



HAL
open science

Les propriétés fonctionnelles des communautés végétales expliquent-elles les services écosystémiques qu'elles fournissent ? Le cas des couverts semés et spontanés en viticulture

Marie-Charlotte Bopp

► **To cite this version:**

Marie-Charlotte Bopp. Les propriétés fonctionnelles des communautés végétales expliquent-elles les services écosystémiques qu'elles fournissent ? Le cas des couverts semés et spontanés en viticulture. Ecosystèmes. 2018. dumas-02955878

HAL Id: dumas-02955878

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-02955878>

Submitted on 22 Oct 2020

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.

Mémoire de stage

Présenté pour l'obtention du diplôme d'ingénieur agronome, option Inter-Etablissement Protection des Plantes et Environnement

**Les propriétés fonctionnelles des communautés végétales
expliquent-elles les services écosystémiques qu'elles
fournissent ?
Le cas des couverts semés et spontanés en viticulture**



Par

Marie-Charlotte Bopp

Ecole de rattachement : Montpellier SupAgro

Stage réalisé à : UMR SYSTEM / INRA Montpellier
2 place Pierre Viala
34060 Montpellier

Sous la Direction de :
Gaëlle DAMOUR
Léo GARCIA
Aurélie METAY

Soutenu le 27 septembre 2018 à Montpellier, devant le jury composé de :

Présidente: Elena KAZAKOU
Membres: Guillaume FRIED
Manuel PLANTEGENEST

Engagement de non plagiat

① Principes

- Le plagiat se définit comme l'action d'un individu qui présente comme sien ce qu'il a pris à autrui.
- Le plagiat de tout ou parties de documents existants constitue une violation des droits d'auteur ainsi qu'une fraude caractérisée
- Le plagiat concerne entre autres : des phrases, une partie d'un document, des données, des tableaux, des graphiques, des images et illustrations.
- Le plagiat se situe plus particulièrement à deux niveaux : Ne pas citer la provenance du texte que l'on utilise, ce qui revient à le faire passer pour sien de manière passive. Recopier quasi intégralement un texte ou une partie de texte, sans véritable contribution personnelle, même si la source est citée.

② Consignes

- Il est rappelé que la rédaction fait partie du travail de création d'un rapport ou d'un mémoire, en conséquence lorsque l'auteur s'appuie sur un document existant, il ne doit pas recopier les parties l'intéressant mais il doit les synthétiser, les rédiger à sa façon dans son propre texte.
- Vous devez systématiquement et correctement citer les sources des textes, parties de textes, images et autres informations reprises sur d'autres documents, trouvés sur quelque support que ce soit, papier ou numérique en particulier sur internet.
- Vous êtes autorisés à reprendre d'un autre document de très courts passages *in extenso*, mais à la stricte condition de les faire figurer entièrement entre guillemets et bien sûr d'en citer la source.

③ Sanction

En cas de manquement à ces consignes, la DEVE/le correcteur se réservent le droit d'exiger la réécriture du document sans préjuger d'éventuelles sanctions disciplinaires.

④ Engagement :

Je soussigné Marie-Charlotte Bopp
Reconnait avoir lu et m'engage à respecter les consignes de non plagiat
A Montpellier le 07/09/2018

Signature :

Marie-Charlotte Bopp

RESUME

L'enherbement des vignobles peut fournir différents services écosystémiques à la parcelle viticole. De récentes publications scientifiques ont montré le potentiel de l'approche fonctionnelle en agriculture dans l'étude du fonctionnement des communautés de couverts semés et spontanés et de la fourniture de services. Dans une parcelle viticole expérimentale, dix couverts d'espèces différentes ont été semés en monoculture dans les inter-rangs de vigne après la vendange. Les communautés végétales, composées des espèces semées et des espèces spontanées ont été caractérisées à débourrement et à nouaison. Des indicateurs d'état du sol reliés aux services de recharge hydrique, fourniture d'azote et de fonctionnement microbien ont été mesurés (stock d'eau, stock d'azote minéral et biomasse microbienne). Les traits moyens à l'échelle de la communauté (surface foliaire spécifique, teneur en matière sèche de la feuille, teneur en matière sèche de la plante et hauteur végétative) et la dispersion fonctionnelle ont été mesurés. Le lien entre les propriétés fonctionnelles des communautés et les services écosystémiques a ensuite été analysé à débourrement et à nouaison. Les principaux résultats de cette étude ont montré que le stock en eau et la biomasse microbienne dépendaient de la famille botanique dominant la communauté à débourrement. Le stock d'azote à débourrement était majoritairement expliqué par la biomasse totale des espèces spontanées à l'échelle de la communauté. Enfin, le stock d'eau à nouaison était principalement lié à deux traits (aire spécifique foliaire et hauteur). Des recherches supplémentaires devraient être menées sur le pilotage stratégique et tactique des systèmes enherbés (densité de semis, date de tonte etc...)

MOTS CLES

Enherbement, viticulture, services écosystémiques, propriétés fonctionnelles, stock d'eau, stock d'azote, biomasse microbienne

ABSTRACT

Cover crops in vineyard may provide ecosystem services to vineyards (soil- grapevine system). Recent papers reviewed the potential of trait-based approaches in agriculture, especially when studying ecosystem services, to understand the functioning of sown or spontaneous plant communities. In an experimental vineyard, we sowed several monocultures of species in the inter-rows after the harvest. Plant communities of sown and spontaneous species were characterized at budburst and fruit set. We measured indicators of soil conditions linked to the water budget, the chemical fertility and the microbial activity services under various plant communities (water stock, mineral nitrogen stock and microbial biomass). The community-weighted means of the specific leaf area, the leaf dry matter content, the dry matter content, the vegetative height and the functional dispersion of the communities were assessed. The linkages between functional properties and ecosystemic services were then analyzed. The main results showed that water stock and microbial biomass was explained by the dominant family of the community at budburst. Soil nitrogen was linked by the biomass of spontaneous species. Water budget showed linkage with the specific leaf area and the height. Further studies should be done on the strategic and tactic piloting of cover crops system (sowing density , mowing date etc...).

KEY WORDS

Cover crops, vineyard, ecosystem services, functional properties, water stock, mineral nitrogen stock, microbial biomass

REMERCIEMENTS



Je remercie vivement toute la communauté et ses petites espèces qui ont fourni de multiples de services à l'écosystème de mon stage :

- Services soutien moral, bonne humeur et petites anecdotes. Fournis par Viviane et ses appels téléphoniques et Bénédicte dès que j'en avais besoin.
- Services de tri, de pesée et de scan de feuilles. Fournis par Pablo, Noémie, Sidonie et Raphaël. Fournis abondamment par Insaf qui a passé beaucoup de temps à m'aider au labo comme au terrain, et cela en chanson, danse et bonne humeur !
- Services de terrain, conseils pratiques et bronzage. Fournis généreusement par Clément et Yvan (qui a le plus beau jardin du monde)
- Services d'encadrement, de relecture, de coaching. Fournis largement par Gaëlle, Elena et Léo contre vents et marées, fin de thèse, expatriation et grossesse.
- Multiservices : tous les services cités plus hauts ont été fournis fréquemment, abondamment et sans exception par Aurélie. Je souhaite à tout le monde d'avoir une espèce comme elle dans sa communauté.

TABLE DES MATIÈRES

Introduction.....	13
I. Etat de l'art.....	17
A. Pratique de l'enherbement dans les vignobles.....	17
1. Disposition spatio-temporelle des enherbements.....	17
2. Quelles espèces semer pour l'enherbement des vignobles ?.....	18
3. Contexte de l'enherbement des vignobles de la région méditerranéenne.....	18
B. Les services écosystémiques apportés par l'enherbement en vigne.....	19
1. La fourniture d'azote minéral et d'eau, deux services attendus sur la période d'avril à juillet 19	
2. Choix des indicateurs proxys des services écosystémiques.....	21
C. Une approche d'écologie comparative pour décrire les propriétés fonctionnelles des espèces et des communautés.....	21
1. Les limites atteintes par les approches classiquement utilisées espèces par espèces.....	21
2. Intérêt de l'approche fonctionnelle dans la détermination des services écosystémiques fournis par les couverts.....	21
3. Changement d'échelle : des traits des espèces aux traits de la communauté.....	23
4. Les traits fonctionnels d'intérêt pour l'étude du lien entre les propriétés fonctionnelles et les services liés à l'eau, à l'azote minéral et à la biomasse microbienne du sol en enherbement viticole.....	26
D. Problématique du stage et hypothèses.....	28
II. Matériels et méthodes.....	29
A. Présentation du dispositif expérimental.....	29
B. Relevés floristiques : composition et abondance des communautés herbacées.....	32
C. La caractérisation fonctionnelle des espèces dominantes.....	33
1. Choix des espèces à caractériser.....	33
2. Méthodologie de mesure de traits.....	33
3. Calculs des traits à l'échelle de la communauté.....	34
D. Mesure des indicateurs de services écosystémiques.....	34
E. Stratégie d'analyse de résultats.....	35
III. Résultats.....	39
A. Abondance et composition de la flore semée et spontanée.....	39
1. Des biomasses et taux de couvertures variables entre quadrats, à débourrement et à nouaison.....	39
2. Richesse spécifique en diminution à nouaison et équilibre élevé des communautés.....	40
3. Dynamique des familles taxonomiques dominant les quadrats d'avril à juin.....	41

B.	Structure fonctionnelle des communautés herbacées	43
1.	Variabilité des traits agrégés dans le temps.....	43
2.	Dispersion fonctionnelle des communautés à débourrement et à nouaison.....	45
3.	Discrimination des communautés en groupes fonctionnels selon leurs valeurs de traits agrégés	46
C.	Les indicateurs de service à débourrement et à nouaison	49
D.	Relation entre propriétés fonctionnelles des communautés et les services écosystémiques qu'elles fournissent	50
1.	Les déterminants du stock d'eau dans le sol à débourrement et à nouaison	51
2.	Le facteur déterminant le stock d'azote dans le sol.....	51
3.	Les facteurs déterminant la biomasse microbienne	51
E.	Approche multiservice : quelle communauté présente les meilleurs compromis entre services à débourrement?.....	53
IV.	Discussion.....	55
A.	Variation des stocks d'eau, du stock d'azote minéral et de la biomasse microbienne en relation avec les caractéristiques du millésime	55
1.	Faible variabilité du stock en eau entre communautés	55
2.	Forte variabilité de l'azote minéral entre communautés	56
3.	Variabilité de la biomasse microbienne entre communautés	58
B.	Variabilité temporelle des traits agrégés	58
1.	Des valeurs faibles de SLA, LDMC et DMC	58
2.	Des communautés aux compositions et abondances d'espèces différentes de débourrement à nouaison.....	59
3.	Variabilité des traits chez les mêmes espèces de débourrement à nouaison	59
C.	Lien traits-services.....	60
1.	Les déterminants du stock d'eau sont différents à débourrement et à nouaison	60
2.	Le stock d'azote minéral à débourrement : l'hypothèse d'un fort effet précédent	61
3.	Biomasse microbienne : des facteurs explicatifs liés à la diversité taxonomique et fonctionnelle de la communauté	62
D.	Compromis entre services : pourquoi le plantain se démarque-t-il ?.....	62
E.	Discussion sur la méthodologie.....	63
F.	Perspectives de l'étude : analyse des relations entre services écosystémiques et étude des leviers stratégiques et tactiques au pilotage des enherbements	64
	Conclusion	67
	Annexes	75

TABLE DES TABLEAUX

TABLEAU 1 PRINCIPAUX CRITERES AGRONOMIQUES D'INTERET POUR QUATRE ESPECES ET LEURS UTILISATIONS EN VITICULTURE. SOURCE : (DELPUECH, 2012).....	18
TABLEAU 2 HYPOTHESES DES RELATIONS LIANT LES SERVICES ECOSYSTEMIQUES ET LES TRAITS FONCTIONNELS.....	27
TABLEAU 3 LISTE DES COUVERTS SEMES EN OCTOBRE 2017 ET LEURS DOSES A L'HECTARE.	31
TABLEAU 4 MOYENNES ET COEFFICIENTS DE VARIATION DES BIOMASSES ET TAUX DE COUVERTURE TOTAUX DE LA VEGETATION A L'ECHELLE DES QUADRATS. LES PRELEVEMENTS « AVRIL » CORRESPONDENT A LA PERIODE DE DEBOURREMENT ET LES PRELEVEMENTS « JUIN » A NOUAISON. % DE BIOMASSE SEMEE, RAPPORT BIOMASSE DE L'ESPECE SEMEE SUR LA BIOMASSE TOTALE CALCULE SUR LES 20 QUADRATS DES MODALITES SEMEES ; NB QUADRATS, NOMBRE DE QUADRATS SUR LESQUELS LES MOYENNES ET COEFFICIENTS DE VARIATION ONT ETE CALCULES. POUR CHAQUE VARIABLE, DES LETTRES DIFFERENTES INDIQUENT DES MOYENNES SIGNIFICATIVEMENT DIFFERENTES ENTRE DATES (TEST DE STUDENT, $p < 0,05$).....	39
TABLEAU 5 RICHESSE SPECIFIQUE ET INDICE DE PIELOU MOYENNES PAR QUADRAT POUR CHAQUE DATE DE RELEVÉ FLORISTIQUE. LES MOYENNES SONT CALCULEES SUR LES 60 MEMES QUADRATS DE 0,25m ² . DES LETTRES DIFFERENTES INDIQUENT DES MOYENNES SIGNIFICATIVEMENT DIFFERENTES ENTRE DATES (TEST DE WILCOXON, $p < 0,05$).	40
TABLEAU 6 ESPECES LES PLUS ABONDANTES COMPOSANT LES FAMILLES BOTANIQUE A DEBOURREMENT ET A NOUAISON. Se/Sp : Se, ESPECE SEMEE ; Sp, ESPECE SPONTANEE. RATIO DE DOMINANCE, NOMBRE DE QUADRATS DOMINES PAR L'ESPECE / NOMBRE DE QUADRATS DOMINES PAR LA FAMILLE BOTANIQUE. LE SIGNE (-) SIGNIFIE QU'IL N'Y A PAS D'ESPECE QUI DOMINE UN QUADRAT SUR LA PERIODE CONSIDEREE.	42
TABLEAU 7 MOYENNES ET COEFFICIENTS DE VARIATION DES TRAITS AGREGES POUR CHAQUE GROUPE FONCTIONNEL DEFINI PAR LES CLASSIFICATIONS ASCENDANTES HIERARCHIQUES (CAH) A DEBOURREMENT ET A NOUAISON. LES GROUPES FONCTIONNELS 1 _{DEB} , 2 _{DEB} , 3 _{DEB} SONT DEFINIS PAR LA CAH DES TRAITS AGREGES A DEBOURREMENT. LES GROUPES FONCTIONNELS 1 _{NOU} , 2 _{NOU} , 3 _{NOU} SONT DEFINIS PAR LA CAH DES TRAITS AGREGES A NOUAISON. SLA, AIRE SPECIFIQUE FOLIAIRE ; LDMC, TENEUR FOLIAIRE EN MATIERE SECHE ; DMC, TENEUR EN MATIERE SECHE DE LA PLANTE ENTIERE. LES ESPECES DOMINANTS LES PARANGONS (COMMUNAUTES LES PLUS REPRESENTATIVES DES GROUPES FONCTIONNELS) SONT INDIQUES. DES LETTRES DIFFERENTES INDIQUENT DES MOYENNES SIGNIFICATIVEMENT DIFFERENTES ENTRE GROUPES POUR UN PRELEVEMENT DONNE (TEST DE STUDENT ET DE WILCOXON, $p < 0,05$).....	47
TABLEAU 8 INDICATEURS DE SERVICE A DEBOURREMENT ET A NOUAISON, SELON LES MODALITES DE GESTION DU SOL (TRAVAILLE OU ENHERBE). INDICATEURS: EAU _{DEB} , STOCK HYDRIQUE A DEBOURREMENT SUR 1M DE PROFONDEUR; N _{DEB} , STOCK D'AZOTE A DEBOURREMENT SUR 40CM DE PROFONDEUR ; BM _{DEB} , BIOMASSE MICROBIENNE A DEBOURREMENT SUR 20CM DE PROFONDEUR ; EAU _{NOU} , STOCK HYDRIQUE A NOUAISON SUR 1M DE PROFONDEUR. CV, COEFFICIENT DE VARIATION ; NB QUADRATS, NOMBRE DE QUADRATS ECHANTILLONNES. . LES LETTRES A ET B MONTRENT LES DIFFERENCES DE MOYENNES DE STOCK ENTRE LES DEUX PERIODES DE MESURES (TEST DE WILCOXON).....	49
TABLEAU 9 RESULTATS DES MODELES DE REGRESSIONS LINEAIRES. LES INDICATEURS ECOSYSTEMIQUES (VARIABLES A EXPLIQUER Y DES MODELES) SONT EN COLONNES : EAU _{DEB} , STOCK HYDRIQUE A DEBOURREMENT SUR 1M DE PROFONDEUR; N _{DEB} , STOCK D'AZOTE A DEBOURREMENT SUR 40CM DE PROFONDEUR ; BM _{DEB} , BIOMASSE MICROBIENNE A DEBOURREMENT SUR 20CM DE PROFONDEUR ; EAU _{NOU} , STOCK HYDRIQUE A NOUAISON SUR 1M DE PROFONDEUR. LES FACTEURS X DU MODELE SONT EN LIGNE : CWM, TRAITS AGREGES MOYENS ; SLA, AIRE SPECIFIQUE FOLIAIRE ; LDMC, TENEUR EN MATIERE SECHE ; FDIS, DISPERSION FONCTIONNELLE. POUR CHAQUE MODELE, LE R ² MULTIPLE (OU COEFFICIENT DE DETERMINATION) QUI REPRESENTE LA PART DE LA VARIANCE DES INDICATEURS EXPLIQUEE PAR LE MODELE EST NOTE. LES ESTIMATIONS DES COEFFICIENTS DE REGRESSION (COEF.) ET LEURS P-VALUES (PROBABILITE QUE LE COEFFICIENT SOIT NUL) SONT DONNEES. LE SYMBOLE (*) INDIQUE LA SIGNIFICATIVITE DES FACTEURS. LE SYMBOLE (-) INDIQUE L'ABSENCE DU FACTEUR DANS LE MODELE A LA PLUS FAIBLE AIC (CRITERE D'INFORMATION D'AKAIKE).	52
TABLEAU 10 RESULTATS DES ANALYSES DE VARIANCE (ANCOVA) POUR LES INDICATEURS EAU _{DEB} (STOCK HYDRIQUE A DEBOURREMENT SUR 1M DE PROFONDEUR) ET BM _{DEB} (BIOMASSE MICROBIENNE A DEBOURREMENT SUR 20CM DE PROFONDEUR). LE FACTEUR EXPLICATIF EST LA FAMILLE BOTANIQUE MAJORITAIRE AU SEIN DU QUADRAT. LES ESTIMATIONS DES COEFFICIENTS DE REGRESSION (COEF.) ET LEURS P-VALUES (PROBABILITE QUE LE COEFFICIENT SOIT NUL) SONT DONNEES.	53
TABLEAU 11 SYNTHESE DE LA VARIATION TEMPORELLE DES CARACTERISTIQUES DES COMMUNAUTES DE DEBOURREMENT A NOUAISON. LES DIFFERENCES RELATIVES SONT CALCULEES PAR RAPPORT AUX MOYENNES A DEBOURREMENT : (MOYENNE _{NOUAISON} -	

$\text{MOYENNE}_{\text{DEBOURREMENT}} / \text{MOYENNE}_{\text{DEBOURREMENT}} \times 100$. SLA, AIRE SPECIFIQUE FOLIAIRE ; LDMC, TENEUR FOLIAIRE EN MATIERE SECHE ; DMC, TENEUR EN MATIERE SECHE DE LA PLANTE ENTIERE. LE SIGNE (*) INDIQUE UNE DIFFERENCE RELATIVE SIGNIFICATIVE ENTRE DEBOURREMENT ET NOUAISON. « NS » INDIQUE UNE DIFFERENCE RELATIVE NON SIGNIFICATIVE ENTRE DEBOURREMENT ET NOUAISON. 55

TABLE DES FIGURES

FIGURE 1 LES DIFFERENTES DISPOSITIONS SPATIALES (VIGNE VUE DU DESSUS) ET TEMPORELLES DE L'ENHERBEMENT EN VIGNE	17
FIGURE 2 DISPOSITION SPATIALE DES ENHERBEMENTS HIVERNAUX EN LANGUEDOC ROUSSILLON (OCCITANIE MEDITERRANEENNE). DONNEES ISSUES DE L'ENQUETE D'HELENE FREY EN 2016 SUR LA CAMPAGNE VITICOLE 2014-2015.....	19
FIGURE 3 LES SERVICES ET DYSSERVICES FOURNIS PAR LES ENHERBEMENTS DES VIGNES. FIGURE 1 DE GARCIA ET AL., 2018	20
FIGURE 4 LA TEMPORALITE DES SERVICES ATTENDUS PAR LES COUVERTS EN VITICULTURE. EN HAUT DE LA FIGURE, LES STADES PHENOLOGIQUES DE LA VIGNE SONT NOTES (B, DEBOURREMENT ; F, FLORAISON ; FS, FERMETURE DE LA GRAPPE ; V, VERAISON ; H, VENDANGE ; LF, CHUTE DES FEUILLES ; D, DORMANCE). AU MILIEU DE LA FIGURE SE TROUVENT LES SERVICES ECOSYSTEMIQUES ATTENDUS A LA PERIODE DONNEE ET LE GRAPHIQUE REPRESENTE LA TEMPERATURE ET LES PRECIPITATIONS MOYENNES AU SUD DE LA FRANCE. LE SURLIGNEMENT JAUNE CORRESPOND A LA PERIODE D'EXPERIMENTATION DU STAGE. SOURCE : (GARCIA ET AL., 2018 ; FIGURE 5).....	20
FIGURE 5 DIFFERENCE CONCEPTUELLE DE LA NOTION D'IDENTITE ENTRE L'APPROCHE TAXONOMIQUE ET L'APPROCHE FONCTIONNELLE. SLA, AIRE SPECIFIQUE FOLIAIRE ; LDMC, TENEUR EN MATIERE SECHE. LE SLA REPRESENTE LA SURFACE PHOTOSYNTHETIQUE PAR UNITE DE MASSE ET EST DONC RELIEE A LA FONCTION DE L'ACQUISITION DE RESSOURCE DE LA PLANTE. LE LDMC REPRESENTE LA TENEUR EN MATIERE SECHE PAR UNITE DE MASSE D'UNE FEUILLE ET DONC LA CAPACITE D'UNE PLANTE A INVESTIR DANS LA « CONSTRUCTION » DE LA FEUILLE ET DANS SA DURABILITE.	22
FIGURE 6 EXEMPLE D'UN TRAIT DE REPONSE A UN FILTRE ABIOTIQUE ET D'UN TRAIT D'EFFET QUI INFLUE SUR UNE PROPRIETE DE L'ECOSYSTEME. INSPIRE DE (GARNIER ET AL., 2016 ; FIGURE 8.2)	24
FIGURE 7 LES MATRICES DE DONNEES ISSUES DE DIFFERENTES ECHELLES NECESSAIRES A L'ETUDE DE LA RELATION « TRAITS – PROPRIETES DE L'ECOSYSTEME ». DE GAUCHE A DROITE : MATRICE DE TRAITS A L'ECHELLE DE L'INDIVIDU ET DE L'ESPECE ; MATRICE DE LA COMPOSITION ET DE L'ABONDANCE DE LA COMMUNAUTE A L'ECHELLE DE LA COMMUNAUTE. CES DEUX MATRICES SONT UTILISEES POUR OBTENIR LA MATRICE DE LA STRUCTURE FONCTIONNELLE DES COMMUNAUTES CONTENANT LES CWM. LA RELATION STATISTIQUE ENTRE CETTE DERNIERE MATRICE ET LES PROPRIETES DE L'ECOSYSTEME EST ENSUITE TESTEE (DANS LE SENS DE LA FLECHE). SOURCE : (GARNIER ET AL., 2016 ; FIGURE 2.5)	24
FIGURE 8 DISTRIBUTION CONVERGENTE ET DIVERGENTE DE VALEURS DE TRAITS DANS UNE COMMUNAUTE. SOURCE : (GARNIER ET AL., 2016 ; FIGURE 5.5)	25
FIGURE 9 REPRESENTATION DE LA DISPERSION FONCTIONNELLE DANS LE CAS A) OU LES ESPECES ONT DES ABONDANCES EGALES ET B) LES ESPECES ONT DES ABONDANCES DIFFERENTES. CHAQUE POINT REPRESENTE UNE ESPECE ET LA TAILLE DU POINT EST PROPORTIONNELLE A L'ABONDANCE DE L'ESPECE DANS LA COMMUNAUTE. LE VECTEUR X _j REPRESENTE LA POSITION DE L'ESPECE J, LE VECTEUR C EST LE CENTROÏDE DES POINTS, Z _j EST LA DISTANCE ENTRE L'ESPECE J AU CENTROÏDE C ET A _j EST L'ABONDANCE DE L'ESPECE J DANS LA COMMUNAUTE. SOURCE : (LALIBERTE ET LEGENDRE, 2010 ; FIGURE 1).....	25
FIGURE 10 LOCALISATION DE VILLENEUVE-LES-MAGUELONE (SOURCE GOOGLEMAPS)	29
FIGURE 11 DISPOSITIF EXPERIMENTAL DE L'ARGELE A VILLENEUVE-LES-MAGUELONE. LES MODALITES (TRAVAIL DU SOL, COUVERT SPONTANE, OU SEMIS D'ESPECE DE CULTURE DE SERVICE) SONT REPETES SUR CHAQUE BLOC (GB, GRENACHE BAS ; M, MOURVEDRE), SUR DEUX DEMI INTER-RANGS VOISINS. CHAQUE RECTANGLE DE COULEUR CORRESPOND A UNE MODALITE DU DISPOSITIF. MODALITES SEMEES : ACHILLEE (<i>ACHILLEA MILLEFOLIUM</i>), AVOINE (<i>AVENA STRIGOSA</i>), DACTYLE (<i>DACTYLIS GLOMERATA</i>), LUZERNE (<i>MEDICAGO SATIVA</i>), MINETTE (<i>MEDICAGO LUPULINA</i>), PIMPRENELLE (<i>SANGUISORBA MINOR</i>), PLANTAIN (<i>PLANTAGO CORONOPUS</i>), TREFLE (<i>TRIFOLIUM FRAGIFERUM</i>), VESCE (<i>VICIA VILLOSA</i>). MODALITE « SPONTANE » : SANS DE SEMIS. MODALITE « TRAVAIL » : SANS SEMIS ET ENTRETIEN REGULIER DU SOL PAR LABOUR	30
FIGURE 12 PRECIPITATIONS SUR LA PARCELLE EXPERIMENTALE DE L'ARGELE DE LA DATE DE SEMIS (28/09/2018) DES COUVERTS A FIN AOUT 2018. EN BAS DE LA FIGURE, EST INDIQUE L'ITINERAIRE TECHNIQUE (ITK) DES COUVERTS ; EN HAUT DE LA FIGURE, LES 3 RELEVES FLORISTIQUES (RF). DONNEES DE LA STATION CLIMATIQUE DE VILLENEUVE-LES-MAGUELONE.	31
FIGURE 13 QUADRAT PLACE SUR LA MODALITE SEMEE DE LA VESCE VELUE. LE TAUX DE COUVERTURE EST ESTIME A PARTIR DES PETITS CARRÉS DELIMITES PAR LES FICELLES. UN PETIT CARRÉ CORRESPOND A 4% DE TAUX DE COUVERTURE	32
FIGURE 14 LES TROIS ETAPES DU PRELEVEMENT DE CAROTTES DE SOL. DEUX CAROTTES DE SOL SONT PRELEVEES A LA FOREUSE. LES HORIZONS 0-10CM, 10-20CM, 20-40CM, 40-60CM, 60-100CM SONT ENSUITE SEPARES PUIS STOCKES DANS DES BOITES A HUMIDITE.	35

FIGURE 15 RESUME DE L'ENSEMBLE DES DONNEES GENEREES PENDANT LE STAGE. Q1, Q2 ET Q3 SONT LES 3 QUADRATS PLACES DANS CHAQUE MODALITE. LES DONNEES DES INDICATEURS DE SERVICES, DE BIOMASSE PAR ESPECE ET DE TRAITS PROVIENNENT DU QUADRAT Q1 A DEBOURREMENT ET DU QUADRAT Q3 A NOUAISON. LES TAUX DE COUVERTURES ONT ETE EFFECTUEES SUR L'ENSEMBLE DES QUADRATS. UNE TONTE DES COUVERTS A ETE EFFECTUEE ENTRE LES DEUX CAMPAGNES DE PRELEVEMENT. ...	36
FIGURE 16 NOMBRE TOTAL DE QUADRATS DOMINES PAR LES FAMILLES BOTANIQUES AUX TROIS DATES DE RELEVES FLORISTIQUES	42
FIGURE 17 VARIABILITE DES TRAITS AGREGES (CWM) DES COMMUNAUTES ENTRE LES DEUX DATES DE PRELEVEMENT (AVRIL, DEBOURREMENT ; JUIN, NOUAISON). LA FIGURE A PRESENTE LA DISTRIBUTION DU LDMC (TENEUR FOLIAIRE EN MATIERE SECHE). LA FIGURE B PRESENTE LA DISTRIBUTION DU DMC (TENEUR EN MATIERE SECHE DE LA PLANTE). LA FIGURE C PRESENTE LE SLA (SURFACE SPECIFIQUE FOLIAIRE). LA FIGURE D PRESENTE LA DISTRIBUTION DE LA HAUTEUR VEGETATIVE. CV, COEFFICIENT DE VARIATION. DES LETTRES DIFFERENTES INDIQUENT DES MOYENNES SIGNIFICATIVEMENT DIFFERENTES ENTRE DATES DE PRELEVEMENT (TEST DE STUDENT, $P < 0,05$).....	44
FIGURE 18 VARIABILITE DE LA DISPERSION FONCTIONNELLE (FDIS) DES COMMUNAUTES D'AVRIL ET DE JUIN. CV, COEFFICIENT DE VARIATION. DES LETTRES DIFFERENTES INDIQUENT DES MOYENNES SIGNIFICATIVEMENT DIFFERENTES ENTRE DATES DE PRELEVEMENT (TEST DE STUDENT, $P < 0,05$).....	44
FIGURE 19 RESULTATS DE L'ACP DES TRAITS FONCTIONNELS AGREGES A L'ECHELLE DES QUADRATS A DEBOURREMENT ET A NOUAISON. CHAQUE POINT EST UN QUADRAT PRELEVE. LA FIGURE A ET C REPRESENTENT LE CERCLE DES CORRELATIONS A DEBOURREMENT ET A NOUAISON RESPECTIVEMENT ENTRE LA HAUTEUR, LE SLA (AIRE SPECIFIQUE FOLIAIRE) ET LE LDMC (TENEUR FOLIAIRE EN MATIERE SECHE) SUR L'AXE 1 ET 2 DE L'ACP. LA LONGUEUR DES FLECHES INDIQUE LA QUALITE DE REPRESENTATION DES TRAITS SUR LES AXES DE L'ACP ET L'ANGLE DES FLECHES MONTRENT LA CONTRIBUTION DE CES TRAITS A LA CONSTRUCTION DES AXES. DIM1, AXE 1 ; DIM2, AXE 2. LA FIGURE B ET D SONT LES PROJECTIONS DES QUADRATS A DEBOURREMENT ET A NOUAISON RESPECTIVEMENT SUR LES AXES 1 ET 2 DE L'ACP. LES COULEURS CORRESPONDENT A L'APPARTENANCE AUX GROUPES FONCTIONNELS DEFINIS PAR UNE CLASSIFICATION ASCENDANTE HIERARCHIQUE. LES LABELS CORRESPONDENT AUX ABBREVIATIONS DES MODALITES. COUVERT SEME : AM, <i>ACHILLEA MILLEFOLIUM</i> ; AS, <i>AVENA STRIGOSA</i> ; DG, <i>DACTYLIS GLOMERATA</i> ; FO, <i>FESTUCA OVINA</i> ; ML, <i>MEDICAGO LUPULINA</i> ; MS, <i>MEDICAGO SATIVA</i> ; PC, <i>PLANTAGO CORONOPUS</i> ; SM, <i>SANGUISORBA MINOR</i> ; TF, <i>TRIFOLIUM FRAGIFERUM</i> ; VV, <i>VICIA VILLOSA</i> ; SP, MODALITE SPONTANEE	46
FIGURE 20 CORRELATIONS ENTRE TRAITS AGREGES A DEBOURREMENT. UN FOND VERT INDIQUE UNE CORRELATION POSITIVE. SLA, AIRE SPECIFIQUE FOLIAIRE ; LDMC, TENEUR FOLIAIRE EN MATIERE SECHE ; DMC, TENEUR EN MATIERE SECHE DE LA PLANTE ENTIERE.	48
FIGURE 21 PHOTOGRAPHIES DES DIFFERENTS PARANGONS DES ACP A DEBOURREMENT ET A NOUAISON. A, <i>UROSPERMUM DALECHAMPII</i> (GROUPE 1 A DEBOURREMENT) ; B, <i>FESTUCA OVINA</i> (GROUPE 3 A DEBOURREMENT) ; C, <i>MALVA SYLVESTRIS</i> (GROUPE 2 A DEBOURREMENT ET A NOUAISON) ; D, <i>DAUCUS CAROTA</i> (GROUPE 3 A NOUAISON) ; E, <i>ERIGERON SP.</i> (GROUPE 1 A NOUAISON).	49
FIGURE 22 COMPROMIS ENTRE INDICATEURS DE SERVICES A DEBOURREMENT. CHAQUE POINT EST UN QUADRAT. LES COULEURS ET LA FORME DES POINTS CORRESPONDENT A LA FAMILLE MAJORITAIRE QUI DOMINE LE QUADRAT. TOUS LES INDICATEURS SONT TRANSFORMES EN LOG. LA FIGURE A REPRESENTE LE STOCK D'EAU DES QUADRATS EN FONCTION DE LEUR STOCK D'AZOTE. LA FIGURE B REPRESENTE LE STOCK D'AZOTE EN FONCTION DE LA BIOMASSE MICROBIENNE (BM). LA FIGURE C REPRESENTE LE STOCK D'EAU EN FONCTION DE LA BIOMASSE MICROBIENNE (BM). LE STOCK D'EAU EST MESURE SUR 1M DE PROFONDEUR DE SOL, LE STOCK D'AZOTE SUR 40 CM ET LA BIOMASSE MICROBIENNE SUR 20CM. LES LABELS DES POINTS SONT LES ABBREVIATIONS DES ESPECES MAJORITAIRES SUR LE QUADRAT. ESPECE SEMEE : AM, <i>ACHILLEA MILLEFOLIUM</i> ; AS, <i>AVENA STRIGOSA</i> ; DG, <i>DACTYLIS GLOMERATA</i> ; FO, <i>FESTUCA OVINA</i> ; MS, <i>MEDICAGO SATIVA</i> ; PC, <i>PLANTAGO CORONOPUS</i> ; SM, <i>SANGUISORBA MINOR</i> ; TF, <i>TRIFOLIUM FRAGIFERUM</i> ; VV, <i>VICIA VILLOSA</i> . COUVERT SPONTANE : CM, <i>CREPIS MICRANTHA</i> ; CS, <i>CREPIS SANCTA</i> ; CT, <i>CREPIS VERSICARIA</i> ; ECICU, <i>ERODIUM CICUTARIUM</i> ; GR, <i>GERANIUM ROTUNDFOLIUM</i> ; MSY, <i>MALVA SYLVESTRIS</i> ; TC, <i>TRIFOLIUM CAMPESTRE</i> ; VIP, <i>VICIA SP.</i> ; VM, <i>VULPIA MYUROS</i>	54
FIGURE 23 PRINCIPAUX FLUX HYDRIQUES DES COMMUNAUTES HERBACEES. P, PRECIPITATION ; E, EVAPORATION ; R, RUISSELLEMENT ; I, INFILTRATION. LES FLECHES BLEUES REPRESENTENT LE FLUX D'EAU ENTRANT ET LES FLECHES ROUGES REPRESENTENT LES FLUX SORTANTS DU SYSTEME.....	56
FIGURE 24 PRINCIPAUX FLUX AZOTES DU SOL SOUS ENHERBEMENT ET SOUS SOL NU. MO, MATIERE ORGANIQUE ; N _{ORG} , AZOTE ORGANIQUE ; NH ₄ ⁺ , AMMONIUM ; NO ₃ ⁻ , NITRATE.	57
FIGURE 25 PROJECTION DES FACTEURS EXPLICATIFS SIGNIFICATIFS DANS L'ESPACE DES INDICATEURS DES SERVICES. LES FACTEURS VIOLETS SONT DES FACTEURS COMMUNS A LA BIOMASSE MICROBIENNE ET LE STOCK EN EAU. LE FACTEUR VERT EST CELUI	

COMMUN ENTRE LE STOCK D'AZOTE ET LE STOCK D'EAU. LES FACTEURS ROUGES EXPLIQUENT SEULEMENT LA BIOMASSE MICROBIENNE. H ₂ O, STOCK EN EAU ; BM, BIOMASSE MICROBIENNE ; N, STOCK D'AZOTE MINERAL	60
FIGURE 26 DIFFERENCE DE DIVERSITE ENTRE LA MODALITE SEMEE <i>PLANTAGO CORONOPUS</i> (A) ET UNE MODALITE SPONTANEE (B)...	63
FIGURE 27 PILOTAGE DES ENHERBEMENTS ET OPTIMISATION DES SERVICES ECOSYSTEMIQUES PAR LES DECISIONS STRATEGIQUES ET TACTIQUES DES AGRICULTEURS. L'ESPACE VIOLET REPRESENTE LES VALEURS DE SERVICES ECOSYSTEMIQUES POSSIBLES ET LA LIGNE VIOLETTE SOMBRE ENTOURANT L'ESPACE REPRESENTE L'OPTIMUM DE PARETO. H ₂ O, STOCK EN EAU ; BM, BIOMASSE MICROBIENNE ; N, STOCK D'AZOTE MINERAL.....	66

Introduction

La viticulture représente un secteur important de l'économie française. Occupant 2,9% de la surface agricole utile en 2017, le vin est le premier secteur agricole français en termes de valeur (12,5 milliard d'euros de production). La vigne est également l'une des cultures recevant les plus grands nombres de traitements phytosanitaires en France : 19 en moyenne en 2013 derrière les pommiers (37) et les pruniers (23) (Agreste, 2013). En 2013, l'indice de fréquence de traitement total de la viticulture (IFT) s'élevait à 13,3 dont 11 d'IFT fongicide, 1,7 d'IFT insecticide et 0,6 d'IFT herbicide (Agreste, 2013).

Dans le cadre du plan Ecophyto II visant à réduire l'utilisation des produits phytosanitaires de 50% d'ici 2025, de nouvelles pratiques culturales sont mises en place afin de diminuer l'IFT viticole (MAAF, 2016). Il existe encore peu de d'alternatives efficaces à l'utilisation des fongicides, qui représentent 82% de l'IFT viticole. La solution la plus répandue demeure la réduction des doses des produits phytosanitaires: 1/3 de fongicides sont appliqués à une dose inférieure à la dose homologuée en 2013 (Agreste Primeur, 2016a). Afin de diminuer l'IFT insecticide, les pratiques de confusion sexuelle se répandent (e.g. tordeuse de la vigne) (Agreste Primeur, 2016a). Si l'IFT herbicide ne représente que 5% de l'IFT total utilisé en viticulture, l'impact de ces produits sont néfastes pour l'environnement (e.g. pollution des nappes phréatiques avec les métabolites de dégradation des produits) (Agreste Primeur, 2016b).

Une des solutions à la réduction de l'IFT herbicide est la pratique du travail du sol sur les inter-rangs et sur le rang pour éliminer les adventices. Cette pratique est efficace mais elle présente certains désavantages qui nuisent à la qualité du sol : en particulier, elle favorise des phénomènes d'érosion (Martínez-Casasnovas and Ramos, 2009; Ruiz-Colmenero et al., 2011) et de compaction dus à des passages mécanisés fréquents (Polge de Combret, 2013).

L'implantation ou le maintien d'un enherbement dans les parcelles viticoles est une autre solution pour la diminution de l'usage des herbicides qui permet de s'affranchir des désavantages cités du travail mécanique du sol. Cette pratique consiste à maintenir une couverture végétale sur le sol de la parcelle (Chantelot, 2003). A l'échelle des bassins viticoles français, l'enherbement est pratiqué de manière variable: l'Alsace et le Bordelais le pratiquent à plus de 85% tandis que le Languedoc-Roussillon et la Champagne le pratiquent sur 20% des parcelles (Agreste, 2013). Le succès de cette pratique est fortement lié aux conditions pédo-climatiques et aux objectifs de production des agriculteurs.

Les enherbements peuvent fournir différentes services écosystémiques aux viticulteurs¹. Ils peuvent limiter les phénomènes d'érosion grâce au développement d'un réseau racinaire (Ruiz-Colmenero et al., 2011), améliorer la fertilité du sol (e.g. engrais vers) (Ovalle et al., 2010 ; Garcia et al., 2018), la recharge hydrique (Gaudin et al., 2010) et l'activité biologique du sol (Steenwerth and Belina, 2008; Salomé et al., 2016a). Les couverts peuvent aussi avoir des inconvénients, nommés dysservices en ce sens qu'ils impactent négativement l'agrosystème (Zhang et al., 2007) : compétition hydrique avec la vigne (Celette et al., 2008), compétition pour l'azote minéral (Celette et al., 2009) qui peuvent contribuer à une baisse de rendement (Ruiz-Colmenero et al., 2011; Guilpart

¹ Les services écosystémiques sont les bénéfiques que l'Humain peut retirer de l'écosystème (Daily et al., 1997).

et al., 2014). L'enjeu consiste à concevoir des systèmes viticoles enherbés qui optimisent les services apportés par les couverts et qui réduisent les dysservices. Plusieurs études ont testé différentes espèces de couvert et leur impact sur les vignobles (Steenwerth et al., 2008; Ruiz-Colmenero et al., 2011; Shields et al., 2016). Ces approches espèce par espèce demeurent limitées dans des systèmes complexes d'enherbement (e.g. mélanges d'espèces semées) ou pour une large gamme d'espèces semées (Damour et al., 2018).

En écologie, l'approche fonctionnelle considère les traits des couverts et non leur identité taxonomique dans leurs relations avec l'écosystème (Garnier and Navas, 2012). Les traits sont les caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques mesurables à l'échelle de l'individu de la cellule à l'organisme (e.g. la hauteur végétative d'une plante) (Violle et al., 2007). Les traits sont dits « fonctionnels » car ils sont reliés à certaines fonctions qui agissent sur l'écosystème (e.g. apport de matière organique au sol). L'étude de ces traits à l'échelle de la communauté pourrait permettre de déterminer les services écosystémiques que les couverts fournissent à l'agrosystème. L'approche fonctionnelle a été appliquée aux couverts dans différentes cultures : en bananeraies (Damour et al., 2014; Tardy et al., 2015), en jachère (Tribouillois et al., 2015) et en vigne pour des couverts spontanés (Kazakou et al., 2016). Cependant, aucune étude n'a encore appliqué cette approche en vigne pour des couverts semés. Dans cette étude, nous utilisons l'approche fonctionnelle comme un cadre conceptuel et méthodologique pour tester différentes stratégies d'enherbement en lien avec les services visés dans la parcelle viticole.

L'UMR SYSTEM² est une unité de recherche située à Montpellier qui accueille la thèse de Léo Garcia (2015-2018) dont l'objectif est la caractérisation fonctionnelle de différentes espèces semées dans les inter-rangs et le lien de ces propriétés fonctionnelles avec les services écosystémiques fournis par les couverts. En 2016-2017, 13 espèces de couvert ont été semées dans les inter-rangs des vignes et détruites par tonte à débourement. En 2017, un deuxième semis des mêmes espèces au niveau des mêmes inter-rangs a été effectué. La présente étude, qui s'inscrit dans la troisième année de cette thèse, s'intéresse aux services écosystémiques liés aux cycles de l'eau et de l'azote et à l'activité biologique du sol, à débourement de la vigne (soit 7 mois après le semis) puis à nouaison. Les indicateurs retenus pour décrire la fourniture ou non de ces services en relation aux différents types de couverts sont la recharge hydrique à débourement et à nouaison, le stock d'azote minéral dans le sol et la biomasse microbienne du sol. La caractérisation fonctionnelle des couverts considérera les traits aériens, plus faciles d'accès et plus rapidement mesurables. L'étude du lien « traits-services » sera répétée sur deux périodes clé du cycle de la vigne : le débourement, qui correspond à une période de forts besoins en eau pour la vigne, et à nouaison où le service de recharge hydrique est attendu également. La problématique du stage est la suivante : **Les propriétés fonctionnelles des communautés de couverts viticoles semés et spontanés expliquent-elles les services de la recharge hydrique, de fourniture d'azote minéral et de stimulation de l'activité microbienne aux stades débourement et nouaison de la vigne?**

²L'intitulé complet de SYSTEM est « Fonctionnement et conduite des systèmes de culture tropicaux et méditerranéens »

Dans un premier temps, un état de l'art sera présenté sur les services écosystémiques particulièrement attendus en vigne, l'approche fonctionnelle appliquée aux agrosystèmes sera décrite et les différentes hypothèses de cette étude sur de relation « traits-services » seront posées. La deuxième partie Matériels et Méthodes présentera les observations et prélèvements mis en œuvre sur la parcelle expérimentale du domaine du Chapitre près de Montpellier, ainsi que les mesures de traits réalisées au laboratoire. Les résultats seront décrits dans une troisième partie. Ils seront ensuite discutés et confrontés aux résultats de la littérature dans une dernière partie.

I. Etat de l'art

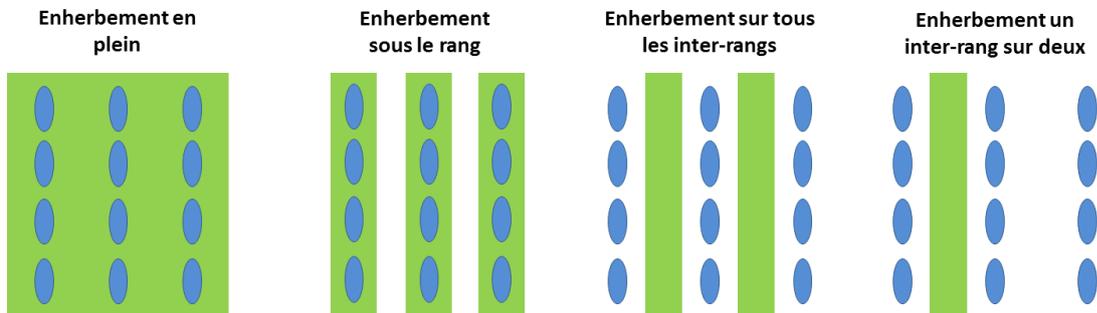
A. Pratique de l'enherbement dans les vignobles

1. Disposition spatio-temporelle des enherbements

L'enherbement dans les vignobles est une pratique agricole qui consiste à maintenir un couvert végétal, semé ou spontané (végétation naturelle) sur les parcelles de vignes. Les couverts peuvent être permanents (présents sur tout le cycle de la vigne) ou temporaires (présents sur une partie seulement du cycle) (Chantelot, 2003). L'enherbement hivernal est un exemple d'enherbement temporaire qui consiste à semer ou à laisser pousser la végétation après les vendanges et à détruire les couverts à la période de débourrement de la vigne (ouverture des bourgeons) (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**) (voir cycle de la vigne en Annexe 1). Ce type d'enherbement présente l'avantage de limiter la concurrence hydrique entre vigne et couvert en période de reprise de croissance de la vigne et pendant la phase clé de l'élaboration du rendement (Guilpart et al., 2014).

En viticulture, l'agencement spatial des couverts peut varier au sein des parcelles (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**), en entre année, selon la stratégie du viticulteur et les caractéristiques du millésime. Les couverts peuvent être semés ou laissés spontanément sur rangs et inter-rangs (enherbement en plein), sous le rang, un inter-rang sur deux ou sur l'ensemble des inter-rangs. Le choix de l'agencement spatial dépend des conditions pédo-climatiques et de la flore spontanée présente, ainsi que des objectifs de production de l'agriculteur (Chantelot, 2003).

Disposition spatiale



X

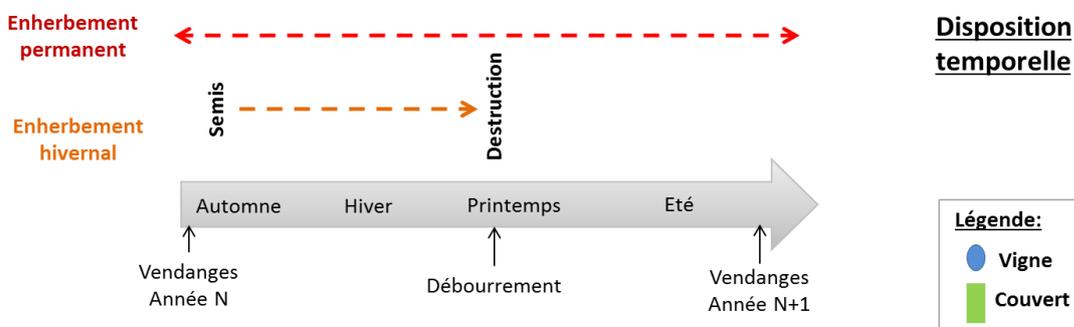


Figure 1 Les différentes dispositions spatiales (vigne vue du dessus) et temporelles de l'enherbement en vigne

2. Quelles espèces semer pour l'enherbement des vignobles ?

Dans le cas d'espèces semées, le choix du matériel végétal s'effectue en fonction des conditions pédoclimatiques de la vigne, de l'objectif du vigneron (e.g. engrais vert ou enherbement couvrant pour limiter l'érosion) mais également de la disponibilité des semences. Ces espèces peuvent être semées en pure ou en mélange, à nouveau selon les objectifs des agriculteurs et la disponibilité des semences. A titre d'exemple, le tableau 1 (Delpuech, 2012) compare les principaux critères d'intérêt agronomique d'espèces semées en vigne : capacités d'implantation, pérennité, capacité à couvrir le sol, maîtrise des adventices et concurrence pour les ressources qu'elles exercent sur la vigne (Tableau 1), permettant d'éclairer la décision du viticulteur lorsqu'il choisit de semer une espèce.

Tableau 1 Principaux critères agronomiques d'intérêt pour quatre espèces et leurs utilisations en viticulture. Source : (Delpuech, 2012)

Espèces	Famille botanique	Implantation	Pérennité	Maîtrise des adventices	Potentiel concurrentiel
<i>Trifolium fragiferum</i>	Fabaceae	Moyenne	2 ans	Moyenne	Moyen
<i>Plantago coronopus</i>	Plantaginaceae	Très bonne	Bonne (>3 ans)	Bonne	Moyen
<i>Dactylis glomerata</i>	Poaceae	Bonne	Bonne (>3 ans)	Bonne	Elevée
<i>Festuca rubra commutata</i>		Moyenne	Bonne (>3 ans)	Bonne	Moyen/élevé

3. Contexte de l'enherbement des vignobles de la région méditerranéenne

Selon une enquête³ sur l'enherbement viticole dans la région Languedoc-Roussillon en 2016 (Occitanie méditerranéenne), l'enherbement en plein est pratiqué par 49% des viticulteurs interrogés pendant la période hivernale uniquement (Frey, 2016). Dans le cas où l'enherbement est conservé après la période de débourrement de la vigne, il est localisé soit un inter-rang sur deux soit sur tous les inter-rangs (Figure 2).

Toutefois, bien que la pratique de l'enherbement se soit développée ces dernières années, l'Occitanie méditerranéenne demeure une région qui l'applique encore peu (Chantelot, 2003 ; Celette et al., 2008). Selon cette même enquête, les principales raisons des agriculteurs au non enherbement seraient la crainte des stress hydriques et azotés causés potentiellement par les enherbements et la baisse de rendement. Ces craintes sont effectivement les principaux dysservices écosystémiques que peuvent fournir les couverts (Celette et al., 2008, 2009).

³ Cette enquête est plus récente que les résultats de l'enquête Agreste en 2013. L'enquête Agreste montrait que 20% des viticulteurs pratiquaient l'enherbement en Languedoc Roussillon en 2013.

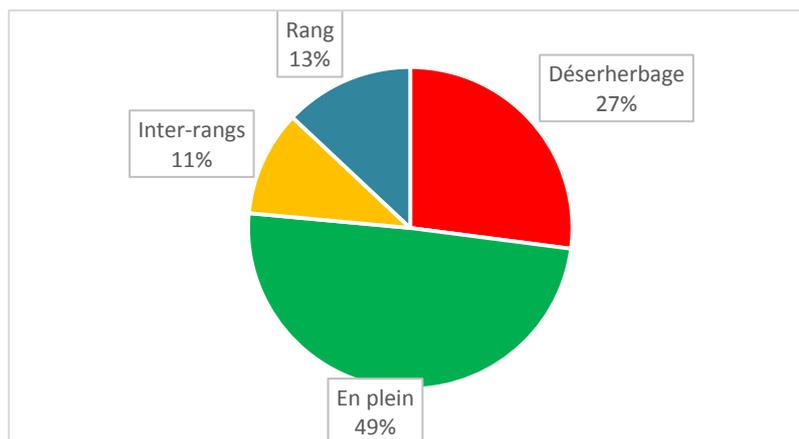


Figure 2 Disposition spatiale des enherbements hivernaux en Languedoc Roussillon (Occitanie méditerranéenne). Données issues de l'enquête d'Hélène Frey en 2016 sur la campagne viticole 2014-2015

B. Les services écosystémiques apportés par l'enherbement en vigne

1. La fourniture d'azote minéral et d'eau, deux services attendus sur la période d'avril à juillet

Dans un article de synthèse récent, Garcia et al., (2018) inventorient les services fournis par les couverts qui sont attendus en viticulture (Figure 3). Ainsi, les couverts végétaux sont susceptibles d'améliorer les propriétés physiques du sol (e.g. diminution de l'érosion), le bilan hydrique (e.g. amélioration de l'infiltration de l'eau) et la fertilité chimique (e.g. fixation d'azote dans le sol par les légumineuses) (Figure 3). Les couverts peuvent également réguler l'activité biologique du sol ainsi que les adventices (e.g. compétition pour la lumière). Enfin, l'implantation de couvert peut fournir des dysservices (services qui impactent négativement la vigne) au travers de phénomènes de compétition pour les ressources ainsi qu'en attirant certains pathogènes de la vigne. Les services apportés au viticulteur sont les services de fourniture (rendement et qualité des baies) et les dysservices associés (perte de rendement). Les services environnementaux et culturels sont multiples (séquestration de carbone, réduction de la pollution de l'eau).

La temporalité des services attendus est liée aux besoins de la vigne le long de son cycle. (Figure 4) (Garcia et al., 2018). La période d'expérimentation du stage se déroule du stade de débourrement de la vigne jusqu'au début de la nouaison (phase initiale de la formation du fruit) correspondant aux mois d'avril à juillet. Sur cette période, les services attendus sont notamment la fourniture d'azote minéral et d'eau pour la vigne qui débute son cycle végétatif (Figure 4) (Carbonneau et al., 2015).

Les besoins en eau s'étalent du débourrement à la nouaison (Figure 4) et sont particulièrement accrus en région méditerranéenne qui connaît de fortes périodes de sécheresses estivales. Du stade débourrement à la floraison, les besoins en eau sont particulièrement hauts pour soutenir la croissance végétative (Carbonneau et al., 2015). De la véraison à la maturité, ils chutent et la vigne peut supporter un stress hydrique modéré qui peut contribuer à l'amélioration de la qualité de la récolte (Celette et al., 2008; Carbonneau et al., 2015).

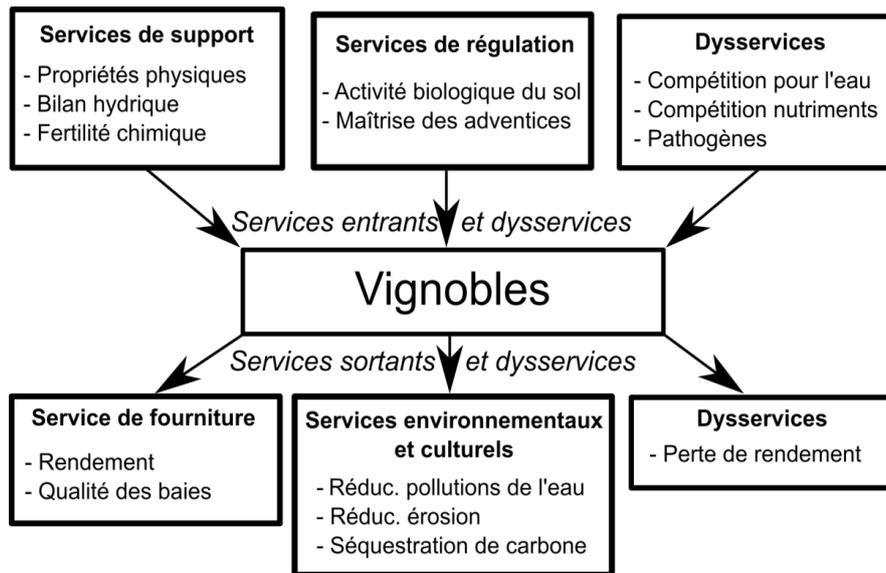


Figure 3 Les services et dysservices fournis par les enherbements des vignes. Figure 1 de Garcia et al., 2018

Les besoins en azote sont plutôt faibles de débournement à la floraison (Figure 4). En effet, la vigne puise dans ses réserves pour fournir l'azote nécessaire à la croissance végétative (Gaviglio, 2013). C'est à partir du stade floraison que la vigne puise l'azote du sol. Un stress azoté et hydrique à floraison de l'année n diminue le nombre de grappes par ceps et le nombre de baies par grappe de l'année n+1, responsable respectivement de 60% et 30% de la variabilité de rendement entre années (Guilpart et al., 2014). Les besoins vont croissant jusqu'à la fermeture de la grappe en août. Ils connaissent un nouveau pic après la vendange et avant la chute des feuilles lorsque la vigne refait ses réserves.

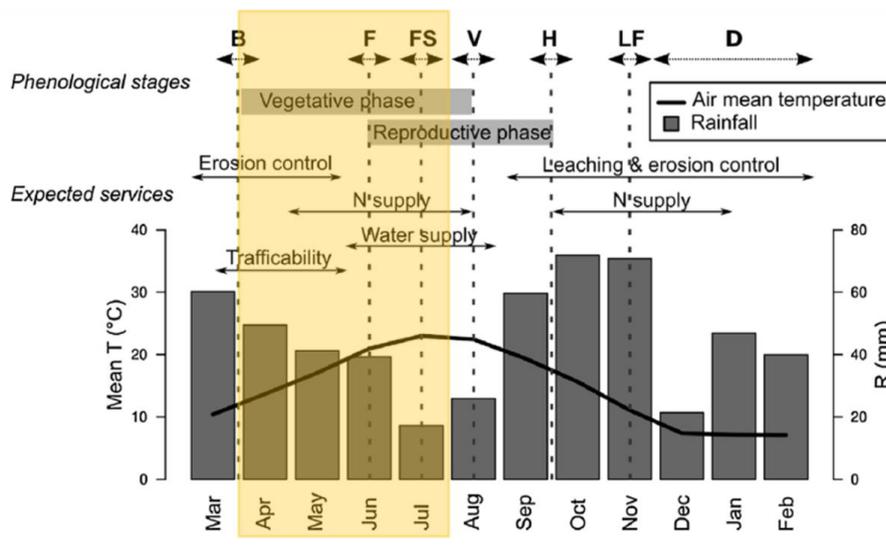


Figure 4 La temporalité des services attendus par les couverts en viticulture. En haut de la figure, les stades phénologiques de la vigne sont notés (B, débournement ; F, floraison ; FS, fermeture de la grappe ; V, véraison ; H, vendange ; LF, chute des feuilles ; D, dormance). Au milieu de la figure se trouvent les services écosystémiques attendus à la période donnée et le graphique représente la température et les précipitations moyennes au sud de la France. Le surlignement jaune correspond à la période d'expérimentation du stage. Source : (Garcia et al., 2018 ; figure 5)

Les services de recharge hydrique et de fourniture azotée par les couverts sont donc des services écosystémiques d'intérêt sur la période d'avril à juillet.

2. Choix des indicateurs proxys des services écosystémiques

Nous avons choisi d'étudier les services liés à la qualité du sol à savoir **les services de fourniture d'azote minéral et recharge hydrique ainsi que leurs potentiels dysservices (compétition azotée et hydrique avec la vigne)** dans le cadre de ce stage. Nous étudions également **le service de l'activité microbiologique**, permettant d'approcher la qualité biologique du sol. Les micro-organismes sont en effet reliés à disponibilité des ressources du sol et certaines études ont montré que les enherbements sont associés à de fortes biomasses microbiennes dans le sol (Mendes et al., 1999; Ingels et al., 2005; Bezemer et al., 2006; Salomé et al., 2016). Le **service de recharge hydrique** sera évalué à **débourrement et à nouaison**, qui sont deux périodes de fort besoin en eau de la vigne. Le service de **fourniture d'azote et de l'activité biologique** des sols seront mesurés à **débourrement**.

Nous faisons l'hypothèse que **le stock en eau, le stock d'azote minéral dans le sol sont des indicateurs des services écosystémiques de fourniture hydrique et azotée** respectivement. Nous supposons également que la **biomasse microbienne du sol est le proxy de l'activité microbiologique du sol**. Ces indicateurs présentent l'avantage d'être tous mesurables à partir d'échantillons de sol faciles d'accès et à proximité des communautés végétales étudiées.

C. Une approche d'écologie comparative pour décrire les propriétés fonctionnelles des espèces et des communautés

1. Les limites atteintes par les approches classiquement utilisées espèces par espèces

Les effets de l'enherbement sur les services fournis sont classiquement testés et comparés par traitement (e.g. une modalité travaillée, des modalités enherbées spontanément et des modalités semées) (Monteiro and Lopes, 2007) ou espèce par espèce (Steenwerth et al., 2008; Ruiz-Colmenero et al., 2011; Shields et al., 2016; Tribouillois et al., 2016). Steenwerth et al. (2008) ont par exemple comparé l'effet de deux espèces de couverts (*Triticosecale* et *Secale cereale*) sur la matière organique du sol (service écosystémique de la fourniture azotée) et la biomasse microbienne (service écosystémique de l'activité microbiologique) en système viticole. Ces approches présentent le désavantage de ne pas pouvoir analyser les services écosystémiques en système plus complexe ou pour une large gamme de couverts semés (e.g. mélanges d'espèces semées) (Damour et al., 2018). De plus, ces approches, non génériques car centrées sur quelques espèces, ne permettent pas d'aider à la sélection de couvert selon le services écosystémique souhaité et ne peuvent guider ainsi la conception de nouveaux systèmes d'enherbement (Damour et al., 2015; Tribouillois et al., 2015).

2. Intérêt de l'approche fonctionnelle dans la détermination des services écosystémiques fournis par les couverts

L'approche fonctionnelle a été identifiée comme une méthode prometteuse pour quantifier les effets des communautés sur les processus écosystémiques.

Cette approche provient du domaine de l'écologie comparative qui se fonde sur la notion de « trait », c'est-à-dire toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable à l'échelle de l'individu de la cellule à l'organisme (e.g. la hauteur végétative d'une plante)

(Violle et al., 2007). Ainsi, l'approche fonctionnelle considère les valeurs des traits des espèces à la place de leur identité taxonomique comme les approches taxonomiques classiques (Figure 5) (Garnier and Navas, 2012).

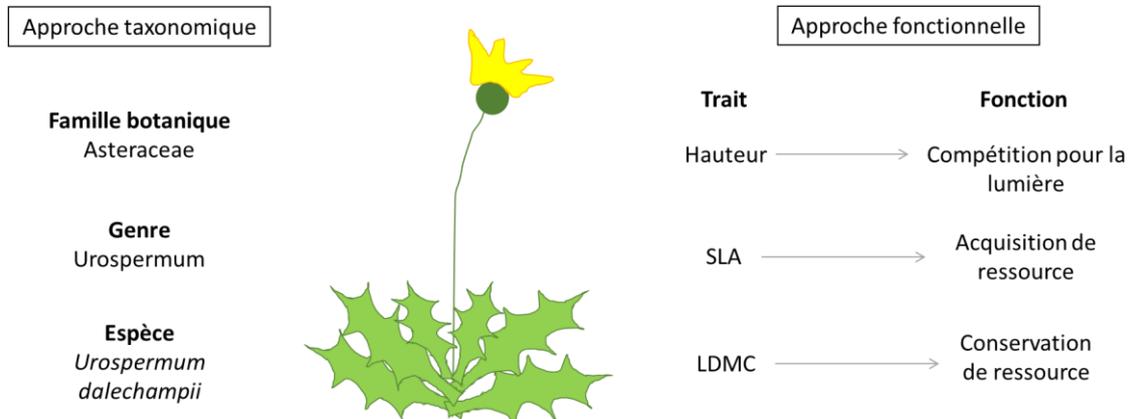


Figure 5 Différence conceptuelle de la notion d'identité entre l'approche taxonomique et l'approche fonctionnelle. SLA, aire spécifique foliaire ; LDMC, teneur en matière sèche. Le SLA représente la surface photosynthétique par unité de masse et est donc reliée à la fonction de l'acquisition de ressource de la plante. Le LDMC représente la teneur en matière sèche par unité de masse d'une feuille et donc la capacité d'une plante à investir dans la « construction » de la feuille et dans sa durabilité.

Ces traits sont qualifiés de « fonctionnels » car ils sont liés à certaines fonctions écosystémiques⁴ de la plante qui interagissent avec l'écosystème : fonctions d'acquisition ou de conservation de ressources, phénomènes de compétition, apport de matière organique au sol etc... Par exemple, la hauteur végétative est reliée à la compétition pour la lumière (Garnier et al., 2016).

Deux types de traits sont définis en lien avec le sens de l'interaction plante-environnement qu'ils traduisent (Violle et al., 2007; Garnier et al., 2016). Les traits de réponse sont des traits qui varient en réponse aux conditions environnementales (Environnement → Traits) (Figure 6). Ces « filtres environnementaux » peuvent être biotiques (e.g. semis d'un couvert au sein d'une communauté existante) ou abiotiques (e.g. fortes précipitations, travail du sol) (Garnier et al., 2016). Il a été démontré par exemple que la tonte de communautés herbacées favorise certains traits de disposition foliaire (plantes à rosette favorisée au détriment des limbes horizontaux des graminées) (Quétier et al., 2007). A l'opposé, les traits d'effet sont ceux qui affectent la structure et le fonctionnement des communautés (Traits → Environnement) (Garnier et al., 2016).

Ainsi, de récentes publications scientifiques ont émis l'hypothèse d'une relation entre certains traits d'effets d'une communauté et les services et dysservices qu'elle fournit à l'écosystème (Damour et al., 2015; Garnier et al., 2004, 2016). L'approche fonctionnelle a tout d'abord été appliquée à l'analyse de services fournis par les écosystèmes naturels (Petchey et al., 2004; Mouillot et al., 2011). Plus récemment, cette approche a été testée sur les agrosystèmes et appliquée à la

⁴ Le terme fonction écosystémique (Figure 5) peut être utilisé comme synonyme de processus, au sens de changement d'état de l'écosystème ou d'interaction entre deux composantes de l'écosystème (Jax, 2005). Il peut désigner une somme complexe de processus et d'interactions qui permettent de caractériser le fonctionnement d'un écosystème (Jax, 2005). En conséquence, la réalisation des fonctions écosystémiques permet la fourniture des services écosystémiques.

conception de nouveaux systèmes de culture, par exemple sur les couverts semés et spontanés en bananeraies (Damour et al., 2014; Tardy et al., 2015), sur des enherbements semés en jachère (Tribouillois et al., 2015) et des couverts spontanés en vigne (Kazakou et al., 2016). **La présente étude propose de tester le lien entre les propriétés fonctionnelles d'une communauté végétale et les services écosystémiques dans le cas d'une parcelle viticole enherbée.**

3. Changement d'échelle : des traits des espèces aux traits de la communauté

Les traits étant définis à l'échelle individuelle (e.g. la hauteur végétative d'une plante) (Violle et al., 2007), il est nécessaire d'utiliser une métrique fonctionnelle dont l'échelle est adaptée à celle des services écosystémiques : dans notre cas, en relation avec l'utilisation des ressources du sol, il s'agit de l'échelle de la communauté. En écologie, la communauté se définit comme un ensemble de populations qui vivent au même moment à un endroit donné (Garnier et al., 2016).

Les Community-Weighted Means (CWM) sont des métriques fonctionnelles calculées à l'échelle de la communauté. Ce sont les moyennes de traits fonctionnels des espèces pondérées par leur abondance dans la communauté (Figure 7). En mesurant la distribution des valeurs de traits au sein d'une communauté, les CWM sont considérés comme un descripteur clé de la structure fonctionnelle des communautés (Garnier and Navas, 2012). Le calcul de cette métrique repose sur l'hypothèse « Mass ratio » (Grime, 1998) qui stipule que les traits des espèces affectent les processus des écosystèmes proportionnellement à leurs biomasses. Les CWM sont calculés selon la formule suivante :

$$CWM = \sum_{i=1}^N p_i \times trait_i$$

Avec p_i la biomasse de l'espèce i dans la communauté et $trait_i$ la valeur moyenne du trait pour l'espèce i .

Les CWM ou « traits agrégés » ont été fréquemment utilisés dans l'étude du lien « trait-services écosystémiques » (Garnier et al., 2004; Diaz et al., 2007; Mouillot et al., 2011; Grigulis, 2013; Kazakou et al., 2016)

Exemples

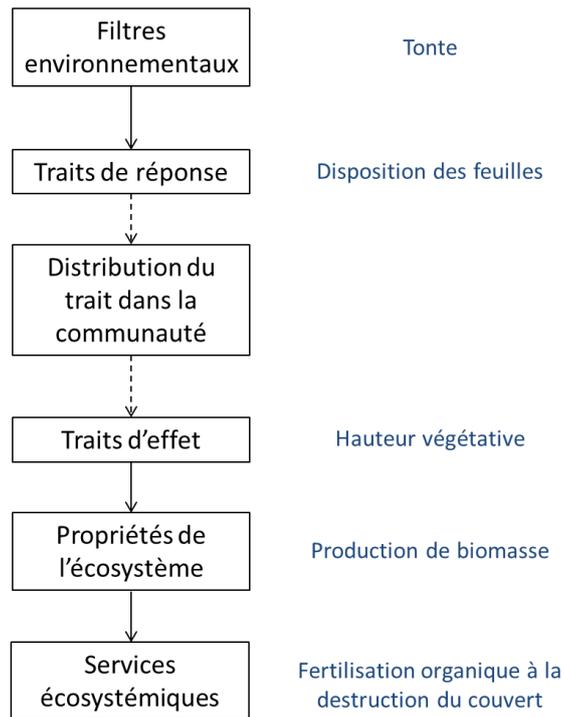


Figure 6 Exemple d'un trait de réponse à un filtre abiotique et d'un trait d'effet qui influe sur une propriété de l'écosystème. Inspiré de (Garnier et al., 2016 ; figure 8.2)

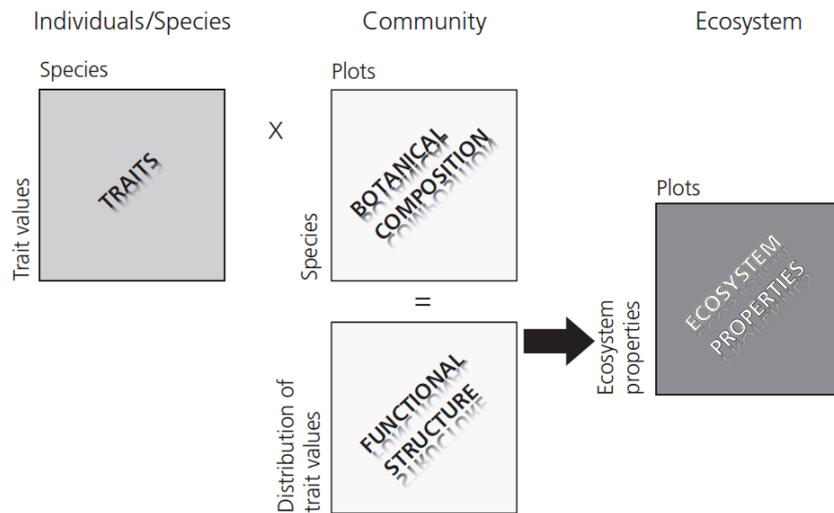


Figure 7 Les matrices de données issues de différentes échelles nécessaires à l'étude de la relation « traits – propriétés de l'écosystème ». De gauche à droite : matrice de traits à l'échelle de l'individu et de l'espèce ; matrice de la composition et de l'abondance de la communauté à l'échelle de la communauté. Ces deux matrices sont utilisées pour obtenir la matrice de la structure fonctionnelle des communautés contenant les CWM. La relation statistique entre cette dernière matrice et les propriétés de l'écosystème est ensuite testée (dans le sens de la flèche). Source : (Garnier et al., 2016 ; figure 2.5)

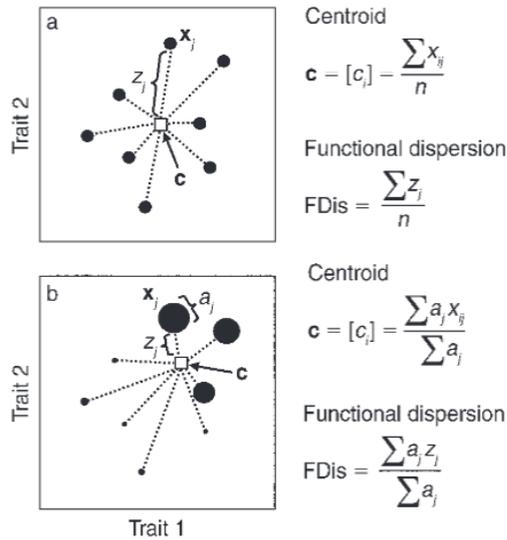


Figure 9 Représentation de la dispersion fonctionnelle dans le cas a) où les espèces ont des abondances égales et b) les espèces ont des abondances différentes. Chaque point représente une espèce et la taille du point est proportionnelle à l'abondance de l'espèce dans la communauté. Le vecteur x_j représente la position de l'espèce j , le vecteur c est le centroïde des points, z_j est la distance entre l'espèce j au centroïde c et a_j est l'abondance de l'espèce j dans la communauté. Source : (Laliberté et Legendre, 2010 ; figure 1)

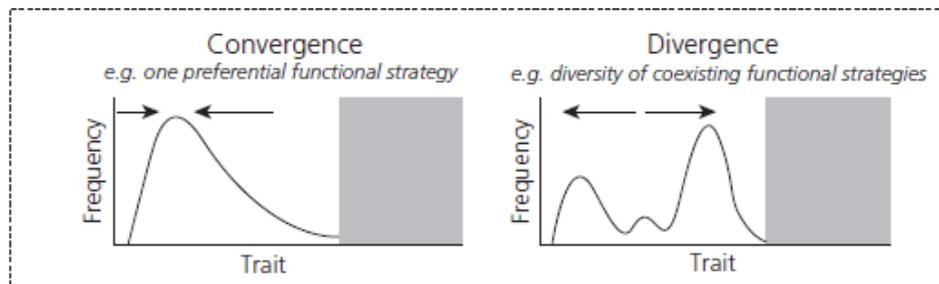


Figure 8 Distribution convergente et divergente de valeurs de traits dans une communauté. Source : (Garnier et al., 2016 ; figure 5.5)

A partir des traits, la dispersion fonctionnelle (FDis) peut être calculée (Laliberté and Legendre, 2010). FDis est la distance moyenne dans l'espace multifonctionnel des traits des espèces de la communauté au centroïde de toutes les espèces (Figure 9). Cette distance est pondérée par l'abondance des espèces. Elle permet d'approcher la richesse fonctionnelle des communautés (niche occupée par les espèces de la communauté) et la divergence fonctionnelle (distance des espèces les plus abondantes du centre de l'espace fonctionnelle) (Mouchet et al., 2010). FDis peut prendre la valeur minimale de 0, pour une communauté composée d'une seule espèce. Elle n'a pas de limite maximale. FDis permet de définir si une communauté est convergente (peu de variabilité des valeurs de traits) ou divergente (forte disparité dans la distribution de traits). Comparée à d'autres indicateurs de la variabilité fonctionnelle, FDis présente l'avantage de ne pas dépendre de la richesse spécifique de la communauté et de prendre en compte l'abondance des espèces au sein de la communauté (Laliberté and Legendre, 2010; Mason et al., 2013). Cela permettra dans la suite de cette étude de comparer la diversité spécifique (c'est-à-dire la richesse spécifique) issue de l'approche taxonomique et FDis issu de l'approche fonctionnelle dans l'explication des services écosystémiques.

4. Les traits fonctionnels d'intérêt pour l'étude du lien entre les propriétés fonctionnelles et les services liés à l'eau, à l'azote minéral et à la biomasse microbienne du sol en enherbement viticole

Les traits racinaires ayant été déjà analysés dans une précédente étude, cette étude s'est intéressée plus particulièrement aux traits aériens, plus facilement et rapidement mesurables. Les traits aériens mesurés dans ce projet ont été sélectionnés suite à une étude bibliographique et sont présentés dans le Tableau 2.

- Service « recharge » hydrique

Les couverts peuvent améliorer la recharge en eau via deux processus : l'amélioration de l'infiltration de l'eau dans le sol et la limitation de l'évapotranspiration (Gaudin et al., 2010).

L'aire spécifique foliaire (SLA) représente la surface photosynthétique foliaire par unité de masse. Ce trait est très fréquemment mesuré en écologie fonctionnelle et co-varie positivement avec le taux de croissance relative (RGR) qui mesure la vitesse de croissance d'une plante (Damour et al., 2015). En ce sens, le SLA reflète indirectement la capacité d'une plante à s'implanter rapidement (Damour et al., 2015). Nous faisons l'hypothèse que ce trait pourrait être relié à l'amélioration de l'infiltration de l'eau, grâce notamment au développement rapide d'un réseau de racines. Le SLA est également le proxy de la capacité d'une plante à acquérir des ressources, notamment hydriques (Garnier et al., 2016). Une hypothèse inverse consisterait à relier négativement le SLA et le stock en eau.

La limitation de l'évapotranspiration du sol est reliée à la quantité de litière présente (**masse du mulch** formé par la destruction du couvert) (Damour et al., 2015). **La biomasse aérienne** des couverts est nécessairement reliée à la limitation de l'évapotranspiration en tant que future litière. L'évapotranspiration du sol est également limitée par la décomposabilité du mulch, qui agit comme une barrière physique. Les **teneurs en matière sèche de la plante (DMC) et des feuilles (LDMC)** sont reliés à sa vitesse de dégradation d'une litière. Il a été démontré que des teneurs élevées de matière sèche ralentissaient la dégradation d'un mulch à l'échelle de la plante (Kazakou, 2006; Kazakou et al., 2009) et à l'échelle de la communauté (Fortunel et al., 2009). Nous faisons l'hypothèse que des communautés à forte teneur en matière sèche permettent de fournir le service de recharge hydrique, par limitation de l'évapotranspiration du sol.

Les couverts peuvent également diminuer le stock d'eau par compétition. La taille d'une plante étant le proxy de sa capacité de compétition, **la hauteur végétative ainsi que la biomasse aérienne** sont donc liées au dysservice hydrique. En effet, une communauté à plus haute taille ayant également un système racinaire plus profond aura plus accès à la ressource hydrique du sol qu'une communauté de petite taille (Garnier et al., 2016). La **dispersion fonctionnelle (FDis)** est positivement corrélée à la production de biomasse à l'échelle de la communauté (Petchey et al., 2004 ; Mouillot et al., 2011) ce qui signifie que des communautés divergentes produisent plus de biomasse. Ceci s'explique notamment par la complémentarité temporelle de croissance des différentes espèces (croissance précoce supplanté par des croissances tardives menant à une optimisation de la biomasse totale). Nous faisons l'hypothèse que la dispersion fonctionnelle impacte également le service de recharge hydrique de la même façon que la biomasse aérienne et la hauteur végétative.

- Service de fourniture de l'azote minéral

Les couverts peuvent améliorer la fertilité du sol grâce à deux processus : le retour des nutriments au sol quand le couvert est détruit et la fixation d'azote dans le cas des légumineuses (Damour et al., 2015; Tribouillois et al., 2016). Le retour des nutriments dépend essentiellement des taux de décomposition et de minéralisation du mulch formé par la destruction du couvert et ainsi des mêmes traits présentés dans le paragraphe précédent : **LDMC, DMC, biomasse du mulch et biomasse aérienne** (Damour et al., 2015). **FDis** étant corrélée positivement avec la biomasse, nous faisons l'hypothèse que ce trait peut influencer le stock d'azote.

Les légumineuses peuvent former des symbioses avec des micro-organismes qui fixent l'azote et peuvent ainsi améliorer la fertilité du sol (Tribouillois et al., 2016). Les traits d'intérêt pour ce processus sont majoritairement racinaires (nombre de nodules, présence ou absence de nodules) et ne seront donc pas mesurés dans le cadre du stage (Damour et al., 2015). Cependant, **la dominance des communautés par des familles taxonomiques sera testée** (notamment pour la famille des Fabacées).

- Service de l'activité microbiologique

L'activité microbiologique du sol est encore peu comprise car les processus mis en œuvre sont complexes. Zak et al. (2003) ont montré que **le nombre d'espèces présentes** associée à une importante **production de biomasse (et donc FDis par corrélation)** augmentent la biomasse microbienne du sol. Des corrélations négatives avec la **SLA** et positives avec la **hauteur** ont également été démontrées dans les écosystèmes prairiaux de montagne (Grigulis, 2013).

Tableau 2 Hypothèses des relations liant les services écosystémiques et les traits fonctionnels.

Services	Indicateurs	Fonctions écosystémiques	Traits d'intérêt (unité)
Service de recharge hydrique	Stock en eau dans le sol à débourrement et à nouaison	Infiltration d'eau	- SLA (m ² /kg)
		Maintien de l'humidité du sol/ Décomposition du mulch	- LDMC (mg/g) - DMC (mg/g) - Biomasse du mulch (g) - Biomasse aérienne (g) - FDis
		Evapotranspiration	- Hauteur - Biomasse aérienne (g) - FDis
Service de fourniture de l'azote minéral	Stock d'azote minéral dans le sol à débourrement	Décomposition du mulch	- LDMC (mg/g) - DMC (mg/g) - Biomasse du mulch (g) - Biomasse aérienne (g) - FDis
Service de l'activité microbiologique	Teneur en biomasse microbienne dans le sol à débourrement	Complémentarité de niches, interactions positives	- Richesse spécifique - Biomasse aérienne (g) - -FDis
		<i>Non explicité</i>	- SLA (m ² /kg) - LDMC (mg/g)

D. Problématique du stage et hypothèses

L'objectif de cette étude est de tester la relation « traits - services » dans le cadre de couverts semés et spontanés dans les inter-rangs de vigne. Dans la suite de ce rapport, nous étudions les communautés composées d'espèces semées et spontanées, à l'échelle de quadrats de 0,25 m² situés dans les inter-rangs de vigne. Ainsi, la problématique du stage est la suivante : **Les propriétés fonctionnelles des communautés de couverts viticoles semés et spontanés expliquent-elles les services hydrique, azoté et de l'activité microbienne qu'elles fournissent aux stades débourrement et nouaison de la vigne?**

Dans cette étude, nous utilisons l'hypothèse de « Mass ratio » de Grime (1998) comme postulat, à savoir que ce sont les propriétés fonctionnelles des espèces les plus abondantes qui impactent le plus l'écosystème. Nous faisons l'hypothèse du sens de la relation éventuelle « traits-services » : ce sont les propriétés fonctionnelles des communautés qui expliquent les services écosystémiques fournis. Cette hypothèse sera appliquée dans cette étude mais ne sera pas vérifiée. Enfin, nous émettons trois hypothèses de travail suivantes qui seront testées dans cette étude :

- i. La composition et l'abondance des communautés varient au cours du temps.
- ii. Les propriétés fonctionnelles des communautés (CWM et FDis) varient dans le temps ainsi que la fourniture des différents services écosystémiques
- iii. Il existe un lien entre propriétés fonctionnelles des communautés et les indicateurs de services à deux périodes différentes du cycle de la vigne

Pour répondre à cette problématique, la démarche se décompose en trois étapes : i) caractérisation fonctionnelle des communautés végétales (semées et spontanées); ii) estimation des services par l'intermédiaire de différents indicateurs facilement mesurables ; iii) étude de la relation entre les propriétés fonctionnelles des communautés et les services fournis sur deux périodes clé de l'élaboration du rendement de la vigne : à débourrement et à nouaison.

II. Matériels et méthodes

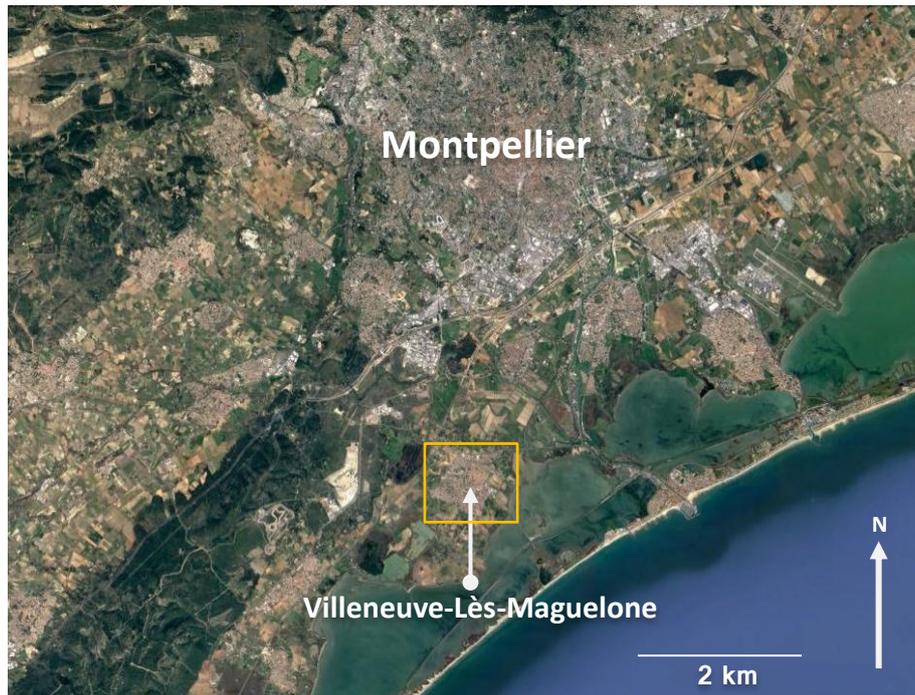


Figure 10 Localisation de Villeneuve-Lès-Maguelone (source GoogleMaps)

A. Présentation du dispositif expérimental

La parcelle expérimentale se situe au domaine du Chapitre à Villeneuve-Lès-Maguelone, au sud de Montpellier dans le département de l'Hérault ($43^{\circ}32'17.7''N$, $3^{\circ}51'13.9''E$) (Figure 10). Le sol est calcaire (30% d'argile, 40% de limons et 30% de sable) avec 5% de pierrosité. La vigne a été plantée en 2008 avec une largeur de 2,50m d'inter-rangs et de 1m entre ceps. Le climat est méditerranéen soit tempéré chaud, avec de faibles précipitations (550 mm en moyenne par an) et une température annuelle moyenne de $15^{\circ}C$ (Données Météo France). Notons que le climat a été exceptionnellement humide depuis le semis, cumulant 642 mm de la date de semis à fin août (données de la station météorologique de Villeneuve-Lès-Maguelone, Figure 12), principalement concentrés à partir de janvier (Figure 12).

Dans le cadre de la thèse de Léo Garcia, quatorze espèces ont été semées dans les inter-rangs le 28 septembre 2017, tondues en mai 2017 puis semées de nouveau en octobre 2017 sur les mêmes inter-rangs qu'au semis 2016. Les densités de semis ont été doublées par rapport aux références afin d'assurer une bonne levée des couverts semés (Tableau 3). Onze couverts ont levé au printemps 2018 (les trois autres couverts qui n'ont pas levé seront considérés comme des modalités de végétation spontanée). **Le dispositif expérimental est donc composé de 16 modalités :**

- **11 espèces semées en monoculture dans les inter-rangs ayant levé au printemps 2018**
- **4 modalités « spontanée » dont une modalité est sans semis et les trois autres modalités sont les couverts qui n'ont pas levé**
- **1 modalité « travail » avec travail du sol effectué régulièrement avec un cultivateur à une profondeur de 10 cm pour détruire toute végétation spontanée**

Chaque modalité est localisée sur deux moitiés d'inter-rangs voisins (Figure 11 **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**). Elles sont répétées au sein de deux blocs voisins de cépages différents (Grenache et Mourvèdre). Les rangs sont travaillés régulièrement à l'intercep et aucun herbicide n'est utilisé. Les couverts ne sont pas irrigués. Deux tontes ont été réalisées le 25 mai et 5 juillet 2018 à une hauteur de 15 cm (Figure 12).

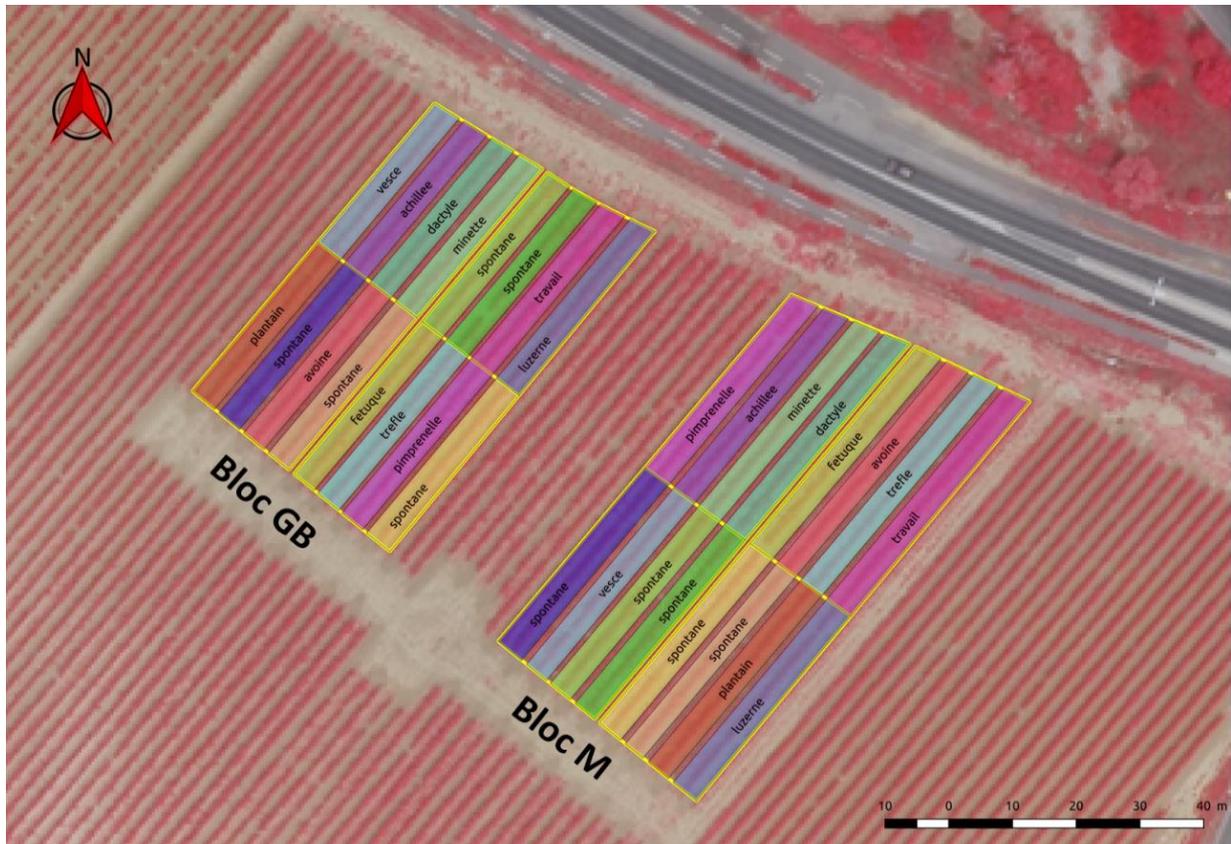


Figure 11 Dispositif expérimental de l'Argèle à Villeneuve-Lès-Maguelone. Les modalités (travail du sol, couvert spontané, ou semis d'espèce de culture de service) sont répétées sur chaque bloc (GB, Grenache Bas ; M, Mourvèdre), sur deux demi inter-rangs voisins. Chaque rectangle de couleur correspond à une modalité du dispositif. Modalités semées : achillée (*Achillea millefolium*), avoine (*Avena strigosa*), dactyle (*Dactylis glomerata*), luzerne (*Medicago sativa*), minette (*Medicago lupulina*), pimprenelle (*Sanguisorba minor*), plantain (*Plantago coronopus*), trèfle (*Trifolium fragiferum*), vesce (*Vicia villosa*). Modalité « spontané » : sans de semis. Modalité « travail » : sans semis et entretien régulier du sol par labour

Le choix des espèces semées a été effectué en amont du stage en début de thèse de Léo Garcia. Les couverts ont été choisis afin de constituer une large gamme de diversité fonctionnelle et pour leurs potentiels intérêts pour la vigne. Ils sont issus de diverses familles botaniques classiquement cultivées (e.g. *Avena strigosa*) ou plus innovantes (e.g. *Plantago coronopus*) (Tableau 3).

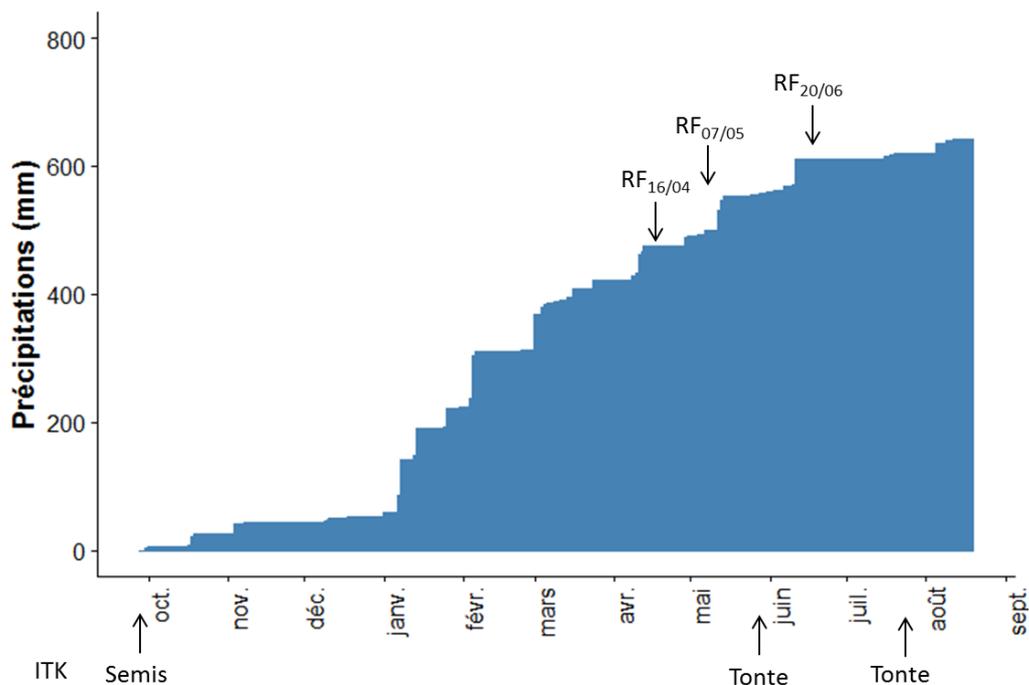


Figure 12 Précipitations sur la parcelle expérimentale de l'Argèle de la date de semis (28/09/2018) des couverts à fin août 2018. En bas de la figure, est indiqué l'itinéraire technique (ITK) des couverts ; en haut de la figure, les 3 relevés floristiques (RF). Données de la station climatique de Villeneuve-Lès-Maguelone.

Tableau 3 Liste des couverts semés en octobre 2017 et leurs doses à l'hectare.

Couverts semés		Dose de semis (kg/ha)
Nom commun	Nom latin	
Achillée millefeuille	<i>Achillea millefolium</i>	30
Avoine rude	<i>Avena strigosa</i>	200
Dactyle	<i>Dactylis glomerata</i>	40
Fétuque ovine	<i>Festuca ovina</i>	40
Minette	<i>Medicago lupulina</i>	30
Luzerne	<i>Medicago sativa</i>	50
Plantain corne-de-cerf	<i>Plantago coronopus</i>	30
Petite pimprenelle	<i>Sanguisorba minor</i>	40
Trèfle fraise	<i>Trifolium fragiferum</i>	50
Triticale	<i>Triticosecale</i>	200
Vesce velue	<i>Vicia villosa</i>	100

B. Relevés floristiques : composition et abondance des communautés herbacées

Sur chacune des modalités, trois emplacements de 50 cm x 50 cm ont été localisés en mars 2018 dans le but de suivre l'évolution de relevés floristiques (90 quadrats au total). Ces quadrats ont été placés au milieu de l'inter-rang sur des communautés à forts taux de couverture, préférablement dominés par quelques espèces et à historique de culture récent similaire (Figure 13).

Trois relevés floristiques ont été effectués afin d'estimer l'abondance et la composition des communautés herbacées semées et spontanées. Les dates de relevés ainsi que les périodes des prélèvements sur le terrain ont été choisies en fonction du cycle de la vigne et du développement des couverts (Annexe 1) :

- un relevé mi-avril et un relevé début mai en période de débourrement de la vigne sur les 90 quadrats. Le relevé de mi-avril a permis d'identifier les espèces et d'estimer un premier de taux de couverture. Le relevé rapproché de début mai a permis d'actualiser ces taux de couverture pour effectuer le choix des espèces à caractériser à débourrement.
- un dernier relevé mi-juin à la période de nouaison sur les 60 quadrats non prélevés à débourrement (voir paragraphe II.D)

Pour tous les relevés, sur chaque quadrat, nous avons dressé la liste de toutes les espèces présentes et estimé le taux de couverture de chaque espèce, c'est-à-dire la projection au sol de la surface occupée par l'espèce visuellement (en s'aidant des carrés élémentaires représentant 4% de taux de couverture composant le cadre utilisé pour le relevé) (Figure 13).



Figure 13 Quadrat placé sur la modalité semée de la vesce velue. Le taux de couverture est estimé à partir des petits carrés délimités par les ficelles. Un petit carré correspond à 4% de taux de couverture

Au-delà de la description des communautés herbacées, les relevés de flore permettent d'identifier les espèces majoritairement présentes dans les quadrats. Ces espèces abondantes seront ensuite sélectionnées pour mesurer leurs traits fonctionnels.

La richesse spécifique (nombre d'espèce présente dans la communauté) et l'indice de Pielou ont été calculés à partir de ces relevés floristiques. L'indice de Pielou permet de mesurer

l'équitabilité des communautés. Les communautés auront un indice proche de 0 si une espèce domine la communauté. Les communautés ayant un indice proche de 1 auront des abondances d'espèces équitables.

$$E = - \frac{\sum_{i=1}^S p_i \log(p_i)}{\log(S)}$$

Avec p_i l'abondance relative de l'espèce i dans la communauté et S le nombre d'espèce total dans la communauté

C. La caractérisation fonctionnelle des espèces dominantes

1. Choix des espèces à caractériser

Le choix des espèces à caractériser s'est effectué en suivant l'hypothèse « Mass ratio » (Grime, 1998) sans discrimination entre couvert semé et spontané. Les espèces dont la somme des biomasses est supérieure à 80% au sein de chaque quadrat ont ainsi été sélectionnées (Garnier et al., 2004). Pour respecter cette hypothèse, l'abondance relative des espèces a été estimée dans un premier temps à partir des taux de couverture des relevés floristiques (Prabhakara et al., 2015). Par la suite, les biomasses des espèces majoritaires ont été mesurées afin de vérifier que les espèces caractérisées représentaient effectivement plus de 80% de la biomasse à l'échelle des quadrats.

L'abondance de la végétation et sa composition ayant beaucoup évolué, la liste des espèces sélectionnées à débourement puis à nouaison est différente.

2. Méthodologie de mesure de traits

Deux campagnes de mesure de traits se sont déroulées à débourement et à nouaison. La méthodologie générale de mesure de traits s'est appuyée sur la procédure conseillée par Pérez-Harguindeguy et al. (2013). Ainsi, douze individus pour chacune des espèces sélectionnées sont prélevés aléatoirement au sein des deux blocs (Grenache et Mourvèdre) et des modalités en dehors des quadrats, en respectant les critères suivants : les individus prélevés ont le même stade de développement observé dans les quadrats, sont intacts et localisés au centre de l'inter-rang. Avant prélèvement, la hauteur naturelle est mesurée puis l'individu est coupé à la limite tige-racine. Une feuille non abîmée est prélevée et disposée dans un pilulier remplie d'eau osmosée. Le reste de la plante est également maintenu en condition de saturation d'eau. Les espèces sont conservées à 4°C dans le noir pendant une nuit. Le lendemain, les feuilles prélevées sont scannées avec le scanner « Epson Perfection V800 Photo » et traitées avec le logiciel WinFOLIA afin d'obtenir leur surface. La feuille et le reste de la plante sont ensuite pesées afin d'obtenir leur masse en condition saturée en eau. Par la suite, les échantillons sont séchés à 60°C pendant 3 jours et les masses sèches des feuilles et des plantes sont mesurées. La même balance METTLER TOLEDO « New Classic MI » ayant une précision de 1 mg a été utilisée pour l'ensemble des pesées. Les pesées inférieures à la précision de cette balance ont été mesurées avec une balance de précision 10⁻² mg Sartorius « CP225D ». A partir de ces données, les trois traits suivants ont été calculés :

$$SLA \text{ (m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}\text{)} = \frac{\text{Surface foliaire (m}^2\text{)}}{\text{Masse sèche de la feuille (kg)}}$$

$$LDMC \text{ (mg} \cdot \text{g}^{-1}\text{)} = \frac{\text{Masse sèche de la feuille (mg)}}{\text{Masse fraîche de la feuille (g)}}$$

$$DMC \text{ (mg} \cdot \text{g}^{-1}\text{)} = \frac{\text{Masse sèche de la plante entière (mg)}}{\text{Masse fraîche de la plante entière (g)}}$$

3. Calculs des traits à l'échelle de la communauté

Afin de décrire la structure fonctionnelle des communautés, les traits agrégés moyens ou Community Weighted Means (CWM) des espèces majoritaires ont été calculés à l'échelle du quadrat (Garnier et al., 2004) en utilisant la formule citée dans l'Etat de l'art. La dispersion fonctionnelle (FDis) a également été calculée comme proxy de la variabilité fonctionnelle des quadrats en utilisant la fonction « FD » du package « FD » sur R (Laliberté et al., 2014). Elle représente la distance moyenne dans l'espace multidimensionnel des traits entre une espèce et le centre du volume.

$$FDis = \frac{\sum_{j=1}^n a_j z_j}{\sum_{j=1}^n a_j}$$

Avec a_j l'abondance de l'espèce i dans la communauté, z_j la distance de l'espèce j au centroïde de l'espace multifonctionnel (Figure 9).

D. Mesure des indicateurs de services écosystémiques

Deux campagnes de mesure d'indicateurs écosystémiques ont eu lieu. A débourrement, le stock en eau, d'azote et la biomasse microbienne du sol ont été mesurés sur 30 quadrats. A nouaison, le stock en eau a été à nouveau mesuré sur 30 autres quadrats.

Pour ce faire, deux carottes de sol ont été prélevées par une foreuse dans chaque quadrat le même jour que les prélèvements de biomasse, soit le 16 mai (débourrement) et le 9 juillet (nouaison). Cinq horizons (0-10 cm, 10-20cm, 20-40cm, 40-60cm, 60-100cm) ont été séparés et le sables deux carottes a été mélangé par horizon (Figure 14).

- Stock d'azote et biomasse microbienne

Une partie des échantillons de sol a été analysée par le laboratoire Celesta-Lab pour obtenir l'azote massique et la teneur de carbone microbien. La teneur en azote minéral ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) a été mesurée sur les horizons 0-10 cm, 10-20 cm et 20-40 cm et la biomasse microbienne sur 0-20cm.

- Stock en eau

Une autre partie des échantillons de sol a été conservée dans des boîtes à humidité pesées le jour même puis séchées à l'étuve à 110°C pendant 2 jours. Les boîtes séchées ont été pesées puis tamisées à 2 mm afin de séparer les cailloux résiduels. A partir du poids des cailloux, le taux de refus a été calculé afin de le soustraire au calcul du stock.

L'humidité pondérale H_p et le taux de refus T_r ont donc été calculés selon les formules suivantes :

$$H_p \text{ (g.g}^{-1}\text{)} = \frac{\text{masse de sol humide (g)} - \text{masse de sol sec (g)}}{\text{masse de sol sec (g)}}$$

$$T_r \text{ (g.g}^{-1}\text{)} = \frac{\text{masse de cailloux (g)}}{\text{masse de sol sec (g)}}$$

Le stock en eau a été calculé sur 1 m de profondeur:

$$\text{Stock (mm)} = H_p \text{ (g.g}^{-1}\text{)} \times D_a \text{ (g.cm}^{-3}\text{)} \times P \text{ (cm)} \times (1 - T_r \text{ (g.g}^{-1}\text{)}) \times 10$$

Avec l'humidité pondérale H_p (g.g^{-1}), la densité apparente D_a (g.cm^{-3}), la profondeur P (cm) et le taux de refus T_r (g.g^{-1}).

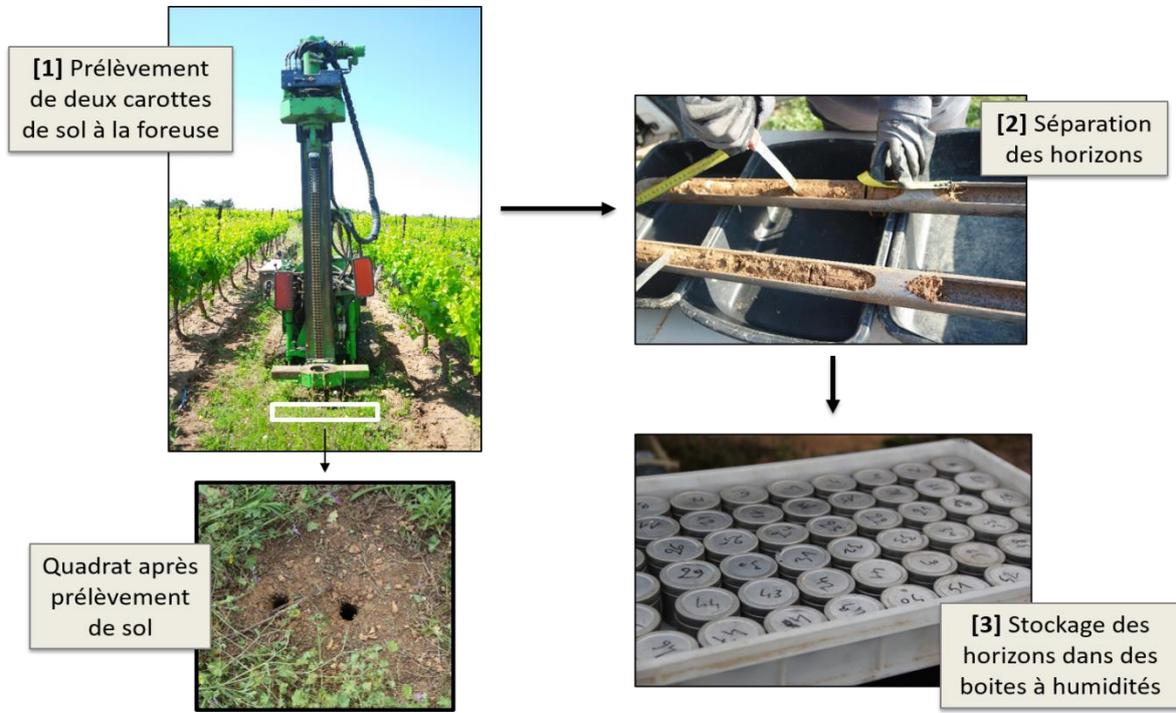


Figure 14 Les trois étapes du prélèvement de carottes de sol. Deux carottes de sol sont prélevées à la foreuse. Les horizons 0-10cm, 10-20cm, 20-40cm, 40-60cm, 60-100cm sont ensuite séparés puis stockés dans des boîtes à humidité.

E. Stratégie d'analyse de résultats

Les données générées par le stage sont résumées par la Figure 15. Elles sont essentiellement quantitatives et continues. Elles ont été traitées séparément par campagne de prélèvement et par service.

Les données ont été analysées avec la version 3.4.1 du logiciel R.

- Afin d'analyser l'abondance et la composition des communautés, les moyennes et coefficients de variation (écart-type/moyenne) des biomasses totales et des taux de couverture ont été calculés à l'échelle de chaque quadrat pour les deux dates de prélèvement. Le pourcentage de biomasse de couvert a été calculé pour chaque quadrat. Les richesses spécifiques ont été calculées et les différences de moyennes entre dates de relevés floristiques ont été testées en effectuant des tests de Student (p -value < 0,05).
- Pour analyser la caractérisation fonctionnelle des espèces à débourrement et à nouaison, les moyennes et les coefficients de variation des traits ont été calculés à l'échelle de l'espèce et à l'échelle du quadrat. Une Analyse en Composantes Principales (ACP) avec le package FactoMinR fonction « pca » (Husson et al., 2018) puis par une classification ascendante hiérarchique avec la fonction « cah » a permis d'analyser la structure fonctionnelle des

communautés végétales. Les moyennes et coefficients de variation des traits ont été calculés pour chaque groupe et les différences de moyennes ont été testées en effectuant des tests de Student (p -value < 0,05).

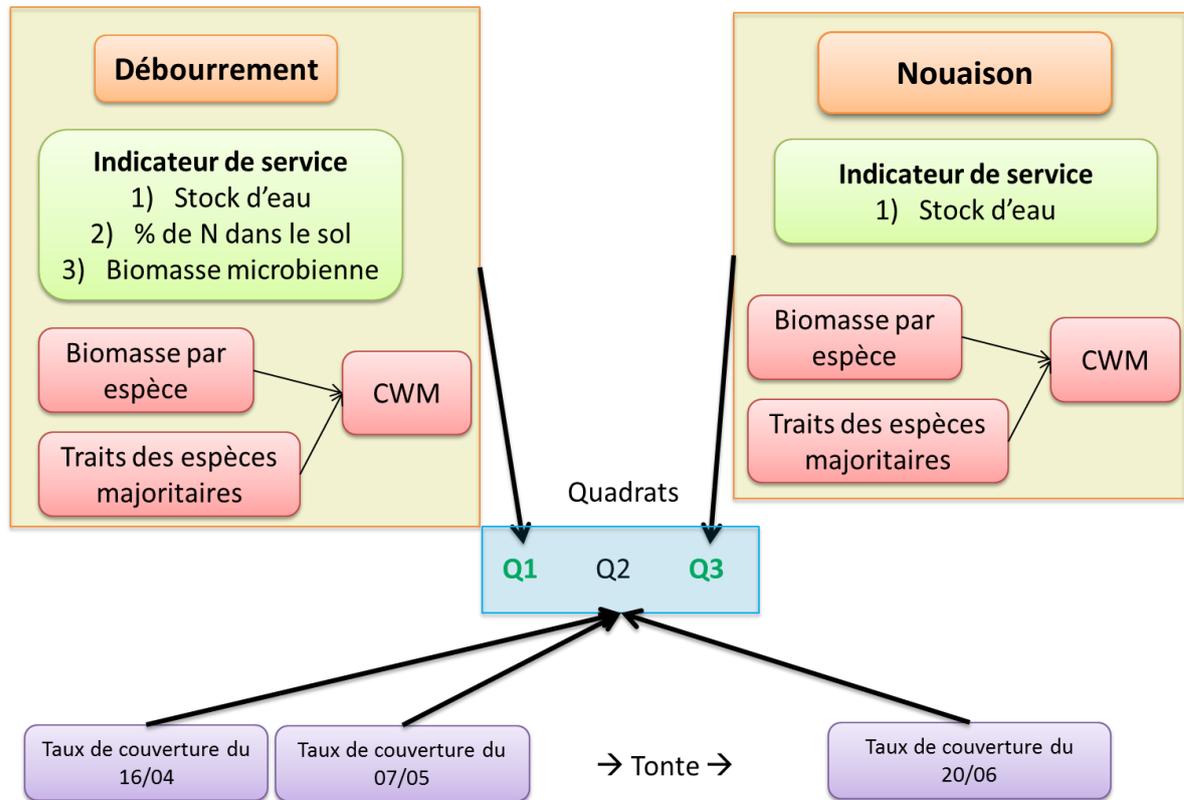


Figure 15 Résumé de l'ensemble des données générées pendant le stage. Q1, Q2 et Q3 sont les 3 quadrats placés dans chaque modalité. Les données des indicateurs de services, de biomasse par espèce et de traits proviennent du quadrat Q1 à débourrement et du quadrat Q3 à Nouaison. Les taux de couvertures ont été effectués sur l'ensemble des quadrats. Une tonte des couverts a été effectuée entre les deux campagnes de prélèvement.

- Les moyennes et coefficients de variation des indicateurs de service ont été calculés pour chaque campagne de prélèvement. Les différences de moyennes ont été testées en effectuant des tests de Student (p -value < 0,05).
- Pour analyser les relations entre traits et services, des régressions linéaires multiples ont été réalisées selon l'équation suivante pour chaque campagne de prélèvement à l'échelle de la communauté :

$$Y = \alpha + \sum_{i=1}^N \beta_i X_i + \varepsilon \quad \text{avec } \varepsilon \sim N(0, \sigma)$$

Avec

- Y : Indicateur de service (stock en eau, teneur en azote du sol et biomasse microbienne) à la période considérée
- X_i : Facteurs quantitatifs liés aux traits (CWM et coordonnées des quadrats sur les axes 1 et 2 de l'ACP), à la diversité fonctionnelle (FDis) ou à l'abondance des espèces (biomasse de la

végétation spontanées, biomasse des couverts) ou à la diversité spécifique (richesse spécifique)

Le stock d'azote a été transformé par la fonction logarithme afin que les résidus suivent la loi normale. La normalité des résidus a été vérifiée en effectuant un test de Shapiro-Wilk avec la fonction « shapiro.test » dans R. Pour tester le postulat de l'homoscédasticité des résidus, le graphique des résidus en fonction des variables prédites a été examiné. L'indépendance des résidus a été confirmée par les graphes des résidus en fonction des variables.

Des analyses de variances (ANOVA) ont également été effectuées afin de tester l'effet « Famille botanique » (famille botanique majoritairement présente au sein de chaque quadrat) sur les différents indicateurs.

III. Résultats

A. Abondance et composition de la flore semée et spontanée

1. Des biomasses et taux de couvertures variables entre quadrats, à débourrement et à nouaison

Les biomasses et taux de couvertures totaux pour chaque quadrat et pour chaque espèce sont donnés en annexe (Annexe2 et Annexe 3 respectivement). Le Tableau 4 résume les caractéristiques des couverts pour chaque campagne de prélèvement.

Tableau 4 Moyennes et coefficients de variation des biomasses et taux de couverture totaux de la végétation à l'échelle des quadrats. Les prélèvements « Avril » correspondent à la période de débourrement et les prélèvements « Juin » à nouaison. % de Biomasse semée, rapport biomasse de l'espèce semée sur la biomasse totale calculé sur les 20 quadrats des modalités semées ; Nb quadrats, nombre de quadrats sur lesquels les moyennes et coefficients de variation ont été calculés. Pour chaque variable, des lettres différentes indiquent des moyennes significativement différentes entre dates (test de Student, $p < 0,05$).

Prélèvement	Biomasse totale (g/0,25m ²)		Biomasse totale (t/ha)		% de Biomasse semée		Taux de couverture total (%)	
	Moy	CV(%)	Moy	CV(%)	Moy	CV(%)	Moy	CV(%)
Avril (débourrement)	66 a	34	2,6 a	34	45 a	60	95 a	100
Juin (nouaison)	51 b	41	2,1 b	41	61 b	46	73 b	87
Nb quadrats	30		30		20 (uniquement les quadrats des modalités semées)		30	

Le taux de couverture total moyen sur l'ensemble des quadrats en avril (95%) témoigne d'un bon niveau d'installation des couverts (Tableau 4). Les taux d'avril vont de 60% pour un quadrat placé dans la modalité semée *Avena strigosa* à 159%⁵ pour la modalité semée *Sanguisorba minor*. Le taux diminue significativement de 30% en juin (73%) (p -value $< 2.10^{-16}$) mais demeure élevé. La valeur minimale est atteinte par une modalité spontanée (21%) et maximale par la modalité semée *Medicago sativa* (122%). Comme l'illustrent les valeurs extrêmes, les taux de couverture se caractérisent par une très forte hétérogénéité de taux de couverture entre quadrats en avril (100%) et un peu inférieure en juin (87%).

Logiquement, la biomasse totale est corrélée positivement avec le taux de couverture ($cor_{avril} = 0,85$, p -value_{avril} $< 2.10^{-16}$; $cor_{juin} = 0,66$, p -value_{juin} $< 2.10^{-16}$) et elle diminue également significativement de 30% en juin (p -value $< 2.10^{-16}$). Elle est variable entre quadrats mais plus faiblement que le taux de couverture ($CV_{avril} = 34\%$ et $CV_{juin} = 41\%$). La biomasse en avril (2,6 t/ha) et en juin (2,1 t/ha) sont élevées par rapport aux références de rendement de couvert dans le sud (1,55 t/ha en moyenne tout type de couvert confondu (Gontier, 2013)). Cela témoigne d'une bonne production de biomasse par les couverts en moyenne. Les valeurs extrêmes des biomasses en avril et en juin proviennent globalement des mêmes quadrats extrêmes en taux de couverture.

⁵ Les taux de couverture sont estimés visuellement sur plusieurs couches de végétation quand celle-ci est dense. Cela donne des taux de couverture supérieurs à 100%

La part des espèces semées dans les quadrats appartenant aux modalités semées augmente significativement entre avril (45%) et juin (61%) (p -value $< 2.10^{-16}$). Ce sont des valeurs élevées qui confirment le succès d'installation des espèces semées, probablement lié aux fortes doses de semis, doublées par rapport aux références conseillées et aux conditions climatiques favorables. La part de la biomasse spontanée demeure cependant importante dans la communauté, surtout en avril.

Bien que très variables entre quadrats, les biomasses semées et totales, les taux de couvertures, témoignent du succès de l'installation du couvert semé et spontané. Cette variabilité d'abondance entre quadrats est intéressante pour tester la relation avec les indicateurs de services écosystémiques et la biomasse d'une part et les traits agrégés d'autre part (calculés à partir de cette biomasse). La part de biomasse semée augmente en juin ce qui montre un décalage entre une installation précoce des couverts spontanés et celle plus tardive des couverts semés.

2. Richesse spécifique en diminution à nouaison et équilibre élevé des communautés

Le Tableau 5 présente la richesse spécifique et l'indice d'équitabilité de Pielou de 60 quadrats identiques aux trois dates de relevés floristiques.

Tableau 5 Richesse spécifique et indice de Pielou moyennés par quadrat pour chaque date de relevé floristique. Les moyennes sont calculées sur les 60 mêmes quadrats de 0,25m². Des lettres différentes indiquent des moyennes significativement différentes entre dates (test de Wilcoxon, $p < 0,05$).

Date du relevé floristique	Période du cycle de la vigne	Richesse spécifique / quadrat de 0,25 m ²		Indice de Pielou / quadrat de 0,25 m ²	
		Moy	CV (%)	Moy	CV (%)
16/04/2018	Débourrement	11 a	20	0,7 a	22
07/05/2018		11 a	22	0,71 a	21
20/06/2018	Nouaison	6 b	35	0,65 a	34

La richesse spécifique est élevée et stable pour les deux dates de débourrement (11 espèces/quadrat). Elle diminue de moitié à nouaison (6 espèces/quadrat) ce qui est plutôt faible. Les communautés aux plus faibles richesses spécifiques à débourrement et à nouaison sont les quadrats appartenant à la modalité semée de *Plantago coronopus* (Richesse_{16/04} = 7 espèces/quadrat ; Richesse_{07/05} = 5 espèces/quadrat ; Richesse_{20/06} = 1 espèce/quadrat). Les communautés aux plus fortes richesses à débourrement et à nouaison sont celles appartenant à la modalité semée de *Festuca ovina* (Richesse_{16/04} = 19 espèces/quadrat ; Richesse_{07/05} = 19 espèces/quadrat ; Richesse_{20/06} = 12 espèces/quadrat).

L'indice d'équitabilité de Pielou est élevé et stable entre les saisons (0,69 en moyenne sur les 3 dates de relevés floristiques). Cela indique que les communautés sont équilibrées. Les communautés les moins équilibrées sont les modalités semées de *Plantago coronopus* (Pielou_{16/04} = 0,22 ; Pielou_{07/05} = 0,18 ; Pielou_{20/06} = 0,09). Elles témoignent de la dominance de cette espèce dans les quadrats cette modalité qui représente au minimum 90% du taux de couverture du quadrat à débourrement et à nouaison (résultat non présenté). Les communautés les plus équilibrées sont des modalités spontanées (Pielou_{16/04} = 0,91 ; Pielou_{07/05} = 0,94 ; Pielou_{20/06} = 0,95) correspondant à des taux de couverture totaux inférieurs à 50%. Les communautés à fortes richesses spécifiques et indices de Pielou élevés correspondent donc à des communautés non semées à faibles taux de couverture.

La diversité spécifique des communautés est élevée en avril et faible en juin. Cette différence temporelle de diversité pourrait avoir un impact sur la fourniture de service à l'échelle des communautés. Il sera intéressant de tester la relation de cet indice avec les indicateurs de services pour chaque campagne de prélèvement.

3. Dynamique des familles taxonomiques dominant les quadrats d'avril à juin

Onze familles botaniques dominant les quadrats à débourrement et à nouaison. Cela montre une forte diversité taxonomique des espèces composant les communautés.

A débourrement, les familles botaniques dominant les quadrats sont majoritairement les astéracées (15 quadrats dominés en moyenne sur 60) et les poacées (14 quadrats dominés sur 60) (Figure 166). Il s'agit de l'astéracée spontanée *Crepis sancta* qui domine 50% des quadrats dominés par cette famille (Tableau 6). La famille des poacées est équitablement représentée par l'espèce semée *Dactylis glomerata* et l'espèce spontanée *Vulpia myuros* (4 quadrats sur 12 dominés par la famille) (Tableau 6). Les géraniacées représentées largement par l'espèce *Erodium cicutarium* et les fabacées dont la moitié des quadrats est dominé par *Trifolium fragiferum* sont la troisième et quatrième famille botanique la plus abondante. Elles dominant en moyenne 8 quadrats sur 60. Les autres familles botaniques sont moins fréquentes : les plantaginacées représentées par l'espèce semée *Plantago Coronopus* dominant 6 quadrats et les rosacées représentées par l'espèce semée *Sanguisorba minor* dominant 4 quadrats.

A nouaison, les fabacées deviennent la famille dominante (15 quadrats dominés sur 60) avec les asteracées (14 quadrats dominés sur 60) et les poacées (10 quadrats dominés sur 60). Les facabées à nouaison sont représentées équitablement par les deux espèces semées *Trifolium fragiferum* et *Vicia villosa* (4 quadrats sur 14 dominés par la famille). Les asteracées sont représentées à nouaison par l'espèce spontanée *Erigeron sp.* (Tableau 6). Les poacées sont équitablement représentés par trois espèces semées *Dactylis glomerata*, *Festuca ovina* et *Avena strigosa* (4 quadrats sur les 12 dominés par la famille). La famille des géraniacées ne dominant plus de quadrat à nouaison. Les Apiacées augmentent fortement le nombre de quadrat qu'ils dominant à nouaison (de 1 quadrat à débourrement à 7 quadrats à nouaison sur 60 quadrats). Cette famille est représentée par l'espèce spontanée dominante *Daucus carota*. A nouaison, ce sont donc majoritairement les familles botaniques représentées par les espèces semées qui dominant les quadrats à l'expection des Astéracées. Ceci est en lien avec l'augmentation de la part de biomasse semée de débourrement à nouaison constatée dans le Tableau 4.

La composition des communautés évolue entre débourrement et nouaison avec une augmentation des quadrats dominés par les fabacées. Les espèces semées dominant plus de quadrats à nouaison, ce qui confirme une installation plus tardive que les espèces spontanées constatées dans la partie III.A.1) à partir des biomasses. Le changement temporel de composition floristique pourrait induire des différences de propriétés fonctionnelles de débourrement à nouaison.

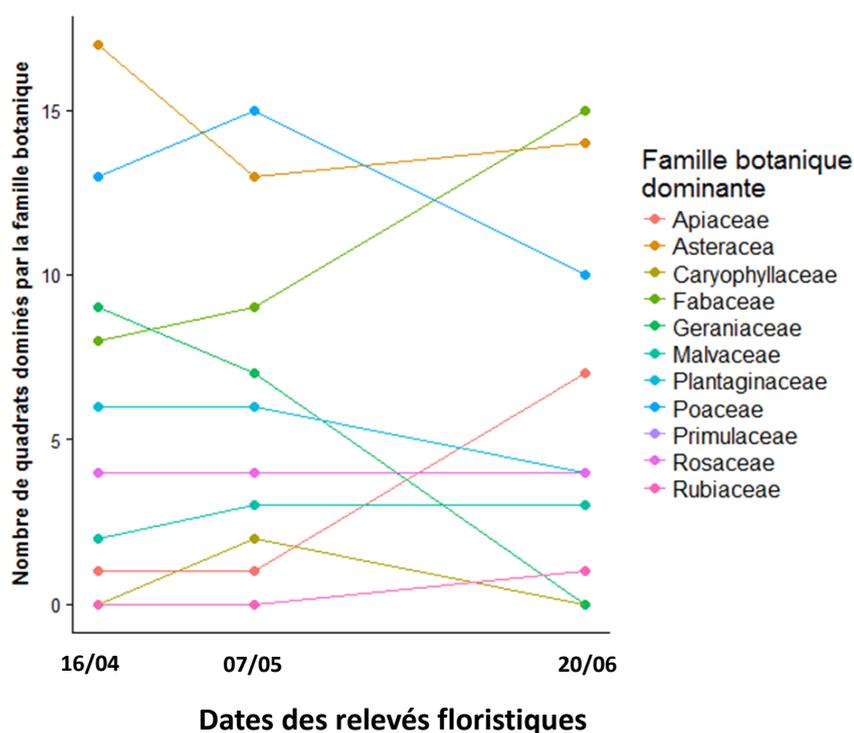


Figure 16 Nombre total de quadrats dominés par les familles botaniques aux trois dates de relevés floristiques

Tableau 6 Espèces les plus abondantes composant les familles botanique à débourrement et à nouaison. Se/Sp : Se, espèce semée ; Sp, espèce spontanée. Ratio de dominance, nombre de quadrats dominés par l'espèce / nombre de quadrats dominés par la famille botanique. Le signe (-) signifie qu'il n'y a pas d'espèce qui domine un quadrat sur la période considérée.

Famille botanique	Débourrement			Nouaison		
	Espèces les plus abondantes	Se/Sp	Ratio de dominance	Espèces les plus abondantes	Se/Sp	Ratio de dominance
Apiaceae	<i>Daucus carota</i>	Sp	1/1	<i>Daucus carota</i>	Sp	7/7
Asteraceae	<i>Crepis sancta</i>	Se	8/16	<i>Erigeron sp.</i>	Sp	7/12
Caryophyllaceae	<i>Stellaria media</i>	sp	2/4	-	-	-
Fabaceae	<i>Trifolium fragiferum</i>	Se	4/8	<i>Trifolium fragiferum</i>	Se	4/14
				<i>Vicia villosa</i>	Se	4/14
Geraniaceae	<i>Erodium cicutarium</i>	Sp	8/9	-	-	-
Malvaceae	<i>Malva sylvestris</i>	Sp	2/2	<i>Malva sylvestris</i>	Sp	3/3
Plantaginaceae	<i>Plantago coronopus</i>	Se	5/6	<i>Plantago coronopus</i>	Se	4/4
Primulaceae	-	-	-	<i>Anagallis arvensis</i>	Se	1/1
Poaceae	<i>Dactylis glomerata</i>	Se	4/14	<i>Avena strigosa</i>	Se	4/12
	<i>Vulpia myuros</i>	Sp	4/14	<i>Dactylis glomerata</i>	Se	4/12
				<i>Festuca ovina</i>	Se	4/12
Rosaceae	<i>Sanguisorba minor</i>	Se	4/4	<i>Sanguisorba minor</i>	Se	4/4
Rubiaceae	-	-	-	<i>Galium parisiense</i>	Sp	1/1

B. Structure fonctionnelle des communautés herbacées

1. Variabilité des traits agrégés dans le temps

La liste des espèces caractérisées à débourrement, à nouaison et sur les deux périodes est donnée en annexe 4. Les moyennes des traits pour chaque espèce et pour chaque campagne de prélèvement est fournie dans l'annexe 5. Quarante espèces ont été caractérisées à débourrement et 28 à nouaison. Les valeurs des CWM et CWV (variance des CWM) par quadrat sont données dans l'annexe 6.

La Figure 17 présente la distribution des traits agrégés (CWM) à débourrement et à nouaison. Sur les deux périodes de prélèvement, les valeurs moyennes de SLA sont plutôt faibles comparées à d'autres études caractérisant les couverts (Tribouillois et al., 2015) et les valeurs moyennes de teneurs en matière sèche sont élevées ($SLA_{\text{débourrement}} = 23,3 \text{ m}^2/\text{kg}$; $SLA_{\text{nouaison}} = 18,2 \text{ m}^2/\text{kg}$; $hauteur_{\text{débourrement}} = 8,35 \text{ cm}$; $hauteur_{\text{nouaison}} = 20,36 \text{ cm}$). Les valeurs moyennes des CWM des LDMC et DMC sont plutôt élevées ($LDMC_{\text{débourrement}} = 142,63 \text{ mg/g}$; $LDMC_{\text{nouaison}} = 119,43$; $DMC_{\text{débourrement}} = 139,32 \text{ mg/g}$; $DMC_{\text{nouaison}} = 117,25 \text{ mg/g}$).

A débourrement et à nouaison, les communautés ayant de faibles valeurs de SLA sont celles dominées par l'espèce semée *Plantago coronopus* ($\sim 11 \text{ m}^2/\text{kg}$ en moyenne) et les communautés ayant les plus fortes valeurs de SLA sont les modalités semées *Dactylis glomerata* ($\sim 30 \text{ m}^2/\text{kg}$ en moyenne). Les modalités aux plus fortes valeurs de DMC et de LDMC sont la modalité spontanée dominée par *Vulpia myuros* en avril ($LDMC = 246 \text{ mg/g}$ de sol sec et $DMC = 200 \text{ mg/g}$ de sol sec) et par l'espèce semée *Avena strigosa* en juin ($LDMC = 186 \text{ mg/g}$ de sol sec et $DMC = 185 \text{ mg/g}$ de sol sec). Les modalités aux plus fortes hauteurs végétatives sont la modalité semée *Sanguisorba minor* en avril (21,2 cm) et *Avena strigosa* en juin (41,2 cm). Les plus faibles hauteurs végétatives sont attribuées aux modalités spontanées dominées par l'espèce *Crepis micrantha* (3,2 cm en avril et 7,7 cm en juin).

Pour une période donnée, les traits agrégés sont variables entre quadrats ($CV \sim 30\%$ pour Le SLA, le LDMC et le DMC) voire très variable pour la hauteur ($CV \sim 50\%$). Les valeurs des SLA, des LDMC et des DMC agrégés des communautés de juin sont significativement plus faibles que celles des communautés d'avril. Les variabilités des SLA, LDMC et DMC sont supérieures de 7 à 8% en juin et la variabilité de la hauteur est légèrement inférieure en juin.

Les valeurs de SLA, LDMC et DMC diminuent en juin par rapport à avril alors que la hauteur augmente. La variabilité pour une date donnée des CWM est plus forte pour la hauteur que pour les autres traits. La variabilité des valeurs de traits entre quadrats est intéressante pour tester la relation « CWM-indicateurs de service ». La variabilité temporelle des traits pourrait être reliée à une fourniture des services écosystémiques qui varie dans le temps.

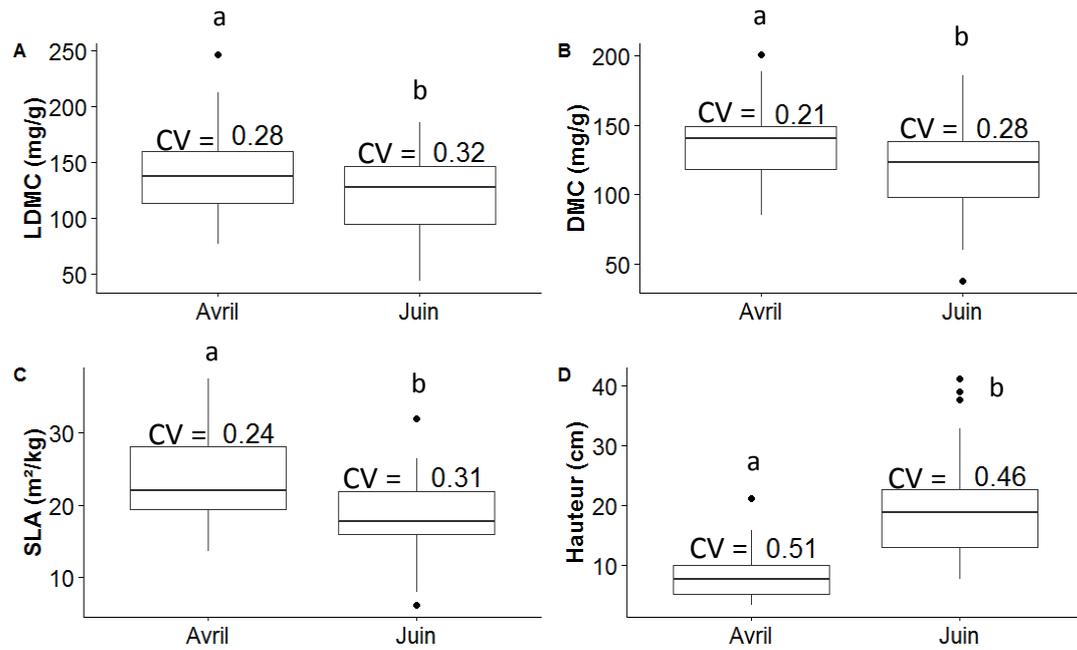


Figure 17 Variabilité des traits agrégés (CWM) des communautés entre les deux dates de prélèvement (Avril, débourrement ; Juin, nouaison). La figure A présente la distribution du LDMC (teneur foliaire en matière sèche). La figure B présente la distribution du DMC (teneur en matière sèche de la plante). La figure C présente le SLA (surface spécifique foliaire). La figure D présente la distribution de la hauteur végétative. CV, coefficient de variation. Des lettres différentes indiquent des moyennes significativement différentes entre dates de prélèvement (test de Student, $p < 0,05$)

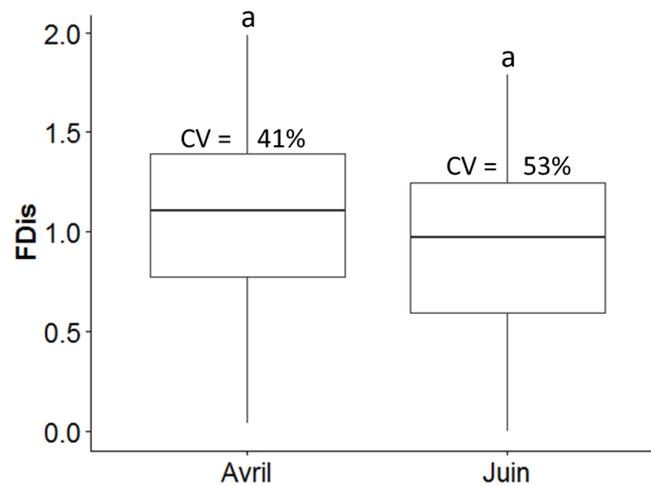


Figure 18 Variabilité de la dispersion fonctionnelle (FDIs) des communautés d'avril et de juin. CV, coefficient de variation. Des lettres différentes indiquent des moyennes significativement différentes entre dates de prélèvement (test de Student, $p < 0,05$).

2. Dispersion fonctionnelle des communautés à débourrement et à nouaison

Les dispersions fonctionnelles ont des valeurs moyennes assez élevées de 1,1 en avril et de 1 en juin ce qui indique des communautés divergentes en terme de valeurs de traits. Les dispersions fonctionnelles en avril et en juin sont variables entre quadrats (coefficients de variation de 41% en avril et de 53% en juin). Les FDis ne sont pas significativement différents entre les deux périodes de prélèvement. Les FDis les plus faibles correspondent aux modalités semées de *Plantago coronopus* (0,04 en avril et valeur nulle en juin). Le quadrat de l'espèce semée *Achillea millefolium* a la valeur maximale de FDis en avril (1,99) et le quadrat de *Festuca ovina* la valeur maximale de FDis en juin (1,79).

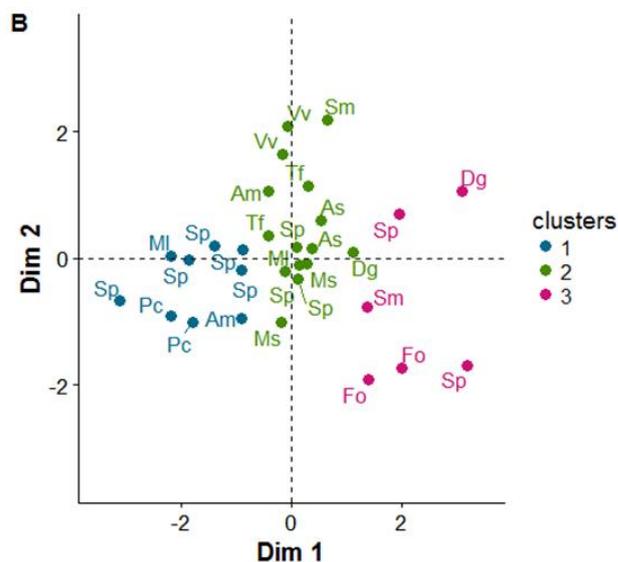
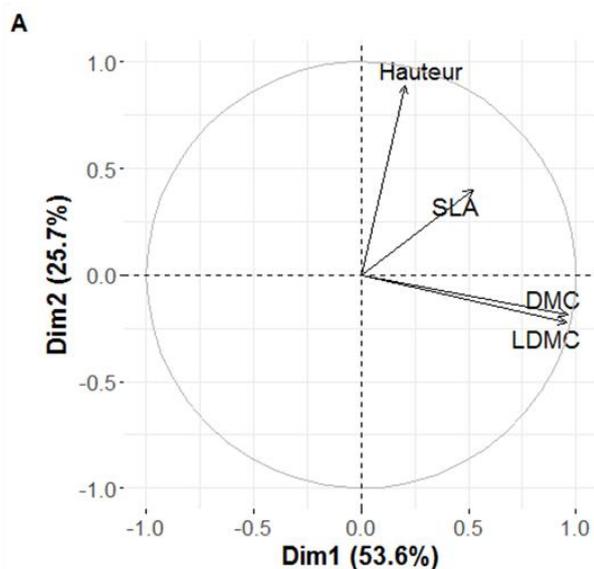
La dispersion fonctionnelle est plutôt élevée et variable entre quadrats prélevés à la même période mais similaire pour les communautés d'avril et de juin. Les communautés sont divergentes en termes de valeurs de traits.

Les communautés végétales présentent donc des propriétés fonctionnelles différentes en termes de valeurs (CWM) entre quadrats et entre date de prélèvement et de distributions de traits (FDis) entre quadrats. Par la suite, une discrimination des groupes fonctionnels est donc effectuée afin de caractériser leurs différentes propriétés fonctionnelles.

3. Discrimination des communautés en groupes fonctionnels selon leurs valeurs de traits agrégés

a) Les groupes fonctionnels à débourrement

Débourrement



Nouaison

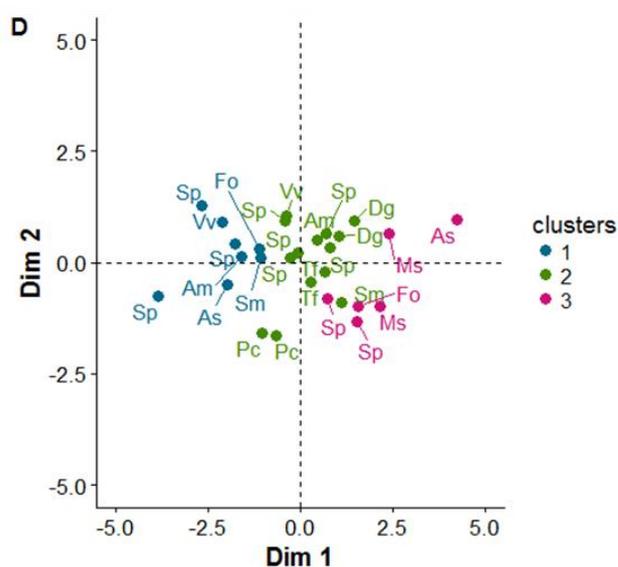
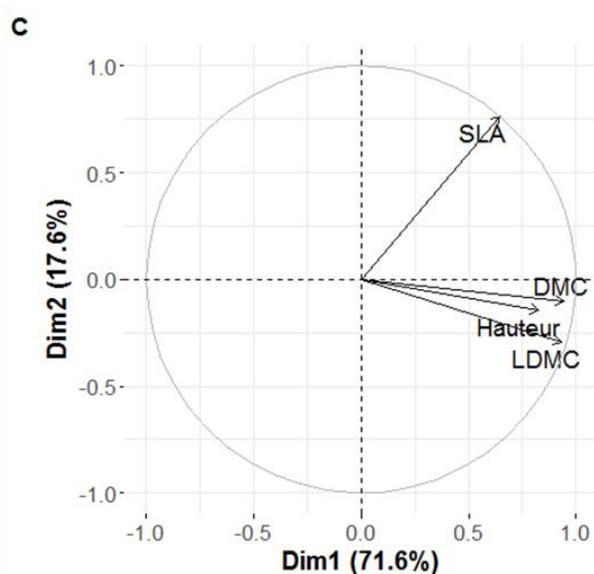


Figure 19 Résultats de l'ACP des traits fonctionnels agrégés à l'échelle des quadrats à débourrement et à nouaison. Chaque point est un quadrat prélevé. La figure A et C représentent le cercle des corrélations à débourrement et à nouaison respectivement entre la hauteur, Le SLA (aire spécifique foliaire) et le LDMC (teneur foliaire en matière sèche) sur l'axe 1 et 2 de l'ACP. La longueur des flèches indique la qualité de représentation des traits sur les axes de l'ACP et l'angle des flèches montrent la contribution de ces traits à la construction des axes. Dim1, Axe 1 ; Dim2, Axe 2. La figure B et D sont les projections des quadrats à débourrement et à nouaison respectivement sur les axes 1 et 2 de l'ACP. Les couleurs correspondent à l'appartenance aux groupes fonctionnels définis par une classification ascendante hiérarchique. Les labels correspondent aux abréviations des modalités. Couvert semé : Am, *Achillea millefolium* ; As, *Avena strigosa* ; Dg, *Dactylis glomerata* ; Fo, *Festuca ovina* ; Ml, *Medicago lupulina* ; Ms, *Medicago sativa* ; Pc, *Plantago coronopus* ; Sm, *Sanguisorba minor* ; Tf, *Trifolium fragiferum* ; Vv, *Vicia villosa* ; Sp, modalité spontanée

Tableau 7 Moyennes et coefficients de variation des traits agrégés pour chaque groupe fonctionnel défini par les classifications ascendantes hiérarchiques (CAH) à débourrement et à nouaison. Les groupes fonctionnels 1_{deb}, 2_{deb}, 3_{deb} sont définis par la CAH des traits agrégés à débourrement. Les groupes fonctionnels 1_{nou}, 2_{nou}, 3_{nou} sont définis par la CAH des traits agrégés à nouaison. SLA, aire spécifique foliaire ; LDMC, teneur foliaire en matière sèche ; DMC, teneur en matière sèche de la plante entière. Les espèces dominantes les parangons (communautés les plus représentatives des groupes fonctionnels) sont indiqués. Des lettres différentes indiquent des moyennes significativement différentes entre groupes pour un prélèvement donné (test de Student et de Wilcoxon, p<0,05).

Prélèvement	Groupes	SLA		LDMC		DMC		Hauteur		Espèces dominantes les parangons	Nombre de quadrats
		Moy (m ² /kg)	CV (%)	Moy (mg/g)	CV (%)	Moy (mg/g)	CV (%)	Moy (cm)	CV (%)		
Débourrement	1 _{deb}	20,8 a	28	101,3 a	14	107,7 a	11	5,3 a	34	<i>Urospermum dalechampii</i>	9
	2 _{deb}	24,1 a	17	142,8 b	9	140 b	6	10,5 b	41	<i>Malva sylvestris</i>	15
	3 _{deb}	24,8 a	31	204,2 c	11	185,1 c	52	7,4 ab	52	<i>Festuca ovina</i>	6
Nouaison	1 _{nou}	15,1 a	29	73,4 a	29	75,3 a	27	12,7 a	25	<i>Erigeron sp.</i>	8
	2 _{nou}	19 a	29	127,7 b	16	128,8 b	22	18,1 b	24	<i>Malva sylvestris</i>	14
	3 _{nou}	20,5 a	34	161,3 c	10	146,3 b	16	35,7 c	12	<i>Daucus carota</i>	6

A débourrement, les axes 1 et 2 expliquent une part importante de la variabilité fonctionnelle des quadrats (76,3%) (Figure 19). L'axe 1 est essentiellement expliqué par le DMC (43%) et le LDMC (43%) qui sont significativement corrélés (cor=0.97, p-value < 2.10⁻¹⁶). Les autres traits ne sont pas corrélés entre eux. L'axe 2 est essentiellement expliqué par la hauteur (77%) et plus faiblement par Le SLA (15%). Les groupes fonctionnels définis par la classification ascendante hiérarchique à débourrement sont discriminés par le LDMC, le DMC et la hauteur (Tableau 4). Les valeurs de SLA des trois groupes ne sont pas significativement différentes. Les groupes sont donc essentiellement discriminés par l'axe 1 de l'ACP.

Le groupe 1 est caractérisé par de faibles LDMC (101,3 mg/g), DMC (107,7 mg/g) et une petite taille (5,3 cm). Ce groupe 1 est représenté par une modalité spontanée dominée par *Urospermum dalechampii* (Figure 21 ; A). Cette espèce a une disposition de feuille de type rosette ce qui explique sa faible hauteur lorsqu'elle n'a pas fleuri. Ses feuilles épaisses pourraient potentiellement retenir plus d'eau d'où des LDMC faibles.

Le groupe 2 se définit par des LDMC et DMC moyens (142,8 et 140 mg/g respectivement) et une forte hauteur (10,5 cm). Le parangon de ce groupe est un quadrat dominé par l'espèce spontanée *Malva sylvestris* (Figure 21 ; C) pouvant atteindre des fortes hauteurs.

Le groupe 3 présente des LDMC et DMC fort (204,2 et 185,1 mg/g respectivement) et une hauteur moyenne (7,4 cm). Le parangon de ce groupe est un quadrat dominé par l'espèce semée *Festuca ovina* (Figure 21 ; B). Comme beaucoup de poacées, cette espèce aux feuilles minces et effilées a de teneurs en matière sèche élevées.

b) Les groupes fonctionnels à nouaison

A nouaison, les axes 1 et 2 expliquent une part importante de la variabilité fonctionnelle des quadrats (89,2%) (Figure 19). L'axe 1 est expliqué majoritairement par le DMC (31%), le LDMC (30%), la hauteur (24%). L'axe 2 est majoritairement expliqué par la SLA (83%). Contrairement à l'ACP à nouaison, les traits LDMC, DMC, SLA et hauteur sont tous corrélés significativement et positivement entre eux (Figure 20).

Les groupes fonctionnels à nouaison sont discriminés par le LDMC et par la hauteur. Comme à débourrement, le SLA n'est pas significativement différente entre les groupes. Les groupes fonctionnels sont donc majoritairement discriminés par l'axe 1 de l'ACP.

Le groupe 1 se définit par de faibles LDMC et DMC (73,4 et 75,3 mg/g respectivement) et de faibles hauteurs pour cette période de prélèvement (12,7cm). Le quadrat représentatif de ce groupe appartient à la modalité spontanée et est dominé par *Erigeron sp.* (Figure 21 ; E). A l'image de *Urospermum dalechampii*, les feuilles d'*Erigeron sp.* sont plutôt épaisses et peuvent retenir plus d'eau que d'autres espèces (e.g. type poacées).

Le groupe 2 présente des LDMC, DMC et hauteurs moyens (127,7 et 128,8 mg/g et 18,1 cm respectivement). Le quadrat dominé par l'espèce spontanée *Malva sylvestris* est le parangon de ce groupe fonctionnel (Figure 21 ; C). Cette espèce caractérisée par une forte hauteur à débourrement est ici classée dans les hauteurs moyennes car d'autres espèces plus tardives ont grandi à nouaison (e.g. *Daucus carota* de hauteur 3,2cm à débourrement et 52,6 cm à nouaison) (Figure 17, Annexe 5).

Le groupe 3 est caractérisé par des LDMC, DMC et hauteurs élevés (161,3 et 146,3 mg/g et 35,7 cm respectivement). Ce groupe est représenté par un quadrat de la modalité spontanée dominée par *Daucus carota* (Figure 21 ; D). Cette espèce est caractérisée par une tige haute qui grandit au stade floraison de l'espèce. Ses feuilles fines et découpées pourraient potentiellement contenir peu d'eau.

Aux deux dates, ce sont le LDMC, le DMC et la hauteur qui discriminent les groupes. Les valeurs de SLA ne sont pas significativement différentes aux deux dates.

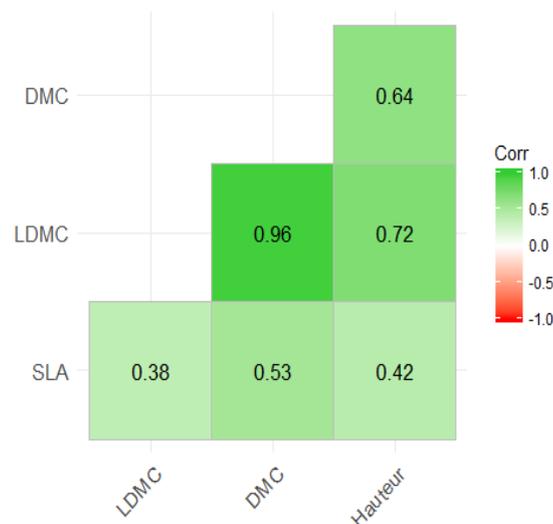


Figure 20 Corrélations entre traits agrégés à débourrement. Un fond vert indique une corrélation positive. SLA, aire spécifique foliaire ; LDMC, teneur foliaire en matière sèche ; DMC, teneur en matière sèche de la plante entière.

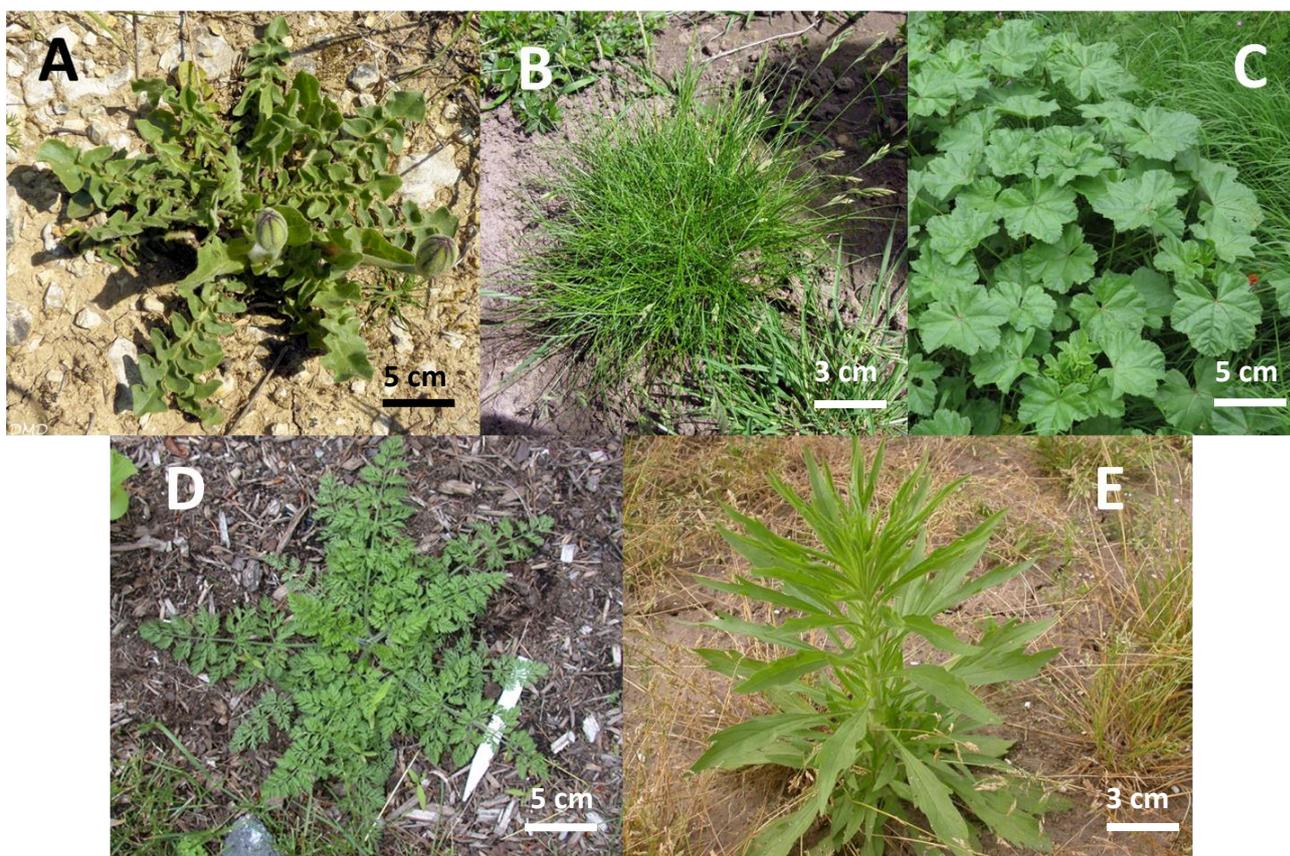


Figure 21 Photographies des différents parangons des ACP à débourrement et à nouaison. A, *Urospermum dalechampii* (groupe 1 à débourrement) ; B, *Festuca ovina* (groupe 3 à débourrement) ; C, *Malva sylvestris* (groupe 2 à débourrement et à nouaison) ; D, *Daucus carota* (groupe 3 à nouaison) ; E, *Erigeron sp.* (groupe 1 à nouaison).

C. Les indicateurs de service à débourrement et à nouaison

Tableau 8 Indicateurs de service à débourrement et à nouaison, selon les modalités de gestion du sol (travaillé ou enherbé). Indicateurs: Eau_{deb}, stock hydrique à débourrement sur 1m de profondeur; N_{deb}, stock d'azote à débourrement sur 40cm de profondeur ; Bm_{deb}, biomasse microbienne à débourrement sur 20cm de profondeur ; Eau_{nou}, stock hydrique à nouaison sur 1m de profondeur. CV, coefficient de variation ; Nb quadrats, nombre de quadrats échantillonnés. . Les lettres a et b montrent les différences de moyennes de stock entre les deux périodes de mesures (test de wilcoxon).

Modalités	Paramètres statistiques	Eau _{deb} (mm)	Eau _{nou} (mm)	N _{deb} (kg/ha)	Bm _{deb} (mgC/kg de sol)	Nb Quadrats
Inter-rang travaillé	Moyenne	312	202	13,3	133	2
Inter-rang avec couvert végétal	Moyenne	293 a	187 b	3,1	223	32
	CV	6%	11%	84%	26%	
	Min	259	112	0,35	127	
	Max	351	229	11,0	357	

Comme présenté dans la partie Matériels et Méthodes, les précipitations sont de l'ordre 500,5 mm entre le semis et débourrement et il a plu 111,5 mm entre débourrement et nouaison (Figure 12). Logiquement, le stock d'eau aux deux dates est plutôt élevé et varie faiblement entre quadrats à débourrement (6%) et à nouaison (8%). Il est significativement plus faible sur les communautés de juin (p -value $< 2.10^{-16}$) (293 mm en moyenne en avril et 187 mm en moyenne en juin) (Tableau 8). Le nombre de répétitions ne nous permet pas de comparer statistiquement les stocks sous couvert et sous modalité travaillée. Cependant, l'effet de l'enherbement peut tout de même être situé par rapport à une valeur témoin (modalité travaillée). Le stock en eau sous couvert est 6 à 8% plus faible que le stock sous modalité travaillée. Les valeurs de stock minimales sont attribuées aux quadrats de *Vicia villosa* en avril (259 mm) et d'*Avena strigosa* en juin (112 mm). Les valeurs maximales de stock sont sur la modalité semée de *Plantago coronopus* en avril (351 mm) et une modalité dominée par l'espèce spontanée *Daucus carota* en juin (229 mm).

A débourrement, le stock d'azote est très variable entre quadrats (coefficient de variation de 84%) (Tableau 8) et assez faible. La présence de couvert diminue par 4 en moyenne le stock d'azote en comparaison avec le sol travaillé ($N_{\text{couvert}} = 3,1$ kg/ha et $N_{\text{travaillé}} = 13,3$ kg/ha). Le plus faible stock se trouve en présence de l'espèce semée *Achillea millefolium* (0,4 kg/ha) et la plus élevée à un quadrat dominé par l'espèce spontanée *Erodium cicutarium* (11 kg/ha).

La biomasse microbienne est plutôt élevée et variable entre quadrats (CV = 26%) (Tableau 8). La biomasse microbienne est plus forte sur des modalités à couvert (223 mgC/kg de sol) que sur les modalités travaillées (133 mgC/kg de sol). La biomasse microbienne minimale se trouve sur des modalités semées de *Medicago sativa* (127 mgC/kg de sol) et la valeur maximale est sur la modalité semée de *Plantago coronopus* (357 mgC/kg de sol).

Ainsi, le stock en eau est élevé et faiblement variable entre quadrats. Il est plus faible de 43% en juin qu'en avril. Le stock d'azote est faible mais fortement variable. La biomasse microbienne est plutôt élevée et variable entre quadrats.

D. Relation entre propriétés fonctionnelles des communautés et les services écosystémiques qu'elles fournissent

Après avoir caractérisé les propriétés fonctionnelles des quadrats et les indicateurs de services, nous allons tester le pouvoir explicatif de différents facteurs sur le stock d'eau, le stock d'azote minéral et la biomasse microbienne : les propriétés fonctionnelles (CWM, axes de l'ACP des groupes fonctionnels et FDis), les propriétés liées à l'approche taxonomique (famille botanique dominante et diversité spécifique) et l'abondance de la végétation présente sur le quadrat (Biomasse spontanée et biomasse semée). Des régressions multiples ont été effectuées dans ce but **pour chacun des facteurs dans des modèles séparés** (e.g. Stock d'azote \sim CWM et Stock d'azote \sim axes de l'ACP). Les R^2 ou le pouvoir explicatif du modèle sont ensuite comparés afin d'identifier le facteur le plus lié à l'indicateur en question. Le LDMC et le DMC étant très fortement corrélés, le choix a été fait de ne garder que le LDMC dans les régressions linéaires multiples car sa variabilité supérieure augmentait les chances de trouver une relation.

1. Les déterminants du stock d'eau dans le sol à débourrement et à nouaison

A débourrement, la dispersion fonctionnelle, la biomasse spontanée et la famille botanique dominante à l'échelle du quadrat ont des effets significatifs sur le stock d'eau (p-value de 5.10^{-3} , 2.10^{-2} et 4.10^{-2} respectivement) (Tableau 9). Les traits agrégés moyens, les coordonnées des quadrats de l'ACP et la richesse spécifique n'ont pas d'effet significatif sur le stock en eau à débourrement. La dispersion fonctionnelle explique 25% de la variabilité du stock d'eau, la biomasse spontanée explique 26 % et la famille botanique dominante explique 47%. Les communautés divergentes fonctionnellement ont de forts stocks en eau (Coef_{FDis} = -0,5). Les communautés à faible biomasse spontanée ont des stocks d'eau élevés (Coef_{spontané} = -0,51). L'effet famille botanique est principalement dû à l'effet significatif de la famille plantaginaceae (*Plantago coronopus*) qui présentent de stocks d'eau plus élevés (Coef = 2,22 ; p-value = $2,4.10^{-3}$) (Tableau 10).

Le facteur qui explique le plus variance des stocks en eau à débourrement est la famille botanique dominant les quadrats (47% de variance expliquée).

A nouaison, les CWM du SLA et de la hauteur sont les seuls facteurs à avoir un effet significatif sur le stock en eau à nouaison (p-value_{SLA} = 0,03 et p-value_{Hauteur} = 0,05) (Tableau 9). Les coordonnées des quadrats de l'ACP n'ont pas d'effet significatif sur le stock (p-value = 0,2 pour la dimension 2). Les traits moyens expliquent 36% de la variance du stock d'eau. Les communautés ayant des SLA et des hauteurs fortes ont des stocks d'eau faibles (Coef_{SLA} = -0,43 et Coef_{Hauteur} = -0,5).

Les facteurs qui expliquent le plus la variance des stocks en eau à nouaison sont les CWM de la SLA et de la hauteur des communautés (36% de variance expliquée).

Les facteurs explicatifs des stocks en eau sont différents entre les deux dates de prélèvement. A débourrement, le stock en eau est essentiellement expliqué par la famille botanique dominante et à nouaison par la SLA et la hauteur. Il y a donc une temporalité des facteurs explicatifs pour l'eau. Ce résultat est cependant à nuancer car les communautés d'avril et de juin ne sont pas les mêmes (prélèvement destructif).

2. Le facteur déterminant le stock d'azote dans le sol

Seule la biomasse spontanée a un effet significatif sur le stock d'azote (p-value = 0,05) (Tableau 9). Elle explique 13% de la variance de l'azote. Plus la biomasse spontanée est forte, plus le stock d'eau est faible (Coef_{spontané} = 0,27). Les autres facteurs testés n'ont pas d'effet significatif sur l'azote.

La biomasse spontanée expliquent un quart de la variabilité du stock d'azote.

3. Les facteurs déterminant la biomasse microbienne

La dispersion fonctionnelle et la richesse spécifique sont les seuls facteurs quantitatifs à avoir un effet significatif sur la biomasse microbienne (p-value_{FDis} = 0,03 et p-value_{Richesse} = 0,03) (Tableau 9). Elles expliquent 16% (FDis) et 17% (richesse spécifique) de la variabilité de la biomasse microbienne. Les communautés à forte diversité taxonomique et fonctionnelle ont des biomasses microbiennes faibles (Coef_{FDis} = -0,4 et Coef_{Richesse} = -0,41). L'effet « famille botanique » qui explique la majorité de la variabilité de biomasse microbienne (56%), est majoritairement dû aux familles plantaginaceae (*Plantago coronopus*) et fabacées (*Trifolium fragiferum*, *Vicia villosa*, *Medicago sativa*, *Medicago*

lupulina). Les quadrats des modalités semées de plantain ont des biomasses microbiennes fortes tandis que les quadrats dominés par les fabacées ont des biomasses microbiennes faibles (Coef_{plantaginacées} = 1,79 ; p-value_{plantaginacées} = 5,6. 10⁻³ et Coef_{fabacées} = -0,82 ; p-value_{fabacées} = 0,03) (Tableau 10).

D'après l'analyse, la biomasse microbienne à débourrement est conditionnée par la famille botanique dominante (56% de variation expliquée), en raison de très fortes concentrations sur les modalités semées en *Plantago coronopus*. La diversité fonctionnelle et taxonomique explique une part équivalente de la variance du stock d'azote.

Tableau 9 Résultats des modèles de régressions linéaires. Les indicateurs écosystémiques (variables à expliquer Y des modèles) sont en colonnes : Eau_{deb}, stock hydrique à débourrement sur 1m de profondeur; N_{deb}, stock d'azote à débourrement sur 40cm de profondeur ; Bm_{deb}, biomasse microbienne à débourrement sur 20cm de profondeur ; Eau_{nou}, stock hydrique à nouaison sur 1m de profondeur. Les facteurs X du modèle sont en ligne : CWM, Traits agrégés moyens ; SLA, aire spécifique foliaire ; LDMC, teneur en matière sèche ; FDis, dispersion fonctionnelle. Pour chaque modèle, le R² multiple (ou coefficient de détermination) qui représente la part de la variance des indicateurs expliquée par le modèle est noté. Les estimations des coefficients de régression (Coef.) et leurs p-values (probabilité que le coefficient soit nul) sont données. Le symbole (*) indique la significativité des facteurs. Le symbole (-) indique l'absence du facteur dans le modèle à la plus faible AIC (Critère d'information d'Akaike).

Facteurs (X)		Indicateurs (Y)		Eau _{deb}	Azote _{deb}	Bm _{deb}	Eau _{nou}
CWM	R ² du modèle			0,15	0,09	0,20	0,36 ⁶
	SLA	Coef.		-0,28	-	-0,03	-0,43
		p-value		0,14	-	0,87	0,03*
	LDMC	Coef.		-	-	-0,03	0,38
		p-value		-	-	0,11	0,12
	Hauteur	Coef.		-	0,23	-0,03	-0,5
		p-value		-	0,1	0,11	0,05*
	ACP	R ² du modèle			0,03	0,07	0,09
Dimension 1		Coef.		-0,2	-0,2	-	-
		p-value		0,3	0,08	-	-
Dimension 2		Coef.		-	-	-0,3	-0,3
		p-value		-	-	0,1	0,2
FDis		R ²			0,25	0,001	0,16
	Coef.			-0,5	0,8	-0,40	-0,05
	p-value			0,005 *	0,821	0,03*	0,8
Famille botanique dominante	R ² du modèle			0,47	0,15	0,56	0,2
	Coef.			Tableau 10	ns	Tableau 10	ns
	p-value			0,02*	0,39	0,002*	0,76
Richesse spécifique	R ² du modèle			0,05	0,002	0,17	0,02
	Coef.			-0,2	-0,03	-0,41	0,13
	p-value			0,25	0,8	0,03*	0,5
Biomasse	R ² du modèle			0,26	0,13	0,14	2.10 ⁻³
	Biomasse spontanée	Coef.		-0,51	0,27	-0,44	0,04
		p-value		0,004*	0,05*	0,06	0,83
	Biomasse semée	Coef.		-	-	-0,15	-
		p-value		-	-	0,5	-

⁶ Bien que les traits à nouaison soient tous colinéaires, nous avons préalablement vérifié que le facteur d'inflation de la variance (vif) était bien inférieur à 5.

Tableau 10 Résultats des analyses de variance (ANCOVA) pour les indicateurs Eau_{deb} (stock hydrique à débourrement sur 1m de profondeur) et Bm_{deb} (biomasse microbienne à débourrement sur 20cm de profondeur). Le facteur explicatif est la famille botanique majoritaire au sein du quadrat. Les estimations des coefficients de régression (Coef.) et leurs p-values (probabilité que le coefficient soit nul) sont données.

Indicateur	Famille botanique majoritaire	Coef.	p-value
Eau _{deb}	Fabaceae	-0,07	0,86
	Geraniaceae	-0,98	0,28
	Malvaceae	-0,57	0,39
	Plantaginaceae	2,22	2,4.10^{-3*}
	Poaceae	0,26	0,56
	Rosaceae	1,53	0,09
BM _{deb}	Fabaceae	-0,82	0,03*
	Geraniaceae	0,47	0,56
	Malvaceae	1,1	0,08
	Plantaginaceae	1,79	5,6. 10^{-3*}
	Poaceae	-0,4	0,32
	Rosaceae	-0,5	0,56

E. Approche multiservice : quelle communauté présente les meilleurs compromis entre services à débourrement?

La Figure 22 présente les quadrats représentés dans l'espace des services à débourrement. Aucune des régressions linéaires entre indicateurs n'est significative. Il ne semble pas y avoir de relation linéaire entre les services écosystémiques.

Dans l'espace des services stock hydrique et stock d'azote minéral, la modalité semée *Plantago coronopus* (Pc) se démarque (Stock_{eau} = 351 mm et Stock_N = 5,5 kg/ha) (Figure 22). La modalité semée d'*Achillea millefolium* (Am) présente le moins bon compromis eau-azote (Stock_{eau} = 277 mm et Stock_N = 0,35 kg/ha). Deux modalités semées de *Plantago coronopus* (Pc) et une modalité dominée par l'espèce spontanée *Erodium cicutarium* (Elicu) se distinguent en tant que meilleurs compromis azote-biomasse (Stock_{BM} = 357 mgC/kg de sol et Stock_N = 5,5 kg/ha pour *Plantago coronopus*; Stock_{BM} = 159 mgC/kg de sol et Stock_N = 8,3 kg/ha). Une modalité semée de *Medicago sativa* (Ms) présente le moins bon compromis (Stock_{BM} = 127 mgC/kg de sol et Stock_N = 0,95 kg/ha). Les deux modalités de *Plantago coronopus* (Pc) présentent à nouveau le meilleur compromis entre stock d'eau et biomasse microbienne (Stock = 351 mm et BM =357 mgC/kg de sol). La modalité semée *Vicia villosa* (Vv) et la modalité dominée par l'espèce spontanée de *Trifolium campestre* (Tc) ont les plus faibles teneurs microbiennes et stock d'eau (Stock = 266 mm et BM =131 mgC/kg de sol pour *Trifolium campestre* et Stock = 259 mm et BM =167 mgC/kg de sol pour *Vicia villosa*).

Les indicateurs de services ne sont pas reliés par des relations de synergies ou de compromis significatives. Nous notons que la modalité semée plantain se démarque sur tous les compromis de services.

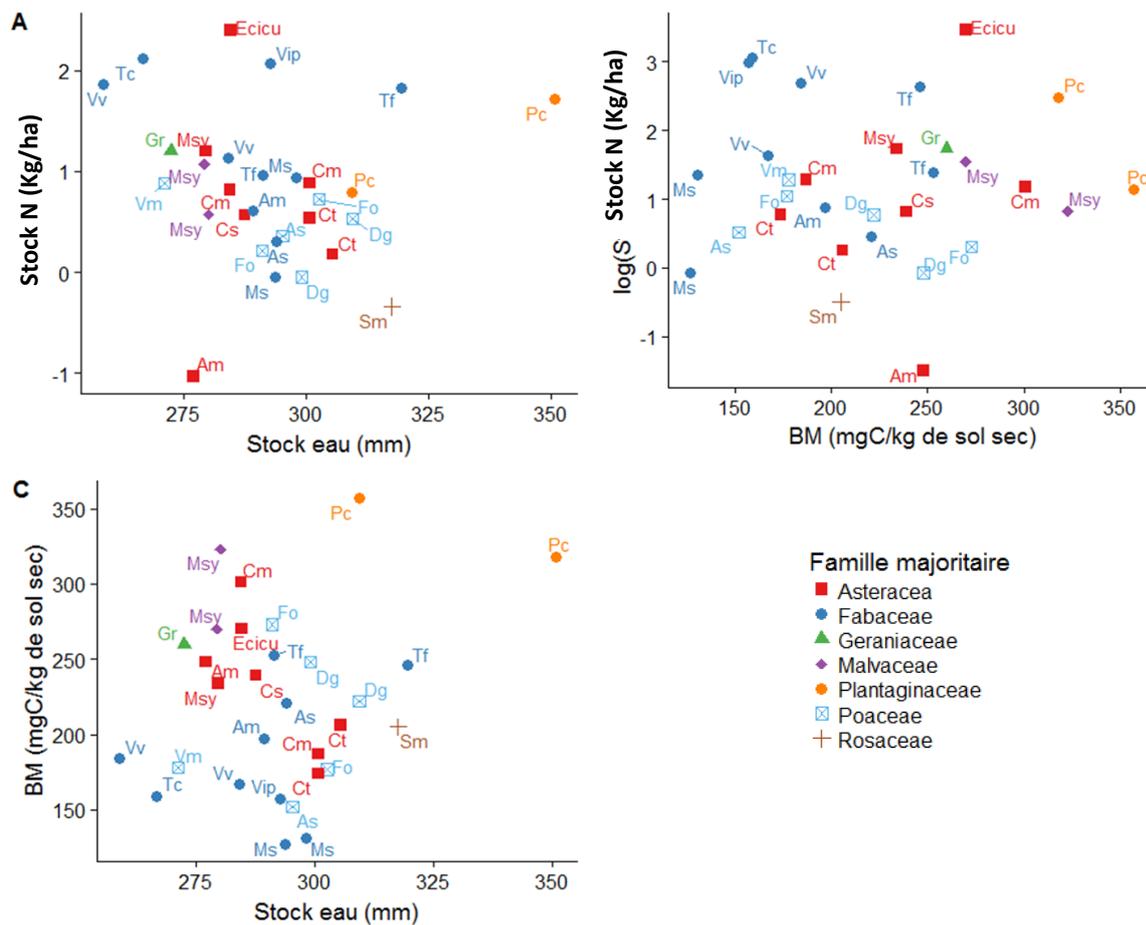


Figure 22 Compromis entre indicateurs de services à débourement. Chaque point est un quadrat. Les couleurs et la forme des points correspondent à la famille majoritaire qui domine le quadrat. Tous les indicateurs sont transformés en log. La figure A représente le stock d'eau des quadrats en fonction de leur stock d'azote. La figure B représente le stock d'azote en fonction de la biomasse microbienne (BM). La figure C représente le stock d'eau en fonction de la biomasse microbienne (BM). Le stock d'eau est mesuré sur 1m de profondeur de sol, le stock d'azote sur 40 cm et la biomasse microbienne sur 20cm. Les labels des points sont les abréviations des espèces majoritaires sur le quadrat. Espèce semée : Am, *Achillea millefolium* ; As, *Avena strigosa* ; Dg, *Dactylis glomerata* ; Fo, *Festuca ovina* ; Ms, *Medicago sativa* ; Pc, *Plantago coronopus* ; Sm, *Sanguisorba minor* ; Tf, *Trifolium fragiferum* ; Vv, *Vicia villosa*. Couvert spontané : Cm, *Crepis micrantha* ; Cs, *Crepis sancta* ; Ct, *Crepis versicaria* ; Ecicu, *Erodium cicutarium* ; Gr, *Geranium rotundifolium* ; Msy, *Malva sylvestris* ; Tc, *Trifolium campestre* ; Vip, *Vicia sp.* ; Vm, *Vulpia myuros*.

IV. Discussion

Tableau 11 Synthèse de la variation temporelle des caractéristiques des communautés de débourrement à nouaison. Les différences relatives sont calculées par rapport aux moyennes à débourrement : $(\text{Moyenne}_{\text{nouaison}} - \text{Moyenne}_{\text{débourrement}} / \text{Moyenne}_{\text{débourrement}}) \times 100$. SLA, aire spécifique foliaire ; LDMC, teneur foliaire en matière sèche ; DMC, teneur en matière sèche de la plante entière. Le signe (*) indique une différence relative significative entre débourrement et nouaison. « ns » indique une différence relative non significative entre débourrement et nouaison.

Caractéristiques des communautés	Indicateurs	Différence relative entre débourrement et nouaison
Propriétés fonctionnelles	SLA	- 22 %*
	LDMC	- 16 %*
	DMC	- 16 %*
	Hauteur	+ 144 %*
	Dispersion fonctionnelle (FDis)	- 9 % (ns)
Abondance	Taux de couverture total	- 23 %*
	Biomasse totale	- 23 % *
	Biomasse semée	+ 35 % *
	Biomasse spontanée	- 35 % *
Diversité taxonomique et équilibre des communautés	Richesse spécifique	- 45 % *
	Equilibre des communautés (indice de Pielou)	- 9 % (ns)

A. Variation des stocks d'eau, du stock d'azote minéral et de la biomasse microbienne en relation avec les caractéristiques du millésime

1. Faible variabilité du stock en eau entre communautés

Les différences de stock en eau dans des vignes non irriguées sont principalement expliquées par les précipitations annuelles et par la typologie du sol (Gaudin et al., 2010). Cependant, à l'échelle de la parcelle, nous avons ici fait l'hypothèse que les précipitations sont également réparties et que le sol et sa capacité de rétention sont homogènes entre inter-rangs. Les principales différences de stock observées sont donc dues à la présence ou l'absence de différentes espèces de couvert. Les couverts n'étant pas irrigués, le principal flux entrant provient des précipitations (Figure 23). Les flux sortants du bilan hydrique sont l'évaporation sur sol nul, la transpiration des couverts sous l'horizon exploré des racines, le drainage et le ruissellement (Figure 23) (Guilpart, 2010).

La moyenne des stocks en eau à débourrement 2018 est élevée en comparaison à la moyenne de 2017 ($\text{stock}_{2017} = 183 \text{ mm}$ et $\text{stock}_{2018} = 293 \text{ mm}$) (Martenot, 2017). Cette différence est principalement due aux fortes précipitations au printemps 2018 (447 mm de janvier à mai 2018) et aux faibles précipitations de l'année 2017 (180 mm de janvier à mai 2017) (Figure 12).

Le stock en eau à nouaison est significativement plus faible que le stock en eau à débourrement ($\text{stock}_{\text{débourrement}} = 293 \text{ mm}$; $\text{stock}_{\text{nouaison}} = 187 \text{ mm}$) (Tableau 8) en raison d'une plus

forte évaporation et une transpiration plus élevée des couverts et de la vigne, liées à l'augmentation des températures moyennes ($T_{\text{avril}} = 15^{\circ}\text{C}$ et $T_{\text{juin}} = 20^{\circ}\text{C}$, Données de la station météorologique de l'Argèle). Les précipitations entre débourrement et nouaison ont été moins élevées diminuant les flux d'eau entrant (de l'ordre de 1 mm/jour contre 3 mm/jour de janvier 2018 à avril 2018). A nouaison, la biomasse totale et le taux de couverture diminuent de 23% par rapport à la période débourrement (Tableau 11), ce qui diminue le flux de transpiration des couverts et augmente relativement l'évaporation des sols nus (Tableau 11). La diminution de l'abondance des couverts peut également diminuer le flux d'infiltration. En effet, la présence d'un couvert et notamment de son réseau racinaire améliore l'infiltration de l'eau dans le sol par rapport à un sol nu (Celette et al., 2008, 2009 ; Gaudin et al., 2010)

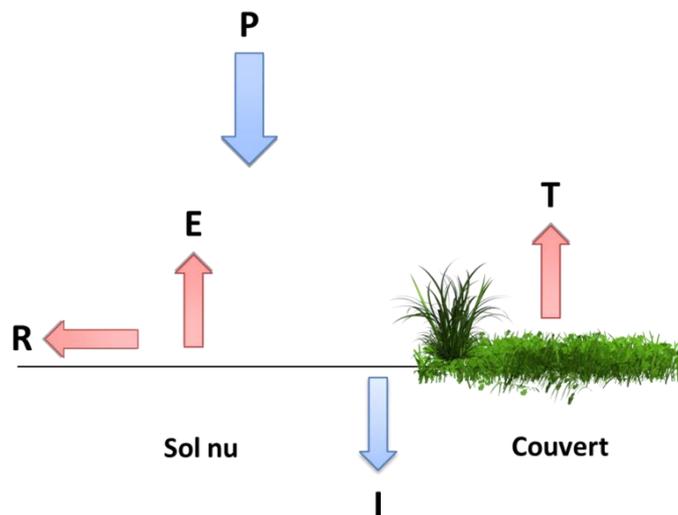


Figure 23 Principaux flux hydriques des communautés herbacées. P, précipitation ; E, Evaporation ; R, ruissellement ; I, infiltration. Les flèches bleues représentent le flux d'eau entrant et les flèches rouges représentent les flux sortants du système.

La variabilité du stock en eau reste faible à débourrement et à nouaison 2018 (coefficient de variation de 6% à débourrement et de 11% en juin). Les importantes précipitations du début d'année 2018 ont pu masquer les potentielles hétérogénéités du stock en eau de la parcelle liées à la présence de couverts. La transpiration des couverts a pu notamment être compensée par une meilleure infiltration des eaux de pluies menant à de faibles différences entre couvert (Celette et al., 2008). Nous n'avons pas pu tester statistiquement les différences entre les stocks d'eau des modalités de sol travaillés et les modalités semées car nos nombres d'échantillons sont trop faibles ($n_{\text{travail}} = 2$ pour chaque campagne de prélèvement). Nous pouvons seulement constater que ces différences semblent faibles (19 mm à débourrement et 15 mm à nouaison) suggérant que les flux de transpiration des couverts peuvent être compensés par une meilleure infiltration et une limitation du ruissellement (Celette et al., 2008; Gaudin et al., 2010).

2. Forte variabilité de l'azote minéral entre communautés

Le stock d'azote minéral est déterminé par le stock d'azote initial au moment du semis au niveau du quadrat, par la minéralisation de la matière organique depuis le semis, par l'absorption du couvert et par la lixiviation (Figure 24).

La valeur moyenne de stock d'azote minéral sur les 40 premiers cm est faible (3,1kg/ha) et fortement variable entre quadrats (84%). Si les besoins de la vigne en azote sont faibles, cette valeur moyenne de stock demeure très inférieure aux apports conseillés (de l'ordre de 60 kg/ha pour le rendement de la parcelle expérimentale) (Gaviglio, 2013). Cette forte variabilité entre quadrats peut être expliquée par une différence d'absorption d'azote entre les cultures. (Celette et al., 2009) ont montré par exemple que *Festuca arundinacea* absorbait plus d'azote que *Hordeum vulgare*. Cette variabilité a également pu être engendrée par des différences de biomasses sur les quadrats : les quadrats ayant des biomasses élevées absorbent plus d'azote (Figure 24). En effet, le stock d'azote minéral et la biomasse sont positivement corrélés ($cor= 0,34$; $p\text{-value} = 0,04$) mais la corrélation n'indique pas le sens de la relation (e.g. la biomasse augmente le stock d'azote ou des stocks hauts d'azote sont favorables au développement de la biomasse).

Le sol travaillé a en moyenne des stocks d'azote quatre fois plus élevés que les sols enherbés. Nous n'avons pas pu tester statistiquement cette différence de moyennes pour les mêmes raisons d'échantillonnage trop faible sur les modalités travaillées. Cependant, ces différences élevées laissent supposer que les couverts impactent négativement le stock d'azote dans cette étude (10,2 kg/ha de différence). Cette diminution a également été observée par d'autres études (Kazakou et al., 2016; Tribouillois et al., 2016). La détermination du stock d'azote a été effectuée avant la tonte, avant la formation de mulch et l'apport de matière organique au sol associé. En ce sens, la différence entre le stock d'azote de la modalité travaillée et des modalités semées est essentiellement reliée à ce stade à l'absorption d'azote des couverts (Figure 24) (Sparks, 2003). Ces résultats n'excluent pas un éventuel service d'engrais vert après destruction du couvert (Tribouillois et al., 2016).

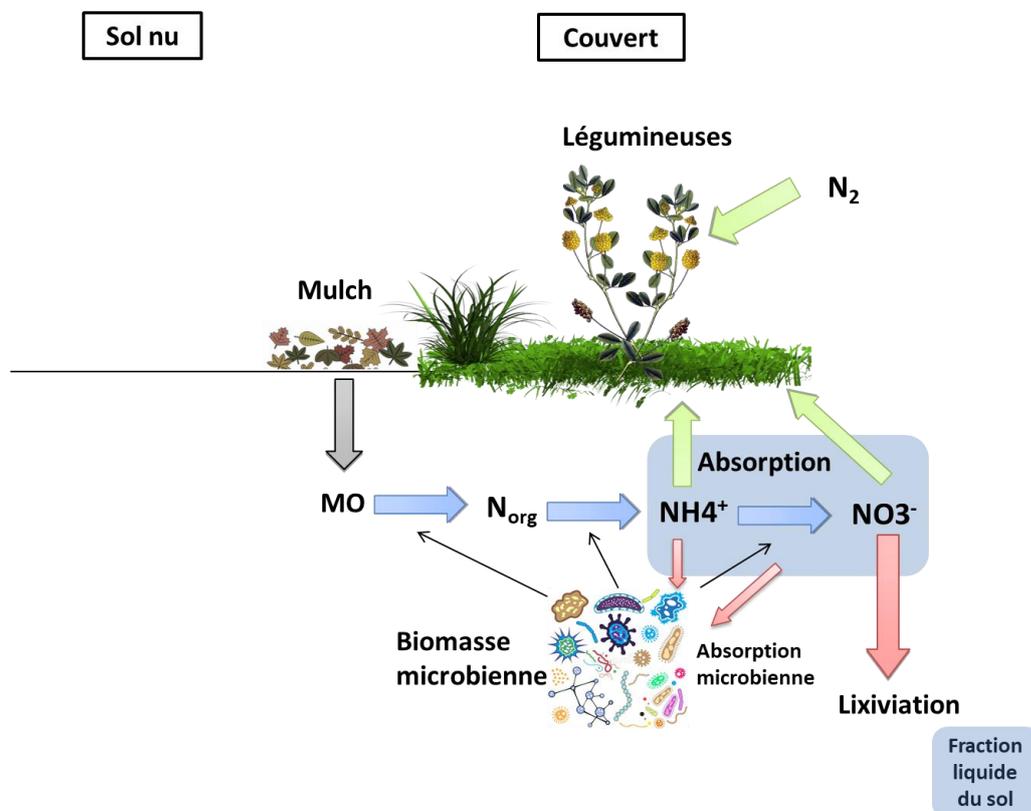


Figure 24 Principaux flux azotés du sol sous enherbement et sous sol nu. MO, Matière organique ; N_{org} , azote organique ; NH_4^+ , ammonium ; NO_3^- , nitrate.

3. Variabilité de la biomasse microbienne entre communautés

La biomasse microbienne est un indicateur sensible aux conditions environnementales (Lechevallier et al., 2004). Cet indicateur répond précocement aux perturbations du sol (Ranjard and Dequiedt, 2015) et nous faisons l'hypothèse que les couverts aient pu avoir un impact sur cette biomasse depuis leurs semis, durant leurs 7 mois de croissance. Cependant, cette hypothèse n'a pas pu être vérifiée car la biomasse microbienne n'a pas été mesurée au moment du semis. En général, les valeurs de biomasse microbiennes sont plutôt élevées par rapport aux biomasses microbiennes de référence des sols viticoles (Lechevallier et al., 2004; Salomé et al., 2016). La variabilité des biomasses microbiennes est plutôt élevée entre quadrats (26%) ce qui suggère des interactions microbiennes variables entre communautés.

A nouveau, la différence entre la biomasse microbienne des modalités travaillées et des modalités enherbées n'a pas pu être testée statistiquement. Cependant, la présence de couvert semble augmenter la biomasse microbienne de 40% par rapport aux situations de sols travaillés, même sur une période courte de 7 mois. Ceci concorde avec les résultats d'autres études sur l'impact des enherbements en vignoble. Salomé et al. (2016) ont démontré que la présence d'un enherbement temporaire en vigne sur sols calcaires augmentait significativement la biomasse microbienne. Steenwerth et al., (2008) ont montré que les couverts semés de deux variétés de *Triticosecale sp.* augmentaient significativement la biomasse microbienne des sols viticoles. Mendes et al., (1999), Ingels et al., (2005), Steenwerth et al., (2016) ont montré que la biomasse microbienne dépendait de l'espèce semée ce qui pourrait expliquer les variations entre quadrats de l'ordre de 26% (Tableau 8). Des biomasses microbiennes supérieures pourraient avoir un impact sur la transformation et le stockage de nutriments et notamment de l'azote (Figure 24). Les interactions entre le stock d'azote et la biomasse microbienne seront discutées dans la partie C de cette discussion.

B. Variabilité temporelle des traits agrégés

1. Des valeurs faibles de SLA, LDMC et DMC

La valeur moyenne de SLA est plutôt faible comparée aux valeurs obtenues dans d'autres études ($SLA_{\text{débourement}} = 23,3 \text{ m}^2/\text{kg}$; $SLA_{\text{nouaison}} = 18,2 \text{ m}^2/\text{kg}$) (Figure 17) (Tardy et al., 2015; Kazakou et al., 2016; Tribouillois et al., 2016). Un SLA faible indique que les communautés à nouaison ont une plus faible capacité photosynthétique par unité de masse foliaire et donc une plus faible capacité à acquérir des ressources par la photosynthèse (Garnier et al., 2016). Une faible SLA se traduit par des épaisseurs foliaires et/ou des densités foliaires élevées (Garnier et al., 2016).

Les moyennes de LDMC et le DMC sont plutôt équivalentes à l'étude de Tribouillois et al. (2016) mais plus faibles que les études de (Garnier et al., 2004; Tardy et al., 2015). Ces deux traits sont les proxys de la proportion de tissus denses de la feuille et de la plante respectivement. Ces deux matières sèches sont corrélées positivement avec la décomposabilité de la communauté (Kazakou et al., 2009). Des LDMC et DMC faibles indiquent donc que les communautés seraient plus décomposables et pourraient potentiellement libérer l'azote organique plus rapidement.

Cette étude met en avant la variabilité temporelle entre débourrement et nouaison des caractéristiques fonctionnelles des communautés : les SLA, LDMC et DMC diminuent à nouaison et la hauteur augmente. Deux causes peuvent expliquer ce résultat : une différence de composition de communautés et la variabilité intraspécifique des traits entre saison.

2. Des communautés aux compositions et abondances d'espèces différentes de débourrement à nouaison

La composition et l'abondance des communautés en avril et en juin sont différentes (Tableau 11). Les communautés à nouaison sont marquées par de plus faibles taux de couverture et biomasse totaux à l'échelle du quadrat. Cette diminution d'abondance peut être due à la tonte effectuée entre débourrement et nouaison et qui a détruit une partie du couvert. Une autre explication serait la fin de cycle atteinte par beaucoup d'espèces spontanées en juin. C'est l'exemple de l'espèce *Crepis sancta* identifiée sur 23 quadrats en avril et qui disparaît en juin (Annexe 3). Au contraire, *Daucus carota* au cycle plus tardif est présente sur 13 quadrats en avril et sur 20 en juin avec une biomasse en augmentation (4 g/0,25m² à débourrement à 10 g/0,25m² à nouaison ; Annexe 3). *Daucus carota* est d'ailleurs l'une des rares espèces spontanées dont l'abondance augmente en juin. Cette précocité de cycle de nombreuses espèces spontanées par rapport aux espèces semées explique la plus grande part de biomasse semée à nouaison (45% à débourrement et 61% à nouaison ; Tableau 9). Les cycles plus tardifs des fabacées par rapport aux astéracées pourraient expliquer leur dominance à nouaison.

La tonte en tant qu'élément perturbateur a pu également favoriser certaines espèces (Klimešová et al., 2008). La tonte favorise les plantes sous forme de rosette qui sont capables de reformer une tige qui fleurit (Quétier et al., 2007; Klimešová et al., 2008). Cependant, une seule tonte a été exercée dans cette étude et ne suffit peut-être pas à sélectionner ces formes. La hauteur est un trait qui peut expliquer quelles espèces ont été impactées par la tonte. L'espèce spontanée *Crepis sancta* était en pleine floraison et avait formé une tige haute au moment de la tonte. Cette espèce spontanée avait une hauteur à débourrement qui était supérieure à la hauteur de la tonte de 10-15 cm (18,4 cm de hauteur à débourrement pour *Crepis sancta*, Annexe 5). Elle n'a pas repoussé à nouaison. Au contraire, l'espèce spontanée *Daucus carota* était sous forme de rosette au moment de la tonte et sa hauteur à débourrement était plus faible que la hauteur de tonte de 15 cm (3,4 cm en moyenne pour *Daucus carota* ; Annexe 5) (Figure 21). Cette espèce n'a peu ou pas été impactée par la tonte.

3. Variabilité des traits chez les mêmes espèces de débourrement à nouaison

Si la composition des communautés d'avril et de juin est différente, la variabilité saisonnière des CWM peut être également due à la variabilité intraspécifique temporelle des traits chez certaines espèces. Des différences significatives pour au moins un trait entre saisons ont été descellées chez 18 espèces sur les 20 espèces caractérisées sur les deux périodes (Annexe 5). L'espèce spontanée *Daucus carota* représente 15% de la biomasse totale au sein des communautés de juin a une hauteur supérieure en juin aux autres espèces (52,6 cm) et des SLA et des LDMC inférieurs (13,5 m²/kg et 202,1 mg/g respectivement). Ses biomasses importantes (10,7 g/0,25 m²) et sa haute fréquence dans les quadrats (présente sur 20 quadrats sur 60) en juin a pu notamment impacter les valeurs de CWM, qui évoluent de la même manière (Annexe 6).

Cette variabilité intraspécifique a déjà été mise en avant dans certaines études (Garnier et al., 2001; Siefert et al., 2015; Bumb et al., 2018). La hauteur est bien sûr très plastique le long du cycle d'une espèce (Garnier et al., 2016). Dans cette étude, l'espèce spontanée *Erigeron sp.* en début de cycle à débourrement multiplie par trois sa hauteur à nouaison (hauteur_{débourrement} = 3,8 cm et hauteur_{nouaison} = 21,8 cm). Il a été démontré que le SLA des espèces décroît naturellement au fil des saisons à l'échelle de l'année (Garnier et al., 2001) ce qui est analogue à nos résultats à l'échelle des communautés. Cette décroissance est due au vieillissement et à l'épaississement de la feuille dont la concentration en lignine augmente (Garnier et al., 2001). D'après d'autres études, le LDMC et DMC des espèces augmentent au fil du cycle de vie (Garnier et al., 2001; Bumb et al., 2018) ce qui est contradictoire avec les variations significatives des CWM de nos résultats. Ceci peut être dû en partie à la tonte qui a éliminé la plupart des espèces en fin de cycle à LDMC élevé.

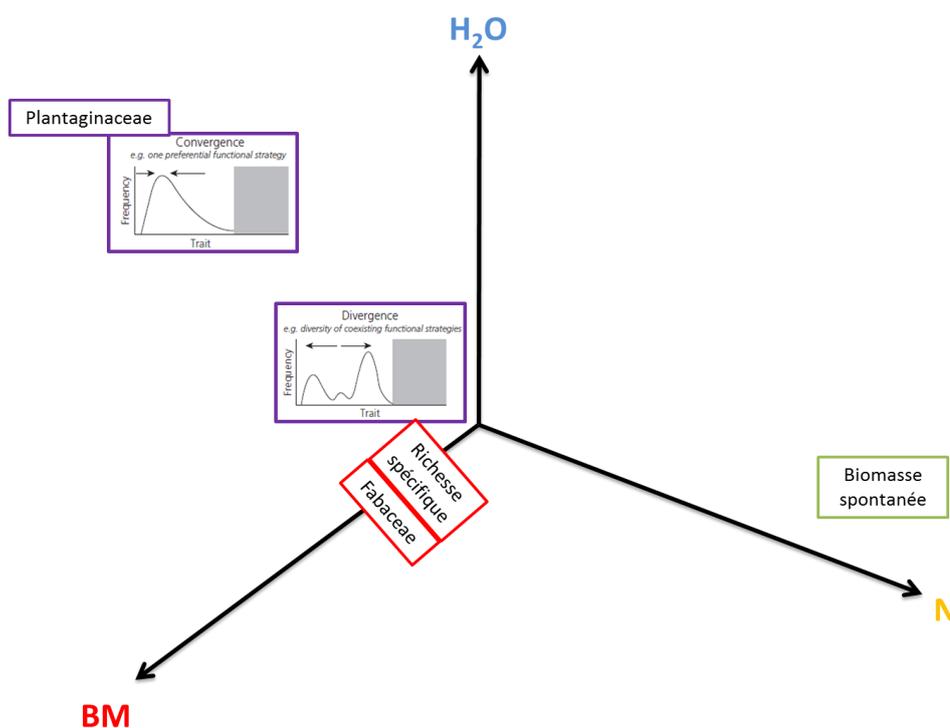


Figure 25 Projection des facteurs explicatifs significatifs dans l'espace des indicateurs des services. Les facteurs violets sont des facteurs communs à la biomasse microbienne et le stock en eau. Le facteur vert est celui commun entre le stock d'azote et le stock d'eau. Les facteurs rouges expliquent seulement la biomasse microbienne. H₂O, stock en eau ; BM, Biomasse microbienne ; N, stock d'azote minéral

C. Lien traits-services

1. Les déterminants du stock d'eau sont différents à débourrement et à nouaison

A débourrement, 47% de la variation de stock entre quadrats est expliquée par la famille taxonomique qui domine le quadrat et plus particulièrement par la famille Plantaginaceae représentée uniquement par l'espèce spontanée *Plantago coronopus* (Figure 25). En effet, les stocks d'eau sont maximaux sur ces modalités (351 mm à débourrement). Ces modalités extrêmes peuvent également expliquer la relation négative entre le FDis et l'indicateur du stock en eau (Coef = -0,5 ; p-value = 5.10^{-3}). Cette relation indique que les communautés convergentes, c'est-à-dire celles qui ont

des traits agrégés faiblement variables, sont associées à des stocks d'eau élevés. Les modalités plantain présentent des dispersions fonctionnelles minimales (0,04 à débourrement) car le plantain domine largement la communauté (représente 91% de la biomasse en moyenne des communautés de sa modalité).

A nouaison, le SLA agrégé et la hauteur agrégée expliquent significativement 36% de la variation du stock en eau entre quadrats. D'après les résultats de cette étude, une communauté à faible SLA et faible hauteur présente des stocks plus élevés en eau. La hauteur est le proxy de la capacité de compétition pour les ressources (Damour et al., 2015; Garnier et al., 2016). En période sèche, l'humidité du sol croît avec la profondeur (Garnier et al., 2016). Une communauté à plus haute taille ayant également un système racinaire plus profond aura plus accès à la ressource hydrique du sol qu'une communauté de petite taille (Garnier et al., 2016), ce qui concorde avec nos résultats. Cette explication est cependant à nuancer car la tonte effectuée 1 mois avant les mesures de traits a pu modifier la relation allométrique entre la hauteur végétative et la longueur des racines (Klimešová et al., 2008). La SLA est le proxy d'une plante à faire de la photosynthèse et donc acquérir des ressources (Garnier et al., 2016). Une communauté à forte SLA présenterait des stocks faibles d'eau ce qui est bien le cas dans cette étude. Ainsi, le stock d'eau à nouaison serait conditionné par des traits liés à la capacité des communautés à acquérir des ressources.

A débourrement, 47% de la variation de stock entre quadrats est expliquée par la famille taxonomique qui domine le quadrat alors que ce facteur n'explique pas significativement le stock d'eau à nouaison. Or, à nouaison, la variabilité des CWM augmente de 50% en moyenne et la variabilité des stocks augmente de 45% (Tableau 11). Une première hypothèse, strictement statistique, est que la hausse cette variabilité en juin augmente les probabilités de découverte d'un lien entre traits et services. Une autre explication pourrait être reliée à la gamme de stock d'eau qui est plus faible en juin. Dans des conditions hydriques plus limitantes, les traits liés à la compétitivité et à l'acquisition des ressources expliqueraient donc mieux la variabilité de stock.

2. Le stock d'azote minéral à débourrement : l'hypothèse d'un fort effet précédent

Seule la biomasse des espèces spontanées a montré un effet significatif sur le stock d'azote minéral à débourrement (Figure 25). D'après les résultats de cette étude, les communautés à biomasse spontanée élevée ont de stocks d'azote élevés. Ceci contraste avec les résultats de la littérature sur la biomasse en générale (Damour et al., 2015; Finney et al., 2016). En effet, de plus fortes absorptions de nutriments sont attendues pour des communautés à fortes biomasses (Figure 24). Ces résultats demeurent inexpliqués.

Nous pouvons faire l'hypothèse d'un effet précédent des couverts 2017 mais nous ne pouvons pas le tester statistiquement car le stock d'azote organique initial au moment du semis et qui se minéralisera à débourrement n'a pas été mesuré. Cette hypothèse provient de la comparaison des stocks d'azote 2017 et 2018. L'espèce semée *Medicago lupulina* a bien levé en 2017 et a produit beaucoup de biomasse en (2 t/ha) ce qui n'est pas le cas en 2018 (0,1 t/ha). En 2018, un des quadrats de cette modalité contient le stock d'azote le plus élevé de toutes les modalités semées (11kg/ha). Pourtant, *Medicago lupulina* qui est la seule fabacée de cette communauté représente seulement 3% de la biomasse totale du quadrat. Le stock d'azote présent sur cette modalité pourrait être donc expliqué par le stock d'azote 2017, potentiellement fourni par la biomasse élevée de *Medicago lupulina* de 2017 et une potentielle fixation symbiotique. Cette hypothèse est cependant à nuancer, en l'absence de tests statistiques.

La teneur azotée de la feuille et de la plante ainsi que le ratio C/N⁷ des plantes n'ont pas été mesurés dans cette étude. Pourtant, ces traits sont reliés à la minéralisation de la litière et à la libération de l'azote. Les plantes ayant un rapport C/N faible se décomposent et libèrent plus rapidement de l'azote minéral (Finney et al., 2016). Une teneur en azote élevée de la plante est également reliée à une forte décomposabilité (Seneviratne, 2000; Garnier et al., 2016). La mesure de ces traits aurait pu être intéressante à confronter aux valeurs de stock en azote à débourrement mais surtout à nouaison (résultats en attente au moment de la rédaction du rapport).

3. Biomasse microbienne : des facteurs explicatifs liés à la diversité taxonomique et fonctionnelle de la communauté

La variabilité de la biomasse microbienne entre quadrats est élevée (26%), et d'après nos données, elle est expliquée par la diversité spécifique (17%), par la diversité fonctionnelle (FDis) (16%) et par la famille botanique dominante (56%) (Figure 25). Les traits fonctionnels ne sont pas des facteurs explicatifs de la biomasse microbienne, ce qui contraste avec les résultats de Grigulis et al. (2013) qui ont montré que la SLA, la hauteur agrégée et sa variabilité expliquaient 83% de la variabilité de cet indicateur.

Les communautés à diversité taxonomique et fonctionnelle élevées ont de faibles biomasses microbiennes, ce qui est surprenant et qui contraste avec le résultat d'autres études. Zak et al. (2003) ont montré par exemple que la diversité des espèces présentes associée à une importante production de biomasse augmente la biomasse microbienne du sol. Ceci peut s'expliquer notamment par la famille botanique dominante. En effet, les plantaginacées (uniquement représentées par l'espèce semée *Plantago coronopus*) ont des biomasses microbiennes plus élevées. Or, les modalités de *Plantago coronopus* sont les modalités ayant les plus faibles diversités spécifiques (Richesse_{16/04}= 7 espèces/quadrat ; Richesse_{07/05}= 5 espèces/quadrat) et fonctionnelles (0,04) et sont les communautés les moins équilibrées (Pielou_{16/04}= 0,22 ; Pielou_{07/05}= 0,18) à débourrement. Ceci peut expliquer en partie le lien entre faible diversité et biomasse microbienne élevée. De plus, *Plantago coronopus* est une plante bisannuelle, active dès novembre et qui a pu mettre en place rapidement des interactions potentielles avec la biomasse microbienne.

De manière très surprenante, la famille des fabacées, dominant 9 quadrats à débourrement (Figure 16), a significativement de plus faibles teneurs en biomasse microbienne. Les fabacées sont pourtant capables de former des symbioses avec des bactéries fixatrices d'azote. Cependant, leur développement tardif (Figure 16) n'a peut-être pas permis une interaction avec la biomasse microbienne dès débourrement.

D. Compromis entre services : pourquoi le plantain se démarque-t-il ?

Les modalités semées *Plantago coronopus* (2 quadrats) présentent des stocks d'eau élevés à débourrement et à nouaison ainsi que des biomasses microbiennes élevées (Figure 25). Dans ce paragraphe, nous émettons des hypothèses qui pourraient expliquer les performances de ce couvert. Ses caractéristiques morphologiques et les interactions avec son environnement pourraient en partie expliquer cette fourniture élevée de services écosystémiques.

⁷ Rapport C/N : carbone massique / azote massique



Figure 26 Différence de diversité entre la modalité semée *Plantago coronopus* (A) et une modalité spontanée (B).

Plantago coronopus est une plante bisannuelle possédant des feuilles étalées en rosettes radiales et une racine pivotante (Figure 21). Ces caractéristiques morphologiques font que cette plante forme une couverture du sol élevée (Figure 26). Une espèce proche *Plantago lanceolata* a été identifiée comme tolérante à la tonte, grâce à sa petite taille et à ses bourgeons basaux (Gago et al., 2007). En effet, le port rasant de *Plantago coronopus* et sa faible hauteur (4,2 cm à débourrement et 11,7 cm à nouaison) ont pu contribuer au succès de son installation.

Plantago coronopus est considérée comme une espèce assez compétitive pour l'eau (Delpuech, 2012). Son enracinement est profond d'après les données des traits racinaires de 2017 (Garcia et al., 2019, en rédaction) ce qui pourrait lui donner un avantage en terme d'accès aux ressources hydriques du sol. De plus, le genre *Plantago* se trouve à l'état naturel dans des milieux arides ou semi-arides et les espèces du genre sont connues pour leurs résistances au stress hydrique (Mudrik et al., 2002). Ces résultats ne concordent pas avec les stocks d'eau élevés mesurés sous les modalités semées de cette espèce. La couverture élevée de *Plantago coronopus* (76% en moyenne à débourrement et 87% en moyenne à nouaison) a pu contribuer à une amélioration de l'infiltration de l'eau dans le sol (Figure 26). Cette couverture élevée et la dominance de l'espèce dans les modalités semées suggèrent des propriétés allélopathiques. *Plantago virginica*, *Plantago lagopus*, *Plantago major* et *Plantago squarrosa* ont montré de forts taux d'inhibition de germination de graines d'autres espèces et de croissances aériennes et racinaires (Abd El-Gawad et al., 2015; Wang et al., 2015). A notre connaissance, aucune étude scientifique n'a démontré des propriétés allélopathiques de *Plantago coronopus* mais cela pourrait expliquer la très faible diversité spécifique et fonctionnelle des quadrats placés dans cette modalité (Figure 26) après deux ans d'installation.

Wurst et al. (2010) ont comparé les changements de traits de *Plantago lanceolata* entre un sol stérile et un sol où des micro-organismes ont été introduits. En leur présence, une augmentation de la biomasse racinaire et foliaire a été observée suggérant une interaction avec la biomasse microbienne. Cependant, à notre connaissance, aucune étude n'a mis en évidence l'impact du genre *Plantago* sur la biomasse microbienne. Nous pouvons faire l'hypothèse que *Plantago coronopus* active dès novembre a pu mettre en place rapidement des interactions potentielles avec la biomasse microbienne, menant à une biomasse microbienne plus élevée mesurée en avril.

E. Discussion sur la méthodologie

- Etat de la parcelle au moment du semis

Dans cette étude, nous faisons l'hypothèse que le stock d'eau et d'azote du sol à débourrement sont expliqués par les caractéristiques fonctionnelles des couverts, sur une même

parcelle, soumise à un même climat, sur une même période. Or, ces états dépendent aussi de l'état du sol localement au moment du semis du couvert. Connaître cet état initial aurait été intéressant pour pouvoir attribuer la fourniture de services exclusivement aux couverts de l'année 2018. Cependant, la forte hétérogénéité des inter-rangs n'a pas pu rendre possible la mesure d'un référentiel d'indicateurs fiable à t_0 , en relation avec chaque quadrat ($n=60$ pour avril et juin cumulé).

- Choix de traits aériens comme indicateurs de services en relation avec le fonctionnement du sol

Nous avons fait le choix de mesurer des traits aériens et de faire le lien avec les indicateurs de services fournis au niveau du sol. Les traits aériens présentent en effet l'avantage d'être accessibles et facilement mesurables. Pourtant, la bibliographie montre que les traits racinaires impactent le cycle des nutriments (Bardgett et al., 2014). L'exsudation racinaire, par exemple, permet d'accélérer la minéralisation microbienne de l'azote organique en stimulant l'activité d'enzyme microbienne. Ce processus permet de rendre l'azote plus rapidement assimilable aux couverts. Une haute densité de racines (Root Length density) et une longueur racinaire spécifique élevée (ratio de la longueur racinaire sur la masse sèche des racines fines) améliorent la porosité d'un sol et l'infiltration de l'eau.

- Traits d'effets ou traits de réponse ?

Nous avons fait l'hypothèse dans cette étude du sens de la relation « trait-service » à savoir que ce sont les traits qui déterminent les services écosystémiques. Nous avons construit l'analyse sur l'hypothèse que les traits mesurés étaient des traits d'effet notamment dans le sens de nos régressions linéaires (la variable à expliquer étant l'indicateur de services et les traits étant les facteurs explicatifs). Pourtant, l'environnement impacte également les traits (les traits de réponse). Il n'est pas exclu que le stock d'azote, d'eau et la biomasse microbienne en tant que filtres environnementaux déterminent les traits en retour sur une faible échelle de temps. Pour le prouver, il aurait été nécessaire de mesurer des indicateurs à t_0 et avoir des conditions égales par ailleurs (notamment une homogénéité du sol) pour connaître la causalité de la relation.

F. Perspectives de l'étude : analyse des relations entre services écosystémiques et étude des leviers stratégiques et tactiques au pilotage des enherbements

- Analyse de la relation entre les services écosystémiques

L'analyse des indicateurs de service deux à deux pour les différents quadrats n'a pas établi de relation de synergie (corrélation positive) ou de compromis (corrélation négative) significatifs (Rapidel et al., 2015). Ceci est plutôt surprenant car des relations ont été démontrées dans la littérature. En effet, la minéralisation de l'azote est effectuée par la biomasse microbienne (Figure 24). Une relation positive entre le stock d'azote et la biomasse microbienne serait donc attendue. (Steenwerth and Belina, 2008) ont montré cependant que la teneur d'azote était négativement corrélée à la biomasse microbienne. En effet, une rétention de l'azote est observée dans des sols à fortes biomasses microbiennes qui absorbent également l'azote minéral. La minéralisation de l'azote s'effectue dans la fraction liquide du sol (Figure 24). Ainsi, une relation positive entre le stock d'azote et d'eau est observée (Celette et al., 2009). De plus, la biomasse microbienne contribue également à une amélioration de la structure du sol, de son infiltration et de son aération (Ranjard and Dequiedt,

2015). L'hypothèse d'une relation positive entre la biomasse microbienne et le stock en eau pourrait être ainsi émise.

Si aucune corrélation entre indicateurs n'a été observée dans cette étude, la distribution des quadrats étudiés dans l'espace des indicateurs de services pourrait être approchée par une courbe enveloppe, ou autrement nommée l'optimum de Pareto (Figure 27) (Rapidel et al., 2015). Cette courbe marque la limite de la fourniture des services écosystémiques possible dans la réalité. Aucune communauté ne peut avoir des valeurs de services au-delà de cette courbe, qui représente la limite maximale de fourniture de service. L'analyse de cette courbe permettrait de guider le pilotage des systèmes enherbés afin de s'approcher au maximum de cette limite.

- Perspective de l'approche fonctionnelle pour la mise en œuvre de différentes stratégies d'enherbement

L'approche fonctionnelle a permis de discriminer des communautés très diverses à deux périodes différentes sur la base d'indicateurs de fonctionnement du sol. L'enjeu réside dans le pilotage des systèmes enherbés afin d'optimiser la fourniture de service écosystémique et de minimiser les dysservices et se rapprocher ainsi de l'optimum de Pareto (Figure 27). Ce pilotage par l'agriculteur est effectué sur la base de décisions stratégiques à l'échelle d'une ou plusieurs années et de décisions tactiques à plus court terme (Damour et al., 2015).

Les stratégies d'enherbement sont principalement liées aux choix de l'espèce à semer dans le cas d'un semis ou le choix de laisser un enherbement spontanée (Figure 27). Cette étude s'est intéressée à ce choix en testant 10 espèces semées et des modalités spontanées. D'autres décisions stratégiques que cette étude n'a pas testées peuvent intervenir : par exemple la densité de semis et l'arrangement spatial des couverts. Il pourrait être intéressant de tester différentes densités de semis (Figure 27). En effet, notre étude a montré que des biomasses spontanées élevées était associée à de plus fortes teneurs azotées. Diminuer la dose de semis et donc augmenter potentiellement la biomasse spontanée pourraient s'avérer intéressant à tester pour confirmer ces résultats.

Les décisions tactiques des agriculteurs concernant l'enherbement sont multiples : choix des dates de semis, de destruction, fréquence des tontes etc... (Figure 27). Le choix de la date de destruction pourrait se révéler important. En effet, certaines communautés à débourrement (dans notre cas, les communautés à fortes dispersions fonctionnelles) sont associées à de faibles stocks d'eau. Ces communautés pourraient être détruites plus tôt que les communautés à stock d'eau élevées (e.g. modalité semée *Plantago coronopus* dans cette étude).

Ainsi, des études supplémentaires testant différentes stratégies d'enherbement et différentes tactiques sont nécessaires pour guider le pilotage des vignes enherbées.

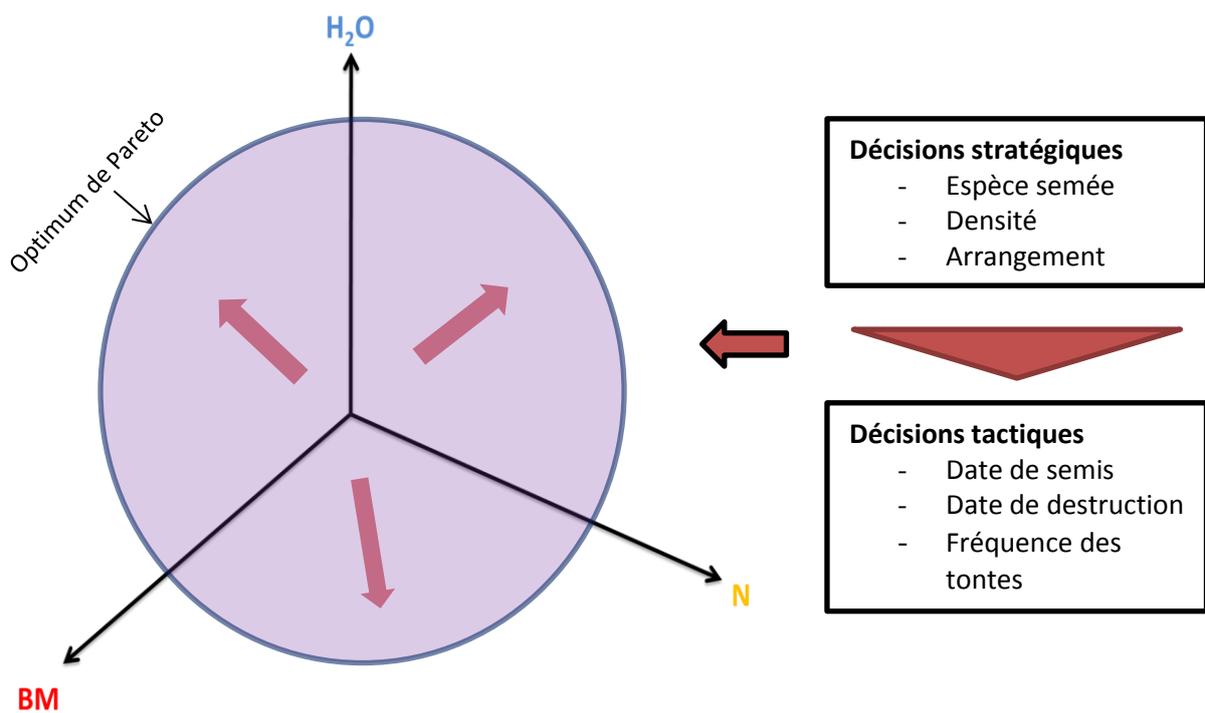


Figure 27 Pilotage des enherbements et optimisation des services écosystémiques par les décisions stratégiques et tactiques des agriculteurs. L'espace violet représente les valeurs de services écosystémiques possibles et la ligne violette sombre entourant l'espace représente l'optimum de Pareto. H₂O, stock en eau ; BM, Biomasse microbienne ; N, stock d'azote minéral

Conclusion

Cette étude a permis de caractériser les couverts végétaux issus de 10 espèces semées dans les inter-rangs de vignes et de vérifier ou réfuter les trois hypothèses émises sur la variabilité temporelle de la composition des communautés, des propriétés fonctionnelles, des indicateurs de services et sur la relation significatives entre propriétés fonctionnelles et indicateurs de services.

L'hypothèse de la variabilité de la composition et de l'abondance des communautés a bien été vérifiée. Une diminution de la biomasse totale à l'échelle du quadrat et de la diversité spécifique a été observée chez les communautés à nouaison. Cette diminution peut être expliquée par la fin des cycles de nombreuses espèces spontanées et à la tonte effectuée entre les deux dates de prélèvement. De plus, une augmentation de la dominance des quadrats par les Fabacées, aux cycles plus tardifs a été observée à nouaison.

L'hypothèse de la variation temporelle des propriétés fonctionnelles des communautés a également été vérifiée. Cette variabilité saisonnière est principalement due au changement de composition des communautés (diminution des LDMC, DMC, SLA et augmentation de la hauteur). La classification en groupes fonctionnels a montré que les communautés des deux campagnes de prélèvement ont été discriminées essentiellement par leur LDMC, leur DMC et leur hauteur. L'hypothèse de la variation du stock d'eau a également été prouvée. Il a diminué à nouaison, conséquence de la hausse des températures et d'une plus faible pluviométrie de débourrement à nouaison.

L'hypothèse des propriétés fonctionnelles reliées statistiquement aux indicateurs a bien été vérifiée. Cependant, les propriétés fonctionnelles ne sont pas les principaux facteurs explicatifs des indicateurs (à part pour l'eau à nouaison). Le facteur taxonomique de la famille dominante est davantage relié aux indicateurs du stock d'eau et de la biomasse microbienne à débourrement. Il y a également une différence de facteurs explicatifs pour le stock d'eau à débourrement et à nouaison. Ces résultats posent la question de la temporalité des mesures des traits et des indicateurs des services écosystémiques et souligne l'importance de la simultanéité de ces deux mesures.

Une perspective possible à la suite de cette étude est de mettre à l'épreuve l'approche fonctionnelle pour tester différentes stratégies et tactiques d'enherbement (e.g. dates de destructions, densités de semis) et leurs impacts sur le stock d'eau à nouaison. Contrôler cette date permettrait notamment de limiter les dysservices hydriques au printemps de certaines communautés tout en optimisant la fourniture de service sur la même période.

BIBLIOGRAPHIE

- Abd El-Gawad, A.M., Mashaly, I.A., Abu Ziada, M.E., Deweeb, M.R., 2015. Phytotoxicity of three *Plantago* species on germination and seedling growth of hairy beggarticks (*Bidens pilosa* L.). *Egypt. J. Basic Appl. Sci.* 2, 303–309. <https://doi.org/10.1016/j.ejbas.2015.07.003>
- Agreste Primeur, 2016a. Pratiques culturales en viticulture 2013 - Réduire la dose, une pratique répandue pour les traitements fongicides.
- Agreste Primeur, 2016b. Pratiques culturales de la vigne en 2013 - La météo favorise un recours accru aux herbicides dans les vignes.
- Bardgett, R.D., Mommer, L., De Vries, F.T., 2014. Going underground: Root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.* 29, 692–699. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.10.006>
- Bezemer, T.M., Lawson, C.S., Hedlund, K., Edwards, A.R., Brook, A.J., Igual, J.M., Mortimer, S.R., Putten, W.H.V.D., 2006. Plant species and functional group effects on abiotic and microbial soil properties and plant–soil feedback responses in two grasslands. *J. Ecol.* 94, 893–904. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01158.x>
- Bumb, I., Garnier, E., Bastianelli, D., Richarte, J., Bonnal, L., Kazakou, E., 2018. Influence of management regime and harvest date on the forage quality of rangelands plants: the importance of dry matter content 15.
- Carbonneau, A., Deloire, A., Jaillard, benoît, 2015. *La vigne - Physiologie, terroir, culture*, Dunod. ed. Dunod, Paris.
- Celette, F., Findeling, A., Gary, C., 2009. Competition for nitrogen in an unfertilized intercropping system: The case of an association of grapevine and grass cover in a Mediterranean climate. *Eur. J. Agron.* 30, 41–51. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2008.07.003>
- Celette, F., Gaudin, R., Gary, C., 2008. Spatial and temporal changes to the water regime of a Mediterranean vineyard due to the adoption of cover cropping. *Eur. J. Agron.* 29, 153–162. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2008.04.007>
- Chantelot, E., 2003. L'enherbement de la vigne.
- Daily, G., Alexander, S., Ehrlich, P., Goulder, L., Lubchenco, J., Matson, P., Mooney, H., Postel, S., Schneider, S., Tilman, D., Woodwell, G., 1997. Ecosystem services: benefits supplied to Human societies by natural ecosystems. *Ecol. Soc. Am.* 1–16.
- Damour, G., Dorel, M., Quoc, H.T., Meynard, C., Risède, J.-M., 2014. A trait-based characterization of cover plants to assess their potential to provide a set of ecological services in banana cropping systems. *Eur. J. Agron.* 52, 218–228. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2013.09.004>
- Damour, G., Garnier, E., Navas, M.L., Dorel, M., Risède, J.-M., 2015. Using Functional Traits to Assess the Services Provided by Cover Plants, in: *Advances in Agronomy*. Elsevier, pp. 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>
- Delpuech, X., 2012. Delpuech2012.pdf. *Phytoma* 29.
- Diaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quetier, F., Grigulis, K., Robson, T.M., 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 20684–20689. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704716104>
- Finney, D.M., White, C.M., Kaye, J.P., 2016. Biomass production and carbon/nitrogen ratio influence ecosystem services from cover crop mixtures. *Agron. J.* 108, 39–52. <https://doi.org/10.2134/agronj15.0182>
- Fortunel, C., Garnier, E., Joffre, R., Kazakou, E., Quested, H., Grigulis, K., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Doležal, J., Eriksson, O., Freitas, H., Golodets, C., Jouany, C., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Lepš, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V.P., Quétier, F., Robson, M., Sternberg, M., Theau, J.-P., Thébault, A., Zarovali, M., 2009. Leaf

- traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology* 90, 598–611. <https://doi.org/10.1890/08-0418.1>
- Frey, P.H., 2016. Analyse des pratiques d'enherbement des viticulteurs et formalisation des règles de décision utilisées pour le pilotage. UMR SYSTEM, Montpellier.
- Gago, P., Cabaleiro, C., García, J., 2007. Preliminary study of the effect of soil management systems on the adventitious flora of a vineyard in northwestern Spain. *Crop Prot.* 26, 584–591. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2006.05.012>
- Garcia, L., Celette, F., Gary, C., Ripoche, A., Valdés-Gómez, H., Metay, A., 2018. Management of service crops for the provision of ecosystem services in vineyards: A review. *Agric. Ecosyst. Environ.* 251, 158–170. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.09.030>
- 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., Laurent, G., Bellmann, A., Debain, S., Berthelie, P., Ducout, B., Roumet, C., Navas, M.-L., 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytol.* 152, 69–83. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646x.2001.00239.x>
- Garnier, E., Navas, M.-L., 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 32, 365–399. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0036-y>
- Garnier, E., Navas, M.-L., Grigulis, K., 2016. Plant functional diversity: organism traits, community structure, and ecosystem properties, First edition. ed. Oxford University Press, Oxford New York, NY.
- Gaudin, R., Celette, F., Gary, C., 2010. Contribution of runoff to incomplete off season soil water refilling in a Mediterranean vineyard. *Agric. Water Manag.* 97, 1534–1540. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2010.05.007>
- Gaviglio, C., 2013. Gestion des sols viticoles, France Agricole. ed, Vigne et Vin. France Agricole, Paris.
- Gontier, L., 2013. Les engrais verts en viticulture. http://www.vignevin.com/fileadmin/users/ifv/actualites/Newsletter_IFV/Lettre_Oct13/Engrais_vert_IFV.pdf
- Grigulis, 2013. Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *J. Ecol.* 101, 47–57.
- Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects - Grime - 1998 - Journal of Ecology - Wiley Online Library. *J. Ecol.* 902–910.
- Guilpart, N., 2010. Etude du bilan d'azote d'une vigne enherbée. Quantification des flux et perspectives pour la modélisation. 134.
- Guilpart, N., Metay, A., Gary, C., 2014. Grapevine bud fertility and number of berries per bunch are determined by water and nitrogen stress around flowering in the previous year. *Eur. J. Agron.* 54, 9–20. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2013.11.002>
- Husson, F., Josse, J., Le, S., Mazet, J., 2018. FactoMineR: Multivariate Exploratory Data Analysis and Data Mining.
- Ingels, C., Scow, K.M., Whisson, D., Drenovsky, R.E., 2005. Effects of cover crops on grapevines, yield, juice composition, soil microbial ecology and gopher activity. *Am. J. Enol. Vitic.* 1.
- Jax, K., 2005. Function and “functioning” in ecology: what does it mean? *Oikos* 111, 641–648. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2005.13851.x>
- Kazakou, E., 2006. Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession, in: Functional Ecology. Presented at the Ecology, Conservation and Management of Mediterranean Climate Ecosystems. Proceedings of the X MEDECOS Conference, 20, pp. 21–30.
- Kazakou, E., Fried, G., Richarte, J., Gimenez, O., Violle, C., Metay, A., 2016. A plant trait-based response-and-effect framework to assess vineyard inter-row soil management. *Bot. Lett.* 163, 373–388. <https://doi.org/10.1080/23818107.2016.1232205>

- Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Pintor, C., Gimenez, O., Garnier, E., 2009. Litter quality and decomposability of species from a Mediterranean succession depend on leaf traits but not on nitrogen supply. *Ann. Bot.* 104, 1151–1161. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp202>
- Klimešová, J., Latzel, L., Bello, F. de, 2008. Plant functional traits in studies of vegetation changes in response to grazing and mowing: towards a use of more specific traits. *Preslia* 245–253.
- Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91, 299–305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B., 2014. FD: Measuring functional diversity (FD) from multiple traits, and other tools for functional ecology.
- Lechevallier, C., Planques, B., Salducci, X., 2004. Évaluer la dynamique biologique des sols 3.
- Martenot, A., 2017. Caractérisation fonctionnelle des enherbements viticoles: service potentiels et relation traits-services (Mémoire de fin d'étude). AgroParisTech, Montpellier.
- Martínez-Casasnovas, J.A., Ramos, M.C., 2009. Soil alteration due to erosion, ploughing and levelling of vineyards in north east Spain. *Soil Use Manag.* 25, 183–192. <https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2009.00215.x>
- Mason, N.W.H., Bello, F. de, Mouillot, D., Pavoine, S., Dray, S., 2013. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *J. Veg. Sci.* 24, 794–806. <https://doi.org/10.1111/jvs.12013>
- Mendes, I.C., Bandick, A.K., Dick, R.P., Bottomley, P.J., 1999. Microbial Biomass and Activities in Soil Aggregates Affected by Winter Cover Crops. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 63, 873. <https://doi.org/10.2136/sssaj1999.634873x>
- Monteiro, A., Lopes, C.M., 2007. Influence of cover crop on water use and performance of vineyard in Mediterranean Portugal. *Agric. Ecosyst. Environ.* 121, 336–342. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.11.016>
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct. Ecol.* 24, 867–876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>
- Mouillot, D., Villéger, S., Scherer-Lorenzen, M., Mason, N.W.H., 2011. Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem Multifunctionality. *PLOS ONE* 6, e17476. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017476>
- Mudrik, V., Kosobrukhov, A., Knyazeva, I., Pigulevskaya, T., 2002. Changes in the photosynthetic characteristics of *Plantago major* plants caused by soil drought stress. *Plant Growth Regul.* 1–6.
- Ovalle, C., del Pozo, A., Peoples, M.B., Lavín, A., 2010. Estimating the contribution of nitrogen from legume cover crops to the nitrogen nutrition of grapevines using a ¹⁵N dilution technique. *Plant Soil* 334, 247–259. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0379-1>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 61, 167. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Petchey, O.L., Hector, A., Gaston, K.J., 2004. How Do Different Measures of Functional Diversity Perform? *Ecology* 85, 847–857. <https://doi.org/10.1890/03-0226>
- Polge de Combret, 2013. Determinants of the degradation of soil structure in vineyards with a view to conversion to organic farming - Polge de Combret - Champart - 2013 - Soil Use and Management - Wiley Online Library. *Soil Use Manag.* 557–566.
- Prabhakara, K., Hively, W.D., McCarty, G.W., 2015. Evaluating the relationship between biomass, percent groundcover and remote sensing indices across six winter cover crop fields in Maryland, United States. *Int. J. Appl. Earth Obs. Geoinformation* 39, 88–102.

- Quétier, F., Thébault, A., Lavorel, S., 2007. Plant Traits in a State and Transition Framework as Markers of Ecosystem Response to Land-Use Change. *Ecol. Monogr.* 77, 33–52. <https://doi.org/10.1890/06-0054>
- Ranjard, L., Dequiedt, S., 2015. Biomasse moléculaire microbienne du sol - Un indicateur d'abondance des microorganismes.
- Rapidel, B., Ripoche, A., Allinne, C., Metay, A., Deheuvels, olivier, Lamanda, N., Blazy, J.-M., Valdés-Gómez, H., Gary, C., 2015. Analysis of ecosystem services trade-offs to design agroecosystems with perennial crops. *Agron. Sustain. Dev.* 1373–1390.
- Ruiz-Colmenero, M., Bienes, R., Marques, M.J., 2011. Soil and water conservation dilemmas associated with the use of green cover in steep vineyards. *Soil Tillage Res.* 117, 211–223. <https://doi.org/10.1016/j.still.2011.10.004>
- Salomé, C., Coll, P., Lardo, E., Metay, A., Villenave, C., Marsden, C., Blanchart, E., Hinsinger, P., Le Cadre, E., 2016. The soil quality concept as a framework to assess management practices in vulnerable agroecosystems: A case study in Mediterranean vineyards. *Ecol. Indic.* 61, 456–465. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.09.047>
- Seneviratne, G., 2000. Litter quality and nitrogen release in tropical agriculture: a synthesis. *Biol. Fertil. Soils* 31, 60–64. <https://doi.org/10.1007/s003740050624>
- Shields, M.W., Tompkins, J.-M., Saville, D.J., Meurk, C.D., Wratten, S., 2016. Potential ecosystem service delivery by endemic plants in New Zealand vineyards: successes and prospects. *PeerJ* 4, e2042. <https://doi.org/10.7717/peerj.2042>
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C.H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L.W., Baraloto, C., Carlucci, M.B., Cianciaruso, M.V., de L. Dantas, V., de Bello, F., Duarte, L.D.S., Fonseca, C.R., Freschet, G.T., Gaucherand, S., Gross, N., Hikosaka, K., Jackson, B., Jung, V., Kamiyama, C., Katabuchi, M., Kembel, S.W., Kichenin, E., Kraft, N.J.B., Lagerström, A., Bagousse-Pinguet, Y.L., Li, Y., Mason, N., Messier, J., Nakashizuka, T., Overton, J.M., Peltzer, D.A., Pérez-Ramos, I.M., Pillar, V.D., Prentice, H.C., Richardson, S., Sasaki, T., Schamp, B.S., Schöb, C., Shipley, B., Sundqvist, M., Sykes, M.T., Vandewalle, M., Wardle, D.A., 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecol. Lett.* 18, 1406–1419. <https://doi.org/10.1111/ele.12508>
- Sparks, D.L., 2003. *Advances in Agronomy*. Gulf Professional Publishing.
- Steenwerth, K., Belina, K.M., 2008. Cover crops enhance soil organic matter, carbon dynamics and microbiological function in a vineyard agroecosystem. *Appl. Soil Ecol.* 40, 359–369. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2008.06.006>
- Steenwerth, K.L., Calderon-Orellana, A., Hanifin, R.C., Storm, C., McElrone, A.J., 2016. Effects of Various Vineyard Floor Management Techniques on Weed Community Shifts and Grapevine Water Relations. *Am. J. Enol. Vitic.* 67, 153–162. <https://doi.org/10.5344/ajev.2015.15050>
- Steenwerth, R.E., Lambert, J.-J., Kluepfel, D.A., Scow, K.M., Smart, D.R., 2008. Soil morphology, depth and grapevine root frequency influence microbial communities in a Pinot noir vineyard. *Soil Biol. Biochem.* 40, 1330–1340. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.04.031>
- Tardy, F., Moreau, D., Dorel, M., Damour, G., 2015. Trait-based characterisation of cover plants' light competition strategies for weed control in banana cropping systems in the French West Indies. *Eur. J. Agron.* 71, 10–18. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2015.08.002>
- Tribouillois, H., Cohan, J.-P., Justes, E., 2016. Cover crop mixtures including legume produce ecosystem services of nitrate capture and green manuring: assessment combining experimentation and modelling. *Plant Soil* 401, 347–364. <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>

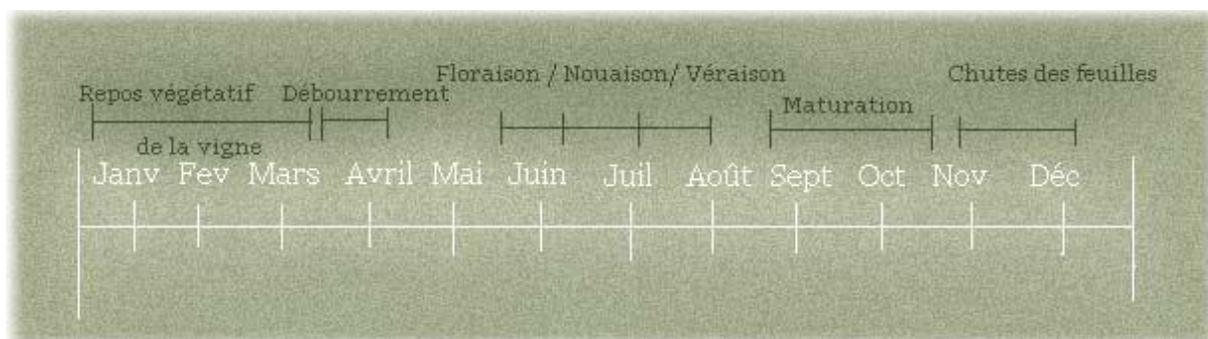
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Wang, H., Zhou, Y., Chen, Y., Wang, Q., Jiang, L., Luo, Y., 2015. Allelopathic Potential of Invasive *Plantago virginica* on Four Lawn Species. *PLOS ONE* 10, e0125433. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125433>
- Wurst, S., Wagenaar, R., Biere, A., van der Putten, W.H., 2010. Microorganisms and nematodes increase levels of secondary metabolites in roots and root exudates of *Plantago lanceolata*. *Plant Soil* 329, 117–126. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0139-2>
- Zak, D.R., Holmes, W.E., White, D.C., Peacock, A.D., Tilman, D., 2003. PLANT DIVERSITY, SOIL MICROBIAL COMMUNITIES, AND ECOSYSTEM FUNCTION: ARE THERE ANY LINKS? *Ecology* 84, 2042–2050. <https://doi.org/10.1890/02-0433>
- Zhang, W., Ricketts, T.H., Kremen, C., Carney, K., Swinton, S.M., 2007. Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecol. Econ.* 64, 253–260. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.02.024>

WEBOGRAPHIE

Agrete, 2013. Agreste - Stat. Lévaluation Prospect. Agric. URL <http://agreste.agriculture.gouv.fr/donnees-de-synthese/comptes-de-l-agriculture/> (accessed 9.5.18).

MAAF, 2016. Plan Ecophyto II, agroécologie, produisons autrement.

Annexes



Annexe 1 Les principaux stades phénologiques de la vigne. Source : (Veddy, 2015)

Annexe 2 Biomasse et taux de couverture totaux de la végétation à l'échelle des quadrats. La colonne « Modalité » correspond au couvert semé sur lequel est localisé le quadrat ou à « spontané » si le couvert est absent. Les prélèvements « Avril » correspondent à la période de débourrement et les prélèvements « Juin » à nouaison. % de Biomasse semée est le rapport biomasse du couvert sur la biomasse totale. En bas du tableau, les moyennes et les coefficients de variations (CV) sont calculés pour chaque campagne de prélèvement.

Code quadrat	Modalité	Prélèvement	Biomasse (g/0,25m ²)	Biomasse (t/ha)	% de Biomasse semée	Taux de couverture total (%)
GB Am 3	<i>Achillea millefolium</i>	Avril	56	2,3	73	93
GB As 2	<i>Avena strigosa</i>	Avril	48	1,9	31	60
GB Bc 1	Spontané	Avril	50	2,0	0	70
GB Dg 2	<i>Dactylis glomerata</i>	Avril	72	2,9	51	77
GB Fe 3	Spontané	Avril	45	1,8	0	66
GB Fo 2	<i>Festuca ovina</i>	Avril	38	1,5	17	61
GB MI 3	<i>Medicago lupulina</i>	Avril	71	2,8	0	101
GB Ms 1	<i>Medicago sativa</i>	Avril	67	2,7	58	95
GB Pc 3	<i>Plantago coronopus</i>	Avril	63	2,5	99	92
GB Pt 2	Spontané	Avril	57	2,3	0	73
GB Sm 1	<i>Sanguisorba minor</i>	Avril	39	1,6	76	77
GB Sp 1	Spontané	Avril	50	2,0	0	88
GB Tf 1	<i>Trifolium fragiferum</i>	Avril	57	2,3	66	84
GB Ts 1	Spontané	Avril	45	1,8	0	74
GB Vv 2	<i>Vicia villosa</i>	Avril	67	2,7	52	101
M Am 2	<i>Achillea millefolium</i>	Avril	97	3,9	21	99
M As 2	<i>Avena strigosa</i>	Avril	98	3,9	22	140
M Bc 1	Spontané	Avril	70	2,8	0	95
M Dg 3	<i>Dactylis glomerata</i>	Avril	70	2,8	44	121
M Fe 1	Spontané	Avril	46	1,8	0	89
M Fo 3	<i>Festuca ovina</i>	Avril	55	2,2	60	84
M MI 1	<i>Medicago lupulina</i>	Avril	61	2,4	4	98
M Ms 3	<i>Medicago sativa</i>	Avril	88	3,5	34	114
M Pc 3	<i>Plantago coronopus</i>	Avril	45	1,8	82	89
M Pt 1	Spontané	Avril	53	2,1	0	90

M Sc 1	<i>Spontané</i>	Avril	73	2,9	0	101
M Sm 1	<i>Sanguisorba minor</i>	Avril	146	5,8	13	159
M Sp 2	<i>Spontané</i>	Avril	85	3,4	0	111
M Tf 2	<i>Trifolium fragiferum</i>	Avril	73	2,9	50	114
M Vv 3	<i>Vicia villosa</i>	Avril	92	3,7	50	127
GB Am 2	<i>Achillea millefolium</i>	Juin	48	1,9	90	91
GB As 3	<i>Avena strigosa</i>	Juin	21	0,8	65	34
GB Bc 3	<i>Spontané</i>	Juin	40	1,6	0	62
GB Dg 1	<i>Dactylis glomerata</i>	Juin	36	1,4	73	91
GB Fe 2	<i>Spontané</i>	Juin	66	2,6	0	36
GB Fo 3	<i>Festuca ovina</i>	Juin	39	1,6	15	50
GB MI 1	<i>Medicago lupulina</i>	Juin	44	1,8	11	64
GB Ms 3	<i>Medicago sativa</i>	Juin	71	2,9	47	122
GB Pc 2	<i>Plantago coronopus</i>	Juin	63	2,5	100	90
GB Pt 1	<i>Spontané</i>	Juin	44	1,8	0	42
GB Sm 2	<i>Sanguisorba minor</i>	Juin	47	1,9	71	74
GB Sp 3	<i>Spontané</i>	Juin	27	1,1	0	21
GB Tf 3	<i>Trifolium fragiferum</i>	Juin	96	3,9	88	112
GB Ts 2	<i>Spontané</i>	Juin	21	0,8	0	52
GB Vv 3	<i>Vicia villosa</i>	Juin	45	1,8	65	89
M Am 3	<i>Achillea millefolium</i>	Juin	59	2,3	51	107
M As 1	<i>Avena strigosa</i>	Juin	29	1,2	35	73
M Bc 3	<i>Spontané</i>	Juin	53	2,1	0	68
M Dg 2	<i>Dactylis glomerata</i>	Juin	82	3,3	66	116
M Fe 3	<i>Spontané</i>	Juin	37	1,5	0	60
M Fo 1	<i>Festuca ovina</i>	Juin	59	2,4	10	80
M MI 2	<i>Medicago lupulina</i>	Juin	30	1,2	59	70
M Ms 1	<i>Medicago sativa</i>	Juin	72	2,9	72	98
M Pc 1	<i>Plantago coronopus</i>	Juin	66	2,7	99	82
M Pt 3	<i>Spontané</i>	Juin	46	1,8	0	79
M Sc 2	<i>Spontané</i>	Juin	81	3,3	0	78
M Sm 3	<i>Sanguisorba minor</i>	Juin	52	2,1	38	81
M Sp 1	<i>Spontané</i>	Juin	68	2,7	0	57
M Tf 1	<i>Trifolium fragiferum</i>	Juin	91	3,7	84	117
M Vv 2	<i>Vicia villosa</i>	Juin	35	1,4	89	48
Moyennes		Avril	66 a	2,6 a	30 a	95 a
		Juin	51 b	2,1 b	41 b	73 b
CV (%)		Avril	34	34	100	25
		Juin	41	41	87	36

Annexe 3 Biomasse et taux de couverture moyens de chaque espèce prélevée sur chaque campagne de prélèvement. Ce tableau ne répertorie que les espèces dont les traits ont été caractérisés. Se/Sp : Se, espèce semée ; Sp, espèce spontanée. Occurrence quadrat : nombre de quadrat où l'espèce a été identifiée. Moy, moyenne ; CV, Coefficient de Variation

Espèce	Prélèvement	Se/Sp	Biomasse (g/0,25m ²)		Taux de couverture (%)		Occurrence quadrat
			Moy	CV	Moy	CV	
<i>Achillea millefolium</i> L.	Avril	Se	30,5	48	59	14	2
<i>Avena sativa</i> (Schreb)	Avril	Se	18,4	26	34	67	2
<i>Bromus</i> sp	Avril	Sp	7,4	NA	2	79	4
<i>Carduus pycnocephalus</i> L.	Avril	Sp	5,1	56	5	71	4
<i>Centranthus calcitrapa</i> L.	Avril	Sp	2,1	NA	2	55	22
<i>Cerastium glomeratum</i> (Thuill.)	Avril	Sp	0,6	NA	3	85	2
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	Avril	Sp	5,6	186	4	167	15
<i>Erigeron</i> sp	Avril	Sp	3,7	70	6	75	14
<i>Crepis micrantha</i> L.	Avril	Sp	29,2	15	47	5	8
<i>Crepis sancta</i> L.	Avril	Sp	6,2	55	7	79	29
<i>Crepis vesicaria</i> L.	Avril	Sp	7,8	68	11	46	10
<i>Dactylis glomerata</i> L.	Avril	Se	33,8	12	51	53	13
<i>Daucus carota</i> L.	Avril	Sp	4,0	80	7	103	2
<i>Erodium cicutarium</i> L.	Avril	Sp	4,7	70	6	123	28
<i>Erodium malacoides</i> L.	Avril	Sp	4,4	NA	4	67	4
<i>Festuca ovina</i> L.	Avril	Se	19,8	95	33	33	2
<i>Geranium rotundifolium</i> L.	Avril	Sp	7,2	186	5	219	20
<i>Malva sylvestris</i> L.	Avril	Sp	9,5	102	13	106	5
<i>Medicago lupulina</i> L.	Avril	Se	2,5	NA	5	28	2
<i>Medicago minima</i> L.	Avril	Sp	1,1	65	3	67	8
<i>Medicago orbicularis</i> L.	Avril	Sp	10,1	96	4	116	2
<i>Medicago sativa</i> L.	Avril	Se	34,5	19	38	9	2
« <i>Medicago sativabis</i> » (inconnue)	Avril	Sp	3,0	NA	3	47	14
<i>Picris echinoides</i> L.	Avril	Sp	3,4	132	6	81	20
<i>Plantago coronopus</i> L.	Avril	Se	49,7	36	76	20	3
<i>Poa annua</i> L.	Avril	Sp	9,7	81	3	108	20
<i>Rumex crispus</i> L.	Avril	Sp	1,2	73	2	68	5
<i>Sanguisorba minor</i> L.	Avril	Se	24,8	30	45	16	25
<i>Sonchus asper</i> L.	Avril	Sp	3,3	96	5	79	1
<i>Stellaria media</i> L.	Avril	Sp	2,1	NA	2	100	4
<i>Trifolium campestre</i> (Schreb)	Avril	Sp	30,6	122	36	94	3
<i>Trifolium fragiferum</i> L.	Avril	Se	37,1	2	53	7	2
<i>Trifolium lappaceum</i> L.	Avril	Sp	14,8	NA	8	85	5
<i>Urospermum dalechampii</i> L.	Avril	Sp	9,8	18	11	13	2

<i>Veronica persica</i> (Poir.)	Avril	Sp	6,9	103	5	137	4
<i>Vicia sp</i>	Avril	Sp	49,5	99	27	159	8
<i>Vicia villosa</i> (Roth)	Avril	Se	40,3	20	43	42	7
<i>Vulpia myuros</i> L.	Avril	Sp	18,7	136	12	198	2
<i>Achillea millefolium</i>	Juin	Se	36,4	25	85	0	4
<i>Anagallis arvensis</i>	Juin	Sp	6,3	138	4	101	3
<i>Avena sativa</i>	Juin	Se	11,9	20	20	25	2
<i>Cirsium vulgare</i>	Juin	Sp	7,4	103	4	101	21
<i>Convolvulus arvensis</i>	Juin	Sp	0,9	86	3	69	15
<i>Erigeronsp</i>	Juin	Sp	7,0	157	8	123	8
<i>Crepis versicaria</i>	Juin	Sp	2,9	46	4	20	3
<i>Dactylis glomerata</i>	Juin	Se	40,2	49	85	25	20
<i>Daucus carota</i>	Juin	Sp	10,7	111	13	86	3
<i>Festuca ovina</i>	Juin	Se	5,9	3	19	50	2
<i>Filago pyramidata</i>	Juin	Sp	0,5	NA	3	47	4
<i>Galium parisiense</i>	Juin	Sp	1,5	101	5	88	27
<i>Malva sylvestris</i>	Juin	Sp	9,7	125	10	87	2
<i>Medicago lupulina</i>	Juin	Se	11,3	79	32	61	2
<i>Medicago sativa</i>	Juin	Se	42,7	30	78	14	18
<i>Picris echioides</i>	Juin	Sp	9,3	85	12	63	2
<i>Plantago coronopus</i>	Juin	Se	64,3	3	83	13	18
<i>Rumex crispus</i>	Juin	Sp	2,9	132	8	113	4
<i>Sanguisorba minor</i>	Juin	Se	26,5	36	50	0	23
<i>Scorpiurus subvillosus</i>	Juin	Sp	4,7	75	7	121	3
<i>Sonchus asper</i>	Juin	Sp	1,8	137	2	86	5
<i>Trifolium campestre</i>	Juin	Sp	0,7	NA	5	35	5
<i>Trifolium fragiferum</i>	Juin	Se	80,6	7	98	4	1
<i>Vicia villosa</i>	Juin	Se	30,2	4	43	42	2

Annexe 4⁸ Liste des espèces caractérisées 1 fois à débourrement (colonne gauche), 1 fois à nouaison (colonne droite) et 2 fois à débourrement et à nouaison. Les couverts semés sont en gras. 20 espèces ont été prélevées à débourrement uniquement, 20 à débourrement et à nouaison et 8 à nouaison uniquement.

1 prélèvement à débourrement	2 prélèvements à débourrement et nouaison	1 prélèvement à nouaison
<i>Bromus sp.</i>	<i>Achillea millefolium</i>	<i>Anagallis arvensis</i>
<i>Carduus pycnocephalus</i>	<i>Avena sativa</i>	<i>Cirsium arvense</i>
<i>Centranthus calcitrapa</i>	<i>Cirsium vulgare</i>	<i>Ecballium elaterium</i>
<i>Cerastium glomeratum</i>	<i>Convolvulus arvensis</i>	<i>Filago pyramidata</i>
<i>Crepis micrantha</i>	<i>Erigeronsp.</i>	<i>Galium parisiense</i>
<i>Crepis sancta</i>	<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Rostraria cristata</i>
<i>Crepis versicaria</i>	<i>Daucus carota</i>	<i>Scorpiurus subvillosus</i>
<i>Erodium cicutarium</i>	<i>Festuca ovina</i>	<i>Trifolium lappaceum</i>
<i>Erodium malacoides</i>	<i>Geranium rotundifolium</i>	
<i>Lamium amplexicaule</i>	<i>Malva sylvestris</i>	
<i>Medicago minima</i>	<i>Medicago orbicularis</i>	
<i>Medicago sp.</i>	<i>Medicago sativa</i>	
<i>Poa annua</i>	<i>Picris echioides</i>	
<i>Stellaria media</i>	<i>Plantago coronopus</i>	
<i>Triticosecale</i> ⁹	<i>Rumex crispus</i>	
<i>Urospermum dalechampii</i>	<i>Sanguisorba minor</i>	
<i>Veronica arvensis</i>	<i>Sonchus asper</i>	
<i>Veronica persica</i>	<i>Trifolium campestre</i>	
<i>Vicia sp.</i>	<i>Trifolium fragiferum</i>	
<i>Vulpia myuros</i>	<i>Vicia villosa</i>	

⁸ Les genres *Bromus sp.*, *Medicago sp.*, *Erigeronsp.* et *Vicia sp.* n'ont pas pu être identifiés jusqu'à l'espèce. Le triticale n'a pu être prélevé seulement à débourrement car la tonte du 25 mail l'a détruit.

⁹ Le triticale a été semé mais nous ne l'avons pas considéré comme une modalité semée car il a très faiblement levé

Annexe 5¹⁰ Traits aériens moyennés pour chaque espèce et à chaque période de prélèvement (Avril, débourrement; Juin, nouaison). Les moyennes sur les deux périodes et les coefficients de variation (CV) des traits sur l'ensemble des espèces sont indiqués en bas de tableau. Moy, Moyenne ; CV, coefficient de variation ; SLA, Surface spécifique foliaire; LDMC, teneur foliaire en matière sèche ; DMC, teneur en matière sèche de la plante ; Nb: nombre d'individus échantillonnés pour chaque espèces Les lettres a, b indiquent la significativité des différences de moyennes (test de Student, p-value<0,05).

Espèce	Prélèvement	Hauteur (cm)		SLA (m ² /kg)		LDMC (mg/g)		DMC (mg/g)		Nb
		Moy	CV (%)	Moy	CV (%)	Moy	CV (%)	Moy	CV (%)	
<i>Anagallis arvensis</i>	Juin	9,9	38	53,1	29	98,3	25	141,4	12	12
<i>Achillea millefolium</i>	Avril	3,1	22	26,1	12	137,0	13	140,8	11	12
<i>Achillea millefolium</i>	Juin	13,8	45	25,5	27	155,9	17	158,6	15	12
<i>Avena strigosa</i>	Avril	5,0	36	39,1	14	169,6	20	156,8	14	12
<i>Avena strigosa</i>	Juin	54,4	21	34,4	29	217,9	12	208,3	9	12
<i>Bromus sp</i>	Avril	7,8	24	34,7	19	222,6	12	169,9	7	12
<i>Cirsium arvense</i>	Juin	17,5	19	19,8	18	111,1	10	121,7	7	12
<i>Centranthus calcitrapa</i>	Avril	16,3	16	20,0	8	147,1	19	129,2	9	12
<i>Cerastium glomeratum</i>	Avril	9,7	18	21,1	29	146,7	23	195,2	15	12
<i>Crepis micrantha</i>	Avril	1,9	30	34,5	12	110,9	21	107,3	9	12
<i>Erigeronsp</i>	Avril	7,2	25	19,7	15	180,1	11	153,5	12	12
<i>Erigeronsp</i>	Juin	21,8	16	31,3	19	147,2	17	162,0	11	12
<i>Convolvulus arvensis</i>	Avril	3,8	59	25,8	12	142,4	8	149,1	10	12
<i>Convolvulus arvensis</i>	Juin	21,4	53	30,6	23	154,7	23	178,8	11	12
<i>Carduus pycnocephalus</i>	Avril	12,4	30	22,0	14	94,6	20	113,2	19	12
<i>Crepis sancta</i>	Avril	18,9	13	31,1	30	76,7	18	124,4	12	12
<i>Crepis versicaria</i>	Avril	7,4	43	20,9	16	120,6	11	127,5	9	12
<i>Cirsium vulgare</i>	Avril	12,6	32	12,7	19	93,7	27	110,4	11	12
<i>Cirsium vulgare</i>	Juin	34,0	31	15,1	16	110,9	8	136,2	8	12
<i>Daucus carota</i>	Avril	3,8	44	17,3	17	167,4	7	178,3	11	12
<i>Daucus carota</i>	Juin	52,6	33	13,5	22	202,1	34	150,9	6	12
<i>Dactylis glomerata</i>	Avril	9,5	26	39,9	13	194,1	9	164,3	8	12
<i>Dactylis glomerata</i>	Juin	26,2	19	37,4	39	226,3	12	212,7	12	12
<i>Erodium cicutarium</i>	Avril	4,8	26	23,0	13	136,0	14	164,8	11	12
<i>Ecballium elaterium</i>	Juin	11,3	32	14,6	10	90,4	10	89,3	8	12
<i>Erodium malacoides</i>	Avril	14,5	23	28,2	18	160,9	10	152,2	10	12
<i>Festuca ovina</i>	Avril	2,7	40	19,9	21	273,1	17	261,5	11	12
<i>Festuca ovina</i>	Juin	7,0	28	17,8	28	293,1	14	253,6	9	12
<i>Filago pyramidata</i>	Juin	16,6	30	55,8	42	148,6	35	194,7	11	12
<i>Galium parisiense</i>	Juin	17,4	23	28,9	37	171,0	44	251,6	9	12
<i>Geranium rotundifolium</i>	Avril	5,6	24	29,1	26	172,6	16	187,4	9	12
<i>Geranium rotundifolium</i>	Juin	14,8	20	41,7	14	167,5	25	226,4	9	12

¹⁰ L'espèce semée *Medicago lupulina* n'a pas été échantillonnée par oubli de ma part

<i>Lamium amplexicaule</i>	Avril	4,5	37	20,9	32	201,6	18	193,7	10	12
<i>Medicago minima</i>	Avril	9,9	41	22,0	17	249,5	15	205,5	7	12
<i>Medicago orbicularis</i>	Avril	13,5	28	30,7	14	168,9	11	166,5	4	12
<i>Medicago orbicularis</i>	Juin	25,8	29	32,6	17	201,4	7	197,2	9	10
<i>Medicago sativa</i>	Avril	6,3	19	24,1	34	210,6	9	161,2	7	12
<i>Medicago sativa</i>	Juin	42,7	14	30,5	12	204,3	14	211,2	5	12
<i>Medicago sativabis</i>	Avril	10,3	22	20,2	25	188,2	10	163,9	12	12
<i>Malva sylvestris</i>	Avril	8,5	32	16,4	19	176,9	13	175,9	12	12
<i>Malva sylvestris</i>	Juin	30,4	31	21,9	11	170,6	8	173,1	8	12
<i>Poa annua</i>	Avril	4,0	38	38,9	18	251,2	16	219,5	23	12
<i>Plantago coronopus</i>	Avril	4,2	32	16,3	17	108,1	19	111,4	9	12
<i>Plantago coronopus</i>	Juin	11,7	29	9,3	22	151,9	25	146,3	14	12
<i>Picris echioides</i>	Avril	5,7	46	26,7	15	95,8	15	110,0	11	12
<i>Picris echioides</i>	Juin	25,4	16	33,1	24	93,7	11	92,5	13	12
<i>Rumex crispus</i>	Avril	11,4	36	16,6	15	144,9	15	133,0	10	12
<i>Rumex crispus</i>	Juin	8,0	61	23,2	19	108,4	19	108,0	21	12
<i>Rostraria cristata</i>	Juin	18,6	22	43,4	23	183,2	27	238,7	10	12
<i>Sonchus asper</i>	Avril	3,8	20	30,2	23	86,0	24	86,8	15	12
<i>Sonchus asper</i>	Juin	29,2	22	30,4	24	111,5	13	127,3	8	12
<i>Sanguisorba minor</i>	Avril	11,1	37	18,8	13	229,1	13	207,7	8	12
<i>Sanguisorba minor</i>	Juin	20,6	47	21,6	16	241,1	12	233,5	10	12
<i>Stellaria media</i>	Avril	6,9	29	28,7	33	190,6	31	197,6	30	12
<i>Scorpiurus subvillosus</i>	Juin	8,9	52	23,5	11	105,5	16	132,5	28	12
<i>Trifolium campestre</i>	Avril	13,8	29	32,6	13	230,2	13	205,0	6	12
<i>Trifolium campestre</i>	Juin	4,7	4	37,5	17	189,9	4	339,7	6	4
<i>Trifolium fragiferum</i>	Avril	11,1	70	26,9	21	135,6	10	131,2	6	12
<i>Trifolium fragiferum</i>	Juin	22,3	16	20,2	14	152,3	9	146,5	6	12
<i>Trifolium lappaceum</i>	Juin	7,0	4	31,3	36	175,9	40	296,1	12	12
<i>Triticosecale</i>	Avril	22,0	23	26,5	8	206,2	7	175,5	7	12
<i>Urospermum dalechampii</i>	Avril	5,2	50	15,5	14	103,1	11	111,8	13	12
<i>Veronica arvensis</i>	Avril	7,4	24	26,6	16	195,9	19	198,8	10	12
<i>Vicia sp</i>	Avril	28,3	23	21,8	15	180,6	13	170,5	13	12
<i>Vulpia myuros</i>	Avril	3,8	47	27,6	21	278,4	19	222,4	11	12
<i>Veronica persica</i>	Avril	7,8	33	29,4	12	166,1	11	181,0	8	12
<i>Vicia villosa</i>	Avril	24,3	22	34,9	14	147,4	12	146,1	7	12
<i>Vicia villosa</i>	Juin	28,6	43	40,3	24	127,8	11	137,6	16	12
Moy	Avril	9,3 a		25,4 a		167,3 a		161,5 a		
	Juin	21,5 b		29,2 a		161,2 a		180,9 a		
CV (%)	Avril	65		27		31		24		
	Juin	60		39		31		34		

Annexe 6 Valeurs des traits agrégés (CWM) et des variances des traits (CWV) à l'échelle des quadrats aux deux dates de prélèvement

Code quadrat	Prélèvement	Modalité	SLA (m ² /kg)		LDMC (mg/g)		DMC (mg/g)		Hauteur (cm)	
			CWM	CWV	CWM	CWV	CWM	CWV	CWM	CWV
GB Am 3	Avril	<i>Achillea millefolium</i>	22,0	7,9	123,0	298,6	125,7	225,1	3,4	1,9
GB As 2	Avril	<i>Avena strigosa</i>	28,9	25,5	142,7	739,4	141,4	302,5	7,2	5,1
GB Bc 1	Avril	<i>Brassica carita</i>	21,8	11,8	148,2	338,7	145,4	182,7	7,7	9,0
GB Dg 2	Avril	<i>Dactylis glomerata</i>	37,4	23,3	202,5	360,9	185,5	165,6	11,6	9,6
GB Fe 3	Avril	<i>Fagopyrum esculentum</i>	30,8	22,9	109,5	450,7	111,2	131,6	3,2	0,9
GB Fo 2	Avril	<i>Festuca ovina</i>	21,9	23,9	211,9	1708,6	185,9	463,6	3,9	3,1
GB MI 3	Avril	<i>Medicago lupulina</i>	24,9	40,6	132,5	493,5	149,3	278,4	7,3	4,4
GB Ms 1	Avril	<i>Medicago sativa</i>	19,4	45,0	159,5	256,0	134,2	144,0	5,2	1,8
GB Pc 3	Avril	<i>Plantago coronopus</i>	16,4	8,4	108,7	425,3	112,1	94,6	4,2	1,8
GB Pt 2	Avril	<i>Phacelia tacetifolia</i>	13,6	17,3	76,2	155,0	85,1	138,9	5,0	3,9
GB Sm 1	Avril	<i>Sanguisorba minor</i>	17,0	7,2	193,8	755,8	177,6	228,4	9,4	13,6
GB Sp 1	Avril	Spontané	28,9	21,4	110,1	393,9	112,8	112,7	5,4	3,4
GB Tf 1	Avril	<i>Trifolium fragiferum</i>	24,1	25,7	129,6	192,3	127,1	113,0	9,1	41,0
GB Ts 1	Avril	<i>Triticosecale</i>	20,1	29,6	96,3	239,0	103,3	206,7	7,0	3,8
GB Vv 2	Avril	<i>Vicia villosa</i>	25,9	21,1	128,5	315,2	126,8	150,3	14,5	15,4
M Am 2	Avril	<i>Achillea millefolium</i>	18,2	8,6	135,4	391,2	131,0	322,2	14,7	20,3
M As 2	Avril	<i>Avena strigosa</i>	28,6	18,2	146,2	471,6	143,0	153,9	9,6	10,1
M Bc 1	Avril	<i>Brassica carita</i>	25,5	29,7	246,2	2328,2	200,9	530,1	4,3	3,3
M Dg 3	Avril	<i>Dactylis glomerata</i>	31,0	27,5	168,5	572,3	149,1	672,8	7,1	5,0
M Fe 1	Avril	<i>Fagopyrum esculentum</i>	19,3	23,0	140,3	504,8	146,0	459,5	8,9	6,9
M Fo 3	Avril	<i>Festuca ovina</i>	17,9	18,9	188,1	1353,8	188,7	530,0	3,8	1,5
M MI 1	Avril	<i>Medicago lupulina</i>	20,3	21,5	83,4	224,2	99,3	185,3	6,7	5,3
M Ms 3	Avril	<i>Medicago sativa</i>	24,3	41,4	152,5	348,6	141,5	187,3	8,0	4,3
M Pc 3	Avril	<i>Plantago coronopus</i>	15,6	10,6	99,5	379,9	103,8	102,2	4,4	2,0
M Pt 1	Avril	<i>Phacelia tacetifolia</i>	21,5	31,0	139,7	491,4	147,7	501,5	10,0	6,7
M Sc 1	Avril	<i>Secale cereale</i>	19,9	29,9	105,0	337,5	115,8	265,8	8,8	5,6
M Sm 1	Avril	<i>Sanguisorba minor</i>	18,5	9,8	159,9	546,9	150,0	371,0	21,2	31,4
M Sp 2	Avril	Spontané	29,4	23,8	183,0	639,7	172,4	167,4	11,6	11,8
M Tf 2	Avril	<i>Trifolium fragiferum</i>	28,0	34,6	134,9	262,7	139,4	120,2	11,9	34,1
M Vv 3	Avril	<i>Vicia villosa</i>	27,9	26,4	122,8	300,2	127,6	159,1	15,8	16,1
GB Am 2	Juin	<i>Achillea millefolium</i>	21,8	40,7	136,5	663,8	139,5	469,4	12,2	33,5
GB As 3	Juin	<i>Avena strigosa</i>	31,9	73,5	185,7	688,5	185,7	338,9	41,2	84,8
GB Bc 3	Juin	<i>Brassica carita</i>	15,6	17,6	137,9	2595,9	115,7	113,0	32,8	151,1
GB Dg 1	Juin	<i>Dactylis glomerata</i>	23,7	117,7	144,4	640,3	138,4	363,4	19,0	29,0
GB Fe 2	Juin	<i>Fagopyrum esculentum</i>	19,1	69,8	47,4	434,8	60,3	112,4	7,5	9,5
GB Fo 3	Juin	<i>Festuca ovina</i>	16,6	18,4	165,6	2614,8	141,7	184,1	30,6	137,6
GB Ms 3	Juin	<i>Medicago sativa</i>	17,7	8,9	165,9	2374,2	146,8	70,0	39,1	139,6
GB Pc 2	Juin	<i>Plantago coronopus</i>	8,4	3,9	137,3	1290,4	132,2	355,8	10,5	10,4
GB Pt 1	Juin	<i>Phacelia tacetifolia</i>	14,8	16,3	160,4	3267,8	131,2	119,8	37,7	190,8
GB Sm 2	Juin	<i>Sanguisorba minor</i>	16,1	12,0	164,0	970,7	155,5	296,8	19,1	83,6
GB Sp 3	Juin	Spontané	17,8	23,4	99,6	697,7	119,8	183,7	20,5	45,5

GB Tf 3	Juin	<i>Trifolium fragiferum</i>	16,6	7,1	133,1	560,2	124,4	68,4	21,5	34,9
GB Ts 2	Juin	<i>Triticosecale</i>	6,2	8,9	43,4	757,0	37,6	41,0	10,4	42,5
GB Vv 3	Juin	<i>Vicia villosa</i>	22,8	47,0	97,5	486,2	100,4	283,5	18,6	87,4
M Am 3	Juin	<i>Achillea millefolium</i>	15,6	27,1	88,8	580,2	88,0	251,3	11,9	32,5
M As 1	Juin	<i>Avena strigosa</i>	11,4	24,8	77,2	850,8	72,8	112,3	18,3	59,1
M Bc 3	Juin	<i>Brassica carita</i>	16,6	19,9	75,7	232,7	82,5	175,1	12,7	13,7
M Dg 2	Juin	<i>Dactylis glomerata</i>	26,3	120,2	150,8	512,8	144,9	418,5	19,8	25,6
M Fe 3	Juin	<i>Fagopyrum esculentum</i>	22,0	43,7	93,8	941,5	106,3	182,6	18,1	22,7
M Fo 1	Juin	<i>Festuca ovina</i>	17,5	28,3	95,0	511,2	92,9	160,6	15,4	24,4
M Ms 1	Juin	<i>Medicago sativa</i>	26,4	21,0	152,3	558,8	156,6	97,9	32,8	30,6
M Pc 1	Juin	<i>Plantago coronopus</i>	7,9	4,0	127,0	1199,3	122,6	328,3	9,9	10,0
M Pt 3	Juin	<i>Phacelia tacetifolia</i>	19,1	17,3	112,0	504,6	121,3	358,2	18,6	48,6
M Sc 2	Juin	<i>Secale cereale</i>	21,4	21,9	126,8	438,7	128,4	158,8	25,2	63,2
M Sm 3	Juin	<i>Sanguisorba minor</i>	16,4	19,6	99,3	364,7	101,7	317,9	13,0	31,7
M Sp 1	Juin	<i>Spontané</i>	23,0	25,3	127,4	468,4	136,4	245,4	19,0	29,0
M Tf 1	Juin	<i>Trifolium fragiferum</i>	18,5	8,9	138,5	323,8	132,8	83,5	21,7	25,7
M Vv 2	Juin	<i>Vicia villosa</i>	18,4	42,5	60,6	196,0	66,6	210,4	13,1	65,9