupture et intéressants basés sur leur combinaison de traits. L'identification basée uniquement sur les traits permet, en effet, d'identifier des mélanges intéressants qui n'auraient pas encore été mis en œuvre et de les tester. De plus, des mélanges moins communs existent, et filtrer par des mélanges connus restreint la diversité des mélanges potentiellement intéressants dans un contexte donné.

#### 4.4 Les pratiques agricoles et environnementales pour une opérationnalisation des résultats

Les résultats que nous avons présentés sont uniquement basés sur les traits fonctionnels des espèces qui sont définis à l'échelle individuelle. Tous les aspects liés aux pratiques agronomiques et aux conditions environnementales n'ayant pas été intégrés ces résultats sont à considérer comme une preuve de concept pour le processus de conception des mélanges d'espèces. Les arbres fonctionnels complets présentés dans le chapitre 4 montraient notamment que la densité de semis, l'irrigation, la fertilisation, la date de semis, etc. étaient des aspects importants pour la conduite des mélanges et pour le niveau de réalisation des services écosystémiques.

L'un des éléments clés dont il faut tenir compte pour la conception des mélanges est la densité de semis (Cheriere, 2020). La densité de semis aura un impact particulier sur le trait production de biomasse qui changera beaucoup entre sa valeur mesurée à l'échelle de la plante et la production au champ. Par exemple, dans notre étude, le potentiel de production du blé est de 3,5g/plante contre 30g/plante pour le colza, soit près qu'une biomasse 10 fois supérieure. Toutefois, la densité de semis du blé est d'environ 250 plantes/m<sup>2</sup> contre 30 plantes/m<sup>2</sup> soit une densité de semis presque 10 fois supérieure. Au final la biomasse produite par les deux espèces pourrait être équivalente en termes de matière apportée notamment pour le calcul de la minéralisation des résidus de culture. Sur cette base, une évaluation de certaines fonctions basée uniquement sur les valeurs de traits n'est pas adaptée. Il faut, donc, intégrer les pratiques agricoles lorsqu'elles ont été identifiées comme importantes pour la réalisation des fonctions écologiques. En outre, une répartition équilibrée des semences dans l'espace limite la compétition intraspécifique (Hauggaard-Nielsen et al., 2001; Tosti et al., 2014) et un ajustement fin des proportions de semis optimise la complémentarité pour la capture des ressources (Lithourgidis et al., 2011). Raseduzzaman and Jensen (2017) expliquent que des ratios asymétriques (1:3 ou 3:1) peuvent être adaptés pour des espèces très complémentaires sur le plan fonctionnel ou lorsque l'on cherche à favoriser une espèce par rapport à une autre, notamment dans le cas des mélanges entre une plante principale et une plante de service.

Les conditions environnementales telles que le climat ont un impact sur le niveau de réalisation des services écosystémiques. Par exemple, la minéralisation des résidus de cultures est rapide lorsque les températures sont élevées et lente lorsque les températures sont basses. La température influence l'activité des organismes du sol et donc les cycles biogéochimiques (Brevik et al., 2015). L'évaluation des services écosystémiques effectués dans le cadre de ce travail ne tient pas compte de l'effet de ces conditions environnementales sur la réalisation des fonctions écologiques et donc des services écosystémiques. Par exemple, la texture et la structure du sol, le pH influencent la croissance racinaire, la capacité de rétention en eau et la disponibilité des éléments minéraux pour les plantes (Hoffmann et al., 2016; Suter et al., 2015).

La prochaine étape de cette étude devra avoir pour principaux objectifs d'intégrer les pratiques agricoles et les conditions environnementales dans l'évaluation des services écosystémiques afin de permettre une évaluation qui tient compte du contexte local des praticiens pour une

meilleure évaluation des mélanges conçus. Ces pratiques importantes sont présentées dans le chapitre 4, il faudra cependant aller plus loin en hiérarchisant (ou pondérant) chaque pratique selon son importance dans la réalisation d'une fonction.

Il est toutefois important de préciser que ces résultats sont préliminaires et que le prototype d'outil doit être évalué (évaluation des sorties, analyse de sensibilité, analyse auprès des utilisateurs).

### Discussion générale

Les mélanges d'espèces constituent un levier mobilisé pour diversifier les systèmes de culture afin de réduire la dépendance de l'agriculture aux intrants de synthèse. L'objectif de ce travail de thèse était de proposer une méthode générique de conception des mélanges d'espèces basée sur une approche d'écologie fonctionnelle tenant compte des conditions locales et des services écosystémiques recherchés.

Dans cette discussion nous aborderons les aspects suivants :

- Tout d'abord, nous traiterons de l'intérêt de l'approche fonctionnelle et plus spécifiquement des traits fonctionnels dans la conception des mélanges d'espèces.
- Ensuite, nous mettrons en évidence l'importance de réfléchir les mélanges d'espèces en tenant compte de la dynamique temporelle de la réalisation des services écosystémiques, sur l'ensemble de la rotation culturale.
- Ensuite, nous discuterons les implications méthodologiques de ce travail de thèse pour les travaux de recherche mobilisant des ateliers de partage de connaissances, de l'expérimentation, de l'analyse de données existantes et de la modélisation.

Nous terminerons en faisant une ouverture sur des axes de recherche qui permettront de combler les manques de connaissances mis en lumière au cours de cette thèse.

#### 1 La nécessité d'avoir une réflexion systémique

L'approche systémique est indispensable en agronomie pour appréhender toute la complexité des systèmes agricoles de demain et pour relever les grands défis de manière durable. L'utilisation des mélanges d'espèces pour rendre des services écosystémiques, compte tenu de leur complexité et des enjeux actuels, nécessite de tenir compte de tous les facteurs (agronomiques et environnementaux) de l'agroécosystème à l'échelle de la parcelle, mais aussi à l'échelle de la rotation culturale voire plus large (paysage, territoires, etc.).

### 1.1 Utilisation de l'écologie fonctionnelle pour la conception des mélanges d'espèces

#### 1.1.1 Une approche fonctionnelle comme cadre de réflexion

Dans les **chapitres 1 et 4** nous montrons que la mobilisation du cadre de réflexion traits-fonctions-services avec des acteurs spécialistes et d'horizons différents permet de construire des modèles simplifiés de fonctionnement de mélanges d'espèces dans le but de produire des services écosystémiques : **l'hypothèse 6** qui soutenait que le modèle traits-fonctions-services permettra d'établir les liens entre les traits fonctionnels et les processus biologiques à l'origine de la réalisation de services écosystémiques au sein d'un mélange d'espèces dans des conditions agro-environnementales données est validé. **Il en est de même pour notre hypothèse 7 (chapitre 4), car nous avons montré que** l'hybridation des connaissances expertes et scientifiques permettait de combler les trous de connaissances indispensables pour l'utilisation de la démarche traits-fonctions-services dans le processus de conception de mélanges. Le modèle traits-fonctions-services, s'est avéré efficace pour l'appréhension de systèmes complexes tels que les mélanges d'espèces, qui nécessitent de tenir compte de la multitude d'interactions, de fonctions écologiques et pratiques agricoles lors de leur conception. Dans notre étude l'identification des pratiques agricoles et environnementales qui agissent sur les fonctions écologiques permet de mettre en évidence les liens clés entre le milieu, les pratiques et le développement des cultures.

#### 1.1.2 Complémentarité des espèces et variabilité des traits

Les résultats issus des **chapitres 1 et 4** ont permis d'identifier les traits majeurs pour la régulation des adventices et l'amélioration des flux d'azote mais également d'identifier le mode d'assemblage de ces traits pour la réalisation de ces services et ainsi d'apporter des réponses aux **questions de recherche 4 et 5** qui interrogeaient la nature et le mode d'assemblage des traits impliqués dans la régulation des adventices et l'amélioration des flux d'azote. Des indicateurs comme la divergence fonctionnelle et la valeur moyenne des traits ont été mobilisés dans les **chapitres 3 et 4** pour qualifier la complémentarité des espèces dans un mélange. De ces résultats, il ressort qu'il est indispensable que les espèces choisies pour la conception d'un mélange soient complémentaires dans l'utilisation des ressources et pour les services recherchés. La complémentarité s'observe dans les mélanges composés d'espèces

dont les exigences en matière de ressources sont contrastées conduisant à une exploitation plus complète des ressources disponibles (Litrico and Violle, 2015; Loreau and Hector, 2001). Par exemple, dans le sol, les différentes profondeurs d'enracinement permettent aux plantes d'absorber de l'eau ou des nutriments provenant de différentes couches du sol, ce qui limite la concurrence. Les espèces du mélange, dans cette configuration occupent des niches écologiques différentes (Engbersen et al., 2022). Damour et al. (2014) dans la même logique conclut que les plantes peuvent être considérées comme complémentaires si elles occupent des niches aériennes différentes et évitent la compétition pour la lumière.

Au-delà de la valeur moyenne et la divergence fonctionnelle, d'autres indicateurs sont utilisés, notamment en génétique, pour évaluer la capacité de deux espèces à être conduites en mélange. L'aptitude générale au mélange (*general mixing ability*-GMA) et l'aptitude spécifique au mélange (*specific mixing ability*- SMA) sont des indicateurs utilisés pour les mélanges variétaux et plus récemment dans le cadre des mélanges d'espèces (Forst et al., 2019; Haug, 2021) pour évaluer la complémentarité de deux espèces en mélange pour le rendement. Sur cette base, les génotypes performants doivent présenter une aptitude générale au mélange (GMA) élevée, c'est-à-dire conduire à un rendement de mélange total élevé parmi plusieurs partenaires de mélange potentiels, et une faible variance de l'aptitude spécifique au mélange (SMA), c'est-à-dire peu ou pas d'effet de l'interaction spécifique avec les partenaires du mélange. Par exemple sur un mélange blé-pois, Haug (2021) a identifié 4 traits clés qui ont eu un impact sur le rendement total du mélange. Ils ont toutefois signifié que trois traits (la vigueur précoce, le début de la floraison et la longueur de la stipule), devraient être considérés comme des cibles principales pour la sélection en vue d'une culture mixte car l'aptitude au mélange de ces traits était intéressante. Cette approche pourrait être complémentaire à la nôtre, notamment à travers l'identification de traits qu'il faut maximiser dans la conception des mélanges d'espèces car ayant une bonne aptitude au mélange et celle qu'il faut minimiser. On pourra ainsi focaliser la recherche de complémentarité sur les traits qui ont une bonne aptitude au mélange.

La complémentarité est souvent évaluée par des indicateurs dont le calcul est basé sur des valeurs de traits mesurés en culture pur. Or, de nombreux travaux ont mis en évidence la variabilité des traits des plantes suivant différents facteurs dont la variabilité liée au passage d'une conduite pure à une conduite en mélange (Römermann et al., 2016). Dans nos **résultats**

**du chapitre 3** nous avons montré que les valeurs de traits variaient différemment selon les espèces mais également selon les traits, répondant ainsi à **la question 3. Les hypothèses associées (hypothèses 2 et 3) selon lesquelles les valeurs de traits sont différentes selon la conduite (pure vs mélange) et selon la nature du trait sont vérifiées.** En effet, le mélange d'espèces engendre une modification dynamique des stratégies fonctionnelles des espèces cultivées leur permettant de s'ajuster aux interactions biotiques afin de maximiser leur compétitivité dans le mélange. Cette variabilité des valeurs de trait en mélange sera plus ou moins grande en fonction du trait considéré et de sa plasticité. D'après Borg et al. (2018), les traits liés à la compétition comme la hauteur végétative ou la biomasse aérienne seraient plus plastiques comparativement à des traits comme la teneur en matière sèche ou la surface foliaire spécifique).

### 1.1.3 Utilisation des traits fonctionnels pour l'amélioration des espèces

Les programmes de sélection cherchent généralement à optimiser des caractéristiques agronomiques, telles que la qualité et la quantité des semences, la production de biomasse et la résistance aux parasites et aux maladies (Annicchiarico et al., 2019). Il est évident que cet objectif doit être maintenu lorsqu'un mélange de cultures est la cible de la sélection, mais d'autres caractéristiques doivent également être intégrées et optimisées, y compris, et c'est essentiel, l'aptitude à être associée à une autre espèce (Haug, 2021). L'amélioration des espèces a souvent consisté à améliorer les traits des espèces en pur puis à les transposer dans les mélanges, ce qui peut être inadapté dans certains cas, car une plante performante en culture pure ne le sera pas forcément en mélange. Il faut donc cibler les traits des plantes qui seront performants en mélange lorsque les plantes sélectionnées sont destinées aux mélanges d'espèces. Par exemple, les traits de réponse liés à la tolérance à l'ombre ont été utilisés pour sélectionner des plantes de couverture appropriées dans les vergers (Mauromicale et al., 2010). Dans cette perspective, les traits majeurs que nous avons identifiés pour la réalisation des services écosystémiques (**les résultats des arbres fonctionnels des chapitres 1 et 4**) est une information qui pourrait orienter les sélectionneurs sur les traits des plantes à améliorer/sélectionner dans l'objectif de rendre des services autres que l'augmentation des

rendements (Itoh and Sato, 2023). Une réorientation des objectifs vers d'autres critères que le rendement permettrait de sélectionner des espèces pour différents services écosystémiques.

### 1.2 Une vision systémique à l'échelle de la rotation

#### 1.2.1 La temporalité de la réalisation des services écosystémiques dans les systèmes de culture

Dans nos travaux, notamment les arbres fonctionnels construits dans **le chapitre 4**, nous nous sommes focalisés sur la réalisation des services écosystémiques durant la conduite du mélange l'année même de leur conduite sans tenir compte des services écosystémiques qui se réalisent sur un temps plus long. Pourtant, la réalisation des services écosystémiques peut ne pas être immédiate et s'effectuer sur une temporalité différente de la conduite du mélange. Les services écosystémiques, en fonction de la dynamique des fonctions impliquées, peuvent se réaliser sur des pas de temps plus ou moins long. Par exemple, des services écosystémiques tels que la gestion des adventices s'observe l'année même de la conduite des mélanges, à travers la réduction du nombre et de la biomasse des adventices (réduction de la nuisibilité directe des adventices). Par contre, cette régulation peut être évaluée à plus long termes lorsque l'on s'intéresse plutôt à l'évolution du stock semencier des adventices (Moonen and Barberi, 2004). Une étude pluriannuelle a montré que les services liés à la fertilisation des sols comme la restitution d'azote par les légumineuses nécessitent un horizon d'évaluation de 3 à 5 ans (Rusch et al., 2016). Un autre exemple est la minéralisation des résidus de cultures qui peut être diffuse dans le temps et qui contribue à la fertilité du sol et à la disponibilité de l'azote pour les cultures suivantes. Maeder et al. (2002) concluent qu'il faut au minimum 15 à 20 ans pour observer tous les bénéfices agronomiques et environnementaux d'un passage à l'agriculture biologique, comme l'amélioration durable de la fertilité des sols. Dans la même logique Jordan et al. (2007) ont montré que les services de régulation des ravageurs et maladies se manifestent généralement à court moyen terme (1-2 ans) après la mise en place de cultures diversifiées. La réalisation des services écosystémiques, comme nous l'avons signifié dans le paragraphe précédent, peut s'étendre sur plusieurs années et donc à l'échelle de la rotation culturale et au-delà. Selon Himes et al. (2020), la qualité et la durabilité de services comme la régulation de l'azote dépendraient de l'organisation temporelle et spatiale des cultures au sein du système de production. Une évaluation pluriannuelle à l'échelle du système de culture est nécessaire

pour appréhender correctement le panel de services écosystémiques (Montoya et al., 2019). En effet, tenir compte des cultures qui sont conduites après un mélange peut accroître l'effet du service rendu par le mélange dans l'ensemble du système de production. Tenir compte de la rotation dans la conception du mélange permet de mettre en avant le fait que les services rendus, le sont dans un système continu. Cet aspect systémique a été expliqué pour la régulation des maladies et des insectes, par Larkin et al. (2010) qui ont montré via un dispositif pluriannuel que la rotation des cultures permet de casser les cycles épidémiques en limitant l'effet d'enchaînement des précédents sensibles. Il n'est donc pas possible de faire les mêmes mélanges d'année en année car ils entraîneraient l'émergence ou favoriseraient les insectes et maladies adaptés à ces mélanges. S'agissant de l'amélioration des flux d'azote, plusieurs auteurs ont montré que les résidus des légumineuses incorporés dans le sol rendaient disponible de l'azote fixé pour la culture suivante (Jensen, 1996; Naudin et al., 2010; Bedoussac et al., 2015). Peoples et al. (2009) ont estimé que 30% de l'azote fixé par la luzerne pendant sa culture peut être réutilisé par les cultures suivantes. Dans ce cas de figure, la culture suivant un mélange avec une légumineuse doit permettre de valoriser l'azote issu du mélange précédent. Ce qui permet de mettre en évidence le fait que les services sont interconnectés, d'une année à l'autre et que le choix d'un mélange ne se fait pas forcément en tenant compte des services rendus l'année même du mélange mais en regardant les bénéfices en termes de stabilité et de cohérence à l'échelle de la rotation. Le choix des espèces peut donc se raisonner à l'échelle de la succession globale.

Pour des raisons de simplification, ce travail s'est limité sur la seule durée de la conduite du mélange ; mais rien n'empêchera *a minima* lors du développement de l'outil de proposer des informations sur les effets plus long terme connus selon les choix de mélanges.

### 1.2.2 Compromis entre services écosystémiques et disservices : synergies et antagonismes

Le choix des espèces est réalisé dans le but de rendre des services écosystémiques tout en réduisant les disservices associés à ces mélanges (Ouattara et al., 2023b). Un compromis existe entre les services écosystémiques ; en effet, maximiser un service peut avoir un effet négatif ou positif sur un autre service. Par exemple, les antagonismes peuvent être liés à la relation antagoniste entre augmenter la production avec des espèces productives et le fait de fournir

certain services comme la gestion des adventices ou la fourniture en azote par des plantes peu productives. Dans les travaux de Cherié (2020) sur le soja associé à d'autres espèces, l'auteur montre que la productivité du soja était antagoniste à la productivité de la culture associée et au contrôle des adventices. Le choix tient compte, de ce fait, des compromis entre services tout en intégrant des disservices potentiels. Des effets synergiques peuvent également exister entre différents services écosystémiques rendus par les systèmes de culture. Dans ce cas, leur optimisation conjointe devient alors un objectif majeur pour la conception de l'agroécosystème. La capacité des systèmes agricoles à remplir de multiples fonctions devra être davantage considérée à l'avenir. En effet, selon la littérature scientifique, les attentes sociétales envers une agriculture multifonctionnelle ne cessent de s'accroître (Huang et al., 2015; Jordan and Warner, 2010; Van Huylenbroeck et al., 2007). Il sera donc primordial de prendre en compte les interactions entre services écosystémiques dans l'élaboration de systèmes de culture performants à la fois d'un point de vue environnemental et productif, afin de répondre aux défis futurs du secteur agricole. **Les chapitres 1 et 4 de cette thèse** apportent des connaissances sur ces compromis et une réflexion sur leur gestion à l'échelle annuelle. Tenir compte du choix des espèces du mélange au sein d'une rotation permet d'intégrer l'effectivité des services et d'intégrer les compromis entre services sur le long terme (cf. 1.2.1). Les mélanges trouvent pleinement leur importance lorsque leur conception est intégrée dans la réflexion de la rotation (Meunier et al., 2022a, 2022b). Tribouillois et al. (2016) expliquent qu'associer une culture commerciale à une culture de service permet d'en tirer des bénéfices pour la culture suivante, par exemple en termes de fertilisation azotée comme le démontrent Garnier et al. (2003). Il serait donc possible, d'enchaîner uniquement des mélanges dans une rotation, à conditions d'associer des espèces peu compétitrices à une culture principale, de diversifier suffisamment les familles d'espèces pour ne pas favoriser le cycle de certains bioagresseurs. Cela pourrait être notamment mieux valorisé en agriculture de conservation.

### 1.3 Les freins à la mise en place des mélanges d'espèces

Dans notre introduction nous avons précisé que le développement et l'adoption des mélanges étaient faibles à cause d'un certain nombre de verrous, des verrous liés aux connaissances sur la conception des mélanges appropriés mais également des verrous sociotechniques (Magrini

et al., 2016; Meynard et al., 2018b) que nous n'avons pas étudiés dans le cadre de nos travaux. Il est important de signaler que ces verrous sociotechniques sont aussi importants que les verrous liés aux connaissances. Si la production de connaissances aboutit à la conception de mélanges intéressants sans que les autres verrous ne soient levés, l'adoption des mélanges par les praticiens demeurera faible.

Dans la suite de cette partie nous reviendrons sur les principaux résultats obtenus sur les mélanges étudiés puis nous discuterons la « co-évolution » nécessaire entre la production de connaissances et les autres verrous au développement des mélanges.

### 1.3.1 Des mélanges essentiellement basés sur les moyens techniques disponibles

Dans le **chapitre 2**, l'une de **nos questions de recherche traitait de la diversité des mélanges et des services associés**. Nos résultats ont montré que 84% étaient des mélanges bispécifiques et que la culture simultanée des espèces était la plus rencontrée (>70%). Comme l'a montré Lizarazo et al. (2020), les cultures simultanées ou synchrones peuvent être gérées ensemble, ce qui permet à l'agriculteur d'éviter de revenir plusieurs fois dans le même champ pour effectuer des travaux spécifiques, contrairement aux mélanges asynchrones, cela constitue une économie de temps, de travail et de carburant. Aussi, compte tenu de la complexité pour gérer les mélanges de plusieurs espèces, les mélanges de plus de 2 espèces sont peu représentés car ajoutant une complexité technique à la conduite que les agriculteurs ne peuvent aisément assurer. Au vu de nos résultats et ceux de la littérature, il ressort que la maîtrise technique dans la conduite d'un mélange, même de seulement deux espèces, est un élément clé dans le choix des mélanges.

Il est toutefois important de noter qu'au-delà de la faisabilité technique de la conduite du mélange d'autres enjeux guident le choix des agriculteurs, à savoir le type de service recherché. En effet, nous avons montré que 60% des mélanges de cultures étaient des mélanges entre une céréale et une légumineuse, notamment des légumineuses à graines. Cela est lié à la capacité fixatrice de l'azote atmosphérique des légumineuses et à la double production obtenue à travers les légumineuses à graines. Nous avons également montré qu'en agriculture biologique la gestion des adventices était le service le plus rendu par les mélanges. Selon la littérature (Verret et al., 2020), la recherche des services écosystémiques a pour objectif de répondre à des enjeux de production (réduction des intrants de synthèse, gains économiques,

...). Les pratiques des agriculteurs (y compris le choix des espèces) dépendent de ces objectifs. Après cette première étape de définition des objectifs, dans le pool d'espèces possibles, les agriculteurs choisissent celles qu'ils connaissent le mieux et qui sont les mieux adaptées au matériel agricole dont ils disposent et aux conditions pédoclimatiques locales. C'est en cela que les outils d'aide à la conception peuvent être un support important dans l'apport et la synthèse des connaissances nécessaires à l'agriculteur pour le choix des espèces de son mélange.

### 1.3.2 Des freins au-delà des connaissances sur la conduite des mélanges

L'un des verrous majeurs est le manque de matériel agricole adapté pour la conduite et le conditionnement des mélanges. Cette inadaptabilité du matériel concerne le semis, les pratiques de gestion des cultures, les récoltes, le tri et la vente des récoltes. Les semoirs standards ne permettent généralement pas un mélange homogène et maîtrisé des semences de taille et de densité variables (Findeling, 2001). L'apport d'intrants de façon ciblée ainsi que le développement d'engins de déchaumage et de désherbage post-levée sélectifs est nécessaire pour gérer les interventions culturales dans les associations (Malézieux et al., 2009a). Lors des récoltes, les moissonneuses-batteuses doivent être adaptées pour collecter sans dommages des cultures à des stades de maturité différents (Brooker et al., 2015; Tribouillois et al., 2016a). Le développement de machines multifonctions capables de séparer les espèces à la récolte est nécessaire selon Corre-Hellou et al. (2011), ce qui n'est pas le cas aujourd'hui. Les récoltes doivent ainsi être triées, pour valoriser chaque production à sa juste valeur, selon leurs compositions et quantités variables. Corre-Hellou et al. (2011) expliquent qu'un tri efficace est nécessaire pour répondre aux exigences qualitatives spécifiques de chaque débouché commercial (meunerie, alimentation animale, semences...). De nombreux transformateurs refusent d'utiliser des cultures mixtes, car le risque de contamination croisée avec des sous-produits potentiellement allergènes augmente. Sans tri, les impuretés générées par le mélange peuvent pénaliser certains débouchés très sélectifs en termes de pureté spécifique induisant des pertes de qualité et de valeur ajoutée (Pelzer et al., 2014a). Le tri des récoltes étant coûteux, les agriculteurs ne sont pas enclins à supporter ces charges supplémentaires.

De plus, les aides et subventions restent calibrées sur les cultures pures et négligent les mélanges plurispécifiques. Ces dernières années des efforts ont été faits notamment à travers les Mesures Agroenvironnementales et Climatiques (MAEC) de la politique agricole commune (PAC) qui ont pour objectif d'encourager les agriculteurs à adopter ou maintenir des pratiques respectueuses de l'environnement tout en restant économiquement viables. Elles accompagnent les exploitations qui s'engagent dans des itinéraires techniques alliant rentabilité économique et performances environnementales, dont les systèmes plurispécifiques comme les mélanges. Toutefois, cela reste insuffisant, car le déblocage devrait intervenir sur toute la chaîne de production, notamment avec l'acceptation des coopératives d'acheter des productions constituées de graines mélangées sans les dévaloriser et même d'y accorder une valeur ajoutée, et que le coût financier du tri soit supporté par ces coopératives ou directement par les industries. Ces incitations, favoriseront le changement de mentalité et réduira la réticence de certains agriculteurs à essayer de conduire des cultures en mélange.

Un autre verrou est le manque d'espèces de diversification performantes en mélange. Plusieurs études ont démontré l'influence importante du génotype sur les performances agronomiques des cultures associées (Annicchiarico and Piano, 1994; Barillot et al., 2014; Haug et al., 2023). Or, les programmes de sélection variétale se focalisent principalement sur l'évaluation des espèces en culture pure. Les résultats obtenus pour les variétés en culture pure ne se transposent que partiellement à leur comportement en mélange cultural (Annicchiarico et al., 2019). Il semble donc y avoir un manque de génotypes spécifiquement sélectionnés pour leur aptitude au mélange plurispécifique. Leur productivité potentielle en association n'est probablement pas optimale. Cette limite génétique pourrait expliquer que le plein potentiel agronomique de cette pratique n'est aujourd'hui que partiellement atteint. Une sélection variétale ciblant spécifiquement les mélanges d'espèces pourrait lever ce verrou et permettre d'améliorer les rendements en mélange.

Les sorties de nos travaux ne traitent pas de ces verrous et de leurs impacts sur le choix des espèces ; ils peuvent permettre au contraire de proposer une gamme des possibles élargie, qui pourraient questionner ces verrous socio-techniques.

### 2 Des connaissances complémentaires détenues par les acteurs

#### 2.1 Complémentarité et spécificité des connaissances

Afin de parvenir à une compréhension mutuelle des différentes parties prenantes et d'améliorer la transition vers une agriculture durable, les interactions entre et au sein des différents acteurs doivent être facilitées. La mobilisation de différentes sources de connaissances, provenant de praticiens et de scientifiques que ce soit pour l'analyse des types de mélanges et des services rendus (**chapitre 2**), pour la construction d'arbres fonctionnels (**chapitres 1 et 4**) ou pour la conception d'un prototype d'outil (**chapitre 5**), a montré une complémentarité des différents acteurs dans la production de connaissances. Les scientifiques en apportant des cadres de réflexion conceptuels et les agriculteurs et conseillers avec une expertise basée essentiellement sur leur expérience issue du terrain et des interactions avec leurs pairs. Par exemple, dans notre étude lors de la construction des arbres fonctionnels, les scientifiques apportaient beaucoup d'informations conceptuelles nécessaires pour la formalisation du modèle traits-fonctions-services tandis que les agriculteurs insistaient sur l'importance de tenir compte des pratiques et du contexte de production dans la construction de ces arbres fonctionnels. Selon Tengö et al. (2014), la diversité et la spécificité des différentes sources de connaissances, dans leurs synergies et leurs antagonismes sont essentielles à l'intégration des connaissances, à l'enrichissement mutuel des connaissances et à l'émergence de connaissances actionnables (Figure 6. 7). Mobiliser les acteurs (agriculteurs, conseillers, scientifiques et coopératives) et leur expertise dans des ateliers de partage de connaissances est cohérent avec un changement radical du modèle d'innovation, pour concevoir des systèmes adaptés localement et aux conditions des praticiens (Jeuffroy et al., 2022; Leclère et al., 2021; Prost, 2008; Salembier et al., 2023). La production scientifique a contribué et contribue effectivement à l'évolution de l'agriculture. Toutefois, cette production de connaissances est très normée, utilisant toujours les mêmes outils et parfois ne diversifiant pas les objets d'études, ce qui peut conduire très vite à un déphasage entre les connaissances produites et les besoins dans un contexte très changeant. En effet, les incertitudes importantes liées aux changements dans les politiques, les prix, les technologies, le climat, les exigences de qualité, etc. nécessitent une adaptation rapide des agriculteurs (Darnhofer et al., 2010). Cette adaptation est mieux prise en charge par les réseaux d'agriculteurs qui peuvent stimuler les processus d'apprentissage social continu (Kroma, 2006; Oreszczyn et al., 2010; Schneider et al., 2010).

Ainsi, les initiatives alternatives en faveur de l'agriculture durable sont principalement portées par des réseaux, par le biais du coapprentissage, du soutien mutuel et d'autres mécanismes informels (Curry and Kirwan, 2014). Mobiliser cette expertise pour construire des savoirs en relation avec ceux scientifiques est un bon moyen de créer des connaissances appropriées et localement adaptées. Dans une même logique Leclère et al. (2021), soulignent la pertinence d'une telle approche pour soutenir, à faible coût, la production de connaissances exploitables pour concevoir des systèmes de culture diversifiés peu connus et poursuivre l'identification d'axes pertinents pour les programmes de recherche-action.

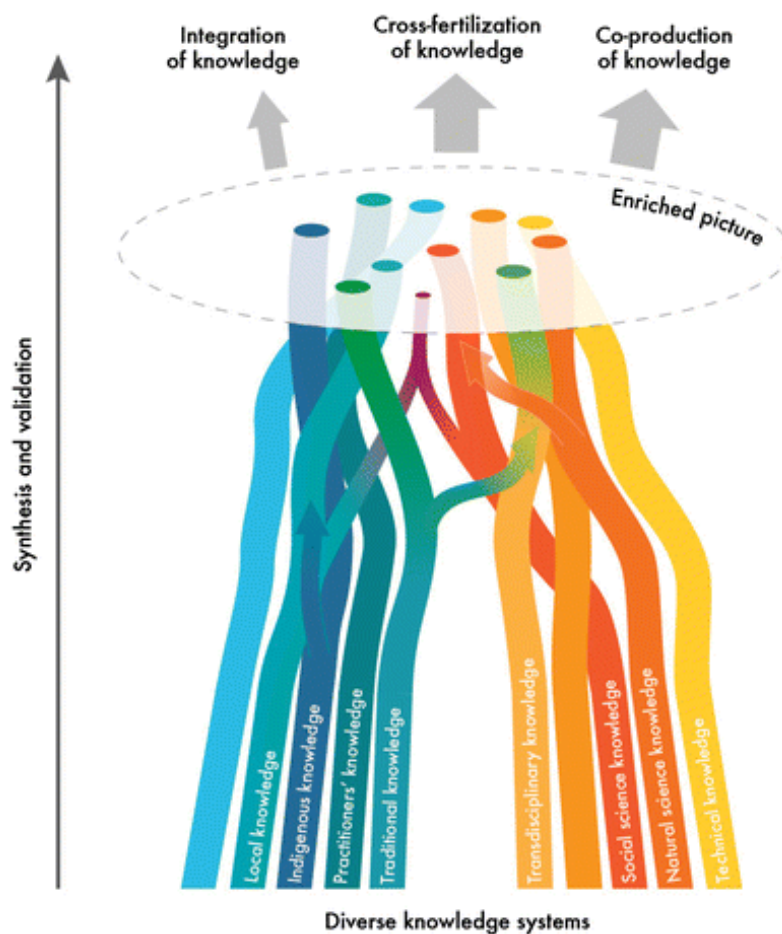


Figure 6. 1: Illustration d'une approche fondée sur des bases de données multiples, dans laquelle divers systèmes de connaissances contribuent à enrichir l'image d'un problème ou d'un sujet de préoccupation donné (Tengö et al., 2014).

### 2.2 L'hybridation des connaissances ne fait pas tout

**L'une de nos hypothèses (hypothèse 7) suggérait que l'hybridation des connaissances permettrait de combler les trous de connaissances.** Nous avons montré plus haut que l'approche multiacteurs a permis d'obtenir des informations plus complètes et de combler certains trous de connaissances. Toutefois pour certaines connaissances, l'hybridation n'a pas permis de combler les trous de connaissances car la production scientifique en la matière était peu fournie et/ou que les praticiens n'avaient pas d'expérience en la matière pour apporter leur expertise. Les connaissances disponibles chez les acteurs peuvent se recouper partiellement mais sans répondre à l'ensemble des questions soulevées. De ce fait, certains verrous techniques ou systémiques complexes restent irrésolus malgré l'apport des points de vue variés (Meynard et al., 2017a; Ryschawy et al., 2017). Par exemple lors de la construction des arbres fonctionnels (**chapitre 4**), la fonction « allélopathie » intégrée dans le service de régulation des adventices par certaines espèces a été largement discutée car les réponses étaient plutôt basées sur des connaissances empiriques peu étayées. Comme le souligne Ryschawy et al. (2017) le niveau de complexité du problème traité dépasse parfois les savoirs disponibles, nécessitant davantage de recherches ciblées. Une autre explication par Meynard et al. (2017) est que cette incapacité à combler des trous de connaissances pourrait venir d'un manque de diversité dans les acteurs mobilisés, certains points de vue clés pouvant alors être absents.

### 2.3 Validité et évaluation des connaissances

Les systèmes de connaissances locales (réseaux d'agriculteurs) ainsi que les connaissances des praticiens (agriculteurs et conseillers) peuvent être valables et utiles dans les processus de co-conception. La question du périmètre de validité et de la contribution relative de chaque acteur dans le processus de partage des connaissances est souvent discutée dans les démarches d'hybridation des connaissances. Par exemple, comment faire la différence entre des « savoirs réels » et des « croyances ». Pour s'assurer de la qualité des connaissances, différents auteurs expliquent que la sélection appropriée des parties prenantes et la définition claire des objectifs fixés durant les ateliers sont des éléments déterminants pour garantir la qualité des résultats (Jeuffroy et al., 2022; Reau et al., 2012). Dans notre étude, tous les acteurs concernés, bien que

leur domaine d'expertise soit différent, ont été considérés comme ayant une importance égale. L'arbre fonctionnel construit est issu d'un équilibre des apports de chacun, les propositions retenues découlant de discussions collectives argumentées.

Les connaissances informelles des agriculteurs sont souvent comparées et opposées aux connaissances issues des scientifiques. Dans cette relation binaire, les connaissances informelles sont souvent reléguées au second plan, alors que "les connaissances scientifiques ont atteint une hégémonie intellectuelle pratiquement incontestée" (Kloppenburger, 1991). Pourtant, dans de nombreux cas décrits dans la littérature, les connaissances des agriculteurs étaient la source de connaissances la plus importante et la plus fiable, car elles sont considérées comme pertinentes et significatives au niveau local (Šūmane et al., 2018). Dans leurs activités quotidiennes, les praticiens s'appuient principalement sur les connaissances qu'ils ont accumulées, souvent sur de longues périodes, grâce à leur expérience pratique et leurs facultés d'observation : faire, expérimenter et observer, pour adapter leur système de production. Ces connaissances liées à leur expérience sont donc utiles pour alimenter les processus de construction du savoir.

Plusieurs auteurs suggèrent de croiser l'avis des différents acteurs sur les savoirs partagés, d'analyser la cohérence des savoirs empiriques avec d'autres savoirs notamment scientifiques, d'évaluer les connaissances empiriques par leur capacité à être précisées, complétées voire infirmées par les autres acteurs (Labarthe and Laurent, 2013; Meynard et al., 2017b; Ryschawy et al., 2017; Valencia et al., 2019). La transparence du processus d'échanges entre acteurs et la prise en compte de leur diversité garantit la robustesse des savoirs validés. C'est exactement ce que nous avons effectué dans notre démarche à travers les séances de discussion des ateliers et la confrontation à la littérature scientifique lors de nos phases de synthèse. Toutefois, il est important de noter que lorsque les connaissances sont essentiellement empiriques, plusieurs études ont démontré l'intérêt de mener des expérimentations à la suite d'ateliers participatifs de partage de connaissances, afin de valider les résultats obtenus de manière collective ou de les adapter aux conditions locales (Leclère et al., 2021; Reau et al., 2012). La modélisation représente également une approche pertinente pour évaluer et faire évoluer les connaissances issues de ces réflexions croisées (Louarn and Song, 2020; Ouattara et al., 2023b). Pour que ces savoirs empiriques et contextualisés puissent bénéficier à d'autres situations, il

convient de les formaliser sous une forme générique, c'est-à-dire de les reformuler de manière à ce qu'ils ne soient plus dépendants du seul contexte dans lequel ils ont été produits (Toffolini et al., 2017a; Girard and Magda, 2020). C'est ce que nous avons entrepris de faire en agrégeant les connaissances issues des ateliers dans des arbres fonctionnels génériques.

### 3 Une approche méthodologique originale et complémentaire

#### 3.1 Quatre approches de production de connaissances complémentaires

Dans ce travail de thèse, nous avons utilisé quatre méthodologies de production de connaissances, à savoir une production de connaissances en se basant sur (i) La construction et l'analyse d'une base de données existante, (ii) une expérimentation au champ, (iii) des ateliers de partage de connaissances et (iv) de la modélisation (Figure 6. 2). L'analyse des données compilées (**chapitre 2**) nous a permis d'identifier des espèces intéressantes pour l'expérimentation. Il en est de même pour le **chapitre 1** sur lequel nous nous sommes basés pour l'identification des traits importants à mesurer en expérimentation. Ainsi, ces deux approches (analyse d'une base de données et atelier de partage de connaissances) ont permis de choisir les espèces et les traits pour la construction de notre protocole d'expérimentation (**chapitre 3**). Le choix des espèces à expérimenter a été fait en choisissant de travailler sur des espèces peu connues en mélange et contrastées du point de vue de leur architecture aérienne. Le choix des traits à mesurer a été fait en fonction de leur importance dans les arbres fonctionnels issus des ateliers de partage de connaissances du **chapitre 1 et 4**. Un deuxième niveau de complémentarité des approches est que les arbres fonctionnels construits en atelier (**chapitre 4**) ainsi que les résultats obtenus lors de l'expérimentation (**chapitre 3**) ont permis de construire des règles d'assemblage des espèces que nous avons utilisées pour évaluer par modélisation les niveaux de services rendus par différents mélanges binaires (**Chapitre 5**). Moraine et al. (2017) montrent qu'il est fructueux d'articuler les modélisations systémiques pour représenter la complexité des systèmes et les approches empiriques pour valider les hypothèses de modèles. Cherièr (2020) après une étude expérimentale conclut que la modélisation serait un moyen complémentaire à l'expérimentation pour comprendre les cultures associées. La modélisation apparaît comme un outil complémentaire pertinent pour évaluer diverses combinaisons d'espèces dans différents contextes pédoclimatiques. Cela

constitue une plus-value par rapport aux essais expérimentaux souvent conduits sur quelques sites. Elle permet également d'estimer des variables complexes à évaluer sur le terrain, comme la lixiviation des nutriments.

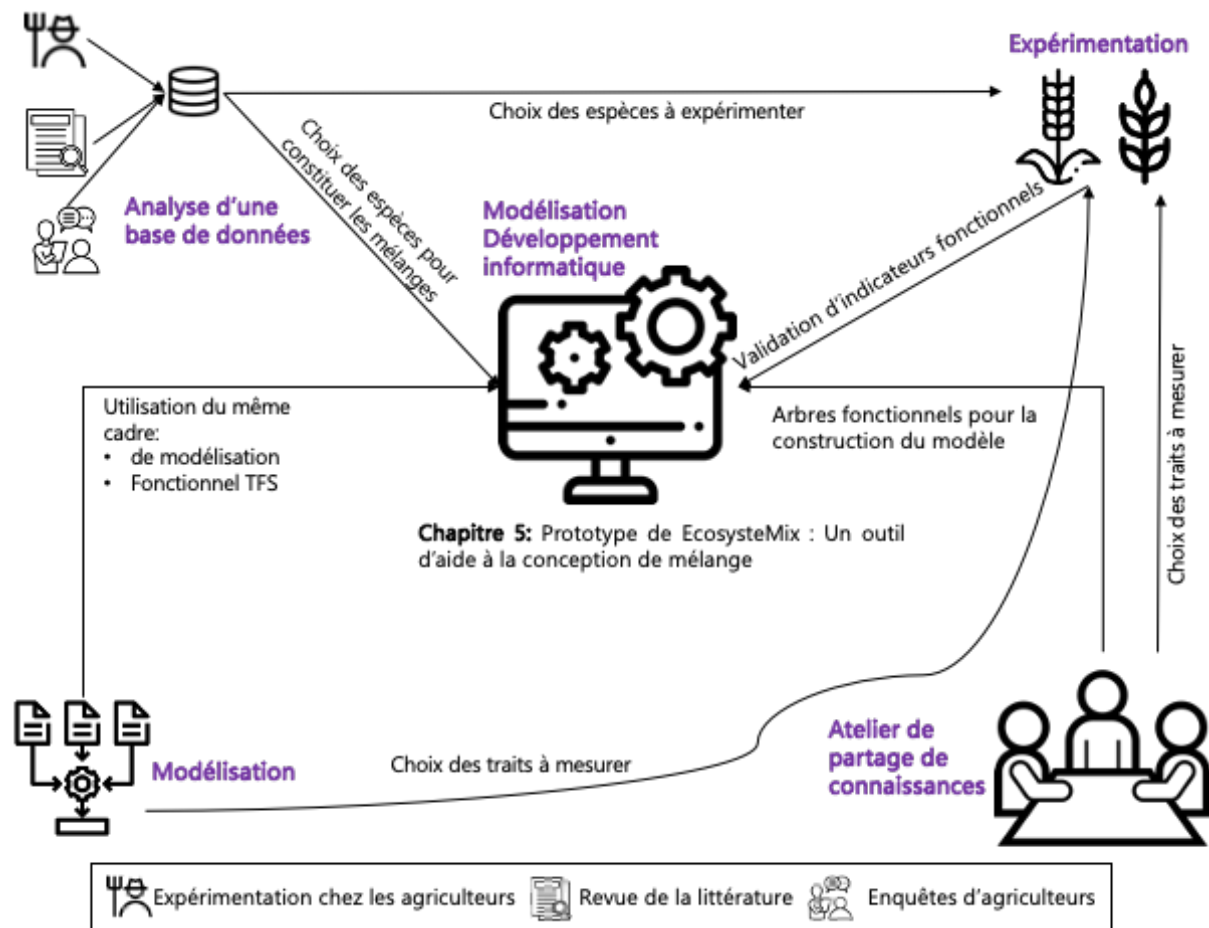


Figure 6. 2: Synthèse de l'approche méthodologique utilisée dans le cadre de la thèse et des liens entre les différentes étapes.

3.2 Des ateliers de partage de connaissances nécessaires pour une prise en compte de toutes les connaissances, empiriques et scientifiques.

Le cadre traits-fonctions-services (**chapitres 1 et 4**) sur lequel nous nous sommes basés pour la conduite des ateliers de partage de connaissances et la construction des arbres fonctionnels a été bien pris en main par les différents acteurs. Dans un processus de conception et de partage des connaissances, l'association des différents acteurs doit se faire dès le départ et à toutes les étapes de réflexion, ce qui n'a pas été le cas pour le choix du cadre de réflexion traits-fonctions-services. Même si nous n'avons pas eu de rejet de ce cadre comme support de

réflexion, les différents acteurs auraient pu être imperméables à celui-ci car n'étant pas une approche habituelle de réflexion pour eux. Force est de constater que, autant dans le cas de la modélisation pour le colza associé à des plantes de service (**chapitre 1**) que pour notre prototype (chapitres 4 et 5), les acteurs n'ont eu aucun mal à s'approprier les concepts de l'écologie fonctionnelle. Les ateliers de partage de connaissances que nous avons mobilisés diffèrent des ateliers de conception, mobilisés souvent en agriculture (Jeuffroy et al., 2022). Mais certaines caractéristiques et conditions de réussite ont été reprises pour nos propres ateliers : partage de connaissances commune avec les acteurs, choix soignés des participants et de leurs rôles, dynamique des séquences. Mais une différence majeure réside dans la dynamique d'exploration des concepts et des connaissances. Des théories de la conception ont été élaborées pour conduire avec la plus grande rigueur des ateliers de conception. Notamment l'approche C-K (Hatchuel and Weil, 2009, 2003) qui est basée sur l'existence de relations étroites entre deux espaces caractérisés par une expansion conjointe : un espace des concepts (C) et un espace des connaissances (K). L'exploration commence par la définition d'un concept initial C0, indécidable, désirable et ambitieux, souvent défini par un oxymore, à partir d'une base de connaissances initiale K0. La mobilisation et la production de nouvelles connaissances vont ensuite permettre de partitionner le concept initial en plusieurs attributs (branches de l'arbre). Si nous avons procédé de cette manière pour définir la meilleure façon de réfléchir la conception des mélanges d'espèces en définissant par exemple comme C0 « Mélanger des espèces » il n'est pas certain que le cadre de réflexion et le concept soient ceux basés sur l'approche Traits-Fonctions-Services en ateliers de partage de connaissances. Néanmoins, la logique systémique indispensable à la conception de mélanges d'espèces aurait sûrement conduit à raisonner en « fonctions attendues », en « objectifs de résultats », ce qui n'est pas orthogonale à la chaîne causale Traits-Fonctions-Services.

Par ailleurs, un léger déséquilibre entre les différents participants aux ateliers de conception a été constaté. Sur l'ensemble des ateliers conduits durant la thèse, les scientifiques étaient les plus nombreux, nous avons eu au maximum deux agriculteurs à la fois, quand nous avons eu une participation de 6 scientifiques et 6 conseillers lors d'un même atelier. Cela s'explique par l'indisponibilité des agriculteurs empêchés par leurs activités agricoles, mais aussi parce que les agriculteurs ayant l'expertise des mélanges sont peu nombreux et très sollicités par les acteurs de la recherche. Même si nous ne pensons pas que cela aurait donné une autre

direction aux résultats, nous pensons qu'il serait important pour l'organisation de futurs ateliers d'avoir une représentativité homogène des différents acteurs dans la mesure du possible.

### 3.3 L'expérimentation : un support important pour la validation d'hypothèses

La conduite de l'expérimentation (**chapitre 3**) nous a permis d'évaluer la variabilité des traits entre conduite en pur et en mélange. Même si nous nous sommes focalisés sur des mélanges bispécifiques pour mieux caractériser les relations, les mélanges de plus de deux espèces sont de plus en plus pratiqués (**chapitre 2**). La prise en compte de mélanges de plus de deux espèces lors de prochaines expérimentations permettrait de poser les bases pour la conception de systèmes beaucoup plus diversifiés. En outre, la mobilisation d'un système substitutif (c.-à-d. que chaque espèce est semée à 50% de sa densité en pur) n'est pas la plus adaptée pour tous les mélanges. Pour Cherièr (2020), un dispositif additif peut être plus pertinent quand on recherche à maximiser la production d'une espèce que l'on juge principale. Par exemple, soutenir qu'une association additive entre une légumineuse à 100% de sa densité avec du soja à 50% ou moins de sa densité, pourrait faciliter l'atteinte d'un service élevé de production du soja. Suivant la même idée, Raseduzzaman and Jensen (2017) expliquent que des ratios asymétriques (1:3 ou 3:1) peuvent être adaptés pour des espèces très complémentaires sur le plan fonctionnel.

Nous avons choisi d'expérimenter des espèces contrastées, complémentaires et peu cultivées même en pur, dont la conduite n'était pas aisée. Par exemple sur les deux années de production et sur les deux sites nous avons eu des problèmes d'altises (*Alticinae spp.*) et de levée pour la caméline. La première année, nous n'avons pas pu effectuer toutes les mesures sur cette espèce, et la deuxième année les attaques d'altises (*Alticinae spp.*) ont énormément impacté sa croissance. En outre, nous avons eu des difficultés pour la gestion des adventices. Ayant fait le choix de ne pas utiliser d'herbicide ni de désherbage mécanique, l'expérimentation s'est retrouvée envahie par les adventices et nous avons été contraints de désherber manuellement hors de nos zones de mesures pour ne pas perdre l'expérimentation. Cela met en lumière le fait qu'à l'échelle de dispositifs factoriels comme le nôtre, nous pouvons utiliser des moyens de gestion qui seraient difficilement applicables par les agriculteurs.

### 3.4 La modélisation : Une double utilisation comme un outil d'aide à la conception et comme un outil de simulation pour tester des hypothèses.

La première utilisation de la modélisation dans le **chapitre 1** pour évaluer les plantes de service à associer au colza, a montré que cette approche pouvait être utilisée comme un outil d'aide à la conception des mélanges. En effet, à partir des simulations que nous avons faites, il était possible pour des conditions pédoclimatiques données, de proposer des plantes de service en association avec le colza pour des services écosystémiques définis. A travers la modélisation nous avons identifié des trous de connaissances sur les règles d'assemblage des mélanges. Nous avons ainsi identifié la nécessité de considérer les valeurs de traits de toutes les espèces considérées pour un mélange d'espèces et d'établir des relations fonctionnelles pour évaluer leur assemblage en mélange.

En outre, en nous basant sur les résultats des autres chapitres, nous avons construit un modèle de simulation qui a permis de simuler des mélanges d'espèces binaires pour 6 espèces (le blé, le pois, la féverole, le sarrasin, l'avoine et le colza) et sans prendre en compte l'effet des pratiques et du milieu (en conditions non limitantes pour la croissance des cultures). Cette simulation montre que la modélisation dans notre étude a pu être utilisée comme outil d'aide à la conception. A ce stade, le modèle construit n'a été fait que pour 6 espèces et deux services, car dans le cadre de la thèse il n'était pas possible de rassembler les valeurs de traits pour beaucoup plus d'espèces. Aussi, nous avons simulé ces mélanges sans tenir compte de l'effet des pratiques et des conditions environnementales. Or les performances des agroécosystèmes, et des mélanges en particulier, varient en fonction des contextes de production et des modes de gestion. Pour aboutir à une simulation plus réaliste et plus utile pour les praticiens il faudrait impérativement tenir compte de ces différents éléments qui permettront d'adapter les simulations de mélanges en fonction des contextes locaux de production.

## 4 Perspectives de recherche

### 4.1 D'une approche conceptuelle à une opérationnalisation des résultats

L'acquisition de connaissances sur l'approche fonctionnelle et sa modélisation ont permis d'évaluer la capacité des mélanges à fournir des services écosystémiques. Comme nous l'avons

précisé, cette modélisation doit être améliorée. Cependant, même après amélioration, ces informations sont difficilement exploitables en l'état par les praticiens. Nous avons donc proposé un prototype (Chapitre 5) pour la conception d'un outil qui permettrait aux praticiens de concevoir des mélanges adaptés à leur contexte de production. Une partie de ce prototypage a été réalisée sur 6 espèces et sans tenir compte du contexte de production. Il faudrait donc dans la suite des travaux :

- Caractériser l'effet des pratiques agricoles et des conditions environnementales sur la réalisation des services et en tenir compte dans les simulations.
- Un travail plus conséquent sur les traits des plantes pour être sûr que tous les traits considérés dans nos travaux sont représentatifs et que nous n'en oublions aucun. Bien tenir compte de la différence entre traits de performances et des traits fonctionnels, que nous n'avons pas bien mis en avant lors de nos travaux.
- Évaluer l'outil, sa robustesse, sa cohérence en réalisant à la fois une évaluation qualitative et quantitative et un diagnostic des usages de ce prototype.
- Élargir le nombre d'espèces pour tenir compte du maximum d'espèces disponibles en France et à plus large échelle dans les milieux tempérés.
- Élargir cette approche à d'autres services écosystémiques comme les services de production, de régulation des maladies et des insectes que nous avons identifiés comme importants pour les agriculteurs.

Pour cela des bases de données de traits, de caractéristiques climatiques et pédologiques des espèces, des caractéristiques climatiques des régions et communes de France sont à construire.

Le prototype proposé aujourd'hui fonctionne à l'échelle de la parcelle. Cet outil pourrait aller plus loin en intégrant les verrous sociotechniques (contexte économique et de la disponibilité du matériel de conduite). Cela permettrait de proposer un outil qui, au-delà des connaissances de conception des mélanges, permettrait de tenir compte des contraintes de l'agriculteur.

### 4.2 Importance de la quantification des services écosystémiques

La quantification précise des services écosystémiques revêt une importance capitale pour opérationnaliser ce concept et orienter efficacement la prise de décision. Dans nos travaux nous n'abordons pas les questions liées à la quantification des services. Plusieurs auteurs soulignent qu'il est indispensable de quantifier les services écosystémiques pour asseoir des bases solides et faciliter leur prise en compte effective dans les processus de gestion et de décision (Maes et al., 2016; Boerema et al., 2017). En effet le terme "quantification" fait référence à la traduction de ces données essentiellement scientifiques en informations compréhensibles pour la politique et la prise de décision, par exemple au moyen de cartes, d'indicateurs, de récits et de graphiques (Maes et al., 2012). De ce fait, pour effectuer cela, il est d'abord nécessaire d'établir des méthodologies claires pour identifier des indicateurs et les formats pertinents selon les contextes et les besoins réels de planification et de gestion des écosystèmes, des paysages et des systèmes agricoles (Cardinale et al., 2012; Cord et al., 2017). Cette évaluation des services écosystémiques pourrait se faire en mettant à contribution les agriculteurs. Une approche basée sur une évaluation par les agriculteurs a été proposée dans le cadre du projet européen Remix (<https://www.remix-intercrops.eu>). Elle permet ainsi de baser l'évaluation sur des mesures précises telles que le rendement, le taux de protéines dans les grains, ou sur l'évolution de la quantité d'engrais utilisée par les agriculteurs.

### 4.3 La nécessité d'étudier une diversité de traits fonctionnels

Lors de la conception de l'expérimentation, nous avons identifié les traits racinaires comme importants dans le fonctionnement des mélanges d'espèces et donc de la réalisation des services écosystémiques. Cependant, pour des questions de lourdeurs expérimentales, nous n'avons pas pu réaliser des mesures racinaires. Ces traits, en plus d'être difficiles d'accès, sont difficilement distinguables en mélanges plurispécifiques (Burylo et al., 2012; Tosti and Guiducci, 2010). Conduire spécifiquement des études sur les traits racinaires permettrait de nourrir la réflexion sur les mélanges et apporter des données sur ces traits utilisables pour de la modélisation. Une hypothèse que l'on pourrait faire est que les traits racinaires se comportent différemment des traits aériens. En plus, les mélanges pourraient modifier la rhizosphère et les interactions avec les microorganismes du sol. Des travaux dans ce sens permettraient de mieux comprendre le fonctionnement des compartiments souterrains et de mieux évaluer les potentiels services écosystémiques rendus.

### 4.4 Améliorer les règles d'assemblage des espèces pour la conception de mélanges

Nous avons montré que la construction des règles d'assemblage basées sur les indicateurs fonctionnels CWM et RAO pouvait être insuffisante pour certaines espèces, notamment celles avec des traits très plastiques. Il est de ce fait important de développer des travaux afin de tenir compte de la plasticité des traits dans la construction des règles d'assemblage des espèces en mélange.

Pour également réussir à construire des mélanges adaptés à partir d'espèces qui ont été sélectionnées pour être cultivées seules, il faudrait changer l'approche d'amélioration/sélection des espèces. En effet, il faudrait que les généticiens sélectionnent des espèces spécifiquement pour les mélanges en privilégiant des valeurs de traits qui seraient performants en mélange autant, voire plus, que leur culture en pur. Par exemple, La sélection des traits peu plastiques permettrait de construire plus aisément les règles d'assemblage.

### 4.5 L'utilisation d'essais systèmes pour une conception des mélanges à plus grandes échelles

Nous avons réalisé une étude focalisée sur la conception de mélange à l'échelle parcellaire. Une piste de recherche serait de tester des mélanges sur des essais longue durée afin d'évaluer les mélanges à l'échelle de rotations complètes et sur des pas de temps plus grands. Cela permettrait d'analyser et de tenir compte de la temporalité de réalisation des services écosystémiques et des effets précédents/suivants qui sont importants pour savoir comment insérer les mélanges dans une rotation. Cet axe de recherche permettra de tester une combinaison de stratégies de diversification, aujourd'hui souvent testées séparément, avec pour objectif de valider ou non leur stabilité dans le temps.

### Conclusion générale

La diversification des cultures, notamment à travers les mélanges d'espèces, s'affirme de plus en plus comme une alternative fiable vers une transition agroécologique réussie. Nos travaux se sont ainsi focalisés sur les services écosystémiques rendus par les mélanges d'espèces. Nous avons montré que l'utilisation de l'approche fonctionnelle traits-fonctions-services permet de traduire le fonctionnement des mélanges et de faire le lien entre les traits fonctionnels des plantes et les services écosystémiques recherchés. De plus, nous avons montré que dans le processus de conception de mélanges, que ce soit pour l'analyse des types de mélanges ou des services rendus, les connaissances provenant des praticiens et des scientifiques étaient complémentaires. Mobiliser les acteurs (agriculteurs, conseillers et scientifiques) et leur expertise dans des ateliers de partage de connaissances est cohérent avec un changement radical du modèle d'innovation, pour concevoir des systèmes adaptés localement et aux conditions des praticiens. En outre, nous avons montré que les différentes approches méthodologiques (expérimentation, modélisation, ateliers de partage de connaissances et analyse de base de données) étaient complémentaires dans la démarche de conception. Nous avons ainsi à travers ces différentes approches méthodologiques pu passer d'une démarche souvent conceptuelle vers une phase plus appliquée, notamment par la construction d'un prototype d'outil (EcosysteMIX) d'aide à la conception des mélanges d'espèces. Nous avons toutefois identifié que la méthodologie de construction des règles d'assemblage pourrait être améliorée pour les plantes dont les traits étaient très plastiques. Aussi, le prototype proposé à ce stade fonctionne à l'échelle de la parcelle sans prise en compte des pratiques agricoles et des conditions environnementales, et a été testé pour 6 espèces. La prochaine étape serait d'élargir le nombre d'espèces et d'intégrer les conditions agroenvironnementales dans la conception des mélanges. A plus long terme, cet outil pourrait aller plus loin en intégrant les verrous sociotechniques qui entravent la mise en place des mélanges d'espèces. Cela permettrait de proposer un outil qui, au-delà des connaissances du fonctionnement des mélanges, permettrait de tenir compte du contexte économique et de la disponibilité du matériel agricole pour le choix des mélanges.

## Références bibliographiques

- Abalos, D., Groenigen, J.W., Philippot, L., Lubbers, I.M., De Deyn, G.B., 2019. Plant trait-based approaches to improve nitrogen cycling in agroecosystems. *J Appl Ecol* 56, 2454–2466. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13489>
- Agreste, 2023. Statistique agricole annuelle 2022 (No. 10).
- Agreste, 2022a. Statistique agricole annuelle 2021 (No. 5).
- Agreste, 2022b. Recensement agricole 2020 (No. 13).
- Ajal, J., Jäck, O., Vico, G., Weih, M., 2021. Functional trait space in cereals and legumes grown in pure and mixed cultures is influenced more by cultivar identity than crop mixing. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 50, 125612. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2021.125612>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02378.x>
- Altieri, Miguel A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74, 19–31. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00028-6](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00028-6)
- Altieri, Miguel A, 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT* 74, 13.
- Amossé, C., Jeuffroy, M.-H., David, C., 2013. Relay intercropping of legume cover crops in organic winter wheat: Effects on performance and resource availability. *Field Crops Research* 145, 78–87. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.02.010>
- Anas, M., Liao, F., Verma, K.K., Sarwar, M.A., Mahmood, A., Chen, Z.-L., Li, Q., Zeng, X.-P., Liu, Y., Li, Y.-R., 2020. Fate of nitrogen in agriculture and environment: agronomic, eco-physiological and molecular approaches to improve nitrogen use efficiency. *Biol Res* 53, 47. <https://doi.org/10.1186/s40659-020-00312-4>
- Annicchiarico, P., Collins, R.P., De Ron, A.M., Firmat, C., Litrico, I., Hauggaard-Nielsen, H., 2019. Do we need specific breeding for legume-based mixtures?, in: *Advances in Agronomy*. Elsevier, pp. 141–215. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2019.04.001>
- Annicchiarico, P., Piano, E., 1994. Interference effects in white clover genotypes grown as pure stands and binary mixtures with different grass species and varieties. *Theoret. Appl. Genetics* 88, 153–158. <https://doi.org/10.1007/BF00225891>
- Ansquer, P., Duru, M., Theau, J.P., Cruz, P., 2009. Functional traits as indicators of fodder provision over a short time scale in species-rich grasslands. *Annals of Botany* 103, 117–126. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn215>
- Arnold, S.J., 1983. Morphology, Performance and Fitness. *Am Zool* 23, 347–361. <https://doi.org/10.1093/icb/23.2.347>
- Aubert, L., Decamps, C., Jacquemin, G., Quinet, M., 2021. Comparison of Plant Morphology, Yield and Nutritional Quality of *Fagopyrum esculentum* and *Fagopyrum tataricum* Grown under Field Conditions in Belgium. *Plants* 10, 258. <https://doi.org/10.3390/plants10020258>
- Aubertot, J.-N., Robin, M.-H., 2013. Injury Profile SIMulator, a Qualitative Aggregative Modelling Framework to Predict Crop Injury Profile as a Function of Cropping Practices, and the Abiotic and Biotic Environment. I. Conceptual Bases. *PLoS ONE* 8, e73202. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073202>

- Baldi, I., Cordier, S., Coumoul, X., Elbaz, A., Gamet-Payrastre, L., Lebailly, P., Multigner, L., Rahmani, R., Spinosi, J., van Maele-Fabry, G., 2013. Pesticides: effets sur la santé.
- Barillot, R., Escobar-Gutiérrez, A.J., Fournier, C., Huynh, P., Combes, D., 2014. Assessing the effects of architectural variations on light partitioning within virtual wheat-pea mixtures. *Annals of Botany* 114, 725–737. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu099>
- Barnett, K., 2006. Interseeding legumes versus applying nitrogen fertilizer. *Grazier's Notebook* 1, 1–2.
- Bass, C., Denholm, I., Williamson, M.S., Nauen, R., 2015. The global status of insect resistance to neonicotinoid insecticides. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 121, 78–87. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2015.04.004>
- Bastian, O., Haase, D., Grunewald, K., 2012. Ecosystem properties, potentials and services – The EPPS conceptual framework and an urban application example. *Ecological Indicators* 21, 7–16. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.03.014>
- Bedoussac, L., Champclou, D., Tribouillois, H., Vericel, G., Landé, N., Justes, E., 2013. Soybean intercropped with sunflower is an efficient solution to increase global grain production in low input systems. *Legume Perspectives* 16, 45–46.
- Bedoussac, L., Journet, E.-P., Hauggaard-Nielsen, H., Naudin, C., Corre-Hellou, G., Jensen, E.S., Prieur, L., Justes, E., 2015. Ecological principles underlying the increase of productivity achieved by cereal-grain legume intercrops in organic farming. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 911–935. <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0277-7>
- Bedoussac, L., Lisa, A., Elina, D., Salembier, C., Jeuffroy, M.-H., 2021. De la théorie à la mise en pratique des mélanges d'espèces. <https://doi.org/10.17180/B5F1-W556>
- Beillouin, D., Ben-Ari, T., Makowski, D., 2019. Evidence map of crop diversification strategies at the global scale. *Environ. Res. Lett.* 14, 123001. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab4449>
- Beillouin, D., Ben-Ari, T., Malézieux, E., Seufert, V., Makowski, D., 2021. Positive but variable effects of crop diversification on biodiversity and ecosystem services. *Glob Change Biol* 27, 4697–4710. <https://doi.org/10.1111/gcb.15747>
- Benavides, R., Valladares, F., Wirth, C., Müller, S., Scherer-Lorenzen, M., 2019. Intraspecific trait variability of trees is related to canopy species richness in European forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 36, 24–32. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.12.002>
- Bengtsson, J., 1998. Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. *Applied Soil Ecology* 10, 191–199. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(98\)00120-6](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(98)00120-6)
- Bennett, E.M., Peterson, G.D., Gordon, L.J., 2009. Understanding relationships among multiple ecosystem services: Relationships among multiple ecosystem services. *Ecology Letters* 12, 1394–1404. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01387.x>
- Benton, T.G., Vickery, J.A., Wilson, J.D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* 18, 182–188. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00011-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00011-9)
- Berthet, E.T., Hickey, G.M., Klerkx, L., 2018. Opening design and innovation processes in agriculture: Insights from design and management sciences and future directions. *Agricultural Systems* 165, 111–115. <https://doi.org/10.1016/j.agry.2018.06.004>
- Blackshaw, R.P., Vernon, R.S., 2006. Spatiotemporal stability of two beetle populations in non-farmed habitats in an agricultural landscape: Agriotes distribution in an agricultural landscape. *Journal of Applied Ecology* 43, 680–689. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01167.x>

- Blaser, B.C., Gibson, L.R., Singer, J.W., Jannink, J., 2006. Optimizing Seeding Rates for Winter Cereal Grains and Frost-Seeded Red Clover Intercrops. *Agronomy Journal* 98, 1041–1049. <https://doi.org/10.2134/agronj2005.0340>
- Bodner, G., Himmelbauer, M., Loiskandl, W., Kaul, H.-P., 2010. Improved evaluation of cover crop species by growth and root factors. *AGRONOMY FOR SUSTAINABLE DEVELOPMENT* 30, 455–464. <https://doi.org/10.1051/agro/2009029>
- Boerema, A., Rebelo, A.J., Bodi, M.B., Esler, K.J., Meire, P., 2017. Are ecosystem services adequately quantified? *J Appl Ecol* 54, 358–370. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12696>
- Bohanec, M., 2022. DEX (Decision EXpert): A Qualitative Hierarchical Multi-criteria Method, in: Kulkarni, A.J. (Ed.), *Multiple Criteria Decision Making, Studies in Systems, Decision and Control*. Springer Nature Singapore, Singapore, pp. 39–78. [https://doi.org/10.1007/978-981-16-7414-3\\_3](https://doi.org/10.1007/978-981-16-7414-3_3)
- Bohanec, M., 2015. DEXi: Program for Multi-Attribute Decision Making User's Manual 67.
- Bohanec, M., 2010. DEXi: program for multi-attribute decision making.
- Bommarco, R., Kleijn, D., Potts, S.G., 2013. Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trends in Ecology & Evolution* 28, 230–238. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.012>
- Borg, J., Kiær, L.P., Lecarpentier, C., Goldringer, I., Gauffreteau, A., Saint-Jean, S., Barot, S., Enjalbert, J., 2018. Unfolding the potential of wheat cultivar mixtures: A meta-analysis perspective and identification of knowledge gaps. *Field Crops Research* 221, 298–313. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.09.006>
- Botta-Dukát, Z., 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *J Vegetation Science* 16, 533–540. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x>
- Bousselin, X., Cassagne, N., Baux, A., Valantin-Morison, M., Herrera, J.M., Lorin, M., Hédan, M., Fustec, J., 2021. Interactions between Plants and Plant-Soil in Functionally Complex Mixtures including Grass Pea, Faba Bean and Niger, Intercropped with Oilseed Rape. *Agronomy* 11, 1493. <https://doi.org/10.3390/agronomy11081493>
- Boyer, L., Pearson, R.G., Bastian, M., 2007. How biological diversity influences ecosystem function: a test with a tropical stream detritivore guild. *Ecol Res* 22, 551–558. <https://doi.org/10.1007/s11284-006-0303-6>
- Brevik, E.C., Cerdà, A., Mataix-Solera, J., Pereg, L., Quinton, J.N., Six, J., Van Oost, K., 2015. The interdisciplinary nature of <i>SOIL</i>. *SOIL* 1, 117–129. <https://doi.org/10.5194/soil-1-117-2015>
- Brooker, R.W., Bennett, A.E., Cong, W.-F., Daniell, T.J., George, T.S., Hallett, P.D., Hawes, C., Iannetta, P.P.M., Jones, H.G., Karley, A.J., Li, L., McKenzie, B.M., Pakeman, R.J., Paterson, E., Schöb, C., Shen, J., Squire, G., Watson, C.A., Zhang, C., Zhang, F., Zhang, J., White, P.J., 2015. Improving intercropping: a synthesis of research in agronomy, plant physiology and ecology. *New Phytologist* 206, 107–117. <https://doi.org/10.1111/nph.13132>
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B., Michalet, R., 2007. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *J Ecology* 0, 070908024102002-??? <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01295.x>
- Bulan, M.T.S., Stoltenberg, D.E., Posner, J.L., 2015. Buckwheat Species as Summer Cover Crops for Weed Suppression in No-Tillage Vegetable Cropping Systems. *Weed sci.* 63, 690–702. <https://doi.org/10.1614/WS-D-14-00088.1>

- Burylo, M., Rey, F., Mathys, N., Dutoit, T., 2012. Plant root traits affecting the resistance of soils to concentrated flow erosion: PLANT ROOT TRAITS AND SOIL STABILITY. *Earth Surf. Process. Landforms* 37, 1463–1470. <https://doi.org/10.1002/esp.3248>
- Cadoux, S., Riche, A.B., Yates, N.E., Machet, J.-M., 2012. Nutrient requirements of *Miscanthus x giganteus*: Conclusions from a review of published studies. *Biomass and Bioenergy* 38, 14–22. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2011.01.015>
- Campbell, B.M., Beare, D.J., Bennett, E.M., Hall-Spencer, J.M., Ingram, J.S.I., Jaramillo, F., Ortiz, R., Ramankutty, N., Sayer, J.A., Shindell, D., 2017. Agriculture production as a major driver of the Earth system exceeding planetary boundaries. *E&S* 22, art8. <https://doi.org/10.5751/ES-09595-220408>
- Candelaria-Morales, N.P., Grossman, J., Fernandez, A., Rogers, M., 2022. Exploring multifunctionality of summer cover crops for organic vegetable farms in the Upper Midwest. *Renew. Agric. Food Syst.* 37, 198–205. <https://doi.org/10.1017/S1742170521000545>
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Caron, P., Biénabe, E., Hainzelin, E., 2014. Making transition towards ecological intensification of agriculture a reality: the gaps in and the role of scientific knowledge. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 8, 44–52. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2014.08.004>
- Carpenter, S.R., Caraco, N.F., Correll, D.L., Howarth, R.W., Sharpley, A.N., Smith, V.H., 1998. NONPOINT POLLUTION OF SURFACE WATERS WITH PHOSPHORUS AND NITROGEN. *Ecological Applications* 8, 559–568. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1998\)008\[0559:NPOSWW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1998)008[0559:NPOSWW]2.0.CO;2)
- Casa, R., Russell, G., Lo Cascio, B., Rossini, F., 1999. Environmental effects on linseed (*Linum usitatissimum* L.) yield and growth of flax at different stand densities. *European Journal of Agronomy* 11, 267–278. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(99\)00037-4](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(99)00037-4)
- Chantre, E., Guichard, L., Ballot, R., Jacquet, F., Jeuffroy, M.-H., Prigent, C., Barzman, M., 2016. Co-click'eau, a participatory method for land-use scenarios in water catchments. *Land Use Policy* 59, 260–271. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2016.09.001>
- Chatterjee, A., Lahiri, S.N., 2011. Bootstrapping Lasso Estimators. *Journal of the American Statistical Association* 106, 608–625. <https://doi.org/10.1198/jasa.2011.tm10159>
- Chauvel, B., Guillemin, J.P., Colbach, N., Gasquez, J., 2001. Evaluation of cropping systems for management of herbicide-resistant populations of blackgrass (*Alopecurus myosuroides* Huds.). *Crop Protection* 20, 127–137. [https://doi.org/10.1016/S0261-2194\(00\)00065-X](https://doi.org/10.1016/S0261-2194(00)00065-X)
- Cheriere, T., 2020. Approche fonctionnelle du choix de l'espèce associée au soja et arrangement spatial dans les associations de cultures : impact sur les services obtenus pendant et après la culture. (PhD Thesis).
- Cheriere, T., Lorin, M., Corre-Hellou, G., 2020. Species choice and spatial arrangement in soybean-based intercropping: Levers that drive yield and weed control. *Field Crops Research* 256, 107923. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107923>
- CICES, R., 2013. Roy Haines-Young Centre for Environmental Management School of Geography, University of Nottingham Nottingham, NG7 2RD.
- Clark, J.R.A., Jones, A., Potter, C.A., Lobley, M., 1997. Conceptualising the Evolution of the European Union's Agri-Environment Policy: A Discourse Approach. *Environ Plan A* 29, 1869–1885. <https://doi.org/10.1068/a291869>

- Colnenne-David, C., Doré, T., 2015. Designing innovative productive cropping systems with quantified and ambitious environmental goals. *Renew. Agric. Food Syst.* 30, 487–502. <https://doi.org/10.1017/S1742170514000313>
- Commissariat général au développement durable, 2018. Biodiversité Les chiffres clés – Édition 2018.
- Cong, W.-F., Hoffland, E., Li, L., Janssen, B.H., van der Werf, W., 2015. Intercropping affects the rate of decomposition of soil organic matter and root litter. *PLANT AND SOIL* 391, 399–411. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2433-5>
- Coolsaet, B., 2016. Towards an agroecology of knowledges: Recognition, cognitive justice and farmers' autonomy in France. *Journal of Rural Studies* 47, 165–171. <https://doi.org/10.1016/j.jrurstud.2016.07.012>
- Cord, A.F., Bartkowski, B., Beckmann, M., Dittrich, A., Hermans-Neumann, K., Kaim, A., Lienhoop, N., Locher-Krause, K., Priess, J., Schröter-Schlaack, C., Schwarz, N., Seppelt, R., Strauch, M., Václavík, T., Volk, M., 2017. Towards systematic analyses of ecosystem service trade-offs and synergies: Main concepts, methods and the road ahead. *Ecosystem Services* 28, 264–272. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2017.07.012>
- Cordeau, S., Wayman, S., Reibel, C., Strbik, F., Chauvel, B., Guillemin, J.-P., 2018. Effects of drought on weed emergence and growth vary with the seed burial depth and presence of a cover crop: Weed emergence in no-till systems. *Weed Biol. Manag.* 18, 12–25. <https://doi.org/10.1111/wbm.12136>
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Steege, H.T., Morgan, H.D., Heijden, M.G.A.V.D., Pausas, J.G., Poorter, H., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51, 335. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- Cornwell, W.K., Ackerly, D.D., 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79, 109–126. <https://doi.org/10.1890/07-1134.1>
- Corre-Hellou, G., Baranger, A., Bedoussac, L., Cassagne, N., Cannavacciuolo, M., Joëlle, J., Pelzer, E., Piva, G., 2014. Interactions entre facteurs biotiques et fonctionnement des associations végétales. *Innovations agronomiques* 40, 25–42.
- Corre-Hellou, G., Bedoussac, L., Bousseau, D., Chaigne, G., Chataigner, C., Celette, F., Cohan, J.-P., Coutard, J.-P., Emile, J.C., Floriot, M., Foissy, D., Guibert, S., Hemptinne, J.-L., Breton, M.L., Lecomte, C., Marceau, C., Mazoué, F., Mérot, E., Métivier, T., Morand, P., Naudin, C., Omon, B., Pambou, I., Pelzer, E., Prieur, L., Rambaut, G., Tauvel, O., 2013. Associations céréale-légumineuse multi-services. *Innovations Agronomiques* 18.
- Corre-Hellou, G., Brisson, N., Launay, M., Fustec, J., Crozat, Y., 2007. Effect of root depth penetration on soil nitrogen competitive interactions and dry matter production in pea-barley intercrops given different soil nitrogen supplies. *Field Crops Research* 103, 76–85. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.04.008>
- Corre-Hellou, G., Dibet, A., Hauggaard-Nielsen, H., Crozat, Y., Gooding, M., Ambus, P., Dahlmann, C., Von Fragstein, P., Pristeri, A., Monti, M., Jensen, E.S., 2011. The competitive ability of pea-barley intercrops against weeds and the interactions with crop productivity and soil N availability. *Field Crops Research* 122, 264–272. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.04.004>
- Costanzo, A., Bàrberi, P., 2014. Functional agrobiodiversity and agroecosystem services in sustainable wheat production. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 34, 327–348. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0178-1>

- Couedel, A., Alletto, L., Justes, E., 2018. Crucifer-legume cover crop mixtures provide effective sulphate catch crop and sulphur green manure services. *PLANT AND SOIL* 426, 61–76. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3615-8>
- Craheix, D., Bergez, J.-E., Angevin, F., Bockstaller, C., Bohanec, M., Colomb, B., Doré, T., Fortino, G., Guichard, L., Pelzer, E., Méssean, A., Reau, R., Sadok, W., 2015. Guidelines to design models assessing agricultural sustainability, based upon feedbacks from the DEXi decision support system. *Agronomy for Sustainable Development* 35, 1431–1447. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0315-0>
- Crowder, D.W., Reganold, J.P., 2015. Financial competitiveness of organic agriculture on a global scale. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 112, 7611–7616. <https://doi.org/10.1073/pnas.1423674112>
- Csárdi, G., Nepusz, T., 2006. The igraph software package for complex network research.
- Curry, N., Kirwan, J., 2014. The Role of Tacit Knowledge in Developing Networks for Sustainable Agriculture: Tacit knowledge in sustainable agriculture. *Sociol Ruralis* 54, 341–361. <https://doi.org/10.1111/soru.12048>
- 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. *Advances in Agronomy* 134, 81–133. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2015.06.004>
- Damour, G., Navas, M.L., Garnier, E., 2018. A revised trait-based framework for agroecosystems including decision rules. *J Appl Ecol* 55, 12–24. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12986>
- Darnhofer, I., Fairweather, J., Moller, H., 2010. Assessing a farm's sustainability: insights from resilience thinking. *International Journal of Agricultural Sustainability* 8, 186–198. <https://doi.org/10.3763/ijas.2010.0480>
- Daryanto, S., Fu, B., Zhao, W., Wang, S., Jacinthe, P.-A., Wang, L., 2020. Ecosystem service provision of grain legume and cereal intercropping in Africa. *Agricultural Systems* 178, 102761. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2019.102761>
- Dayoub, E., Naudin, C., Piva, G., Shirliffe, S.J., Fustec, J., Corre-Hellou, G., 2017. Traits affecting early season nitrogen uptake in nine legume species. *Heliyon* 3, e00244. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2017.e00244>
- Dayoub, E., Piva, G., Shirliffe, S.J., Fustec, J., Corre-Hellou, G., Naudin, C., 2022. Species Choice Influences Weed Suppression, N Sharing and Crop Productivity in Oilseed Rape–Legume Intercrops. *Agronomy* 12, 2187. <https://doi.org/10.3390/agronomy12092187>
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., Martins da Silva, P., Potts, S.G., Sandin, L., Sousa, J.P., Storkey, J., Wardle, D.A., Harrison, P.A., 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodivers Conserv* 19, 2873–2893. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9850-9>
- De Vries, W., Kros, J., Kroeze, C., Seitzinger, S.P., 2013. Assessing planetary and regional nitrogen boundaries related to food security and adverse environmental impacts. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 5, 392–402. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2013.07.004>
- Delmotte, S., Gary, C., Ripoche, A., Barbier, J.M., Wery, J., 2009. Contextualization of on farm ex-ante evaluation of the sustainability of innovative cropping systems in viticulture, using a multiple criteria assessment tool (DEXi). Presented at the Integrated Assessment of

- Agriculture and Sustainable Development; Setting the Agenda for Science and Policy, Egmond aan Zee, The Netherlands.
- Dempster, J., 1974. Diversification of crop ecosystems as a means of controlling pests. *Biology in pest and disease control* 106–114.
- Dépigny, S., Damour, G., 2022. Trait-based description of the agronomic and usage potential of a range of plantain varieties from Cameroon. *Ex. Agric.* 58, e53. <https://doi.org/10.1017/S0014479722000503>
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J.B., Collen, B., 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345, 401–406. <https://doi.org/10.1126/science.1251817>
- Doré, T., Makowski, D., Malézieux, E., Munier-Jolain, N., Tchamitchian, M., Titttonell, P., 2011a. Facing up to the paradigm of ecological intensification in agronomy: Revisiting methods, concepts and knowledge. *European Journal of Agronomy* 34, 197–210. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2011.02.006>
- Doré, T., Makowski, D., Malézieux, E., Munier-Jolain, N., Tchamitchian, M., Titttonell, P., 2011b. Facing up to the paradigm of ecological intensification in agronomy: Revisiting methods, concepts and knowledge. *European Journal of Agronomy* 34, 197–210. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2011.02.006>
- Dos Santos, D., Joner, F., Shipley, B., Teleginski, M., Lucas, R.R., Siddique, I., 2021. Crop functional diversity drives multiple ecosystem functions during early agroforestry succession. *Journal of Applied Ecology* 58, 1718–1727. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13930>
- D'Silva, J., Sharma, U., 2020. Unsupervised Automatic Text Summarization of Konkani Texts using K-means with Elbow Method. *International Journal of Engineering Research and Technology* 13, 2380. <https://doi.org/10.37624/IJERT/13.9.2020.2380-2384>
- 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)
- Duc, G., Mignolet, C., Carrouée, B., Huyghe, C., 2010. Importance économique passée et présente des légumineuses: Rôle historique dans les assolements et les facteurs d'évolution. *Innovations agronomiques* 11, 1–24.
- Duru, M., Jouany, C., Theau, J.P., Granger, S., Cruz, P., 2015a. A plant-functional-type approach tailored for stakeholders involved in field studies to predict forage services and plant biodiversity provided by grasslands. *Grass and Forage Science* 70, 2–18. <https://doi.org/10.1111/gfs.12129>
- Duru, M., Jouany, C., Theau, J.P., Granger, S., Cruz, P., 2015b. A plant-functional-type approach tailored for stakeholders involved in field studies to predict forage services and plant biodiversity provided by grasslands. *Grass and Forage Science* 70, 2–18. <https://doi.org/10.1111/gfs.12129>
- Duru, Michel, Therond, O., Fares, M., 2015a. Designing agroecological transitions; A review. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 1237–1257. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0318-x>
- Duru, Michel, Therond, O., Martin, G., Martin-Clouaire, R., Magne, M.-A., Justes, E., Journet, E.-P., Aubertot, J.-N., Savary, S., Bergez, J.-E., Sarthou, J.P., 2015b. How to implement biodiversity-based agriculture to enhance ecosystem services: a review. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 1259–1281. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0306-1>
- Elzen, G.W., Hardee, D.D., 2003. United States Department of Agriculture-Agricultural Research Service research on managing insect resistance to insecticides. *Pest. Manag. Sci.* 59, 770–776. <https://doi.org/10.1002/ps.659>
- Engbersen, N., Stefan, L., Brooker, R.W., Schöb, C., 2022. Using plant traits to understand the contribution of biodiversity effects to annual crop community productivity. *Ecological Applications* 32. <https://doi.org/10.1002/eap.2479>

- ENSFEA, INRA AGIR, France, Bedoussac, L., Journet, E.-P., CNRS LIPM, INRA AGIR, France, Hauggaard-Nielsen, H., Roskilde University, Denmark, Naudin, C., Ecole Supérieure d'Agricatures, France, G. Corre Hellou, G., Ecole Supérieure d'Agricatures, France, Jensen, E.S., Swedish University of Agricultural Sciences, Sweden, Justes, E., INRA AGIR, France, 2018. Grain legume–cereal intercropping systems, in: formerly International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics (ICRISAT), India, Sivasankar, S. (Eds.), Burleigh Dodds Series in Agricultural Science. Burleigh Dodds Science Publishing, pp. 243–256. <https://doi.org/10.19103/AS.2017.0023.14>
- Erisman, J.W., Sutton, M.A., Galloway, J., Klimont, Z., Winiwarter, W., 2008. How a century of ammonia synthesis changed the world. *Nature Geosci* 1, 636–639. <https://doi.org/10.1038/ngeo325>
- Eurostat, 2023. Superficie agricole utilisée par catégories.
- Fan, Y., Massey, R., Park, S.C., 2018. Multi-Crop Production Decisions and Economic Irrigation Water Use Efficiency: The Effects of Water Costs, Pressure Irrigation Adoption, and Climatic Determinants. *WATER* 10. <https://doi.org/10.3390/w10111637>
- FAO (Ed.), 2010. The second report on the state of the world's plant genetic resources for food and agriculture. Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Figuerola-Bustos, V., Palta, J., Chen, Y., Siddique, K., 2018. Characterization of Root and Shoot Traits in Wheat Cultivars with Putative Differences in Root System Size. *Agronomy* 8, 109. <https://doi.org/10.3390/agronomy8070109>
- Findeling, A.M.P., 2001. étude et modélisation de certains effets du semis direct avec paillis de résidus sur les bilans hydrique, thermique et azoté d'une culture de maïs pluvial au mexique (PhD Thesis).
- Finger, R., Buchmann, N., 2015. An ecological economic assessment of risk-reducing effects of species diversity in managed grasslands. *Ecological Economics* 110, 89–97. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2014.12.019>
- Finney, D.M., Murrell, E.G., White, C.M., Baraibar, B., Barbercheck, M.E., Bradley, B.A., Cornelisse, S., Hunter, M.C., Kaye, J.P., Mortensen, D.A., Mullen, C.A., Schipanski, M.E., 2017. Ecosystem Services and Disservices Are Bundled in Simple and Diverse Cover Cropping Systems. *Agric. environ. lett.* 2, 170033. <https://doi.org/10.2134/ael2017.09.0033>
- Finney, D.M., White, C.M., Kaye, J.P., 2016a. 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>
- Finney, D.M., White, C.M., Kaye, J.P., 2016b. 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>
- Flenet, F., Poupart, A., Wagner, D., 2007. Rapeseed is an efficient energy crop which can still improve. *OCL* 14, 354–359. <https://doi.org/10.1051/ocl.2007.0149>
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., Snyder, P.K., 2005. Global Consequences of Land Use. *Science* 309, 570–574. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>
- Forst, E., Enjalbert, J., Allard, V., Ambroise, C., Krissaane, I., Mary-Huard, T., Robin, S., Goldringer, I., 2019. A generalized statistical framework to assess mixing ability from incomplete mixing designs using binary or higher order variety mixtures and application to wheat. *Field Crops Research* 242, 107571. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107571>

- Foucher, A., Salvador-Blanes, S., Evrard, O., Simonneau, A., Chapron, E., Courp, T., Cerdan, O., Lefèvre, I., Adriaensen, H., Lecompte, F., Desmet, M., 2014. Increase in soil erosion after agricultural intensification: Evidence from a lowland basin in France. *Anthropocene* 7, 30–41. <https://doi.org/10.1016/j.ancene.2015.02.001>
- Fridley, J.D., Grime, J.P., 2010. Community and ecosystem effects of intraspecific genetic diversity in grassland microcosms of varying species diversity. *Ecology* 91, 2272–2283. <https://doi.org/10.1890/09-1240.1>
- Fu, B., Wang, S., Su, C., Forsius, M., 2013. Linking ecosystem processes and ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 5, 4–10. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2012.12.002>
- Fukai, S., 1993. Intercropping — bases of productivity. *Field Crops Research* 34, 239–245. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(93\)90116-5](https://doi.org/10.1016/0378-4290(93)90116-5)
- Fustec, J., Lesuffleur, F., Mahieu, S., Cliquet, J.-B., 2010. Nitrogen rhizodeposition of legumes. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 30, 57–66. <https://doi.org/10.1051/agro/2009003>
- Fyllas, N.M., Michelaki, C., Galanidis, A., Evangelou, E., Zaragoza-Castells, J., Dimitrakopoulos, P.G., Tsadilas, C., Arianoutsou, M., Lloyd, J., 2020. Functional Trait Variation Among and Within Species and Plant Functional Types in Mountainous Mediterranean Forests. *Front. Plant Sci.* 11, 212. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00212>
- Gaba, S., Lescourret, F., Boudsocq, S., Enjalbert, J., Hinsinger, P., Journet, E.-P., Navas, M.-L., Wery, J., Louarn, G., Malézieux, E., Pelzer, E., Prudent, M., Ozier-Lafontaine, H., 2015a. Multiple cropping systems as drivers for providing multiple ecosystem services: from concepts to design. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 607–623. <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0272-z>
- Gaba, S., Lescourret, F., Boudsocq, S., Enjalbert, J., Hinsinger, P., Journet, E.-P., Navas, M.-L., Wery, J., Louarn, G., Malézieux, E., Pelzer, E., Prudent, M., Ozier-Lafontaine, H., 2015b. Multiple cropping systems as drivers for providing multiple ecosystem services: from concepts to design. *Agronomy for Sustainable Development* 35, 607–623. <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0272-z>
- Galloway, J.N., Aber, J.D., Erisman, J.W., Seitzinger, S.P., Howarth, R.W., Cowling, E.B., Cosby, B.J., 2003. The Nitrogen Cascade. *BioScience* 53, 341. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0341:TNC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0341:TNC]2.0.CO;2)
- Garcia, L., Damour, G., Kazakou, E., Fried, G., Bopp, M., Metay, A., 2020a. Seasonal and interannual variations in functional traits of sown and spontaneous species in vineyard inter-rows. *Ecosphere* 11. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3140>
- 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 Soil* 452, 87–104. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04543-y>
- Gardarin, A., Celette, F., Naudin, C., Piva, G., Valantin-Morison, M., Vrignon-Brenas, S., Verret, V., Médiène, S., 2022. Intercropping with service crops provides multiple services in temperate arable systems: a review. *Agron. Sustain. Dev.* 42, 39. <https://doi.org/10.1007/s13593-022-00771-x>
- 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., 2013. Diversité fonctionnelle des plantes. Traits des organismes, structure des communautés, propriétés des écosystèmes., 1e édition. ed. de Boeck.

- Garnier, E., Navas, M.-L., 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 32, 365–399. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0036-y>
- Garnier, P., Néel, C., Aita, C., Recous, S., Lafolie, F., Mary, B., 2003. Modelling carbon and nitrogen dynamics in a bare soil with and without straw incorporation: *Modelling carbon and nitrogen dynamics in a bare soil*. *European Journal of Soil Science* 54, 555–568. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2003.00499.x>
- Geels, F.W., Schot, J., 2007. Typology of sociotechnical transition pathways. *Research Policy* 36, 399–417. <https://doi.org/10.1016/j.respol.2007.01.003>
- Genard, T., Etienne, P., Diquelou, S., Yvin, J.-C., Revellin, C., Laine, P., 2017. Rapeseed-legume intercrops: plant growth and nitrogen balance in early stages of growth and development. *HELIYON* 3. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2017.e00261>
- Génard, T., Etienne, P., Diquélou, S., Yvin, J.-C., Revellin, C., Laîné, P., 2017. Rapeseed-legume intercrops: plant growth and nitrogen balance in early stages of growth and development. *Heliyon* 3, e00261. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2017.e00261>
- George, S.J., Harper, R.J., Hobbs, R.J., Tibbett, M., 2012. A sustainable agricultural landscape for Australia: A review of interlacing carbon sequestration, biodiversity and salinity management in agroforestry systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment, Recent advances in restoration ecology: Examining the modern Australian agro-ecological and post-mining landscapes* 163, 28–36. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.06.022>
- Gerber, P.J., Steinfeld, H., Henderson, B., Mottet, A., Opio, C., Dijkman, J., Falcucci, A., Tempio, G., 2013. Tackling climate change through livestock: a global assessment of emissions and mitigation opportunities. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO).
- Gesch, R.W., 2014. Influence of genotype and sowing date on camelina growth and yield in the north central U.S. *Industrial Crops and Products* 54, 209–215. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2014.01.034>
- Girard, N., 2015. Knowledge at the boundary between science and society: a review of the use of farmers' knowledge in agricultural development. *Journal of Knowledge Management* 19, 949–967. <https://doi.org/10.1108/JKM-02-2015-0049>
- Girard, N., 2004. Représenter la diversité des pratiques pour reformuler un problème. Une méthode typologique support de partenariat. *FaçSADe* 1–4.
- Girard, N., Magda, D., 2020. The interplays between singularity and genericity of agroecological knowledge in a network of livestock farmers. *Journal of Rural Studies* 73, 214–224. <https://doi.org/10.1016/j.jrurstud.2019.11.003>
- Gitay, H., Noble, I., 1997. What are functional types and how should we seek them. *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change* 1, 3–19.
- Gomiero, T., Pimentel, D., Paoletti, M.G., 2011. Environmental Impact of Different Agricultural Management Practices: Conventional vs. Organic Agriculture. *Critical Reviews in Plant Sciences* 30, 95–124. <https://doi.org/10.1080/07352689.2011.554355>
- Gould, F., Brown, Z.S., Kuzma, J., 2018. Wicked evolution: Can we address the sociobiological dilemma of pesticide resistance? *Science* 360, 728–732. <https://doi.org/10.1126/science.aar3780>
- Goutiers, V., 2016. Capflor® : un outil pour concevoir des mélanges de prairies à flore variée.
- Gratani, L., 2014. Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. *Advances in Botany* 2014, 1–17. <https://doi.org/10.1155/2014/208747>
- Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J Ecology* 86, 902–910. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>

- Guerrero-Ramírez, N.R., Mommer, L., Freschet, G.T., Iversen, C.M., McCormack, M.L., Kattge, J., Poorter, H., Plas, F., Bergmann, J., Kuyper, T.W., York, L.M., Bruelheide, H., Laughlin, D.C., Meier, I.C., Roumet, C., Semchenko, M., Sweeney, C.J., Ruijven, J., Valverde-Barrantes, O.J., Aubin, I., Catford, J.A., Manning, P., Martin, A., Milla, R., Minden, V., Pausas, J.G., Smith, S.W., Soudzilovskaia, N.A., Ammer, C., Butterfield, B., Craine, J., Cornelissen, J.H.C., Vries, F.T., Isaac, M.E., Kramer, K., König, C., Lamb, E.G., Onipchenko, V.G., Peñuelas, J., Reich, P.B., Rillig, M.C., Sack, L., Shipley, B., Tedersoo, L., Valladares, F., Bodegom, P., Weigelt, P., Wright, J.P., Weigelt, A., 2021. Global root traits (GRooT) database. *Global Ecol. Biogeogr.* 30, 25–37. <https://doi.org/10.1111/geb.13179>
- Guinet, M., 2019. Quantification des flux d'azote induits par les cultures de légumineuses et étude de leurs déterminants : comparaison de 10 espèces de légumineuses à graines (PhD Thesis).
- Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörrén, T., Goulson, D., De Kroon, H., 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE* 12, e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>
- Hanisch, M., Schweiger, O., Cord, A.F., Volk, M., Knapp, S., 2020. Plant functional traits shape multiple ecosystem services, their trade-offs and synergies in grasslands. *J Appl Ecol* 57, 1535–1550. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13644>
- Hartwig, U.A., 1998. The regulation of symbiotic N<sub>2</sub> fixation: a conceptual model of N feedback from the ecosystem to the gene expression level. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1, 92–120. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00054>
- Hatchuel, A., Weil, B., 2009. C-K design theory: an advanced formulation. *Research in Engineering Design* 19, 181–192. <https://doi.org/10.1007/s00163-008-0043-4>
- Hatchuel, A., Weil, B., 2003. A new approach of innovative design: An introduction to C-K theory, in: *International Conference on Engineering Design*. Stockholm, p. 15.
- Hatchuel, A., Weil, B., 2002. La théorie C-K : Fondements et usages d'une théorie unifiée de la conception. Presented at the *Sciences de la conception*, Lyon, p. 24.
- Haug, B., 2021. Breeding for mixed cropping : lessons learned from a genetic analysis of pea (*P. sativum* L.) - barley (*H. vulgare* L.) mixtures.
- Haug, B., Messmer, M.M., Enjalbert, J., Goldringer, I., Flutre, T., Mary-Huard, T., Hohmann, P., 2023. New insights towards breeding for mixed cropping of spring pea and barley to increase yield and yield stability. *Field Crops Research* 297, 108923. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2023.108923>
- Hauggaard-Nielsen, H., Ambus, P., Jensen, E.S., 2001. Temporal and spatial distribution of roots and competition for nitrogen in pea-barley intercrops – a field study employing 32P technique. *Plant and Soil* 236, 63–74. <https://doi.org/10.1023/A:1011909414400>
- Hauggaard-Nielsen, H., Gooding, M., Ambus, P., Corre-Hellou, G., Crozat, Y., Dahlmann, C., Dibet, A., von Fragstein, P., Pristeri, A., Monti, M., Jensen, E.S., 2009. Pea–barley intercropping and short-term subsequent crop effects across European organic cropping conditions. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 85, 141–155. <https://doi.org/10.1007/s10705-009-9254-y>
- Hauggaard-Nielsen, H., Jensen, E.S., 2005. Facilitative Root Interactions in Intercrops. *Plant and Soil* 274, 237–250. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-1305-1>
- Hauggaard-Nielsen, H., Jørnsgaard, B., Kinane, J., Jensen, E.S., 2008. Grain legume–cereal intercropping: The practical application of diversity, competition and facilitation in arable and organic cropping systems. *Renew. Agric. Food Syst.* 23, 3–12. <https://doi.org/10.1017/S1742170507002025>

- Havard, M., Alaphilippe, A., Deytieux, V., Estrogues, V., Labeyrie, B., Lafond, D., Meynard, J.M., Petit, M.S., Plénet, D., Picault, S., 2017. Guide de l'expérimentateur système: concevoir, conduire et valoriser une expérimentation système pour les cultures assolées et pérennes.
- Hawkins, N.J., Bass, C., Dixon, A., Neve, P., 2019. The evolutionary origins of pesticide resistance: The evolutionary origins of pesticide resistance. *Biol Rev* 94, 135–155. <https://doi.org/10.1111/brv.12440>
- Hazell, P., Wood, S., 2008. Drivers of change in global agriculture. *Phil. Trans. R. Soc. B* 363, 495–515. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2166>
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M.C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P.G., Finn, J.A., Freitas, H., Giller, P.S., Good, J., Harris, R., Högberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadley, P.W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C.P.H., O'Donovan, G., Otway, S.J., Pereira, J.S., Prinz, A., Read, D.J., Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E.-D., Siamantziouras, A.-S.D., Spehn, E.M., Terry, A.C., Troumbis, A.Y., Woodward, F.I., Yachi, S., Lawton, J.H., 1999. Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science* 286, 1123–1127. <https://doi.org/10.1126/science.286.5442.1123>
- Henriksen, I., 2015. War, Agriculture, and Food. Rural Europe from the 1930s to the 1950s. Edited by Paul Brassley, Yves Segers, and Leen Van Molle. New York and London: Routledge, 2012. Pp. xvii, 268, hardcover. *J. Econ. Hist.* 75, 590–592. <https://doi.org/10.1017/S0022050715000777>
- Himes, A., Puettmann, K., Muraca, B., 2020. Trade-offs between ecosystem services along gradients of tree species diversity and values. *Ecosystem Services* 44, 101133. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2020.101133>
- Hoekstra, J.M., Boucher, T.M., Ricketts, T.H., Roberts, C., 2005. Confronting a biome crisis: Global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters* 8, 23–29. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00686.x>
- Hoffmann, H., Jensen, R., Thomsen, A., Nieto, H., Rasmussen, J., Friborg, T., 2016. Crop water stress maps for an entire growing season from visible and thermal UAV imagery. *Biogeosciences* 13, 6545–6563. <https://doi.org/10.5194/bg-13-6545-2016>
- Hong, Y., Heerink, N., van der Werf, W., 2020. Farm size and smallholders' use of intercropping in Northwest China. *Land Use Policy* 99, 105004. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2020.105004>
- Hooks, C.R., Johnson, M.W., 2004. Using undersown clovers as living mulches: effects on yields, lepidopterous pest infestations, and spider densities in a Hawaiian broccoli agroecosystem. *International Journal of Pest Management* 50, 115–120. <https://doi.org/10.1080/09670870410001663462>
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. EFFECTS OF BIODIVERSITY ON ECOSYSTEM FUNCTIONING: A CONSENSUS OF CURRENT KNOWLEDGE. *Ecological Monographs* 75, 3–35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., Heiberger, R.M., Schuetzenmeister, A., Scheibe, S., Hothorn, M.T., 2016. Package 'multcomp.' Simultaneous inference in general parametric models. Project for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Houndété, T.A., Kétoh, G.K., Hema, O.S., Brévault, T., Glitho, I.A., Martin, T., 2010. Insecticide resistance in field populations of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) in West Africa. *Pest. Manag. Sci.* 66, 1181–1185. <https://doi.org/10.1002/ps.2008>

- Huang, J., Tichit, M., Poulot, M., Darly, S., Li, S., Petit, C., Aubry, C., 2015. Comparative review of multifunctionality and ecosystem services in sustainable agriculture. *Journal of Environmental Management* 149, 138–147. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2014.10.020>
- Iannetta, P.P.M., Young, M., Bachinger, J., Bergkvist, G., Doltra, J., Lopez-Bellido, R.J., Monti, M., Pappa, V.A., Reckling, M., Topp, C.F.E., Walker, R.L., Rees, R.M., Watson, C.A., James, E.K., Squire, G.R., Begg, G.S., 2016. A Comparative Nitrogen Balance and Productivity Analysis of Legume and Non-legume Supported Cropping Systems: The Potential Role of Biological Nitrogen Fixation. *Front. Plant Sci.* 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01700>
- Isbell, F., Adler, P.R., Eisenhauer, N., Fornara, D., Kimmel, K., Kremen, C., Letourneau, D.K., Liebman, M., Polley, H.W., Quijas, S., Scherer-Lorenzen, M., 2017. Benefits of increasing plant diversity in sustainable agroecosystems. *J Ecol* 105, 871–879. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12789>
- Itoh, J., Sato, Y., 2023. Understanding plant development for plant breeding. *Breed. Sci.* 73, 1–2. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.73.1>
- Iversen, C.M., McCormack, M.L., Powell, A.S., Blackwood, C.B., Freschet, G.T., Kattge, J., Roumet, C., Stover, D.B., Soudzilovskaia, N.A., Valverde-Barrantes, O.J., Bodegom, P.M., Violle, C., 2017. A global Fine-Root Ecology Database to address below-ground challenges in plant ecology. *New Phytol* 215, 15–26. <https://doi.org/10.1111/nph.14486>
- Jackson, L.E., Pulleman, M.M., Brussaard, L., Bawa, K.S., Brown, G.G., Cardoso, I.M., De Ruiter, P.C., García-Barrios, L., Hollander, A.D., Lavelle, P., Ouédraogo, E., Pascual, U., Setty, S., Smukler, S.M., Tscharrntke, T., Van Noordwijk, M., 2012. Social-ecological and regional adaptation of agrobiodiversity management across a global set of research regions. *Global Environmental Change* 22, 623–639. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2012.05.002>
- Jat, R.A., Dungrani, R.A., Arvadia, M.K., Sahrawat, K.L., 2012. Diversification of rice (*Oryza sativa* L.)-based cropping systems for higher productivity, resource-use efficiency and economic returns in south Gujarat, India. *Archives of Agronomy and Soil Science* 58, 561–572. <https://doi.org/10.1080/03650340.2010.533172>
- Jensen, E.S., 1996. Nitrogen acquisition by pea and barley and the effect of their crop residues on available nitrogen for subsequent crops. *Biol Fertil Soils* 23, 459–464. <https://doi.org/10.1007/BF00335923>
- Jeuffroy, M.-H., Loyce, C., Lefeuvre, T., Valantin-Morison, M., Colnenne-David, C., Gauffreteau, A., Médiène, S., Pelzer, E., Reau, R., Salembier, C., Meynard, J.-M., 2022. Design workshops for innovative cropping systems and decision-support tools: Learning from 12 case studies. *European Journal of Agronomy* 139, 126573. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2022.126573>
- Jordan, N., Boody, G., Broussard, W., Glover, J.D., Keeney, D., McCown, B.H., McIsaac, G., Muller, M., Murray, H., Neal, J., Pansing, C., Turner, R.E., Warner, K., Wyse, D., 2007. Sustainable Development of the Agricultural Bio-Economy. *Science* 316, 1570–1571. <https://doi.org/10.1126/science.1141700>
- Jordan, N., Warner, K.D., 2010. Enhancing the Multifunctionality of US Agriculture. *BioScience* 60, 60–66. <https://doi.org/10.1525/bio.2010.60.1.10>
- Justes, E., Bedoussac, L., Dordas, C., Frak, E., Louarn, G., Boudsocq, S., Journet, E.-P., Lithourgidis, A.S., Pankou, C., Zhang, C., Carlsson, G., Jensen, E.S., Watson, C.A., Li, L., 2021. THE 4 C APPROACH AS A WAY TO UNDERSTAND SPECIES INTERACTIONS DETERMINING INTERCROPPING PRODUCTIVITY. *Front. Agr. Sci. Eng.* 0, 0. <https://doi.org/10.15302/J-FASE-2021414>

- Kandziora, M., Burkhard, B., Müller, F., 2013. Interactions of ecosystem properties, ecosystem integrity and ecosystem service indicators—A theoretical matrix exercise. *Ecological Indicators* 28, 54–78. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.09.006>
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönsch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., Cornelissen, J.H.C., Violle, C., Harrison, S.P., Van Bodegom, P.M., Reichstein, M., Enquist, B.J., Soudzilovskaia, N.A., Ackerly, D.D., Anand, M., Atkin, O., Bahn, M., Baker, T.R., Baldocchi, D., Bekker, R., Blanco, C.C., Blonder, B., Bond, W.J., Bradstock, R., Bunker, D.E., Casanoves, F., Cavender-Bares, J., Chambers, J.Q., Chapin Iii, F.S., Chave, J., Coomes, D., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Dobrin, B.H., Duarte, L., Durka, W., Elser, J., Esser, G., Estiarte, M., Fagan, W.F., Fang, J., Fernández-Méndez, F., Fidelis, A., Finegan, B., Flores, O., Ford, H., Frank, D., Freschet, G.T., Fyllas, N.M., Gallagher, R.V., Green, W.A., Gutierrez, A.G., Hickler, T., Higgins, S.I., Hodgson, J.G., Jalili, A., Jansen, S., Joly, C.A., Kerkhoff, A.J., Kirkup, D., Kitajima, K., Kleyer, M., Klotz, S., Knops, J.M.H., Kramer, K., Kühn, I., Kurokawa, H., Laughlin, D., Lee, T.D., Leishman, M., Lens, F., Lenz, T., Lewis, S.L., Lloyd, J., Llusià, J., Louault, F., Ma, S., Mahecha, M.D., Manning, P., Massad, T., Medlyn, B.E., Messier, J., Moles, A.T., Müller, S.C., Nadrowski, K., Naeem, S., Niinemets, Ü., Nöllert, S., Nüske, A., Ogaya, R., Oleksyn, J., Onipchenko, V.G., Onoda, Y., Ordoñez, J., Overbeck, G., Ozinga, W.A., Patiño, S., Paula, S., Pausas, J.G., Peñuelas, J., Phillips, O.L., Pillar, V., Poorter, H., Poorter, L., Poschlod, P., Prinzing, A., Proulx, R., Rammig, A., Reinsch, S., Reu, B., Sack, L., Salgado-Negret, B., Sardans, J., Shiodera, S., Shipley, B., Siefert, A., Sosinski, E., Soussana, J.-F., Swaine, E., Swenson, N., Thompson, K., Thornton, P., Waldram, M., Weiher, E., White, M., White, S., Wright, S.J., Yguel, B., Zaehle, S., Zanne, A.E., Wirth, C., 2011. TRY - a global database of plant traits: TRY - A GLOBAL DATABASE OF PLANT TRAITS. *Global Change Biology* 17, 2905–2935. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x>
- Kermah, M., Franke, A.C., Ahiabor, B.D.K., Adjei-Nsiah, S., Abaidoo, R.C., Giller, K.E., 2019. LEGUME–MAIZE ROTATION OR RELAY? OPTIONS FOR ECOLOGICAL INTENSIFICATION OF SMALLHOLDER FARMS IN THE GUINEA SAVANNA OF NORTHERN GHANA. *Ex. Agric.* 55, 673–691. <https://doi.org/10.1017/S0014479718000273>
- Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., Van Groenendael, J.M., Klimeš, L., Klimešová, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J.G., Jackel, A.-K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W.A., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H.J., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J.H.C., Eriksson, O., Garnier, E., Peco, B., 2008. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96, 1266–1274. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01430.x>
- Kloppenborg, J., 1991. Social Theory and the De/Reconstruction of Agricultural Science: Local Knowledge for an Alternative Agriculture1. *Rural Sociology* 56, 519–548. <https://doi.org/10.1111/j.1549-0831.1991.tb00445.x>
- Kremen, C., 2005. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology?: Ecology of ecosystem services. *Ecology Letters* 8, 468–479. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00751.x>
- Kremen, C., Iles, A., Bacon, C., 2012. Diversified Farming Systems: An Agroecological, Systems-based Alternative to Modern Industrial Agriculture. *E&S* 17, art44. <https://doi.org/10.5751/ES-05103-170444>
- Kremen, C., Miles, A., 2012. Ecosystem Services in Biologically Diversified versus Conventional Farming Systems: Benefits, Externalities, and Trade-Offs. *E&S* 17, art40. <https://doi.org/10.5751/ES-05035-170440>

- Kroma, M.M., 2006. Organic Farmer Networks: Facilitating Learning and Innovation for Sustainable Agriculture. *Journal of Sustainable Agriculture* 28, 5–28. [https://doi.org/10.1300/J064v28n04\\_03](https://doi.org/10.1300/J064v28n04_03)
- Kronberg, S.L., Ryschawy, J., 2019. Integration of Crop and Livestock Production in Temperate Regions to Improve Agroecosystem Functioning, Ecosystem Services, and Human Nutrition and Health, in: *Agroecosystem Diversity*. Elsevier, pp. 247–256. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811050-8.00015-7>
- Kurstjens, Perdok, Goense, 2000. Selective uprooting by weed harrowing on sandy soils. *Weed Research* 40, 431–447. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.2000.00205.x>
- Labarthe, P., Laurent, C., 2013. The Importance of the Back-office for Farm Advisory Services. *EuroChoices* 12, 21–26. <https://doi.org/10.1111/1746-692X.12015>
- Lamé, A., Jeuffroy, M.-H., Pelzer, E., Meynard, J.-M., 2015. Les agriculteurs sources d'innovations: exemple d'associations pluri-spécifiques dans le grand Ouest de la France. *La Revue de l'association française d'agronomie* 5, 47–54.
- Larkin, R.P., Griffin, T.S., Honeycutt, C.W., 2010. Rotation and Cover Crop Effects on Soilborne Potato Diseases, Tuber Yield, and Soil Microbial Communities. *Plant Disease* 94, 1491–1502. <https://doi.org/10.1094/PDIS-03-10-0172>
- Lassaletta, L., Billen, G., Grizzetti, B., Anglade, J., Garnier, J., 2014. 50 year trends in nitrogen use efficiency of world cropping systems: the relationship between yield and nitrogen input to cropland. *Environ. Res. Lett.* 9, 105011. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/9/10/105011>
- 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*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 149–164. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-32730-1\\_13](https://doi.org/10.1007/978-3-540-32730-1_13)
- Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16, 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., Forbes, T.D.A., 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12, 474–478. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01219-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01219-6)
- Lavorel, S., Storkey, J., Bardgett, R.D., de Bello, F., Berg, M.P., Le Roux, X., Moretti, M., Mulder, C., Pakeman, R.J., Díaz, S., Harrington, R., 2013. A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services. *J Veg Sci* 24, 942–948. <https://doi.org/10.1111/jvs.12083>
- Layek, J., Das, A., Mitran, T., Nath, C., Meena, R.S., Yadav, G.S., Shivakumar, B.G., Kumar, S., Lal, R., 2018. Cereal+Legume Intercropping: An Option for Improving Productivity and Sustaining Soil Health, in: Meena, R.S., Das, A., Yadav, G.S., Lal, R. (Eds.), *Legumes for Soil Health and Sustainable Management*. Springer Singapore, Singapore, pp. 347–386. [https://doi.org/10.1007/978-981-13-0253-4\\_11](https://doi.org/10.1007/978-981-13-0253-4_11)
- Le Clec'h, S., Finger, R., Buchmann, N., Gosal, A.S., Hörtnagl, L., Huguenin-Elie, O., Jeanneret, P., Lüscher, A., Schneider, M.K., Huber, R., 2019. Assessment of spatial variability of multiple ecosystem services in grasslands of different intensities. *Journal of Environmental Management* 251, 109372. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.109372>
- Le Gal, P.-Y., Dugué, P., Faure, G., Novak, S., 2011. How does research address the design of innovative agricultural production systems at the farm level? A review. *Agricultural Systems* 104, 714–728. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2011.07.007>

- Leclère, M., Lorent, A.-R., Jeuffroy, M.-H., Butier, A., Chatain, C., Loyce, C., 2021. Diagnosis of camelina seed yield and quality across an on-farm experimental network. *European Journal of Agronomy* 122, 126190. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126190>
- Ledgard, S.F., Steele, K.W., 1992. Biological nitrogen fixation in mixed legume/grass pastures. *Plant Soil* 141, 137–153. <https://doi.org/10.1007/BF00011314>
- Leip, A., Billen, G., Garnier, J., Grizzetti, B., Lassaletta, L., Reis, S., Simpson, D., Sutton, M.A., De Vries, W., Weiss, F., Westhoek, H., 2015. Impacts of European livestock production: nitrogen, sulphur, phosphorus and greenhouse gas emissions, land-use, water eutrophication and biodiversity. *Environ. Res. Lett.* 10, 115004. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/11/115004>
- Leoni, F., Lazzaro, M., Ruggeri, M., Carlesi, S., Meriggi, P., Moonen, A.C., 2022. Relay intercropping can efficiently support weed management in cereal-based cropping systems when appropriate legume species are chosen. *Agron. Sustain. Dev.* 42, 75. <https://doi.org/10.1007/s13593-022-00787-3>
- Lescourret, F., Magda, D., Richard, G., Adam-Blondon, A.-F., Bardy, M., Baudry, J., Doussan, I., Dumont, B., Lefèvre, F., Litrico, I., Martin-Clouaire, R., Montuelle, B., Pellerin, S., Plantegenest, M., Tancoigne, E., Thomas, A., Guyomard, H., Soussana, J.-F., 2015. A social–ecological approach to managing multiple agro-ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 14, 68–75. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2015.04.001>
- Lien, G., Brian Hardaker, J., Flaten, O., 2007. Risk and economic sustainability of crop farming systems. *Agricultural Systems* 94, 541–552. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2007.01.006>
- Lithourgidis, A.S., Dordas, C.A., Damalas, C.A., Vlachostergios, D.N., 2011. Annual intercrops: an alternative pathway for sustainable agriculture. *AUSTRALIAN JOURNAL OF CROP SCIENCE* 5, 396–410.
- Litrico, I., Violle, C., 2015. Diversity in Plant Breeding: A New Conceptual Framework. *Trends in Plant Science* 20, 604–613. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.07.007>
- Lizarazo, C.I., Tuulos, A., Jokela, V., Mäkelä, P.S.A., 2020. Sustainable Mixed Cropping Systems for the Boreal-Nemoral Region. *Front. Sustain. Food Syst.* 4, 103. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.00103>
- Loreau, M., Hector, A., 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412, 72–76. <https://doi.org/10.1038/35083573>
- Lorin, M., 2015. Services écosystémiques rendus par des légumineuses gélives introduites en tant que plantes de service dans du colza d'hiver : évaluation expérimentale et analyse fonctionnelle. *AgroParisTech*.
- Lorin, M., Jeuffroy, M.-H., Valantin-Morison, M., 2016. Gérer les compromis entre services écosystémiques rendus par des légumineuses utilisées en tant que plantes de service dans du colza d'hiver : approche fonctionnelle.
- Louarn, G., Song, Y., 2020. Two decades of functional–structural plant modelling: now addressing fundamental questions in systems biology and predictive ecology. *Annals of Botany* 126, 501–509. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa143>
- Lu, P., Yang, T., Li, L., Zhao, B., Liu, J., 2020. Response of oat morphologies, root exudates, and rhizosphere fungal communities to amendments in a saline-alkaline environment. *PLoS ONE* 15, e0243301. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0243301>
- Lucas, J.A., Hawkins, N.J., Fraaije, B.A., 2015. The Evolution of Fungicide Resistance, in: *Advances in Applied Microbiology*. Elsevier, pp. 29–92. <https://doi.org/10.1016/bs.aambs.2014.09.001>
- Luck, G.W., Harrington, R., Harrison, P.A., Kremen, C., Berry, P.M., Bugter, R., Dawson, T.P., de Bello, F., Díaz, S., Feld, C.K., Haslett, J.R., Hering, D., Kontogianni, A., Lavorel, S.,

- Rounsevell, M., Samways, M.J., Sandin, L., Settele, J., Sykes, M.T., van den Hove, S., Vandewalle, M., Zobel, M., 2009. Quantifying the Contribution of Organisms to the Provision of Ecosystem Services. *BioScience* 59, 223–235. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.3.7>
- Maeder, P., Fliessbach, A., Dubois, D., Gunst, L., Fried, P., Niggli, U., 2002. Soil Fertility and Biodiversity in Organic Farming. *Science* 296, 1694–1697. <https://doi.org/10.1126/science.1071148>
- Maes, J., Egoh, B., Willemen, L., Liqueste, C., Vihervaara, P., Schägner, J.P., Grizzetti, B., Drakou, E.G., Notte, A.L., Zulian, G., Bouraoui, F., Luisa Paracchini, M., Braat, L., Bidoglio, G., 2012. Mapping ecosystem services for policy support and decision making in the European Union. *Ecosystem Services* 1, 31–39. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2012.06.004>
- Maes, J., Liqueste, C., Teller, A., Erhard, M., Paracchini, M.L., Barredo, J.I., Grizzetti, B., Cardoso, A., Somma, F., Petersen, J.-E., Meiner, A., Gelabert, E.R., Zal, N., Kristensen, P., Bastrup-Birk, A., Biala, K., Piroddi, C., Egoh, B., Degeorges, P., Fiorina, C., Santos-Martín, F., Naruševičius, V., Verboven, J., Pereira, H.M., Bengtsson, J., Gocheva, K., Marta-Pedroso, C., Snäll, T., Estreguil, C., San-Miguel-Ayanz, J., Pérez-Soba, M., Grêt-Regamey, A., Lillebø, A.I., Malak, D.A., Condé, S., Moen, J., Czúcz, B., Drakou, E.G., Zulian, G., Laval, C., 2016. An indicator framework for assessing ecosystem services in support of the EU Biodiversity Strategy to 2020. *Ecosystem Services* 17, 14–23. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2015.10.023>
- Magrini, M.-B., Anton, M., Cholez, C., Corre-Hellou, G., Duc, G., Jeuffroy, M.-H., Meynard, J.-M., Pelzer, E., Voisin, A.-S., Walrand, S., 2016. Why are grain-legumes rarely present in cropping systems despite their environmental and nutritional benefits? Analyzing lock-in in the French agrifood system. *Ecological Economics* 126, 152–162. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2016.03.024>
- Malézieux, E., Crozat, Y., Dupraz, C., Laurans, M., Makowski, D., Ozier-Lafontaine, H., Rapidel, B., de Tourdonnet, S., Valantin-Morison, M., 2009a. Mixing Plant Species in Cropping Systems: Concepts, Tools and Models: A Review, in: Lichtfouse, E., Navarrete, M., Debaeke, P., Véronique, S., Alberola, C. (Eds.), *Sustainable Agriculture*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 329–353. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-2666-8\\_22](https://doi.org/10.1007/978-90-481-2666-8_22)
- Malézieux, E., Crozat, Y., Dupraz, C., Laurans, M., Makowski, D., Ozier-Lafontaine, H., Rapidel, B., Tourdonnet, S., Valantin-Morison, M., 2009b. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 29, 43–62. <https://doi.org/10.1051/agro:2007057>
- Mallinger, R.E., Franco, J.G., Prischmann-Voldseth, D.A., Prasifka, J.R., 2019. Annual cover crops for managed and wild bees: Optimal plant mixtures depend on pollinator enhancement goals. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 273, 107–116. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.12.006>
- Mamine, F., Farès, M., 2020. Barriers and Levers to Developing Wheat–Pea Intercropping in Europe: A Review. *Sustainability* 12, 6962. <https://doi.org/10.3390/su12176962>
- 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>
- Martin, G., Martin-Clouaire, R., Duru, M., 2013. Farming system design to feed the changing world. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 33, 131–149. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0075-4>
- Mat Hassan, H., Marschner, P., McNeill, A., Tang, C., 2012. Grain legume pre-crops and their residues affect the growth, P uptake and size of P pools in the rhizosphere of the

- following wheat. *Biol Fertil Soils* 48, 775–785. <https://doi.org/10.1007/s00374-012-0671-8>
- Matson, P.A., Parton, W.J., Power, A.G., Swift, M.J., 1997. Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* 277, 504–509.
- Mauromicale, G., Occhipinti, A., Mauro, R.P., 2010. Selection of shade-adapted subterranean clover species for cover cropping in orchards. *Agron. Sustain. Dev.* 30, 473–480. <https://doi.org/10.1051/agro/2009035>
- McAlvay, A.C., DiPaola, A., D’Andrea, A.C., Ruelle, M.L., Mosulishvili, M., Halstead, P., Power, A.G., 2022. Cereal species mixtures: an ancient practice with potential for climate resilience. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 42, 100. <https://doi.org/10.1007/s13593-022-00832-1>
- Mcgill, B., Enquist, B., 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>
- MEA, 2005. Ecosystems and Human Well-being: A Framework for Assessment 22.
- 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>
- Médiène, S., Verret, V., Felix, J., Valantin-Morison, M., 2016. A tool integrating and sharing knowledge to select legume species for oilseed rape intercropping, in: Second International Legumes Society Conference. Presented at the Second International Legumes Society Conference, Troia, Portugal, p. 280.
- MERCI tool, 2010. Méthode d’Estimation des Restitutions par les Cultures Intermédiaires.
- Mermillod-Blondin, F., Roy, J., Spehn, E., van Peer, L., 2002. Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning. *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives* 195.
- Meunier, C., Alletto, L., Bedoussac, L., Bergez, J.-E., Casadebaig, P., Constantin, J., Gaudio, N., Mahmoud, R., Aubertot, J.-N., Celette, F., Guinet, M., Jeuffroy, M.-H., Robin, M.-H., Médiène, S., Fontaine, L., Nicolardot, B., Pelzer, E., Souchère, V., Voisin, A.-S., Rosières, B., Casagrande, M., Martin, G., 2022a. A modelling chain combining soft and hard models to assess a bundle of ecosystem services provided by a diversity of cereal-legume intercrops. *European Journal of Agronomy* 132, 126412. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2021.126412>
- Meunier, C., Casagrande, M., Rosières, B., Bedoussac, L., Topp, C.F.E., Walker, R.L., Watson, C.A., Martin, G., 2022b. Interplay: A game for the participatory design of locally adapted cereal-legume intercrops. *Agricultural Systems* 201, 103438. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2022.103438>
- Meynard, J.-M., 2012. Chapitre 4. Innover dans les systèmes de culture et de production, in: Apprendre à innover dans un monde incertain. Editions Quæ, p. 75. <https://doi.org/10.3917/quae.coude.2012.01.0075>
- Meynard, J.-M., Charrier, F., Fares, M., Le Bail, M., Magrini, M.-B., Charlier, A., Messéan, A., 2018a. Socio-technical lock-in hinders crop diversification in France. *Agronomy for Sustainable Development* 38. <https://doi.org/10.1007/s13593-018-0535-1>
- Meynard, J.-M., Charrier, F., Fares, M., Le Bail, M., Magrini, M.-B., Charlier, A., Messéan, A., 2018b. Socio-technical lock-in hinders crop diversification in France. *Agron. Sustain. Dev.* 38, 54. <https://doi.org/10.1007/s13593-018-0535-1>
- Meynard, J.-M., Dedieu, B., Bos, A.P., 2012. Re-design and co-design of farming systems. An overview of methods and practices, in: Darnhofer, I., Gibbon, D., Dedieu, Benoît (Eds.),

- Farming Systems Research into the 21st Century: The New Dynamic. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 405–429. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-4503-2\\_18](https://doi.org/10.1007/978-94-007-4503-2_18)
- Meynard, J.-M., Jeuffroy, M.-H., Le Bail, M., Lefèvre, A., Magrini, M.-B., Michon, C., 2017a. Designing coupled innovations for the sustainability transition of agrifood systems. *Agricultural Systems* 157, 330–339. <https://doi.org/10.1016/j.agry.2016.08.002>
- Meynard, J.-M., Jeuffroy, M.-H., Le Bail, M., Lefèvre, A., Magrini, M.-B., Michon, C., 2017b. Designing coupled innovations for the sustainability transition of agrifood systems. *Agricultural Systems* 157, 330–339. <https://doi.org/10.1016/j.agry.2016.08.002>
- Meynard, J.-M., Messéan, A., Charlier, A., Charrier, F., Fares, M., Bail, M.L., Magrini, M.-B., Savini, I., 2013. Freins et leviers à la diversification des cultures : étude au niveau des exploitations agricoles et des filières. *OCL* 20, D403. <https://doi.org/10.1051/ocl/2013007>
- Miller, J.J., Schepers, J.S., Shapiro, C.A., Arneson, N.J., Eskridge, K.M., Oliveira, M.C., Giesler, L.J., 2018. Characterizing soybean vigor and productivity using multiple crop canopy sensor readings. *FIELD CROPS RESEARCH* 216, 22–31. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.11.006>
- Mokany, K., Ash, J., Roxburgh, S., 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland: Determinants of ecosystem processes. *Journal of Ecology* 96, 884–893. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01395.x>
- Montazeaud, G., Violle, C., Roumet, P., Rocher, A., Ecarnot, M., Compan, F., Maillet, G., Fort, F., Fréville, H., 2020. Multifaceted functional diversity for multifaceted crop yield: Towards ecological assembly rules for varietal mixtures. *J Appl Ecol* 57, 2285–2295. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13735>
- Monti, M., Pellicano, A., Santonoceto, C., Preiti, G., Pristeri, A., 2016. Yield components and nitrogen use in cereal-pea intercrops in Mediterranean environment. *FIELD CROPS RESEARCH* 196, 379–388. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.07.017>
- Montoya, D., Haegeman, B., Gaba, S., Mazancourt, C., Bretagnolle, V., Loreau, M., 2019. Trade-offs in the provisioning and stability of ecosystem services in agroecosystems. *Ecol Appl* 29. <https://doi.org/10.1002/eap.1853>
- Moonen, A.C., Barberi, P., 2004. Size and composition of the weed seedbank after 7 years of different cover-crop-maize management systems. *Weed Res* 44, 163–177. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2004.00388.x>
- Moraine, M., Therond, O., Ryschawy, J., Martin, G., Nowak, B.F., Nesme, T., Gazon, P., Duru, M., 2017. Complémentarités territoriales entre culture et élevage, entre action collective et contraintes organisationnelles. *Fourrages* 231, 247–255.
- Moss, B., 2008. Water pollution by agriculture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363, 659–666. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2176>
- Mostafalou, S., Abdollahi, M., 2013. Pesticides and human chronic diseases: Evidences, mechanisms, and perspectives. *Toxicology and Applied Pharmacology* 268, 157–177. <https://doi.org/10.1016/j.taap.2013.01.025>
- Mudare, S., Kanomanyanga, J., Jiao, X., Mabasa, S., Lamichhane, J.R., Jing, J., Cong, W.-F., 2022. Yield and fertilizer benefits of maize/grain legume intercropping in China and Africa: A meta-analysis. *Agron. Sustain. Dev.* 42, 81. <https://doi.org/10.1007/s13593-022-00816-1>
- Murphy, C.E., Lemerle, D., 2006. Continuous cropping systems and weed selection. *Euphytica* 148, 61–73. <https://doi.org/10.1007/s10681-006-5941-9>
- Mycoagra, 2019. Fiche technique : Cultiver des espèces favorables aux mycorhizes [WWW Document]. URL <https://mycoagra.com/2019/03/19/fiche-technique-cultiver-des-especes-favorables-aux->

- mycorrhizes/#:~:text=La%20plupart%20des%20espèces%20cultivées,(colza%2C%20moutarde...).
- Naudin, C., Corre-Hellou, G., Pineau, S., Crozat, Y., Jeuffroy, M.-H., 2010. The effect of various dynamics of N availability on winter pea–wheat intercrops: Crop growth, N partitioning and symbiotic N<sub>2</sub> fixation. *Field Crops Research* 119, 2–11. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2010.06.002>
- Nicolas Tremblay, E.F., Desjardins, Y., 2006. Relationships among growing degree-days, tenderness, other harvest attributes and market value of processing pea (*Pisum sativum* L.) cultivars grown in Quebec. *Can. J. Plant Sci.* 86, 525–537. <https://doi.org/10.4141/P04-144>
- Nicotra, A.B., Atkin, O.K., Bonser, S.P., Davidson, A.M., Finnegan, E.J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M.D., Richards, C.L., Valladares, F., van Kleunen, M., 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science* 15, 684–692. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008>
- Norsworthy, J.K., Ward, S.M., Shaw, D.R., Llewellyn, R.S., Nichols, R.L., Webster, T.M., Bradley, K.W., Frisvold, G., Powles, S.B., Burgos, N.R., Witt, W.W., Barrett, M., 2012. Reducing the Risks of Herbicide Resistance: Best Management Practices and Recommendations. *Weed sci.* 60, 31–62. <https://doi.org/10.1614/WS-D-11-00155.1>
- Oreszczyn, S., Lane, A., Carr, S., 2010. The role of networks of practice and webs of influencers on farmers' engagement with and learning about agricultural innovations. *Journal of Rural Studies* 26, 404–417. <https://doi.org/10.1016/j.jrurstud.2010.03.003>
- Ouattara, M.S., Paut, R., Valantin-Morison, M., Verret, V., Médiène, S., 2023a. Hierarchical modeling highlights how ecosystem service provisioning by service crops intercropped with oilseed rape depends on their functional trait values. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 357, 108690. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108690>
- Ouattara, M.S., Paut, R., Valantin-Morison, M., Verret, V., Médiène, S., 2023b. Hierarchical modeling highlights how ecosystem service provisioning by service crops intercropped with oilseed rape depends on their functional trait values. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 357, 108690. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108690>
- Pelzer, E., Bazot, M., Makowski, D., Corre-Hellou, G., Naudin, C., Al Rifaï, M., Baranger, E., Bedoussac, L., Biarnès, V., Boucheny, P., Carrouée, B., Dorvillez, D., Foissy, D., Gaillard, B., Guichard, L., Mansard, M.-C., Omon, B., Prieur, L., Yvergniaux, M., Justes, E., Jeuffroy, M.-H., 2012. Pea–wheat intercrops in low-input conditions combine high economic performances and low environmental impacts. *European Journal of Agronomy* 40, 39–53. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2012.01.010>
- Pelzer, E., Bedoussac, L., Corre-Hellou, G., Jeuffroy, M.-H., Métivier, T., Naudin, C., 2014a. Association de cultures annuelles combinant une légumineuse et une céréale: retours d'expériences d'agriculteurs et analyse. *Innovations agronomiques* 40, 73–91.
- Pelzer, E., Hombert, N., Jeuffroy, M.-H., Makowski, D., 2014b. Meta-Analysis of the Effect of Nitrogen Fertilization on Annual Cereal-Legume Intercrop Production. *AGRONOMY JOURNAL* 106, 1775–1786. <https://doi.org/10.2134/agronj13.0590>
- Peoples, M.B., Brockwell, J., Herridge, D.F., Rochester, I.J., Alves, B.J.R., Urquiaga, S., Boddey, R.M., Dakora, F.D., Bhattarai, S., Maskey, S.L., Sampet, C., Rerkasem, B., Khan, D.F., Hauggaard-Nielsen, H., Jensen, E.S., 2009. The contributions of nitrogen-fixing crop legumes to the productivity of agricultural systems. *Symbiosis* 48, 1–17. <https://doi.org/10.1007/BF03179980>
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecol Letters* 5, 402–411. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x>

- Pimentel, D., Burgess, M., 2013. Soil erosion threatens food production. *Agriculture (Switzerland)* 3, 443–463. <https://doi.org/10.3390/agriculture3030443>
- Poggio, S.L., 2005. Structure of weed communities occurring in monoculture and intercropping of field pea and barley. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 109, 48–58. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.02.019>
- Poisson, E., Trouverie, J., Brunel-Muguet, S., Akmouche, Y., Pontet, C., Pinochet, X., Avice, J.-C., 2019. Seed Yield Components and Seed Quality of Oilseed Rape Are Impacted by Sulfur Fertilization and Its Interactions With Nitrogen Fertilization. *Front. Plant Sci.* 10, 458. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00458>
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E., 2010. Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution* 25, 345–353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- Pousset, J., 2011. Engrais verts et fertilité des sols 4ème édition.
- Power, A.G., 2010. Ecosystem services and agriculture: tradeoffs and synergies. *Phil. Trans. R. Soc. B* 365, 2959–2971. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0143>
- Powles, S.B., Yu, Q., 2010. Evolution in Action: Plants Resistant to Herbicides. *Annu. Rev. Plant Biol.* 61, 317–347. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112119>
- Primot, S., Valantin-Morison, M., Makowski, D., 2006. Predicting the risk of weed infestation in winter oilseed rape crops. *Weed Res* 46, 22–33. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2006.00489.x>
- Prost, L., 2008. Modéliser en agronomie et concevoir des outils en interaction avec de futurs utilisateurs: le cas de la modélisation des interactions génotype-environnement et de l'outil DIAGVAR. (Thèse de doctorat). AgroParisTech, Paris.
- Prost, L., Berthet, E.T.A., Cerf, M., Jeuffroy, M.-H., Labatut, J., Meynard, J.-M., 2017. Innovative design for agriculture in the move towards sustainability: scientific challenges. *Res Eng Design* 28, 119–129. <https://doi.org/10.1007/s00163-016-0233-4>
- Prost, L., Reau, R., Paravano, L., Cerf, M., Jeuffroy, M.-H., 2018. Designing agricultural systems from invention to implementation: the contribution of agronomy. Lessons from a case study. *Agricultural Systems* 164, 122–132. <https://doi.org/10.1016/j.agry.2018.04.009>
- Quinio, M., 2021. Repenser la capitalisation et le partage des connaissances pour le changement de pratiques vers l'agroécologie : proposition d'un cadre socio-cognitif à partir d'une démarche centrée utilisateur (PhD Thesis).
- Quinio, M., Guichard, L., Salazar, P., Détienne, F., Jeuffroy, M.-H., 2022. Cognitive resources to promote exploration in agroecological systems design. *Agricultural Systems* 196, 103334. <https://doi.org/10.1016/j.agry.2021.103334>
- R core Team, 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Rakotomanga, D., Kazakou, E., Damour, G., 2023. Functional structure and interactions within communities composed of cover crops and spontaneous species, along a cropping practices gradient. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 350, 108476. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108476>
- Rao, C.R., 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical population biology* 21, 24–43.
- Raseduzzaman, Md., Jensen, E.S., 2017. Does intercropping enhance yield stability in arable crop production? A meta-analysis. *European Journal of Agronomy* 91, 25–33. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2017.09.009>
- Reau, R., Monnot, L.-A., Schaub, A., Munier-Jolain, N., Pambou, I., Bockstaller, C.C., Cariolle, M., Chabert, A., Dumans, P., 2012. Les ateliers de conception de systèmes de culture pour

- construire, évaluer et identifier des prototypes prometteurs. *Innovations agronomiques* 20, 5–33.
- Renard, D., Tilman, D., 2019. National food production stabilized by crop diversity. *Nature* 571, 257–260. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1316-y>
- Richard, A., 2018. L'approche systémique à l'échelle de l'exploitation agricole au service de la qualité des eaux souterraines. L'expérience d'une démarche de co-conception avec et par les agriculteurs. (PhD Thesis).
- Ricotta, C., 2005. A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology* 6, 479–486. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.02.008>
- Ricotta, C., Moretti, M., 2011. CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia* 167, 181–188. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1965-5>
- Robin, M.-H., Colbach, N., Lucas, P., Montfort, F., Cholez, C., Debaeke, P., Aubertot, J.-N., 2013. Injury Profile SIMulator, a Qualitative Aggregative Modelling Framework to Predict Injury Profile as a Function of Cropping Practices, and Abiotic and Biotic Environment. II. Proof of Concept: Design of IPSIM-Wheat-Eyespot. *PLoS ONE* 8, e75829. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0075829>
- Römermann, C., Bucher, S.F., Hahn, M., Bernhardt-Römermann, M., 2016. Plant functional traits – fixed facts or variable depending on the season? *Folia Geobot* 51, 143–159. <https://doi.org/10.1007/s12224-016-9250-3>
- Rusch, A., Chaplin-Kramer, R., Gardiner, M.M., Hawro, V., Holland, J., Landis, D., Thies, C., Tschantke, T., Weisser, W.W., Winqvist, C., Woltz, M., Bommarco, R., 2016. Agricultural landscape simplification reduces natural pest control: A quantitative synthesis. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 221, 198–204. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.01.039>
- Ryschawy, J., Martin, G., Moraine, M., Duru, M., Therond, O., 2017. Designing crop-livestock integration at different levels: Toward new agroecological models? *NUTRIENT CYCLING IN AGROECOSYSTEMS* 108, 5–20. <https://doi.org/10.1007/s10705-016-9815-9>
- Salembier, C., Aare, A.K., Bedoussac, L., Chongtham, I.R., de Buck, A., Dhamala, N.R., Dordas, C., Finckh, M.R., Hauggaard-Nielsen, H., Krysztoforski, M., Lund, S., Luske, B., Pinel, B., Timaeus, J., Virto, C., Walker, R., Wendling, M., Jeuffroy, M.-H., 2023. Exploring the inner workings of design-support experiments: Lessons from 11 multi-actor experimental networks for intercrop design. *European Journal of Agronomy* 144, 126729. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2022.126729>
- Salembier, C., Elverdin, J.H., Meynard, J.-M., 2016. Tracking on-farm innovations to unearth alternatives to the dominant soybean-based system in the Argentinean Pampa. *Agronomy for Sustainable Development* 36. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0343-9>
- Salembier, C., Segrestin, B., Weil, B., Jeuffroy, M.-H., Cadoux, S., Cros, C., Favrelière, E., Fontaine, L., Gimaret, M., Noilhan, C., Petit, A., Petit, M.-S., Porhiel, J.-Y., Sicard, H., Reau, R., Ronceux, A., Meynard, J.-M., 2021a. A theoretical framework for tracking farmers' innovations to support farming system design. *Agron. Sustain. Dev.* 41, 61. <https://doi.org/10.1007/s13593-021-00713-z>
- Salembier, C., Segrestin, B., Weil, B., Jeuffroy, M.-H., Cadoux, S., Cros, C., Favrelière, E., Fontaine, L., Gimaret, M., Noilhan, C., Petit, A., Petit, M.-S., Porhiel, J.-Y., Sicard, H., Reau, R., Ronceux, A., Meynard, J.-M., 2021b. A theoretical framework for tracking farmers' innovations to support farming system design. *Agron. Sustain. Dev.* 41, 61. <https://doi.org/10.1007/s13593-021-00713-z>

- Schauberger, B., Ben-Ari, T., Makowski, D., Kato, T., Kato, H., Ciais, P., 2018. Yield trends, variability and stagnation analysis of major crops in France over more than a century. *Sci Rep* 8, 16865. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35351-1>
- Schauberger, B., Kato, H., Kato, T., Watanabe, D., Ciais, P., 2022. French crop yield, area and production data for ten staple crops from 1900 to 2018 at county resolution. *Sci Data* 9, 38. <https://doi.org/10.1038/s41597-022-01145-4>
- Schiere, J.B. (Hans), Darnhofer, I., Duru, M., 2012. Dynamics in farming systems: of changes and choices, in: Darnhofer, I., Gibbon, D., Dedieu, B. (Eds.), *Farming Systems Research into the 21st Century: The New Dynamic*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 337–363. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-4503-2\\_15](https://doi.org/10.1007/978-94-007-4503-2_15)
- Schmera, D., Podani, J., Erős, T., 2009. Measuring the contribution of community members to functional diversity. *Oikos* 118, 961–971. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17076.x>
- Schneider, A., Flénet, F., Dumans, P., Bonnin, E., De Chezelles, E., Jeuffroy, M.-H., Hayer, F., Nemecek, T., Carrouée, B., 2010. Diversifier les rotations céréalières notamment avec du pois et du colza – Données récentes d'expérimentations et d'études. *OCL* 17, 301–311. <https://doi.org/10.1051/ocl.2010.0332>
- Schöb, C., Prieto, I., Armas, C., Pugnaire, F.I., 2014. Consequences of facilitation: one plant's benefit is another plant's cost. *Funct Ecol* 28, 500–508. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12185>
- Schon, D.A., 1992. Designing as reflective conversation with the materials of a design situation. *Research in Engineering Design* 3, 131–147. <https://doi.org/10.1007/BF01580516>
- Schott, C., Mignolet, C., Meynard, J.-M., 2010. Les oléoprotéagineux dans les systèmes de culture : évolution des assolements et des successions culturales depuis les années 1970 dans le bassin de la Seine. *OCL* 17, 276–291. <https://doi.org/10.1051/ocl.2010.0334>
- Seree, L., 2022. Multifonctionnalité de systèmes de culture combinés à des bandes fleuries : Une approche interdisciplinaire pour relier la biodiversité et les services écosystémiques rendus (PhD Thesis).
- Serrano-Bedia, A.M., López-Fernández, M.C., García-Piqueres, G., 2018. Complementarity between innovation knowledge sources: Does the innovation performance measure matter? *BRQ Business Research Quarterly* 21, 53–67. <https://doi.org/10.1016/j.brq.2017.09.001>
- Shcherbak, I., Millar, N., Robertson, G.P., 2014. Global metaanalysis of the nonlinear response of soil nitrous oxide (N<sub>2</sub>O) emissions to fertilizer nitrogen. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 111, 9199–9204. <https://doi.org/10.1073/pnas.1322434111>
- Shield, I.F., Scott, T., Stevenson, H.J., Leach, J.E., Todd, A.D., 2000. The causes of over-winter plant losses of autumn-sown white lupins ( *Lupinus albus* ) in different regions of the UK over three seasons. *J. Agric. Sci.* 135, 173–183. <https://doi.org/10.1017/S0021859699008047>
- Shili-Touzi, I., De Tourdonnet, S., Launay, M., Dore, T., 2010. Does intercropping winter wheat (*Triticum aestivum*) with red fescue (*Festuca rubra*) as a cover crop improve agronomic and environmental performance? A modeling approach. *Field Crops Research* 116, 218–229. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.11.007>
- Sivakumar, M.V.K., 1993. Growth and Yield of Millet and Cowpea in Relay and Intercrop Systems in the Sahelian Zone in Years when the Onset of the Rainy Season is Early. *Ex. Agric.* 29, 417–427. <https://doi.org/10.1017/S001447970002113X>
- Smith, P., Ashmore, M.R., Black, H.I.J., Burgess, P.J., Evans, C.D., Quine, T.A., Thomson, A.M., Hicks, K., Orr, H.G., 2013. REVIEW: The role of ecosystems and their management in

- regulating climate, and soil, water and air quality. *J Appl Ecol* 50, 812–829. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12016>
- Sonogo, M., 2000. Effect of temperature and daylength on the phenological development of oats (*Avena sativa* L.).
- Spehn, E.M., Hector, A., Joshi, J., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Bazeley-White, E., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M.C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P.G., Finn, J.A., Freitas, H., Giller, P.S., Good, J., Harris, R., Högberg, P., Huss-Danell, K., Jumpponen, A., Koricheva, J., Leadley, P.W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C.P.H., O'Donovan, G., Otway, S.J., Palmborg, C., Pereira, J.S., Pfisterer, A.B., Prinz, A., Read, D.J., Schulze, E.-D., Siamantziouras, A.-S.D., Terry, A.C., Troumbis, A.Y., Woodward, F.I., Yachi, S., Lawton, J.H., 2005. ECOSYSTEM EFFECTS OF BIODIVERSITY MANIPULATIONS IN EUROPEAN GRASSLANDS. *Ecological Monographs* 75, 37–63. <https://doi.org/10.1890/03-4101>
- Spiertz, J.H.J., 2010. Nitrogen, sustainable agriculture and food security. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 30, 43–55. <https://doi.org/10.1051/agro:2008064>
- Stassart, P.M., Baret, P., Grégoire, J.-C., Hance, T., Mormont, M., Reheul, D., Stilmant, D., Vanloqueren, G., Visser, M., 2012. L'agroécologie: trajectoire et potentiel pour une transition vers des systèmes alimentaires durables.
- Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N.D., Herzog, I., Van Doorn, A., De Snoo, G.R., Rakosy, L., Ramwell, C., 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – A review. *Journal of Environmental Management* 91, 22–46. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2009.07.005>
- Stoate, C., Boatman, N.D., Borralho, R.J., Carvalho, C.R., Snoo, G.R. de, Eden, P., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management* 63, 337–365. <https://doi.org/10.1006/jema.2001.0473>
- Storkey, J., Döring, T., Baddeley, J., Collins, R., Roderick, S., Jones, H., Watson, C., 2015a. Engineering a plant community to deliver multiple ecosystem services. *Ecological Applications* 25, 1034–1043. <https://doi.org/10.1890/14-1605.1>
- Storkey, J., Döring, T., Baddeley, J., Collins, R., Roderick, S., Jones, H., Watson, C., 2015b. Engineering a plant community to deliver multiple ecosystem services. *Ecological Applications* 25, 1034–1043. <https://doi.org/10.1890/14-1605.1>
- Šūmane, S., Kunda, I., Knickel, K., Strauss, A., Tisenkopfs, T., Rios, I.D.I., Rivera, M., Chebach, T., Ashkenazy, A., 2018. Local and farmers' knowledge matters! How integrating informal and formal knowledge enhances sustainable and resilient agriculture. *Journal of Rural Studies* 59, 232–241. <https://doi.org/10.1016/j.jrurstud.2017.01.020>
- Suter, M., Connolly, J., Finn, J.A., Loges, R., Kirwan, L., Sebastià, M., Lüscher, A., 2015. Nitrogen yield advantage from grass–legume mixtures is robust over a wide range of legume proportions and environmental conditions. *Global Change Biology* 21, 2424–2438. <https://doi.org/10.1111/gcb.12880>
- Sutton, M.A., Howard, C.M., Erisman, J.W., Billen, G., Bleeker, A., Grennfelt, P., Van Grinsven, H., Grizzetti, B. (Eds.), 2011. *The European Nitrogen Assessment: Sources, Effects and Policy Perspectives*, 1st ed. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511976988>
- Tamburini, G., Bommarco, R., Wanger, T.C., Kremen, C., Heijden, M.G.A. van der, Liebman, M., Hallin, S., 2020. Agricultural diversification promotes multiple ecosystem services without compromising yield. *Science Advances* 6, eaba1715. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aba1715>
- Tanner, C.M., Kamel, F., Ross, G.W., Hoppin, J.A., Goldman, S.M., Korell, M., Marras, C., Bhudhikanok, G.S., Kasten, M., Chade, A.R., Comyns, K., Richards, M.B., Meng, C., Priestley, B., Fernandez, H.H., Cambi, F., Umbach, D.M., Blair, A., Sandler, D.P., Langston,

- J.W., 2011. Rotenone, Paraquat, and Parkinson's Disease. *Environ Health Perspect* 119, 866–872. <https://doi.org/10.1289/ehp.1002839>
- 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>
- Tengö, M., Brondizio, E.S., Elmqvist, T., Malmer, P., Spierenburg, M., 2014. Connecting Diverse Knowledge Systems for Enhanced Ecosystem Governance: The Multiple Evidence Base Approach. *AMBIO* 43, 579–591. <https://doi.org/10.1007/s13280-014-0501-3>
- Thériault, F., Stewart, K.A., Seguin, P., 2009. Use of Perennial Legumes Living Mulches and Green Manures for the Fertilization of Organic Broccoli. *International Journal of Vegetable Science* 15, 142–157. <https://doi.org/10.1080/19315260802598896>
- Therond, O., Tichit, M., Tibi, A., Accatino, F., Biju-Duval, L., et al, 2017. Volet "écosystèmes agricoles" de l'Évaluation Française des Ecosystèmes et des Services Écosystémiques. <https://doi.org/10.15454/PRMV-WC85>
- Tian, L., Cai, Y., Akiyama, H., 2019. A review of indirect N<sub>2</sub>O emission factors from agricultural nitrogen leaching and runoff to update of the default IPCC values. *Environmental Pollution* 245, 300–306. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.11.016>
- Tilman, D., 1985. The Resource-Ratio Hypothesis of Plant Succession. *The American Naturalist* 125, 827–852.
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., Polasky, S., 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418, 671–677. <https://doi.org/10.1038/nature01014>
- Tilman, D., Isbell, F., Cowles, J.M., 2014. Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 45, 471–493. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917>
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., Lehman, C., 2001. Diversity and Productivity in a Long-Term Grassland Experiment. *Science* 294, 843–845. <https://doi.org/10.1126/science.1060391>
- Tittonell, P., 2014. Ecological intensification of agriculture—sustainable by nature. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 8, 53–61. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2014.08.006>
- Tobner, C.M., Paquette, A., Gravel, D., Reich, P.B., Williams, L.J., Messier, C., 2016. Functional identity is the main driver of diversity effects in young tree communities. *Ecol Lett* 19, 638–647. <https://doi.org/10.1111/ele.12600>
- Toffolini, Q., Jeuffroy, M.-H., Mischler, P., Pernel, J., Prost, L., 2017a. Farmers' use of fundamental knowledge to re-design their cropping systems: situated contextualisation processes. *NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences* 80, 37–47. <https://doi.org/10.1016/j.njas.2016.11.004>
- Toffolini, Q., Jeuffroy, M.-H., Mischler, P., Pernel, J., Prost, L., 2017b. Farmers' use of fundamental knowledge to re-design their cropping systems: situated contextualisation processes. *NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences* 80, 37–47. <https://doi.org/10.1016/j.njas.2016.11.004>
- Toffolini, Q., Jeuffroy, M.-H., Prost, L., 2016. Indicators used by farmers to design agricultural systems: a survey. *Agronomy for Sustainable Development* 36. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0340-z>
- Tosti, G., Benincasa, P., Farneselli, M., Tei, F., Guiducci, M., 2014. Barley-hairy vetch mixture as cover crop for green manuring and the mitigation of N leaching risk. *EUROPEAN JOURNAL OF AGRONOMY* 54, 34–39. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2013.11.012>

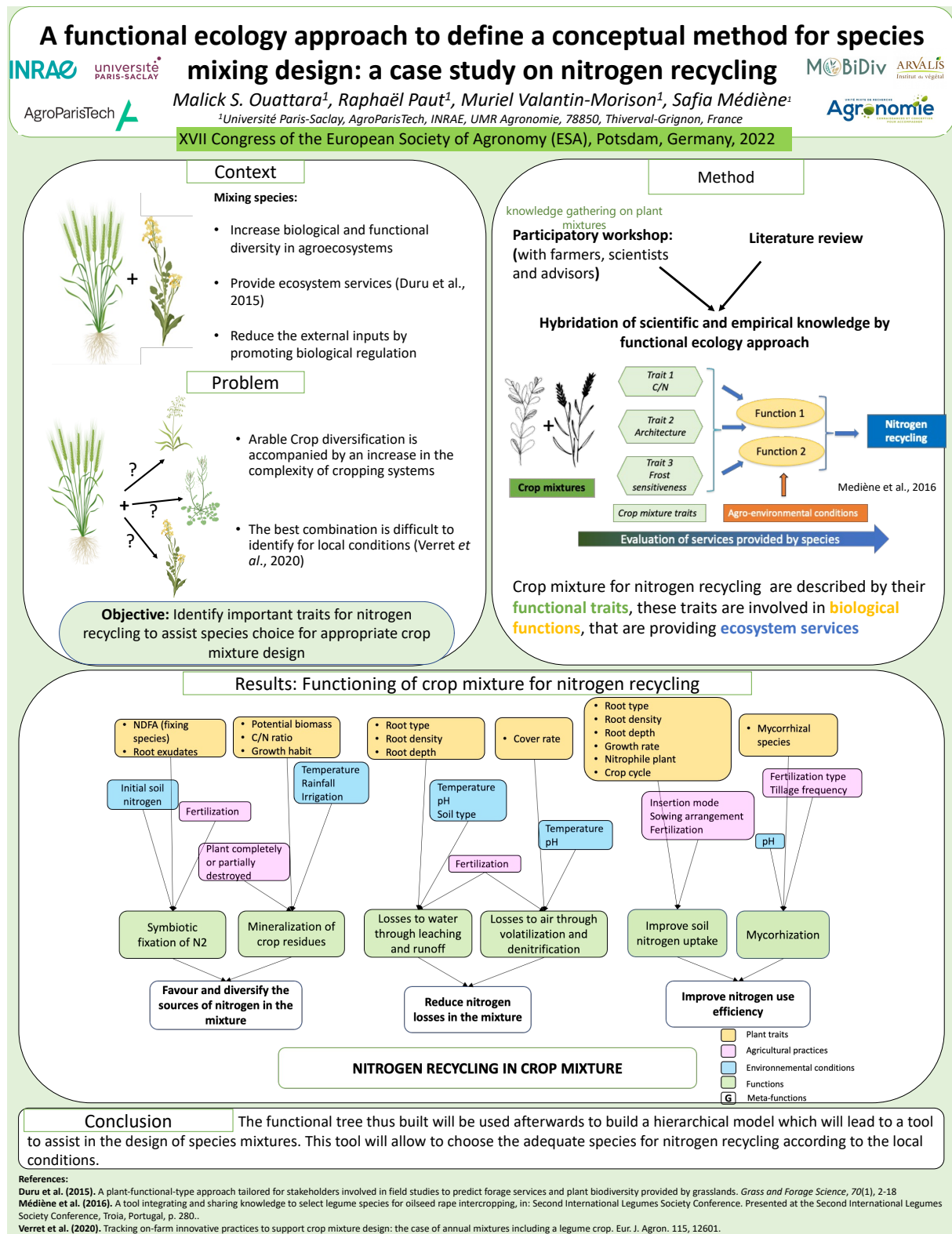
- Tosti, G., Guiducci, M., 2010. Durum wheat–faba bean temporary intercropping: Effects on nitrogen supply and wheat quality. *European Journal of Agronomy* 33, 157–165. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2010.05.001>
- Tosti, G., Thorup-Kristensen, K., 2010. Using coloured roots to study root interaction and competition in intercropped legumes and non-legumes. *JOURNAL OF PLANT ECOLOGY* 3, 191–199. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtq014>
- Tribouillois, H., Cohan, J.-P., Justes, E., 2016a. Cover crop mixtures including legume produce ecosystem services of nitrate capture and green manuring: assessment combining experimentation and modelling. *Plant Soil* 401, 347–364. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2734-8>
- Tribouillois, H., Cohan, J.-P., Justes, E., 2016b. Cover crop mixtures including legume produce ecosystem services of nitrate capture and green manuring: assessment combining experimentation and modelling. *Plant and Soil* 401, 347–364. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2734-8>
- Tribouillois, H., Fort, F., Cruz, P., Charles, R., Flores, O., Garnier, E., Justes, E., 2015. 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>
- Trifan, D., Bularda, M., 2017. RESEARCH ABOUT EXPLORING OF NEW WHEAT AND RYE GERMPLASM FROM TRANSYLVANIA TO BREEDING FOR PRODUCTIVITY, IN BRAILA PLAIN CONDITIONS. *Scientific Papers. Series A. Agronomy* 60.
- Trotin, V., Ginestière, Y., 2012. Cultiver du colza d'hiver en association avec des plantes de services. *Chambre d'Agriculture Poitou-Charentes*.
- Tsiafouli, M.A., Thébault, E., Sgardelis, S.P., De Ruiter, P.C., Van Der Putten, W.H., Birkhofer, K., Hemerik, L., De Vries, F.T., Bardgett, R.D., Brady, M.V., Bjornlund, L., Jørgensen, H.B., Christensen, S., Hertefeldt, T.D., Hotes, S., Gera Hol, W.H., Frouz, J., Liiri, M., Mortimer, S.R., Setälä, H., Tzanopoulos, J., Uteseny, K., Pižl, V., Stary, J., Wolters, V., Hedlund, K., 2015. Intensive agriculture reduces soil biodiversity across Europe. *Glob Change Biol* 21, 973–985. <https://doi.org/10.1111/gcb.12752>
- Valantin-Morison, M., Meynar, J.-M., 2012. A Conceptual Model to Design Prototypes of Crop Management: A Way to Improve Organic Winter Oilseed Rape Performance in Farmers' Fields, in: Marin, F. (Ed.), *Crop Management - Cases and Tools for Higher Yield and Sustainability*. InTech. <https://doi.org/10.5772/31060>
- Valantin-Morison, M., Meynard, J.M., 2008. Diagnosis of limiting factors of organic oilseed rape yield. A survey of farmers' fields. *Agron. Sustain. Dev.* 28, 527–539. <https://doi.org/10.1051/agro:2008026>
- Valencia, V., Wittman, H., Blesh, J., 2019. Structuring Markets for Resilient Farming Systems. *Agron. Sustain. Dev.* 39, 25. <https://doi.org/10.1007/s13593-019-0572-4>
- Van Huylenbroeck, G., Vandermeulen, V., Mettepenningen, E., Verspecht, A., 2007. Multifunctionality of Agriculture: A Review of Definitions, Evidence and Instruments. *Living Rev. Landscape Res.* 1. <https://doi.org/10.12942/lrlr-2007-3>
- Vandermeer, J., van Noordwijk, M., Anderson, J., Ong, C., Perfecto, I., 1998. Global change and multi-species agroecosystems: Concepts and issues. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 67, 1–22. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(97\)00150-3](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(97)00150-3)
- Vandermeer, J.H., 2009. *The ecology of agroecosystems*. Jones & Bartlett Publishers.
- Vandermeer, J.H., 1989. *The Ecology of Intercropping*, 1st ed. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511623523>
- Vandewalle, M., De Bello, F., Berg, M.P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C.K., Harrington, R., Harrison, P.A., Lavorel, S., Da Silva, P.M., Moretti, M., Niemelä, J., Santos, P., Sattler,

- T., Sousa, J.P., Sykes, M.T., Vanbergen, A.J., Woodcock, B.A., 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodivers Conserv* 19, 2921–2947. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9798-9>
- Vanloqueren, G., Baret, P.V., 2009. How Agricultural Research Systems Shape a Technological Regime that Develops Genetic Engineering but Locks Out Agroecological Innovations (SSRN Scholarly Paper No. ID 1417009). Social Science Research Network, Rochester, NY.
- Vedy-zecchini, M., 2020. Analyse et modélisation des effets du système de culture et de la situation de production sur les principaux bioagresseurs du tournesol. Université de Toulouse, France.
- Verret, V., Gardarin, A., Makowski, D., Lorin, M., Cadoux, S., Butier, A., Valantin-Morison, M., 2017a. Assessment of the benefits of frost-sensitive companion plants in winter rapeseed. *European Journal of Agronomy* 91, 93–103. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2017.09.006>
- Verret, V., Gardarin, A., Pelzer, E., Médiène, S., Makowski, D., Valantin-Morison, M., 2017b. Can legume companion plants control weeds without decreasing crop yield? A meta-analysis. *Field Crops Research* 204, 158–168. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.01.010>
- Verret, V., Pelzer, E., Bedoussac, Jeuffroy, M.-H., 2018. Tracking on-farm innovations to support design: the case of legume- based annual crop mixtures. Presented at the Rencontres Francophones Légumineuses #2, Toulouse, p. 8 pages.
- Verret, V., Pelzer, E., Bedoussac, L., Jeuffroy, M.-H., 2020. Tracking on-farm innovative practices to support crop mixture design: The case of annual mixtures including a legume crop. *European Journal of Agronomy* 115, 126018. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126018>
- Vijaya Bhaskar, A.V., Davies, W.P., Cannon, N.D., Conway, J.S., 2014. Weed manifestation under different tillage and legume undersowing in organic wheat. *Biological Agriculture & Horticulture* 30, 253–263. <https://doi.org/10.1080/01448765.2014.951961>
- 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., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007a. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007b. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.15559.x>
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M., 1997. Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277, 494–499. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.494>
- Walker, B., Kinzig, A., Langridge, J., 1999. Original Articles: Plant Attribute Diversity, Resilience, and Ecosystem Function: The Nature and Significance of Dominant and Minor Species. *Ecosystems* 2, 95–113. <https://doi.org/10.1007/s100219900062>
- Wang, Z., Bao, X., Li, X., Jin, X., Zhao, J., Sun, J., Christie, P., Li, L., 2015. Intercropping maintains soil fertility in terms of chemical properties and enzyme activities on a timescale of one decade. *Plant Soil* 391, 265–282. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2428-2>
- Ward, J.H., 1963. Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *Journal of the American Statistical Association* 58, 236–244. <https://doi.org/10.1080/01621459.1963.10500845>

- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A., Donoghue, M.J., 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 475–505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>
- Wendling, M., Buchi, L., Amosse, C., Sinaj, S., Walter, A., Charles, R., 2016. Influence of root and leaf traits on the uptake of nutrients in cover crops. *PLANT AND SOIL* 409, 419–434. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-2974-2>
- Wezel, A., Bellon, S., Doré, T., Francis, C., Vallod, D., David, C., 2011. Agroecology as a Science, a Movement and a Practice, in: Lichtfouse, E., Hamelin, M., Navarrete, M., Debaeke, P. (Eds.), *Sustainable Agriculture Volume 2*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 27–43. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-0394-0\\_3](https://doi.org/10.1007/978-94-007-0394-0_3)
- Wezel, A., Bellon, S., Doré, T., Francis, C., Vallod, D., David, C., 2009. Agroecology as a science, a movement and a practice. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 29, 503–515. <https://doi.org/10.1051/agro/2009004>
- White, C.A., Sylvester-Bradley, R., Berry, P.M., 2015. Root length densities of UK wheat and oilseed rape crops with implications for water capture and yield. *Journal of Experimental Botany* 66, 2293–2303. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv077>
- Whitmore, A.P., Schröder, J.J., 2007. Intercropping reduces nitrate leaching from under field crops without loss of yield: A modelling study. *European Journal of Agronomy* 27, 81–88. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2007.02.004>
- Willey, R.W.W., 1979. Intercropping: its importance and research needs. Part I. Competition and yield advantages. *Field Crop Abstracts* 32, 1–10.
- Withers, P.J.A., Vadas, P.A., Uusitalo, R., Forber, K.J., Hart, M., Foy, R.H., Delgado, A., Dougherty, W., Lilja, H., Burkitt, L.L., Rubæk, G.H., Pote, D., Barlow, K., Rothwell, S., Owens, P.R., 2019. A Global Perspective on Integrated Strategies to Manage Soil Phosphorus Status for Eutrophication Control without Limiting Land Productivity. *J. environ. qual.* 48, 1234–1246. <https://doi.org/10.2134/jeq2019.03.0131>
- 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 in Ecology & Evolution* 30, 531–539. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.013>
- Wortman, S.E., Francis, C.A., Lindquist, J.L., 2012. Cover Crop Mixtures for the Western Corn Belt: Opportunities for Increased Productivity and Stability. *AGRONOMY JOURNAL* 104, 699–705. <https://doi.org/10.2134/agronj2011.0422>
- Yan, Y., Gong, W., Yang, W., Wan, Y., Chen, X., Chen, Z., Wang, L., 2010. Seed Treatment with Uniconazole Powder Improves Soybean Seedling Growth under Shading by Corn in Relay Strip Intercropping System. *Plant Production Science* 13, 367–374. <https://doi.org/10.1626/pps.13.367>
- Yu, Y., Stomph, T.-J., Makowski, D., Zhang, L., Van Der Werf, W., 2016. A meta-analysis of relative crop yields in cereal/legume mixtures suggests options for management. *Field Crops Research* 198, 269–279. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.08.001>
- Zhang, W., Ricketts, T.H., Kremen, C., Carney, K., Swinton, S.M., 2007a. Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological Economics* 64, 253–260. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.02.024>
- Zhang, W., Ricketts, T.H., Kremen, C., Carney, K., Swinton, S.M., 2007b. Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological Economics* 64, 253–260. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.02.024>
- Zhu, J., Werf, W., Anten, N.P.R., Vos, J., Evers, J.B., 2015. The contribution of phenotypic plasticity to complementary light capture in plant mixtures. *New Phytol* 207, 1213–1222. <https://doi.org/10.1111/nph.13416>

## Annexes

**Annexe 1** : Poster présenté au 17<sup>e</sup> congrès du European society for agronomy, Allemagne-Potsdam, 2022



## **Annexe 2: Présentation orale au 19<sup>e</sup> Symposium du European weed research society (EWRS), Grèce-Athens, 2022**

### **What ecological traits and functions are important in a crop mixture for effective weed management?**

Malick S. Ouattara<sup>1</sup>, Raphaël Paut<sup>1</sup>, Muriel Morison<sup>1</sup>, Safia Médiène<sup>1</sup>

*<sup>1</sup>Université Paris-Saclay, AgroParisTech, INRAE, UMR Agronomie, 78850, Thiverval-Grignon, France*

Weed management in agricultural fields is mainly based on tillage and the use of herbicides, which have allowed to increase and maintain high agricultural production. However, the use of agrochemicals and fossil fuels has a negative impact on the environment and on the sustainability of agroecosystems. One lever that can be used is to promote ecosystem services through the mixing of crop species to promote the biological regulation of weeds. However, little is known about how to mix species for effective weed management. Furthermore, many combinations between species are possible to design crop mixtures. We aimed to use a functional ecology approach to generically identify important traits and functions that contribute to regulate weeds in a crop mixture.

To do so, we organized workshops with scientists, farmers and advisors with expertise on the functioning of crop mixtures in order to identify the functions, plant traits and agronomic and environmental characteristics important for weed management in a crop mixture. The functional ecology trait-function-services approach was mobilized in order to have a general approach of crop mixtures. Indeed, this functional approach has made it possible to establish the links between functional traits and biological processes involved in weed regulation.

Our results showed that the main functions that were important for weed management were essentially threefold: (i) reduction of weed establishment in the field through rapid spatial and temporal occupation of crop (ii) competition for nutrients, water and light in favor of the crop mixture of interest and finally (iii) reduction of weed emergence through seed stock reduction by suicide germination or allelopathy effects. We showed that traits in crop mixture such as root system, growth rate, height, biomass production capacity, leaf area and orientation were important for the realization of the above functions.

We also showed that fertilization, initial nitrogen level in soil and soil type mainly impacted traits and functions related to weed reduction, establishment, development and competition between weeds and the crop mixture.

The identification of important functions and traits will allow us to assess the level of service provided by a crop mixture and to identify the crop mixtures most likely to provide weed control in a given agro-environmental context. Ongoing work takes into account other ecosystem services as well as the identification of assembly rules of plant traits in a crop mixture, which will allow the choice of species in the mixture according to the services sought.

### Annexe 3 : Présentation orale à la Présidence française de l'union européenne, congress for pesticide free, France-Dijon, 2022

#### A functional ecology approach to define a conceptual method for species mixing design: a case study on nitrogen management

Malick S. Ouattara<sup>1</sup>, Raphaël Paut<sup>1</sup>, Muriel Valantin-Morison<sup>1</sup>, Safia Médiène<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Université Paris-Saclay, AgroParisTech, INRAE, UMR Agronomie, 78850, Thiverval-Grignon, France

\*Presenting author

Key words: mixing crop, ecosystem services, functional ecology, plant trait, nitrogen recycling

Actual agroecosystems mainly rely for their productivity on external inputs, as the use of agrochemicals and fossil fuels, that generate negative impact on the environment limiting their sustainability. A biodiversity-based agriculture, through i.e. crop mixtures, can promote ecosystem services by increasing biological interactions in agroecosystems to limit the dependency on external inputs (Duru et al., 2015). However, little is known about crop mixture design to promote these ecosystem services. We therefore aim to propose a generic method for designing crop mixtures based on a functional approach that takes into account the functioning of the mixtures in order to overcome the specificity of each species through a participatory approach with farmers, scientists and advisors.

To do so, we mobilized the trait-function-services functional ecology approach to identify in a generic way the plant traits as well as the functions that are important in a crop mixture to render ecosystem services, taking into account the pedoclimatic conditions. Indeed, the trait-function-services approach of functional ecology makes it possible to establish the links between functional traits and biological processes, which are themselves at the basis of ecosystem service production (Garnier & Navas, 2012; Damour et al., 2014; Médiène et al., 2016). The use of the trait-function-services model was done through participatory workshops for knowledge sharing between scientists, farmers and advisors (n=14). Participants were chosen according to their complementary expertise and experience in the functioning of crop mixtures. In our study, we focused this approach on the ecosystem service of managing nitrogen nutrition in species mixtures that allow the reduction of synthetic nitrogen use.

Our results identified functional processes, plant traits, and agronomic and environmental characteristics important in a crop mixture to reduce fertilizer use. The main functions important for N management in mixtures were (i) functions that reduce N losses in the system, (ii) functions that increase and diversify N inputs in the system, and (iii) functions that promote efficient N use by plants in the crop mixture. Traits such as root system, growth rate, nitrophile level of plant, height, biomass production capacity, cycle length, leaf area and orientation, and ramification rate were important for the realization of the above functions identified. On this basis, we were able to identify multifunctional traits, i.e. traits involved in the realization of several functions (e.g. root structure, height) and traits involved only in the realization of a single function (e.g. nitrophile level of plant, cycle length). We also showed that fertilization, initial nitrogen level and soil type mainly affected traits and functions related to nitrogen losses, nitrogen increase and nitrogen use efficiency. The next step for our work will be to identify assembly rules of plant traits (functional convergence and divergence) in a crop mixture.

The conceptual method based on knowledge production through participatory workshops focused on the functional relationships of crop mixtures lays the foundation for the design of operational crop mixtures. For example, the identification of important functions and traits will allow us to assess the level of service provided by a crop mixture and to identify the crop mixtures most likely to reduce nitrogen use in a given agro-environmental context. Ongoing work takes into account other ecosystem services (weed, pest and diseases regulation).

#### References

- Damour et al. (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*, 1196, 33-40. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2013.09.004>
- Garnier, E., & Navas, M.-L. (2012). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: Concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32(2), 365-399. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0036-y>
- Duru et al. (2015). A plant-functional-type approach tailored for stakeholders involved in field studies to predict forage services and plant biodiversity provided by grasslands. *Grass and Forage Science*, 70(1), 2-18. <https://doi.org/10.1111/gfs.12129>

## Liste des Figures

### Encadré

Figure E. 1: Le cadre d'Arnold (1983) revisité dans une perspective d'écologie végétale. Les traits morpho-physio-phénologiques (M-P-P) modulent un ou les trois traits de performance (biomasse végétative, reproduction et survie de la plante) qui déterminent la performance de la plante et, in fine, son aptitude individuelle. Les traits M-P-P peuvent être interdépendants (doubles flèches en pointillé)..... 22

### Introduction, état de l'art et problématique

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |    |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figure 0. 1: Évolution du rendement des cultures en France (Schauberger et al., 2018).....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | 6  |
| Figure 0. 2: Évolution du nombre d'exploitations et de leur surface agricole utile moyenne (SAU), (Agreste, 2022b).....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | 7  |
| Figure 0. 3: Représentation synoptique des principales caractéristiques de l'agriculture. Représentation synoptique des principales caractéristiques de l'agriculture basée sur l'efficacité/la substitution (marron) et la reconception de l'agriculture basée sur la biodiversité (vert), c'est-à-dire le mode de production agricole basé la minimisation des intrants externes pour mobiliser au mieux des régulations internes fournies par la biodiversité (agriculture basée sur la biodiversité) (Duru et al., 2015b). .... | 10 |
| Figure 0. 4: Augmentation de la diversité végétale dans le temps (axe X) et dans l'espace (axe Y) au niveau du champ, de la bordure du champ et du paysage (Duru et al., 2015b). ...                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                | 11 |
| Figure 0. 5: Classification des services écosystémiques selon le MEA (2005).....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    | 14 |
| Figure 0. 6: Les trois principaux modes d'insertion d'une plante de service (en noir) dans la séquence des cultures commerciales (en blanc) : le paillage vivant (LM), la culture intercalaire synchrone (SI) et la culture intercalaire en relais (RI). D'autres configurations possibles sont indiquées dans les zones en pointillés (Gardarin et al., 2022).....                                                                                                                                                                 | 15 |
| Figure 0. 7: Impacts de la diversification des cultures sur la biodiversité associée et sur les services écosystémiques d'approvisionnement, de soutien et de régulation. Les points, les lignes épaisses et les lignes fines représentent l'effet résumé médian estimé, les intervalles de confiance à 95 % (IC) et les intervalles de prédiction à 95 % (IP - voir section 2) des logRatios estimés à partir d'un modèle pondéré à effets mixtes (Beillouin et al., 2021).....                                                    | 17 |
| Figure 0. 8: Services et disservices écosystémiques de l'agriculture. Les flèches pleines indiquent les services, tandis que les flèches en pointillé indiquent les disservices (Zhang et al., 2007b).....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | 20 |
| Figure 0. 9: Relations théoriques entre la richesse des différents taxons dans un écosystème et la quantité totale de variation des traits, c'est-à-dire la diversité fonctionnelle. (Mermillod-Blondin et al., 2002).....                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | 21 |
| Figure 0. 10: Description du cadre d'écologie fonctionnelle Trait-Fonction-Service. Inspiré de Médiène et al. (2016) .....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | 24 |
| Figure 0. 11: Schéma synthétique de la démarche de la thèse : une démarche entre analyse de données, modélisation, expérimentation et atelier de paratage de connaissances multiacteurs.....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | 37 |

### Chapitre 1

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            |    |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figure 1. 1: Description of the general approach to building DEXi trees. Grey boxes represent the four main steps and white boxes the description of each step. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       | 44 |
| Figure 1. 2: DEXi functional trees built for three ecosystem services and disservice. Services or disservice are in bold and in grey boxes; sub-services are in bold and in white boxes; functions are in white boxes; sub-functions are in normal font; functional traits are in italics; agro-environmental data are underlined. The biomass production of the service crop is indicated with a star because it is a separate tree that is used in all other service trees. For each branch (aggregation), the weight of each criterion is indicated in percentage. A more detailed version of the aggregation trees is provided in supporting information (SI.5, SI.7, SI.8). ....                                                                                                                                                                                                                                                                      | 47 |
| Figure 1. 3: Example of DEXi aggregation (utility function) for the last level of nitrogen recycling service (a), the evaluation for each species in a given context (b). The lines of the same level are materialized by the number of dots before the label. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | 50 |
| Figure 1. 4: Simulation model for the ecosystem services or the disservice evaluation of 20 species crops mixed with oilseed rape. Plant traits are fixed inputs and agro-environmental conditions are input data varying for each simulation. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | 51 |
| Figure 1. 5: Multiple component analysis clustering species in functional groups (a) and trait values characteristic of each functional group (b). The trait values in the black boxes are characteristic of the functional group. The absence of trait values in white boxes indicates no effect of the traits on the constitution of the functional groups. Functional group 1= turnips rape, black oat, bristle oat, niger, phacelia; Functional group 2= forage pea, pea, buckwheat, camelina, berseem clover; Functional group 3= flax, fenugreek, broadbean, alfalfa; Functional group 4= lentil, grass pea, common vetch, hairy vetch; Functional group 5 = White clover. SA= slug appetite, RDr= resistance to drought, RD= root depth, RC= root configuration, P= Precocity (duration of the growing period), NR= nitrogen rate, NF= nitrogen fixing plant, LA= leaf area, H= height, GR= growth rate, DB= dry biomass in contact with soil. .... | 53 |
| Figure 1. 6: Levels of ecosystem services and disservice achieved by species (in line) and functional groups (indicated by colors). Numbers correspond to the percentage of service or disservice levels provided by each species taking into account all simulations performed for each species. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     | 55 |
| Figure 1. 7: Relationship between weed regulation, pest regulation, N recycling and the levels of disservice. WR= weed regulation, NR= nitrogen recycling, PR= pest regulation. The calculation of total level of ecosystem services provided is the sum of the frequency of all the level of service without the 'nul' level. Numbers correspond to the frequency of the service levels provided according to the level of disservice. The higher the number, the longer the bar. This graph took into account all the simulation without distinguish species and functional group. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  | 56 |

## Chapitre 2

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figure 2. 1: Data localization according to the three different data sources. LitRev= scientific literature review, MAENs= multi-actor experimental networks, Survey= tracking of on-farm innovative practices. ....                                                                                    | 84 |
| Figure 2. 2: Species combination networks for the mixtures identified in the three data sources (A) and according to farming systems (B), with n the number of species mixtures. The link thickness is proportional to the percentage of species mixtures recorded. n= number of species mixtures. .... | 91 |
| Figure 2. 3: Percentage of occurrence of the 11 ecosystem services provided by each of the three data sources (LitRev= Scientific literature review, MAENs= multi-actor experimental                                                                                                                    |    |

networks and Survey = tracking of on-farm innovative practices; Fig. 3A) and by each of the two farming systems (conventional, organic; Fig. 3B). The data used for the total is the average of the percentage obtained in each source. n = the number of species mixtures..... 93

Figure 2. 4: Ecosystem services provided in relation to species mixture type according to the data sources (A) and farming systems (B. Production services (Prod) are composed by yield increase (YI), yield stabilization (YS), production quality improvement (QI) and double production (DP). Regulating services (reg) are composed of weed control (WC), pest control (PC) and disease control (DC). Supporting services (Supp) are composed of nitrogen recycling (NR), P, K and other nutrient recycling (PK), soil fertility improvement (SF) and pollination (PO). The values are the number of types for which the ecosystem services were provided, i.e. the sum of the binary code 1 or 0. The data used for the total is the average of the percentage obtained in each source.. ..... 99

### **Chapitre 3**

Figure 3. 1: Comparison of biomass at flowering for pure and mixed management of lupin, oat, flax, pea, camelina and buckwheat. Boxplots with same letters are not significantly different at the 5% threshold. .... 129

Figure 3. 2: Comparison of leaf area, height and growth rate of lupin, oat, flax, pea, camelina, and buckwheat, managed in pure culture and in mixtures. Boxplots with same letters are not significantly different at the 5% threshold. DD is degree day..... 131

Figure 3. 3: Comparison of coverage rate and coverage speed of pure cuttings of lupin, oat, flax, pea, camelina, and buckwheat, and lupin/oats, flax/peas and camelina/buckwheat mixtures. Boxplots with the same letters are not significantly different at the 5% threshold..... 133

Figure 3. 4: Growth dynamics in pure and mixtures crop for lupin, oat, flax, pea, camelina and buckwheat. Dashed lines represent the curve for the Versailles site and full lines represent the curve for the Grignon site. .... 135

### **Chapitre 4**

Figure 4. 1: Description des différentes étapes des ateliers de partage de connaissances. N1= atelier 1 sur l'amélioration des flux d'azote, W1= atelier 1 sur la régulation des adventices, N2= atelier 2 sur l'amélioration des flux d'azote, W2= atelier 2 sur la régulation des adventices. Ce cycle d'atelier a été réalisé séparément pour l'amélioration du flux d'azote et pour la régulation des adventices. .... 154

Figure 4. 2: Schéma fonctionnel traits-fonctions-services décrivant le fonctionnement d'une espèce pour rendre un service écosystémique. M1 = Mélange..... 155

Figure 4. 3: Schéma fonctionnel traits-fonctions-services décrivant le fonctionnement d'une espèce pour rendre un service écosystémique. E1 = Espèce 1, E2=Espèce 2, M1=Mélange. .... 161

Figure 4. 4: Arbre fonctionnel traits-fonctions-services décrivant le fonctionnement d'un mélange pour améliorer les flux d'azote. .... 169

Figure 4. 5: Arbre fonctionnel traits-fonctions-services décrivant le fonctionnement des mélanges d'espèces pour gérer les adventices. .... 172

### **Chapitre 5**

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Figure 5. 1: Etapes pour la conception du prototype d'outil d'aide à la conception des mélanges dénommé « Ecosystemix ». Les parties grises correspondent aux tâches que nous avons réalisées dans le cadre de ce chapitre. Les autres parties sont les tâches à développer pour opérationnaliser cet outil. ....                                                             | 187 |
| Figure 5. 2: Arbres fonctionnels décrivant le fonctionnement des mélanges pour la régulation des adventices et pour l'amélioration des flux d'azote (issus du chapitre 4), les valeurs CWM et RAO ont été rajoutées ainsi que les pondérations des différentes branches de l'arbre. Les conditions environnementales et les pratiques agricoles n'ont pas été intégrées. .... | 190 |
| Figure 5. 3: Mode de conception des mélanges bispécifiques et filtrage via le mode d'insertion .....                                                                                                                                                                                                                                                                          | 195 |
| Figure 5. 4: Évaluation des fonctions favoriser et diversifier les sources d'azote (a), réduire les pertes d'azote (b), améliorer l'efficacité d'utilisation de l'azote (c) et le service amélioration des flux d'azote. S=insertion synchrone, E=insertion asynchrone.....                                                                                                   | 197 |
| Figure 5. 5: Évaluation des fonctions amélioration de la compétitivité des adventices (a), éviter la levée/germination des adventices (b) et le service régulation des adventices (c). S=insertion synchrone, E=insertion asynchrone.....                                                                                                                                     | 199 |

## **Discussion générale**

|                                                                                                                                                                                                                                                 |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Figure 6. 1: Illustration d'une approche fondée sur des bases de données multiples, dans laquelle divers systèmes de connaissances contribuent à enrichir l'image d'un problème ou d'un sujet de préoccupation donné (Tengö et al., 2014). .... | 216 |
| Figure 6. 2: Synthèse de l'approche méthodologique utilisée dans le cadre de la thèse et des liens entre les différentes étapes. ....                                                                                                           | 220 |

## **Liste des Tableaux**

### **Encadré**

|                                                                                                |    |
|------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Tableau E. 1 : Synthèse des définitions en lien avec les traits par Violle et al. (2007) ..... | 22 |
|------------------------------------------------------------------------------------------------|----|

### **Chapitre 2**

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |    |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Table 2. I: Definition of the ecosystem services used in this study and their corresponding category according to the Millennium Ecosystem Assessment.....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | 83 |
| Table 2. II: Description of species mixture types based on temporal patterns and crops' types .....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | 87 |
| Table 2. III: Ecosystem services provided according to the temporal pattern and the type of crop. Production services (Prod) are composed by yield increase (YI), yield stabilization (YS), production quality improvement (QI) and double production (DP). Regulating services (reg) are composed of weed control (WC), pest control (PC) and disease control (DC). Supporting services (Supp) are composed of nitrogen recycling (NR), P, K and other nutrient recycling (PK), soil fertility improvement (SF) and pollination (PO). MAENs= multi-actor experimental networks, LitRev= scientific literature review, Survey= tracking of on-farm innovative practices..... | 95 |

### **Chapitre 3**

|                                                                                                  |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Table 3. I: Soil and climate characteristics of study sites. ....                                | 119 |
| Table 3. II: Technical itinerary of treatment.....                                               | 122 |
| Table 3. III: Ranking of species according to their trait values in pure and mixed species ..... | 136 |
| Table 3. IV: Difference in functional indexes according to calculation method. ....              | 139 |

#### **Chapitre 4**

|                                                                                                                                               |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Tableau 4. I: Experts invités pour les ateliers de partage de connaissances .....                                                             | 157 |
| Tableau 4. II: Participants au deuxième atelier de partage de connaissances .....                                                             | 163 |
| Tableau 4. III: Revue de la littérature mobilisée pour consolider les arbres traits fonctions services .....                                  | 166 |
| Tableau 4. IV: Valeurs moyennes et relation fonctionnelle souhaitée pour chaque fonction pour améliorer les flux d'azote dans le mélange..... | 170 |
| Tableau 4. V: Valeurs moyennes et relation fonctionnelle souhaitée pour chaque fonction pour réguler les adventices dans le mélange .....     | 173 |

#### **Chapitre 5**

|                                                                     |     |
|---------------------------------------------------------------------|-----|
| Tableau 5. I: Liste des traits et leurs valeurs pour 6 espèces..... | 192 |
|---------------------------------------------------------------------|-----|