



HAL
open science

Caractérisation fonctionnelle de cultures de services en vignoble et étude des relations entre marqueurs fonctionnels des communautés végétales et services écosystémiques pour la viticulture

Léo Garcia

► To cite this version:

Léo Garcia. Caractérisation fonctionnelle de cultures de services en vignoble et étude des relations entre marqueurs fonctionnels des communautés végétales et services écosystémiques pour la viticulture. Agronomie. Université Montpellier; Montpellier Supagro, 2018. Français. NNT: . tel-03791484

HAL Id: tel-03791484

<https://institut-agro-montpellier.hal.science/tel-03791484v1>

Submitted on 29 Sep 2022

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

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



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

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Écologie Fonctionnelle et Sciences Agronomiques

École doctorale GAIA

Unité de recherche UMR SYSTEM

**Caractérisation fonctionnelle de cultures de services en vignoble et
étude des relations entre marqueurs fonctionnels des communautés
végétales et services écosystémiques pour la viticulture**

Présentée par Léo Garcia

Le 06/12/2018

**Sous la direction de Christian Gary et Gaëlle Damour
et l'encadrement d'Aurélie Metay**

Devant le jury composé de

Guénaëlle CORRE-HELLOU, Chargée de recherche, ESA Angers

Muriel VALANTIN-MORISON, Directrice de recherche, INRA

Philippe TIXIER, Chargé de recherche, CIRAD

Marie-Laure NAVAS, Professeure, Montpellier SupAgro

Stéphane CORDEAU, Chargé de recherche, INRA

Christian GARY, Directeur de recherche, INRA

Rapporteuse

Rapporteuse

Examinateur

Examinatrice

Examinateur

Directeur de thèse



**UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER**



Avant-propos

Cette thèse a été réalisée de novembre 2015 à novembre 2018 à l'UMR System (co-tutelle Montpellier SupAgro, INRA, CIRAD, CIHEAM-IAMM) à Montpellier, en collaboration avec l'UR GECO (CIRAD, Guadeloupe-Montpellier). Ce travail a été cofinancé par le CIRAD et Montpellier SupAgro, et les expérimentations ont bénéficié de financements provenant du projet européen FertilCrop (<https://www.fertilcrop.net/fc-home-news.html>) ainsi que d'un projet incitatif du conseil scientifique de Montpellier SupAgro.

Cette thèse a été dirigée par Christian Gary et Gaëlle Damour et encadrée par Aurélie Metay, et a bénéficié des conseils avisés des membres du comité de thèse Karim Barkaoui, Elena Kazakou, Aude Ripoche, Xavier Delpuech, Jacques Wery et Patrick Jagoret.

Articles publiés dans des revues à comité de lecture

Garcia, L., Celette, F., Gary, C., Ripoche, A., Valdés-Gómez, H., Metay, A., 2018. Management of service crops for the provision of ecosystem services in vineyards: A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 251, 158–170. *Publication retenue comme fait marquant 2017 du département de l'INRA "Environnement et Agronomie" (<https://inra-dam-front-resources-cdn.brainsonic.com/ressources/afile/421473-fcee2-resource-recueil-fm-ea-2017.pdf>)*

Garcia L., Damour G., Gary C., Follain S., Le Bissonnais Y., Metay A. Soil aggregate stability in vineyards : role of service crop root traits and soil organic carbon. *Plant and Soil - Accepté sous conditions de modifications majeures.*

Autres publications

Metay, A., **Garcia, L.,** Gary, C. Gestion durable de la flore adventice en culture pérenne : enjeux et stratégies en viticulture. *Gestion durable de la flore adventice des cultures*, Chapitre 15 (p. 245-255), *sous presse (Éditions Quæ)*; ouvrage collectif coordonné par Bruno Chauvel.

Communications et posters dans des congrès

Metay, A., Guilpart, N., **Garcia, L.,** Gary, C., 2016. Introducing cover crops in vineyards to optimize nitrogen flux. Poster au congrès de l'European Society of Agronomy (ESA14). Edinburgh (Écosse), 2-5 septembre 2016.

Garcia, L., Damour, G., Martenot, A., Ganganelli, I., Gary, C., Dorel, M., Metay, A., 2018. Service Crops Functional Markers Explain Soil Water and Nitrogen Stocks at Budburst in Mediterranean Vineyards. Poster au congrès de l'European Society of Agronomy (ESA15) - 3^{ème} prix du meilleur poster étudiant. Genève (Suisse), 27-31 août 2018.

Garcia, L., Metay, A., Rivière, E., Fleureau, N., Ganganelli, I., Gary, C., Damour, G., 2018. Service Crops Root Traits Explain Soil Structural Stability in Mediterranean Vineyards. Communication orale au congrès de l'European Society of Agronomy (ESA15). Genève (Suisse), 27-31 août 2018.

Garcia, L., Affholder, F., Sultan, B., Muller, B., Kouakou, P., 2017. Rising nutrient availability may have much more impact than climate change on pearl millet in Senegal. Poster au congrès Agriculture and Climate Change Conference. Melia Sitges, Sitges (Espagne), 26-28 mars 2017.

Participation à des séminaires

Garcia, L., 2016. Utilisation des légumineuses dans les vignobles. Communication orale aux Rencontres Participatives Légumineuses Grand Sud "Savoirs, Pratiques, Nouvelles Perspectives". Carcassonne (France), 28-29 septembre 2016.

Garcia, L., Metay, A., Gary, C., 2017. Cultures de services en vignobles : gestion de l'enherbement pour l'entretien des sols et la fourniture de services écosystémiques en viticulture. Présentation dans le cadre des Journées techniques "L'agroécologie au vignoble" (Bordeaux Science Agro - Vitinnov), Bordeaux (France), 14-15 novembre 2017.

Garcia, L., Metay, A., Gary, C., 2017. Cultures de services en vignobles : gestion de l'enherbement pour l'entretien des sols et la fourniture de services écosystémiques en viticulture. Présentation dans le cadre du colloque TERR'EAU BIO "Enherbement en Méditerranée : vers un enherbement spontané ou semé?" Argelliers (France), 8 novembre 2017.

Activités d'encadrement

Co-encadrement du stage de fin d'études (M2 - cursus ingénieur agronome) d'**Aurore Martenot** en 2017, ayant donné lieu à la rédaction d'un mémoire de fin d'études : "Caractérisation fonctionnelle des enherbements viticoles : services potentiels et relations traits-services".

Co-encadrement du stage de fin d'études (M2 - cursus ingénieur agronome) de **Marie-Charlotte Bopp** en 2018, ayant donné lieu à la rédaction d'un mémoire de fin d'études : "Les propriétés fonctionnelles des communautés végétales expliquent-elles les services écosystémiques qu'elles fournissent? Le cas des couverts semés et spontanés en viticulture".

Co-encadrement du stage de deuxième année (M1 - cursus ingénieur agronome) de **Nicolas Fleureau** en 2017, ayant donné lieu à la rédaction d'un rapport de stage "Étude de traits racinaires de couverts végétaux viticoles ainsi que leurs impacts sur l'état hydrique de l'inter-rang".

Co-encadrement du stage de césure d'**Élise Rivière** en 2017, n'ayant pas donné lieu à la rédaction d'un rapport.

Activités d'enseignement

Intervention dans le module UE3 "Expérimentations et analyses" des licences professionnelles *Productions Agricoles Intégrées et Enjeux Environnementaux* et *Productions Viticoles Intégrées et Enjeux Environnementaux* en collaboration avec Rémi Gaudin. Encadrement d'expérimentations au champ, et d'analyse de données mobilisant des outils statistiques et le langage R.

Intervention auprès des étudiants de Montpellier SupAgro - Option Production Végétale Durable, dans le cadre du module "Fonctionnement des Écosystèmes Cultivés" (25-26 octobre 2018).

PHD EXTENSIONS



Alice Riseley 2017

Remerciements

Et voilà donc venu le temps des remerciements! Mais par où commencer?

Sûrement par l'équipe d'encadrement, au plus près du thésard pendant ces trois années. Et on commence par Aurélie Metay, avec qui j'ai eu ma première expérience de recherche il y a quelques années, et qui m'a contacté pendant mon stage de fin d'études pour me dire « ça te dirait une thèse? ». J'ai répondu oui, et voilà. Présente de A à Z pendant toute la thèse, disponible en permanence... on ne pourrait souhaiter meilleur encadrement non? Un grand merci également à Christian Gary et Marc Dorel, co-directeurs de ma thèse à son démarrage, et sans qui ce projet n'aurait pas vu le jour. Et bien entendu, pour clôturer l'équipe-de-choc-de-thèse, last but not least, j'ai nommé Gaëlle Damour. Encadrante de la thèse lors de notre première rencontre en Guadeloupe, puis co-directrice de la thèse, de retour à Montpellier... toujours une réponse (ou une autre question) à mes questions...

Merci à vous!

Merci également à tou·te·s les chercheur·se·s de l'UMR System qui ont gravité autour de ma thèse et qui ont participé à sa réalisation d'une manière ou d'une autre, autour de discussions ou de questions très précises : Patrick Jagoret, Sylvain Rafflegeau, Anne Mérot, Stéphane Saj, Karim Barkaoui, Nathalie Smits, Delphine Mézière, Damien Chambert, Marie Gosme, Raphaël Metral, Nicolas Bertrand, Christian Dupraz, Rémi Gaudin, Éric Justes, Pierre-Éric Lauri, Hélène Marrou, Jacques Wery, Clémentine Allinne, Olivier Deheuvels. Une spéciale dédicace à l'équipe technique, Yvan Bouisson, Bénédicte Ohl, Clément Énard, Lydie Dufour, Alain Sellier et Jean-François Bourdoncle sans qui les expérimentations ne pourraient tout simplement pas avoir lieu, et pas d'expérimentation, pas de recherche, pas de thèse... tristesse. Également, une spéciale dédicace à l'équipe de choc de gestion et assistance de l'unité, qui nous font croire que la vie est facile, que l'administratif en France c'est super chouette (alors qu'en fait pas tant) : Sandrine Renoir, Vivianne Marty, Isabelle Bastie et Carole Picard. Pas de gestionnaires, pas de recherche, pas de thèse... tristesse.

Un grand merci aux doctorant·e·s de l'UMR System, Annemarijn Nijmeijer, Oswaldo Forey, Guillaume Blanchet, Sébastien Boinot, Daniel Iñurreta-Aguirre, Benjamin Pitchers, Yosser Ben Zekri, qui ont partagé mon bureau pendant ces 3 années sans se plaindre de mes grogneries intempestives, merci pour les coups de main, pour les discussions, les avis... Et également un très grand merci aux stagiaires qui ont travaillé avec moi, et qui ont contribué de manière significative ($\alpha = 0.05$) à l'ensemble des résultats présentés dans cette thèse : Aurore Martenot, Nicolas Fleureau, Inti Ganganelli, Élise Rivière et Marie-Charlotte Bopp. Merci, merci, merci, qu'est-ce qu'on ferait sans stagiaires???

Pour sortir un peu de l'UMR System, je voulais également remercier les autres personnes qui m'ont apporté leur aide, leurs conseils, leur expertise à différents stades de mes activités de recherche : François Affholder et Benjamin Sultan avec qui j'ai travaillé pendant mon stage de fin d'études, Sébastien Rey et son équipe pour les semis, Xavier Delpuech qui a partagé son expérience des couverts végétaux, et membre du comité de thèse, Nicolas Guilpart pour sa thèse, les discussions, R et \LaTeX ;) L'équipe du LYSAH : Armand Crabit, Nicolas Devaux pour la carto (depuis les PEI...), Stéphane Follain, Yves Le Bissonnais et Jean-Luc Bellotti pour les

travaux sur la stabilité structurale des sols... Les écologues Elena Kazakou, Guillaume Fried et Jean Richarte pour les conseils autour de l'écologie...et pour la botanique pardi! Florian Fort, Catherine Roumet et Christophe Jourdan pour les conseils et discussions autour de l'étude des racines... and of course John Storkey pour les conseils et la motivation!

Et puis bon, que serait une thèse sans les ami·e·s pour nous soutenir? et bien elle ne serait pas, me semble-t-il. C'est pourquoi je tiens évidemment à remercier tou·te·s mes ami·e·s qui ont été là pendant 3 ans, et qui ont eu pour unique réponse à leurs « et toi alors, en ce moment? », un bref « boaf, tu sais, moi, la thèse quoi ». Une spéciale dédicace à mes 17 coloc (successif·ve·s) du Grezac et du Moulin qui ont été au plus près de moi pendant ces 3 années, dans les moments de grande forme comme dans les moments de « la vie c'est trop dur », en mode streaming-canapé : Paul, Margot, Juliette, Olivier, Manon, Esther, Marco, Adrien, Claire, Francesco, Maddalena, Pignon, Camille, Eva et Anaïs. Un spécial big up à Marie, Léo et Judith, qui ont beaucoup été là dans les moments difficiles, et heureusement :) Un grand merci évidemment à tou·te·s les musicien·ne·s du Coco Fanfare Club, qui m'accompagnent depuis 2012... Le Coco Fanfare Club, ou la fanfare spécialisée dans les pots de thèse, qui apporte toujours sa dose de bonne humeur et d'amour... et surtout, une bonne dose de MUSIQUE. Parce que sans musique... je préfère ne pas écrire la fin de la phrase, c'est vous dire. Merci à tou·te·s, ne changez rien. Ou alors en mieux. Mais pas trop non plus, car comme me dit mon père, *"le mieux est l'ennemi du bien"*, et *vous êtes génial* ;)

Enfin, je voudrais remercier les membres de ma famille pour leur soutien inconditionnel pendant ces trois années, jusqu'à la soutenance. Merci à Toune d'être venue à ma soutenance;) Merci à mon frère Valentin d'être là, tout simplement. Merci à mes parents, notamment pour être partis en Grèce à la fin de ma rédaction pour que je puisse avoir la maison tranquille pour rédiger. Un grand merci à ma tante Claudine qui a été présente également pendant ma thèse, et au plus près de mon terrain à Villeneuve-lès-Maguelone;) and last but not least, j'ai nommé Fernand mon grand-père, qui m'a également permis de rédiger ma thèse au calme dans la campagne biterroise en m'accueillant chez lui... et qui a fait sensation à ma soutenance de thèse!

Bien entendu, je tiens également à remercier les membres du jury pour avoir évalué mon travail, ainsi que pour la discussion et les conseils donnés lors de la soutenance.

J'espère n'avoir oublié personne... c'est qu'il y en a du monde qui gravite autour d'une thèse, dis-donc!

À présent, savourez la ;)

Table des matières

AVANT-PROPOS	i
REMERCIEMENTS	v
TABLE DES FIGURES	ix
LISTE DES TABLEAUX	xii
LISTE DES SIGLES ET ABRÉVIATIONS	xiv
I Introduction, contexte et problématique	1
1 Introduction générale	3
1 Fonctionnement des systèmes viticoles et enjeux	3
1.1 Vers une viticulture agroécologique	3
1.2 Cycle de la vigne et élaboration du rendement	4
1.3 L'entretien des sols au cœur des enjeux en viticulture	8
2 Pilotage des cultures de services pour la fourniture de services écosystémiques en vignoble	12
2.1 Introduction	12
2.2 Services and disservices of service crops in vineyards	14
2.3 A framework to handle the complexity of managing service crops : services vs. disservices, context and timing	22
2.4 Conclusions	31
3 Ecologie fonctionnelle, approche par les traits des plantes	33
3.1 Diversité et fonctions des plantes dans les écosystèmes	33
3.2 Approche fonctionnelle, ou "trait-based approach"	35
3.3 Fonctions des écosystèmes et services écosystémiques	42
3.4 Problématique, questions de recherche et objectifs scientifiques	47
2 Matériel et Méthodes	51
1 Démarche générale	51
2 Expérimentations	52
2.1 Description de la parcelle expérimentale	52
2.2 Expérimentation "pilotage" : pilotage d'un engrais vert	54
2.3 Expérimentation "traits-services" : relations entre marqueurs fonctionnels des communautés composant les enherbements et les services fournis en viticulture	59

II	Résultats	73
3	Soil aggregate stability in vineyards : role of service crop root traits and soil organic carbon	75
4	Optimizing service crop ideotypes in vineyard to achieve both runoff mitigation and water provisioning for grapevine : a trait-based approach	91
5	Functional approach of service crop communities in vineyard's inter-rows to explain green manure service	111
6	Temporal variations in functional traits of service crop species in vineyard inter-rows	129
7	Service crop destruction date as a tool to manage trade-offs between nitrogen supply, water provision and weed suppression in vineyards	149
III	Discussion générale	159
8	Discussion	161
1	Synthèse des résultats	161
2	Limites expérimentales et méthodologiques de la thèse	165
3	Relations entre les marqueurs fonctionnels des communautés et les services écosystémiques qu'elles fournissent	169
4	Évaluer et prédire les services écosystémiques fournis par les espèces sur la base de leurs traits?	174
5	Apports de l'écologie fonctionnelle pour l'étude des services écosystémiques dans les systèmes de culture	178
6	Perspectives de recherches et implications futures pour la conception de systèmes viticoles enherbés	180
7	Conclusion	186
IV	Références bibliographiques	187
V	Annexes	221
Annexe A	Supplementary material (Chapitre 3)	225
Annexe B	Supplementary material (Chapitre 4)	229
Annexe C	Supplementary material (Chapitre 5)	237
Annexe D	Supplementary material (Chapitre 6)	243

Table des figures

1.1	Cycle de la vigne et principaux stades phénologiques	6
1.2	Exemples de structures spatiales de l'enherbement viticole	8
1.3	Schéma conceptuel illustrant les différents termes des bilans hydriques et azotés dans la parcelle viticole enherbée	9
1.4	Évolution du bilan hydrique d'une campagne viticole dans la région de Saint-Émilien	11
1.5	Ecosystem services and disservices expected from service crops in vineyards . . .	15
1.6	Conceptual model of nitrogen losses during service crop and grapevine growth period	17
1.7	Intercropped vineyard with flowering spontaneous vegetation in south of France	21
1.8	Optimal change over time of the classes of the indicator of vine water status FTSW for a premium red wine production	22
1.9	Temporality of expected services in vineyard (Mediterranean region, France) . . .	26
1.10	Framework for the choice and management of service crops in vineyards	27
1.11	Service crops management plans in Mediterranean region	28
1.12	Last service crop mowing/destruction per averaged annual rainfall	30
1.13	Example of adaptive strategy for inter-cropped vineyards	30
1.14	Exemples de fonctions et échelles spatio-temporelles associées	34
1.15	Le modèle "CSR" établi par Grime (1977)	35
1.16	Marqueurs fonctionnels et fonctions associées à différents niveaux de l'individu .	36
1.17	Exemples de matrices permettant d'aborder la diversité fonctionnelle des plantes à différents niveaux (individu, communauté, écosystème)	38
1.18	Transmission de la lumière dans une communauté végétale en fonction de la hauteur des plantes	38
1.19	Relations entre traits illustrant le spectre économique foliaire (LES)	40
1.20	Diagramme des corrélations entre les traits du spectre économique foliaire	41
1.21	Diagramme des corrélations entre traits des racines fines (<2mm) illustrant le spectre économique racinaire	42
1.22	Les différents éléments constitutifs d'un service écosystémique	43
1.23	Services et dysservices écosystémiques selon Zhang et al. (2007)	44
1.24	Relations entre traits et services écosystémiques d'après de Bello et al. (2010) . . .	45
1.25	Approche traits-fonctions-services développée par Damour et al. (2014)	46
1.26	Cadre conceptuel pour l'approche fonctionnelle dans les écosystèmes agricoles . .	48
2.1	Cadre conceptuel pour l'approche fonctionnelle dans les écosystèmes agricoles . .	53

2.2	Données climatiques mesurées sur la parcelle	54
2.3	Localisation des expérimentations	56
2.4	Dispositif mis en place pour l'expérimentation "pilotage"	57
2.5	Évolution du dispositif pour l'expérimentation "traits-services"	63
2.6	Enchaînement des étapes réalisées pour la mesure des marqueurs fonctionnels et indicateurs de fourniture de services	68
2.7	Prélèvement des carottes de sol dans chaque quadrat	72
3.1	MWD for the 38 quadrats under the three soil management strategies	81
3.2	Biplot of the principal component analysis (PCA) between root functional markers	82
3.3	Root traits measured in the quadrats under the three soil management strategies	83
3.4	MWD of the service crop communities in the soil management strategies SC (A), SCT (B) and T (C)	84
4.1	Daily rainfall events during service crop growth	94
4.2	Relationship between the soil water stock and the cover rate at grapevine budburst for all quadrats	99
4.3	Principal component analysis (PCA) between functional markers	101
4.4	Functional markers of communities from the three clusters, sampled in the soil management strategy SC	105
5.1	Rainfall and mean temperature during the experiment	113
5.2	Differences in soil inorganic N stocks in the 0-20 cm soil layer and plant communities' aboveground biomass at grapevine budburst	118
5.3	Results from the two PCA performed on the whole dataset	119
5.4	Linear regressions between indicators of service provision and the two axes of PCAs	121
5.5	Aboveground biomass of the plant communities in relation with their C/N ratio	122
6.1	Rainfall and mean temperature per month for the two years of the experiment, from sowing to last trait measurement	132
6.2	Relative interannual variations of species mean traits between 2017 and 2018	136
6.3	Relative interseasonal variations of species mean traits between grapevine budburst and flowering	140
6.4	Patterns of interannual and inter-seasonal variations in species ranking for each trait	141
6.5	Variance partitioning of the nested model on SLA, Height, DMC and LDMC	142
7.1	Rainfall (mm) and GM and spontaneous vegetation biomasses during the experiment	153
7.2	C/N ratio of <i>Vicia faba</i> , measured at early and late destruction	154
7.3	Weed and mulch biomass at grapevine flowering	154
7.4	Weed and mulch biomass at grapevine flowering	155
7.5	Water stock measured in the three treatments along the grapevine cycle	156

7.6	Inorganic nitrogen (N) stock measured in the three treatments along the grapevine cycle	156
8.1	Relations entre marqueurs fonctionnels des communautés et indicateurs de fourniture de services mises en évidence dans la thèse	162
8.2	Décomposition de la variance des 4 traits étudiés dans cette thèse	164
8.3	Illustration de la convergence des traits des espèces présentes dans un même habitat	170
8.4	Comparaison des gammes de valeurs des marqueurs fonctionnels SLA et LDMC	171
8.5	Relations entre le stock d'azote du sol et les axes des ACP conduites dans le chapitre 5	174
8.6	Arbre de décision proposé par Garnier et al. (2016) pour la prise en compte de la variabilité intraspécifique des traits	175
8.7	Diagramme des relations entre services écosystémiques fournis par les agrosystèmes	181
8.8	Réussir Vigne - février 2018	183
8.9	Article lu sur le site du magazine Réussir Vigne "Les critères de choix pour réussir l'enherbement"	184
8.10	RéussirVigne - Septembre 2018	185
A.1	Relationship between MWD and root length density, soil organic carbon, root mean diameter and root tissue density	227
A.2	Kendall correlation coefficients between MWD, soil organic carbon and root functional markers	228
B.1	Contribution of the selected functional markers on the two first PCA axis	230
B.2	PCA biplots of variables and individuals	231
C.1	Biomass of all communities, following the dominant taxonomic affiliation in each community	237
C.2	Results from the two PCA performed on the communities from soil management strategy SC	238
C.3	Evolution of the soil inorganic N stocks with soil depth in bare soil and sown quadrats	241
D.1	Interannual rank discrepancies per species for specific leaf area, leaf dry matter content, plant dry matter content and plant height	245
D.2	Interseasonal rank discrepancies per species for specific leaf area, leaf dry matter content, plant dry matter content and plant height	246

Liste des tableaux

1.1	Exemples de fonctions écologiques, de services écosystémiques et patrimoine culturel définis dans le rapport EFESE	44
2.1	Organisation des chapitres de résultats de la thèse en lien avec les hypothèses testées et les expérimentations mobilisées	52
2.2	Détail des trois stratégies de gestion des inter-rangs concernés par l'expérimentation "traits-services"	55
2.3	Mesures réalisées pendant l'expérimentation "pilotage" (2015-2016)	58
2.4	Espèces sélectionnées pour l'expérimentation "traits-services"	60
2.5	Espèces sélectionnées pour l'expérimentation "traits-services" (suite)	61
2.6	Doses de semis des différentes espèces semées dans les expérimentations 2 et 3	62
2.7	Description de la végétation de chaque quadrat	64
2.8	Liste des espèces semées et spontanées sélectionnées pour l'expérimentation "traits-services"	66
2.9	Liste des traits mesurés pendant l'expérimentation "traits-services"	69
2.10	Liste des marqueurs fonctionnels mesurés pendant l'expérimentation "traits-services"	70
3.1	Description of the three soil management strategies applied in the inter-rows before the sowing in September 2016	78
3.2	Description of the two soil management strategies applied in the inter-rows before the sowing in September 2016	82
3.3	Results of the model selection procedures with contributions of the variable to the model R^2	85
4.1	Description of the three soil management strategies applied in the inter-rows before the sowing in September 2016	95
4.2	Functional markers means, standard deviations, minimum and maximum values, and coefficient of variations of all service crop communities	100
4.3	Correlations between the cover rate, the soil water stock and the functional markers at grapevine budburst	103
4.4	Differences between clusters	104
4.5	Summary of the models after variable selection procedure	106
5.1	Description of the two soil management strategies applied in the inter-rows before the sowing in September 2016	114

5.2	Spearman correlation coefficient between inorganic nitrogen stock and biomass of the communities at budburst and the functional markers of the communities	120
5.3	Results from multiple regressions performed on data from soil management strategy SC and from the whole dataset	123
6.1	List of the species studied	132
6.2	Trait relative variations between time periods	137
6.3	Spearman ranking coefficients for the 4 traits measured at grapevine budburst and flowering	138
6.4	Coefficients of variation for each trait and measurement period among the different species datasets	139
7.1	Cumulated rainfall and thermal time for the different periods of the experiment	151
7.2	Calculation of organic N return potential for the two treatments including <i>Vicia faba</i>	154
8.1	Calculation of organic N return potential for the two treatments including <i>Vicia faba</i>	182
A.1	Description of the vegetation of each quadrat, with cover rates of sown species and spontaneous vegetation	225
A.2	V.test coefficients between PCA qualitative supplementary variables and the two first axes of the PCA	227
B.1	Description of the vegetation of each quadrat, with cover rates of sown species and spontaneous vegetation	229
B.2	Relative biomass of each botanical family in the communities of the three clusters	231
C.1	Description of the vegetation of each quadrat, with cover rates of sown species and spontaneous vegetation	239
C.2	Spearman correlation coefficients	240
D.1	Rank discrepancies between years 2017 and 2018 at grapevine budburst and flowering, respectively	243
D.2	Rank discrepancies between grapevine budburst and flowering in 2017 and 2018, respectively	247
D.3	Coefficients of variation for each trait and measurement period, detailed for all species, and sown and spontaneous species respectively	249

Liste des sigles et abréviations

- AIC** Akaike information criterion. 98
- ANOVA** analysis of variance. 80, 98, 135, 138, 142, 152
- AOP** appellation d'origine protégée. 4, 5
- ASW** available soil water. 92, 95
- C** carbon. 114
- CWM** community-weighted mean. 65, 96, 116, 161, 168, 176, 178
- D80** depth at which the root system reaches 80% of its total length. 108, 109, 114, 116, 117, 119, 163, 177
- DIAM** root mean diameter. 80, 84, 86, 97, 107, 108, 109, 114, 117
- DMC** plant dry matter content. 94, 96, 102, 105, 107, 108, 109, 114, 115, 116, 119, 124, 126, 129, 134, 135, 138, 140, 143, 144, 145, 146, 163, 172, 177
- EDS** ecosystem disservice. 13, 14
- EFESE** Évaluation Française des Écosystèmes et des Services Écosystémiques. 42, 43
- ES** ecosystem service. 13, 14, 26, 27, 31
- FTSW** fraction of transpirable soil water. 30, 92, 95, 180
- GIEE** Groupement d'Intérêt Économique et Écologique. 59
- HAC** hierarchical ascendant classification. 98
- IFT** Indice de Fréquence de Traitements. 4, 10
- IFV** Institut Français de la Vigne et du Vin. 59, 185
- INN** indice de nutrition azotée. 180
- IR** inter-rang. 54
- ITV** intraspecific trait variability. 37, 130, 142, 146, 174
- K** potassium. 16
- LDMC** leaf dry matter content. 39, 94, 96, 107, 108, 114, 115, 116, 119, 124, 126, 129, 134, 135, 138, 140, 143, 144, 145, 146, 163, 172, 176, 177
- LES** Leaf Economics Spectrum. 39, 177
- LSD** Least Significant Difference. 84
- MB** microbial biomass. 79, 81, 84
- MEA** Millenium Ecosystem Assessment. 42

MWD mean weight diameter. 67, 79, 80, 81, 84, 86, 87, 88, 161, 171, 173

N nitrogen. 16, 22, 23, 25, 79, 81, 84, 112, 114, 117, 118, 119, 120, 122, 124, 125, 127, 152, 161

P phosphorus. 16

PCA principal components analysis. 80, 81, 88, 98, 100, 107, 117, 119, 120, 125

PO Pyrénées Orientales. 4

RES Root Economics Spectrum. 40, 177

RGR relative growth rate. 167

RLD root length density. 80, 81, 82, 84, 87, 95, 97, 100, 105, 107, 108, 114, 116, 117, 119, 163

RMD root mass density. 80, 81, 82, 84, 86, 95, 97, 100, 107, 108, 109, 114, 116, 117, 119, 125, 163

RMF root mass fraction. 95, 114

RTD root tissue density. 80, 81, 82, 84, 86, 114, 117, 119, 161, 163, 171

SAU surface agricole utile. 4, 10

SC service crops. 26

SLA specific leaf area. 39, 40, 44, 94, 96, 100, 102, 105, 107, 108, 109, 114, 115, 116, 119, 124, 125, 129, 134, 135, 137, 138, 140, 143, 144, 145, 146, 163, 166, 172, 173, 176, 177

SOC soil organic carbon. 76, 79, 80, 81, 84, 86, 87, 88, 89, 113

SOM soil organic matter. 20, 25

SRL specific root length. 40, 42, 77, 80, 82, 84, 88, 95, 97, 100, 102, 105, 107, 108, 114, 116, 117, 119, 125, 163, 166, 172, 173

TTSW total transpirable soil water. 92, 95

TWS total soil water stock. 102

VFR very fine root fraction. 80, 84, 95, 97, 100, 105, 107, 108, 114, 116, 119, 125, 163, 172, 177

VIF Variance Inflation Factor. 80, 98

Première partie

**Introduction, contexte et
problématique**

1 Fonctionnement des systèmes viticoles et enjeux

1.1 Vers une viticulture agroécologique

Les nombreuses études évaluant la durabilité d'une agriculture basée sur l'utilisation d'intrants de synthèse, notamment à travers ses impacts sur l'environnement (Geffroy, 2018; Goutte et al., 2018; Panagos et al., 2015; Poeplau and Don, 2013; Tilman et al., 2002), conduisent aujourd'hui à un consensus sur la nécessité de trouver des alternatives agroécologiques. Les enjeux sont particulièrement importants pour la viticulture, qui représente une production majoritairement non-vivrière d'une importance considérable dans l'économie française (voir encadrés 1.1,1.2). Les systèmes de culture viticoles présentent également des particularités les rendant particulièrement sensibles aux enjeux environnementaux qui pèsent sur l'agriculture : érosion des sols et perte de matière organique (García-Ruiz, 2010; Le Bissonnais et al., 2002; Poeplau and Don, 2013), pression phytosanitaire due aux pesticides conduisant à des contaminations des eaux et des airs (Battaglin et al., 2014; Louchart et al., 2001; Chataing, 2018) et des dégâts sur la biodiversité, dans un contexte général de changement climatique menaçant notamment la ressource en eau.

Parmi les différentes significations du terme "agroécologie", sa définition la plus stricte consiste en "l'étude des processus purement écologiques au sein du champ cultivé, tels que les relations de prédation ou de compétition entre organismes" (Altieri, 1995). Un des principes de l'agroécologie réside notamment dans la substitution des intrants de synthèse par des processus réalisés par les organismes des agrosystèmes, et permettant de satisfaire les objectifs de production de manière durable. L'enherbement des vignobles consiste à associer une ou plusieurs espèces herbacées à la culture de la vigne, à travers des semis ou l'entretien de la végétation spontanée; les services rendus par cette pratique ont été décrits dans de nombreuses études, mais les risques économiques liés aux pertes de rendement dues à la compétition entre la

vigne et les enherbements freinent l'adoption de cette pratique par les viticulteur-riche-s (Garcia et al., 2018).

La biodiversité présente dans les systèmes de culture est susceptible de fournir également des services pour la société, notamment à travers ses effets régulateurs sur les cycles biogéochimiques (e.g. cycle des nutriments, fixation du carbone, immobilisation et/ou dégradation des polluants par les organismes). L'évaluation de ces "services écosystémiques" (Daily, 1997; Zhang et al., 2007) et leur pilotage dans les agrosystèmes, conjointement à la quantification de leur valeur (Daily et al., 2000; Porter et al., 2009; Tilman et al., 2002), est nécessaire à la diffusion des pratiques agroécologiques et à l'élaboration de politiques publiques les accompagnant.

Encadre 1.1 – La viticulture française en quelques chiffres

La viticulture française en quelques chiffres : économie, surfaces et types de production

Économie La France, l'Italie et l'Espagne sont les trois premiers producteurs de vin (en volume) du monde, la première place étant attribuée à l'un ou l'autre selon les années (FranceAgriMer, 2018a,b). En 2016, la France a produit 44,3 millions d'hectolitres (hL), représentant environ 16% de la production mondiale. Dans l'économie nationale française, les vins et spiritueux représentent le 1er poste excédentaire de la balance commerciale française pour les produits agroalimentaires (39% des vins exportés en 2016), et le deuxième poste excédentaire tous produits confondus derrière le secteur aéronautique et spatial (Lemoine, 2018). La France est également le deuxième consommateur mondial de vin, derrière les États-Unis (FranceAgriMer, 2018a,b).

Surfaces viticoles La viticulture représente 2,7% de la surface agricole utile (SAU) française, et représente la deuxième orientation technico-économique des exploitations françaises à l'échelle du territoire, derrière les grandes cultures (14% des exploitations, Agreste (2017b,a)). Parmi les exploitations viticoles françaises, 34% des exploitations ont une surface inférieure à 15 ha, et 62% des exploitations ont une surface inférieure à 30 ha (Agreste, 2017c).

Types de productions À la vendange 2016, 58% des productions de raisin de cuve françaises ont reçu une appellation d'origine protégée (AOP). Les appellations définissent autant de cahiers des charges imposant certaines pratiques viticoles, et limitant les rendements dans la plupart des cas, afin de garantir un niveau de qualité du vin prédéfini. Sur le territoire national, 8% des exploitations viticoles pratiquent une agriculture biologique, biodynamie certifiée, et autres modes biologiques certifiés et non certifiés). La part d'exploitations pratiquant une viticulture biologique est variable selon les régions, elle est par exemple de 8% en Languedoc hors Pyrénées Orientales (PO), de 19% dans les Bouches-Du-Rhône et seulement d'1% en Champagne (Agreste, 2017c).

1.2 Cycle de la vigne et élaboration du rendement

1.2.1 Cycle de la vigne

Au printemps, la phase de débourrement correspond à la sortie des bourgeons latents de leur phase de dormance : c'est le début de la phase végétative pendant laquelle émergent les rameaux, feuilles et inflorescences de l'année (Fig. 1.1). Les inflorescences peuvent être observées à partir de la sortie de 4 à 6 feuilles. La phase de floraison se déroule à partir de l'ouverture des

Encadre 1.2 – La viticulture française en quelques chiffres (suite)

La viticulture française en quelques chiffres : fertilisation, traitements, enherbement et irrigation

Fertilisation L'entretien organique des sols viticoles est assez peu répandu sur le territoire français. La dernière enquête publiée par les pouvoirs publics indique que seulement 9% des surfaces françaises ont reçu un amendement organique au cours de la campagne 2013 (Agreste, 2017c). Plus précisément, 73% des surfaces viticoles n'ont reçu aucun amendement organique de 2008 à 2013. La fertilisation minérale est en revanche plus répandue, avec 62% des surfaces recevant au moins un apport d'engrais durant le cycle de production. Plus en détail, 55% des surfaces reçoivent au moins un apport d'engrais azoté par campagne, pour un apport moyen de 34 kgN ha^{-1} durant le cycle. Environ 40% des surfaces ont reçu un apport d'engrais chaque année entre 2008 et 2013, et 25% des surfaces n'ont reçu aucun apport pendant cette période (Agreste, 2017c).

Traitement phytosanitaires Le nombre moyen annuel de traitements en France est de 19 en vigne, et concerne essentiellement la lutte contre les maladies fongiques (15,1 traitements fongicides), les adventices (2,2 traitements herbicides) et autres ravageurs (1,8 traitements insecticides et acaricides, Agreste (2017c)). À titre de comparaison, le nombre moyen annuel de traitements est d'environ 5 pour les céréales (blé, orge, triticale), et atteint 35 en arboriculture pour la culture de la pomme (Agreste, 2018, 2017d, 2016). L'Indice de Fréquence de Traitements (IFT) représente le nombre de doses de référence par hectare appliquées pendant une campagne agricole. Il est de 13,3 en viticulture (données 2013), 3,1 en céréales (données 2014 pour blé, orge et triticale) et 33,1 en arboriculture pomme (données 2015) (Agreste, 2018, 2017c,d, 2016). À l'échelle de la France, 82% des surfaces viticoles reçoivent au moins un herbicide durant le cycle de production (Agreste, 2017c).

Enherbement Concernant l'enherbement des parcelles viticoles, 55% des surfaces viticoles françaises ne sont pas enherbées, et 33% ont un enherbement permanent constitué de végétation spontanée (Ambiaud and Grosman, 2016). En Languedoc (hors PO), près de 80% des surfaces ne sont pas enherbées, et seulement 11% des surfaces ont un enherbement permanent spontané. La majorité des exploitations pratique cependant une stratégie de désherbage mixte, combinant désherbage mécanique (travail du sol ou tonte) et chimique (Ambiaud and Grosman, 2016).

Irrigation Une faible proportion des exploitations viticoles pratique l'irrigation des vignes, avec seulement 6% des surfaces irriguées sur le territoire national, et 12% en Languedoc (hors PO) (Agreste, 2017c).

fleurs (selon les régions autour du mois de juin), jusqu'à la nouaison. La nouaison correspond au démarrage de la formation des fruits, qui ont alors la taille de petits pois. Les fruits croissent alors jusqu'à fermeture de la grappe (toutes les baies se touchent). La véraison se produit pendant l'été et correspond à la phase de remplissage et coloration des baies de raisin. Selon les types de raisins et cépages, la maturité des fruits est atteinte entre le 15 août et le mois de septembre. Après les vendanges, la vigne garde encore sa végétation quelques semaines pendant lesquelles des éléments nutritifs sont accumulés comme réserves qui seront mobilisées au débournement suivant. La vigne perd enfin ses feuilles, et entre en phase de dormance hivernale (Fig. 1.1).

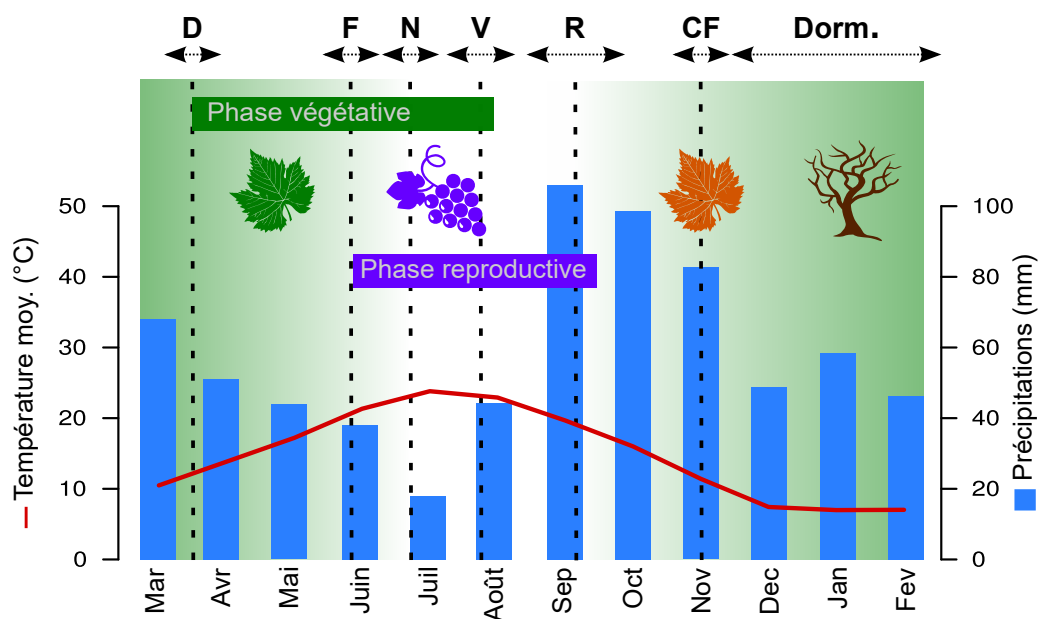


Figure 1.1 Cycle de la vigne et principaux stades phénologiques. Le dégradé représente la période de présence des enherbements en région Méditerranéenne (Frey, 2016). D : débournement ; F : floraison ; N : nouaison ; V : véraison ; R : récolte ; CF : chute des feuilles ; Dorm : dormance. Données climatiques 2005-2015 (Roujan, 34)

1.2.2 Variabilité du rendement de la vigne

La maîtrise du rendement est centrale dans la production de raisins de cuve, et les objectifs de production des viticulteur·rice·s peuvent varier fortement selon le vin élaboré et le type de commercialisation (e.g. AOP, vins de pays, circuit courts, exportation). Au cours du cycle de la vigne, plusieurs opérations techniques consistent à modifier les rapports source-puits au sein de la plante (e.g. effeuillage, ébourgeonnage, écimage) et ainsi maîtriser le rendement, qui peut varier de 20 hL ha^{-1} à 200 hL ha^{-1} selon les exploitations (Guilpart, 2014; Mezière et al., 2009). Ces techniques, avec l'enherbement et l'irrigation, permettent notamment de gérer un certain niveau de stress hydrique éprouvé par la plante, en fonction des objectifs de rendement et de qualité : en effet, un certain niveau de stress hydrique pendant la formation et la maturation des fruits permet de limiter la croissance végétative de la vigne, au profit de l'élaboration des baies (Pellegrino et al., 2006; Poni et al., 2007). La fertilisation a également pour objectif de réguler le rendement et la qualité des moûts pour la vinification. Cependant, l'absorption d'azote par la vigne est d'environ 40 kg ha^{-1} (Conradie, 1986) et les apports d'engrais et amendements organiques restent faibles en viticulture (Boîte 1.2).

Le rendement de la vigne est également particulièrement variable d'une année à l'autre, certaines variations interannuelles pouvant atteindre plus de 35% à conduite identique (Chloupek et al., 2004; Guilpart, 2014; Vasconcelos et al., 2009). Les variations de rendement de la vigne font partie des plus importantes parmi les cultures courantes (Chloupek et al., 2004), et ont des conséquences directes sur le résultat des exploitations viticoles, la qualité des vins, voire l'économie nationale lorsque ces variations sont partagées par plusieurs bassins de production

(Guilpart, 2014).

1.2.3 Élaboration du rendement

Le rendement de la vigne s'élabore, comme beaucoup d'espèces fruitières, sur deux cycles consécutifs : l'année $n - 1$ (campagne précédente) et l'année n (année de la récolte). La formation des inflorescences donnant des fruits l'année n démarre pendant l'année $n - 1$ à l'intérieur des bourgeons latents. Les fleurs terminent leur formation entre le débourrement et la floraison de l'année n . La formation des bourgeons latents de l'année n se déroule entre 20 jours avant et 40 jours après la floraison de l'année $n - 1$, selon la position du bourgeon sur le rameau (Guilpart, 2014; Vasconcelos et al., 2009). La formation des bourgeons latents de l'année n est donc concomitante avec la formation des fruits de l'année $n - 1$, et détermine essentiellement le nombre de grappes par rameau, et dans une moindre mesure, le nombre de fleurs de l'année n . Les opérations de taille pendant la phase de dormance hivernale permettent de maîtriser le nombre de bourgeons pour l'année n .

Au débourrement, le "taux de débourrement" indique le nombre de rameaux produits par rapport au nombre de bourgeons laissés lors de la taille hivernale. L'activité des bourgeons redémarre cependant juste avant le débourrement, et la différenciation des fleurs de l'année n se poursuit alors. Les fleurs continuent leur formation après débourrement, et sont totalement formées au stade 15 à 20 feuilles étalées. Le nombre de fleurs de l'année n est principalement déterminé lors de cette étape, sous l'influence de la température (Guilpart, 2014; Vasconcelos et al., 2009).

Le nombre de fruits par fleur, ou taux de nouaison, est déterminé quant à lui lors de la floraison de la vigne, en fonction du succès de la fécondation et des éventuels avortements d'organes. L'humidité et la température ont un fort effet sur la floraison, ainsi que l'état de nutrition de la vigne (Guilpart, 2014; Vasconcelos et al., 2009). Les stress hydriques et azotés pendant l'étape de floraison de l'année $n - 1$ affectent également la fertilité des fleurs et le nombre de fruits de l'année n (Guilpart et al., 2014). La température et les stress hydriques et azotés affectent également la croissance des baies (Ollat et al., 2002). La phase de véraison (remplissage des baies, accumulation des sucres) est quant à elle sensible à la disponibilité du carbone (relations source-puits) et aux facteurs de stress pouvant affecter la photosynthèse (Guilpart, 2014; Ollat et al., 2002).

1.2.4 Effet d'un enherbement sur les bilans hydriques et azotés

La présence d'un enherbement modifie le bilan hydrique et azoté d'une parcelle viticole. L'ampleur de ces modifications dépend de plusieurs facteurs, entre autres, le choix d'espèces plus ou moins concurrentielles, la période de présence des espèces associées à la vigne (Fig. 1.1, Fig. 1.11), ou la structure spatiale de l'enherbement. Ce dernier facteur représente un levier souvent manipulé par les viticulteur·rice·s afin de maîtriser le niveau de stress hydrique de la vigne (Fig. 1.2). Dans la région Occitanie, la pratique de l'enherbement la plus courante consiste à enherber un inter-rang sur deux (Frey, 2016) (Fig. 1.2).

La figure 1.3 illustre les différents termes des bilans hydriques et azotés d'une parcelle viticole enherbée, à l'échelle d'une année complète (voir Fig. 1.1). Les différents compartiments de

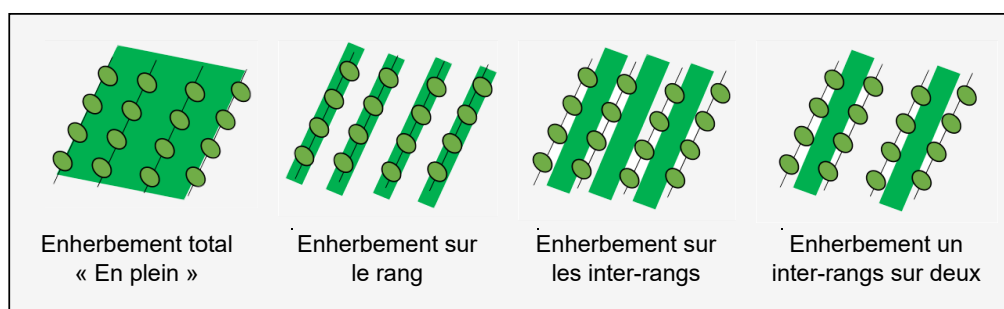


Figure 1.2 Exemples de structures spatiales de l'enherbement viticole. D'après Frey (2016)

sols n'ont pas été détaillés dans ce schéma (voir notamment Bertrand et al. (2018); Celette et al. (2010) pour des bilans hydriques détaillés). Les principaux déterminants de l'état hydrique et azoté des sols sont modifiés par les enherbements :

- Les précipitations et l'irrigation représentent les entrées d'eau dans le système "sol d'une vigne enherbée" (Fig. 1.3). Une faible infiltration des précipitations peut conduire au ruissellement de l'eau hors de la parcelle, et il a été montré que les enherbements favorisaient l'infiltration de l'eau, notamment pendant la période hivernale (Blavet et al., 2009; Gaudin et al., 2010). Lorsque l'eau du sol n'est pas consommée, elle peut être drainée vers les nappes souterraines. La transpiration de la vigne et de l'enherbement représentent également des sorties d'eau pour le système (Fig. 2) (Gaudin et al., 2014). En présence de sol nu, l'évaporation des premiers centimètres de sol réduit leur teneur en eau après les événements pluvieux (non représenté Fig. 2).
- La fertilisation et les amendements organiques sont les principales entrées d'azote dans le système, avec la minéralisation de la matière organique des sols (Fig. 1.3). La destruction ou tonte des enherbements représente une restitution de matière organique dans le système (Fig. 1.3). Les opérations de taille de la vigne (e.g. taille d'hiver, effeuillage, épamprage) ainsi que la récolte sont des pertes d'azote pour le système, notamment lorsque les produits de taille ne sont pas restitués au sol. La dénitrification et la lixiviation représentent également des sorties d'azote du système, en lien avec le bilan hydrique : la disponibilité en eau des sols influence l'activité des microorganismes responsables de la minéralisation de la matière organique et de la dénitrification. La lixiviation est quant à elle liée au drainage de l'eau dans le sol (Celette et al., 2009, 2008; Celette and Gary, 2013) (Fig. 1.3).

1.3 L'entretien des sols au cœur des enjeux en viticulture

1.3.1 Érosion et dégradation des sols viticoles

Les sols agricoles, et particulièrement viticoles, font face à des problèmes de pertes de matière organique et de dégradation de leur structure (Bosco et al., 2013; Panagos et al., 2015; Poepflau and Don, 2013). Ces problèmes sont principalement dus au travail du sol et à la faible fréquence d'amendements et restitutions organiques en viticulture (Bosco et al., 2013; Coll et al., 2011; Salomé et al., 2016), qui ne permet pas d'entretenir le stock de carbone organique, central pour la stabilité des sols (Abiven et al., 2009; Agreste, 2017c; Six et al., 1999). La vigne est

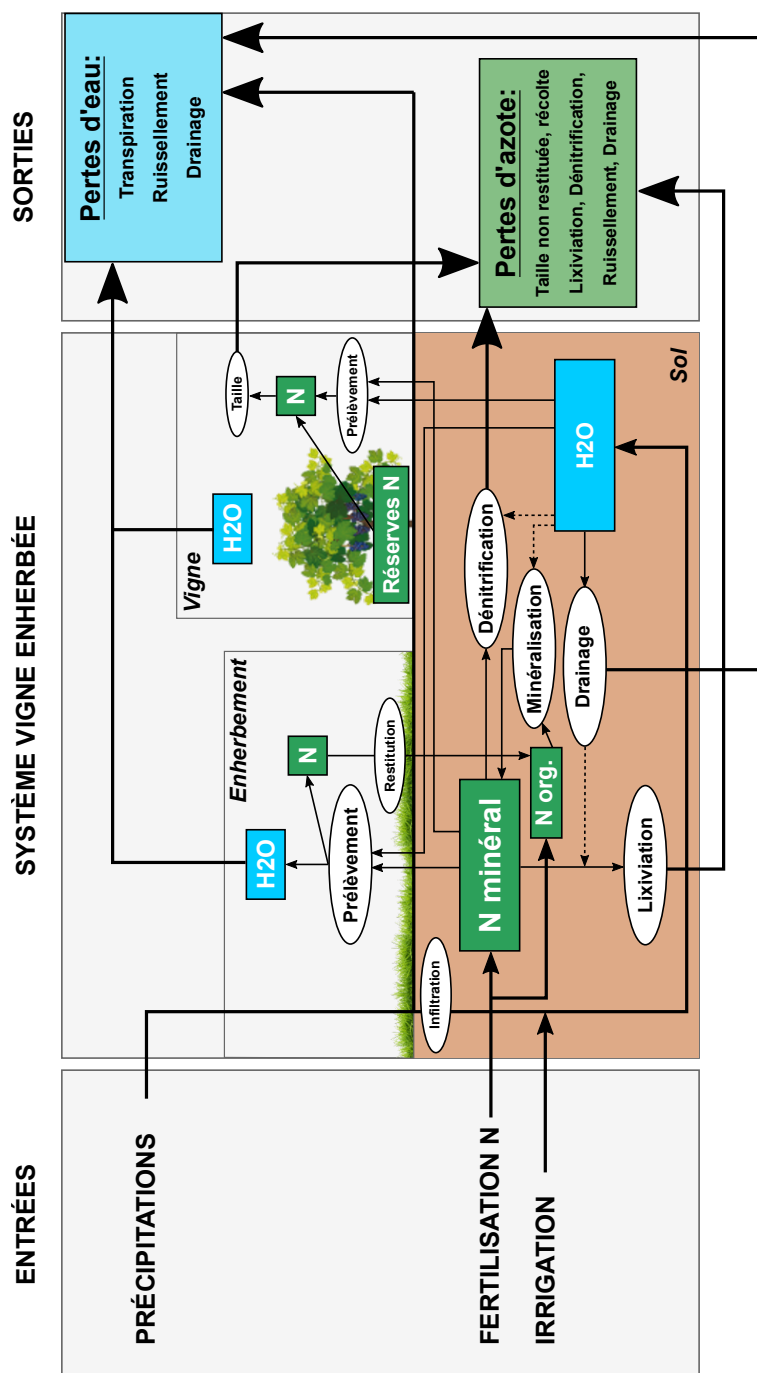


Figure 1.3 Schéma conceptuel illustrant les différents termes des bilans hydriques et azotés dans la parcelle viticole enherbée. Les flèches pleines indiquent les flux d'eau et d'azote, les flèches en pointillés indiquent l'influence de certains facteurs sur les flux. Les pertes d'eau et d'azote sont indiquées dans la partie de droite du schéma

souvent cultivée en coteaux là où d'autres cultures ne pourraient pas être implantées, et les parcelles sont fréquemment désherbées pour limiter les risques de compétition (Ambiaud and Grosman, 2016). La structure en rang des vignobles, combinée à la dormance hivernale de la vigne, expose parfois une forte proportion de sol aux intempéries : l'ensemble de ces facteurs font de la viticulture une des occupations du sol les plus sujettes à l'érosion (García-Ruiz, 2010; Le Bissonnais et al., 2002; Raclot et al., 2009). Le ruissellement de l'eau et l'érosion des sols conduisent également au transport de certaines molécules herbicides qui engendrent ainsi des contaminations des cours d'eau (Louchart et al., 2001).

1.3.2 Pression phytosanitaire dans les vignobles

Les systèmes arboricoles et viticoles font partie des systèmes de culture les plus consommateurs de pesticides, avec la pomme de terre (Boite 1.2). En valeur, la viticulture consomme 14% des pesticides (en valeur) sur le territoire français, pour une surface de seulement 2,7% de la SAU (Agreste, 2017a; Butault et al., 2010), générant une pression environnementale élevée sur ces systèmes et leur environnement. La majorité des produits utilisés en viticulture concerne les fongicides ($IFT_{fongicide} = 11$, Agreste (2017c)) et la lutte contre le mildiou (*Plasmopara viticola*, 52% du nombre de traitement fongicides) et l'oidium (*Erysiphe necator*, 46% du nombre de traitements fongicides). La fréquence des traitements et les quantités importantes épandues lors des campagnes engendrent entre autres des problèmes de contamination des sols par le cuivre, y compris en agriculture biologique (Dagostin et al., 2011; Komárek et al., 2010; Mackie et al., 2012).

L'utilisation d'herbicides représente une faible proportion des traitements réalisés en viticulture, mais concerne néanmoins 82% des surfaces viticoles (Agreste, 2017c). Les adventices sont souvent perçues comme des "mauvaises herbes" qui menacent la production de la vigne, et la majorité des stratégies de désherbage incluent l'usage de désherbants chimiques, dont certains sont épandus sur sol nu (herbicides pré-levée) afin d'empêcher la germination des graines d'adventices (Ambiaud and Grosman, 2016). Certains herbicides ont un fort potentiel de lixiviation et sont à l'origine de contamination de nappes phréatiques et cours d'eau (Battaglin et al., 2014; Louchart et al., 2001). Parmi les herbicides, le glyphosate, molécule la plus utilisée dans les herbicides, est actuellement au centre d'une controverse scientifique (Foucart, 2016; Portier et al., 2016) et politique (AFP, 2017; Jacquot, 2018; Torgemen, 2018) autour de sa dangerosité pour les humains et l'environnement.

1.3.3 Changement climatique

L'importance de la viticulture pour l'économie française (Lemoyne, 2018) contraint la filière à trouver des solutions d'adaptation aux changements climatiques en cours et à venir. Parmi les changements, l'augmentation des températures (IPCC, 2014) risque de modifier et avancer les cycles de production de la vigne. Sous l'effet de cette augmentation, la composition des raisins, évolue ainsi depuis 30 ans vers une plus grande concentration en sucres et moins d'acidité (van Leeuwen and Darriet, 2016). De plus, les contraintes hydriques estivales augmentent également, menaçant dans de nombreux cas le rendement de la vigne (Fig. 1.4, Guilpart et al. (2014); van Leeuwen and Darriet (2016)). L'irrigation fait partie des méthodes envisagées pour s'adapter à la

raréfaction de l'eau en période estivale, mais cette technique est coûteuse pour les exploitant-e-s, notamment par l'achat du système, son pilotage et le coût de l'eau (total d'environ 500 €/ha), mais également pour la société, la vigne étant une des cultures les plus résistantes à la sécheresse, et par ailleurs, non vivrière (van Leeuwen and Darriet, 2016).

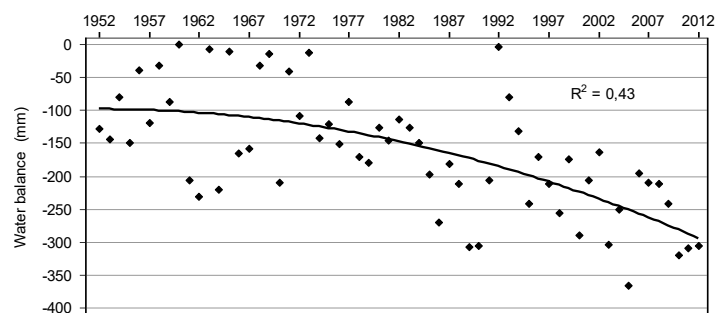


Figure 1.4 Évolution du bilan hydrique d'une campagne viticole dans la région de Saint-Émilion, de 1952 à 2015, d'après Lebon et al. (2003). Source : van Leeuwen and Darriet (2016)

1.3.4 Enherber pour répondre aux enjeux viticoles ?

L'importance de la viticulture dans l'économie française et les différents enjeux auxquels elle se trouve confrontée confirment l'importance de travailler sur des alternatives de systèmes de cultures agroécologiques. L'enherbement des vignobles pourrait ainsi permettre de répondre à de nombreuses problématiques rencontrées par la filière, en fournissant des services pour les viticulteur-riche-s et pour la société (Zhang et al., 2007). Entre autres, l'enherbement permet de lutter contre les adventices par le semis d'un couvert adéquat, réduire l'incidence des maladies cryptogamiques en diminuant la vigueur de la vigne, ou limiter les impacts des ravageurs en attirant la faune auxiliaire. De plus, cette pratique permet de réduire les contaminations des sols, voire les décontaminer par l'action des plantes et des organismes du sol en interaction. Les effets bénéfiques de l'enherbement des vignes sur le ruissellement des eaux et l'érosion des sols sont également soutenus par de nombreuses études (e.g. Durán Zuazo and Rodríguez Pleguezuelo (2008)). Enfin, les amplitudes thermiques peuvent être réduites en présence d'un enherbement, limitant ainsi certains effets du changement climatique sur la production.

Cependant, cette pratique présente des risques de pertes de rendement de la vigne à travers la compétition pour l'eau et les nutriments entre la vigne et les enherbements. Une enquête réalisée en 2016 dans la région Occitanie (Frey, 2016) a montré que 23% des personnes interrogées désherbaient les parcelles pendant la dormance hivernale, et 25% n'enherbaient les vignes que pendant cette période. Les risques de stress pour la vigne et de pertes de rendement sont les principaux facteurs limitant l'adoption de cette pratique par les viticulteur-riche-s (Frey, 2016). Pour limiter ces risques et obtenir les services visés, il est important de raisonner la gestion de ces enherbements au même titre que les cultures traditionnelles de rente.

La partie suivante synthétise les différents services et dysservices fournis par ces "cultures de service" en viticulture, ainsi que les leviers qu'il est possible de manipuler afin de piloter les services écosystémiques dans les vignobles.

2 Pilotage des cultures de services pour la fourniture de services écosystémiques en vignoble

Cette partie a fait l'objet d'une publication dans la revue Agriculture, Ecosystem & Environment :

Garcia, L., Celette, F., Gary, C., Ripoche, A., Valdés-Gómez, H., Metay, A., 2018. Management of service crops for the provision of ecosystem services in vineyards: A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 251, 158–170

Version auteur : <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01614417v2/document>

Abstract

Service crops are crops grown with the aim of providing non-marketed ecosystem services, i.e. differing from food, fiber and fuel production. Vineyard soils face various agronomic issues such as poor organic carbon levels, erosion, fertility losses, and numerous studies have highlighted the ability of service crops to address these issues. In addition to their ability to increase soil organic matter and fertility, and reduce runoff and erosion processes, service crops provide a large variety of ecosystem services in vineyards such as weed control, pest and disease regulation, water supply, water purification, improvement of field trafficability and maintenance of soil biodiversity. However, associating service crops with grapevines may also generate disservices and impair grape production : competition for soil resources with the grapevine is often highlighted to reject such association. Consequently, vinegrowers have to find a balance between services and disservices, depending on local soil and climate conditions, on their objectives of grape production and on the nature and temporality of the ecosystem services they expect during the grapevine cycle. This study proposes a review of the services and disservices provided by service crops in vineyards, and a framework for their management. Vinegrowers' production objectives and pedoclimatic constraints form the preliminary stage to consider before defining a strategy of service crop management. This strategy assembles management options such as the choice of species, its spatial distribution within the vineyard, the timing of its installation, maintenance and destruction. These management options, defined for both annual and long-term time scales, form action levers which may impact cropping system functioning. Finally, we underline the importance of implementing an adaptive strategy at the seasonal time scale. Such tactical management allows adapting the cropping system to observed climate and state of the biophysical system during the grapevine cycle, in order to provide targeted services and achieve satisfactory production objectives.

Keywords Cover crop, sustainable viticulture, agroecology, ecosystem services, trade-off management

2.1 Introduction

Viticulture is one of the most erosion-prone land uses (García-Ruiz, 2010) : soils often present poor organic carbon levels (Coll et al., 2011; Salomé et al., 2016), some vineyards are located on steep slopes and shallow soils where heavy rain events generate runoff, and soil tillage

exacerbates soil losses (Le Bissonnais and Andrieux, 2007). Such degradation of soil quality may bring serious problem for wine production as soil represents a key component of the concept of terroir (van Leeuwen et al., 2004). Thus, protection of soils is a major issue in viticulture.

In a recent regional survey, the adoption of cover crops in Mediterranean vineyards relied on expected improvements in biodiversity, soil organic matter (SOM), erosion control and trafficability (Frey, 2016). This survey highlighted how the practice of cover cropping may provide solutions to a large number of issues in viticulture. However, it was not systematically adopted depending on the technical and pedoclimatic context and the related risk of competition for soil resources. Indeed, 49% of French vineyards were cover cropped in 2010, permanently (39%) or not, over all (11%) or part of their surface area (Ambiaud, 2012). Strong discrepancies among regions were observed, some (e.g. Alsace, Bordeaux) being more than 85% cover cropped, others (e.g. Champagne, Provence, Languedoc) being less than 30% cover cropped. Low cover cropping would be due in Champagne to technical constraints (narrow inter-rows) and high yield objectives and in Mediterranean regions to limited soil water resources. Yet the high variability of practices among grape growers in the same region also reveals uncertainties about the proper way of managing cover crops to fulfill a set of production and environmental objectives.

In the literature, cover cropping has been extensively assessed in a variety of soil and climate conditions across the world, largely under Mediterranean climate : South Africa (e.g. Fourie (2012); Fourie et al. (2001)), Australia (e.g. Dinatale et al. (2005); Quader et al. (2001)), California (e.g. Baumgartner et al. (2008); Ingels et al. (2005); Steenwerth and Belina (2008b)), Italy (e.g. Ferrero et al. (2005); Pardini et al. (2002)), Spain (e.g. Gago et al. (2007); Marques et al. (2010); Ruiz-Colmenero et al. (2011)), Chile (e.g. Ovalle et al. (2007)), France (e.g. Celette et al. (2008); Gaudin et al. (2010); Ripoche et al. (2010); Schreck et al. (2012)). Beyond soil protection, these studies identify a large variety of ecosystem services provided by cover crops in vineyards, such as weed control, pest and disease regulation, water supply, water purification, field trafficability, soil biodiversity and carbon sequestration.

Daily (1997) defined ecosystem service (ES) as the “conditions and processes through which natural ecosystems, and the species that make them up, sustain and fulfill human life”. Cultivated farmland is a specific ecosystem with the main objective of providing food, fiber and fuel (Swinton et al., 2007). While supporting and regulating ES generally promote food production, some ecosystem disservice (EDS) tend to hinder it. Competition for soil resources (e.g. water and nitrogen) is a good example of cover crop disservice (Celette and Gary, 2013; Ruiz-Colmenero et al., 2011). Cover crops can achieve provisioning, supporting and regulating functions (e.g. food production, improvement of soil fertility and physical features, water availability, diseases, pests and weeds control), but can also provide more environmental and cultural benefits (e.g. water purification, carbon sequestration, biodiversity conservation and landscape aesthetics). Agriculture sits at the interface of ES and EDS as it both provides and receives services and disservices : managing agricultural ecosystems means “optimizing the flows of ES and EDS to and from agriculture” (Zhang et al., 2007).

Cover crops need to be properly managed to provide services while avoiding disservices. As the knowledge of cover crop species and their suitable management may be long to master and because this practice also involves supplementary costs and long-term economic returns, vine-growers may be discouraged to adopt it (Dunn et al., 2016). Methods for evaluating the achie-

vement of services in cropping systems, and for designing agroecosystems providing targeted services have recently been proposed in the scientific literature (Gaba et al., 2015; Rapidel et al., 2015; Schipanski et al., 2014). ES management has to be driven through various action levers i.e. management options that impact cropping system at both short and long-term time scales. Composition (e.g. crop species and varieties) and structure of cropping systems (e.g. spatial arrangement, rotations) may lead to different sets of potential services achieved by agroecosystems. Several methods of selection of species according to targeted services have been proposed, such as multicriteria decision analysis (Ramírez-García et al., 2015), or trait-based approaches (Damour et al., 2015; Tardy et al., 2015). Sowing densities, strip arrangements, field architecture, plant diversity are other management options that can impact potential services (Gaba et al., 2015). Tactical decisions (e.g. mowing, irrigation or fertilization) also participate in driving ES and EDS. Tactical decisions concern technical operations at seasonal time scale, depending on climate and state of the biophysical system during the crop(s) cycle(s). Flexibility and adaptive management are recognized to be relevant to reach an adequate balance between ES and EDS (Ripoche et al., 2010, 2011b). ES are time-dependant, as some services accumulate gradually while others integrate over long time periods (Schipanski et al., 2014). Schipanski et al. (2014) also underscored the time-sensitivity of field management, introducing a management risk proxy in their analysis, e.g. risk of crop yield loss or failure of cover crops to establish. Thus, temporality of services should be taken into account when analysing and evaluating ES provision in cropping systems.

We will now use the term “service crops” in reference to grapevine associated crops. This is to emphasize the purpose of such a crop but also the importance of considering these plant communities as another crop that needs to be managed.

The principal objective of this paper is to produce a framework for the management of service crops in vineyards for wine grape production. To build such a framework, we first identify the major ES and EDS documented for service crops in vineyards and the main associated biophysical functions. Then, we discuss the balance between ES and EDS and we highlight the dependency of the provision of ES on the context and the management levers vinegrowers can use to promote them. We conclude with our framework proposal which relies on all previous analyses made along the paper.

2.2 Services and disservices of service crops in vineyards

ES and EDS provided by service crops in vineyards can be classified into two categories. Input services and disservices are provided by service crops to vineyard, i.e. impacting the agricultural system (upper portion of Figure 1.5). Output services and disservices are provided by service crops from vineyard (lower portion of Figure 1.5).

2.2.1 Supporting and regulating services for viticulture

Soil physical properties and water budget Service crops may protect soil from water and wind erosion in vineyards (Le Bissonnais et al., 2004; Novara et al., 2011). They improve the stability of soil aggregates (Goulet et al., 2004) and protect them from the impacts of rain drops, reducing aggregate breakdown and soil detachment (Dabney et al., 2001). Service crops also prevent

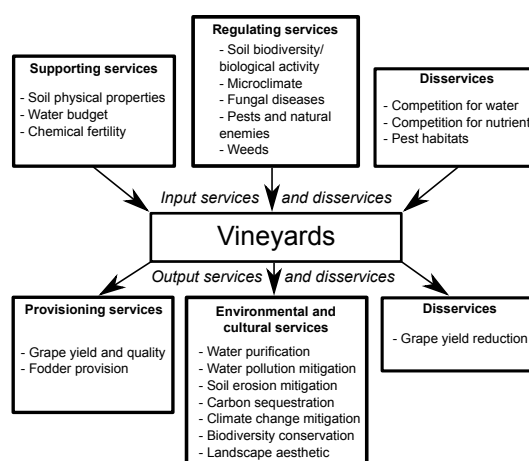


Figure 1.5 Ecosystem services and disservices expected from service crops in vineyards

soil crusting and sealing (Durán Zuazo and Rodríguez Pleguezuelo, 2008). As an example, a 4-year experiment measuring water erosion in Gerlach troughs under various treatments (tillage, *Secale cereale* and *Brachypodium distachyon* service crops) showed soil loss reductions by 91% and 93% with *Secale* and *Brachypodium*, respectively (Ruiz-Colmenero et al., 2013). The ability of service crops to reduce surface runoff largely depends on the covering rate (Andrieux, 2007).

Moreover, service crops maintain favourable soil structure and porosity in vineyards (Ferrero et al., 2005; Polge de Combret-Champart et al., 2013) as in other cropping systems (Hermawan and Bomke, 1997). As a consequence, service crops improve water infiltration and reserve re-filling during the rainy season (Gaudin et al., 2010). This better infiltration is partly linked to the soil surface properties : service crops increase soil surface roughness, and the root system increases soil macroporosity (Leonard and Andrieux, 1998). As a consequence, soil surface hydraulic conductivity is improved (Wassenaar et al., 2005). During rainfall events, when soil is saturating, hydraulic conductivity of soil surface decreases, leading to surface water runoff. However, this decrease in soil hydraulic conductivity appears to be lower in presence of a service crop (Joyce et al., 2002). Water infiltration during rainfall events is also increased because the service crop leaf area reduces the kinetic energy of raindrops and increases the residence time of water at the soil surface (Meisinger et al., 1991; Wassenaar et al., 2005). Finally, soil moisture at field capacity and soil water retention capacity are increased, due to an improved soil structure and a potential increase in soil organic matter (Morlat and Jacquet, 2003).

The ability of service crops to improve rainfall infiltration and enhance soil water storage is particularly interesting in areas where precipitation occurs during winter over a relatively short period of time in a series of heavy rainfall events. Indeed, this additional water may benefit the vine during the subsequent year (Gaudin et al., 2010). However, competition may occur as this additional water could be partly or totally transpired by the service crop (Celette et al., 2008; Thorup-Kristensen et al., 2003). In semi-arid conditions with low precipitation during the summer period, competition for water may impair grapevine yield at both year n and year $n+1$ (Guilpart et al., 2014). In contrast, in overly-wet soils, the water uptake by service crops may enhance soil water extraction and create better conditions for vine growth (Unger and Vigil,

1998). Mulching techniques may also decrease soil evaporation (Unger and Vigil, 1998) and prevent runoff and erosion from vineyard soils (Prosdocimi et al., 2016c).

Growing service crops in the inter-row is also known to increase soil resistance to compaction and improve bearing capacity (Ferrero et al., 2005; Polge de Combret-Champart et al., 2013). As a consequence, trafficability in vineyards may be improved. Depending on the grass species and the structure of their root systems, service crops could restore compacted soil (Blanco-Canqui et al., 2015).

Soil chemical fertility Soil nutrients and organic matter content can be affected by the presence of service crops (Fourie, 2012). Service crop effects differ according to their specific function, i.e the processes changing the ecosystem state or interacting between two components of the ecosystem (Jax, 2005), for example decomposition or nutrient recycling. Service crops provide various services in relation to soil fertility, as nitrogen (N) supply (green manures, i.e. growing plants that are mown or ploughed in order to provide N to the soil), or leaching reduction (catch crops, efficient scavengers of residual soil nitrate (NO_3^-) (Thorup-Kristensen et al., 2003). This N taken from the soil is generally made available to the co-occurring or subsequent crop by the destruction of service crops (e.g. mowing, tillage) and their decomposition and mineralization (Patrick et al., 2004). Service crops can be an alternative to chemical N-fertilizer addition and a source of input savings (Hartwig and Ammon, 2002). Competition for nitrogen may occur, as available N can be depleted by service crops during grapevine dormancy, and stuck in an organic form (alive or dead plants) before being released by mineralization (Thorup-Kristensen et al., 2003). It is known that the amount of nitrogen made available for the next or associated crop will depend on the C/N ratio of the service crop (Finney et al., 2016) and the biomass produced (Vrignon-Brenas et al., 2016). Indeed, service crop mixtures including leguminous and non-leguminous species can combine NO_3^- leaching reduction and green manure services, thus improving N use in cropping systems (Tribouillois et al., 2016).

On the contrary, service crops may also decrease nitrogen availability for grapevines, both directly and indirectly. During growth, service crops may take up and immobilize N, thus becoming unavailable for grapevines. Service crops can also take up soil water so that mineralization and the resulting inorganic N supply for grapevines are reduced in a dry soil (Celette et al. (2009), Figure 1.6).

Little information exists on the effects of service crops concerning the status of other nutrients (Thorup-Kristensen et al., 2003). Uptake of soil phosphorus (P), potassium (K), and manganese is reported with different legume and non-legume species in greenhouse studies. In the case of annual cropping systems, (Takeda et al., 2009) reported that soil phosphatase activity and microbial P, both representing the potential of P mineralization, were enhanced with rye, whereas rapeseed had minor effects on the soil P parameters. (Ovalle et al., 2007) reported an increase in P and K levels in the soil, for vineyard intercropped with subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.), burr medic (*Medicago polymorpha* L.) and balansa clover (*Trifolium michelianum* Savi) after two years of intercropping. However, Blanco-Canqui et al. (2015) reported that service crops could sometimes decrease available soil P by uptake and conversion into organic form.

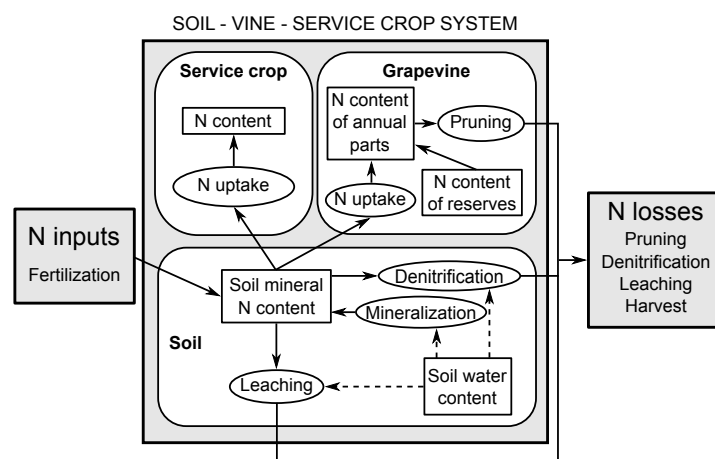


Figure 1.6 Conceptual model of nitrogen losses during service crop and grapevine growth period (adapted from Guilpart et al. (2011)). The existence of two N uptake arrows from the same soil N content pool suggests the risk of competition

Soil biodiversity and biological activity Service crops impact soil fauna abundance and biodiversity (Coll et al., 2009). Rahman et al. (2009) found that permanent vegetation increases beneficial nematodes, i.e. free-living populations, and tends to decrease plant-parasitic populations. Service crops and reduced soil perturbation provide resources that maintain higher trophic levels in soils (Sánchez-Moreno et al., 2009). Additionally, compared to soil tillage, the introduction of service crops and mulches has a positive impact on earthworm abundance and activity (Coll et al., 2011; Peigné et al., 2009; Vrsic, 2011). Schreck et al. (2012) also underlined that chemical weeding can favour overall earthworms abundance (non-disturbed soil) but may also decrease the number of specific populations (epi-aneccic worms) and cause toxic stress, cellular dysfunction or apoptosis for earthworms. They reported that growing service crops in the inter-row seems to be the best environmental practice.

Service crops may also enhance arbuscular mycorrhizas fungi development which can form mutualistic symbiosis with many plants including grapevine (Cheng and Baumgartner, 2006), and may have a positive impact on microbial biomass and soil biological activity (Ingels et al., 2005; Steenwerth and Belina, 2008b,a). Service crops may favour microbial abundance and activity in Cu contaminated soils (common observation in organic vineyards) by enhancing soil organic matter (Mackie et al., 2014). However, in some cases service crops can favour inorganic N immobilization because of microorganism demand (Peregrina et al., 2012; Thorup-Kristensen et al., 2003).

Microclimate and regulation of fungal diseases At the beginning of spring when temperature is increasing, service crops could maintain relative humidity in the field and canopy, and increase frost risk and damage (Sánchez et al., 2007). This increase in relative humidity inside the canopy can also favour fungal disease development (Valdés-Gómez et al., 2011). On the contrary, in cases of strong grapevine growth, intercropping service crops can prevent the excessive vegetative and reproductive development of grapevines and increase potential evapotranspiration, reducing in fine fungal development (Guilpart et al., 2017; Valdés-Gómez et al.,

2011). In most cases, a reduction in plant growth combined with an increase in plant or crop porosity reduces infection efficiency and spore dispersal (Calonnec et al., 2013). The reduction of vegetative growth also impacts the canopy microclimate, with drier conditions limiting the development of grey mould (Valdés-Gómez et al., 2011). The introduction of service crops may also improve soil biological activity, leading to a faster decomposition of vine residues which are habitats for *Botrytis cinerea* primary inoculum. (Jacometti et al., 2010) found a correlation between canopy aeration (often enhanced under service crops treatments) and berry skin strength, a source of grape resistance to disease infection. They highlighted that the mulched grass in vineyards was linked to the highest level of berry phenolic compounds, which have antifungal properties.

Finally, during extreme climatic events such as heat waves, service crops and mulches may mitigate soil reflection and thus reduce possible damage to grapes. A survey of Australian vinegrowers allowed these observations (Webb et al., 2010) but documented experiments are lacking concerning the underlying mechanisms.

Regulation of pests and natural enemies Growing service crops may play a role in the regulation of pests in vineyards as a part of a conservation biological control strategy to protect grapevines (Fiedler et al., 2008). Service crops may introduce plant diversity (e.g. floral strips) into the vineyards that could shelter natural enemies (Liguori et al., 2011; Woltz et al., 2012). Some authors suggest that this role would be improved if selected service crop species are native plants, which cover a larger flowering period than non-native ones (Fiedler et al., 2008). Several mechanisms may explain how a service crop shelters natural enemies. In some cases, microclimate factors are likely to be involved (Bugg and Waddington, 1994). More generally, the availability of alternative foods in the form of floral resources and/or prey or hosts in the non-crop vegetation may have contributed to the observed effects (Landis et al., 2000).

However, other studies indicate inconsistent or limited benefits of such service crops in vineyards on natural enemies (Bugg and Waddington, 1994). Service crops could also shelter grapevine pests and viruses (Hanna et al., 2003), and in some cases increase pest attacks (Wermelinger et al., 1992).

For example, grass cover may act as a host for soil-borne pathogens or nematodes. Castillo et al. (2008) highlighted how weeds may host plant parasitic nematodes which could then contaminate grapevine root systems. Some service crop species (e.g. *Vicia sativa*) could be good hosts for Root-knot nematodes. Indeed, root-lesion nematodes appeared to prefer perennial service crops and weeds rather than annual service crops which are sown annually or biannually (Quader et al., 2001). Other experiments suggested that plant parasitic nematodes were suppressed by predatory nematodes under service crop treatments, where soils supported better food web structure (Coll et al., 2009). Another mechanism involved in the reduction of pest pressure is the production of allelochemicals by service crops. Some authors suggest selecting Brassica species which are known to have direct deterrent or toxic effects on plant parasitic nematodes (Addison and Fourie, 2008).

Weed control Several studies highlight the ability of service crops to control weed infestation, particularly during the winter period (Baumgartner et al., 2008). Weed control is a relevant

service expected from service crops as weed species could be source of important competition with grapevines for soil resources such as water and nitrogen (Lopes et al., 2004). Service crop management becomes part of the whole management of the agro-ecosystem (Tixier et al., 2011), and could be considered as a non-specific biological method of pre-emergence weed control (Fourie et al., 2001). Moreover, service crops could decrease herbicide use in agriculture as service crops can have weed suppression effects (Tworkoski and Glenn, 2012).

Service crop establishment (seed germination and emergence, juvenile growth) and soil covering rate (competition for light) are important factors that contribute to weed suppression in agrosystems (Migłecz et al., 2015; Tardy et al., 2015). With low soil disturbance, competitive exclusion by the dominant species arises (Townsend et al., 1997). Weed community structure and dynamics can be affected by growing service crops as competitive exclusion should occur on weeds, the service crop being the dominant species. In a Californian vineyard, Steenwerth et al. (2016) observed shifts in weed community composition, comparing tilled and sown plots (oat and a mix oat/legumes). In Mediterranean climate, similar results were found in experiments that compared soil tillage and service crop treatments, with evidences of changes in weed community structure and dynamics (Monteiro and Lopes, 2007), and lower infestation by weeds under sown service crops (Gago et al., 2007). In other cropping systems, weed suppression was positively correlated to service crop biomass (service crop dominance on weeds) and C/N ratio (N retention, decomposition rate) (Finney et al., 2016; Vrignon-Brenas et al., 2016).

Mulch management is essential for weed suppression as it depends both on the features of crop residues and on the targeted weeds to suppress (Ranaivoson et al., 2017). The difficulty is to find a service crop that efficiently competes with winter weeds and produces enough mulch in summer to impede the emergence of summer weeds (Fourie, 2010). Allelochemical compounds released by residue decomposition play a role in weed suppression as they reduce weed seed germination and growth (Lou et al., 2016).

Weed seed predation may increase with vegetation cover (Meiss et al., 2010). Vegetation cover changes the habitat for seed predators : it modifies light and temperature at the soil surface, affects soil characteristics and gives alternative food systems for predators (leaves, larvae). Dead plant material can form substrates for predator reproduction, and service crops may be used as a shelter for seed predators, decreasing the risk of being predated by other animals. Consistent preferences of seed predators for certain weed species indicates that seed predation may be another cause of the observed weed community shifts (Meiss et al., 2010).

2.2.2 Environmental and cultural services

Mitigation of water pollution and water purification Service crops potentially increase the nutrient use efficiency of vineyards (Celette et al., 2009; Dabney et al., 2001) and so reduce potential sources of groundwater pollution. Both the amount and timing of N uptake by service crops depend on several factors such as soil and climate conditions, the service crop species and its management (Dabney et al., 2001; Thorup-Kristensen et al., 2003). Nitrate leaching may be reduced with a service crop by the direct uptake of this residual soil nitrogen, but also by decreasing runoff (García-Díaz et al., 2017) and stimulating microbial activity which could promote nitrate immobilization and recycling (Peregrina et al., 2012).

The reduction of surface runoff (García-Díaz et al., 2017) and soil erosion (Raclot et al.,

2009), may reduce a source of surface water pollution with suspended solids (organic or not) and pesticides (Alletto et al., 2010). As service crops reduce surface runoff and improve water infiltration, pesticides penetrate better into the soil where they can be degraded. However, associated cropping or mulch practices can increase pesticide leaching when enhancing soil hydraulic conductivity (e.g. macroporosity induced by roots). Moreover, an increase in soil organic matter content in the topsoil layer (as often observed in systems with service crops) may lead to more pesticide retention and fewer molecules available, avoiding their degradation by microorganisms (Alletto et al., 2010). The balance between retention and degradation depends, above all, on soil characteristics and active substance types. Komárek et al. (2010) underlined that a vegetation cover enhances microorganism diversity in soil and supports fungicide degradation, and associated with erosion control, service crops may decrease copper contamination by runoff from vineyards.

Carbon sequestration and mitigation of climate change As service crops can increase soil organic matter (SOM) in the topsoil layer, they may contribute to carbon sequestration. However, with a permanent service crop, soil organic matter content changes in the topsoil layer only (Fourie, 2012; Ruiz-Colmenero et al., 2011), and this change is generally slow : Celette et al. (2009) observed no significant change of SOM content with a permanent service crop over a four year period, while Morlat and Jacquet (2003) observed a significant increase in SOM in the topsoil layer after 17 years of permanent grass cover. In contrast, some studies highlight significant increase in SOM content, depending on the service crop species, after only three years (Belmonte et al., 2016; Marques et al., 2010). The service crop biomass production also contributes to the sequestration process but could be limited in case of a reduced dry matter production, because of poor soil quality or unfavourable climate condition for example (Celette et al., 2009; Coll et al., 2011; Salomé et al., 2016).

According to Arrouays et al. (2002), a permanent grass cover in vineyards increases carbon storage in soils. Such carbon storage was estimated at $0.49 \pm 0.26 \text{tC ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$ (20-years projection scenario); other authors later confirmed this range of values (Freibauer et al., 2004). Salomé et al. (2016) found similar results for carbon content under permanent plant cover. Williams et al. (2011) showed that scaling up vine management to landscape level, by maintaining wildlands in mosaic organization with vineyards, could be beneficial for increasing overall C stocks. As for carbon balance, it is important to take into account the global carbon footprint of vineyard cropping systems as mechanized soil tillage and service crop mowing can increase CO₂ production from fossil fuels.

Different studies suggest that no-till and service crops lead to an increase in N₂O emissions of vineyards soils (Garland et al., 2011; Steenwerth and Belina, 2008a). In no-till situations, the same results were shown, especially in poorly-aerated and compacted soils (Rochette, 2008). In contrast, (Rochette, 2008) showed that no-till practice would not have a negative impact in good aerated soils; thus, a service crop, which favours soil porosity, might counteract the negative impact of no-till practices on N₂O emissions. However, these works also highlight that N₂O emissions are low in vineyards. These low values could be the consequence of generally low fertilized situations and dry conditions (Garland et al., 2011). Comparisons between N₂O-measurement studies should be done with caution, soil texture being a strong driver of N₂O

emissions through its water content (Yu et al., 2017).

Conservation of biodiversity and wildlife Service crops could increase the insect biodiversity in specialized vineyard areas where the habitats are less diverse and where insects are mainly represented by crop parasites (Dinatale et al., 2005). For example, some species, e.g. clover species, might be attractive for gophers (Ingels et al., 2005) : service crops could therefore enable wildlife conservation in some areas (Smallwood, 1996). Smallwood (1996) found predatory vertebrate species in systems with service crops (this observation was also made by the farmers), which could help controlling vertebrate pest population, keeping their damages to an economically acceptable level. Gurr et al. (2003) underline that lots of birds and small mammals use grassy field margins to live in and find food resources. In biodiversity and conservation corridor research, service crops seem to be the most useful vegetation for providing wildlife food sources over the winter period (Kinross et al., 2002).

Landscape aesthetics Service crops in vineyards can also improve the aesthetic value of farms and landscapes and attract more visitors (e.g. tourists groups) and might lead to an economic benefit for farmers (Gurr et al., 2003; Smallwood, 1996).



Figure 1.7 Intercropped vineyard with flowering spontaneous vegetation in south of France (©Hélène Frey)

Some authors estimated the monetary value of ES (Costanza et al., 1997; Porter et al., 2009). Landscape aesthetics, with nitrogen turnover, food and raw material production, form the largest monetary contribution from ES : the aesthetic values of arable farms was estimated at USD 138, 262 and 332.ha-1.year-1 for cereals, pasture and wooded arable landscapes, respectively (Porter et al., 2009). Giving a value to habitat management (biological pest control, wildlife and biodiversity conservation, landscape aesthetics) could give a financial reason to farmers for preserving or restoring natural communities in their farms (Fiedler et al., 2008). Non-market valuation techniques also exist and could be useful to take into account this kind of cultural service in public policy decisions (Swinton et al., 2007).

The interactions between ES provided by habitat management (e.g. landscape aesthetic, biodiversity and wildlife conservation, pest regulation by natural enemies) show the importance of

managing vineyards at the landscape level to make service crop practices effective for ES supply (Fiedler et al., 2008; Kinross et al., 2002; Landis et al., 2000).

2.3 A framework to handle the complexity of managing service crops : services *vs.* disservices, context and timing

2.3.1 Managing the balance between services and disservices

Managing support services : the example of soil water and nitrogen availability

Managing the balance between grape yield and berry quality is of particular importance in wine production. Both excessive water availability and severe water stress can alter berry development and the resulting wine quality. On the one hand, grapevine should experience a moderate water stress after the flowering stage to limit grapevine vegetative development and control the formation of grape yield and quality (Deloire et al., 2004; Gaudin et al., 2014; Pellegrino et al., 2006). On the other hand, over intense water stress may jeopardize grape yield at year n but also at year $n+1$ (Fourie, 2011; Guilpart et al., 2014). Consequently, depending on the objective of grape yield and quality, a specific time-course of low to moderate water stress can be defined. Pellegrino et al. (2006) suggested optimal classes of FTSW (Fraction of Transpirable Soil Water, a water stress indicator) from budburst to harvest for the management of premium red wine production, considering water stress effects on vine growth and berry production (Figure 1.8). Other authors suggest that a moderate water stress, managed with deficit irrigation or partial rootzone drying, may improve berry quality (dos Santos et al., 2007; Lopes et al., 2011).

Phenological stage	B	F	BC	V	H
Processes	← Light interception efficiency →		← Berry formation →		← Berry ripening →
Optimal FTSW values (vine water status)	FTSW > 0.6	0.6 > FTSW > 0.47	0.33 > FTSW > 0.25	0.25 > FTSW > 0.1	

Figure 1.8 Optimal change over time of the classes of the indicator of vine water status FTSW (Fraction of Transpirable Soil Water) for a premium red wine production. The main processes characterizing the phenological phases are indicated. B : budburst; F : flowering; BC : bunch closure; V : veraison; H : harvest. Adapted from Pellegrino et al. (2006)

Nitrogen nutrition is also an important issue in vineyards : excessive fertilization might lead to an abundant vegetative development, competing with and then impairing berry maturation (Conradie, 2005). Fertilizers (notably organic ones) are thus barely used or non-existent in some wine growing regions (Celette et al., 2009), which can generate very poor soils (Coll et al., 2011; Salomé et al., 2016). Introducing a service crop in vineyards induces competition with the grapevine for water and nutrients. This competition may be particularly prejudicial for grape yield

in non-irrigated vineyards where water resource may be highly limiting. It largely depends on the age of the vines : Ruiz-Colmenero et al. (2011) found that the impact of a competitive species such as *Brachypodium* on grape production was lower for an old rainfed vineyard (more than 40 years) than for two younger rainfed vineyard (4 years), certainly due to a better distribution of the vine root system in soil (deeper for old vineyard) and a greater capacity for water uptake. It also largely depends on the chosen species and their management (Fourie, 2012). Significant soil nitrogen uptake (e.g. up to 40 kg ha⁻¹ for well-established *Festuca arundinacea* Shreb cover) by the service crops were observed, reducing available N for the grapevine (Celette et al., 2009). The N uptake was low, compared to that observed in other cropping systems as fodder production, but it represented up to 50% of the estimated soil N mineralization. Service crops also compete indirectly for nitrogen by reducing soil nitrogen mineralization as they might change soil temperature slightly, and strongly reduce soil water content (Celette and Gary, 2013). By contrast, Fourie (2012) measured higher inorganic N content under N-fixing service crops compared to bare soil or straw mulch treatment, suggesting that such species selection could reduce competition for nitrogen with grapevines. Other studies have shown the interest of some species entering into summer dormancy to avoid over intensive water competition without destroying them (Volaire and Lelièvre, 2010).

Such competition between the service crop and grapevines is less critical to consider in irrigated and/or fertilized conditions. Nevertheless, even without any irrigation or fertilization, competition may stay moderated by the service crop management (Celette et al., 2009). A non-permanent service crop with barley (*Hordeum vulgare* L.), sown at fall period and buried after grapevine flowering allows for maintenance of higher N content in the soil during the spring period, in comparison with a permanent service crop (*Festuca arundinacea* Shreb). During dry years, non-irrigated grapevines with the non-permanent service crop experienced water stress even comparable to chemically controlled treatment, as service crop growth was also limited by water stress (Celette and Gary, 2013). Finally, the same study suggests that mowing the permanent service crop could moderate or stop its water and N uptake.

Managing a regulation service : the example of biological regulation

Introducing service crops in vineyards may be a direct action lever to increase conservation biological control of pests in agroecosystems. Indeed, this technique may provide flowers or other resources and a better quality habitat for natural enemies. This was examined in vineyards by adding flowering buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) and assessing its effect on the parasitism rate of the leafroller (Lepidoptera : Tortricidae) larvae (Berndt et al., 2006). Recently, Irvin et al. (2016) assessed the effect of an irrigated buckwheat service crop on populations of beneficial insects and grape pests in a commercial organic vineyard in southern California. They highlighted that flowering buckwheat was extremely attractive to beneficial insects at the beginning of the trial and also might enhance the abundance of generalist predators. The increase in leafhopper density was attributed to their preference for well-irrigated, vigorously growing vines. In contrast, Berndt et al. (2006) showed that parasitism of leafhoppers was very variable and not always explained by the introduction of buckwheat flowers in the vineyards. These results show that habitat manipulation can enhance parasitism rate but is very tricky to manage

to reduce damage done by leafrollers (Berndt et al., 2006). Its effectiveness varies depending on the year or the service crop species. For instance no significant influence was observed for white clover (*Trifolium repens*) and mowed sod (*Dactylis glomerata*).

The movement of natural enemies from floral resources is of particular importance in habitat manipulation research. The distance to which they disperse has consequences for the deployment of floral resources to improve insect natural enemy fitness (Scarratt et al., 2008). Thus, to favour the biological regulation of pests, the landscape scale must also be considered in the design of the agroecosystem (Woltz et al., 2012). To reduce grapevine growth and maintain yield, trade-offs between grape yield and grapevine susceptibility to diseases must be evaluated : Guilpart et al. (2017) showed that water stress at flowering was strongly correlated with both grape yield and susceptibility to diseases (powdery mildew and grey mould), suggesting that service crop management could be a relevant lever to drive soil water status and reach win-win situations.

Managing an environmental service : the example of runoff mitigation

Le Bissonnais and Andrieux (2007) measured runoff water flow and amounts of suspended particles under four soil management strategies : total chemical weeding, spontaneous service crop chemically or mechanically destroyed, and a service crop mixture of 40% *Lolium perenne* and 60% *Festuca rubra*. In such experiments, the service crop mixture had the lowest amount of water runoff, runoff coefficient and soil particle amount lost by runoff, and the highest rainfall threshold for erosion triggering. Novara et al. (2011) also found significant erosion reduction in the presence of service crops, and measured different cumulative soil loss amounts depending on the species. Moreover, the ability of service crops to reduce surface runoff strongly depends on the covering rate (Louw and Bennie, 1991; Novara et al., 2011). Louw and Bennie (1991) measured high runoff when seedlings were too small for a complete soil cover. These experiments highlighted how management levers such as species choice or seedling rate may impact service provision as erosion control.

Service crops are likely to compete with grapevines for water and nutrients, and management strategies should be optimized regarding production objectives. Vinegrowers often decide to cover smaller surfaces to reduce competition with grapevines (e.g. a service crop is maintained only on one inter-row out of two) but such practice also reduces the ability of the service crop to control surface runoff and soil erosion. Ruiz-Colmenero et al. (2011) showed that service crops such as cereals (*Hordeum vulgare* and *Secale cereale* in their experiment) could have a positive impact on runoff and erosion without impairing grape production if cereals were properly managed and mown during the season to mitigate the competition for nutrients. This confirms the results of other experiments in vineyards (Marques et al., 2010) and olive orchards (Gomez et al., 2003).

2.3.2 Context and phenology dependency of ES provisioning

Soil and climate conditions The importance of services and disservices caused by the presence of service crops largely depends on soil and climate conditions. Salomé et al. (2016) identified three Mediterranean soil types regarding their carbonate content, stoniness and texture, and

analyzed 23 soil quality indicators under various fertilization, weeding and service crop strategies. A temporary service crop significantly changed soil organic carbon and microbial biomass carbon contents compared to a bare soil for only two out of the three soil types. Soil carbonate content was thought to explain such differences, as calcareous soils present more stable soil functioning (buffering of nutrient availability) that may mask the effect of management practices (Salomé et al., 2016). Climate is also a relevant factor impacting ES provisioning and the feasibility of service crop practices. For example, the Mediterranean climate (e.g. South of France) is characterized by mild and rainy winters, drought in summer, and rainfall can be scarce in spring. In such conditions, and when no irrigation is possible, vinegrowers often decide to sow service crops after the grape harvest and to destroy the associated service crop between late winter and grapevine flowering to avoid competition for water. In a Semi-Continental climate (e.g. East of France), winter can be harsh, and rainfall are more regularly distributed through the year. Service crops would freeze in winter, and sowing generally occurs in spring or in summer periods as competition for water is less feared. Those differences between climates (rainfall abundance and distribution along the year, extreme temperatures) could have consequences on service crops management (e.g. destruction period, risk of competition with grapevine) and ES provisioning.

Temporality of services Even if some services can be quite “general” or constant along the year (e.g. SOM improvement), most of ES are time-dependent, and may vary following abiotic (e.g. rainfall occurrence and amount) and biotic (e.g. vine and crop physiology and phenology) conditions. It is essential to take into account the dynamics of ES provision for the management of service crops (Schipanski et al. (2014), Figure 1.9). Thus, after vine budburst, crop protection requires soil trafficability because of possible rainfall events : on average French vineyards supported 19 pesticide sprays in 2013 (Agreste, 2017c). After budburst, grapevine growth starts to generate nitrogen absorption (Wermelinger, 1991), and service crop management should be thought to reduce possible competition for soil resources and eventually to promote inorganic nitrogen release to the system (N supply service).

In summer, berry formation and ripening occurs when rainfall events become scarce and temperatures increase. As overly intense water stress can severely impair grape yield, it is important to preserve the water resource in soils (Guilpart et al., 2014). In Mediterranean non-irrigated conditions, mulch formed at budburst after service crop destruction may protect the soil and enhance water availability for grapevines by reducing soil evaporation or increasing rainfall efficiency. Mulch biomass and its persistence at the soil surface depend on management : selection of service crop species, destruction date and machinery (mowing machine, roller-crimper, etc.). The use of perennial species with the trait of summer dormancy may aid maintenance of a mulch without destroying the service crop (Volaire and Lelièvre, 2010).

After the grape harvest, the build-up of N reserves generates another peak of nitrogen absorption (Wermelinger, 1991) and supplying N with service crops may be relevant again. Heavy storm events can be frequent at this period, and erosion risk in sloped vineyards is very high : erosion control will depend on farmers’ management strategies (presence of mulch, sowing date). In winter, rainfall is more frequent and other services such as soil water refilling and N leaching prevention are expected from service crops, and the choice for suitable species could fa-

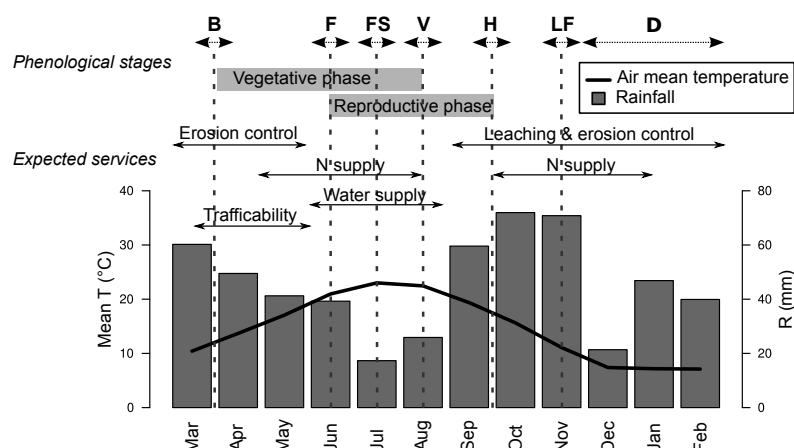


Figure 1.9 Temporality of expected services in vineyard (Mediterranean region, France). The figure is structured in 3 parts : in the top the grapevine phenological stages (B : budburst, F : flowering, FS : fruit setting, V : veraison, H : harvest, LF : leaf fall, D : dormancy); in the center the ecosystem services provided by service crops in vineyards according to the period when they are expected; in the lower part Mediterranean climatic data (rainfall and mean temperature) averaged on 2005-2015 period for Roujan station (south of France)

your this service (e.g. catch crop implantation (Thorup-Kristensen et al., 2003)). This sequence of ES needs is largely dependent on the mean climate and soil conditions as previously mentioned.

The temporality of ES provisioning is important to consider across timescales that are longer than the annual cycle due to the perennial nature of the grapevine. While some services can be realized at a seasonal or yearly scale (e.g. weed control, water infiltration, nitrogen supply...), others require a long-term period. For example, organic matter may take several years to increase in soils in the presence of a service crop (Morlat and Jacquet, 2003). The time needed for the biotope to reach a new equilibrium prompts to study the service of biodiversity conservation after several years only.

Short and long term temporal scales have to be considered and not disconnected in order to understand when and how ES emerge over time, and manage the balance between ES properly. Thus, service crops require an adapted management in order to satisfy the farmer's objectives.

2.3.3 Framework for the management of service crops and ecosystem services

Farmer's objectives and constraints To determine vinegrower's objectives and constraints, the first step is the identification of the purpose of using service crops, i.e. which ES are targeted. The number of targeted ES determines the level of complexity of the cropping system and its management, and the trade-offs to seek (Rapidel et al., 2015). In agriculture, provisioning services (i.e. food and fiber production) are certainly the first target, as farmer's income directly comes from these ES. However, provisioning service may be associated with other ES such as supporting and regulating services. The farmer's production objective determines most of the subsequent choices concerning the management strategy for the service crops. Then, pedoclimatic conditions (e.g. soil type, soil depth, slope, climate zone) also play a key role in choosing the levers of service crop management that can be activated, pertaining to strategic scale or tactical

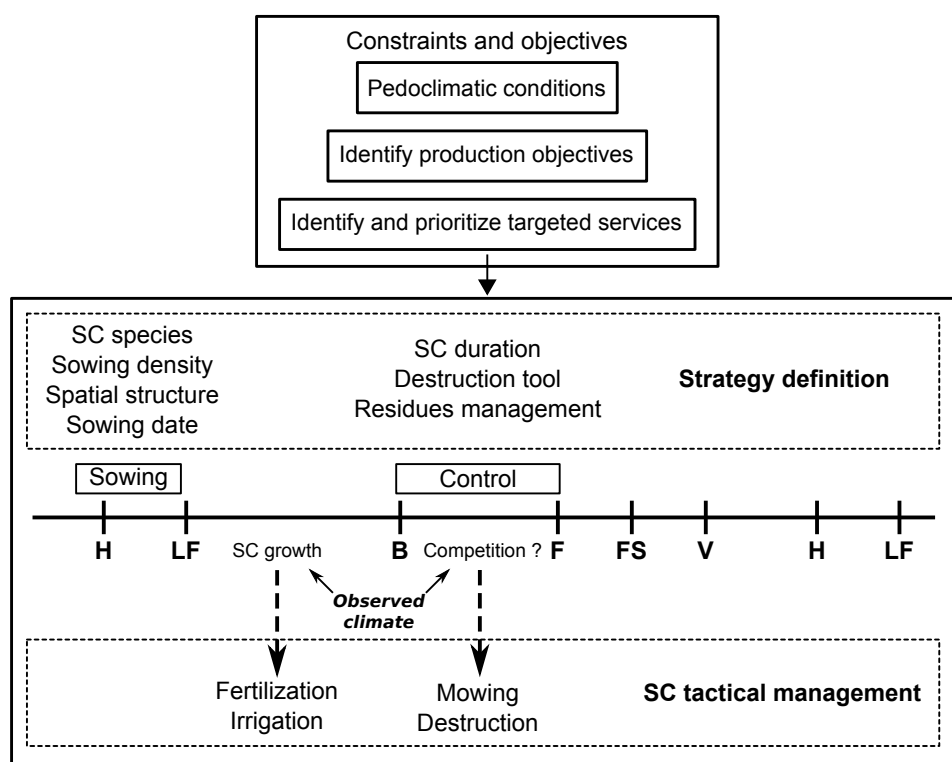


Figure 1.10 Framework for the choice and management of service crops (SC) in vineyards. Constraints and objectives (part 2.3.3) allow to design the strategy, from sowing to service crop control. Depending on observed climate which drives the service crop growth and the risk of competition with grapevine, tactical adjustments can be achieved to provide ecosystem services and satisfy production objectives. H : harvest, LF : leaf fall, B : budburst, F : flowering, FS : fruit setting, V : veraison

decisions (Figure 1.10).

Service crop strategy design The design of a service crop management strategy in vineyards deals with annual and long-term scales. Associated management levers relate to species choice (sole or mixtures) and installation (sowing date and density), spatial structure in the vineyard, service crop duration and destruction tool (Figure 1.10 “strategy definition”). The choice of spontaneous or sown cover is also a part of the farmer’s strategy (Delabays et al., 2006; Ruiz-Colmenero et al., 2011). Spontaneous vegetation is made up of local weeds that can be controlled and/or destroyed during the vine cycle. Spontaneous vegetation can be preferred as it embodies a costless intercropping option and may offer interesting trade-offs between ES (Kazakou et al., 2016). However, the production of biomass may be less important than with sown species (Steenwerth et al., 2010). Slow soil coverage or strong competition for water resources are other disadvantages that may be found with spontaneous vegetation (Delabays et al., 2006; Pardini et al., 2002; Ruiz-Colmenero et al., 2011). In the case of sown species, vinegrowers should take into account seed availability and cost, additional workload for seedbed preparation and sowing. However, bred species (e.g. shallow-rooted) could help reducing competition with grapevines (Delabays et al., 2006), and largescale commercial availability allows selecting species

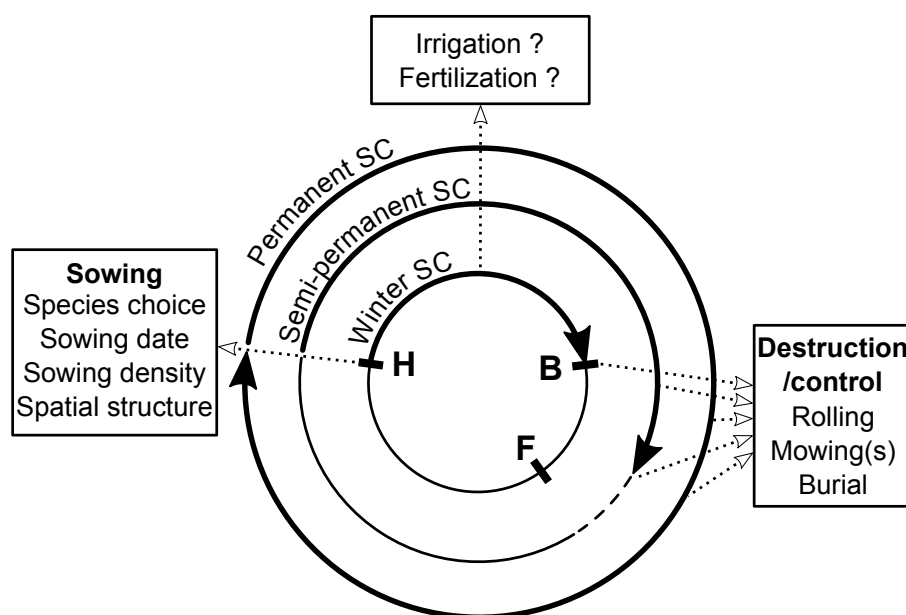


Figure 1.11 Service crops (SC) management plans in Mediterranean region. H : harvest ; B : budburst ; F : flowering

and cultivars suited to different environments (Pardini et al., 2002). Moreover, choosing sown species can be interesting to reach one or several specific services, such as long-term SOM improvement with grasses, N-fixation or rapid decomposition for N supply using legumes (Guerra and Steenwerth, 2012).

Sowing density and spatial structure form levers which can be used to reduce competition with grapevines, or to favour biomass production (Santi et al., 2016). Spatial structure refers to service crop location in the field : full surface, only rows or inter-rows, one inter-row out of two or more (Figure 1.7). Such a choice impacts competition between service crops and grapevines, and thus berry production, particularly in non-irrigated conditions (Ripoche et al., 2011a). Sowing one inter-row out of two might act as partial root-zone drying (PRD) technique, without altering grapevine yield and improving berry quality (Poni et al., 2007; Lopes et al., 2011).

The sowing date is a relevant lever impacting service crop emergence and establishment. In vineyards, studies present little variability, as service crops are generally sown in autumn when soil surface conditions are favourable (Celette et al., 2009, 2008; Novara et al., 2011; Pardini et al., 2002; Ruiz-Colmenero et al., 2011). When targeting nitrate uptake as a service, to avoid leaching, service crops sown in summer are more effective, provided that the weather favours the service crop emergence and establishment (Constantin et al., 2015).

Depending on targeted services, service crop duration, destruction tool and residue management are essential management levers. Service crop duration is linked to the temporal complementarity between grapevines and service crops, and can be adjusted to reach specific services. Figure 1.11 presents three different temporal management strategies for vineyard associated crops, with an example for the Mediterranean region. Winter service crops refer to service crops

destroyed at grapevine budburst, thus only present during grapevine dormancy. In contrast, a permanent service crop is present all through the grapevine cycle. Semi-permanent service crops are destroyed or mown between budburst and harvest depending on climate conditions. Finally, destruction tool and residue management are levers that can produce contrasted ES. Steenwerth et al. (2010) measured soil respiration (primary loss of carbon from ecosystems) under two service crop management practices : mowing and tillage. In the tillage treatment, respiration rates increased up to three times compared to rates measured under mowing. At the same time, burying residues with tillage appears to be more effective for N mineralization (Radice et al., 2016). No-till practices are mainly used to produce mulch that may, for example, reduce runoff and erosion (Prosdocimi et al., 2016b). As residue fragmentation helps decomposition by microorganisms, using a roller-crimper may produce more persistent mulch. The roller-crimper also decreases production costs as it requires less energy than a running a mower or pulling a plow, and avoids the use of herbicides (Ashford and Reeves, 2003).

Adaptive strategy and tactical management Tactical levers concern more technical operations at a seasonal time scale. Tactical operations mainly depend on climate and state of the biophysical system during the crop(s) cycle(s) (Figure 1.10). Field indicators such as predawn leaf water potential or tensiometers can give information about soil and crop water status. For example, grapevine irrigation can facilitate service crop persistence while avoiding over intensive water stress for grapevines (Gaudin and Gary, 2012). Furthermore, the option of irrigating or fertilizing service crops could be considered by vinegrowers (Fourie et al., 2005; Messiga et al., 2016). Fourie et al. (2005) found that oat dry matter production without fertilization represented only 21.6% of oat dry matter produced with fertilization, suggesting that service crop fertilization could be relevant to reach desired biomass before destruction. In another study, organic and industrial wastes were applied together with service crop treatments (Messiga et al., 2016). They showed that coupling service crops and soil amendments (bio-wastes and nutrient-rich industrial by-products) permitted provision of mineral N and available P as classical mineral fertilizers, and improved soil quality (i.e. organic carbon, organic nitrogen, microbial biomass).

The destruction date remains one of the main tactical management levers in vineyards with service crops : in the case of a lack of water early in the season, service crop destruction may stop the transpiration flux and preserve soil water reserves. A short analysis of 10 studies dealing with service crop management issues in a wide range of climates suggests that water availability (represented here as averaged annual rainfall) may be a relevant factor driving service crop destruction or mowing dates in vineyards (Figure 1.12, see also Guerra and Steenwerth (2012)).

Ensuring durable grape production and runoff mitigation is possible only if adaptive management is applied. Ripoche et al. (2010) carried out simulations of different service crop management options (duration, surface, species) to analyse the balance between yield and runoff mitigation. Results showed that rigid strategies that do not allow for annual adjustments increased the risk of failure. In another study, Ripoche et al. (2011b) simulated flexible strategies, i.e. strategies including management options that are responsive to climate and condition of the biophysical system (Figure 1.13). This ability to modify management over the years allows combining seasonal and long term management, more closely fitting the idea of “sustainability” (Jackson et al., 2010). Agricultural operations such as seedbed preparation or destruction

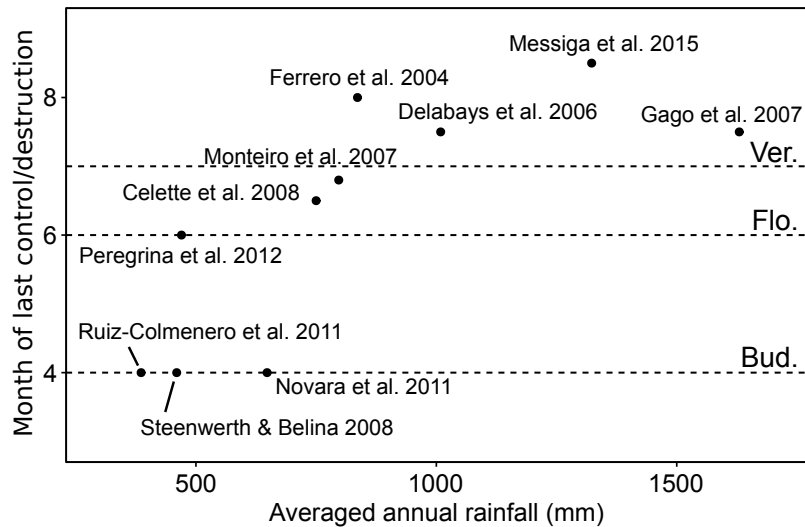


Figure 1.12 Months of the year (in the Northern hemisphere) corresponding to the last service crop mowing or destruction plotted against averaged annual rainfall given in the 10 cited studies. Bud : budburst ; Flo : flowering ; Ver : veraison

of the associated crop were driven by feasibility conditions (e.g. soil moisture in relation with soil tillage, tractor traffic). Simulations showed that flexibility improves sustainability of the vineyard (Figure 1.13). Then, sowing another service crop in the following year could provide a runoff mitigation service (Ripoche et al., 2011b).

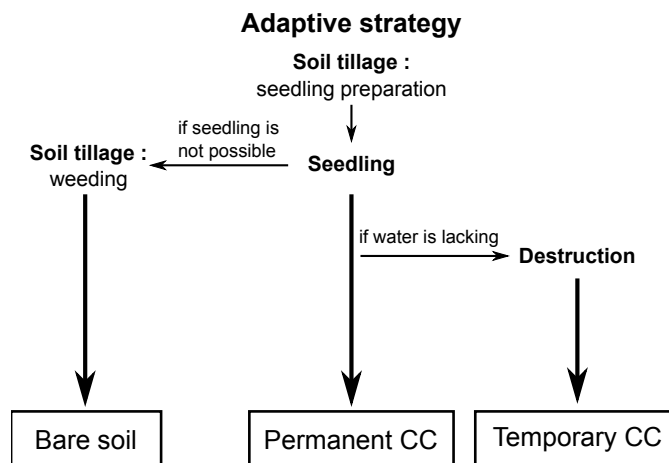


Figure 1.13 Example of adaptive strategy for inter-cropped vineyards (from Ripoche et al. (2011b))

Such flexibility and annual adjustments highlight the need for indicators of system functioning. Soil and water status are essential information allowing farmers to manage water resources, by irrigation or service crop destruction for example. Using tensiometers within the rooting zone at various depths seems to be relevant to easily measure soil water dynamics, and trigger grapevine irrigation when risk of water stress is increasing (Forey et al., 2016). Model-

based evaluations of water stress risk are interesting tools that could help monitor irrigation (Gaudin and Gary, 2012). For example, the fraction of transpirable soil water (FTSW) appears to be well correlated to plant water stress (Sinclair and Ludlow, 1986) and models such as WALIS (Celette et al., 2010), validated in several situations (Delpuech et al., 2010), can be used by professionals to predict water deficit zones at the vineyard scale and to monitor irrigation (Dufourcq et al., 2013). Robust indicators of service crop development are also needed for service crop management. For example, Vrignon-Brenas et al. (2016) used the aboveground biomass of the service crop as an indicator of weed control and N supply. They identified a minimum threshold of about 2 t ha^{-1} to provide these ES efficiently. A minimum grass covering rate of 50% was found to be necessary to significantly increase water infiltration rates during rainstorm events (Andrieux, 2007; Wassenaar et al., 2005). Moreover, identifying grapevine stress indicators would be relevant to coordinate vine and service crop management, along with soil resources (Celette and Gary, 2013).

2.4 Conclusions

This paper reviews most of ecosystem services and disservices that can be provided by service crops in vineyards, and proposes a framework for their management. The genericity of most processes may lead to a larger application of the framework, in other cropping systems or with other types of service crops. As an example, we can assume that such a framework could be used for the use of cover crops in arable cropping systems. Nevertheless, the management levers permitted in such cropping systems would be different, as the type and importance of the different expected services. We also underscore the importance of considering long-term objectives in vineyard systems, given that grapevines represent a woody perennial crop. This framework also could be adapted for managing buffer strips and hedgerows, which could be viewed as a service crop within the agricultural landscape. We used the term service crops to highlight the large variety of ES that can be supplied by such crops. Moreover, this term underlines the main objective of growing service crops, which is the provision of services more than marketed products. This might change the management of such service crop in comparison to “cash crops” (e.g. grape, wheat, rice, soybean) which are set to produce marketed products first. Such cash crops are also susceptible to provide ES to the agroecosystem but we distinguished them from services crops as the main expected service from them is the provision of food, fiber or energy that can be sold. We showed that the provision of ES largely depends on farmers’ strategies and the tactical operations they set up : service crops need to be managed as does any other crop grown with direct economic purpose. Although not systematically adopted among vinegrowers, the introduction of service crops is developing and could help farmers to overcome the frequent issues that vineyards face (organic matter losses, erosion. . .). As competition with grapevines remains the main reason for service crop rejection, more research is needed to find appropriate species according to the targeted services, and tactical management options to achieve trade-offs between ES without impairing farmers’ economic return.

Acknowledgements

The authors are grateful to Elaine Bonnier for English language corrections, and H el ene Frey

for her beautiful picture. This research benefited from research activities carried out in the FertilCrop project, in the framework of the FP7 ERA-Net programme CORE Organic Plus.

3 Ecologie fonctionnelle, approche par les traits des plantes

3.1 Diversité et fonctions des plantes dans les écosystèmes

3.1.1 Définition des fonctions des plantes et des écosystèmes

L'écologie fonctionnelle est une des disciplines de l'écologie permettant d'étudier la diversité des organismes dans les écosystèmes, notamment concernant ses déterminants et ses effets sur le fonctionnement des écosystèmes (Garnier et al., 2016, 2013). L'étude de la diversité des écosystèmes demande en premier lieu de pouvoir quantifier cette diversité. Une première approche, fréquente en écologie, consiste à dénombrer les différentes espèces d'un écosystème, et quantifier ainsi sa diversité taxinomique. Plusieurs limites existent cependant à cette approche : d'une part, le fait que le concept d'espèce est toujours sujet à débat dans la communauté scientifique (De Queiroz, 2007; Wheeler and Meier, 2000); d'autre part, le concept d'espèce n'est pas informatif sur le fonctionnement des plantes dans les écosystèmes, et plusieurs espèces peuvent avoir des fonctionnements similaires dans un même écosystème. Enfin, le nombre d'espèces sur terre est colossal (environ 9 millions) et seule une faible proportion de ce nombre est actuellement décrite (Garnier et al., 2016; Mora et al., 2011). **L'écologie fonctionnelle permet de s'affranchir des limites taxinomiques des espèces, en étudiant plutôt les fonctions que réalisent les organismes dans les écosystèmes, quels que soient leurs taxons.** Le terme de fonction possède cependant plusieurs significations, selon l'échelle d'analyse considérée. Jax (2005) soulignent ces différentes significations en écologie : "La fonction se réfère [...] aux processus et aux relations causales desquelles ils émergent, aux rôles des organismes dans un écosystème, à l'ensemble des processus qui déterminent le fonctionnement d'un écosystème, jusqu'aux services fournis par un écosystème pour l'homme et les autres organismes (Jax, 2005). Dans leur ouvrage "Diversité fonctionnelle des plantes", Garnier et al. (2016) proposent une définition plus large du terme de fonction : "activité déterminée dévolue à un élément d'un ensemble ou à l'ensemble lui-même" (CNTRL, 2018). Selon les échelles considérées, la fonction peut référer à la division cellulaire, au transfert d'information génétique, à la croissance et la reproduction des organismes, la pollinisation, la productivité ou encore la production d'O₂ atmosphérique (Fig. 1.14). **L'étude de l'adéquation entre les organismes et leur environnement est centrale en écologie fonctionnelle, et permet de proposer des réponses à deux questions majeures : quels sont les facteurs environnementaux qui filtrent, i.e. qui sélectionnent, les espèces dans les écosystèmes et qui contrôlent leur fonctionnement? Quels sont les impacts des espèces sur le fonctionnement des écosystèmes?**

3.1.2 Premiers systèmes de classification

La première classification non-taxinomique des plantes date de la Grèce antique, et est l'œuvre de Théophraste, philosophe grec et fondateur de la botanique. Sa classification des plantes en "arbres", "arbrisseaux", "sous-arbrisseaux" et "herbes" consiste en une première ébauche de l'approche fonctionnelle (Garnier et al. (2016); Weiher et al. (1999), voir ci-dessous); différents systèmes de classification se sont ensuite développés au cours du temps (voir le Tableau 1.2 de l'ouvrage de Garnier et al. (2016, 2013) pour un historique détaillé des étapes importantes du

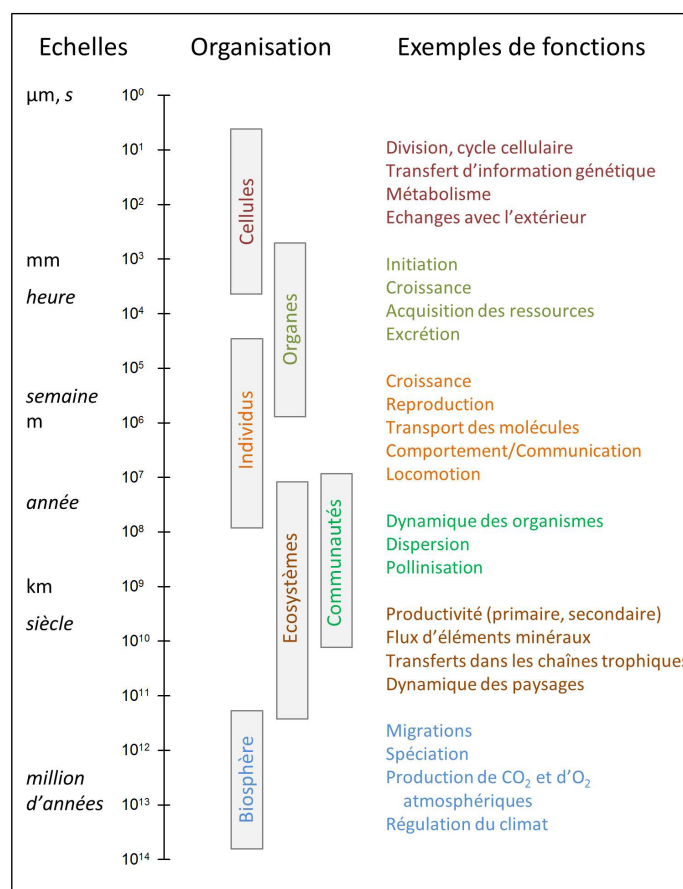


Figure 1.14 Exemples de fonctions et échelles spatio-temporelles associées. Source : Garnier et al. (2013)

développement de l'approche fonctionnelle jusqu'à la fin du XX^{ème} siècle).

Parmi les classifications les plus influentes pour la communauté scientifique se trouve celle proposée par Grime (1977, 1974), qui définit alors **trois stratégies écologiques primaires permettant d'étudier la diversité des plantes dans leurs écosystèmes**. La première stratégie concerne les plantes dites "**compétitrices**", qui ont de **fortes capacités d'acquisition des ressources** (e.g. croissance rapide, grande stature, forte absorption racinaire) et un **faible investissement reproductif**, et seraient par conséquent favorisées dans des milieux où ces capacités peuvent s'exprimer, c.à.d. où **l'intensité des perturbations et les stress abiotiques sont faibles** (Grime, 1977). La deuxième stratégie, "**stress-tolérante**", concerne les espèces à **faible vitesse de croissance**, qui favorisent la **conservation des nutriments et la durée de vie des organes**, généralement peu sensibles à la saisonnalité. Cette stratégie serait favorisée dans des milieux subissant de **faibles perturbations mais également pauvres en ressources** (e.g. ombrage, aridité, concentration du sol en nutriments). Enfin, les plantes dites "**rudérales**", possédant une **croissance rapide qui leur permet de terminer leur cycle rapidement, et de fortes capacités de reproduction** (Grime, 1977). Ces espèces produisent de grandes quantités de graines, capables de survivre longtemps dans les sols et de germer rapidement dans les conditions adéquates. Ces plantes se-

raient ainsi favorisées dans les **milieux riches en nutriments et très perturbés** (e.g. intempéries, incendies, labour, herbivorie, pathogènes). Grime (1977) établit le **modèle "CSR"** représentant les trois stratégies ainsi que les différentes combinaisons existantes entre ces stratégies (i.e. stratégies secondaires, Fig. 1.15). Les caractéristiques utilisées par Grime (1977) pour classer les espèces sont appelées "traits" et constituent **l'outil de référence pour l'étude des organismes en écologie fonctionnelle**.

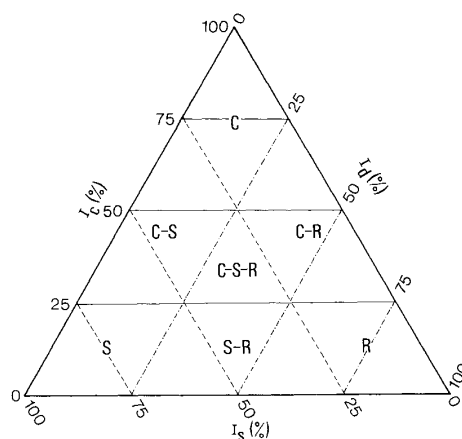


Figure 1.15 Le modèle "CSR" établi par Grime (1977). Ic : importance relative de la compétition; Is : importance relative des stress; Id : importance relative des perturbations. Source : Grime (1977)

Ce modèle a fait l'objet de multiples débats scientifiques (Craine, 2007, 2005; Enquist, 2010; Grace, 1991; Grime, 2007; Tilman, 2007), mais est cependant encore mobilisé dans des études récentes (e.g. Storkey, 2006; Storkey et al., 2013).

3.2 Approche fonctionnelle, ou "trait-based approach"

3.2.1 Les traits et marqueurs fonctionnels : une question d'échelles

Un trait est défini comme une "caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique héritable et mesurable au niveau de l'individu, de la cellule à l'organisme dans son ensemble, sans référence à l'environnement ou à d'autres niveaux d'organisation" (Garnier et al., 2016; Violle et al., 2007b). L'importance du niveau "individu" provient du fait qu'il est au centre du processus de sélection naturelle : les individus perçoivent leur environnement, et s'ils sont adaptés, survivent et se reproduisent. Ces capacités de survie sont permises par certains gènes chez les individus, et l'évolution consiste en des modifications de fréquences de ces gènes chez les individus. **C'est au niveau de l'individu que s'exprime donc l'adaptation, et cette échelle est fondamentale pour étudier la diversité des plantes**, ses déterminants et ses effets dans les écosystèmes (Garnier et al., 2016). Certains traits peuvent être considérés comme indicateurs des fonctions des plantes (Fig. 1.16). Violle et al. (2007b) précisent que la valeur d'un trait prise à un moment et en endroit donné est appelée un "attribut" du trait. **Les termes "marqueurs" et "marqueurs fonctionnels" ont été utilisés pour décrire ces mêmes caractéristiques**

quel que soit le niveau d'organisation : organisme, i.e. "trait" sensu Violle et al. (2007b), population, communauté ou interactions avec d'autres organismes (Damour et al., 2015; Garnier et al., 2016, 2004).

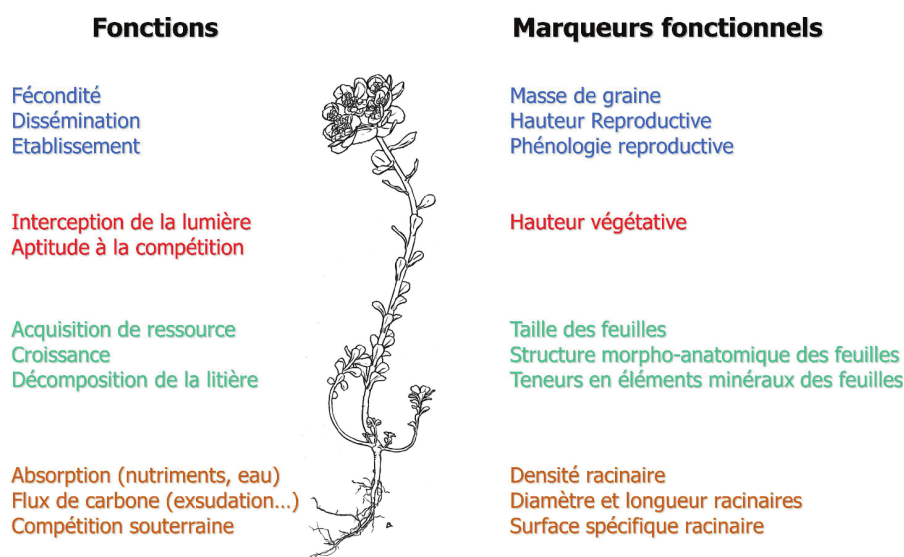


Figure 1.16 Marqueurs fonctionnels et fonctions associées à différents niveaux de l'individu. Dessin réalisé par Baptiste Testi, source : Garnier et al. (2013)

Ces marqueurs sont le reflet de l'adaptation des organismes à des environnements différents, et forment des indicateurs simplifiés de leur fonctionnement : par exemple, certains traits foliaires permettent d'estimer la croissance foliaire, ou bien encore la masse de graines d'une plante permet d'estimer sa fécondité (Garnier et al., 2016). Dans les études d'écologie fonctionnelle, on considère généralement les moyennes des marqueurs fonctionnels pour chaque espèce comparée, correspondant aux moyennes des attributs mesurés sur différents individus de la même espèce. L'hypothèse sous-jacente utilisée dans ce genre d'étude est que **la variabilité des traits entre espèces est supérieure à la variabilité des traits au sein d'une espèce** (McGill et al., 2006), et que la hiérarchie entre espèces est conservée dans des environnements différents (e.g. Garnier et al. (2001); Roche et al. (2004)).

À l'échelle d'une communauté, la structure fonctionnelle correspond à la distribution des valeurs de traits au sein de la communauté. Les traits moyens des espèces composant les communautés sont souvent utilisés dans ces approches (e.g. Pérez-Ramos et al. (2012)). Différentes métriques permettent de décrire la structure fonctionnelle d'une communauté. Une de ces métriques est basée sur l'hypothèse du "mass-ratio" (Grime, 1998), qui stipule que **l'influence des traits d'une espèce sur les propriétés de son écosystème est relative à la contribution de l'espèce dans la biomasse totale de la communauté** (Garnier et al., 2004; Grime, 1998). Le calcul d'un "trait moyen pondéré", ou CWM pour "community-weighted mean" (Garnier et al., 2004; Ricotta and Moretti, 2011), s'établit de manière suivante :

$$CWM = \sum_{i=1}^n trait_i \times p_i \quad (1.1)$$

Où $trait_i$ correspond à la moyenne des attributs mesurés sur l'espèce i , p_i est la biomasse relative de l'espèce i dans la communauté, et n le nombre d'espèces dans la communauté.

Il existe également d'autres métriques pour décrire la structure fonctionnelle d'une communauté : par exemple, la diversité fonctionnelle (FD) représentant la distribution des valeurs des traits des espèces autour de la moyenne de la communauté, la diversité quadratique de Rao ou encore la dispersion fonctionnelle (Laliberte and Legendre, 2010; Ricotta and Moretti, 2011). Selon l'échelle spatiale considérée, les traits mesurés ou les questions étudiées, il apparaît important de prendre en compte la variabilité intraspécifique des traits, ou intraspecific trait variability (ITV), qui s'avère parfois être plus élevée que la variabilité interspécifique (Albert et al., 2011; Siefert et al., 2015; Violle et al., 2012), et également liée aux fonctions des écosystèmes (e.g. Gross et al. (2017)).

3.2.2 Approche fonctionnelle basée sur les traits et marqueurs

Les marqueurs fonctionnels permettent ainsi de comparer les espèces dans des milieux divers en termes de croissance, survie et reproduction. Par exemple, des plantes de garrigues adaptées à la sécheresse (e.g. xérophytes) ont des caractéristiques particulières (e.g. cuticule épaisse) en comparaison à d'autres plantes ne provenant pas de ce milieu (voir les exemples détaillés de Garnier et al. (2016)). **L'autoécologie** (i.e. étude des espèces, des taxons), permet de mieux comprendre le fonctionnement d'espèces particulières en mesurant un grand nombre de traits sur peu d'espèces (Fig. 1.17), mais rencontre des limites lorsque ces mesures doivent être réalisées sur un nombre important d'espèces (Mora et al., 2011). **L'écologie comparative** (i.e. étude des traits et marqueurs des espèces et des communautés) permet de comparer un grand nombre d'espèces sur la base de peu de traits, représentatifs du fonctionnement de ces espèces. Cette approche, ou **approche fonctionnelle**, permet de formuler des relations moins précises mais plus généralisables, car transversales aux taxons et basées sur un nombre plus important d'observations.

L'approche fonctionnelle permet d'étudier et comprendre la diversité des plantes et ses déterminants environnementaux, et prédire ses impacts sur le fonctionnement des écosystèmes à différents niveaux d'organisation (individu, communauté, écosystème) (Fig. 1.17, Duarte et al. (1995); Garnier et al. (2016)). Lavorel et al. (2007) précisent certaines caractéristiques que doit posséder un trait pour permettre de telles études : un trait doit être lié à au moins une fonction de la plante, il doit être rapide à mesurer et facilement observable, mesurable selon un protocole standardisé (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2013), et doit permettre d'observer la même hiérarchie entre espèces dans des environnements variés (e.g. Garnier et al. (2001)).

Dans un même organisme, il est fréquent d'observer des covariations entre traits. La récurrence des covariations entre traits, mises en évidence dans des environnements variés, a permis d'identifier des stratégies communes entre plantes (e.g. les stratégies de Grime). Leur description par des variations continues de traits permet d'étudier ces stratégies, les quantifier par les valeurs des traits des espèces, et à terme élaborer des modèles de prédiction (Duarte et al., 1995).

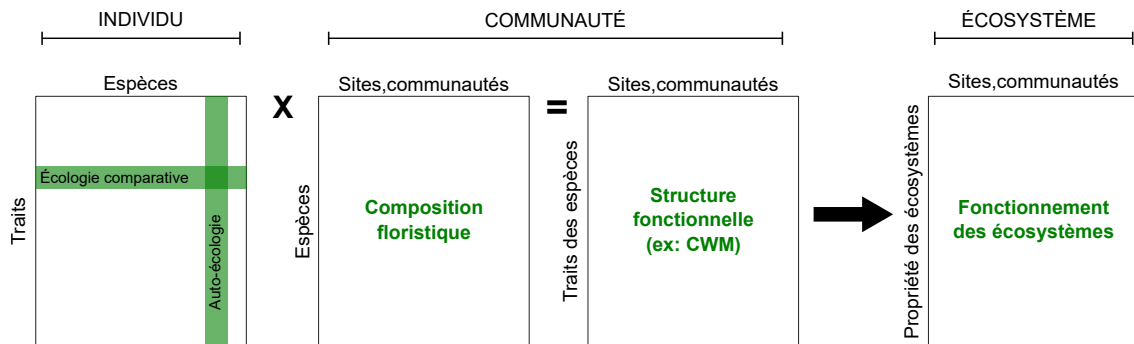


Figure 1.17 Exemples de matrices permettant d'aborder la diversité fonctionnelle des plantes à différents niveaux (individu, communauté, écosystème). Adapté de Garnier et al. (2016)

3.2.3 Axes de variation des traits

Le "schéma LHS" de Westoby (1998)

Westoby (1998) propose trois axes de variation de traits pour aborder la diversité des plantes dans les écosystèmes : le "**schéma LHS**". Ces lettres correspondent aux initiales des mots anglais "leaf" (feuille), "height" (hauteur) et "seed" (graine); les stratégies des plantes sont ici définies par rapport à des axes de variation de traits relatifs à la hauteur, et aux organes foliaires et reproducteurs des plantes (Westoby, 1998; Garnier et al., 2016).

La stature des plantes est caractérisée par la hauteur des individus. En effet, ce trait est lié à la **fonction d'accès à la ressource lumineuse**, et confère aux plantes de grande stature un avantage compétitif par rapport aux autres individus. La hauteur est de plus le facteur principal d'extinction de la lumière dans une canopée (Fig. 1.18, Violle et al. (2009)).

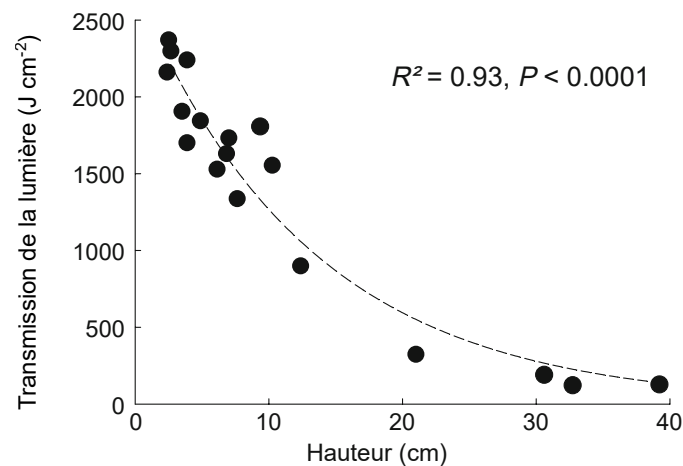


Figure 1.18 Transmission de la lumière dans une communauté végétale en fonction de la hauteur des plantes. Adapté de Violle et al. (2009)

Ce trait est cependant délicat à manipuler chez les herbacées, car les hauteurs végétatives et reproductrices diffèrent fréquemment. En effet, certaines espèces font des rosettes végétatives

et une tige reproductrice, d'autres ont des floraisons indéterminées et fleurissent tout en continuant leur croissance végétative, ce qui rend délicat les comparaisons entre espèces. Il est ainsi suggéré de considérer les hauteurs végétatives et reproductrices comme deux traits distincts (Garnier et al., 2007). La hauteur des individus est également corrélée à d'autres fonctions, comme celle d'ancrage dans le sol, de pollinisation, ou dissémination (Garnier et al., 2016). Ce trait est cependant très variable selon le stade ontogénique des plantes, la hauteur des plantes voisines, et les différentes perturbations biotiques et abiotiques perçues par les organismes (e.g. Siefert et al. (2015)).

La capacité de régénération des plantes peut être appréhendée par la masse des graines produites. En effet, la masse moyenne d'une graine permet notamment d'estimer le nombre de descendants produits par m² de couvert (Westoby, 1998). Cette observation est la résultante d'un compromis entre nombre de graines et masse des graines chez les plantes, qui est la traduction de stratégies reproductrices antagonistes : maximisation du nombre et de la dispersion des descendants vs. maximisation des chances de survie d'un faible nombre de descendants. La masse des graines est aussi corrélée à d'autres fonctions, comme la hauteur d'un individu, ou sa durée de vie maximale (Garnier et al., 2016; Moles and Leishman, 2008).

Les feuilles sont les **principaux organes photosynthétiques** chez les plantes, et leur fonctionnement est crucial en termes **d'acquisition des ressources aériennes** (e.g. lumière, CO₂). Le fonctionnement des organes foliaires a été illustré par un **spectre de variation entre plantes possédant une acquisition rapide des ressources vs. plantes possédant des capacités de conservation efficace des ressources**, ces fonctions étant liées à des traits (Díaz et al., 2016; Westoby et al., 2002; Westoby and Wright, 2006; Wright et al., 2004). Ce compromis est notamment mis en évidence par la relation entre la vitesse maximale de photosynthèse et la durée de vie des feuilles (Fig. 1.19) (Garnier et al., 2013; Wright et al., 2004). La vitesse maximale de photosynthèse est également liée à la vitesse d'acquisition des minéraux (Grassein et al., 2015) et au taux de croissance relative des plantes (Poorter and Garnier, 2007); la durée de vie des feuilles est quant à elle positivement corrélée au temps de résidence des minéraux dans la matière sèche, et au taux de matière sèche des feuilles (e.g. Kazakou et al. (2006, 2009, 2007)).

D'autres traits sont également impliqués et corrélés à ces fonctions, comme le **SLA** (surface spécifique foliaire, rapport entre la surface et la masse de la feuille), la teneur en azote des feuilles ou la vitesse maximale de respiration des feuilles, corrélés positivement et négativement à la vitesse de photosynthèse maximale et à la durée de vie des feuilles, respectivement (Fig. 1.19).

Le schéma "LES"

Le "spectre économique foliaire" (ou Leaf Economics Spectrum (LES) en anglais) proposé par Wright et al. (2004) est basé sur des axes de variation entre ces traits, et illustre des stratégies de plantes favorisant **l'acquisition rapide des ressources et la maximisation de la surface foliaire par unité de biomasse**, opposées à des stratégies **d'acquisition plus lente des ressources, de conservation des ressources, maximisant ainsi la durée de vie des feuilles** (Fig. 1.19, Garnier et al. (2016, 2013); Poorter and Garnier (2007)).

Parmi les traits illustrant le spectre économique foliaire, **la surface spécifique foliaire, ou**

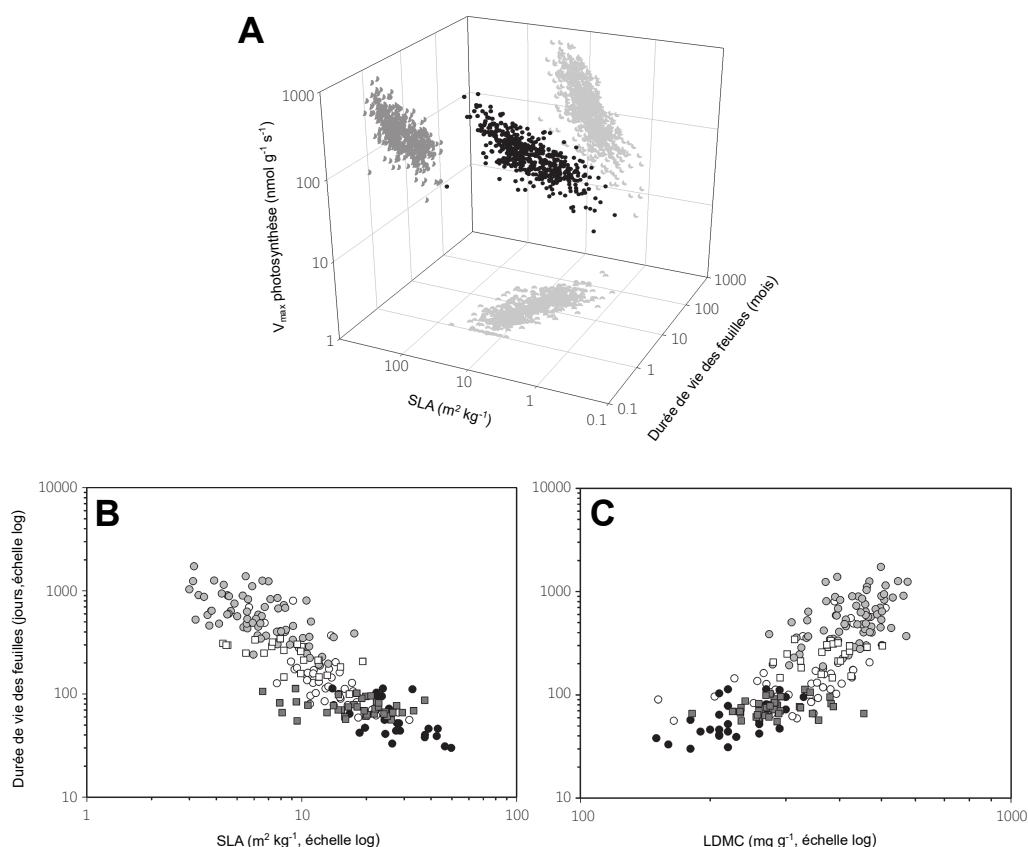


Figure 1.19 Relations entre traits illustrant le spectre économique foliaire LES. A : relation entre trois traits fondamentaux du LES (SLA, durée de vie des feuilles et vitesse maximale de photosynthèse), données issues de Wright et al. (2004) ; B : relation entre la durée de vie des feuilles et le SLA ; C : relation entre la durée de vie des feuilles et le LDMC. Source : Garnier et al. (2016) et références citées

specific leaf area (SLA), et le taux de matière sèche des feuilles, ou leaf dry matter content (LDMC), sont deux traits couramment utilisés en écologie fonctionnelle, notamment pour leur facilité de mesure (Vile et al., 2005; Wilson et al., 1999). Plusieurs études ont suggéré que le LDMC est plus robuste que le SLA, notamment car il est moins variable, notamment en conditions ombragées affectant fortement le SLA (Al Haj Khaled et al., 2005; Garnier et al., 2001; Kazakou et al., 2014; Roche et al., 2004). Ces deux traits sont également liés à des fonctions de la litière, notamment la vitesse de décomposition et la minéralisation des végétaux (Cornwell et al., 2008; Hodgson et al., 2011; Kazakou et al., 2006, 2009). Le spectre économique foliaire a également été mis en évidence à l'échelle de la communauté végétale (e.g. Garnier et al. (2004); Pérez-Ramos et al. (2012)).

Axes de variations entre traits racinaires

C'est au niveau de l'appareil racinaire des plantes que se déroule l'acquisition des ressources du sol ; les racines jouent donc un rôle crucial pour la survie d'une espèce, et repré-

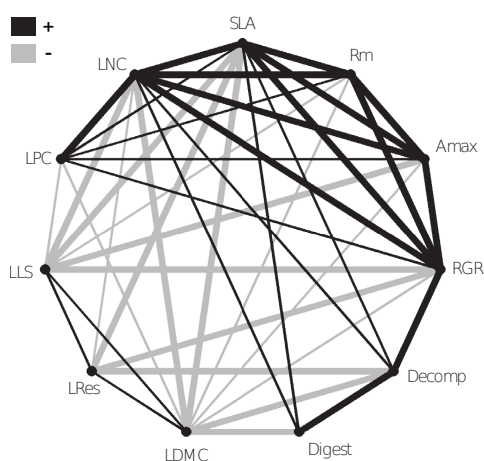


Figure 1.20 Diagramme des corrélations entre les traits du spectre économique foliaire. Les traits noirs représentent les corrélations positives, les traits gris représentent des corrélations négatives. La largeur des traits indique la force de la corrélation. SLA : surface spécifique foliaire; Rm : taux de respiration des feuilles; Amax : taux maximum de photosynthèse; RGR : taux de croissance relatif; Decomp : vitesse de décomposition de la litière; Digest : digestibilité de la matière sèche; LDMC : taux de matière sèche des feuilles; LRes : résistance physique des feuilles; LLS : durée de vie des feuilles; LPC : taux de phosphore des feuilles; LNC : taux de nitrogène des feuilles. Source : Garnier et al. (2016)

sentent une part importante de la biomasse totale d'une plante (Poorter et al., 2012). Des **relations entre traits racinaires et fonctions des plantes** ont également été mises en évidence, notamment concernant les fonctions d'**exploration du sol**, de **transport de l'eau**, d'**acquisition des ressources**, **décomposition ou respiration des racines** (Bardgett et al., 2014; Fort et al., 2015; Freschet and Roumet, 2017), à l'échelle des espèces et des communautés (Fort et al., 2016; Prieto et al., 2016). Les traits racinaires sont parfois le reflet de variations taxinomiques (Roumet et al., 2008), et reflètent également un **spectre de variation entre stratégies d'acquisition des ressources et stratégies de conservation des ressources**. L'identification d'un "**spectre économique racinaire**" (**Root Economics Spectrum (RES)**, Roumet et al. (2016)) met en évidence des corrélations entre traits et fonctions liées à l'économie du carbone dans les plantes, la décomposition et la respiration racinaire (Fig. 1.20). Les stratégies identifiées discriminent notamment les espèces herbacées possédant des longueurs racinaires spécifiques (rapport entre longueur et biomasse de racine, ou specific root length (SRL)) élevées, des racines riches en azote et montrant des taux de respiration élevés (stratégie acquisitive), et les plantes dont les systèmes racinaires sont plus ligneux, croissent plus lentement et contiennent des taux de matière sèche élevés (stratégie conservatrice). Des différences entre monocotylédones et dicotylédones ont également été mises en évidence au regard du spectre économique racinaire, les dicotylédones ayant des systèmes racinaires plus riches en minéraux, pauvres en cellulose, et aux vitesses de décomposition plus élevées, en comparaison des monocotylédones. Des variations du spectre économique racinaire existent également entre ces grands types de plantes : par exemple, le diamètre racinaire est lié à la fonction de conservation des ressources des monocotylédones, ce qui ne semble pas valide chez les dicotylédones (Roumet et al., 2016). Des études ont également révélé la validité de ce

modèle à l'échelle des communautés (Prieto et al., 2015).

Enfin, des relations entre traits racinaires et aériens ont également été mises en évidence, et certaines études suggèrent l'idée d'un "spectre économique des plantes" intégrant traits aériens et racinaires (Freschet et al., 2010; Reich, 2014; Tjoelker et al., 2005).

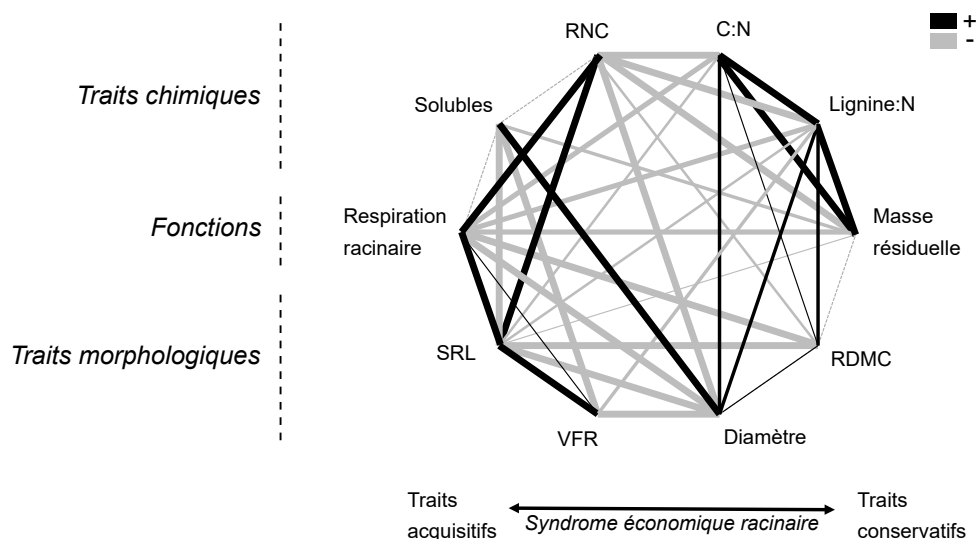


Figure 1.21 Diagramme des corrélations entre traits des racines fines (<2mm) illustrant le spectre économique racinaire. Les traits noirs indiquent des corrélations positives, les traits gris indiquent des corrélations négatives, l'épaisseur des traits indique la force de la corrélation. Solubles : concentration racinaire en composé solubles; RNC : concentration racinaire en azote; C :N : ratio entre taux de carbone et taux d'azote des racines; Lignine:N : ratio entre concentration en lignine et en azote des racines; RDMC : taux de matière sèche des racines, VFR : proportion de racines très fines; SRL : longueur spécifique de racine. Source : Roumet et al. (2016)

3.3 Fonctions des écosystèmes et services écosystémiques

3.3.1 Les services écosystémiques

Parmi les différentes acceptions du terme "fonction" employées dans la littérature scientifique, l'une d'entre elles fait référence aux **fonctions des écosystèmes bénéfiques pour les humains**, par exemple la production d'oxygène par les végétaux ou la fixation du carbone atmosphérique (Jax, 2005). **Les services écosystémiques représentent les bénéfices retirés par les populations humaines des fonctions des écosystèmes (Costanza et al., 1997; Daily, 1997)**. Ces services produisent entre autres, des "biens écosystémiques" tels que **la nourriture, le bois, les carburants, les fibres ou composés pharmaceutiques** (Daily, 1997). Plusieurs rapports d'évaluation des services écosystémiques sont parus ces dernières années. Notamment, le Millenium Ecosystem Assessment (MEA), rapport international publié en 2005, qui a permis de définir plusieurs types de services écosystémiques : les services de support (e.g. production primaire, recyclage des nutriments, formation du sol), les services de production (e.g. aliments, fibres, carburants), les services de régulation (e.g. régulation du climat, des maladies) et les services

culturels (e.g. paysages, activités récréatives, éducations) (Alcamo et al., 2003; , Program). Récemment, l'Évaluation Française des Écosystèmes et des Services Écosystémiques (EFESE) a été réalisée sur le territoire français, en se focalisant sur les composantes des besoins économiques, de la santé, des relations sociales, du cadre de vie, et des besoins de sécurité (physiques et économiques) (EFESE, 2016). Ce rapport a proposé une définition commune des biens et services écosystémiques, qui consistent en des "**avantages socio-économiques retirés par l'homme de son utilisation durable des fonctions écologiques des écosystèmes**" (Fig. 1.17, Fig. 1.22).

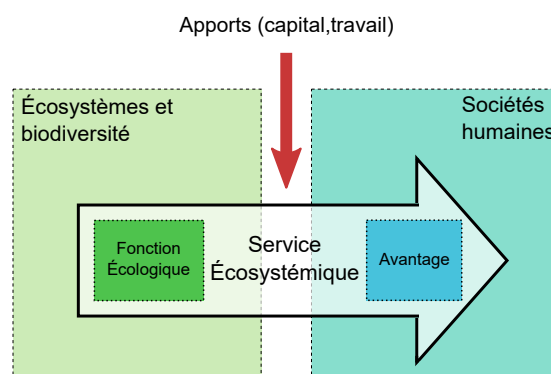


Figure 1.22 Les différents éléments constitutifs d'un service écosystémique. Le service écosystémique peut être décrit par un avantage ou une fonction, mais il est caractérisé par la mise en relation entre les deux éléments. Source : rapport EFESE (2016)

Différents types d'écosystèmes ont été évalués dans ces rapports (e.g. forêts, milieux humides, écosystèmes urbains, milieux marins et littoraux), et notamment les écosystèmes agricoles, dont les objectifs principaux sont les productions de nourriture, fibres et carburants (Swinton et al., 2007). **Il existe ainsi des services écosystémiques soutenant les productions agricoles, mais également des dysservices pénalisant ces productions** (également appelés contraintes, Fig. 1.23). L'agriculture se retrouve ainsi à **l'interface entre services et dysservices**, car les systèmes de culture reçoivent et fournissent simultanément des services écosystémiques : la gestion des systèmes de culture consiste à **piloter les services et dysservices pour et fournis par l'agriculture**. Dans cette thèse nous nous référons à la nomenclature proposée par Zhang et al. (2007) (Fig. 1.23).

3.3.2 L'approche fonctionnelle pour l'étude des services écosystémiques

L'approche fonctionnelle permet d'étudier les fonctions des plantes à des niveaux d'organisation élevés allant des individus, aux communautés et écosystèmes (Fig. 1.17) : la quantification de l'abondance relative des traits dans les communautés végétales, de leur nature et gamme de variation peut ainsi contribuer à l'évaluation et à la gestion des services écosystémiques (de Bello et al., 2010). de Bello et al. (2010) ont ainsi montré qu'un nombre important d'études relataient les relations entre les traits des organismes et les services fournis par les écosystèmes auxquels ils appartiennent. Les relations établies concernent surtout l'échelle des communautés végétales et implique, pour les plantes, des traits structuraux tels que la forme de la plante, de la feuille, la composition chimique des feuilles, ou la taille de la canopée (Fig. 1.23). Les fonctions décrites

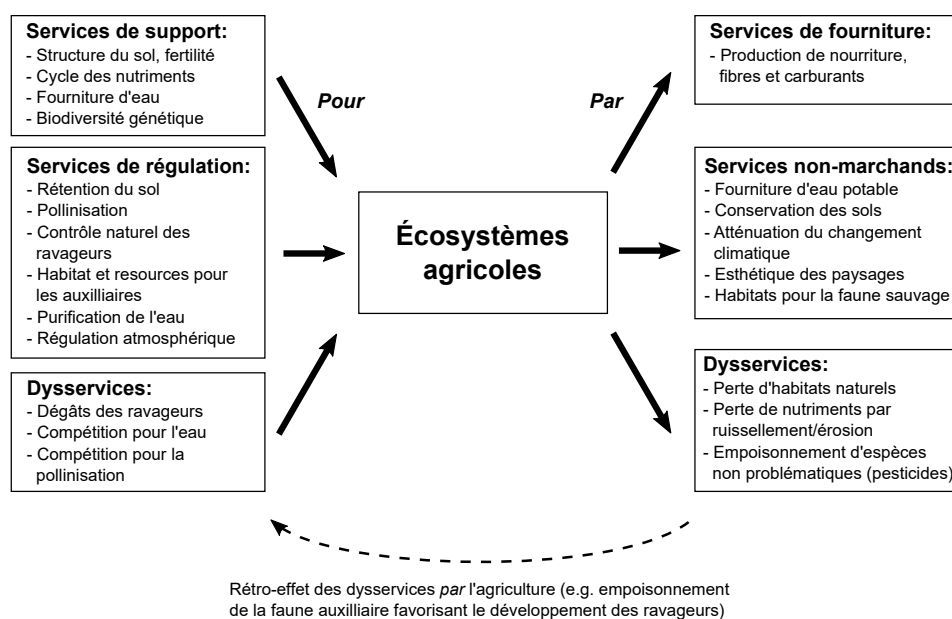


Figure 1.23 Services et dysservices écosystémiques fournis pour les écosystèmes agricoles, et fournis par les écosystèmes agricoles. D'après Zhang et al. (2007)

concernent fréquemment les taux de décomposition et minéralisation des végétaux, la conservation des nutriments, ou la productivité primaire, liés aux services de fertilité des sols et de production (de Bello et al. (2010), Fig. 1.23, Fig. 1.24).

La compréhension et la gestion de ces fonctions dans les écosystèmes agricoles permettrait ainsi de fournir des services aux viticulteur-rice-s, et à la société (Zhang et al., 2007). Un des principes de l'agroécologie repose justement dans la **substitution des intrants de synthèse par des fonctions biologiques réalisées par les organismes vivants et leur diversité dans les systèmes de culture** (Altieri, 1999, 1995). Cependant, la complexité de certains systèmes (e.g. diversité des espèces semées et spontanées, diversité des pratiques et interventions humaines) nécessite des outils ou méthodes permettant d'aborder et traduire cette complexité en hypo-

Table 1.1 Exemples de fonctions écologiques, de services écosystémiques et patrimoine culturel définis dans le rapport EFESE. Source : EFESE (2016)

Fonctions écologiques	Maintien des cycles de vie (eau, azote, carbone), protection des habitats et des ressources génétiques, production primaire, décomposition, fertilité des sols, nurseries et nourrissage des espèces sauvages, pollinisation, dispersion des semences
Services de régulation	Régulation du climat global, régulation du climat local, régulation quantitative et qualitative des eaux, pollinisation des cultures, régulation des bioagresseurs des cultures
Biens produits par les écosystèmes	Végétaux (bois, algues, etc.), animaux (gibier, poissons, etc.)
Services culturels	Activités récréatives et de loisir, aménités paysagères
Patrimoine naturel	Patrimoine spirituel et identitaire, espèces emblématiques, sites et paysages naturels remarquables

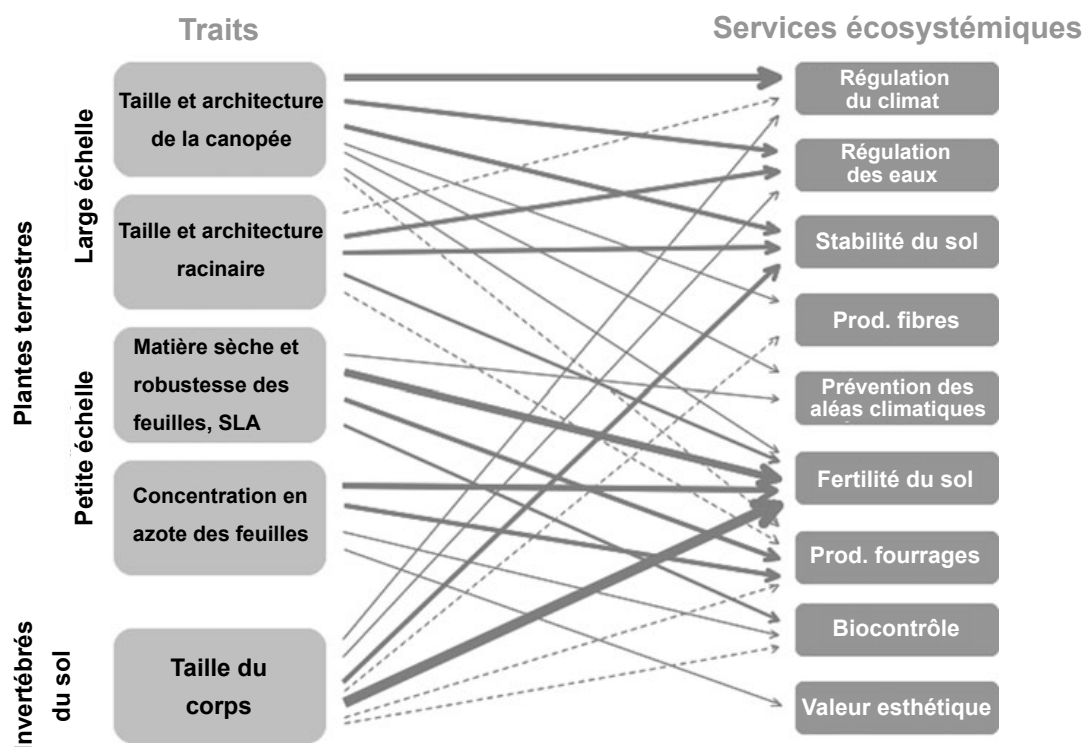


Figure 1.24 Relations les plus fréquemment établies dans les études entre traits et services écosystémiques d'après de Bello et al. (2010); La largeur des traits correspond à l'intensité des relations. SLA : surface spécifique foliaire. La valeur esthétique correspond à des services culturels multiples liés à la gestion des terres et des paysages

thèses générales robustes sur le fonctionnement des communautés de plantes, et testables à différents niveaux d'organisation (Martin and Isaac, 2015). Parmi les défis à venir se trouve la capacité à étudier des systèmes mêlant diversité planifiée (espèces semées) et diversité spontanée (adventices) susceptible de croître avec la diminution des intrants chimiques (Altieri, 1999; Damour et al., 2018), et à prévoir les performances de ces "nouveaux" systèmes mixtes. Cependant, le degré de simplification de la diversité des plantes dans les expérimentations agricoles rend difficile l'élaboration de modèles de culture capables de prédire les effets de cette diversité (Luedeling et al., 2014; Martin and Isaac, 2015), particulièrement dans un contexte géré par des interventions humaines (Wood et al., 2015). De récentes publications ont ainsi souligné le potentiel de l'approche fonctionnelle pour étudier ces écosystèmes agricoles complexes et implémenter des modèles de prédiction de performances des plantes dans des communautés multispécifiques (Damour et al., 2018; Martin and Isaac, 2015, 2018; Wood et al., 2015).

L'étude de Damour et al. (2014) a, entre autres, permis d'identifier des "profils fonctionnels" d'espèces, utilisables comme cultures de services dans les agrosystèmes bananiers, et fournissant des services de régulation des adventices et des populations de nématodes pathogènes, et d'augmentation de la fertilité des sols (Fig. 1.25, voir aussi Tardy et al. (2015)). Damour et al. (2015) proposent ainsi une liste de marqueurs fonctionnels des plantes reflétant des fonctions liées à la fourniture de services écosystémiques dans les agrosystèmes bananiers, qui représente

également une base mobilisable dans d'autres systèmes de cultures. L'approche a également été développée dans d'autres contextes de culture (Tribouillois et al., 2015b; Wendling et al., 2016), ainsi que dans des travaux de modélisation (Tribouillois et al., 2015a).

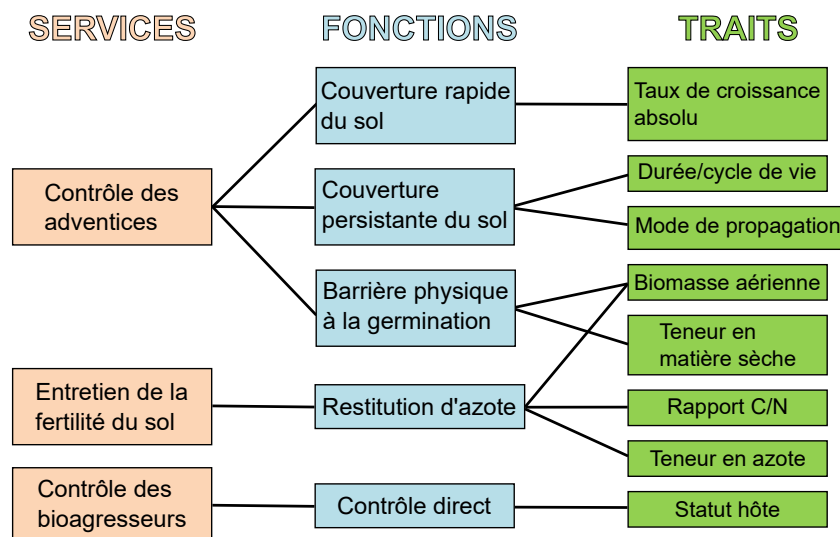


Figure 1.25 Approche traits-fonctions-services développée par Damour et al. (2014) dans le contexte de systèmes de culture bananiers

Cependant, l'application de l'approche fonctionnelle dans des contextes agricoles soulève des questions méthodologiques, notamment concernant les conditions de croissance des plantes étudiées et mesurées. Les protocoles de mesure suggèrent par exemple la mesure des traits sur des individus cultivés en conditions non-limitantes (Pérez-Harguindeguy et al., 2013), mais l'effet des facteurs environnementaux sur les traits des individus et la variabilité intraspécifique (Albert et al., 2010; Siefert et al., 2015), ainsi que la diversité de conditions pédoclimatiques des écosystèmes agricoles suggèrent de prendre en compte cette variabilité (Albert et al., 2011; Violle et al., 2012). La mise en œuvre de l'approche fonctionnelle dans les systèmes agricoles nécessite donc un cadre conceptuel partagé par les équipes qui mobilisent ces concepts.

3.3.3 Cadre conceptuel pour l'approche fonctionnelle en agroécologie

Le cadre développé ci-dessous (Fig. 1.26), proposé par Damour et al. (2018), est une révision du précédent cadre conceptuel publié par Lavorel and Garnier (2002), et s'adapte au contexte agricole en intégrant les interventions humaines. Le cadre est composé d'un module biophysique et d'un module décisionnel, et a pour objet l'étude de la communauté végétale à l'échelle d'une parcelle, permettant de fournir des services écosystémiques.

module biophysique décrit les processus de l'agrosystème réalisés par les organismes le composant, par exemple l'acquisition des ressources, ou la minéralisation de la matière organique (Damour et al., 2018). Deux principaux types de plantes sont impliqués dans le fonctionnement des agrosystèmes : les espèces semées ou planifiées choisies par les agriculteur-rice-s pour leurs performances attendues, et les espèces spontanées (Fig. 1.26, "espèces régionales"). **Ces deux types de plantes répondent à une série de filtres, i.e. facteurs de sélection des es-**

pèces (e.g. type de sol, climat, perturbations), jusqu'à former in fine une communauté. La disponibilité du matériel végétal ne concerne que les espèces planifiées et dépend du contexte socio-économique, tandis que les autres filtres s'appliquent sur les espèces planifiées et spontanées, et conditionnent leurs conditions de croissance (Fig. 1.26). Certains facteurs réfèrent à l'état de l'environnement (type de sol, climat), tandis que d'autres filtres sont influencés par ces états et les interventions techniques humaines telles que la fertilisation ou le désherbage : **l'ensemble de ces filtres détermine la composition de la communauté végétale réalisée** (Damour et al. (2018), 1.26). Il est important de noter que les plantes semées et spontanées ne répondent pas forcément de la même manière aux filtres, notamment concernant les interventions techniques, qui sont souvent dirigées soit vers les unes, soit vers les autres (e.g. fertilisation, désherbage).

La communauté végétale réalisée a ainsi des valeurs de **traits de réponse** compatibles avec les différents filtres agissant sur la distribution des traits et des espèces (Grime (1977); Lavorel and Garnier (2002); Westoby (1998), Fig. 1.26). Les **traits d'effets** permettent d'étudier principalement les flux d'énergie et de matière dans cette communauté, i.e. l'impact des communautés sur les cycles biogéochimiques de l'agrosystème (Lavorel and Garnier, 2002). Lavorel and Garnier (2002) indiquent que l'étude des traits de réponse ou d'effet correspondent à des approches différentes, et concerne parfois des traits de nature différente, mais il existe cependant des chevauchements, et certains traits peuvent être utilisés dans les deux types d'approche (Damour et al., 2018; Lavorel and Garnier, 2002). De plus, la compréhension de la réponse des espèces (et de leurs traits) à certains facteurs permet d'agir sur des filtres (Fig. 1.26, module décisionnel) afin de maximiser le contrôle de la composition de la communauté désirée : les traits des communautés ainsi réalisées peuvent alors être mis en relations avec les propriétés des écosystèmes et les services écosystémiques (Damour et al., 2018).

Les règles de décision résultent d'une combinaison de facteurs sociologiques, techniques, économiques et culturels, du savoir expert des agriculteur-rice-s et de leurs objectifs de production et de services (Fig. 1.26, boîtes grises – module décisionnel). Les décisions stratégiques sont élaborées à l'échelle de l'année ou à plus long terme (e.g. choix des espèces en fonction de leurs traits, arrangement spatial des espèces). Les **décisions stratégiques** sont prises dans le but d'implanter une communauté visée permettant de répondre aux différents objectifs et contraintes des agriculteur-rice-s. Les **décisions tactiques** s'opèrent à court terme et correspondent souvent à des interventions techniques au cours du cycle des cultures, permettant notamment de maximiser les chances d'obtenir la communauté visée (Damour et al. (2018); Garcia et al. (2018)).

3.4 Problématique, questions de recherche et objectifs scientifiques

L'utilisation de cultures de services dans les vignobles représente un ensemble de pratiques agroécologiques crédibles permettant à la fois de satisfaire les objectifs de production et de répondre aux différents enjeux environnementaux en viticulture. L'atteinte de ces objectifs et la réponse aux enjeux dépendent de la diversité de composition des communautés, et des relations entre diversité et services. Il est donc nécessaire de décrire plus précisément la diversité des espèces présentes dans les systèmes viticoles enherbés, l'impact de cette diversité sur les propriétés de ces agroécosystèmes, et les services et dysservices écosystémiques qu'elle permet

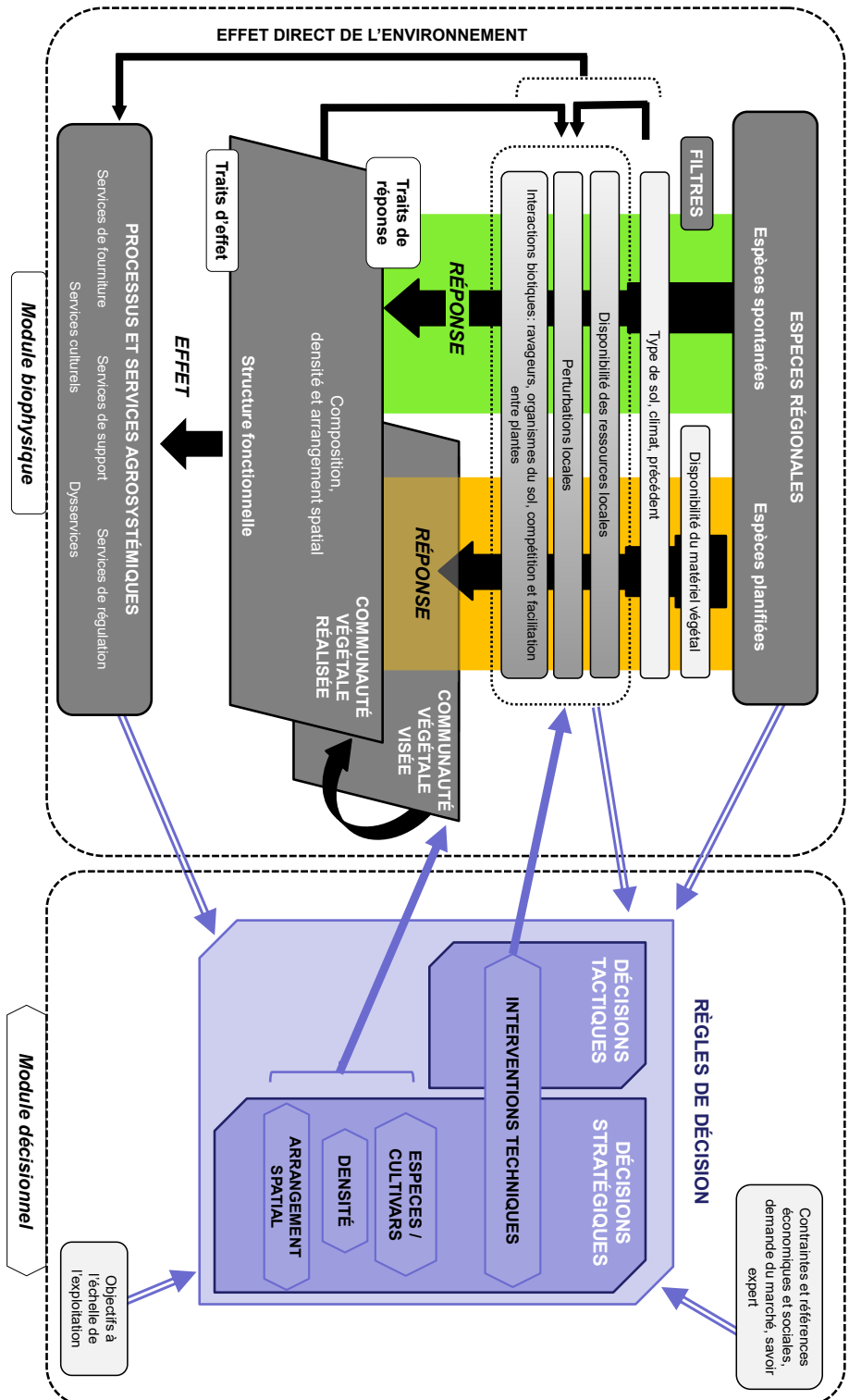


Figure 1.26 Cadre conceptuel pour l'approche fonctionnelle dans les écosystèmes agricoles. Le module biophysique intègre les espèces spontanées et planifiées, en interaction avec le module décisionnel. Les facteurs décisionnels sont représentés par des doubles flèches violettes vers les règles de décisions, les impacts des décisions (i.e. hexagones violets) sont représentés par des flèches violettes orientées vers les composantes du module biophysique. Les boîtes grises foncées représentent les composantes de base du module biophysique, les boîtes grises claires représentent les filtres agissant sur les espèces, les dégradés gris illustrent la perception différentes de certains filtres entre espèces spontanées et planifiées. Source : Damour et al. (2018)

de fournir. Plusieurs publications ont ainsi relevé le manque d'études et de bases de données conséquentes permettant de décrire la diversité des plantes dans les systèmes de culture et d'établir des relations et hypothèses généralisables pour l'agroécologie (Damour et al., 2018; Martin and Isaac, 2015; Wood et al., 2015). Cela nous amène à formuler la problématique générale de cette thèse :

Les marqueurs fonctionnels des espèces végétales présentes dans les enherbements viticoles permettent-ils d'expliquer l'impact de la communauté végétale sur les principaux services de support en viticulture? L'étude des liens entre marqueurs fonctionnels et services de support permet-elle de sélectionner et piloter les espèces végétales pour maximiser la fourniture de services?

Cette problématique s'est traduite en plusieurs questions de recherche :

1. *Quelles relations peut-on mettre en évidence entre les marqueurs fonctionnels des cultures de services en système viticole, et les services écosystémiques de support (protection des sols, fourniture en ressources hydriques et azotées) qu'elles rendent dans ces agrosystèmes?*
2. *Dans quelle mesure les marqueurs fonctionnels des communautés permettent-ils d'expliquer les services écosystémiques réalisés par les cultures de services dans ces agrosystèmes?*
3. *Peut-on piloter les services rendus par les cultures de services par le choix des espèces planifiées et de leurs traits, et par des interventions techniques au cours de leur cycle de croissance?*

Pour y répondre, nous posons deux hypothèses de travail : *i*) l'approche fonctionnelle par les traits des espèces et marqueurs fonctionnels des communautés est générique et peut être utilisée dans les systèmes viticoles enherbés, et *ii*) la réalisation des services peut être évaluée par des indicateurs de fonctionnement du système sol-vigne-culture de service (stabilité structurale, couverture du sol, état hydrique et azoté du sol).

Les hypothèses suivantes seront testées dans cette thèse :

Hypothèse 1 il existe des liens statistiques entre les marqueurs fonctionnels des communautés végétales composant les enherbements, leurs fonctions et les services qu'elles rendent aux viticulteur·rice·s.

Hypothèse 2 : les marqueurs fonctionnels des plantes sont représentatifs du fonctionnement des espèces, et permettent de comparer les espèces et les communautés qu'elles composent en termes d'impacts sur le fonctionnement de l'agrosystème.

Hypothèse 3 : les opérations techniques affectant les communautés pendant leur cycle de croissance permettent de modifier le niveau de réalisation des services

En conséquence, afin de répondre à ces questions de recherche et tester les hypothèses définies, les objectifs de cette thèse sont les suivants (Fig. 2.1) :

1. la description des propriétés fonctionnelles de différentes communautés composées d'espèces planifiées et d'espèces spontanées, en particulier du point de vue de leur impact sur les ressources (eau, azote) et la structure du sol (stabilité);

2. l'évaluation et la description au champ des fonctions des cultures de services associées aux services de stabilisation des sols, de limitation du ruissellement, de fourniture en eau, et au service d'engrais vert ;
3. l'identification de valeurs de marqueurs fonctionnels des communautés permettant de placer le système dans une zone de compromis favorables entre services et dysservices ;
4. l'identification de leviers d'action techniques permettant le pilotage des services et dysservices par des interventions sur les cultures de services.

La partie suivante présente la démarche générale de la thèse ainsi que les expérimentations mises en places et les mesures réalisées pour répondre aux objectifs ci-dessus.

L'objectif de cette partie est de présenter la démarche générale de la thèse (partie 1), les expérimentations mises en place ainsi que les mesures réalisées pour répondre aux objectifs scientifiques définis (partie 2). Les expérimentations et mesures spécifiques sont détaillées dans chacun des manuscrits formant les chapitres 3, 4, 5, 6 et 7.

1 Démarche générale

Les chapitres 3, 4, 5 et 6 permettent de tester les hypothèses 1 et 2 (partie 3.4), à travers une expérimentation réalisée en deuxième année de thèse (expérimentation "traits-services" présentée section 2.3, campagne 2016-2017) et répétée durant la troisième année de thèse (campagne 2017-2018). Seules les données de traits des espèces en 2018 ont été analysées dans cette thèse, les autres mesures réalisées feront l'objet de travaux ultérieurs. L'expérimentation "traits-services" a consisté en un semis de 13 espèces de cultures de services aux profils fonctionnels contrastés dans les inter-rangs d'une vigne expérimentale, et les communautés végétales obtenues formées des espèces semées et des espèces spontanées ont été décrites par leurs marqueurs fonctionnels mesurés in situ, simultanément à la mesure d'indicateurs de fourniture de service (Avril 2017, Fig. 2.1).

- Le chapitre 3 met en évidence des relations entre les marqueurs fonctionnels racinaires des communautés et la stabilité structurale du sol (indicateur de la sensibilité des sols à l'érosion)
- Le chapitre 4 étudie le compromis entre taux de couverture du sol (indicateur de la limitation du ruissellement de l'eau) et disponibilité de l'eau au débourrement de la vigne, permise par la présence des communautés végétales entre vendange et débourrement, en lien avec leurs marqueurs fonctionnels

- Le chapitre 5 identifie des marqueurs fonctionnels des communautés végétales liés à différents indicateurs du service engrais vert (biomasse des communautés végétales, stock d'azote minéral du sol au débourrement de la vigne, potentiel de minéralisation des restitutions des communautés végétales après tonte)

Le chapitre 6 est consacré à l'étude de la variabilité temporelle intersaisonnière et interannuelle des traits de plusieurs espèces, mesurés in situ à différentes périodes. Les résultats du chapitre 4 ont permis de tester la stabilité temporelle des traits, la conservation de la hiérarchie des traits entre espèces au cours du temps, ainsi que la décomposition de la variance des traits. L'ensemble des chapitres 3, 4, 5 et 6 permet d'apporter des éléments de réponse à l'hypothèse 2.

Enfin, le chapitre 7 apporte des éléments de réponse à l'hypothèse 3, à travers une expérimentation conduite en première année de thèse (présentée section 2.2, campagne 2015-2016). Un engrais vert (*Vicia faba*) a été semé dans une vigne expérimentale à l'automne 2015, et deux dates de destruction du couvert par tonte ont été testées (Fig. 2.4). Cette expérimentation n'a pas pu être reconduite dans la suite de la thèse, mais permet d'apporter des éléments de discussion quant au pilotage des services et dysservices par des interventions techniques.

Table 2.1 Organisation des chapitres de résultats de la thèse en lien avec les hypothèses testées et les expérimentations mobilisées

Hypothèses de la thèse	Chapitre de résultats	Thématique	Expérimentation mobilisée
1, 2	3	Stabilité structurale du sol et marqueurs racinaires	Expé. "traits-services" (campagne 2016-2017, section 2.3)
1, 2	4	Taux de couverture du sol (limitation du ruissellement de l'eau) et fourniture en eau à débourrement	Expé. "traits-services" (campagne 2016-2017, section 2.3)
1, 2	5	Prélèvement/restitutions d'azote pendant la croissance, production de biomasse et potentiel de minéralisation de la biomasse (engrais vert)	Expé. "traits-services" (campagne 2016-2017, section 2.3)
2	6	Variabilité temporelle intersaisonnière et interannuelle des traits de plusieurs espèces	Expé. "traits-services" (campagne 2016-2017 et 2017-2018, section 2.3)
3	7	Pilotage des services et dysservices par des interventions techniques	Expé. "pilotage" (campagne 2015-2016, section 2.2)

2 Expérimentations

2.1 Description de la parcelle expérimentale

Les deux expérimentations ont été conduites dans la même parcelle expérimentale, au Domaine du Chapitre à Villeneuve-lès-Maguelone (43°31'55"N 3°51'51"E, Fig. 2.3). Le climat est de type méditerranéen, les températures et cumuls de pluie durant les trois années d'expérimentation sont indiqués figure 2.2. La texture du sol est limono-argileuse (~30% d'argiles, ~40% de

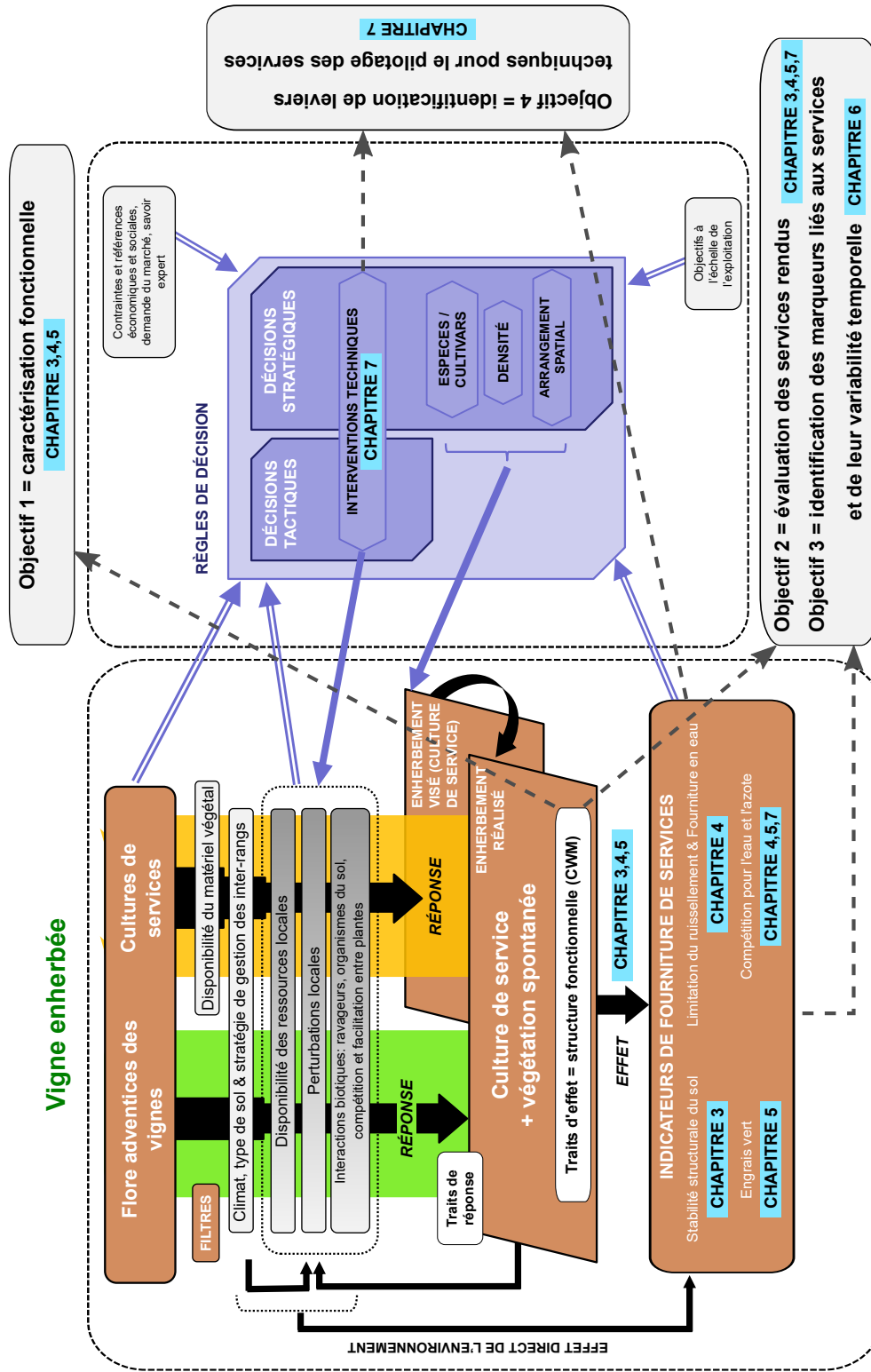


Figure 2.1 Démarche générale de la thèse, adaptée du cadre proposé par Damour et al. (2018). Les flèches grises indiquent les éléments du cadre permettant de répondre aux objectifs. Voir Fig. 1.26 pour des explications plus détaillées du cadre

limons et $\sim 30\%$ de sables), avec une teneur en cailloux de 5%. La vigne a été plantée en 2008 à une densité de 4000 ceps par hectare (2,5 m entre les rangs, 1 m entre les ceps sur le rang). Les expérimentations ont été conduites sur une zone comprenant deux cépages (Mourvèdre et Grenache). Les rangs sont désherbés mécaniquement à l'intercep. Une station météo installée sur la parcelle permet de suivre les variables climatiques au cours des expérimentations (Fig. 2.2). La campagne 2015-2016 a été marquée par un climat relativement sec tout le long du cycle. La campagne 2016-2017 a été marquée par de fortes précipitations à l'automne (épisodes cévenols) et un printemps relativement sec, tandis que la campagne 2017-2018 a été marquée par un hiver très sec, suivi d'un printemps très humide (Fig. 2.2).

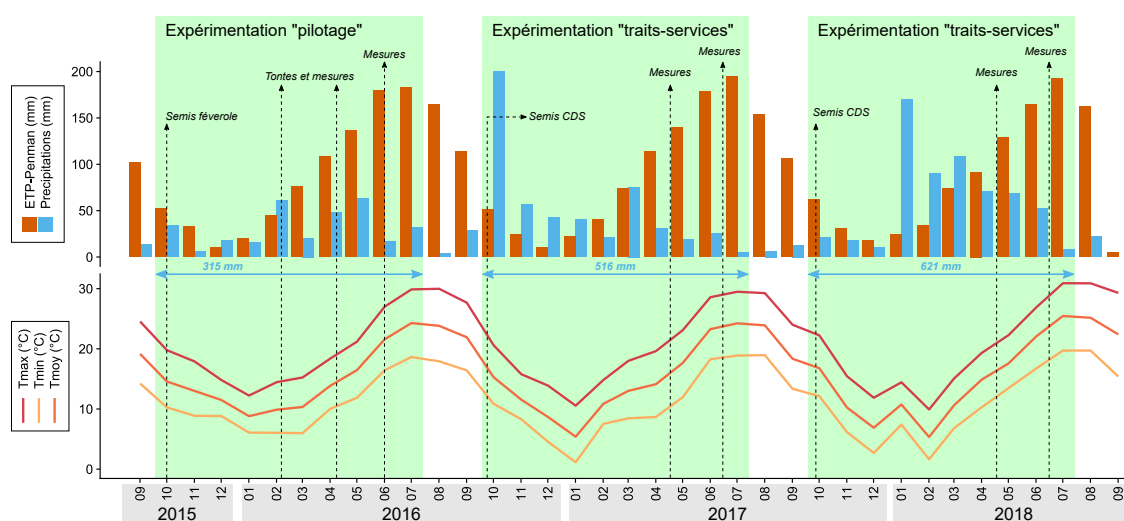


Figure 2.2 Températures et cumuls de précipitations mesurés sur la parcelle, et évapotranspiration-Penman calculée (ETP-Penman), pendant les expérimentations de la thèse. Les périodes de semis et de mesures sont indiquées par des flèches en pointillés, les zones vertes indiquent les périodes concernées par les expérimentations

Avant l'implantation des expérimentations de cette thèse, la zone a été utilisée pour le projet ECOVITI, consacré à l'étude de changements de pratiques de gestion de la vigne (protection phytosanitaire et gestion des sols) et du rendement de la vigne. Ainsi, différentes stratégies de gestion des inter-rangs (IRs) étaient mises en place avant le démarrage de la thèse privilégiant un enherbement un IR sur deux : en conséquence, un IR sur deux était travaillé mécaniquement depuis 2012 (stratégie "T" dans la suite du manuscrit), un IR sur deux était enherbé depuis 2012 (stratégie "SC" dans la suite du manuscrit). Parmi les IR enherbés, certains ont été travaillés en 2015-2016 (stratégie "SCT" dans la suite du manuscrit). Le détail des historiques des inter-rangs est donné dans le Tableau 2.2.

2.2 Expérimentation "pilote" : pilotage d'un engrais vert

2.2.1 Description du dispositif

L'expérimentation a été conduite durant la campagne 2015-2016. Après la vendange 2015, un engrais vert (Féverole, *Vicia faba*) a été semé dans 9 inter-rangs le 1er octobre. Les semis ont été réalisés sur une largeur de 2 m avec un semoir de semis direct AURENSAN SV-200-12. Un traite-

Table 2.2 Détail des trois stratégies de gestion des inter-rangs concernés par l'expérimentation "traits-services", teneurs en carbone organique du sol (SOC) et azote minéral (N) pour les deux stratégies SC et T, mesurées à l'émergence des semis réalisés en 2016

	Stratégies de gestion des inter-rangs					Analyse de sol avant expé.	
	2012 – 2013	2013 – 2014	2014 – 2015	2015 – 2016	2016-2018	SOC (mg g ⁻¹)	N (mg kg ⁻¹)
SC	Festuca sp. + Lolium perenne	Festuca sp. + Lolium perenne	Hordeum vulgare	Vicia faba	Expé. 2	12,2 ± 1,8	18,7 ± 6,0
SCT	Festuca sp. + Lolium perenne	Festuca sp. + Lolium perenne	Hordeum vulgare	Travail du sol	Expé. 2	-	-
T	Travail du sol	Travail du sol	Travail du sol	Travail du sol	Expé. 2	7,3 ± 0,4	1,8 ± 0,5

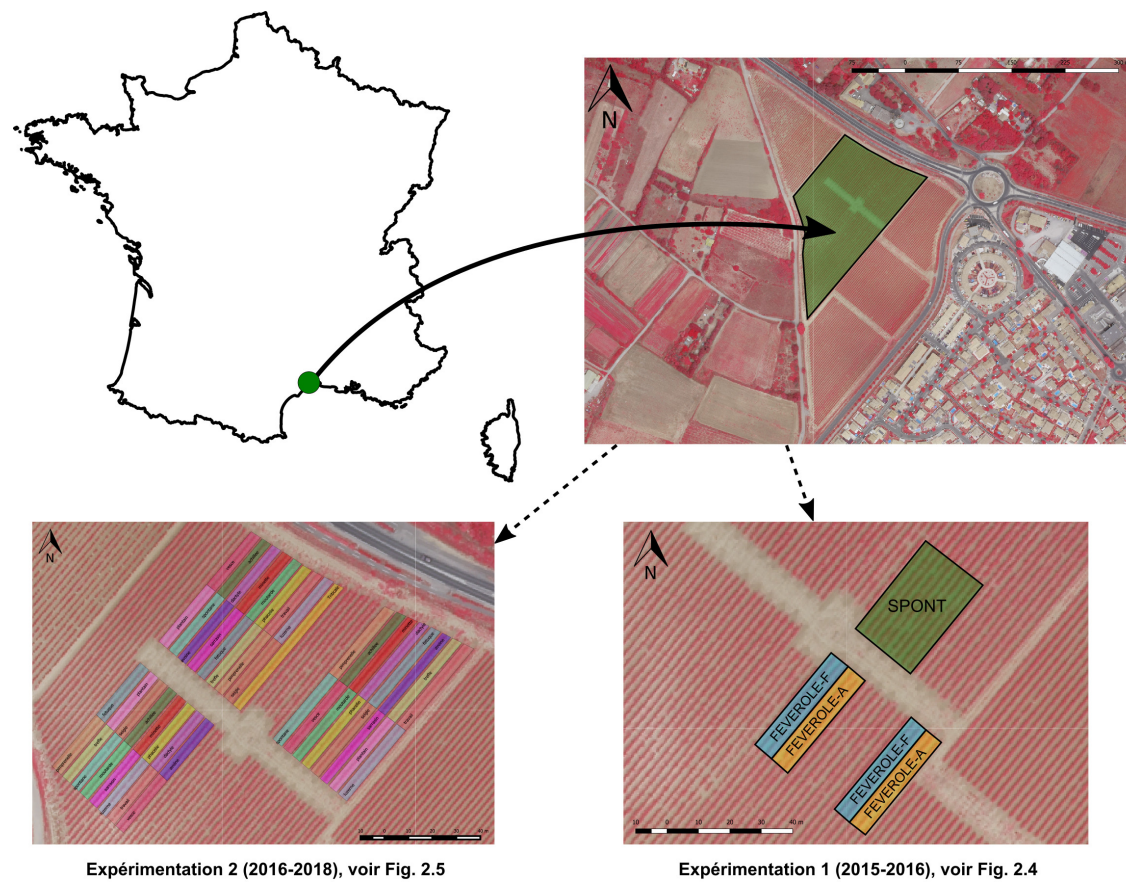


Figure 2.3 Localisation des expérimentations sur la parcelle expérimentale (Villeneuve-lès-Maguelone). Photos IGN en proche-infrarouge, les lignes rouges indiquent les rangs de vigne

ment SPONT (végétation spontanée) a également été maintenu pour comparaison avec l'engrais vert sur 9 inter-rangs (Fig. 2.4). Au milieu de l'hiver (début du mois de février 2016), deux traitements ont été mis en place sur la féverole : une partie du couvert a été tondu (FEVEROLE-F, Fig. 2.4), l'autre moitié a été laissée intacte jusqu'au débourrement de la vigne (FEVEROLE-A, Fig. 2.4). La tonte de février n'a pas stoppé la croissance de la féverole (FEVEROLE-F), qui a repris sa croissance jusqu'au débourrement de la vigne. En avril (débourrement), les trois traitements ((FEVEROLE-F, FEVEROLE-A et SPONT) ont été tondu. Les résidus végétaux produits par la tonte ont été laissés à la surface du sol. Le couvert spontané a poursuivi sa croissance jusqu'à l'été.

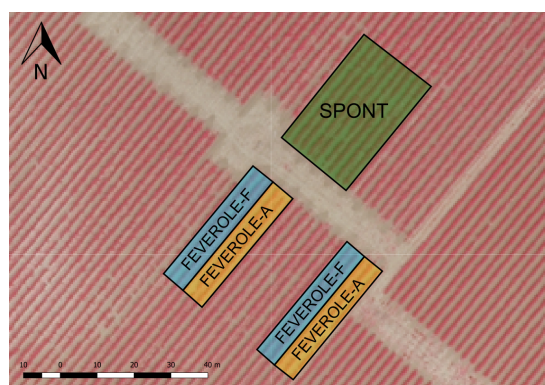


Figure 2.4 Dispositif mis en place pour l'expérimentation "pilotage" pendant la campagne 2015-2016. SPONT : végétation spontanée, FEVEROLE-F : féverole tondu en février et en avril; FEVEROLE-A : féverole tondu en avril

2.2.2 Mesures

Les différentes mesures réalisées pour cette expérimentation sont synthétisées dans le Tableau 2.3, et sont détaillées dans le chapitre 7.

Végétation

La **biomasse aérienne** de la féverole a été mesurée 4 fois au cours du cycle : 1,5 mois après semis, à la première tonte, entre les deux tontes, et au moment de la dernière tonte. La biomasse de la végétation spontanée a été mesurée 1,5 mois après le semis de féverole, entre les deux dates de destruction, ainsi qu'à floraison de la vigne (juin 2016). Le **rapport C/N** a été mesuré exclusivement sur la biomasse de féverole, à raison d'une mesure à la première tonte (février 2016), et une mesure pour chacune des deux modalités de tonte (FEVEROLE-F et FEVEROLE-A, Fig. 2.4) à la deuxième tonte. La **biomasse de mulch** a été collectée à la floraison de la vigne pour chaque modalité de tonte de la féverole. Parallèlement, la **biomasse d'adventices** dans les deux traitements a également été déterminée à la floraison de la vigne, comme indicatrice du service de limitation des adventices.

Sol

Les stocks d'eau et d'azote minéral ont été calculés à partir des mesures des teneurs en eau et

en azote minéral des sols, réalisées à différentes périodes. Les **teneurs en eau** du sol (gravimétriques) ont été mesurées dans les horizons 0-20 cm, 20-50 cm et 50-100 cm à la première tonte, au débourrement, à la floraison ainsi qu'autour de la nouaison de la vigne (Tableau 2.3). Les **teneurs en azote minéral** ont été mesurées à la première tonte, au débourrement et à la floraison de la vigne, ainsi qu'après les vendanges 2016. Le calcul des **stocks d'eau et d'azote minéral** a nécessité la détermination des teneurs en cailloux (pour chaque échantillon prélevé), ainsi que la mesure de la densité apparente du sol, mesurée une fois autour du débourrement de la vigne. Les stocks ont été calculés sur l'horizon de surface (0-20 cm) et sur l'ensemble du profil (0-1 m).

Table 2.3 Mesures réalisées pendant l'expérimentation "pilote" (2015-2016)

Variable	Unité	Description
Plantes		
Biomasse aérienne	t ha-1	Masse moyenne des parties aériennes (matière sèche)
Rapport C/N	-	Rapport entre la teneur en carbone et en azote des parties aériennes (feuilles et tiges)
Biomasse de mulch	t ha-1	Masse moyenne de la végétation morte (mulch de féverole, matière sèche)
Biomasse d'adventices	t ha-1	Masse moyenne des adventices
Sol (horizons 0-20, 20-50 et 50-100 cm)		
Teneur H ₂ O gravimétrique	%	Teneur en eau du sol (stock hydrique)
Azote minéral (NO ₃ ⁻ , NH ₄ ⁺)	mg kg-1	Teneur en azote minéral du sol (stock azoté)
Taux de cailloux	%	Taux de cailloux en masse
Densité apparente	g cm-3	Densité apparente (pour chaque horizon)

2.3 Expérimentation "traits-services" : relations entre marqueurs fonctionnels des communautés composant les enherbements et les services fournis en viticulture

2.3.1 Description du dispositif

L'expérimentation "traits-services" a été conduite durant les campagnes 2016-2017 et 2017-2018. L'expérimentation a consisté à i) maximiser la diversité fonctionnelle des enherbements viticoles par un semis d'espèces de cultures de service aux caractéristiques fonctionnelles contrastées, ii) caractériser la structure fonctionnelle des enherbements et évaluer les services rendus par ces communautés par la mesure d'indicateurs, et iii) mettre en évidence des relations entre les marqueurs fonctionnels des enherbements et les indicateurs de service mesurés.

Choix des cultures de services

Les espèces ont été choisies selon plusieurs critères :

1. Espèces déjà **testées dans des essais viticoles ou arboricoles** : une étude bibliographique (Tableau 2.4, Tableau 2.5) a été réalisée afin de recenser différentes espèces de plantes utilisées dans des expérimentations d'enherbements viticoles et arboricoles, notamment par les instituts techniques (e.g. Institut Français de la Vigne et du Vin)
2. Espèces possédant des **caractéristiques contrastées** : les caractéristiques de croissance des espèces (biomasses, vitesses de croissance) ont été étudiées à partir des documents techniques des semenciers, et de monographies et d'ouvrages sur les couverts végétaux en agriculture
3. Diversité taxonomique et fonctionnelle : nous avons choisi d'introduire des **espèces provenant de diverses familles botaniques**, aux caractéristiques fonctionnelles contrastées. De plus, la base de données de traits TRY (Kattge et al., 2011) a été utilisée pour obtenir les traits des espèces présélectionnées (LDMC, SLA, hauteur, masse des graines, surface foliaire, durée de vie des plantes, profondeur racinaire), et les étudier par analyse de composantes principales (Husson et al., 2017; R Core Team, 2018). La distance des individus projetés sur les deux premiers axes de l'analyse a permis de sélectionner des espèces aux profils fonctionnels variés
4. Disponibilité des semences : ce dernier filtre a permis de déterminer les espèces finalement retenues pour l'expérimentation (voir Tableau 2.4, Tableau 2.5)

Mise en place et évolution du dispositif

Après les vendanges 2016, tous les inter-rangs de l'expérimentation ont été travaillés mécaniquement afin de préparer un lit de semences. Les semis ont été réalisés à la volée le 27/09/2016, et "rappuyés" au rouleau. Les densités ont été doublées par rapport aux recommandations faites pour les grandes cultures et intercultures, afin de maximiser les chances de levée et de production de biomasse sur les inter-rangs (Tableau 2.6).

Chaque espèce semée en culture monospécifique dans l'inter-rang a constitué un traitement (14 traitements semés). Un traitement SPONT ainsi qu'un traitement "travail du sol" ont également été intégrés au dispositif, soit 16 traitements au total (Fig. 2.5).

Table 2.4 Espèces sélectionnées pour l'expérimentation "traits-services", en fonction des différents critères (essais viticoles/ arboricoles, diversité des caractéristiques, familles botaniques et propriétés fonctionnelles)

Nom latin	Nom commun	Famille	Cycle	Caractéristiques	Sources
<i>Achillea millefolium</i>	Achillée millefeuille	Asteraceae	Vivace	Taux de couverture élevé, étouffement des adventices	Arregui and Bouniol (2012); Romet and Coulombel (2007)
<i>Avena strigosa</i>	Avoine rude	Poaceae	Annuelle	Fort potentiel de production de biomasse	Gontier (2015); Gontier and Gaviglio (2013); Thomas et al. (2013)
<i>Brassica carinata</i>	Moutarde d'Abyssinie	Brassicaceae	Annuelle	Forte croissance et production de biomasse, cycle tardif	Thomas et al. (2013)
<i>Dactylis glomerata</i>	Dactyle aggloméré	Poaceae	Vivace	Espèce méditerranéenne, dormance estivale	Gontier (2015); Gontier and Gaviglio (2013); Norton et al. (2006); Volaire et al. (2014); Volaire and Lelièvre (2010)
<i>Fagopyrum esculentum</i>	Sarrasin	Polygonaceae	Annuelle	Faible à moyenne production de biomasse	Boutin et al. (2003); Thomas et al. (2013)
<i>Festuca ovina</i>	Fétuque ovine	Poaceae	Vivace	Croissance lente, faible biomasse, adaptée à la sécheresse	Gontier (2015); Gontier and Gaviglio (2013); Romet and Coulombel (2007)
<i>Medicago lupulina</i>	Lucerne lupuline	Fabaceae	Annuelle ou bisannuelle	Espèce trouvée dans des parcelles de vigne, petite légumineuse, biomasse faible	Espèce indigène aperçue sur une parcelle du GIEE "Les enherbeurs" à Faugères (34) (collaboration UMR System)

Table 2.5 Espèces sélectionnées pour l'expérimentation "traits-services" (suite), en fonction des différents critères (essais viticoles/arboricoles, diversité des caractéristiques, familles botaniques et propriétés fonctionnelles). Hydrophyl : Hydrophyllaceae; Plantagi : Plantaginaceae

Nom latin	Nom commun	Famille	Cycle	Caractéristiques	Sources
<i>Medicago sativa</i>	Luzerne cultivée	Fabaceae	Vivace	Légumineuse à forte production de biomasse	Rapports IFV, communication personnelle (Xavier Delpuech)
<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Phacélie	Hydrophyl.	Annuelle	Forte production de biomasse, utilisée comme piège à nitrates en intercultures	Boutin et al. (2003); Thomas et al. (2013)
<i>Plantago coronopus</i>	Plantain corne de cerf	Plantagi.	Annuelle ou bisannuelle	Très bonne implantation, maîtrise des adventices	Delpuech (2012)
<i>Poterium sanguisorba</i>	Petite pimprenelle	Rosaceae	Vivace	Très bonne implantation et maîtrise des adventices	Arregui and Bouniol (2012); Romet and Coulombel (2007)
<i>Secale cereale</i>	Seigle	Poaceae	Annuelle	Fort potentiel de production de biomasse, appareil racinaire développé	Boutin et al. (2003); Thomas et al. (2013)
<i>Trifolium fragiferum</i>	Trèfle fraise	Fabaceae	Vivace	Croissance lente, biomasse moyenne	Delpuech (2012)
<i>Triticosecale</i>	Triticale	Poaceae	Annuelle	Production de biomasse moyenne	Thomas et al. (2013)
<i>Vicia villosa</i>	Vesce velue	Fabaceae	Annuelle	Forte production de biomasse, engrais vert, étouffe les adventices	Boutin et al. (2003); Thomas et al. (2013)

Table 2.6 Doses de semis des différentes espèces semées dans les expérimentations 2 et 3

Nom latin	Nom commun	Dose (kg ha ⁻¹)
<i>Achillea millefolium</i>	Achillée millefeuille	30
<i>Avena strigosa</i>	Avoine rude	200
<i>Brassica carinata</i>	Moutarde d'Abyssinie	30
<i>Dactylis glomerata</i>	Dactyle aggloméré	40
<i>Fagopyrum esculentum</i>	Sarrasin	100
<i>Festuca ovina</i>	Fétuque ovine	40
<i>Medicago lupulina</i>	Luzerne lupuline	30
<i>Medicago sativa</i>	Luzerne cultivée	38
<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Phacélie	28
<i>Plantago coronopus</i>	Plantain corne de cerf	30
<i>Poterium sanguisorba</i>	Petite pimprenelle	40
<i>Secale cereale</i>	Seigle	200
<i>Trifolium fragiferum</i>	Trèfle fraise	28
<i>Triticosecale</i>	Triticale	200
<i>Vicia villosa</i>	Vesce velue	100

Les semis de chaque espèce ont été réalisés au niveau de **placettes formées par deux demi-inter-rangs adjacents d'environ 40 m de long** (Fig. 2.5), représentant 160 m² par placette. Trois zones de la parcelle ont été semées, et l'ensemble des traitements aléatoirement répartis sur chacune des zones (Fig. 2.5) : au total, trois placettes ont été mises en place pour chaque traitement pour un total de 48 placettes (500 m² par traitement).

Le dispositif a par la suite évolué, suite aux conditions particulièrement difficiles de levée à l'automne 2016. En effet, les précipitations ont été absentes durant 15 jours après les semis, avant un épisode cévenol d'environ 180 mm en 24 h (Fig. 2.2). Les sols ayant été travaillés finement, l'intensité des précipitations a fortement endommagé les semis et créé des croûtes de battance. Ainsi, 14 placettes sur les 48 semées n'ont pas levé, et certains traitements ont été colonisés par la végétation spontanée (Fig. 2.5). **Un quadrat de 0,25 m² (50 x 50 cm) a donc été placé au débourrement de la vigne dans les placettes ayant levé, en privilégiant les zones où l'espèce semée s'était le mieux développée** (en terme de taux de couverture du sol), sans tenir compte de l'équilibre entre les espèces semées et les trois précédentes stratégies de gestion des inter-rangs (SC, T et SCT ; voir Tableau 2.2, Tableau 2.7). **Plusieurs quadrats ont parfois été placés dans la même placette**, en remplacement de placettes n'ayant pas levé, et lorsque l'abondance de l'espèce semée le permettait (Fig. 2.5). Pour 11 espèces, trois quadrats ont pu être placés. Un seul quadrat a pu être mis en place pour la moutarde d'Abyssinie, ainsi que deux quadrats pour le triticale et le seigle (Fig. 2.5). **Nous avons ainsi obtenu 38 quadrats représentant des communautés végétales formées des espèces semées et de la végétation spontanée associée** ("communauté réalisée", Fig. 1.26, Fig. 2.5). Le détail des 38 communautés est donné dans le tableau 2.7).

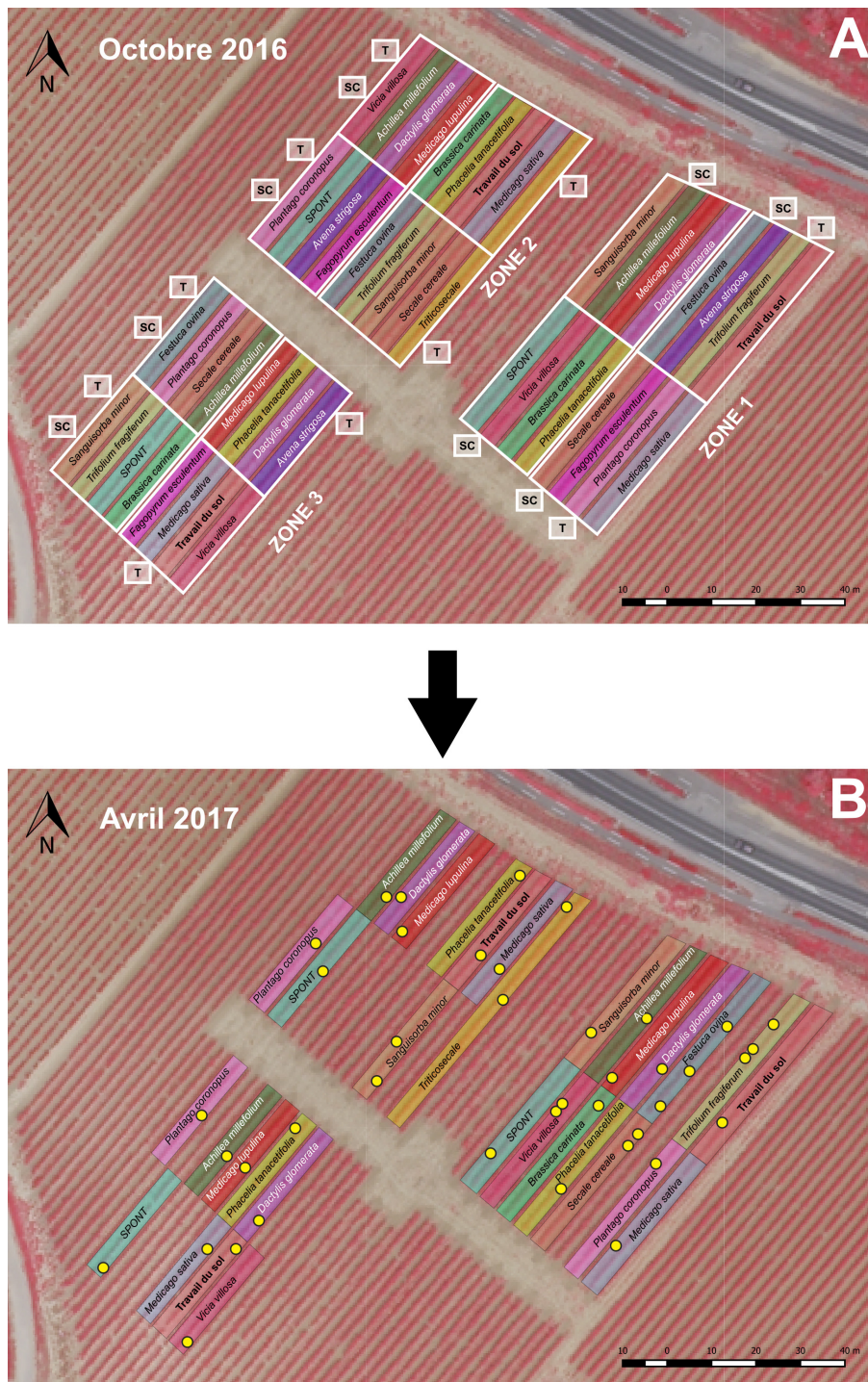


Figure 2.5 Dispositif initial et emplacement des différentes placettes dans les trois zones (A, octobre 2016), et emplacement des quadrats après évolution du dispositif dans les placettes restantes (B, avril 2017). Les espèces n'ayant pas levé n'ont pas été représentées dans la partie basse. Les encadrés blancs désignent les groupes de 4 placettes dans lesquels les échantillons composites de sols ont été formés (caractérisation du sol à t0), chaque échantillon composite étant indiqué par un carré blanc par les lettres correspondant à la stratégie représentée (SC ou T)

Table 2.7 Description de la végétation de chaque quadrat, taux de couverture des espèces semées et de la végétation spontanée dans chaque quadrat, famille botanique de l'espèce semée et précédente stratégie de gestion du sol. TC total : taux de couverture de la communauté au débournement de la vigne ; TC semis : taux de couverture de l'espèce semée ; TC spont : taux de couverture de la végétation spontanée. Gestion sol : précédente stratégie de gestion du sol (voir Tableau 2.2). Le code est celui utilisé dans le chapitre 3. Les quadrats Q9, Q18 et Q33 (gestion sol = SC) correspondant aux traitements de végétation spontanée ne sont pas indiqués ici

Code	Espèce semée	Famille	Gestion du sol	TC total (%)	TC semis (%)	TC spont (%)
Q1	<i>Achillea millefolium</i>	Asteraceae	SC	83,9	40	43,9
Q2	<i>Dactylis glomerata</i>	Poaceae	SC-T	33,7	20	13,7
Q3	<i>Medicago lupulina</i>	Fabaceae	T	48,7	30	18,7
Q4	<i>Medicago sativa</i>	Fabaceae	SC-T	59,6	25	34,6
Q5	<i>Plantago coronopus</i>	Plantaginaceae	SC	96,4	85	11,4
Q6	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Hydrophyllaceae	SC-T	52,9	40	12,9
Q7	<i>Poterium sanguisorba</i>	Rosaceae	SC-T	47,9	16	31,9
Q8	<i>Poterium sanguisorba</i>	Rosaceae	SC-T	71,5	45	26,5
Q10	<i>Triticosecale</i>	Poaceae	T	31,8	16	15,8
Q11	<i>Triticosecale</i>	Poaceae	SC-T	36,7	25	11,7
Q12	<i>Achillea millefolium</i>	Asteraceae	SC	70,1	50	20,1
Q13	<i>Dactylis glomerata</i>	Poaceae	SC-T	76,8	55	21,8
Q14	<i>Medicago lupulina</i>	Fabaceae	SC-T	45,7	35	10,7
Q15	<i>Medicago sativa</i>	Fabaceae	SC-T	40,5	20	20,5
Q16	<i>Plantago coronopus</i>	Plantaginaceae	SC	82,4	75	7,4
Q17	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Hydrophyllaceae	T	46,9	40	6,9
Q19	<i>Vicia villosa</i>	Fabaceae	SC-T	96,2	90	6,2
Q20	<i>Achillea millefolium</i>	Asteraceae	T	75,4	50	25,4
Q21	<i>Brassica carinata</i>	Brassicaceae	T	47,7	25	22,7
Q22	<i>Dactylis glomerata</i>	Poaceae	SC	72,8	40	32,8
Q23	<i>Festuca ovina</i>	Poaceae	T	27	5	22
Q24	<i>Festuca ovina</i>	Poaceae	T	30,5	10	20,5
Q25	<i>Festuca ovina</i>	Poaceae	T	40,3	12	28,3
Q26	<i>Medicago lupulina</i>	Fabaceae	SC	97	80	17
Q27	<i>Medicago sativa</i>	Fabaceae	SC	85,5	40	45,5
Q28	<i>Plantago coronopus</i>	Plantaginaceae	SC	83	55	28
Q29	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Hydrophyllaceae	SC	72	65	7

Suite page suivante

Table 2.7 – suite du tableau

Code	Espèce semée	Famille	Gestion du sol	TC total (%)	TC semis (%)	TC spont (%)
Q30	<i>Secale cereale</i>	Poaceae	T	36	30	6
Q31	<i>Secale cereale</i>	Poaceae	T	44,1	30	14,1
Q32	<i>Poterium sanguisorba</i>	Rosaceae	SC	75,1	40	35,1
Q34	<i>Trifolium fragiferum</i>	Fabaceae	SC	93,5	0	93,5
Q35	<i>Trifolium fragiferum</i>	Fabaceae	SC	89,6	60	29,6
Q36	<i>Trifolium fragiferum</i>	Fabaceae	SC	99,4	55	44,4
Q37	<i>Vicia villosa</i>	Fabaceae	SC	100	100	0
Q38	<i>Vicia villosa</i>	Fabaceae	SC	100	98	2

2.3.2 Mesures

Caractérisation initiale de l'état organique et azoté du sol

Une caractérisation de l'état organique (carbone organique, biomasse microbienne du sol) et minéral (azote minéral, $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$) des modalités SC et T a été réalisée à l'automne 2016, à l'émergence des couverts semés pour l'expérimentation (Tableau 2.2). Les échantillons de sols ont été collectés à la tarière (0-20 cm) à raison de 10 échantillons composites pour la stratégie T, et 8 échantillons composites pour la stratégie SC. Chaque échantillon composite était constitué de 4 sous-échantillons prélevés dans 4 placettes adjacentes (voir Fig. 2.5 pour les détails).

Mesure des traits aériens et calcul des marqueurs fonctionnels des communautés

Au débourrement de la vigne (avril 2017), la **composition botanique** de chaque communauté a été établie, et le **taux de couverture de chaque espèce** a été relevé à l'aide de quadrats (50 x 50 cm, quadrillé tous les 10 cm, Tableau 2.7). Tous les individus des quadrats ont ensuite été prélevés au ras du sol pour détermination la biomasse sèche de chacune des espèces (semées et spontanées) la composant, ainsi qu'une analyse du rapport C/N de l'ensemble de la communauté (Fig. 2.6). Pour chaque communauté, une liste des **espèces permettant d'atteindre 80%** de la biomasse totale des communautés, considéré comme suffisant pour représenter la communauté (Pakeman and Quested, 2007), a ensuite été établie afin de sélectionner les espèces sur lesquelles les traits aériens ont été mesurés (39 espèces au total) (Tableau 2.8).

Les quatre traits aériens ont été mesurés selon les protocoles standardisés (Pérez-Harguindeguy et al., 2013) à raison de 15 individus par espèce, prélevés aléatoirement sur l'ensemble de la parcelle (5 individus par zone, voir Fig. 2.5), en dehors des quadrats (Fig. 2.6). Les détails concernant la justification du choix des traits ainsi que les calculs sont indiqués dans chacun des chapitres de résultats, et résumés Tableaux 2.9 et 2.10. Les marqueurs fonctionnels de chaque communauté ont été calculés en calculant les "traits agrégés", ou community-weighted mean (CWM) (Garnier et al., 2004; Grime, 1998), i.e. en calculant **la moyenne des traits moyens de**

Table 2.8 Liste des espèces semées (fond gris) et spontanées sélectionnées pour l'expérimentation "traits-services"

Nom latin	Nom commun	Famille
<i>Achillea millefolium</i>	Achillée millefeuille	Asteraceae
<i>Anagallis arvensis</i>	Mouron des champs	Primulaceae
<i>Brassica carinata</i>	Moutarde d'Abyssinie	Brassicaceae
<i>Carduus pycnocephalus</i>	Chardon	Asteraceae
<i>Cerastium glomeratum</i>	Céraiste aggloméré	Caryophyllaceae
<i>Cirsium arvense</i>	Cirse des champs	Asteraceae
<i>Cirsium vulgare</i>	Cirse commun	Asteraceae
<i>Convolvulus arvensis</i>	Liseron	Convolvulaceae
<i>Crepis sancta</i>	Crépide de Nîmes	Asteraceae
<i>Dactylis glomerata</i>	Dactyle aggloméré	Poaceae
<i>Daucus carota</i>	Carotte sauvage	Apiaceae
<i>Diplotaxis eruroides</i>	Fausse roquette	Brassicaceae
<i>Erigeron canadensis</i>	Érigéron du Canada	Asteraceae
<i>Erodium ciconium</i>	Érodium bec de Cigogne	Geraniaceae
<i>Erodium cicutarium</i>	Érodium commun	Geraniaceae
<i>Erodium malacoides</i>	Érodium	Geraniaceae
<i>Euphorbia segetalis</i>	Euphorbe des moissons	Euphorbiaceae
<i>Festuca ovina</i>	Fétuque ovine	Poaceae
<i>Filago pyramidata</i>	Cotonnière pyramidale	Asteraceae
<i>Galactites elegans</i>	Chardon laiteux	Asteraceae
<i>Galium parisiense</i>	Gaillet de Paris	Rubiaceae
<i>Geranium rotundifolium</i>	Géranium à feuille ronde	Geraniaceae
<i>Malva sylvestris</i>	Mauve sylvestre	Malvaceae
<i>Medicago lupulina</i>	Luzerne lupuline	Fabaceae
<i>Medicago orbicularis</i>	Luzerne orbiculaire	Fabaceae
<i>Medicago sativa</i>	Luzerne cultivée	Fabaceae
<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Phacélie	Hydrophyllaceae
<i>Picris echinoides</i>	Picride fausse vipérine	Asteraceae
<i>Plantago coronopus</i>	Plantain corne-de-cerf	Plantaginaceae
<i>Rostraria cristata</i>	Kœlerie fausse fléole	Poaceae
<i>Poterium sanguisorba</i>	Petite pimprenelle	Rosaceae
<i>Scorpiurus subvillosus</i>	Scorpiurus	Fabaceae
<i>Secale cereale</i>	Seigle	Poaceae
<i>Sonchus asper</i>	Laiteron piquant	Asteraceae
<i>Trifolium campestre</i>	Trèfle des champs	Fabaceae
<i>Trifolium fragiferum</i>	Trèfle fraise	Fabaceae
<i>Triticosecale</i>	Triticale	Poaceae
<i>Veronica persica</i>	Véronique de Perse	Plantaginaceae
<i>Vicia villosa</i>	Vesce velue	Fabaceae

chacune des espèces caractérisées, pondérée par la biomasse relative de chaque espèce dans la communauté selon l'équation 2.1

$$CWM = \sum_{i=1}^n \text{trait}_i \times p_i \quad (2.1)$$

avec trait_i le trait moyen de l'espèce i , p_i la proportion (en biomasse) de l'espèce i dans la communauté, et n le nombre d'espèces dans la communauté.

Mesure des marqueurs fonctionnels racinaires

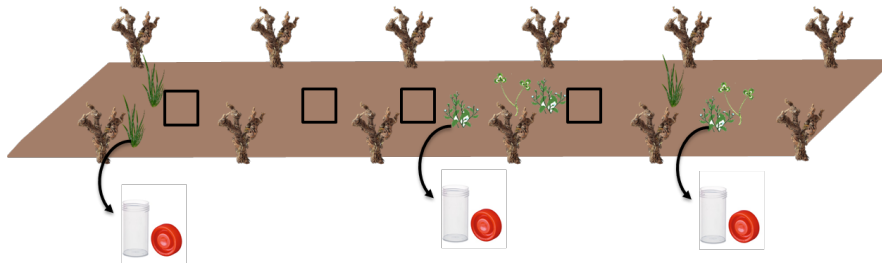
Une fois la végétation des communautés prélevée, deux carottes de sol ont été prélevées dans chaque quadrat, sur un mètre de profondeur. Chaque carotte a été découpée en différents horizons de sol (0-10, 10-20, 20-40, 40-60, 60-80 et 80-100 cm). Chaque horizon de chaque carotte a été découpé en deux dans le sens de la profondeur : pour chaque horizon, **deux moitiés provenant d'une carotte différente ont été assemblées pour la mesure des traits racinaires, les deux autres moitiés ont été utilisées pour mesurer les stocks hydriques et azotés** (Fig. 2.7). Tous les échantillons conservés pour mesure des traits racinaires ont été congelés à -20°C avant les mesures. Chaque échantillon a ensuite été plongé dans de l'eau froide pour décongélation lente, puis les racines lavées et séparées entre racines d'herbacées et racines de vignes (ligneuses, noires et tortueuses). Les racines de vigne n'ont pas été incluses dans les analyses. Des sous-échantillons représentatifs de l'ensemble des racines triées ont ensuite été scannés dans l'eau à l'aide de bacs plastiques, à 600 dpi (scanner Epson Perfection V800). Le logiciel WinRHIZO Reg (Regent Instruments, Québec, Canada) a permis d'analyser les images scannées, en classant les racines par classes de diamètre (ordres racinaires non-déterminables sur ces échantillons, voir McCormack et al. (2015)) : tous les 0,1 mm entre 0 et 1 mm de diamètre, puis tous les 0,5 mm jusqu'à 2 mm, puis la classe >2 mm. Toutes les racines des communautés ont été incluses dans les analyses (sur l'ensemble des communautés, les racines <2 mm représentaient entre 98% et 100% de la longueur totale de racine). Les traits mesurés sont synthétisés dans les Tableaux 2.9 et 2.10.

Mesure des indicateurs de fourniture de services

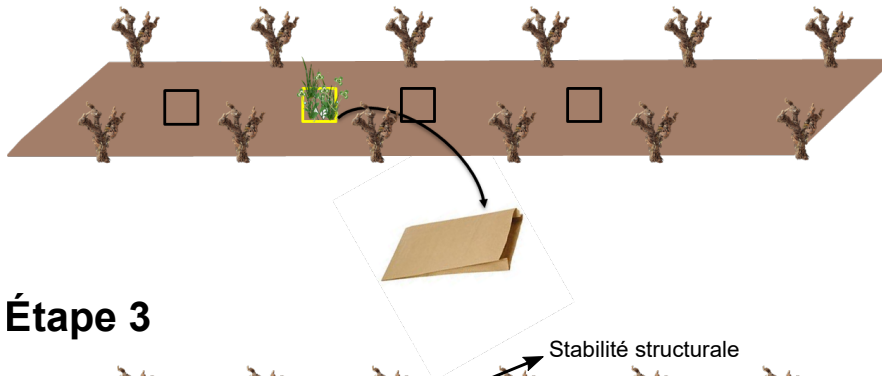
Les différents services et dysservices fournis par les communautés végétales ont été évalués par des indicateurs mesurés au champ, dans les quadrats.

- Le service de stabilisation de l'état structural des sols a été mesuré par la **stabilité structurale des agrégats de sols**. Après les prélèvements des communautés et des carottes de sol, un échantillon composite de sol a été réalisé pour chaque quadrat, en prélevant du sol dans l'horizon 0-5 cm sur la surface intacte du quadrat. Cet indicateur renseigne sur le niveau d'agrégation des sols, et notamment leur **stabilité lors d'épisodes pluvieux pouvant générer de l'érosion** (Le Bissonnais, 1996 ; Le Bissonnais et al., 2007). La méthode de mesure employée a été développée par Le Bissonnais (1996) (ISO-10930, 2012), et consiste à immerger une masse connue d'agrégats de sols d'un diamètre standard dans de l'eau, et de mesurer la proportion des différentes classes de diamètre des particules de sol obtenue après immersion. Le diamètre moyen pondéré, ou mean weight diameter (MWD), représente le diamètre moyen des agrégats de sol après immersion, et illustre la stabilité du sol à la désagrégation par l'eau (voir le

Étape 1



Étape 2



Étape 3

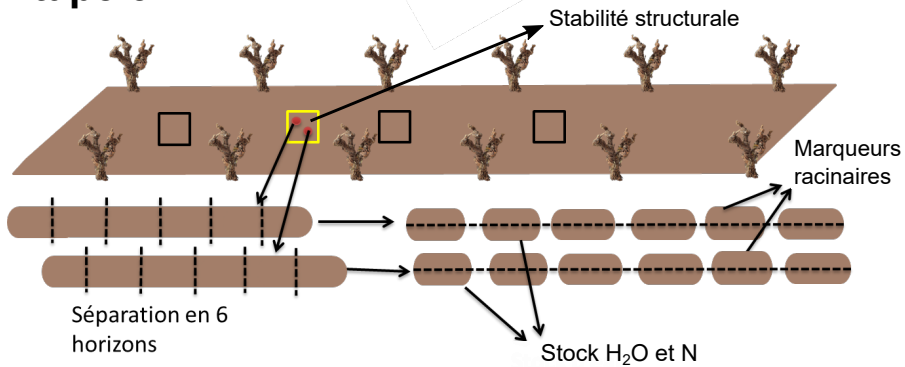


Figure 2.6 Enchaînement des étapes réalisées pour la mesure des marqueurs fonctionnels et indicateurs de fourniture de services. Étape 1 : prélèvement des individus dans des piluliers pour la mesure des traits ; Étape 2 : prélèvement des communautés végétales ; Étape 3 : mesure des indicateurs de fourniture de services et marqueurs fonctionnels racinaires à l'aide de carottes de sol. Figure tirée de Martenot (2017)

Table 2.9 Liste des traits mesurés pendant l'expérimentation "traits-services"

Individus					
SLA	$m^2 kg^{-1}$	Surface spécifique foliaire (rapport surface/biomasse)	Vitesse d'installation, vitesse de décomposition, acquisition des ressources	Damour et al. (2015); Grassein et al. (2015); Poorter and Garnier (2007)	
LDMC	mg g ⁻¹	Teneur en matière sèche des feuilles	Décomposabilité des feuilles, conservation des ressources	Fortunel et al. (2009); Kazakou et al. (2006, 2009)"	
DMC	mg g ⁻¹	Teneur en matière sèche de la plante	Décomposabilité des plantes, persistance du mulch, conservation des ressources	Garnier et al. (2007)	
Hauteur végétative	cm	Hauteur du dernier organe photosynthétique	Compétition pour la lumière et l'eau, proxy de la biomasse	Garnier et al. (2016)	

Table 2.10 Liste des marqueurs fonctionnels mesurés pendant l'expérimentation "traits-services"

Communautés				
Rapport C/N	-	Rapport entre teneur en carbone et teneur en azote des parties aériennes	Vitesse de décomposition et de minéralisation, potentiel de minéralisation	Justes et al. (2009); Redin et al. (2014)
SRL	m g ⁻¹	Longueur spécifique racinaire (rapport longueur/biomasse)	Exploration du sol, acquisition des nutriments et de l'eau, vitesses d'absorption, taux de croissance, cycle des nutriments	Eissenstat (1992); Prieto et al. (2015); Fort et al. (2015); Freschet and Roumet (2017); Pérez-Ramos et al. (2012)
Diamètre	mm	Diamètre moyen des racines	Exploration du sol, force de pénétration, acquisition des nutriments et de l'eau, transport de l'eau, stabilité structurale du sol	Fort et al. (2017); Freschet and Roumet (2017); Jastrow et al. (1998); Pérez-Ramos et al. (2012); Prieto et al. (2015)
VFR	%	Proportion de racines très fines (<0,1 mm)	Acquisition des nutriments et de l'eau, stabilité structurale du sol	Fort et al. (2017); Freschet and Roumet (2017)
RTD	g cm ⁻³	Densité des tissus racinaires	Vitesse de décomposition, longévité des racines	Fort et al. (2015); Roumet et al. (2006)
RLD	cm cm ⁻³	Densité de longueur, longueur de racine par unité de volume de sol	Stabilité structurale du sol, acquisition des ressources	Erktan et al. (2016); Gould et al. (2016); Le Bissonnais et al. (2017); Pérès et al. (2013)
RMD	kg m ⁻³	Densité de masse, masse de racine par unité de volume de sol	Stabilité structurale du sol, acquisition des ressources	Erktan et al. (2016); Gould et al. (2016); Le Bissonnais et al. (2017); Pérès et al. (2013)
Profondeur 80%	cm	Profondeur à laquelle le système racinaire atteint 80% de sa longueur totale	Exploration du sol, acquisition de l'eau, compétition	Fort et al. (2017); Freschet and Roumet (2017); Violle et al. (2009)

protocole ISO-10930 (2012) pour plus de détails). Le chapitre 3 étudie les relations entre les marqueurs fonctionnels racinaires des communautés et la stabilité structurale des agrégats de sol mesurés dans des quadrats identiques.

- Le service de limitation du ruissellement de l'eau a été caractérisé par le **taux de couverture du sol des communautés** au débourrement. Le taux de couverture est l'un des principaux facteurs influençant l'infiltration de l'eau dans le sol, et est fréquemment employé dans les études sur le ruissellement et l'érosion des sols (Durán Zuazo and Rodríguez Pleguezuelo, 2008; Leonard and Andrieux, 1998; Snelder and Bryan, 1995).
- Le service de fourniture en eau du sol a été évalué à travers le calcul du **stock d'eau du sol**. L'humidité pondérale du sol a été déterminée pour chaque horizon de sol, permettant de calculer et d'agréger les stocks sur l'ensemble du profil dans chaque quadrat. L'étude du compromis entre le taux de couverture des communautés et la teneur en eau des sols, en lien avec les marqueurs fonctionnels des communautés est l'objet du chapitre 4.
- Le service "engrais vert" a été évalué à travers deux indicateurs mesurés au débourrement : **la biomasse des communautés, et les stocks d'azote minéral des sols**. Les stocks azotés ont été calculés à partir des mêmes horizons de sol que les stocks hydriques, et reflètent les prélèvements ou restitutions azotées des communautés durant leur croissance. La biomasse indique la quantité de matière restituée au système, et le potentiel de fourniture d'azote. Les relations entre les marqueurs fonctionnels des communautés et ces deux indicateurs de service sont étudiées dans le chapitre 5.

2.3.3 Campagne 2017-2018

Semis et croissance

Les semis ont été reconduits à l'automne 2017. Toutes les espèces ont été semées à l'aide d'un semoir à semis direct, pour éviter le travail du sol et les dégâts d'épisodes pluvieux intenses sur les sols. L'hiver a été très sec (Fig. 2.2) et les espèces ont levé tardivement. Cependant, le printemps pluvieux a favorisé la croissance des espèces semés et de la végétation spontanée.

Mesures

L'expérimentation reconduite en 2017-2018 a donné lieu à un mémoire de fin d'études (Bopp, 2018). Cependant, **seuls les traits des espèces semées et spontanées mesurés au printemps 2018 ont pu être inclus dans cette thèse**. La sélection des espèces a suivi la même procédure qu'en 2017 : relevés botaniques dans des quadrats, prélèvements de communautés et sélection des espèces permettant d'atteindre 80% de la biomasse des communautés. Les traits ont également été mesurés sur des espèces prélevées aléatoirement sur l'ensemble de la parcelle, à raison de 12 individus par espèce. La liste des espèces mesurées et indiquées dans le Tableau 2.8. Le chapitre 6 a pour objectif d'étudier la variabilité temporelle des traits entre saisons (débourrement *vs.* floraison) et entre années (2017 *vs.* 2018), et compare les traits entre jeux d'espèces communes entre ces différentes périodes.

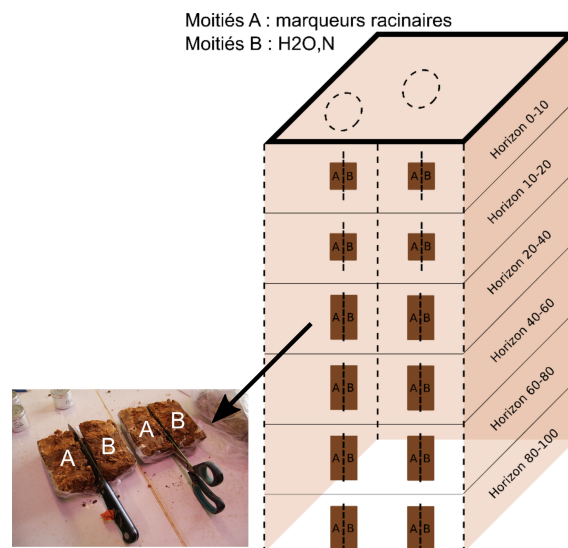


Figure 2.7 Prélèvement des carottes de sol dans chaque quadrat. Les horizons étudiés sont indiqués (valeurs en cm). Pour chaque quadrat et chaque horizon, les deux moitiés "A" ont permis la mesure des marqueurs fonctionnels racinaires, les deux moitiés "B" ont permis de mesurer les stocks d'eau et d'azote minéral sous chaque communauté

Deuxième partie

Résultats

Soil aggregate stability in vineyards : role of service crop root traits and soil organic carbon

Léo Garcia, Gaëlle Damour, Christian Gary, Stéphane Follain, Yves Le Bissonnais, Aurélie Metay
Ce manuscrit a été soumis au journal Plant And Soil, et accepté sous réserve de modifications majeures, partiellement intégrées dans la version ci-dessous

Abstract

Aims The aim of this study was to explore the impact of soil management strategies and the contribution of soil properties (organic carbon, microbial biomass) and root traits of plant communities in driving soil aggregate stability in vineyards.

Methods We measured topsoil aggregate stability, soil properties and root traits of 38 plant communities in an experimental vineyard, previously subjected to different soil management strategies. Then we investigated statistical relations between aggregate stability, root traits and soil properties and estimated root trait and soil property contributions to gain insight into aggregate stability.

Results Soil management strategies strongly affected soil aggregate stability, with a negative effect of tillage, even after several years of service crop cover. Among the investigated parameters, soil organic carbon was found to contribute the most to aggregate stability. Root mean diameter and root mass density showed positive correlations with aggregate stability, while specific root length showed a negative correlation with aggregate stability.

Conclusions Soil aggregate stability is the result of complex interactions between soil management strategies, soil properties and plant root traits. Service crops improve aggregate stability, and a trait-based approach could help to identify service crop ideotypes and expand the pool of species of interest for providing services in agroecosystems in relation with the soil physical quality.

Keywords

Root traits, Soil aggregate stability, Cover crops, Ecosystem services, Vineyard soil management, Agroecology

1 Introduction

Agricultural soils are currently affected by various issues related to erosion, loss of soil organic carbon and poor soil structure, especially with respect to perennial crops (Don et al., 2011; Poeplau and Don, 2013; Panagos et al., 2015). In particular, vineyard soil quality is strongly impacted by the soil management strategies, as frequent tillage performed to limit competition between weeds and grapevine exacerbates soil erosion (García-Díaz et al., 2017; Novara et al., 2011), especially on steep slopes (Panagos et al., 2015; Le Bissonnais et al., 2002). Moreover, tillage impairs soil organic matter and alters the soil structure (Six et al., 1999; Coll et al., 2011; Salomé et al., 2016). Viticulture has thus been shown to be one of the most erosion-prone types of land use (Cerdan et al., 2010; Panagos et al., 2015; García-Ruiz, 2010). Soil loss and associated fertility loss in vineyards directly threaten the sustainability of grape production systems, so adopting a soil conservation strategy is a major issue in viticulture.

Growing service crops is a major feature in soil conservation strategies. These crops are grown with the aim of providing non-marketed ecosystem services (Garcia et al., 2018), e.g. to increase soil organic matter and fertility, maintain the soil structure, control weeds, while limiting erosion, pests and diseases (Lu et al., 2000; Zhang et al., 2007; Médiène et al., 2011; Blanco-Canqui et al., 2015; Gaba et al., 2015). In soils, service crops prevent water and wind erosion (Durán Zuazo and Rodríguez Pleguezuelo, 2008; Blavet et al., 2009; De Baets et al., 2011; Ruiz-Colmenero et al., 2013; David et al., 2014). These crops also directly protect the soil from rainsplash, and reduce excessive amounts of soil surface water and associated runoff genesis and velocity by favoring soil infiltration and increasing the soil surface roughness (Dabney et al., 2001; Celette et al., 2008; Gaudin et al., 2010; Gumiere et al., 2011). Service crops also improve the stability of soil aggregates, i.e. their resistance to breakdown, and thus maintenance of a good soil structure and infiltration. Several studies have highlighted the benefits of service crops for aggregate stability in vineyards (Goulet et al., 2004; Ferrero et al., 2004; Peregrina et al., 2010; Ruiz-Colmenero et al., 2013), but few studies have compared the respective roles of root traits and soil properties in stabilizing soils in such agroecosystems.

Among soil properties, soil organic carbon (SOC) has been shown to be one of the main explanatory factors with regard to soil aggregate stability (Tisdall and Oades, 1982; Six and Paustian, 2014), and no-tillage agriculture is known to promote soil aggregate stability as it increases SOC (Six et al., 2004). SOC improves flocculation of clay particles and forms binding agents with clay and polyvalent cations that increase particle cohesion (Tisdall and Oades, 1982; Six et al., 2004; Abiven et al., 2009). Bonds between clay particles and carbohydrates of bacteria capsules or with fungal hyphae also participate in soil cohesion (Tisdall and Oades, 1982). Moreover, SOC and microbial activity increase the hydrophobicity of aggregates, thus reducing their sensitivity to breakdown by water (Cosentino et al., 2006; Abiven et al., 2009). Bacteria and fungi also produce extracellular polysaccharides that bind soil particles, and fungal hyphae physically enmesh soil particles and thus protect them from alteration (Tisdall and Oades, 1982;

Six et al., 2004; Cosentino et al., 2006; Abiven et al., 2009, 2007).

The action of roots in the soil stabilization process involves physical, chemical, and biotic interactions with soil particles. Physical action consists of aggregate enmeshment by fine roots that maintains the aggregate structure and protects it from breakdown (Jastrow et al., 1998; Fattet et al., 2011; Pérès et al., 2013; Le Bissonnais et al., 2017). Roots also increase the soil wetting-drying frequency, which contributes to strengthening the soil aggregates (Angers and Caron, 1998; Czarnes et al., 2000). The chemical action of roots on soil stability is mainly due to root exudation of sugars, carbohydrates, organic and amino acids into soils (Bardgett et al., 2014). These compounds act as glue for mineral particles and strongly contribute to building stable soil aggregates (Six et al., 2004; Pérès et al., 2013). Bardgett et al. (2014) state that root exudation may be the root trait with the greatest impact on soil stability. The biotic action of roots consists of stimulating microbial biomass in soil and forming associations with symbiotic fungi whose hyphae and exudates increase soil aggregate stability (Jastrow et al., 1998; Hamilton and Frank, 2001). The effect of roots in soil stabilization mainly depends on their density in soils and their nature, i.e. fine roots versus coarse roots (Freschet and Roumet, 2017). Studying root traits thus seems relevant to better understand the role of roots in driving soil aggregate stability.

Trait-based approaches have recently been developed to assess the potential of service crops in providing specific ecosystem services in agroecosystems and consequently choosing the best-suited species according to targeted services (Damour et al., 2014; Tardy et al., 2015; Tribouillois et al., 2015b). Such approaches may help understand the functioning and dynamics of plant communities under various environments, and predict how ecosystem services vary across agroecosystems (Duarte et al., 1995; Martin and Isaac, 2015; Wood et al., 2015; Damour et al., 2018). The effect of root traits on soil aggregate stability has already been shown in grasslands and natural plant communities, along with environmental gradients, with findings of positive effects of root density and specific root length (SRL) on aggregate stability (Erktan et al., 2016; Gould et al., 2016; Ali et al., 2017; Le Bissonnais et al., 2017). However, to our knowledge, the respective roles of roots and soil properties have been barely studied in agroecosystems with low organic inputs.

The aim of this study was to explore the contribution of root traits and soil organic carbon in driving soil aggregate stability in vineyards after contrasted soil management strategies. We therefore measured topsoil aggregate stability, soil properties and root traits of 38 plant communities in an experimental vineyard, previously subjected to different previous soil management. The plant communities consisted of 13 service crop species sown in the inter-rows and spontaneous species growing amongst the service crops. Considering the small spatial footprint of the experiment, we assumed that there was little variability in the soil mineral phase. For these conditions, we hypothesized that : i) vinegrowers' soil management drives soil aggregate stability through its effect on soil organic carbon and mechanical disturbances, ii) service crop root traits contribute to explaining soil aggregate stability in vineyards and they contribute more than soil properties due to low carbon content in these soils (Erktan et al., 2016; Le Bissonnais et al., 2017), and iii) graminoids have a stronger positive effect on aggregate stability than legumes due to their higher SRL and root density (Pérès et al., 2013; Gould et al., 2016; Roumet et al., 2016).

2 Material and methods

2.1 Experimental site and design

The experiment was carried out from 2012 to 2017 in a vineyard located near Montpellier (Domaine du Chapitre) in the south of France (43°31'55"N 3°51'51"E). The area is under a Mediterranean climate with mean annual rainfall of about 550 mm (2013-2017). The soil is a calcareous cambisol (30% clay, 40% silt and 30% sand) with a 5% stone content. Grapevines (*V. vinifera* L. cv. Mourvèdre and Grenache) were planted in 2008 at a density of 4,000 vines per hectare (2.5 m x 1 m). They were trained using a midwire bilateral cordon system and were spur pruned to 12 nodes per vine. Mechanical weed control was applied under the vine rows. Three different soil management strategies were used in inter-rows at random locations in the experimental field : some had been tilled since 2012 (T) while others had been sown with service crops each year since 2012 (SC) and some of the latter were tilled the year before the last growing season (SCT). The term "soil management strategy" refers to past inter-row management before the last growing season (Table 3.1). All inter-rows were sown with service crops during the 2016-2017 growing season.

In September 2016, all inter-rows were tilled for seedbed preparation. 13 different monocultures of service crop species were sown in inter-rows of 30m length and 2 m wide at random locations in the experimental field. Three inter-rows were sown for each service crop species. Species were chosen to have a diversity of botanical families (Fabaceae, Poaceae, Plantaginaceae, Hydrophyllaceae, Rosaceae, Brassicaceae), life cycles, and growing behavior (growth rate, biomass production) : *Achillea millefolium*, *Brassica carinata*, *Dactylis glomerata*, *Festuca ovina*, *Medicago lupulina*, *Medicago sativa*, *Phacelia tanacetifolia*, *Plantago coronopus*, *Poterium sanguisorba*, *Secale cereale*, *Trifolium fragiferum*, *Triticosecale* and *Vicia villosa*. Moreover, three inter-rows were maintained with spontaneous vegetation. Inter-rows were sown in late September 2016 and were destroyed at the beginning of May 2017. No weeding was performed in the inter-rows, so we obtained plant communities composed of sown and spontaneous species (Table A.1).

Table 3.1 Description of the three soil management strategies applied in the inter-rows before the sowing in September 2016

Soil management strategy	Soil Management			
	2012-2013	2013-2014	2014-2015	2015-2016
SC	<i>Festuca sp. + Lolium perenne</i>	<i>Festuca sp. + Lolium perenne</i>	<i>Hordeum vulgare</i>	<i>Vicia faba</i>
SCT	<i>Festuca sp. + Lolium perenne</i>	<i>Festuca sp. + Lolium perenne</i>	<i>Hordeum vulgare</i>	Tillage
T	Tillage	Tillage	Tillage	Tillage

2.2 Measurements

Before grapevine budburst (April 2017), three quadrats (0.25 m²) were placed in each inter-row, except in those with *Triticosecale* and *Secale cereale* (2 quadrats) and *Brassica carinata* (1 quadrat) cover, for a total of 38 quadrats. In each quadrat, the plant communities were composed of sown and spontaneous species (Table A.1).

2.2.1 Soil sampling

To account for the effect of soil management strategies on soils, soil samples were collected at service crop emergence in order to determine the soil organic carbon (SOC, mg g⁻¹), microbial biomass (MB, mg kg⁻¹) and inorganic nitrogen (inorgN, mg kg⁻¹) content. Samples were collected within the 0-10 cm topsoil layer in the most contrasted strategies (SC and T), with 10 composite samples included in each soil management strategy. Each composite sample was composed of 4 sub-samples taken in 4 adjacent inter-rows with an identical soil management strategy.

To measure the soil aggregate stability, soil samples were collected at grapevine budburst with a small shovel at the soil surface of each quadrat (0-10 cm). Samples were air-dried (~25°C, 72 h), sieved (3–5 mm) and stored at 5°C (Le Bissonnais, 1996; ISO-10930, 2012).

2.2.2 Aggregate stability measurements

Aggregate stability was measured using the method of Le Bissonnais (1996) (ISO-10930, 2012). Only the fast wetting disruptive test was performed here. For the 38 quadrats, the test was performed on three soil subsamples (10 g each). Before measurements, samples were dried at 40°C for 24 h. After drying, soil aggregates were immersed in distilled water for 10 min, and transferred onto a 50 µm sieve immersed in ethanol to separate >50 µm fragments from <50 µm fragments. The >50 µm fraction was collected, oven-dried (40°C, 48 h) and sieved through a column of 6 sieves (2.00, 1.00, 0.50, 0.20, 0.10, and 0.05 mm). The mean weight diameter (MWD) was calculated to express aggregate stability, corresponding to the sum of the mass fraction of soil remaining on each sieve multiplied by the mean diameter of the two adjacent sieves. Coarse elements (>2 mm gravel) were weighed to correct the MWD values.

2.2.3 Root sampling and measurements

At budburst, all species were identified in each quadrat and aboveground biomass was removed for root sampling. Then two soil cores (8 cm diameter) per quadrat were collected in the 0-10 cm topsoil layer and stored in freezer at -20°C before root measurement. After storage, the two soil cores originating from a same quadrat were thawed together in water. Roots were washed and sorted to separate herbaceous roots from grapevine roots, which were not used in this study. Subsamples of roots were placed in water in a clear acrylic tray, and scanned at 600 dpi with an Epson Perfection V800 scanner. Scanned images were analyzed using WinRHIZO Reg software (Regent Instruments, Quebec, Canada). Several diameter classes were set for the analysis : each 0.1 mm from 0 to 1 mm, each 0.5 mm from 1 to 2 mm, and the >2 mm class. The proportion of <2 mm roots was systematically 98–100% of the total length over all plant com-

munities. The WinRHIZO software was used to calculate the total length, surface area, volume and mean diameter of the scanned roots, and the total length for each diameter class. Scanned and non-scanned samples were air dried (60°C, 72 h) and weighed separately.

As the roots of species composing the communities could not be differentiated, six “root functional markers” of the communities (Damour et al. 2015) were calculated instead of the functional traits of each species (Violle et al. 2007). These functional markers stand for community-aggregated traits (Garnier et al. 2004) and represent the root traits of an average plant in this community. The total root length was calculated with the scanned length and dry mass and non-scanned dry mass. The root length density (RLD, cm cm^{-3}) and root mass density (RMD, kg m^{-3}) were calculated as the total root length and dry mass divided by the soil volume, respectively. The specific root length (SRL, m g^{-1}) was calculated as the total root length divided by the root dry mass, and the very fine root fraction (VFRf) was calculated as the length of roots <0.1 mm divided by the total root length. The mean diameter (DIAM) was calculated by the software, and the root tissue density (RTD, g cm^{-3}) was calculated as the root volume divided by the root biomass.

2.3 Statistical analysis

The effect of plant communities and soil organic carbon on MWD was tested with ANOVA for each soil management strategy, except for the effect of soil organic carbon in the soil management strategy SCT (soil properties data not available). We used the Fischer’s least significant difference to assess for differences between communities and with control quadrats (bare soil), for each soil management strategy. The impact of the soil management strategies on the soil properties, MWD and root functional markers was tested with Kruskal-Wallis tests.

The relations between all root functional markers were assessed with a principal components analysis (PCA) using R package ‘FactomineR’ (Lê et al. 2008). The soil management strategy and botanical family of the dominant species in each quadrat were included as supplementary qualitative variables. Relations between qualitative variables and the PCA axes were assessed with a v.test (Husson et al. 2017). Kruskal-Wallis test were performed to assess differences of root functional markers between soil management strategies.

Relations between root functional markers, soil organic carbon and soil aggregates stability were assessed with multiple regressions and variable selection procedures, the variable MWD as the dependent variable, root functional markers and SOC as independent variables. We used the R package ‘leaps’ which performs a selection of best subsets of variables with exhaustive search, and selected models according to their R^2 and p-value. Before selecting a model, we first tested multicollinearity using the ‘vif’ function of the R package ‘car’ (Fox and Weisberg 2011) and eliminated redundant variables if necessary ($\text{VIF} > 5$). Then when a variable had a significant slope in the model, we checked its consistency with its slope in a simple regression with MWD. We thus selected best models (R^2 criterion) that were built with non-correlated variables, and consistent with the slope of the variables in simple regression with MWD. The model selection was performed on data from soil management strategy SC only, T only, and both. In each case, we performed model selection with and without variable SOC in the dataset, resulting in 6 final models. In each model, the relative contribution of selected variables to the model R^2 was

assessed with the LMG computer-intensive method that averages sequential sums of squares over all orderings of regression variables ('relaimpo' R package, Grömping 2006). All analyses were performed with R version 3.4.3 (R Core Team 2018).

3 Results

3.1 Impacts of soil management strategies on soil properties and MWD

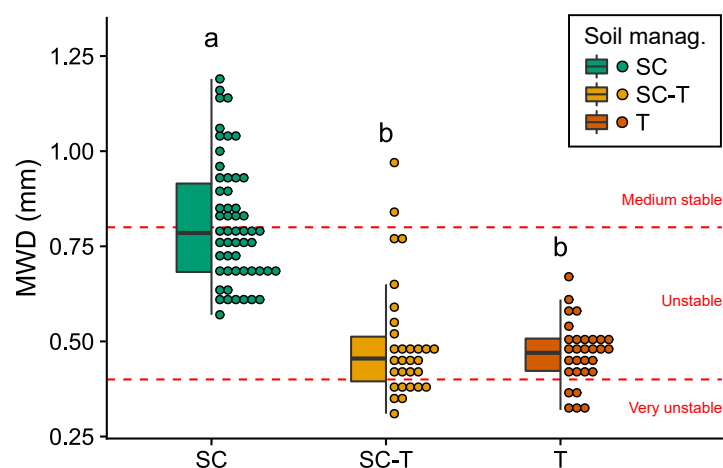


Figure 3.1 MWD for the 38 quadrats under the three soil management strategies (SC : service crop; SCT : service crop + tillage at year n-1; and T : tillage). B : Boxplots and distribution of MWD under the three soil management strategies. Point data were rounded at 0.03 mm in this graph. Different letters indicate a significant difference between soil management strategies (Kruskal-Wallis rank test with $\alpha = 0.05$). Dashed lines separate the stability classes defined by Le Bissonnais (1996). MWD : mean weight diameter

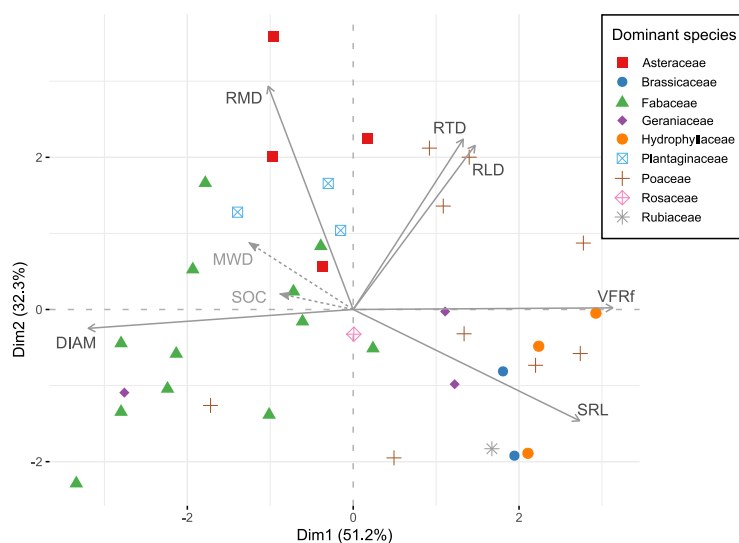
The soil management strategies highly affected the soil aggregate stability (Fig. 3.1, Table 3.2). MWD were significantly higher under the SC strategy than MWD recorded under the SCT and T strategies (Fig. 3.1), and no significant difference was found between the SCT and T strategies ($MWD_{SCT} = 0.50 \pm 0.16$). Overall, MWD were low in our experiment, ranging from 0.31 mm to 1.19 mm and covering the “very unstable”, “unstable” and “medium stable” classes according to Le Bissonnais (1996) (Fig. 3.1). The MWD under the SC strategy covered the “unstable” ($0.4 < MWD < 0.8$) and “medium stable” ($0.8 < MWD < 1.3$) classes, while MWD under the SCT and T strategies covered the “very unstable” ($MWD < 0.4$) and “unstable” classes, except for one quadrat. For all soil properties, significant differences were found between the SC and T strategies, with higher SOC, MB and inorganic N under the SC soil management strategy (Table 3.2). Overall, the SOC content was low, ranging from 6.7 to 13.7 mg g^{-1} (Erktan et al., 2016).

3.2 Belowground functional characterization of service crop communities

The PCA conducted on root functional markers explained 83.5% of the total variance on the first two axes (Fig. 3.2). The first axis explained 51.2% of the total variation, and opposed specific root length and very fine root fraction (positive coordinates) to root mean diameter (negative

Table 3.2 Description of the two soil management strategies applied in the inter-rows before the sowing in September 2016

	SC	T
MWD (mm)	0.81 ± 0.16 a	0.47 ± 0.08 b
SOC (mg g ⁻¹)	12.17 ± 1.78 a	7.33 ± 0.42 b
MB (mg kg ⁻¹)	321.03 ± 45.56 a	122.74 ± 15.40 b
inorgN (mg kg ⁻¹)	18.72 ± 5.98 a	1.84 ± 0.51 b

**Figure 3.2** Biplot of the principal component analysis (PCA) between root functional markers. Point shapes and colors indicate the family of the dominant species in each quadrat. MWD : mean weight diameter (mm); SOC : soil organic carbon; DIAM : root mean diameter; VFRf : very fine root fraction; SRL : specific root length; RTD : root tissue density; RMD : root mass density; RLD : root length density

coordinates), with respective contributions of 23.0%, 30.2% and 31.5%. The second axis explained 32.3% of the total variance, with main contributions from RMD (42.1%), RTD (24.5%) and RLD (22.7%), the three variables being positively related to axis 2 (Fig. 3.2). Regarding to the species, the first axis opposed Fabaceae species to Poaceae, Hydrophyllaceae and Brassicaceae species, while second axis opposed Asteraceae and Plantaginaceae species to Fabaceae, Brassicaceae and Rubiaceae species (Fig. 3.2, Table A.2). Soil management strategies were also related to the PCA axes : first axis opposed soil management strategies SC and T while second axis opposed SC and SCT (Fig. 3.2, Table A.2).

The ranges of functional markers variation depended on the type of functional markers (Fig. 3). Markers related to the soil rooting density (RLD and RMD) were more variable than other functional markers, with coefficients of variation of 0.45 and 0.42, respectively. The mean diameter was the least variable marker, with a coefficient of variation of 0.23 that ranged only from 0.12 to 0.28 mm. The effect of soil management strategies was significant for root mean diameter, SRL and RTD.

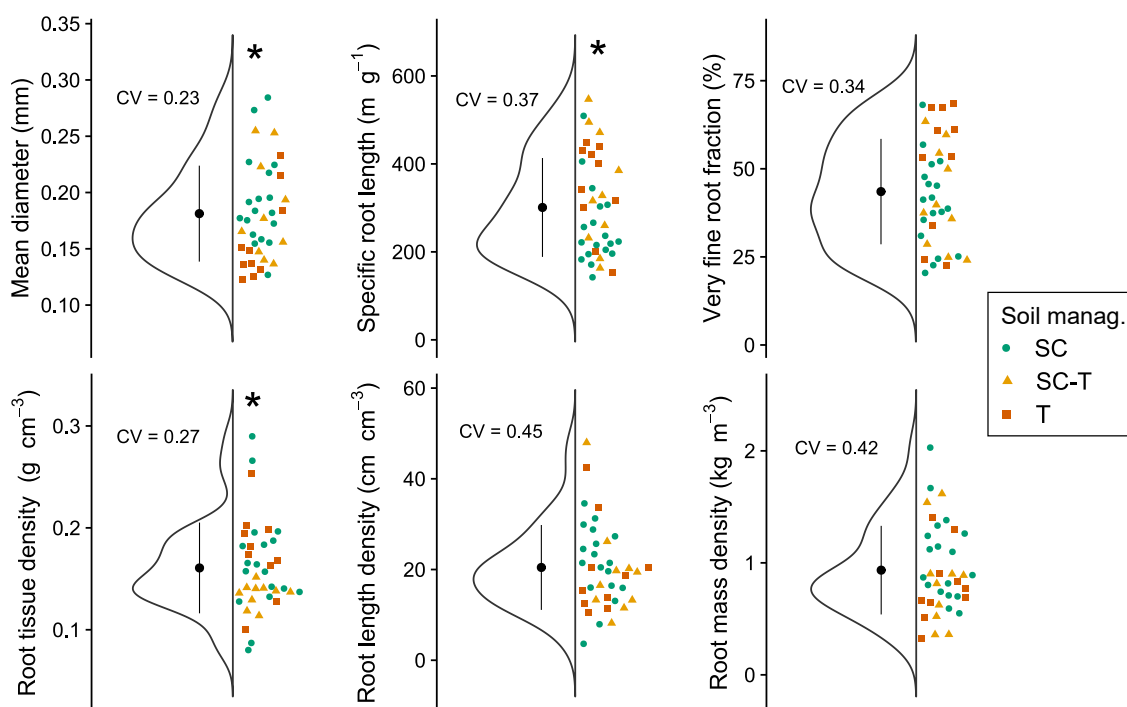


Figure 3.3 Root traits measured in the quadrats under the three soil management strategies. Curves indicate probability densities for each trait, and points indicate values measured in the experiment. Point shape and color indicate the soil management strategy to which belongs the community. Means and standard deviations were added to each density curve (black point with error bars). Cv : coefficient of variation. Point data were jittered in this graph for clarity. DIAM : root mean diameter; VFRf : very fine root fraction; SRL : specific root length; RTD : root tissue density; RMD : root mass density; RLD : root length density

3.3 Service crop communities, root functional markers and MWD

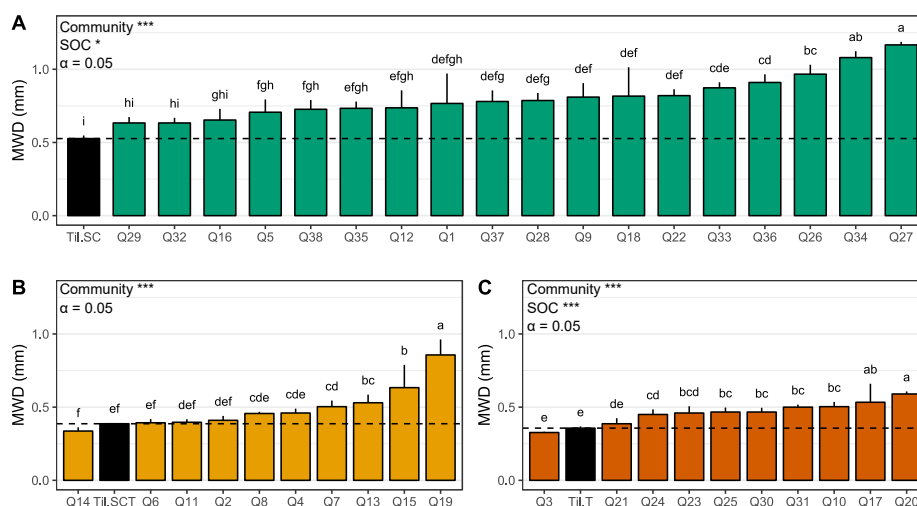


Figure 3.4 MWD of the service crop communities in the soil management strategies SC (A), SCT (B) and T (C). Dashed lines and black bars indicate the mean value of the bare soil quadrats. Letters indicate significant differences between communities (Fisher's least significant difference, $\alpha = 0.05$). The results of ANOVA tests are indicated for each soil management strategy

In each soil management strategy, plant communities had a significant effect on MWD ($\alpha = 0.05$, Fig. 3.4). The majority of the quadrats had significantly higher MWD than bare soil in soil management strategies SC and T, whereas 6 communities over 10 had similar MWD than bare soil in soil management strategy SCT (LSD test, $\alpha = 0.05$). The soil organic carbon (SOC) significantly affected MWD in the two soil management strategies SC and T ($\alpha = 0.05$, Fig. 3.4). SOC data was not available for soil management strategy SCT.

The model selection procedure revealed different patterns of relations between MWD, root functional markers and soil organic carbon, depending on the soil management strategy. Performed on the whole dataset (i.e. soil management strategies SC and T), the best model included variables SOC, root mean diameter (DIAM), root tissue density (RTD) and root mass density (RMD), with respective contributions of 62%, 21%, 8% and 9% to the model R^2 ; all slopes were positive and significant except for RMD (Table 3.3). Performed on data from soil management strategy T, the best model included SOC, DIAM, RLD, specific root length (SRL) and root mass density (RMD). However, only SOC was significant in the model, with a positive slope and a contribution of 80% to the model R^2 (Table 3.3). Using data from soil management strategy SC only, the best model included RLD, SOC, RMD and very fine root fraction (VFRf). Slopes of SOC and RLD were significant, with positive and negative slopes, respectively (Table 3.3). The inclusion of variable SOC strongly improved the R^2 of the best models in the soil management strategy T and over the whole dataset (SC + T).

Table 3.3 Results of the model selection procedures with contributions of the variable to the model R^2 . The first column indicates the data used for model selection. Var : variables of the best model; Slope : slope estimates of the variables. Only significant slopes are indicated; Contrib : relative contribution of the variables; R^2 : coefficient of determination; p : p-value of the models. SOC : soil organic carbon; DIAM : root mean diameter; VFRf : very fine root fraction; SRL : specific root length; RTD : root tissue density; RMD : root mass density; RLD : root length density

	Variable SOC included					Variable SOC excluded				
	Var.	Slope	Contrib.	R2	pvalue	Var.	Slope	Contrib.	R2	pvalue
SC	RLD	-0.118	58%	0.25	0.006	RLD	-0.139	74%	0.21	0.020
	SOC	0.085	27%			RMD	ns.	12%		
	RMD	ns.	10%			VFRf	ns.	9%		
	VFRf	ns.	5%			RTD	ns.	5%		
T	SOC	0.6	80%	0.77	6.54×10^{-7}	RTD	0.094	62%	0.26	0.048
	DIAM	ns.	6%			RLD	ns.	29%		
	RLD	ns.	6%			VFRf	ns.	8%		
	RMD	ns.	6%							
	SRL	ns.	3%							
SC+T	SOC	0.2	62%	0.56	1.21×10^{-18}	DIAM	0.215	79%	0.27	1.90×10^{-7}
	DIAM	0.146	21%			RTD	0.115	17%		
	RTD	0.14	8%			RLD	ns.	4%		
	RMD	ns.	9%							

4 Discussion

4.1 Role of past soil management strategies in increasing the MWD and soil quality

The overall low SOC content, which ranged from 6.7 to 13.7 mg g⁻¹, was not surprising in our experiment (Table 3.2). Indeed, vineyards are often sub-fertilized or even not fertilized to ensure berry production and quality rather than vegetative growth, and organic restitutions are low in these agroecosystems (Celette et al., 2009). Moreover, soil organic matter content increases slowly (Morlat and Jacquet, 2003), which may explain the low SOC content in the SC soil management strategy compared with other studies (e.g. Erktan et al. (2016)). However, SOC, MB and inorganic N were significantly higher in the SC soil management strategy compared to the T soil management strategy. The lowest values for the three soil variables, corresponding to low soil fertility, may have been due to the history of several years of tillage with low organic input (Table 3.1, Table 3.2). Unfortunately, soil properties were not measured in the SCT soil management strategy for comparison with other soil management strategies.

MWD were significantly higher under the SC soil management strategy compared with the SCT and T soil management strategies. Moreover, MWD did not significantly differ between the SCT and T soil management strategies (Table 3.2). These results show that soil management markedly impacts the soil aggregate stability, as one year of tillage impaired the soil aggregate stability even after three years of service crops and organic inputs (root turnover, root decomposition, mulch). The highest MWD found in the SC soil management strategy may be partially explained by the better soil organic matter conditions. Indeed, SOC increases particle cohesion and the formation of bonds with bacterial and fungal compounds that participate in soil stabilization (Tisdall and Oades, 1982; Six et al., 2004; Abiven et al., 2009). Microbial activity also increases aggregate stability by the production of extracellular compounds that act as binding agents between soil particles, and by physical enmeshment of soil particles with fungal hyphae that protect aggregates (Tisdall and Oades, 1982; Six et al., 2004; Cosentino et al., 2006; Abiven et al., 2009, 2007).

4.2 Impact of root functional markers on soil aggregate stability

Following the soil management strategy, the model selection procedure revealed different types of root functional markers related to soil aggregate stability. Roots play direct and indirect roles in driving soil aggregate stability : physical enmeshment and protection of soil aggregates, exudation of compounds that act as binding agents between soil particles, stimulation of microbial biomass which also enhances the soil aggregate stability (Jastrow et al., 1998; Hamilton and Frank, 2001; Six et al., 2004; Gyssels et al., 2005; Bardgett et al., 2014). In this study, the majority of plant communities had higher aggregate stability than bare soil (Fig. 3.4), however the predictive power of root functional markers appeared marginal compared to soil organic carbon, except for soil management strategy SC, and the inclusion of soil organic carbon systematically increased models R² (Table 3.3).

Combining data from soil management strategy SC and T, the best model included soil

organic carbon (SOC), root mean diameter (DIAM), root tissue density (RTD) and root mass density (RMD, non-significant). Highest contributions were found for variables SOC (62%) and DIAM (21%) which had positive effect of MWD in the model (Table 3.3). The positive relation between SOC and MWD is not surprising, the effect of SOC on aggregate stability have been discussed in the previous section. Erktan et al. (2016) studied soil aggregate stability along a successional gradient of plant communities and found that mean root diameter was positively correlated with aggregate stability. More precisely, they found a negative relation between MWD and the very fine root fraction (<0.2 mm), and a positive relation with the fine root fraction (0.2–1 mm) which corresponds to high diameter values in our experiment (mean diameter of 0.18 mm and a third quartile value of 0.22 mm, Fig. 3.3). Jastrow et al. (1998) reported that fine roots between 0.2 and 1 mm had a strong effect on soil stabilization due to their greater interaction with external hyphae and microbial biomass, whereas very fine roots, i.e. diameter <0.2 mm, had an overall low contribution to soil stability. Moreover, Roumet et al. (2016) highlighted a positive close correlation between the root water-soluble concentration and the root diameter among a majority of herbaceous species. As the root water-soluble concentration is positively related to soil aggregate stability (Le Bissonnais et al., 2017; Poirier et al., 2017), that could explain the positive relation between MWD and root diameter, although we didn't directly measure root solubles concentration in our experiment. Root tissue density (RTD) is also related to hemicellulose and carbon concentration (Prieto et al., 2015; Roumet et al., 2016), and to root soluble compounds in graminoid species (Roumet et al., 2016). These traits have been previously related to soil aggregate formation (Poirier et al., 2017, 2018), but measuring only the RTD may not allow to explain MWD variations, which could explain the low contribution of the variable in the model (Table 3.3).

The separation of the dataset following soil management strategies revealed other relations. Regarding to the soil management strategy T only, only soil organic carbon was significant in the best model, with a contribution to the model R^2 of 80% (Table 3.3). Moreover, the R^2 of the model including SOC was strongly higher than the best model including only root functional markers, which confirms the predominant role of SOC in aggregation processes (Abiven et al. 2009). Regarding to the soil management strategy SC, the root length density (RLD) contributed the most to explain MWD, with a negative slope in the model (Table 3.3). This negative relation contradicts previous results that showed a positive effect of RLD on aggregates stability (Fattet et al., 2011; Pohl et al., 2012; Gould et al., 2016; Le Bissonnais et al., 2017). However, in our case the relation is mainly due to one quadrat sown with *Medicago sativa* (Q27, see Table A.1), which had the highest MWD and the lowest root length density in the dataset (see Fig. A.1). The low RLD is probably due to the root system of *Medicago sativa*, which had a high proportion of tap roots in the 0-10 cm soil layer, and less total root length than other plant communities, while the high MWD may be due to the positive relation between root diameter and MWD. However, the relation is too weak to suggest generalizable findings, as the other plant communities including *Medicago sativa* had different plant composition and cover rates, and didn't confirm these assumptions (Table A.1). Moreover, the correlation between MWD and RLD wasn't significant in the SC dataset (see Fig. A.2).

4.3 Role of the botanical family of sown species in soil stabilization in vineyards

Although this study was not designed to compare the effect of species on MWD, we could analyze the quadrats in terms of dominant botanical families, as influenced by the sown service crop species (Fig. 3.2). The impact of the root functional markers of the botanical families on soil stabilization may have been twofold, with one related to the specific effects of roots and the other to the development of species, with poor development probably leading to a weak impact of the species on soil stabilization.

The PCA conducted in all quadrats highlighted some avenues for discussing the impacts of the sown botanical family, and suggested some trends. First axis confirmed previous findings on the existence of a root economics spectrum opposing species and plant communities by their root diameter and specific root length (Prieto et al., 2015; Roumet et al., 2016). Here, high diameter was mainly exhibited by Fabaceae species and to a lesser extent Plantaginaceae and Asteraceae (Fig. 3.2, Table A.2), while high SRL and very fine root fraction was exhibited by Poaceae and Hydrophyllaceae species. The high proportion of very fine roots may physically limit the formation of macroaggregates, resulting in lower MWD with graminoids (Jastrow et al., 1998; Poirier et al., 2017). In addition, Roumet et al. (2016) showed that eudicot species had thicker fine roots, and a higher concentration of water-soluble compounds than graminoids, and a recent study showed that root soluble compound concentration was the best predictor of MWD among several root traits (Poirier et al., 2017). MWD was negatively related to axis 1 so as Fabaceae coordinates : although we didn't measure root chemical compounds, we hypothesize here that the influence of Fabaceae on MWD is related to root soluble compound composition, and in a further extent to root exudation (Bardgett et al., 2014).

However, contrary results were reported in other studies Pérès et al. (2013); Gould et al. (2016) found that soil aggregate stability increased with grasses, and decreased with legumes. In their experiment, although unfertilized, plant communities were sown 4 years before their soil stability measurements, following 40 years of vegetable and wheat cultivation. We hypothesize that their plant communities benefited from better soil conditions than in the present study (e.g. higher soil organic matter contents, i.e. 2–3% SOC), and the higher root biomass they found in the presence of grasses compared to legumes supports this hypothesis. Gould et al. (2016) also found lower root length densities under legume cover than under grasses, which may have limited the impact of legumes on the soil aggregate stability. Their experiment was set up in spring 2002 and their aggregate stability measurements were done in summer 2012; here again we hypothesize that the plant communities benefited from better soil conditions than plants in the present study, thus favoring graminoid development compared to the vineyard soil. These results raise the question as to what species would be the most efficient to increase soil aggregate stability in soils with low SOC content, such as the soils from our experimental vineyard. Indeed, symbiotic N fixation that occurs with Fabaceae may allow such species to grow in less favorable conditions than graminoids, and consequently produce more root biomass, and in fine increase the soil aggregate stability more efficiently than graminoids would in such conditions (Table A.1).

4.4 Study limitations

First of all, the time scale of this study probably explain the low predictive potential of root functional markers to explain aggregate stability. Indeed, service crops and spontaneous vegetation had a 6 months growth only, while in other studies MWD are often measured several years after plant community establishment (Pérès et al., 2013; Gould et al., 2016; Poirier et al., 2017). In this study, the influence of root functional markers strongly depended on plant growth, which was lower under poor soil conditions (Table 3.2). Moreover, the sowings of service crops were not balanced across soil management strategies, which makes difficult to discriminate the effects of soil properties vs. root functional markers (Table A.1). The measurements of soil organic properties were not made at each quadrat but with composites, and the precision of SOC values may have hindered the influence of root functional markers in some situations. We couldn't measure soil aggregate stability at the beginning of the experiment, which complicates the interpretation of differences observed a posteriori. However, plant communities were compared to bare soil quadrats to assess for root system effect on MWD. Finally, the measurement of only one indicator of soil aggregate stability, the mean weight diameter (MWD), didn't allow us to study the relations between root functional markers and particular classes of aggregate sizes (Poirier et al., 2017).

The efficiency of certain botanical families and their root functional markers in improving soil aggregate stability on a short-term in agrosystems would need further research. In heterogeneous agricultural fields, a fine characterization of initial soil conditions would probably refine results of statistical relations between plant functional markers, soil organic properties and aggregate stability. As plant traits respond to environmental factors, it is important to study the relations between plant traits and services in various soil conditions to reflect the diversity of field situations and cropping systems. Balanced experiments including various species and botanical families are needed to find ideotypes of service crops on the basis of plant traits, and expand the pool of species of interest to provide services in agriculture.

5 Conclusion

In this study, we did not confirm the hypothesis that root functional markers would have a higher contribution than soil properties to explain aggregate stability in soils with low soil organic carbon content; SOC had higher potential than root functional markers to predict aggregate stability overall and in situations with the lowest soil organic carbon contents. However we highlighted some positive relations between root functional markers and soil aggregate stability that encourages research efforts for the study of plant traits and ecosystem services in agriculture. Soil aggregate stability in cropped soils results from complex interactions between soil management strategies, soil properties and plant functional markers, and this study highlighted that service crop communities have an impact on soil stabilization even after a short growth period. Within herbaceous species, we showed that the root mean diameter is an important functional marker to explain soil aggregate stability as it is linked to the root water-soluble concentration and exudation, which have a marked impact on the soil aggregate stability. We also suggest that Fabaceae species may be more efficient than Poaceae species in increasing soil aggregate

stability on a short time scale under low SOC contents. Moreover we underlined the predominant role of the past management strategy in soil stabilization, which directly drives soil organic carbon and the rooting efficiency of service crops. Functional approach is a powerful tool for gaining insight into how plants influence ecosystems and how they respond to environmental factors on a broad scale, and it enables comparison of studies and general application of the findings across a wide range of environments. Plant functioning patterns could be identified on the basis of plant traits, and plant traits may thus reveal ideotypes of service crops and expand the pool of species of interest to provide services in agriculture.

Optimizing service crop ideotypes in vineyard to achieve both runoff mitigation and water provisioning for grapevine : a trait-based approach

Ce manuscrit est un projet d'article en cours, en collaboration avec Aurélie Metay, Gaëlle Damour, Christian Gary, John Storkey et Elena Kazakou

Abstract

Aims The aim of this study was to explore the impact of plant communities' aboveground and belowground functional markers on the soil water stock and the cover rate of plant communities, to assess both water provision and runoff limitation services in vineyard.

Methods We measured the cover rate, water stock, and functional markers of 38 plant communities in an experimental vineyard, previously subjected to different soil management strategies. Then we investigated statistical relations between the indicators of service provision (soil water stock and cover rate) and the functional markers to estimate the markers contributions to explain service provision variations.

Results Both aboveground and belowground functional markers significantly affected the variations of the two indicators of service provision. The plant aboveground biomass was positively related to water stock, and negatively related to the cover rate of plant communities. Water stocks were better explained by belowground markers than aboveground markers. Among them, rooting depth and density and morphological root markers strongly contributed to explain soil water stock variations. *Medicago lupulina* showed interesting functional markers to provide both services.

Conclusions Functional markers can help us to quantify the functional diversity of plant communities in agrosystems, and its effect on the provision of ecosystem services. The identification of relevant combinations of functional markers related to ecosystem services could encourage screening programs for the identification of species to provide ecosystem services including weed species, and thus enlarge the pool of species cultivated to provide agroecosystem services.

1 Introduction

Water management is of particular importance in vineyards, whether for soil water replenishment during grapevine dormancy or efficient utilization of water resources during the grapevine cycle. On the one hand, rainfall often results in runoff and erosion in vineyards : grapevines does not cover the entire soil surface and are often planted on steep slopes where no other crop could grow, and frequent weeding can also exacerbates soil losses (Blavet et al., 2009; García-Ruiz, 2010; Novara et al., 2018b). Controlling runoff also leads to improved water infiltration - soil refilling is of major importance in vineyards. On the other hand, the time-course of water stress experienced by the grapevine from budburst to harvest needs to be managed effectively so as to ensure both quantity and quality of the berries (Pellegrino et al., 2006) and control vegetative development and the resulting disease incidence (Gaudin et al., 2014; Guilpart et al., 2017; Valdés-Gómez et al., 2011).

Service crops are crops grown to provide ecosystem services to agriculture in contrast with traditional marketed outputs such as food, fiber and fuel (Garcia et al., 2018; Zhang et al., 2007). It has been widely shown that service crops, among other ecosystem services provided, can help to control and decrease runoff and erosion in vineyards, the vegetation cover being one of the most important factors influencing water infiltration (Durán Zuazo and Rodríguez Pleguezuelo, 2008; Prosdocimi et al., 2016a). However, the soil cover needs to reach a particular threshold to efficiently mitigate runoff. Letourneau (1998) observed that above a cover rate of 40%, the vegetation was dense enough to improve water infiltration and decrease runoff. In a review, Durán Zuazo and Rodríguez Pleguezuelo (2008) showed that from 20% cover, runoff volume can be reduced by half with the more consistent threshold being between 40 and 60% of soil cover. Snelder and Bryan (1995) showed that beyond 55% of vegetation cover soil losses were reduced by a factor 10, while a threshold of 60% have been proposed to significantly reduce soil losses with mulching practices (Prosdocimi et al., 2016b,c). Service crops may increase water infiltration in vineyards, and then positively contribute to soil water refilling (Celette et al., 2008; Gaudin et al., 2010).

However, all service crop species do not have the same functions in agrosystems, or may differ in their efficiency to provide services depending on the species. One classical example would be the use of *catch crops* to reduce nitrogen leaching, or *green manures* to increase soil nitrogen (Couëdel et al., 2018b; Thorup-Kristensen et al., 2003). Growing service crops in vineyards may increase the risk of competition for water between grapevine and service crops, which could impair grape yield over several years (Celette and Gary, 2013; Guilpart et al., 2017, 2014). Several indicators can be used to assess the amount of water available for the grapevine through its growing season : the available soil water (ASW), i.e. the soil water content over values measured when plants experience a significant water stress, or the fraction of transpirable soil water (FTSW) which corresponds to the ratio between ASW and the total transpirable soil water (TTSW), i.e. the potential soil water accessible to the root system (Pellegrino et al., 2005, 2004). However, the optimum level of water stress during the grapevine cycle will depend on the wine produced and the desired berry quality and yield (Gaudin et al., 2014; Pellegrino et al., 2006). It is thus necessary to characterize the relations between soil cover and water provision, and search for species or plant communities that balance both runoff mitigation and water

provisioning (Novara et al., 2018a).

Several authors have shown that comparative functional ecology may be of particular interest in studying ecosystem services in agriculture (Damour et al., 2015; Garnier and Navas, 2012; Martin and Isaac, 2015; Storkey et al., 2015, 2013). Comparative functional ecology makes it possible to compare species and plant community functions on the basis of plant traits whose measurement has been standardized (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Research has revealed general patterns of covariation between plant traits as consequences of differential resources use, which help to understand trade-offs between plant functions and strategies in various ecosystems, at both species and community scale (Díaz et al., 2016; Pérez-Ramos et al., 2012; Roumet et al., 2016; Prieto et al., 2015; Westoby and Wright, 2006; Wright et al., 2004). Recently, Damour et al. (2018) proposed a revised "response/effect trait" framework for agroecosystems to describe how planned species (i.e. sown by the farmer) and spontaneous species respond to the filters of the agroecosystems and affect their functioning. Thereafter, describing combinations of effect traits related to specific agroecosystem services (Damour et al., 2015; Storkey et al., 2015) may allow service crop *functional profiles* to be defined (Damour et al., 2014) as well as identifying suitable ideotypes of service crops. Some studies have provided such species descriptions based on field experiments (e.g. Tardy et al. (2015); Wendling et al. (2016)) or based on a combination of field experiment and modeling (Tribouillois et al., 2015b,a). However, recent papers have highlighted the lack of studies that test the linkage between plant functional traits and ecosystem services in an agricultural context (Martin and Isaac, 2015, 2018; Wood et al., 2015).

Therefore, this study aimed to test the relations between service crop functional traits and two related services of major interest in viticulture : runoff control and water provisioning. For this purpose, we measured the water stock, the cover rate, along with above- and belowground traits of 38 plant communities after a winter growing season in an experimental vineyard. Plant communities were composed of monocultures of 13 contrasted service crop species that were sown in the inter-rows of a Mediterranean vineyard just after harvest, associated with the spontaneous vegetation that has developed with sown species. We hypothesized that *i*) functional traits measured in situ highlight contrasted strategies between plant communities, and that *ii*) these functional traits and plant strategies are linked to indicators of service provision. We finally hypothesized that the identification of favorable combinations of functional traits would allow optimal ideotypes of service crops for the provision of agroecosystem services in vineyards to be identified.

2 Material and Methods

2.1 Experimental site and design

The experiment was carried out on a vineyard located near Montpellier, south of France (43°31'55"N 3°51'51"E). The climate is Mediterranean with a cumulated rainfall of 479.5 mm from service crop sowing to data sampling (Fig. 4.1). Soil was a calcareous cambisol (30% clay, 40% silt and 30% sand) with 5% of stoniness. Grapevines (*Vitis vinifera* L) were planted in 2008 with a density of 4000 stocks per hectare (2.5 m x 1 m), and consisted of two cultivars (cv. Mourvèdre and Grenache). Mechanical weed control was applied under the vine rows. Inter-rows had three

different soil management strategies (Table 4.1, Table B.1), randomly located in the experimental field : some were tilled since 2012 (T), others had service crops each year since 2012 (SC), and some of the latter were tilled at year $n - 1$ before sowing the 13 service crops (SCT). During the growing season 2016-2017, inter-rows were sown with the service crops species. In addition, another treatment composed of spontaneous vegetation only was included in the experiment.

13 different species of service crop were chosen for this experiment. They were chosen to represent a diversity of botanical families (Brassicaceae, Hydrophyllaceae, Plantaginaceae, Rosaceae, Poaceae, Fabaceae), life cycles, and growing habits (growth rate, biomass production), so as to maximize the range of functional trait values in the experiment. Chosen species were : *Achillea millefolium*, *Brassica carinata*, *Dactylis glomerata*, *Festuca ovina*, *Medicago lupulina*, *Medicago sativa*, *Phacelia tanacetifolia*, *Plantago coronopus*, *Poterium sanguisorba*, *Secale cereale*, *Trifolium fragiferum*, *Triticosecale* and *Vicia villosa*. Species were sown in inter-rows after grapevine harvest in September 2016 after seedbed preparation. Spontaneous vegetation treatments were also tilled as a seedbed preparation, but no sowings occurred and the vegetation emerged from the local soil seed bank. The 13 different species of service crop were randomly sown on plots of 30 m length. Plots represented an area covering one row and the two adjacent inter-rows , but only inter-rows were sown. Each treatment was repeated in three plots. Emergence was low and delayed due to heavy rainfall, and we couldn't maintain a balanced experimental design between the soil management strategies (see Table B.1). No weeding was performed after sowing, so we obtained plant communities composed of sown and spontaneous species.

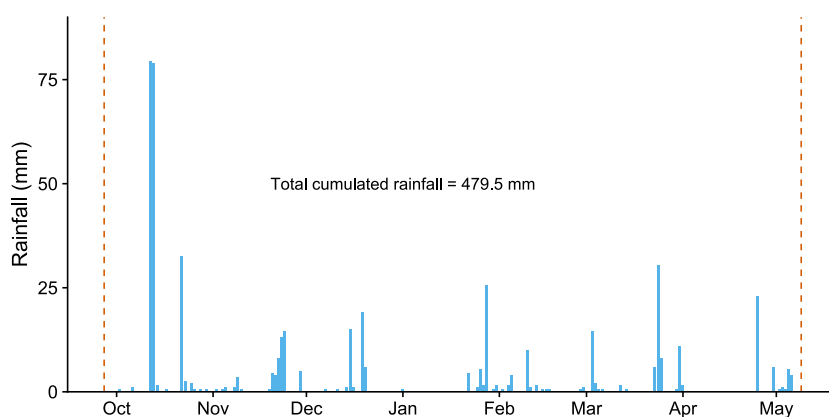


Figure 4.1 Daily rainfall events during service crop growth (mm per day). Dashed lines represent sowing and destruction dates of the service crops

2.2 Selection of plant traits

To significantly reduce runoff, we assumed that service crops should *i*) have a fast juvenile growth and *ii*) reach a sufficient covering rate. The rate of plant establishment and soil cover can be assessed with the plant relative growth rate (Damour et al., 2015). However, this trait is difficult to measure in field conditions, as it is dependent on localized soil conditions, and it would be hard to compare measurements. Instead, the specific leaf area (SLA) was chosen as

Table 4.1 Description of the three soil management strategies applied in the inter-rows before the sowing in September 2016

<i>Soil management strategy</i>	Soil Management			
	2012-2013	2013-2014	2014-2015	2015-2016
SC	<i>Festuca sp. + Lolium perenne</i>	<i>Festuca sp. + Lolium perenne</i>	<i>Hordeum vulgare</i>	<i>Vicia faba</i>
SCT	<i>Festuca sp. + Lolium perenne</i>	<i>Festuca sp. + Lolium perenne</i>	<i>Hordeum vulgare</i>	Tillage
T	Tillage	Tillage	Tillage	Tillage

a relevant trait to assess the fast-growing potential of a species, as it is recognized as the main factor explaining species photosynthetic capacity and thus relative growth rate variations among species (Damour et al., 2015; Lambers and Poorter, 2004; Poorter and Garnier, 2007; Westoby, 1998). Moreover, this trait is widely used in trait-based studies (Damour et al., 2014; Tardy et al., 2015; Tribouillois et al., 2015b; Wendling et al., 2016) as one of the fundamental traits of the leaf economics spectrum that summarizes variation in plant ecological strategies worldwide (Wright et al., 2004). The leaf dry matter content (LDMC) was also measured as it is complementary with the SLA to determine plant strategies in resource acquisition and conservation (Garnier et al., 2007; Wilson et al., 1999). In addition, the LDMC is also correlated to litter decomposability, and is a relevant trait to assess the persistence of soil cover after destruction (Fortunel et al., 2009; Kazakou et al., 2009, 2006). Finally, we measured the plant dry matter content (DMC) corresponding to the dry matter content of the whole plant (leaves and stems) to assess the persistence of soil cover formed by mechanical destruction and not senescence.

We used the same set of traits to assess the water provision service, as they relate to plant strategies that determine resource acquisition. Additionally, root traits were also used as they are at least as relevant as aboveground traits for water provision. Indeed, root traits are relevant to assess water consumption of plants (Barkaoui et al., 2016; Fort et al., 2017; Freschet and Roumet, 2017; Reich et al., 2001). Moreover, roots may form zones of preferential flows for water infiltration, and may be related to a better soil water refilling in winter (Celette et al., 2008; Gaudin et al., 2010). Relations between root traits and water acquisition have been highlighted in the literature at both species and community scale (Fort et al., 2017; Freschet and Roumet, 2017; Freschet et al., 2015; Hernández et al., 2010; Pérez-Ramos et al., 2013; Prieto et al., 2015). In this study, root length density (RLD), root mass density (RMD), specific root length (SRL), very fine root fraction (VFRf), root mass fraction (RMF) and root diameter were chosen. Root diameter is negatively correlated to water acquisition, the other traits being positively correlated with water consumption (Freschet and Roumet, 2017).

2.3 Indicators of service provision

The cover rate was chosen as the indicator of runoff mitigation. To assess the potential of erosion control of the service crops, we consider a soil is in a favorable condition based on the minimal threshold found in the literature corresponding to a soil cover of 40%. As grapevine

root depth was not measured in our experiment, we couldn't calculate the TTSW nor FTSW of the grapevine in our experiment. Instead, we used the water stock at budburst as the indicator of water provision, hypothesizing that the water stock is well correlated with the ASW for grapevine due to soil homogeneity in our experimental field. However, it is difficult to assess absolute water availability at this stage without information on the grapevine TTSW. Moreover, rainfall may occur later in the season, and recharge the soil water and compensate for water deficit at budburst. For these reasons, we hypothesized that the higher the soil water content at budburst, the lower the risk of water stress would be within grapevine cycle, making the management of the service crop to avoid yield losses easier. The mean soil water stock value at budburst within our dataset was focused on to separate the more "favorable" and "unfavorable" water stocks in this study.

2.4 Plant functional characterization

One quadrat of 0.25 m² was placed in each of the 3 plots of each species before grapevine budburst, except for *Brassica carinata* (only one quadrat in the experiment), *Triticosecale* and *Secale cereale* (only two quadrats in the experiment), for a total of 38 quadrats. In each quadrat, the plant communities were composed of the sown and spontaneous species (Table B.1).

2.4.1 Aboveground vegetation sampling and trait measurements

At grapevine budburst (April 2017), all species (sown or spontaneous) were identified in each quadrat and their respective cover rate was recorded along with the total cover rate of the plant community. Then, total aboveground biomass was collected in all quadrats. For each quadrat, species were sorted out and weighted separately after drying (72h, 60°C) to record their relative abundance in terms of aboveground biomass.

Aboveground traits were measured only on species that represented 80% of the total biomass in each community (Garnier et al., 2004; Pakeman and Quested, 2007). 15 plants per species were collected in the inter-rows of the experiment for trait measurements, and all traits were measured according to standardized protocols (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Just after harvest, the plants were put in distilled water, and stored for the night at 5°C for rehydration. After rehydration, leaf fresh biomass and total plant fresh biomass were measured. Leaves with petioles were scanned at 400 dpi with a scanner Epson Perfection V800, and leaf area was measured using WinFOLIA software (Regent Instruments, Quebec, Canada). Then, plants were oven dried at 60°C during 72h for dry weight determination. Dry matter content (DMC) was calculated by dividing fresh plant biomass by dry plant biomass. Leaf dry matter content (LDMC) was calculated by dividing dry leaf biomass by fresh leaf biomass. Specific leaf area (SLA) was calculated by dividing leaf area by dry leaf biomass.

We assumed that ecosystem function was determined by the more dominant species in the community, the mass-ratio hypothesis (Grime, 1998) : community-weighted means (CWM) were calculated for all traits (Garnier et al., 2004), following equation 4.1

$$CWM = \sum_{i=1}^n trait_i \times p_i \quad (4.1)$$

where $trait_i$ is the mean trait value of the species i , p_i is the proportion (biomass) of the species i in the community, and n the number of species in the community. In this study, the SLA, LDMC and DMC stand for the community-weighted means of the traits in each community.

2.4.2 Root sampling and trait measurements

After aboveground biomass sampling, two soil cores were collected in each quadrat (8 cm diameter, 1 m depth). The two soil cores were divided into 5 layers corresponding to the following depths : 0-10 cm, 10-20 cm, 20-40 cm, 40-60 cm, 60-100 cm. Then, each layer of the soil cores was vertically cut in half. For each quadrat, two halves originating from the same layer but from different soil core were combined for root measurements, and the two other halves were combined together for water content measurements. All the samples were stored in a freezer at -20°C before root measurements. After storage, the samples were thawed out in water. Roots were washed and separated into herbaceous roots and grapevine roots. Grapevine roots were not included in the analysis, as we hypothesized that grapevine transpiration was null or low at budburst. Subsamples of herbaceous roots were put in a clear acrylic tray with water, and roots were scanned at 600 dpi (scanner Epson Perfection V800). The software WinRHIZO Reg (Regent Instruments, Quebec, Canada) was used to analyze scanned images. As we were not able to differentiate root orders in the soil cores (McCormack et al., 2015), diameter classes were used to sort out the roots : each 0.1 mm from 0 to 1 mm, each 0.5 mm from 1 to 2 mm and the class >2 mm. Over all plant communities, roots <2 mm represented systematically between 98% and 100% of the total root length of each community, so all roots were included in the analysis. The software analysis calculates the surface area, mean diameter, volume and total length of the scanned roots, and the total length for each diameter class. Scanned samples were oven dried (60°C , 72h) and weighted, as were the non-scanned samples.

The roots of the various herbaceous species composing the communities couldn't be differentiated, so *root functional markers* of the communities (Damour et al., 2015) were calculated instead of functional traits of the species separately (Violle et al., 2007b). These markers represent the root traits of an "average plant" representing the community, as for aboveground traits (Garnier et al., 2004). Root functional markers were first calculated for each soil layer. Total root length was calculated with scanned length and biomass, and non-scanned biomass. Root mass density (RMD, kg m^{-3}) and root length density (RLD, cm cm^{-3}) were calculated as total root biomass and length divided by soil volume, respectively. Mean diameter (DIAM, mm) was calculated by the software, specific root length (SRL, m g^{-1}) was calculated dividing root length by root dry mass, and very fine root fraction (VFR) as the length of roots <0.1 mm divided by total root length.

2.4.3 Soil water content and water stock

In all quadrats and for each soil layer, the two soil core halves that were not used for root measurements were put together and combined and a sub-sample of soil was weighted to determine the soil fresh mass. Then, samples were oven dried (103°C , 72 h), and weighted to determine their dry mass. After measuring the dry mass, samples were put in a sieve (2 mm) in water to separate the soil from the gravels. Gravels were then oven dried (103°C , 24 h) and

weighted. For each soil layer, gravimetric water content was then calculated following equation 4.2

$$WC = \frac{FM - DM}{DM - GM} \times 100 \quad (4.2)$$

where WC is the gravimetric soil water content (%), FM the soil fresh mass (g), DM the soil dry mass (g), and GM the mass of gravels (g). The water stock of each soil layer was calculated following equation 4.3

$$WS = WC \times D \times (100 - GC) \times BD \times 10^{-4} \quad (4.3)$$

with WS the water stock (mm), D the thickness of the soil layer (mm), GC the gravel content (% in mass) and BD the bulk density of the soil layer (g cm^{-3}). Total soil water stock was calculated by aggregating the water stock of each soil layer. However, to avoid taking into account the phenomenon of soil evaporation, we excluded the two topsoil layers (0-10 cm and 10-20 cm), thus total water stock was calculated between 20 cm and 100 cm depth. Additionally, the water stock was measured on 5 tilled inter-rows (bare soil) as controls to assess the relation between water stock and cover rate.

2.5 Data analysis

Regression analysis and envelope curves help to highlight trade-off or synergies between ecosystem services (Rapidel et al., 2015). In this study a linear regression analysis was performed on the whole dataset to assess the relation between vegetation cover rate and soil water stock. Relationships between functional markers were assessed with using a calculation of correlations, principal components analysis (PCA) and clustering. Clustering analysis helps to emphasize functional groups among plant communities, and then compare indicators of service provision of each group.

Differences between shallow and deep root markers were assessed with Wilcoxon signed rank test. Then Spearman correlations between each pair of functional markers were calculated. Spearman correlations are based on ranks so as to avoid over-weighting issues from outliers. Moreover, it allows to include variables that are not gaussian to be used in calculations. After data standardization a PCA was then performed on the functional markers that showed significant correlations with the water stock and the cover rate. Following PCA, clusters were identified using a hierarchical ascendant classification (HAC) based on Ward criterion and followed by a K-means consolidation (Husson et al., 2017; Lê et al., 2008). Significant differences between clusters were assessed with Kruskal-Wallis test and Fisher's least significant difference, with a p-values adjustment based on Holm method. This test was performed with the `kruskal` function from R package `agricolae` (de Mendiburu, 2017). For qualitative variables, a v-test was performed to compare clusters : it performs a Chi-2 test to assess the relation between qualitative variables and the clusters, then each cluster is compared with the whole dataset to assess for significant differences (Husson et al., 2017). HAC and v-test were performed with the `FactoMineR` package (Lê et al., 2008).

To assess the relations between functional markers and indicators of service provision, we

performed a two-step analysis. The first step consisted in linear regressions between the two indicators and the two first components of the PCA, resulting in 4 linear models (water stock vs. axis 1 and axis 2, cover rate vs. axis 1 and axis 2). The significance of the PCA components to explain cover rate and soil water stocks was tested with ANOVA. The second step consisted in assessing the predictive power of functional markers with multiple regressions between indicators of service provision and the functional markers. We performed stepwise backward selection based on AIC criterion to identify best models, and assess the significance of particular functional markers in the models. In addition, relative contributions of the functional markers in the final models were calculated based on R^2 partitioning : we use the R package `relaimpo` and the recommended method LMG (Grömping, 2006). All functional markers were included in initial models, then we calculated the variance inflation factor (VIF) to detect colinearity problems and remove redundant markers before model selection. Significance of functional markers was tested with an analysis of variance and type II sum of squares using `Anova` function from R package `car` (Fox and Weisberg, 2011). All statistical analysis were performed with R (Team, 2018).

3 Results

3.1 Trade-off between services

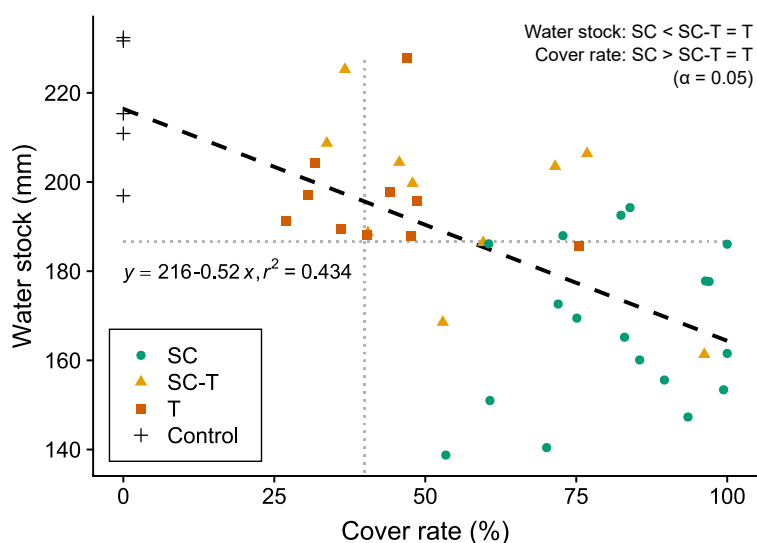


Figure 4.2 Relationship between the soil water stock (0-1 m depth) and the cover rate at grapevine budburst for all quadrats. Dashed black line represents the linear regression between water stock and cover rate showing a trade-off between the two indicators. Dotted gray lines indicate thresholds that were focused on to assess the quality of service provision (40% cover rate, mean water stock within the dataset)

A significant negative relationship was found between water stock at budburst and the service crop cover rate ($\alpha = 0.05$), highlighting a trade-off between the two indicators (Fig. 4.2). Cover rate values ranged from 27% to 100%, with a mean value of 65% and a coefficient of

variation of 36%. Over all quadrats, 84% had a cover rate >40%. Water stock values ranged from 139 to 228 mm, with a mean value of 183 mm. When considered in relation to the threshold level of cover recommended to reduce runoff and the mean water stock, 75% of the quadrats had a cover rate value greater than 40%, and 61% of the quadrats were above the mean water stock. The cover rates and soil water stocks depended on the soil management strategy : SC showed higher cover rates than SCT and T (Fig. 4.2, Kruskal-Wallis test, $\alpha = 0.05$).

3.2 Functional diversity of service crop communities

For all root markers, differences between shallow and deep markers were significant. SRL_{sh} and VFR_{sh} were higher than SRL_{dp} and VFR_{dp} , respectively, while $DIAM_{dp}$ was higher than $DIAM_{sh}$. For the density markers RMD and RLD, values were systematically higher in shallow layers than deep layers (Table 4.2).

Table 4.2 Functional markers means, standard deviations, minimum and maximum values, and coefficient of variations of all service crop communities. DMC : dry matter content; LDMC : leaf dry matter content; SLA : specific leaf area; $DIAM_{sh}$: shallow mean root diameter; $DIAM_{dp}$: deep mean root diameter; RLD_{sh} : shallow root length density; RLD_{dp} : deep root length density; RMD_{sh} : shallow root mass density; RMD_{dp} : deep root mass density; SRL_{sh} : shallow specific root length; SRL_{dp} : deep specific root length; VFR_{sh} : shallow very fine root fraction; VFR_{dp} : deep very fine root fraction; RMF : root mass fraction; D80 : depth of 80% of root length

Traits	Mean	Std dev.	Min	Max	CV (%)
DMC ($mg\ g^{-1}$)	155	20	105	198	13
LDMC ($mg\ g^{-1}$)	165	22	109	215	14
SLA ($m^2\ kg^{-1}$)	15.7	4	8.4	25.4	26
$DIAM_{sh}$ (mm)	0.19	0.04	0.13	0.26	20
$DIAM_{dp}$ (mm)	0.29	0.03	0.22	0.39	11
RLD_{sh} ($cm\ cm^{-3}$)	13	5.3	4.2	27	41
RLD_{dp} ($cm\ cm^{-3}$)	0.57	0.37	0.11	1.53	67
RMD_{sh} ($kg\ m^{-3}$)	0.6	0.24	0.25	1.31	40
RMD_{dp} ($kg\ m^{-3}$)	0.04	0.02	0.01	0.098	62
SRL_{sh} ($m\ g^{-1}$)	290	92	145	446	32
SRL_{dp} ($m\ g^{-1}$)	170	31	105	273	18
VFR_{sh}	0.4	0.13	0.2	0.67	32
VFR_{dp}	0.16	0.05	0.07	0.3	32
RMF	0.37	0.11	0.07	0.56	31
D80 (cm)	17	8	6	40	49

The PCA explained 71.2% of total variance within the two first axes (Fig. 3A). First axis explained 50.1% of total variance with main contributions from morphological root functional markers (Fig. 4.3A, Fig. B.1). Root mean diameter was negatively correlated to specific root length (SRL) and very fine root fraction (VFR) (Table 4.3, Fig. 4.3A, Fig. B.1). The second axis explained 21.1% of total variance and opposed communities by their rooting depth and length density in deep soil layer (Fig. 4.3A, Fig. B.1). Communities exhibiting high SRL had low root length and mass density in deep soil layers, while root diameter was positively correlated to rooting depth (Table 2, Fig. 3). Communities exhibiting high aboveground dry matter contents were

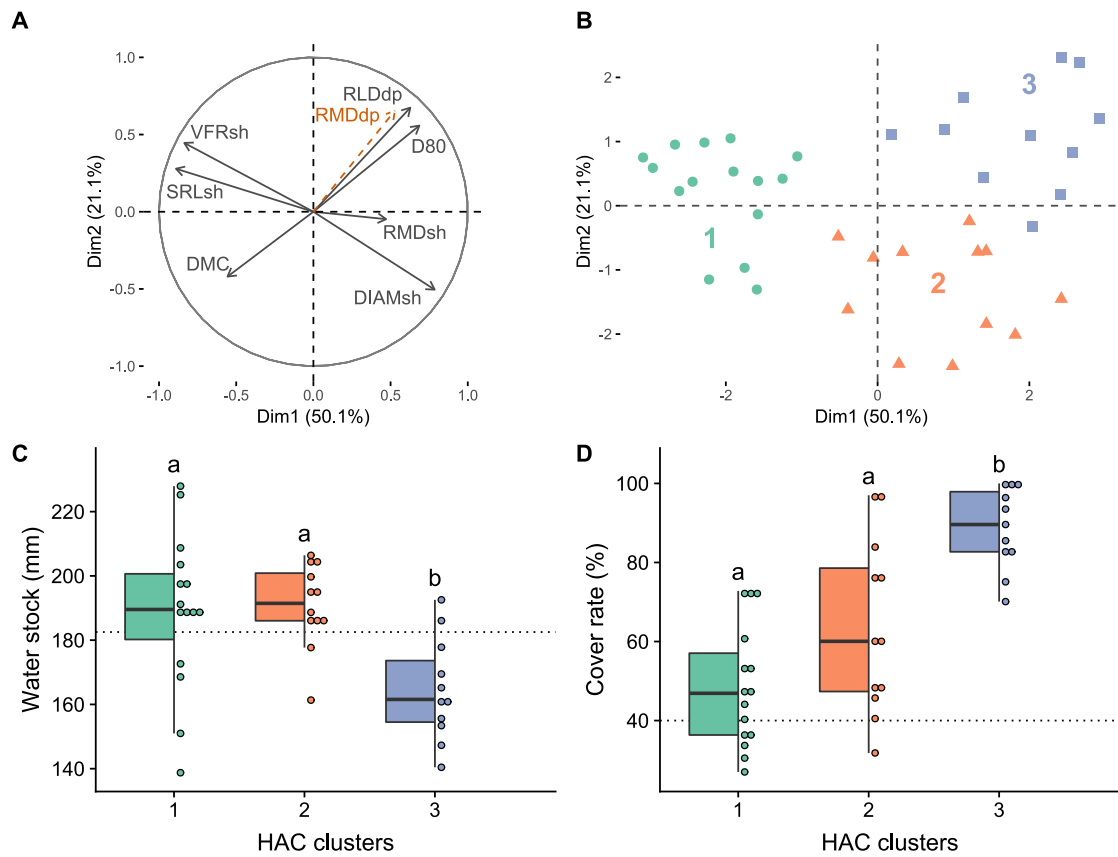


Figure 4.3 Principal component analysis (PCA) between functional markers. A : PCA variables graph; B : hierarchical ascendant classification of individuals from PCA. C : Soil water stocks of the quadrats for each cluster. Different letters indicate significant differences (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$). Dotted line illustrate the overall mean soil water stock. Point data were rounded at 2 mm in this graph. D : Cover rates of the quadrats for each cluster. Different letters indicate significant differences (Kruskal-Wallis test). Dotted line illustrate the 40% threshold for cover rate. Point data were rounded at 2% of cover rate in this graph. See Table 1 for abbreviations of variables

shallow rooted. Specific leaf area (SLA) wasn't correlated to any other aboveground functional marker, and was positively and negatively correlated with root diameter and VFR, respectively (Table 4.3). The communities exhibiting high dry matter content, SRL and VFR had low cover rate, whereas root diameter was positively correlated with the cover rate, along with deep root densities (RLD and RMD) and rooting depth. Soil water stock was positively correlated with aboveground dry matter contents, and negatively correlated with deep root density and rooting depth (Table 4.3).

The hierarchical ascendant classification resulted in three clusters (Fig. 4.3B). Cluster 1 was dominated by Hydrophyllaceae and Poaceae species, with an absence of dominant Fabaceae species in the communities (Table 4.4). Communities were characterized by high plant dry matter content (DMC), fine roots, and low rooting depth (Fig. 4.3B, Table 4.4), and mainly originated from the T (tillage) soil management strategy (Table 4.4, Fig. B.2). Cluster 2 was characterized by thicker roots, a low rooting depth, and high plant dry matter content. Half of the communities from cluster 2 were in the soil management strategy SCT. Cluster 3 was largely dominated by Fabaceae and Plantaginaceae species, characterized by thick roots, deep and dense root systems, and low plant dry matter content (Fig. 4.3B, Table 4.4). All the communities from cluster 3 were in soil management strategy SC (Table 4.4, Fig. B.2).

3.3 Relation between functional markers and indicators of service provision

Cluster 3 showed the lowest water stock values, with a mean of 164 mm (Fig. 4.3C-D, Table 4.4). Cluster 1 and 2 had significant higher values of soil water stock than cluster 1, with mean values of 189 and 191 mm, respectively. Comparing with the mean soil water stock within our dataset, only 18% of quadrats from cluster 3 were above the mean, while 73% and 83% of quadrats from cluster 1 and 2, respectively, were above the mean (Fig.3C). Regarding to the cover rate, cluster 3 had the highest values, with a mean of 89%. Cluster 1 and 2 showed lower values of cover rate but were not different between each other (Fig. 4.3C-D, Table 4.4).

When the analysis was constrained to plots that have had service crops sown since 2012 (SC) there were clear patterns in functional markers between clusters. Pattern of DMC variation between cluster confirmed observations on the whole dataset, with low DMC values in cluster 3. The species *Plantago coronopus* and *Vicia villosa* which represented 93% and 100% of the total biomass in their quadrats showed the lowest values while *Medicago lupulina* (Ml3), which represented 91% of the community biomass, had the highest DMC value (Fig. 4.4, Table B.2). The communities sown with *Phacelia tanacetifolia* and *Plantago coronopus* (Pt3 and Pc3) exhibited the lower SLA whereas legumes *Medicago lupulina* and *Vicia villosa* (Ml3 and Vv2) exhibited the highest SLA values (Fig.S3).

Regarding to the root functional markers, differences were more pronounced and confirmed the results highlighted in Table 4.4. Indeed, the communities of clusters 2 and 3 had a higher root diameter and a lower SRL_{sh} than communities of cluster 1, and communities dominated by Fabaceae species had the highest root diameters. Moreover the cluster 3 had a higher mean rooting depth and deep root density than the two other clusters, although it depended on communities (Fig. 4.4).

Communities sown with Fabaceae species (Ml3, Vv2 and Tf3 in Fig. 4.4) showed the highest

Table 4.3 Correlations between the cover rate, the soil water stock and the functional markers at grapevine budburst. Bold numbers indicate significant correlations. Cover : cover rate; TWS : total soil water stock ; see Table 4.2 for abbreviations of functional markers

	Cover	TWS	DMC	LDMC	SLA	DIAM _{sh}	DIAM _{dp}	RLD _{sh}	RLD _{dp}	RMD _{sh}	RMD _{dp}	SRL _{sh}	SRL _{dp}	VFR _{sh}	VFR _{dp}	RMF	D80
Cover	1	-0.57	-0.72	-0.46	0.16	0.47	-0.1	0.02	0.74	0.38	0.66	-0.47	-0.08	-0.41	0.06	-0.15	0.59
TWS	*	1	0.51	0.4	0.03	-0.13	0.12	0	-0.55	-0.11	-0.55	0.24	-0.02	0.04	-0.11	0.2	-0.49
DMC	*	*	1	0.82	0.16	-0.24	0.12	-0.01	-0.52	-0.17	-0.48	0.35	0.19	0.26	0.12	0.07	-0.6
LDMC	*	*	*	1	0.22	0.06	0.07	-0.07	-0.36	-0.05	-0.4	0.13	0.24	0	-0.01	0.09	-0.41
SLA	-	-	-	-	1	0.47	0.3	-0.28	-0.18	-0.03	-0.23	-0.13	0.09	-0.36	-0.09	-0.23	-0.09
DIAM _{sh}	*	-	-	-	*	1	0.22	-0.45	0.22	0.29	0.12	-0.8	0.02	-0.94	-0.23	-0.11	0.39
DIAM _{dp}	-	-	-	-	-	1	-	-0.16	-0.28	-0.09	-0.16	0.03	-0.44	-0.21	-0.68	-0.07	-0.17
RLD _{sh}	-	-	-	-	-	*	-	1	0.18	0.52	0.18	0.2	0.08	0.4	0.09	0.33	-0.41
RLD _{dp}	*	*	*	*	-	-	-	-	1	0.53	0.88	-0.37	0.04	-0.2	0.18	0.13	0.72
RMD _{sh}	*	-	-	-	-	-	-	*	*	1	0.41	-0.56	0.04	-0.27	0.02	0.56	0.11
RMD _{dp}	*	*	*	*	-	-	-	-	*	*	1	-0.31	-0.15	-0.12	0.16	0.1	0.64
SRL _{sh}	*	-	*	-	-	*	-	-	*	*	-	1	0.02	0.78	0.08	-0.18	-0.46
SRL _{dp}	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	1	-0.09	0.21	-0.11	-0.14
VFR _{sh}	*	-	-	-	*	*	-	*	-	-	-	*	-	1	0.35	0.12	-0.35
VFR _{dp}	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	*	1	-0.08	0.06
RMF	-	-	-	-	-	-	-	*	-	*	-	-	-	-	-	1	-0.01
D80	*	*	*	*	-	*	-	*	-	*	*	*	-	*	-	-	1

Table 4.4 Differences between clusters : means of the functional marker of the PCA and of the indicators of service provision, and results of the v-test performed in HAC for the variable "dominant family". The test compares the cluster values to the overall values. A (+) sign indicates that the cluster values are higher than the overall values, a (-) sign indicates that the cluster values are lower than the overall values (Chi-2 test). Different letters indicate significant differences between clusters (Kruskal-Wallis test). C1, C2 and C3 indicate cluster 1, cluster 2 and cluster 3, respectively. TWS : total soil water stock; see Table 4.2 for abbreviations of other variables

	C1	C2	C3
D80 (cm)	12.47 ± 4.54 a	13.95 ± 4.91 a	27.99 ± 6.2 b
DIAM _{sh} (mm)	0.15 ± 0.01 a	0.22 ± 0.03 b	0.2 ± 0.03 b
DMC (mg g ⁻¹)	187.88 ± 14.62 a	181.28 ± 18.86 a	157.34 ± 20.08 b
RLD _{dp} (cm cm ⁻³)	0.34 ± 0.16 a	0.42 ± 0.18 a	1.03 ± 0.35 b
RMD _{dp} (kg m ⁻³)	0.03 ± 0.02 a	0.03 ± 0.02 a	0.07 ± 0.02 b
RMD _{sh} (kg m ⁻³)	0.45 ± 0.17 a	0.75 ± 0.26 b	0.65 ± 0.19 b
SRL _{sh} (m g ⁻¹)	388.47 ± 43.23 a	220.01 ± 57.27 b	233.35 ± 41.38 b
VFR _{sh}	0.52 ± 0.09 a	0.3 ± 0.07 b	0.34 ± 0.08 b
Dominant family	Hydrophyllaceae (+) (21.4%)		Fabaceae (+) (63.6%)
	Poaceae (+) (42.9%)	Asteraceae (+) (33.3%)	Plantaginaceae (+) (27.3%)
	Fabaceae (-) (0%)		Poaceae (-) (0%)
Soil management	T (+) (46.7%)	SCT (+) (50%)	SC (+) (100%)
	SC (-) (26.7%)		SCT (-) (0%)
			T (-) (0%)
TWS (mm)	189 ± 24 a	191 ± 13 a	164 ± 16 b
Cover (%)	48 ± 15 a	64 ± 22 b	89 ± 10 b

soil cover rates among the 9 communities originating from the SC soil management strategy, with values between 90% and 100%. Communities sown with *Achillea millefolium* and *Plantago coronopus* also had high cover rates, between 80% and 90%. Overall, the 9 SC communities had cover rates higher than 60% of cover. Regarding to the soil water stock, communities from cluster 2 had higher mean values. The three communities from cluster 3 had the lowest water stock values. Among the 9 SC plant communities, the communities sown with *Medicago lupulina* and *Achillea millefolium* showed an interesting trade-off between the soil coverage and the water stock.

Over all fitted models, adjusted R^2 ranged from 0.37 to 0.87, and all functional markers were significant (Table 4.5). The nature and number of functional markers remaining in the best models depended on the soil management strategy, and the indicator of service provision. Regarding to the water stock, the *fine root* functional markers (SRL, VFR) were negatively related to the soil water stock, except for VFR_{dp} which had a positive effect on the soil water stock in the soil management strategy T (Table 4.5). Moreover, plant dry matter content (DMC) was positively related to soil water stock in soil management strategy SCT, and shallow root length density (RLD_{sh}) was positively related to the soil water stock in soil management SC. Regarding to the soil cover, the DMC was negatively related to the cover rate in soil management strategy SC, while the SLA was positively related to the cover rate in soil management strategies SC and SCT (Table 4.5). Deep root length density (RLD_{dp}) was positively related to the cover rate in soil management SCT. The shallow and deep very fine root fraction were positively and negatively related to the cover rate in the soil management strategy SC, respectively, while deep specific root length (SRL_{dp}) was negatively related to the cover rate in soil management strategy T.

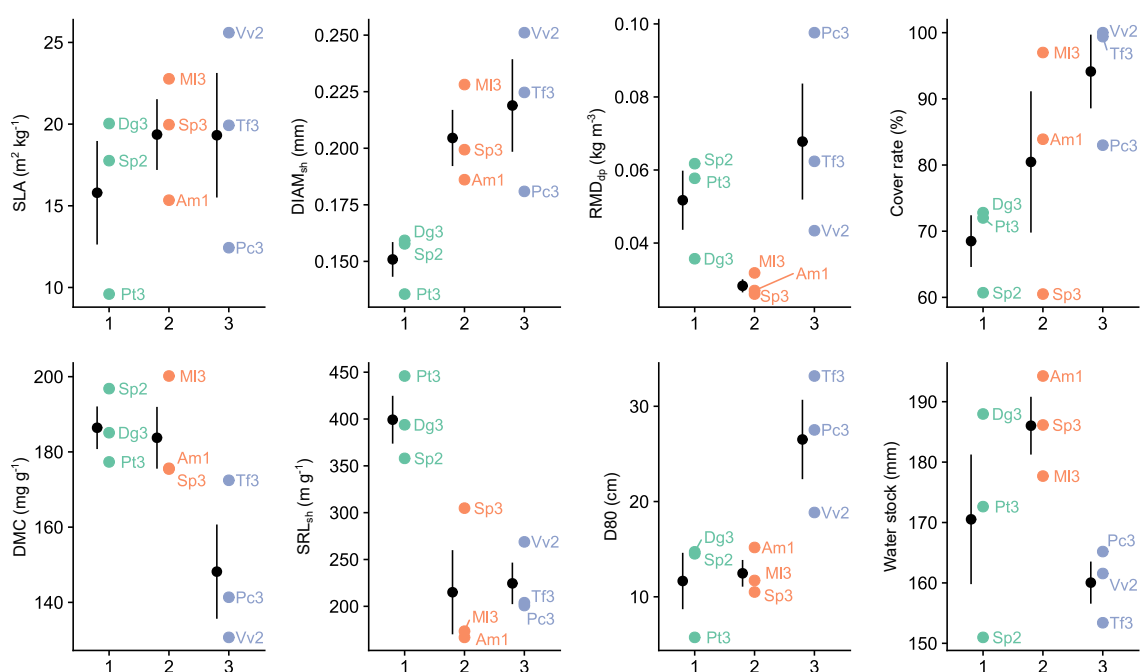


Figure 4.4 Functional markers of communities from the three clusters, sampled in the same soil management strategy (SC). Black points with ranges illustrate the mean and standard error. See Table 4.2 for abbreviations, Table B.1 for quadrat codes

Table 4.5 Summary of the models after variable selection procedure. The variables that were retained in the final model are indicated with their estimate, relative importance in the model, and p-value. Estimate : partial slope for each of the functional marker; Contrib : relative contribution of each functional marker. Stars indicate significant effect ($p < 0.05$).

		Water stock					Cover rate				
	Functional markers	Estimates	Contrib	adj.R ²	p-value	Functional markers	Estimates	Contrib	adj.R ²	p-value	
SC	SRL _{dp}	-12.7	0.17	0.37	0.0226	DMC	-6.8	0.17	0.81	0.0001	
	VFR _{sh}	-14.01	0.39			SLA	6.2	0.18			
	RLD _{sh}	16.9	0.44			VFR _{sh}	-6.1	0.26			
						VFR _{dp}	12.3	0.23			
						D80	3.6	0.17			
SCT	DMC	12.2	0.51	0.75	0.0031	SLA	17.9	0.53	0.62	0.0134	
	D80	-17.1	0.49			RLD _{dp}	27.7	0.47			
T	VFR _{dp}	8.5	1	0.65	0.0051	DIAM _{sh}	11.6	0.29	0.87	0.0009	
						SRL _{dp}	-17.2	0.71			

4 Discussion

4.1 Covariations between indicators of service provision and within community functional markers

The sowing of diverse species in the vineyard resulted in a long functional gradient of plant communities for this study. Moreover, both indicators of service provision varied sufficiently to highlight a trade-off between runoff and erosion control and water provisioning (Fig. 4.2). This could be surprising, as intercropping may increase water infiltration during the winter (Gaudin et al., 2010). However, service crop also consume this additional water and may dry out the soil profile before grapevine budburst (Celette et al., 2008). We were, therefore, interested in optimizing the functional composition of the service crop to balance these two services.

Results from PCA and correlations confirm previous evidences of a root economics spectrum opposing species or communities having acquisitive traits, i.e. fine roots, high specific root length (SRL) and very fine root fraction (VFR), from those having conservative traits, i.e. thick roots, low SRL and VFR (Prieto et al. (2015); Reich (2014); Roumet et al. (2016), Fig. 4.3A, Table 4.3). Moreover, morphological root markers varied with the depth in the soil profile : SRL and VFR were higher in shallow layers compared to deep layers, while root diameter was higher in deep layers. These findings confirm previous results suggesting that shallow roots have a more acquisitive strategy compared to deep roots (Fort et al., 2016; Prieto et al., 2015). Large diameter in deep layers is related to water acquisition and transport to aboveground organs (Comas et al., 2013; Fort et al., 2017; Hernández et al., 2010).

The relations between root length density (RLD), root mean diameter (DIAM) and very fine root fraction (VFR) are consistent with the fact that fine rooting strategy (high VFR and SRL) produce root length faster than species exhibiting large roots, and exhibit higher RLD (Table 2, Eissenstat, 1992). High SRL is often exhibited by thin roots presenting low root dry matter content and low tissue density (Prieto et al., 2015; Roumet et al., 2016), resulting in this experiment in low root mass density (RMD, Table 4.3). Surprisingly, we didn't find any correlation between plant or leaf dry matter content (DMC and LDMC), and SLA. Both SLA and LDMC are key traits of the leaf economic spectrum, the latter being closely related to the leaf life span (Garnier et al., 2007; Kazakou et al., 2006, 2009). At community level, correlations between SLA and LDMC have been found with studies on gradients of resources, soil types, field ages and woody species (Garnier et al., 2004; Pérez-Ramos et al., 2012). However, Tribouillois et al. (2015b) measured the functional traits of 36 service crop species and found no relationship between SLA and LDMC. At the local scale, interspecific variability is lower, and intraspecific trait variability (also related to growth stage) could affect the discrimination of species or communities strategies based on mean traits or markers (Albert et al., 2011). Moreover, native weeds that were abundant in some of the plant communities (Supplementary Table B.1) and may have been filtered by a common environment so as to present lower trait variance and closer mean trait values Violle et al. (2012). This may have masked the a priori functional diversity introduced with the sown species (Damour et al., 2018). In addition, human selection of cultivated species had maximized the light acquisition potential of plants, and may have disturbed the functional trade-offs that are often observed in non-cultivated species.

4.2 Relationships between functional markers and indicators of service provision

One objective of this study was to identify the functional makers that were related to the total soil water stock and the cover rate of service crops, indicators of water provision and runoff control. The comparison of functional groups and the model selection procedure confirmed the potential of trait-based approach to study service provision by service crops in agriculture. However, clusters were also partially structured by the soil management strategy, due to the imbalance of sown service crops across soil management strategies (Table 4.4, Table B.2, Fig. B.2), which may mislead the interpretation of cluster analysis alone.

Aboveground functional markers. Both cluster analysis and model selection showed that plant dry matter content (DMC) and specific leaf area (SLA) were related to the indicators of service provision. The DMC was negatively related to the cover rate in soil management strategy SC and positively related to the soil water stock in the soil management strategy SCT (Fig. 4.3, Table 4.5). Moreover, SLA was positively related to the cover rate in the soil management strategies SC and SCT. These results seem coherent as high dry matter contents are exhibited by resource-conservative species that deplete water slower than resource-acquisitive species, which generally exhibit higher SLA than the former (Reich, 2014; Reich et al., 2003). Previous findings suggest that LDMC could be robust to highlight plant strategies (Al Haj Khaled et al., 2005; Garnier and Shipley, 2001; Kazakou et al., 2009; Roche et al., 2004). However in our experiment, the DMC seemed a better descriptor of plant strategies at community level including sown species.

Rooting depth and density. Density-related functional markers are dependent on the growth differences between communities, related to the soil conditions in which they grow, and the other species in competition for resources (Craine, 2006). In this experiment, the communities that exhibited deep root systems (D80), high root length density (RLD) and mass density (RMD) in the deep soil layer showed the lowest water stocks and higher cover rates (Fig. 4.3, Table 4.4). Moreover, D80 and DMC explained 75% of the water stock variance in the soil management SCT, while RLD_{dp} and SLA explained 62% of cover rate variance in the same soil conditions (Table 4.5). This result is not surprising as root length and depth may be one of the most important traits that relates to water and nutrient acquisition (Eissenstat, 1992; Freschet and Roumet, 2017; Violle et al., 2009), and RMD_{dp} was closely related to RLD_{dp} in this experiment (Table 4.3, Fig. 4.3). Deep root system had access to more water, which probably explains the higher cover rates observed for these communities. The positive slope of RLD_{sh} in the regression on soil water stock in the soil management strategy SC is surprising, and may find an explanation regarding to the morphological root traits exhibited by communities showing high RLD_{sh} .

Morphological root functional markers. The deep specific root length (SRL_{dp}) and shallow very fine root fraction (VFR_{sh}) were negatively related to the soil water stock in the soil management strategy SC (Table 4.5). Fine rooting strategy is positively related with resource acquisition as it allows a large soil exploration with a low carbon investment per root length (Fort et al., 2017; Freschet and Roumet, 2017; Reich, 2014). RLD_{sh} was positively related to SRL_{dp} and negatively related to deep root diameter ($DIAM_{dp}$), which may explain its importance in the model SC (Table 4.5). Curiously, the functional group exhibiting high SRL and VFR (cluster 1) showed

shallow root systems and the highest water stocks, while cluster 3 exhibited high root diameter, deep root systems and low soil water stocks (Fig. 4.3, Table 4.4). Soil conditions probably explain this observation : on the one hand, the communities exhibiting fine roots were over-represented in the soil management strategy T (several years of soil tillage, no organic inputs), and species exhibiting acquisitive strategies may also be less tolerant to water or nutrient stress (Reich, 2014). On the other hand, large root diameter in deep layers may favor water extraction and transport to the upper plant organs (Fort et al., 2017, 2016; Hernández et al., 2010). Eissenstat (1992) suggested that rates of water uptake can be higher in coarse roots of dicot species, compared to the fine roots of graminoid species. The results of the present experiment are consistent with these findings. Surprisingly, shallow and deep VFR had opposite effects on the cover rate in the soil management strategy SC. Among herbaceous, legumes exhibit thick roots (Roumet et al., 2008), and have a better ability to grow under low nitrogen content due to symbiotic fixation. It probably explain the negative slope of VFR_{sh} in the soil management strategy SC, and the positive slope of $DIAM_{sh}$ in the soil management strategy T (Table 4.5). The high proportion of fine roots in deep layer may have favored species development during a relatively dry winter and spring (Fig. 4.1), explaining the positive effect of VFR_{dp} in the model (Table 4.5). In the soil management strategy T, SRL_{dp} had a negative contribution in the regression on cover rate, suggesting that nitrogen was more limiting than water in these soil conditions.

4.3 Towards an ideotype of service crops based on functional markers to achieve both water refilling and runoff reduction ?

Regarding to the indicators of service provision, the focus on the communities originating from soil management strategy SC raised some interesting questions (Fig. 4.4). All the 9 SC communities had cover rates above 60%, regardless of the functional markers of the community. This suggests that functional differences between communities accounted less than soil management strategy to obtain a service crop able to significantly reduce runoff and erosion (Fig. 4.2).

However, the communities sown with Fabaceae species (i.e. M13, Vv2 and Tf3, Fig.S3), largely dominated by the sown species (Table B.2), showed the highest cover rates and shared similar values of SLA and $DIAM_{sh}$, suggesting that functional markers still had an importance differentiating the ability of service crops to establish in a vineyard under identical soil conditions. Moreover, the community M11, sown with *Medicago lupulina* (Table B.2), reached a cover rate close to 50% (Table B.1) although located on soil with soil management strategy T (Fig. B.2), confirming that Fabaceae species were better at establishing in low-fertility soils, probably due to their symbiosis with nitrogen-fixing bacteria. On the other hand, the lowest cover rates were found in communities sown with Poaceae species in low-fertility inter-rows, after several years of tillage (Table B.1, Fig. B.2).

The best water stock values were obtained with the communities sown with *Achillea millefolium* (Am1), *Dactylis glomerata* (Dg3) and the spontaneous vegetation (Sp3). The three communities had similar values of RMD_{dp} , D80 and DMC (Fig. 4.4), suggesting that rooting depth and plant dry matter content are key traits to explain water consumption by service crops. We also underlined that previous soil management strategy (e.g. tillage or intercropping) had a direct impact on community aboveground development and rooting. We also showed that it

is possible to reach interesting trade-offs between antagonist services with temporary service crops that grew in a short period. When choosing service crop species in vineyards, vinegrowers should take into account their previous soil management practices as they also strongly influence service crop development and thus the services they may provide (Garcia et al., 2018).

5 Conclusion

In this experiment, we assessed the trade-off between the cover rate (considered as an indicator of runoff and erosion control) and soil water stock (water provision/retention) under an important number of service crop communities. We showed that several aboveground and belowground functional markers of service crops are both significant indicators of service provision at the community level. Among them, the plant aboveground dry matter content positively related to soil water stocks and negatively related to the cover rate of the communities. Overall, the soil water stock was explained by root functional markers related to depth and density, but morphological root functional markers as the very fine root fraction, specific root length and root mean diameter also influence water consumption of communities. Identification of functional markers related to service provision may help us to find ideotypes of service crops that could perform interesting trade-offs between multiple services due to a suited combination of related markers : in this experiment, *Medicago lupulina* (Fabaceae) seemed a good candidate as it exhibited high dry matter content, shallow rooting depth, and a good establishment. The identification of relevant combinations of functional markers related to ecosystem services could encourage screening programs for the identification of currently unknown species to provide ecosystem services (e.g. weed species), and thus enlarge the pool of species cultivated to provide agroecosystem services. Moreover, it may provide insights for plant selection, in order to breed plant varieties and cultivars with the aim of providing agroecosystem services.

Functional approach of service crop communities in vineyard's inter-rows
to explain green manure service

Ce manuscrit est un projet d'article en cours, en collaboration avec Aurélie Metay, Gaëlle Damour, et Christian Gary

Abstract

Aims The aim of this study was to explore the relations between plant communities' above-ground and belowground functional markers and two indicators of green manure service, the soil nitrogen stock after service crop growth and the aboveground biomass of plant communities in a vineyard inter-rows.

Methods We measured the soil nitrogen stock, aboveground biomass and functional markers of 28 plant communities in an experimental vineyard, previously subjected to different soil management strategies. Then we performed PCAs of the above- and belowground functional markers, and investigated statistical relations between the communities components on PCA axis, the initial soil inorganic nitrogen content and the indicators of service provision.

Results We found significant relations between PCA axis and the indicators of service provision. The aboveground markers SLA, C/N ratio and N content of plant communities were related to communities nitrogen uptake ability during growth (pre-emptive competition) and root nitrogen release. Biomass production was negatively related to the total dry matter content of plant communities, and positively related to their root mean diameter. Moreover, legumes exhibited suited traits for green manure service : low dry matter contents, high SLA and thick roots. Biomass production of species strongly depend on initial soil condition, and the observed results have to be confirmed in other soil and fertility conditions.

Conclusions Functional approach is hopeful to to quantify the functional diversity of plant communities in agrosystems, and assess its effect on the provision of ecosystem services in vineyards. More research is needed to assess the validity of functional approaches in various

cropping systems to confirm our results. Strengthening evidences of such relations may provide a new potential for the identification of ideotypes of service crops or specific plant mixtures for the provision of multiple ecosystem services in agriculture.

1 Introduction

Soil management is an important issue in vineyards, particularly regarding soil fertility. Indeed, grapevine is often little fertilized and cultivated in moderate stress from flowering to harvest to favor fruit growth and berry quality instead of vegetative development (dos Santos et al., 2007; Pellegrino et al., 2006). The spontaneous vegetation is often considered as undesirable, as it can compete with grapevine for soil resources and negatively affect grapevine vigor and yield, so as must quality (Sanguankeo et al., 2009; Tesic et al., 2007). Frequent weeding, combined with low organic inputs often result in a degraded soil quality (Salomé et al., 2016).

Service crops are grown with the aim of providing multiple agroecosystem services during their growth (e.g. mitigation of soil erosion, improvement of trafficability) but also after their destruction, in relation to the mulch they produce (Garcia et al., 2018). Service crops may prevent nitrogen leaching during their growth or increase soil nutrient content once destroyed and behave then as green manure (Thorup-Kristensen et al., 2003), even offering an alternative to fertilizers (Daryanto et al., 2018; Hartwig and Ammon, 2002). However, service crops may also compete for nitrogen with the cash crop (Celette et al., 2009; Thorup-Kristensen et al., 2003), and impair grapevine vegetative vigor and yield (Fourie et al., 2006; Guilpart et al., 2014; Monteiro and Lopes, 2007). Searching for determinants of trade-offs between services and disservices provided by service crops is relevant to promote their use in agriculture. Here we address the services and disservices to be expected during the growth and after the destruction of off-season service crops at grapevine budburst in relation to soil mineral content.

Trait-based approach is an interesting tool to study ecosystem services in agriculture (Damour et al., 2015; Martin and Isaac, 2015; Storkey et al., 2013). Plant traits are morphological, physiological or phenological features measured at the individual level (Violle et al., 2007b). At the community level, traits can be aggregated depending on the species composing the community and their relative proportion within the community (Garnier et al., 2004; Ricotta and Moretti, 2011). Traits, or community-aggregated traits, relate to plant and community functions across contrasted ecosystems and to their strategies of resource acquisition and conservation (Díaz et al., 2016; Pérez-Ramos et al., 2012; Westoby and Wright, 2006; Wright et al., 2004). Frameworks have been developed to adapt this approach to agricultural context and farmers' management, and study how sown or spontaneous species behave in cropping systems (Damour et al., 2018; Garnier and Navas, 2012). The study of plant traits that affect ecosystem functioning and ecosystem services (Damour et al., 2015; Storkey et al., 2015) may allow to identify suited ideotypes of service crops. Recent papers have underlined the potential of trait-based approach for agroecology, but evidences of relations between plant traits and agroecosystem services are still lacking (Martin and Isaac, 2015, 2018; Wood et al., 2015).

In this study, we aimed at testing the linkages between the functional traits of plant communities composed by service crops and spontaneous vegetation, and indicators of services related to nitrogen fertility in vineyard. For this purpose we measured above and belowground traits of

38 plant communities after winter growth in a vineyard. The soil inorganic nitrogen (N) stock at budburst was used as an indicator of N uptake (or release) by plant communities, the total aboveground biomass was used as an indicator of organic restitutions and potential nutrient supply during grapevine growth. Plant communities were composed of service crop species sown in monoculture, associated with local spontaneous vegetation that grew with them. We hypothesized that *i*) community-aggregated traits related to plant nutrient acquisition should help to explain soil inorganic nitrogen stock at budburst, and that *ii*) they should help to understand the determinant of biomass production in vineyard inter-rows.

2 Material and Methods

2.1 Experimental site

We carried out the experiment during one growing season (2016-2017) in an experimental vineyard at Villeneuve-lès-Maguelone, south of France (43°31'55"N 3°51'51"E). The climate was Mediterranean with a total rainfall over the experiment of 497 mm, with 200 mm in the month of October only, and a relatively dry spring (Fig. 5.1). Soil was a calcareous cambisol with 30% clay, 40% silt and 30% sand, and a stoniness of 5%. The vineyard was planted in 2008 with a density of 4000 stocks per hectare (2.5 m × 1 m). Before the experiment, inter-rows had two different soil management strategies, randomly located in the experimental field : tillage since 2012 (T), or service crops each year since 2012 (SC). To account for soil differences between soil management strategies before the experiment, soil samples were collected at service crops emergence in order to measure the soil organic carbon (SOC, mg g⁻¹) and inorganic nitrogen content (Nt₀, mg kg⁻¹). Samples were only collected in the most contrasted strategies SC and T, with a number of 10 composite samples in each soil management strategy (Table 5.1). Each composite sample consisted in a mix of 4 soil samples taken in 4 adjacent plots with identical soil management strategy.

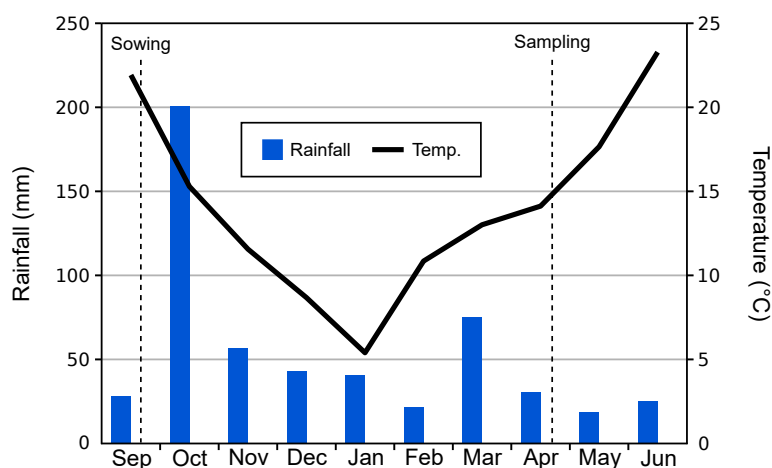


Figure 5.1 Rainfall and mean temperature during the experiment

Table 5.1 Description of the two soil management strategies applied in the inter-rows before the sowing in September 2016

	Soil management strategy				Organic/mineral properties	
	2012-2013	2013-2014	2014-2015	2015-2016	SOC (mg g ⁻¹)	Nt0 (mg kg ⁻¹)
SC	<i>Festuca sp.</i> + <i>Lolium perenne</i>	<i>Festuca sp.</i> + <i>Lolium perenne</i>	<i>Hordeum vulgare</i>	<i>Vicia faba</i>	12.17 ± 1.78	18.72 ± 5.98
T	Tillage	Tillage	Tillage	Tillage	7.33 ± 0.42	1.84 ± 0.51

2.2 Choice of service crops and design of the experiment

During the 2016-2017 growing season, all inter-rows were sown with monocultures of service crops, and mechanical weed control was applied under vine rows. To maximize the range of functional trait values, 13 service crop species were selected to represent a diversity of botanical families (Brassicaceae, Hydrophyllaceae, Plantaginaceae, Rosaceae, Poaceae, Fabaceae), life cycles, and growing habits (growth rate, biomass production). Sown species were *Achillea millefolium*, *Brassica carinata*, *Dactylis glomerata*, *Festuca ovina*, *Medicago lupulina*, *Medicago sativa*, *Phacelia tanacetifolia*, *Plantago coronopus*, *Poterium sanguisorba*, *Secale cereale*, *Trifolium fragiferum*, *Triticosecale* and *Vicia villosa*. Following grapevine harvest (September 2016). After seedbed preparation, these service crop species were randomly sown as monoculture in two adjacent inter-rows, on plots of 30 m length each. Three plots were sown for each service crop species. No weeding was performed after sowing on inter-rows, so we obtained plant communities composed of sown and spontaneous species. In addition, another treatment composed of spontaneous vegetation only was included in the experiment to obtain 14 treatments in total. Although no sowing occurred for the spontaneous vegetation, soil was tilled as the other treatments for seedbed preparation. All treatments (spontaneous and sown inter-rows) were mown at grapevine budburst in April 2017.

2.3 Selection of traits related to targeted services

To provide green manure service for grapevine, species should have a high speed of installation and reach a high biomass, and should have a fast decomposition and mineralization after destruction. We measured the specific leaf area (SLA) to assess for the speed of installation of the species, as this trait closely relates to the relative growth rate of plants (Damour et al., 2015; Lambers and Poorter, 2004; Poorter and Garnier, 2007), and the leaf dry matter content (LDMC) as an indicator of leaf decomposability (Fortunel et al., 2009; Kazakou et al., 2006, 2009). Moreover, the SLA is also related to leaf decomposability potential, and measuring both traits may bring complementary information (Garnier et al., 2016). In addition, we also measured the total DMC corresponding to the dry matter content of the whole plant (leaves and stems) to assess the persistence of soil cover formed by mechanical destruction and not senescence. Finally, we measured the carbon (C) and nitrogen (N) content at the community level, and calculated communities C/N ratio to assess for their decomposition and mineralization potential (Justes et al., 2009; Redin et al., 2014).

We also assumed that service crops should avoid a strong pre-emptive competition on N resources (Thorup-Kristensen et al., 2003). The LDMC and SLA were also used for this purpose as they both relate to plant resource acquisition (Garnier et al., 2007; Wilson et al., 1999). Additionally, traits were measured on roots as they closely relate to the uptake of soil nutrients (Chapman et al., 2012; Eissenstat, 1992; Freschet and Roumet, 2017; Hodge, 2004; Maire et al., 2009; Ryser and Eek, 2000). We thus measured the root mean diameter (DIAM), specific root length (SRL), the very fine root fraction (VFR), root mass fraction (RMF), root length density (RLD), root mass density (RMD) and root tissue density (RTD). The depth at which a community reached 80% of its total root length was also included in the analysis (D80).

Aboveground traits LDMC, DMC, SLA were determined at the individual level, while C and N content were determined at the community level. Roots were separated between grapevine (woody black roots) and herbaceous species, but not among herbaceous species : root measurements were performed at the community level, and are considered as “root functional markers” in this study (Garnier et al., 2004; Violle et al., 2007b).

2.4 Community description and trait measurements

One quadrat (0.25 m²) was placed in each plot before grapevine budburst so as to have three quadrats per sown species, except for *Brassica carinata* (1 quadrat), *Triticosecale* and *Secale cereale* (2 quadrats), for a total of 38 quadrats. In each quadrat, the plant communities were composed by the sown and spontaneous species. In October, sowings were severely damaged by a storm (170 mm in 24 h, Fig. 5.1) : quadrats were placed where plant emergence was satisfactory, whatever the soil management strategy considered, conducting to an unbalanced design between sowings and soil history. One bare soil (control) quadrat was placed in each of the two soil management strategies, to compare its value to the sown quadrats.

2.4.1 Aboveground vegetation sampling and measurements

At budburst, we identify all species (sown and spontaneous) in each quadrat so as their respective cover rate, and the total cover rate of the community. We then collected aboveground biomass in all quadrats, and species were sorted out and weighted separately after drying (72h, 60degreeCelsius) to record their relative abundance per quadrat. Then, each plant community was sent to a laboratory to determine their carbon and nitrogen contents at the community level. We measured aboveground traits on species that represented 80% of the total biomass in each community (Garnier et al., 2004; Pakeman and Quested, 2007), with a total of 15 replicates per species. After collecting the plants, we put them in distilled water for a night at 5degreeCelsius for rehydration. Leaf fresh biomass and total plant fresh biomass were measured just after rehydration. Leaves with petioles were scanned at 400 dpi with a scanner Epson Perfection V800, and leaf area was measured using WinFOLIA software (Regent Instruments, Quebec, Canada). For dry weight determination, plants were oven dried at 60°C during 72h. Dry matter content (DMC) was calculated as the ratio between dry plant biomass and fresh plant biomass. Leaf dry matter content (LDMC) was calculated as the ratio between dry leaf biomass and fresh leaf biomass. Specific leaf area (SLA) was calculated by dividing leaf area by leaf dry biomass.

We calculated community-weighted means for all traits (Garnier et al., 2004), following equation 5.1

$$CWM = \sum_{i=1}^n trait_i \times p_i \quad (5.1)$$

where $trait_i$ is the mean trait value of the species i , p_i is the proportion (biomass) of the species i in the community, and n the number of species in the community. In this study, the SLA, LDMC and DMC stand for the community-weighted means of these traits in each community. CWM summarizes the functional diversity of each plant community (sown and spontaneous species) based on the mass-ratio hypothesis (Grime, 1998). For a trait, CWM represents the trait value for an “average plant” representative of the community (Garnier et al., 2004).

2.4.2 Root sampling and measurements

Just after biomass sampling, two soil cores were collected in each quadrat (8 cm diameter, 20 cm depth). The two soil cores were divided into 5 layers corresponding to the following depths : 0-10 cm, 10-20 cm, 20-40 cm, 40-60 cm, 60-100 cm. Then, each layer of the soil cores was vertically cut in half : two halves originating from the same layer but different soil cores were put together for root measurements, and the two other halves were put together and mixed for inorganic nitrogen measurement. All the samples were stored in freezer at degreeCelsius before root measurements. After storage, the samples were thawed out in water for each soil layer. Roots were washed and separated into herbaceous roots and grapevine roots. Grapevine roots were not included in the analysis, as root absorption is low at budburst (Conradie, 1980; Wermelinger, 1991). Subsamples of herbaceous roots were put in a clear acrylic tray with water, and roots were scanned at 600 dpi (scanner Epson Perfection V800). We used the software WinRHIZO Reg (Regent Instruments, Quebec, Canada) to analyze scanned images. As we were not able to differentiate root orders in the soil cores as suggested by McCormack et al. (2015), diameter classes were used to sort out the roots : each 0.1 mm from 0 to 1 mm, each 0.5 mm from 1 to 2 mm and the class >2 mm. We included all roots in the analysis, as roots <2 mm were systematically between 98% and 100% of total length over all plant communities. The software analysis calculated the mean diameter, surface area, total length and volume for each diameter class. Scanned samples were oven dried (60degreeCelsius, 72h) and weighted so as non-scanned samples to extrapolate the values from the subsamples.

Root functional markers (Damour et al., 2015; Garnier et al., 2004) were calculated instead of functional traits of the species separately (Violle et al., 2007b), mainly because we could not differentiate the species in soil cores, except grapevine. These markers represent the root traits of an “average plant” representing the community, as for aboveground traits (Garnier et al., 2004). We calculated the root functional markers for the two soil layers 0-10 cm and 10-20 cm before aggregating them. We calculated total root length with the ratio between scanned root length and biomass, and non-scanned biomass. We then calculated root mass density (RMD, kg m⁻³) and root length density (RLD, cm cm⁻³) as total root biomass and length divided by soil volume, respectively. The software calculated root mean diameter (DIAM). We calculated specific root length (SRL, m g⁻¹) as the ratio between root length and root dry mass, and very fine root fraction (VFR) as the ratio between length of roots <0.1 mm and total root length. The depth at

which the communities reached 80% of the total root length (D80, cm) was calculated with a linear regression between cumulative total root length and soil depth using log-transformation.

2.5 Indicators of green manure service

The soil mineral nitrogen stock at grapevine budburst (April 2017) was chosen as the indicator of 'green manure' service during the grapevine growth, and pre-emptive competition for nitrogen between the service crop and the grapevine. From budburst to the 5-6 leaf phenological stage, grapevine growth depends most of all on its woody N reserves, but then a pic of N absorption starts and lasts until veraison (Conradie, 1980; Wermelinger, 1991). We assumed that starting grapevine cycle with high soil N content decreases the risk of nitrogen stress in the critical stages that follow (Celette and Gary, 2013). Moreover, benefiting from a high soil N content at service crop destruction may provide a nitrogen source for bacteria that decompose plant material, depending on the C/N ratio of the service crop (Justes et al., 2009). The biomass of the communities was chosen as the indicator of aboveground production and amount of organic matter restitutions.

Consequently, at budburst, for all quadrats and the soil layers 0-10 cm and 10-20 cm, two soil core halves were mixed and sent to a laboratory for inorganic nitrogen content determination (KCl extraction through colorimetric reactions in a sequential analyzer). The nitrogen stock ($Nstock$, $kg\ ha^{-1}$) of each soil layer was calculated following equation 5.2

$$Nstock = NC \times D \times (100 - GC) \times BD \times 10^{-4} \quad (5.2)$$

with NC the nitrogen content ($kg\ kg^{-1}$), D the thickness of the soil layer (m), GC the gravel content (% in mass) and BD the bulk density of the soil layer ($kg\ m^{-3}$). Total nitrogen stock was calculated by aggregating the two soil layers.

2.6 Data analysis

Log-transformations were applied to the variables $Nstock$, Biomass, $Nt0$, plant N content, DIAM, SRL, RTD, RLD, RMD and D80 to approach Gaussian distribution for statistical analyses.

Wilcoxon Rank-Sum tests were performed to assess the effect of the two soil management strategies on inorganic N content in soils before service crops growth ($Nt0$), and on soil inorganic N content and aboveground biomass after plant communities growth.

For all analyses, two distinct datasets were consecutively considered : the whole dataset including all quadrats from soil management strategies SC and T ($n = 28$), and a "restricted" dataset, composed of quadrats from the soil management strategy SC only so as to avoid a strong effect of past soil management in our analysis ($n = 18$). A first step consisted of determining relations between indicators of service provision at budburst and functional markers, assessed with Spearman correlations. Relations between variables were also assessed with two PCA performed on aboveground markers for the one hand, and on root markers for the other hand. We separated aboveground and belowground markers to better understand their respective relations with soil nitrogen stock and biomass.

Significance of the relations between functional markers and indicators of service provision

was assessed with multiple regressions including Nstock or Biomass as the dependent variables, and PCA scores on axis 1 and 2 and Nt0 as independent variables, resulting in 8 linear models (Nstock vs. axis 1 and axis 2, aboveground and root markers, idem for Biomass) for each dataset. Relative contributions of axes and Nt0 in the final models were calculated based on R^2 partitioning : we used the R package `relaimpo` and the recommended method LMG (Grömping, 2006).

We finally studied the relation between the aboveground biomass and the C/N ratio of the communities to discuss the green manure service potential of plant communities after destruction. All statistical analyses were performed with R (Team, 2018).

3 Results

3.1 Green manure service provision

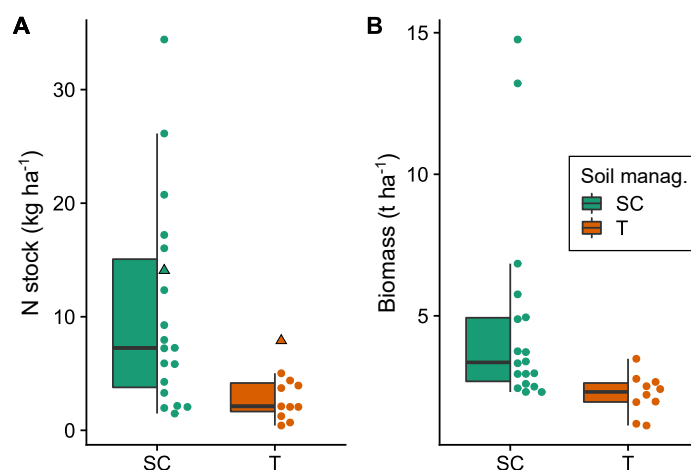


Figure 5.2 Differences in soil inorganic N stocks in the 0-20 cm soil layer (A) and plant communities' aboveground biomass (B) at grapevine budburst, in the two soil management strategies (indicated in the legend). For each indicator, differences were significant (Wilcoxon Rank-Sum test, $\alpha = 0.05$). For soil inorganic N stocks, triangles indicate the bare soil values

Both soil mineral N stock and aboveground biomass at grapevine budburst were significantly different between the two soil management strategies (Wilcoxon Rank-Sum test, $\alpha = 0.05$). N stocks at budburst were lower than 10 kg ha^{-1} for most of the quadrats. In the soil management T, all quadrats had lower N stocks than bare soil, while 28% of the quadrats showed a higher N stock than bare soil in the soil management strategy SC (Fig. 5.2). The maximum value of 34 kg ha^{-1} was reached with the species *Vicia villosa*. Most of aboveground biomass values ranged between 1 and 5 t ha^{-1} , with two *Vicia villosa* quadrats showing the highest biomass of 13 and 15 t ha^{-1} (Fig. 5.2, Fig. C.1). Overall, highest biomass values were found in communities dominated by Fabaceae species. Because of their skewed distribution, the two variables were log-transformed before including them in statistical analyses.

3.2 Functional diversity of plant communities

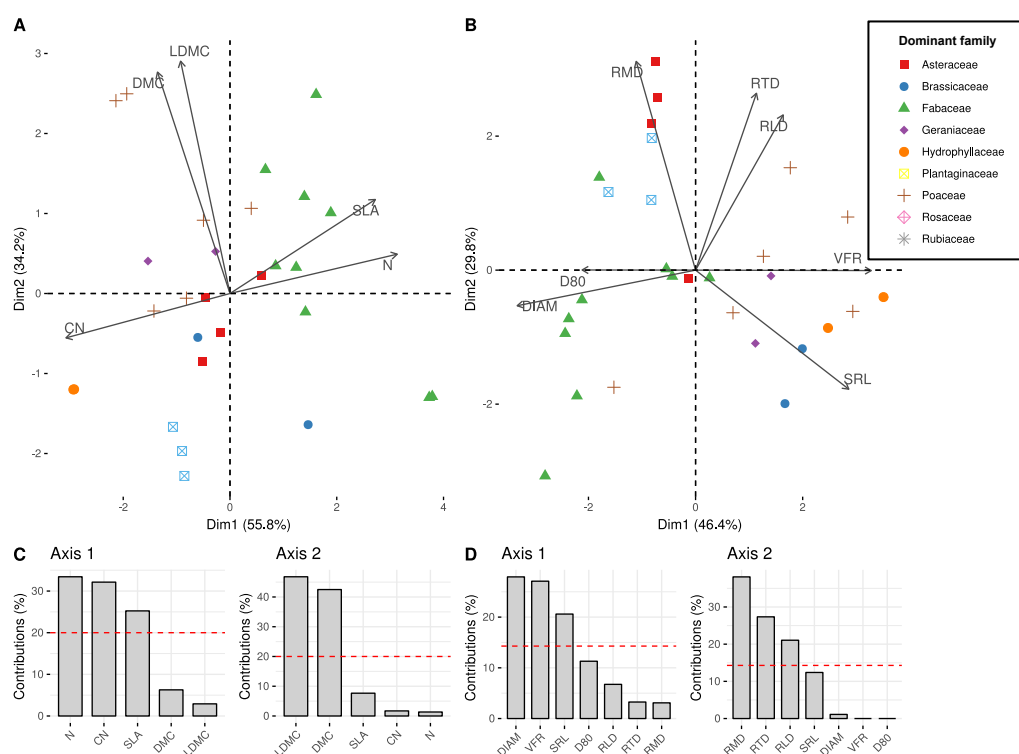


Figure 5.3 Results from the two PCA performed on the whole dataset. A and C : biplot and contribution of the aboveground markers for the PCA performed on aboveground markers; B and D : biplot and contribution of the root markers for the PCA performed on root markers. The dominant families of the communities are illustrated in these graphs. SLA : specific leaf area; N : plant nitrogen content; DMC : plant dry matter content; LDMC : leaf dry matter content; DIAM : root mean diameter; VFR : very fine root fraction; SRL : specific root length; RMD : root mass density; RLD : root length density; RMF : root mass fraction; RTD : root tissue density; D80 : depth of 80% of root length

The two PCA performed on the whole dataset explained 90% and 76% of total variation within the two first axes for aboveground and root functional markers, respectively (Fig. 5.3). The first axis explained 55.8% of total variation and opposed the C/N ratio with specific leaf area (SLA) and N content, mainly exhibited by Fabaceae-dominated communities; the second axis explained 34.2% of total variation and was related to the DMC and LDMC of the communities. Regarding to root functional markers, the first axis explained 46.4% of total variation and discriminated species following root morphological markers (Fig. 5.3) : axis 1 opposed communities exhibiting thick and deep roots (negative coordinates) to communities exhibiting high specific root length (SRL) with high very fine root fraction (VFR, positive coordinates) (Fig. 5.3, see also Table 5.2). Axis 2 explained 29.8% of total variation, and was related to root tissue density (RTD), root length and mass density (resp. RLD and RMD, Fig. 5.3). Covariation patterns between functional markers were similar with data from soil management strategy SC only (Fig. C.2).

Correlations between soil inorganic N stock at budburst and functional markers were almost systematically similar whatever the dataset (Table 5.2). Soil inorganic N stock was positively related to SLA, aboveground N content and root diameter, and negatively correlated with the C/N ratio and root tissue density. Among data from soil management strategy SC, N stock was also negatively correlated with root length and mass density (Table 5.2). Correlations between aboveground biomass and functional markers strongly depended on the dataset : significant correlations with DMC, N content, C/N ratio, VFR, root diameter and root depth (D80) on the whole dataset became non-significant when calculated with data from soil management strategy SC. At the contrary, correlations with LDMC and root mass density were only significant in the soil management strategy SC, along with correlation between aboveground biomass and root mass fraction (systematically significant, Table 5.2).

Table 5.2 Spearman correlation coefficient between inorganic nitrogen stock and biomass of the communities at budburst and the functional markers of the communities. Coefficients and significance are indicated for the whole dataset, and for the communities from the same soil management strategy. See Fig. 5.3 for abbreviations

	N stock				Biomass			
	All data		SC		All data		SC	
DMC	-0.09	ns	0.08	ns	-0.4	*	-0.4	ns
LDMC	0.13	ns	0.12	ns	-0.25	ns	-0.51	*
SLA	0.51	*	0.66	*	0.26	ns	0.32	ns
N	0.66	*	0.8	*	0.4	*	0.37	ns
CN	-0.62	*	-0.8	*	-0.42	*	-0.38	ns
VFR	-0.34	ns	-0.21	ns	-0.45	*	-0.35	ns
DIAM	0.56	*	0.54	*	0.48	*	0.3	ns
SRL	-0.22	ns	0.1	ns	-0.32	ns	0.06	ns
RTD	-0.53	*	-0.57	*	-0.37	ns	-0.39	ns
RLD	-0.24	ns	-0.57	*	-0.13	ns	-0.38	ns
RMD	-0.03	ns	-0.49	*	0.07	ns	-0.52	*
RMF	-0.47	*	-0.41	ns	-0.64	*	-0.79	*
D80	0.25	ns	0.18	ns	0.48	*	0.36	ns

3.3 Relations between functional markers and indicators of service provision

3.3.1 Service provision at grapevine budburst

For all following analyses, the communities' PCA coordinates represent functional markers contribution to explain soil inorganic N stock at budburst and biomass production.

Over the whole dataset, Nt0 was systematically significant in the multiple regression with PCA coordinates (Table 5.3). In all regressions, Nt0 had an equivalent or higher contribution than axes in the models fit (Table 5.3). Results differed focusing on the sub-dataset from soil management strategy SC only (Fig. 5.4). Regarding to the N stock at budburst, only aboveground-axis 1 was significant among the 4 models with Nt0, positively related to N stock (Fig. 5.4,

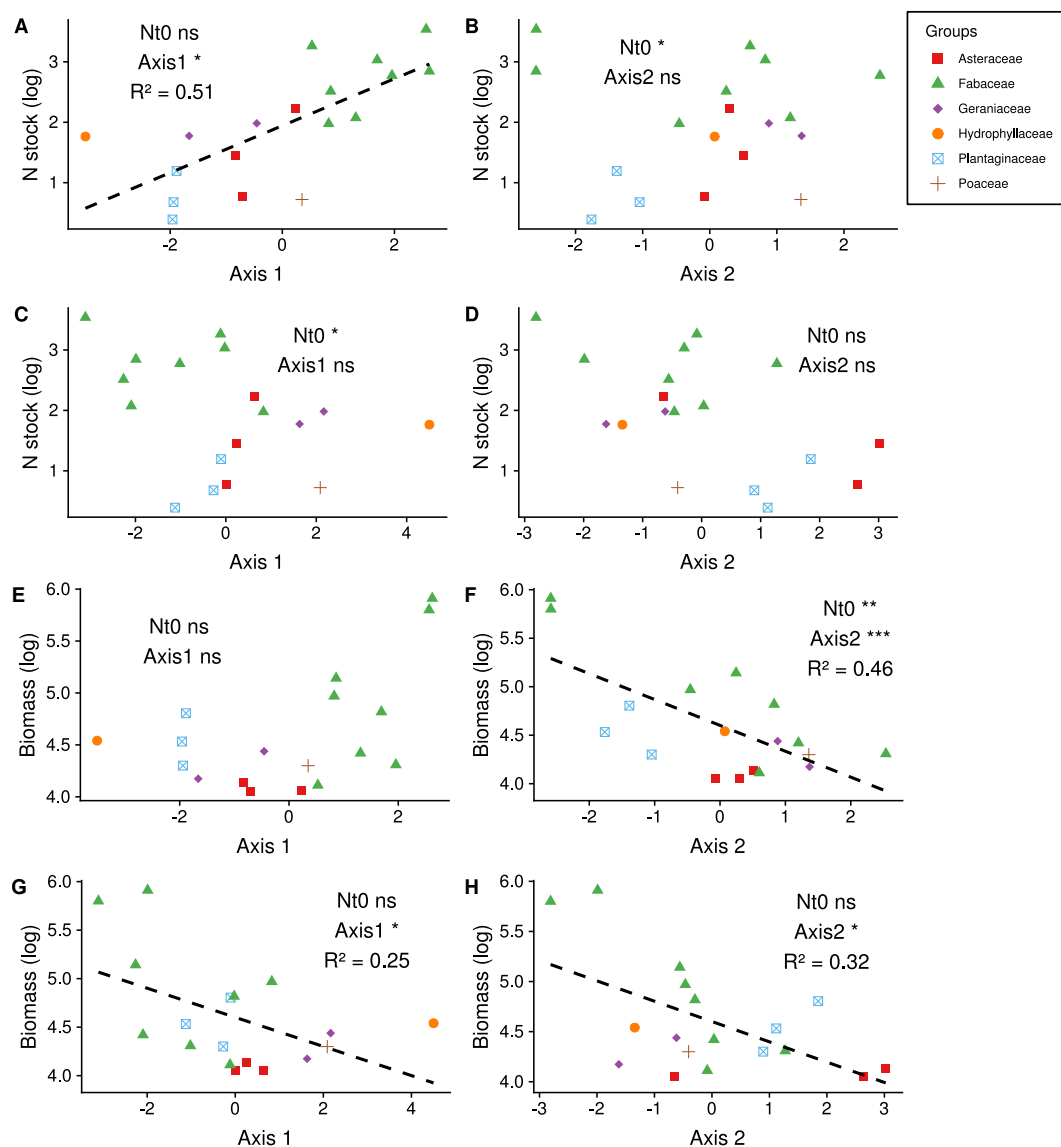


Table 5.3). Only Nt0 was significant in regression including either aboveground-axis 2. Nt0 and belowground-axis 2 were both non-significant in the multiple regression (Fig. 5.4, Table 5.3). Regarding the biomass of the communities at budburst, Nt0 and aboveground-axis 1 were non-significant in the model including both variables (Fig. 5.4, Table 5.3). Aboveground-axis 2 and belowground-axis 1 and 2 were all significant in the other models, with a negative effect on the biomass in all models. Nt0 was significant in the model including aboveground-axis 2, but with a lower contribution than aboveground-axis 2 (Fig. 5.4, Table 5.3).

3.3.2 Potential nitrogen release by mulch

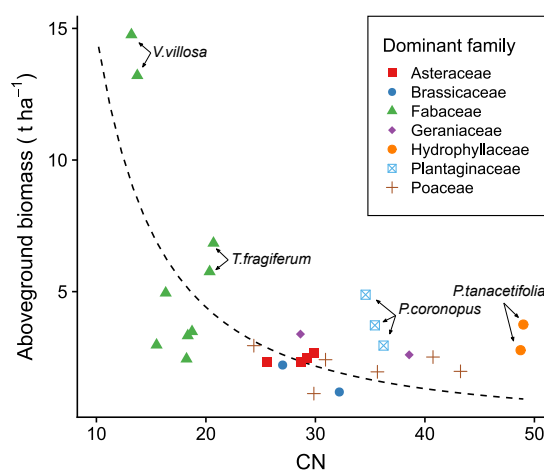


Figure 5.5 Aboveground biomass of the plant communities in relation with their C/N ratio. Point shape and color indicate the dominant family sampled in the community. Dashed line illustrates the relation ($y = 828.x^{-1.7}$)

A negative relation was found between aboveground biomass production and the C/N ratio of plant communities (Fig. 5.5, Table 5.2). The communities dominated by *Vicia villosa*, *Trifolium fragiferum*, *Plantago coronopus* and *Phacelia tanacetifolia* were largely dominated by the sown species and contained few spontaneous species compared to other quadrats (Fig. 5.5, Table. C.1). The higher aboveground biomass was found in Fabaceae-dominated communities (*Vicia villosa* and *Trifolium fragiferum*), whereas the lower biomass was exhibited by Poaceae and Brassicaceae-dominated communities (Fig. 5.5). The highest C/N ratio was measured in quadrats sown with *Phacelia tanacetifolia* (Fig. 5.5).

4 Discussion

4.1 Indicators of service provision and influence of soil management strategies

Overall, soil mineral N stocks at grapevine budburst were low in our dataset (Fig. 5.2). Grapevine N absorption is about 40 kg ha^{-1} during a cycle, although it may also depend on the cultivar and yield objectives (Conradie, 1986). N stock in the 0-20 cm layer ranged from 0.4

Table 5.3 Results from multiple regressions performed on data from soil management strategy SC (simple multiple regressions) and from the whole dataset (mixed modeling with “soil management strategy” as random effect). The variables indicated were retained by the stepwise selection procedure. N : total nitrogen content; DIAM : root mean diameter; RMD : root mass density; LDMD : leaf dry matter content; DMC : dry matter content

	Whole dataset				Soil management strategy SC			
	Estimate	p.val	Rel.imp.	Estimate	p.val	Rel.imp.	Rel.imp.	
N stock	Nt0	0.3762	0.0186 *	0.6644	0.2404	ns	34%	
	Axis 1	0.2508	0.0231 *	0.3114	0.0146	*	66%	
	Nt0	0.5641	0.0004 *	1.5344	0.0148	*	99%	
	Axis 2	0.1817	0.1535 ns	-0.0408	0.7796	ns	1%	
	Nt0	0.4296	0.0072 *	1.4107	0.0163	*	75%	
	Axis 1	-0.1945	0.0494 *	-0.1459	0.1704	ns	25%	
Root markers	Nt0	0.5978	0.0001 *	1.1141	0.0527	ns	52%	
	Axis 2	-0.2629	0.0193 *	-0.2442	0.0658	ns	48%	
	Nt0	0.1676	0.0482 *	0.1239	0.7671	ns	23%	
	Axis 1	0.1557	0.0101 *	0.1499	0.0988	ns	77%	
Biomass	Nt0	0.2706	0.002 *	0.7172	0.0074	*	25%	
	Axis 2	-0.0905	0.2036 ns	-0.2965	0.0002	*	75%	
	Nt0	0.1954	0.0198 *	0.437	0.2018	ns	30%	
	Axis 1	-0.1292	0.0168 *	-0.139	0.0451	*	70%	
	Nt0	0.2998	0.0005 *	0.2361	0.507	ns	20%	
	Axis 2	-0.1327	0.0357 *	-0.1821	0.0395	*	80%	

kg ha⁻¹ to 34.4 kg ha⁻¹ in the top soil layer but the majority of N stock values were below 10 kg ha⁻¹ (Fig. 5.1). Interestingly, 3 communities had more than 20 kg ha⁻¹ in the 0-20 cm layer, corresponding to more than a half of total grapevine absorption per cycle. Over the whole soil profile, a higher proportion of the total N stock was found in the shallow soil layers under plant communities compared to bare soil, although it strongly depended on the communities (Fig. C.3). We hypothesize that plant communities may have decreased N leaching during the winter, conducting in higher N content in deep layers in bare soils.

The highest soil mineral N stocks at budburst were found in the soil management strategy SC, which had a skewed distribution (Fig. 5.1). Biomass showed the same distribution, with highest values in the soil management SC (Fig. 5.1). Aboveground biomass at grapevine budburst ranged from 1.1 t ha⁻¹ to 14.8 t ha⁻¹ (Fig. 5.1), with a 75%-quantile of 3.4 t ha⁻¹. The two quadrats sown with *Vicia villosa* had the highest biomass (13.2 and 14.8 t ha⁻¹), all other quadrats had biomass below 5 t ha⁻¹ (Fig. 5.1). Soil management strategy SC showed a significantly higher biomass compared to the other soil management strategies (Wilcoxon Rank-Sum test, $\alpha = 0.05$). The inorganic nitrogen content at service crop emergence may explain these observations (Table 5.1). In soil management T, several years of tillage without organic inputs may have led to very low soil organic matter content and low nitrogen mineralisation (Table 5.1).

4.2 Covariations between functional markers

We did not underline any trade-off between community-level SLA and LDMC, as found in other studies (Pérez-Ramos et al., 2012; Garnier et al., 2004). The positive correlation between SLA and total aboveground N content (Fig. 5.3) confirms previous results : high SLA relates to higher gas exchange rate (photosynthesis, respiration), short lifespan, and high leaf nutrient concentration (Reich et al., 1998; Wright et al., 2004). This relation was also found at community level (Garnier et al., 2004; Pérez-Ramos et al., 2012); in this study, we showed that community-level SLA is also related to the total community N content (leaves and stems) and could be an interesting functional marker to study ecosystem services linked to nitrogen cycling. In our experiment, the functional markers measured at leaf level did not highlight a clear continuum between resource acquisition and resource conservation illustrated by the trade-off between SLA and LDMC, as observed at global scale (Westoby and Wright, 2006; Wright et al., 2004). The independence between dry matter contents (both DMC and LDMC) and SLA for the two datasets (Fig. 5.3, Fig. C.2) may be due to the scale of the experiment, the presence of spontaneous vegetation in the communities, and the origin of sown species. Our study focused on a local scale, at which a high intraspecific variability of traits may have affected the mean trait value of species we determined and the distinction of resource acquisition and conservation strategies based on community-aggregated mean traits (Albert et al., 2011; Garnier et al., 2004; Pérez-Ramos et al., 2012; Violle et al., 2012). Moreover, the spontaneous vegetation that grew in plant communities grew in a similar soil and climate conditions and may exhibit closer trait values than across various sites (Ansquer et al., 2009; Lavorel and Garnier, 2002; Violle et al., 2012), masking the relations that are generally found at higher spatial scale (Garnier et al., 2004; Pérez-Ramos et al., 2012). Finally, almost all sown species were bred for human production purposes, which modified plant traits towards better resource acquisition and thus disturbed functional relationships

that are found in natural ecosystems (Milla et al., 2014; Roucou et al., 2018; Tribouillois et al., 2015b).

Regarding to root functional markers, the first PCA axis of variation related to morphological markers while the second axis of variation related to tissue density and root density in soils (Fig. 5.3). Root mean diameter was negatively correlated with specific root length (SRL) and very fine root fraction (VFR, Fig. 5.3, Table C.2), denoting an opposition between markers related with resource acquisition and resource conservation (Prieto et al., 2015; Reich, 2014; Roumet et al., 2016). Roumet et al. (2008) suggested that the opposition of root mean diameter and SRL may reveal a trade-off between species allocating the resources to produce long fine roots and species that invest in diameter and symbiosis with soil fauna such as mycorrhizas (Jastrow et al., 1998). High root mean diameter was also correlated with D80, the depth to reach 80% of total root length (Fig. 5.3). The high root mean diameters were mainly found in communities dominated by Fabaceae species which is coherent with previous published studies (Roumet et al., 2008). High values of SRL are also associated with low tolerance to nutrient stress (Reich, 2014), which could explain the negative correlation between RMD and SRL (Table C.2). Plant communities grew without fertilization, which may have disadvantaged root development of species exhibiting high SRL, and favored N-fixing species with lower SRL and higher root mean diameter.

However, differences in rooting depth and density observed in the whole dataset seem mainly driven by the different soil management strategies and the resulting soil organic and mineral status at plant emergence (Table 5.1), exacerbated by the imbalance of sown taxa across soil management strategies (Table C.1). Despite the over-representation of communities dominated by Fabaceae species in the soil management strategy SC, covariation patterns among root markers still support previous evidences of a root economic spectrum related to resource acquisition and conservation (Prieto et al. (2015); Roumet et al. (2016), Fig. C.2, Table C.1). The aim of this study was to explore whether these differences between functional markers explain soil inorganic N content and biomass production, we know discuss our findings.

4.3 Relationship between functional markers and indicators of service provision

4.3.1 Service provision at grapevine budburst

Using the whole dataset, the inorganic nitrogen stock at emergence (Nt_0) was systematically significant in multiple regressions, with higher or comparable contribution than axes from PCA (Table 5.3). Here we discuss the results found with the sub-dataset from soil management strategy SC only. Regarding to the soil N stock at budburst, only the axis related to SLA, N content and C/N ratio was significant, with a positive effect on nitrogen stocks (Fig. 5.4, Table 5.3); Nt_0 was not significant in the regression. This suggests that species with high SLA and N-content had a lower nitrogen uptake, and may even have improved soil nitrogen content during their growth. In our experiment, these functional markers were mainly exhibited by communities dominated by Fabaceae species, which are known for their symbiosis with *Rhizobium* bacteria and their related nitrogen-fixing abilities (e.g. Stern (1993)). Moreover, N release by root system has been previously studied, with published evidences of rhizodeposition found with legume

root systems (Brophy and Heichel, 1989; Merbach et al., 1999; Ofosu-Budu et al., 1993). In a more recent review, Fustec et al. (2010) highlighted that legumes can release from 10% to 57% of their total plant N by their roots. Ofosu-Budu et al. (1993) found a positive correlation between root size and rhizodeposition, which could support our hypothesis. However, the PCA axis related to root diameter was not significant in the multiple regression (Fig. 5.4). In our experiment, Fabaceae-dominant communities were over-represented in the SC sub-dataset (44% of the quadrats), and the effect of plant communities on soil resources may only depend on taxonomic affiliation of species with specific functions mainly fulfilled by legumes (Roumet et al., 2008). More research is needed to confirm whether rhizodeposition is a process related to plant N-content and root size, regardless species taxonomy.

Both Nt0 and the axis related to dry matter content were significant in the model explaining biomass production, but relative importance was higher for the PCA axis (Table 5.3). Species exhibiting high dry matter content (leaf or whole plant) had low biomass, and conversely. In previous studies, several authors suggested that LDMC may be more robust to characterize species functioning with mean traits (Al Haj Khaled et al., 2005; Garnier and Shipley, 2001; Kazakou et al., 2009; Roche et al., 2004). Our results are coherent with this hypothesis and suggest that the DMC and LDMC functional markers may relate to plant communities aboveground production. Nt0 also had a significant effect in the model, with a lower contribution to the model R^2 : the contribution of aboveground functional markers was substantial in our findings. More research is thus needed to confirm and strengthen these results, with field experiments conducted with strictly identical initial soil conditions at sowing, so as to highlight the functional 'effect marker' related to biomass production (Damour et al., 2018). The two axes related to root functional markers were significant to explain aboveground biomass variations among communities, with a negative effect for both axes, whereas Nt0 was non-significant in both regressions (Fig. 5.4, Table 5.3). The first axis opposed communities by their root size, and the better ability of legumes to grow in low nutrient availability may explain this result. Even if soil management strategy SC has led to better soil fertility at service crop emergence, no further fertilization was applied to the inter-rows, and legumes had a better growth than other species in these conditions. The axis related to root mass density was negatively related to service crop biomass. This relationship seems to highlight service crop response to low nutrient conditions, as changes of biomass allocation occur under nutrient limitation, with more biomass allocated to roots and less biomass allocated to aboveground parts (Freschet et al., 2015).

4.3.2 Future potential nitrogen release by service crop biomass after destruction

The C/N ratio is a trait that was largely studied in agronomy as it highlights a trade-off between nutrient retention and supply (high vs. low C/N ratio, respectively) by crop residues (Justes et al., 2009; Redin et al., 2014). The low C/N ratio and particularly high nitrogen content of *Vicia villosa* have already been highlighted in previous studies (Radicetti et al., 2016; Sievers and Cook, 2018). The high C/N ratio of *Phacelia tanacetifolia* surprised us as we expected lower values. As an example, Asagi and Ueno (2009) found a C/N ratio of 20 with a phacelia cover crop terminated at plant flowering, which is about the half of the value we found in our measurements. In our study, the phacelia was grown in the soil management strategy T, which may explain its low nitrogen content (see Table 5.1). Moreover, phacelia was one of the first service

crop to enter in flowering stage, and its destruction occurred after flowering. The C/N ratio may have increased during the service crop cycle (Lawson et al., 2015) and probably explain the high values found in communities dominated with *Phacelia tanacetifolia*.

Justes et al. (2009) found that a C/N ratio <13 resulted in positive net N mineralization of crop residues, whereas a C/N ratio >26 resulted in negative net N mineralization. In between, net N immobilization first occurred and was followed by N re-mineralization and final positive net N mineralization. In this study, *Vicia villosa* and *Trifolium fragiferum* showed high biomass and low C/N ratio and therefore showed a hopeful green manure service potential for later grapevine stages (Fig. 5.5). In contrast, communities dominated by *Plantago coronopus* showed a satisfactory biomass production (one community reached about 5 t ha⁻¹), but had a C/N ratio of 35 suggesting a risk of soil N immobilization (Justes et al., 2009; Redin et al., 2014). Moreover, *Plantago coronopus* communities depleted a high amount of nitrogen during their growth (Fig. 5.4), and therefore may be not suited for green manure service.

5 Conclusion

In this study, we identified plant functional markers related to green manure service in vineyard, i.e. soil inorganic nitrogen stock and aboveground biomass at grapevine budburst. Among them, the aboveground markers SLA, C/N ratio and N content of plant communities were related to their nitrogen uptake ability during growth (pre-emptive competition) and root nitrogen release by some service crop communities. Root functional markers were not related to the inorganic soil nitrogen stock at grapevine budburst. Biomass production was negatively related to the DMC of the plant communities, and positively related to their root mean diameter. Moreover, we observed a strong influence of legumes in these relations, which exhibited suited traits for green manure service : low dry matter contents, high SLA and thick roots. Biomass production of species strongly depend on soil condition, and the observed results may be not valid for other soil and fertility conditions. It is thus important to test the validity of functional approaches in various crop systems and soil conditions to confirm our results. Strengthening evidences of such relations may provide a new potential for the identification of ideotypes of service crops or specific plant mixtures for the provision of multiple ecosystem services in agriculture.

Temporal variations in functional traits of service crop species in vineyard inter-rows

Ce manuscrit est un projet d'article en cours, en collaboration avec Aurélie Metay, Gaëlle Damour, Christian Gary, Guillaume Fried et Elena Kazakou

Abstract

Aims The aim of this study was to assess trait variability of sown and spontaneous species composing the service crops of an experimental vineyard between years and seasons, to quantify the variance explained by the species and to assess the conservation of species rankings between periods in a viticultural context.

Methods We measured 4 aboveground traits (SLA, LDMC, DMC and height) of 57 species (14 sown species and 33 spontaneous species) at grapevine budburst and flowering, in years 2017 and 2018. We then calculated relative annual and seasonal variations, and calculated Spearman coefficients between species mean traits between periods. We also performed a nested ANOVA for the variance decomposition.

Results The traits of sown and spontaneous species exhibited trait variations, and the extent of these variations depended on the nature of traits, the climate (water availability, temperature), and the species. The rankings were significantly conserved between periods for all traits except plant height, but not conserved when tested among a low number of spontaneous species. Dry matter contents (LDMC and DMC) appeared to be the more robust to temporal variations, while SLA and height showed the highest variation attributed to year and month, respectively. Moreover, sown species seemed to exhibit a better ranking conservation than spontaneous species. Trait-based approach remained relevant to compare species, as the species factor explained the greatest part of trait variations across species, years and seasons.

Conclusions The functional approach based of species traits is relevant to compare species across different periods. However, species rank discrepancies showed that rank discrepancies

>2-3 were frequent, and we encourage future trait-based experiments to include a high number of species to assess the linkage between plant traits and ecosystem services in agriculture. Finally, different behaviour between sown and spontaneous species suggest that cultivated species exhibit particular functional properties that require more research to be well understood and quantified.

1 Introduction

Recent studies highlighted the potential of using comparative functional ecology in agroecological studies, in particular to compare the provision of ecosystem services in agrosystems provided by various levels of cultivated and non-cultivated biodiversity in arable fields (Martin and Isaac, 2015, 2018; Wood, 2018). The approach is based on the standardized measurement (Pérez-Harguindeguy et al., 2013) of plant functional traits, i.e. “morphological, physiological or phenological features measurable at the individual level, from the cell to the whole-organism level, without reference to the environment or any other level of organization” (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). General patterns of co-variation between plant traits have been found in numerous studies and suggest physiological trade-offs and synergies within plants, which relate to plant strategies and functions in ecosystems (Díaz et al., 2004; Roumet et al., 2016; Díaz et al., 2016; Westoby and Wright, 2006; Wright et al., 2004). Such synergies and trade-offs between traits have been assessed at both species and community level (Pérez-Ramos et al., 2012; Prieto et al., 2015; Tjoelker et al., 2005). Frameworks have been proposed to study the relations between environmental factors and plant traits and how plants affect (agro)ecosystem functioning (Damour et al., 2018; Garnier and Navas, 2012; Lavorel and Garnier, 2002), and recent studies have revealed linkages between functional traits and ecosystem services (Tribouillois et al., 2015b,a; Wendling et al., 2016). The description of effect traits related to ecosystem services in agriculture, and their combinations among species, may lead to the identification of ideotypes of service crops in agriculture (Damour et al., 2015, 2014).

However, trait-based approach raises interesting questions concerning its repeatability on a large diversity of pedoclimatic situations and cropping systems. Indeed, plant traits show intraspecific variability at several level : they vary within species due to genotypic variation between individuals, and may also vary within a species according to the climate, soil conditions or ontogeny (Al Haj Khaled et al., 2005; Roche et al., 2004; Siefert et al., 2015). How can we classify species and their functions in agrosystems on the basis of plant traits, if these traits are highly variable within species across environments? Many authors have addressed the question in the last two decades (Albert, 2015; Albert et al., 2011, 2010; Garnier and Shipley, 2001; Jackson et al., 2013; Jung et al., 2010; Kazakou et al., 2014; Messier et al., 2010; Siefert et al., 2015; Violle et al., 2012). Among them, Violle et al. (2012) highlighted the limitations of the mean field approach that considers traits as mean values per species for community studies. Considering traits as means instead of distributions may ignore the overlap between species trait distributions and thus trait plasticity, which may mislead interpretations on community functioning (Violle et al., 2012). Although strongly dependent on traits, species and contexts, previous studies showed that intraspecific trait variability (ITV) should notably be considered when studying traits related to the leaf economic spectrum due to their particular plasticity,

and at local scales due to the environment that filters species sharing closer traits values (Albert et al., 2011; Siefert et al., 2015; Violle et al., 2012).

Moreover, the agricultural context raises specific questions concerning plant trait variability. First of all, the shift from spontaneous plants to sown species challenges the environmental filters effect on plant traits : breeding programs tend to maximize photosynthetic rates and grain production whereas natural selection maximize spontaneous species fitness (Damour et al., 2018; Roucou et al., 2018). Several authors suggested that selection even generated other types of trait covariations (Milla et al., 2014; Roucou et al., 2018). Then, another issue concerns the conditions under which plant traits are measured : while it is suggested to measure plant traits in optimal growing conditions (Pérez-Harguindeguy et al., 2013), the diversity of cropping systems may lead to very diverse soil conditions, not always optimal, in which plant communities may grow ; for example, this may question the genericity of relations established under fertilized compared vs. unfertilized conditions (Tardy et al., 2015; Tribouillois et al., 2015b). Finally, the temporality of service provision, i.e. when the service is expected during the crop cycle (Garcia et al., 2018), challenges the time at which traits should be measured. While it is suggested to measure plant traits at the biomass production peak, one may wonder if it remains relevant when assessing for services expected at the beginning or the end of plant cycle for example. Moreover, farmer's technical operations, such as mowing or tillage, may also modify or shorten plant cycles.

Therefore, this study aimed at investigating the extent of plant trait variability in an agricultural context, focusing on both sown and spontaneous species. For this purpose, we conducted a two-year experiment in a vineyard and measured plant traits of 14 service crop species that were sown each year in inter-rows, and 43 spontaneous species that grew amongst the sown service crops. Traits were measured at grapevine budburst (April) and flowering (June) during two successive years (2017 and 2018). We addressed three questions : 1) how do the traits vary across years and seasons for sown and spontaneous species ? 2) Are the species rankings conserved across years and season ? 3) Which traits and species are the more stable and repeatable for sown and spontaneous species ?

2 Material and methods

2.1 Experimental site and design

The experimental vineyard was located near Montpellier, south of France (43°31'55"N 3°05'51"E). The climate is Mediterranean with contrasted climate between the two years of experiment (Fig. 6.1). In 2017 total rainfall over the experiment cumulated 540 mm, with 200 mm in October only, and a relatively dry spring (Fig. 1). In 2018, total rainfall cumulated 620 mm concentrated in late winter and spring, with a dry autumn (Fig. 6.1).

Soil was a calcareous cambisol (30% clay, 40% silt and 30% sand) with 5% of stoniness. Vineyard was planted in 2008 with a density of 2.5 m between rows and 1 m between grapevine stocks (4000 stocks ha⁻¹ stocks ha⁻¹). Mechanical weeding was applied under vine rows. Inter-rows were sown with a service crop species in September 2016 and 2017. 14 different species of service crops were chosen for this experiment (Table 6.1). Species were sown in inter-rows after grape harvest in September 2016 after seed bed preparation, and with a direct-sowing machine in 2017.

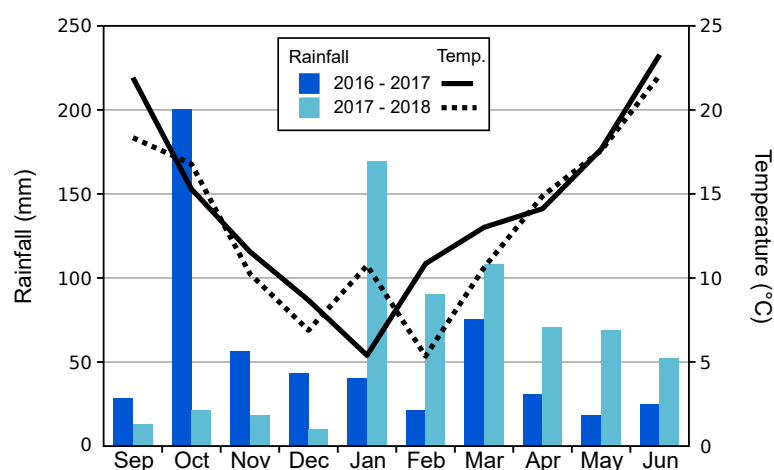


Figure 6.1 Rainfall and mean temperature per month for the two years of the experiment, from sowing (September) to last trait measurement (June). Bars indicate rainfall per month and lines indicate mean temperatures

The different species of service crops were randomly sown on plots of 30 m length that covered one inter-row and the two adjacent inter-rows. Three plots were sown for each service crop species. No weeding was performed after sowing, so we obtained plant communities composed of sown and spontaneous species.

Table 6.1 List of the species studied. Budburst : species sampled at grapevine budburst; Flowering : species sampled at grapevine flowering. The symbol (◆) indicates sown species

Species	Abbrev.	Family	2017		2018	
			Bud. (April)	Flow. (June)	Bud. (April)	Flow. (June)
<i>Achillea millefolium</i> ◆	Am	Asteraceae	X	X	X	X
<i>Anagallis arvensis</i>	Aa	Primulaceae	X			X
<i>Avena sativa</i> ◆	As	Poaceae			X	X
<i>Brassica carinata</i> ◆	Bc	Brassicaceae	X			
<i>Bromus spBr</i>	Poaceae			X		
<i>Carduus pycnocephalus</i>	Cp	Asteraceae	X		X	
<i>Centranthus calcitrapa</i>	Cc	Caprifoliaceae			X	
<i>Cerastium glomeratum</i>	Cg	Caryophyllaceae	X		X	
<i>Cirsium arvense</i>	Ca	Asteraceae	X	X		X
<i>Cirsium vulgare</i>	Cv	Asteraceae	X		X	X
<i>Convolvulus arvensis</i>	Coa	Convolvulaceae	X		X	X
<i>Crepis micrantha</i>	Cm	Asteraceae			X	

Continued on next page

Table 6.1 – continued from previous page

Species	Abbrev.	Family	2017		2018	
			Bud. (April)	Flow. (June)	Bud. (April)	Flow. (June)
<i>Crepis sancta</i>	Cs	Asteraceae	X		X	
<i>Crepis taraxacifolia</i>	Ct	Asteraceae			X	
<i>Dactylis glomerata</i> ♦	Dg	Poaceae	X	X	X	X
<i>Daucus carota</i>	Dc	Apiaceae	X	X	X	X
<i>Diplotaxis eruroides</i>	De	Brassicaceae	X			
<i>Ecballium elaterium</i>	Ee	Cucurbitaceae				X
<i>Erigeron canadensis</i>	Ec	Asteraceae	X	X	X	X
<i>Erodium ciconium</i>	Ecico	Geraniaceae	X			
<i>erodium cicutarium</i>	Ecicu	Geraniaceae	X		X	
<i>Erodium malacoides</i>	Em	Geraniaceae	X		X	
<i>Euphorbia segetalis</i>	Es	Euphorbiaceae	X			
<i>Festuca ovina</i> ♦	Fo	Poaceae	X	X	X	X
<i>Filago pyramidata</i>	Fp	Asteraceae	X			X
<i>Galactites elegans</i>	Ge	Asteraceae	X			
<i>Galium parisiense</i>	Gp	Rubiaceae	X			X
<i>Geranium rotundifolium</i>	Gr	Geraniaceae	X		X	X
<i>Lamium amplexicum</i>	La	Lamiaceae			X	
<i>Malva sylvestris</i>	Msy	Malvaceae	X		X	X
<i>Medicago lupulina</i> ♦	MI	Fabaceae	X	X		
<i>Medicago minima</i>	Mej	Fabaceae			X	
<i>Medicago orbicularis</i>	Mo	Fabaceae	X		X	X
<i>Medicago sativa</i> ♦	Ms	Fabaceae	X	X	X	X
<i>Medicago sp</i>	Msb	Fabaceae			X	
<i>Phacelia tanacetifolia</i> ♦	Pt	Hydrophyllaceae	X			
<i>Picris echioides</i>	Pe	Asteraceae	X	X	X	X
<i>Plantago coronopus</i> ♦	Pc	Plantaginaceae	X	X	X	X
<i>Poa annua</i>	Pa	Poaceae			X	
<i>Rostraria cristata</i>	Roc	Poaceae	X			X
<i>Rumex crispus</i>	Rc	Polygonaceae			X	X
<i>Poterium sanguisorba</i> ♦	Sm	Rosaceae	X	X	X	X
<i>Scorpiurus subvillosus</i>	Ss	Fabaceae	X			X

Continued on next page

Table 6.1 – continued from previous page

Species	Abbrev.	Family	2017		2018	
			Bud. (April)	Flow. (June)	Bud. (April)	Flow. (June)
<i>Secale cereale</i> ♦	Sc	Poaceae	X			
<i>Sonchus asper</i>	Sa	Asteraceae	X		X	X
<i>Stellaria media</i>	Sme	Caryophyllaceae			X	
<i>Trifolium campestre</i>	Tc	Fabaceae	X		X	X
<i>Trifolium fragiferum</i> ♦	Tf	Fabaceae	X		X	X
<i>Trifolium lappaceum</i>	Tr	Fabaceae				X
<i>Triticosecale</i> ♦	Ts	Poaceae	X		X	
<i>Urospermum dalechampii</i>	Ud	Asteraceae			X	
<i>Veronica arvensis</i>	Va	Plantaginaceae			X	
<i>Veronica persica</i>	Vp	Plantaginaceae	X		X	
<i>Vicia sp</i>	Vip	Fabaceae			X	
<i>Vicia villosa</i> ♦	Vv	Fabaceae	X		X	X
<i>Vulpia myuros</i>	Vm	Poaceae			X	

2.2 Plant traits selection and measurements

The specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), plant dry matter content (DMC) and plant height were chosen for this study. Indeed, the SLA is widely used in trait-variability studies (Al Haj Khaled et al., 2005; Roche et al., 2004; Siefert et al., 2015) as one of the fundamental traits of the leaf economics spectrum that summarizes variation in plant ecological strategies worldwide (Westoby and Wright, 2006). The leaf dry matter content is complementary with SLA in relation to plant strategies for resource acquisition (Garnier et al., 2007; Wilson et al., 1999). Finally, we also measured the DMC including plant stems, and plant height to include whole-organism traits in the study (Siefert et al., 2015).

At grapevine budburst, three quadrats (0.25 m²) were placed in each plot. In each quadrat, the plant communities were composed by the sown and spontaneous species. All species (sown or spontaneous) were identified in each quadrat so as their respective cover rate. Aboveground biomass was then collected in all quadrats. Species were sorted out and weighted separately after drying (72 h, 60°C) to record their relative abundance in terms of aboveground biomass. For trait measurement we selected only species that represented 80% of the total biomass in each community, for a total of 57 species across time periods (Table 6.1). Traits were measured on plants randomly selected in the experimental vineyard, out of the sampled quadrats. Different numbers of replicates were measured depending on the season and year : 15 replicates were collected at budburst 2017, 10 replicates were collected at flowering 2017, and 12 replicates were

collected in 2018.

Traits were measured at each period according to standardized protocols (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Before harvesting plants, the height of their last photosynthetic organ was recorded. Plants were put in distilled water just after harvest, and stored at 5°C for rehydration during a night. Then, leaf fresh biomass and total plant fresh biomass were measured, and leaves (with petioles) were scanned at 400 dpi with a Epson Perfection V800 scanner. Leaf area was measured using WinFOLIA software (Regent Instruments, Quebec, Canada). Then, plants were oven dried at 60°C during 72 h for dry weight determination. Leaf dry matter content (LDMC) was calculated by dividing dry leaf biomass by fresh leaf biomass; plant dry matter content (DMC) was calculated by dividing dry plant biomass by fresh plant biomass. Specific leaf area (SLA) was calculated by dividing leaf area by dry leaf biomass.

2.3 Data analyses

To assess temporal trait variability across years and seasons, we performed two-way ANOVAs including the factors ‘species’ and either ‘year’ or ‘season’, and the interaction between both factors. For each trait, trait differences between periods were assessed three times : for all species pooled, only among sown species and then only among spontaneous species. Moreover, we calculated relative interannual variation between April 2017 and April 2018 (grapevine budburst) and between June 2017 and June 2018 (grapevine flowering); we calculated inter-seasonal relative variations between grapevine budburst and flowering in years 2017 and 2018 respectively. Interannual variations were calculated with the species trait means. The significance of interannual variations (i.e. differences in species mean traits) were assessed with Wilcoxon Rank-Sum test, testing either the effect of ‘year’ or ‘season’ on mean traits. Trait plasticity was assessed with coefficients of variations calculated within species (CV_{intra}) and among species (CV_{inter}). For each trait and each period, the mean CV_{intra} correspond to the mean of all species CV_{intra} ; the CV_{inter} was calculated using species trait means.

Variance partitioning was assessed using nested ANOVA with random effects, following the methodology of Messier et al. (2010). We fitted a general linear model with the R function `lme` from package `nlme` (Lindstrom and Bates, 1990; Pinheiro and Bates, 1996) and calculated variance partitioning with the `varcomp` function from package `ape` (Paradis, 2012). The R formula was as follows : `varcomp(lme(log(TRAIT)~1, random = ~1|Year/Month/Species, data = data).`

Spearman rank correlation coefficients were calculated to assess the conservation of species rankings according to their mean traits across years and seasons, comparing the same periods as for trait variations. Moreover, to assess for the more stable species and traits within our dataset, we calculated the absolute discrepancies between rankings. All statistical analyses were performed with R (Team, 2018).

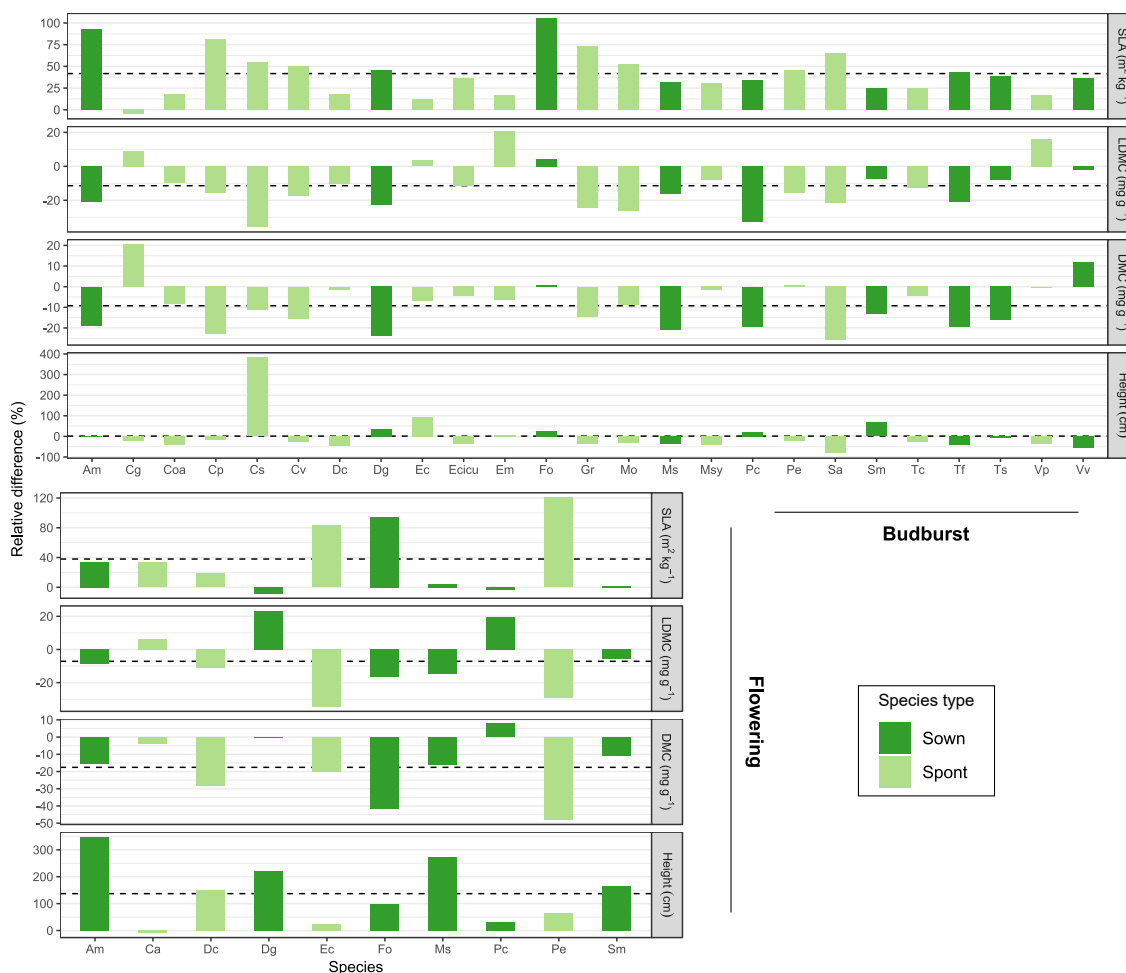


Figure 6.2 Relative interannual variations of species mean traits between 2017 and 2018. Top : comparison at grapevine budburst (April); Bottom : comparison at grapevine flowering (June). Dashed line represent the mean relative variation. The significance of interannual variations are indicated in Table 6.2. For each period (i.e. budburst and flowering), only common species between the two years are displayed. SLA : specific leaf area ; LDMC : leaf dry matter content ; DMC : plant dry matter content ; Height : plant height. Abbreviations of species names are listed in table 6.1

3 Results

3.1 Interannual variations

Result of the two-way ANOVAs including the species and year factors indicated a significant effect of both factors and their interaction for all traits ($\alpha = 0.05$). In average, SLA increased from 2017 to 2018 at both grapevine budburst and flowering (+30-40%), while all other traits decreased from 2017 to 2018 except plant height at flowering, which increased by 107% (Fig. 6.2, Table 2). SLA varied in greater proportion than LDMC, DMC and height except at grapevine flowering for plant height. DMC and LDMC showed the lowest interannual variation at grapevine budburst and flowering, respectively. Sown species showed higher interannual variations at budburst, especially for SLA, whereas variations were higher for spontaneous species at flowering (Table 6.2). However, most of the relative variations in mean traits were not significant (Wilcoxon Rank-Sum test, $\alpha = 0.05$), except for the relative difference of SLA between budburst 2017 and 2008, so as height variations between the two years at flowering (all species and sown species data), and height variations between seasons in 2017 (spontaneous species data only) and 2018 (all species, sown and spontaneous species data, Table 6.2).

Table 6.2 Trait relative variations between time periods and associated number of species for the calculation of means (n). The symbol (*) and bold numbers indicates significant differences (Wilcoxon Rank-Sum test, $\alpha = 0.05$); ns : non-significant difference

Trait	Species	Interannual variation (%)				Interseasonal variation (%)			
		Budburst		Flowering		2017		2018	
SLA	All	42	*	38	ns	12	ns	10	ns
	Sown	50	*	21	ns	21	ns	-5	ns
	Spont	37	*	64	ns	-5	ns	22	ns
LDMC	All	-11	ns	-7	ns	4	ns	7	ns
	Sown	-14	ns	0	ns	-1	ns	12	ns
	Spont	-10	ns	-17	ns	13	ns	2	ns
DMC	All	-9	ns	-18	ns	19	ns	15	ns
	Sown	-13	ns	-13	ns	17	ns	17	ns
	Spont	-7	ns	-25	ns	23	ns	14	ns
Height	All	1	ns	137	*	92	ns	310	*
	Sown	2	ns	190	*	40	ns	293	*
	Spont	1	ns	59	ns	182	*	323	*
n	All	25		10		11		20	
	Sown	9		6		7		9	
	Spont	16		4		4		11	

Based on Spearman correlations tests and coefficients, rankings between all species were maintained across the two years of experiment, except for plant height at flowering (Fig. 6.3, Table 6.3). Plant height had the lower correlation coefficients at both budburst and flowering. At budburst, sown species had a better ranking conservation for SLA and plant height, while spontaneous species maintained better their ranking for LDMC and DMC. Regarding to plant

height, Spearman coefficients were non-significant for spontaneous species at budburst, and for both sown and spontaneous species at flowering. Overall, the comparison of coefficients of variation showed that CV_{winter} was systematically higher than CV_{intra} whatever the trait or the period of trait measurements (Table 6.4, Table D.3). CV was almost systematically ordered as follows : $CV_{\text{DMC}} < CV_{\text{LDMC}} < CV_{\text{SLA}} < CV_{\text{Height}}$, except for the CV_{inter} in June 2017 ($CV_{\text{LDMC}} < CV_{\text{DMC}}$) and CV_{inter} in June 2018 with interseasonal comparison data ($CV_{\text{LDMC}} < CV_{\text{DMC}}$, Table 6.4).

Table 6.3 Spearman ranking coefficients for the 4 traits measured at grapevine budburst and flowering, and number of species for the calculations (n). The symbol (*) indicates significant correlations (Spearman correlation test, $\alpha = 0.05$); ns : non-significant correlation. SLA : specific leaf area; LDMC : leaf dry matter content; DMC : plant dry matter content; Height : plant height; Sown : sown species; Spont : spontaneous species

Trait	Species	Interannual variation (%)		Interseasonal variation (%)	
		Budburst	Flowering	2017	2018
SLA	All	0,78 *	0,76 *	0,81 *	0,80 *
	Sown	0,87 *	0,89 *	0,89 *	0,80 *
	Spont	0,68 *	0,80 ns	0,60 ns	0,77 *
LDMC	All	0,88 *	0,82 *	0,81 *	0,78 *
	Sown	0,78 *	0,94 *	0,68 ns	0,85 *
	Spont	0,87 *	0,80 ns	0,80 ns	0,58 ns
DMC	All	0,83 *	0,92 *	0,92 *	0,88 *
	Sown	0,88 *	0,94 *	0,86 *	0,90 *
	Spont	0,84 *	0,60 ns	0,80 ns	0,82 *
Height	All	0,58 *	0,56 ns	0,72 *	0,03 ns
	Sown	0,88 *	0,54 ns	0,75 ns	0,50 ns
	Spont	0,24 ns	0,20 ns	0,60 ns	-0,26 ns
<i>n</i>	All	25	10	11	20
	Sown	9	6	7	9
	Spont	16	4	4	11

3.2 Interseasonal variations

Result of the two-way ANOVAs including the species and season factors indicated a significant effect of both factors and their interaction for all traits ($\alpha = 0.05$). All species pooled, all trait means increased from grapevine budburst (i.e. April) to flowering (i.e. June, Fig. 6.3, Table 6.2). Plant height showed the highest variations, with an increase by 80% in 2017 and 204% in 2019 (Table 6.2). Opposite patterns of variation were found between sown and spontaneous species for SLA and LDMC : in 2017, sown species increased their SLA by 24% and had non-significant variation in LDMC, while spontaneous species had non-significant variation in SLA but increased their LDMC by 15% (Table 6.2). In 2018, the opposite happened : sown species had non-significant SLA variations and spontaneous species increased their SLA by 18% in average, while LDMC increased by 10% for sown species and showed non-significant variations for spontaneous species (Table 6.2). DMC increased for both sown and spontaneous species in the

Table 6.4 Coefficients of variation for each trait and measurement period among the different species datasets (see Table 6.1 for the list of common species between periods). CV_{intra} is the mean of all species CV_{intra} in a given period, CV_{inter} is the coefficient of variation calculated with species mean traits; n indicates the number of species included in the calculations

Year	Month	Trait	Interannual comparisons (common species between years)			Interseasonal comparisons (common species between months)		
			CV_{intra} (%)	CV_{inter} (%)	n	CV_{intra} (%)	CV_{inter} (%)	n
2017	April	SLA	18	28	25	16	32	11
		LDMC	16	29	25	12	27	11
		DMC	12	22	25	11	25	11
		Height	41	82	25	48	49	11
2017	June	SLA	24	52	10	24	49	11
		LDMC	17	37	10	17	35	11
		DMC	15	39	10	14	37	11
		Height	31	55	10	30	57	11
2018	April	SLA	18	26	25	17	31	20
		LDMC	14	32	25	14	30	20
		DMC	10	24	25	10	26	20
		Height	31	61	25	34	63	20
2018	June	SLA	23	38	10	21	34	20
		LDMC	17	34	10	15	30	20
		DMC	10	30	10	10	32	20
		Height	27	59	10	29	55	20

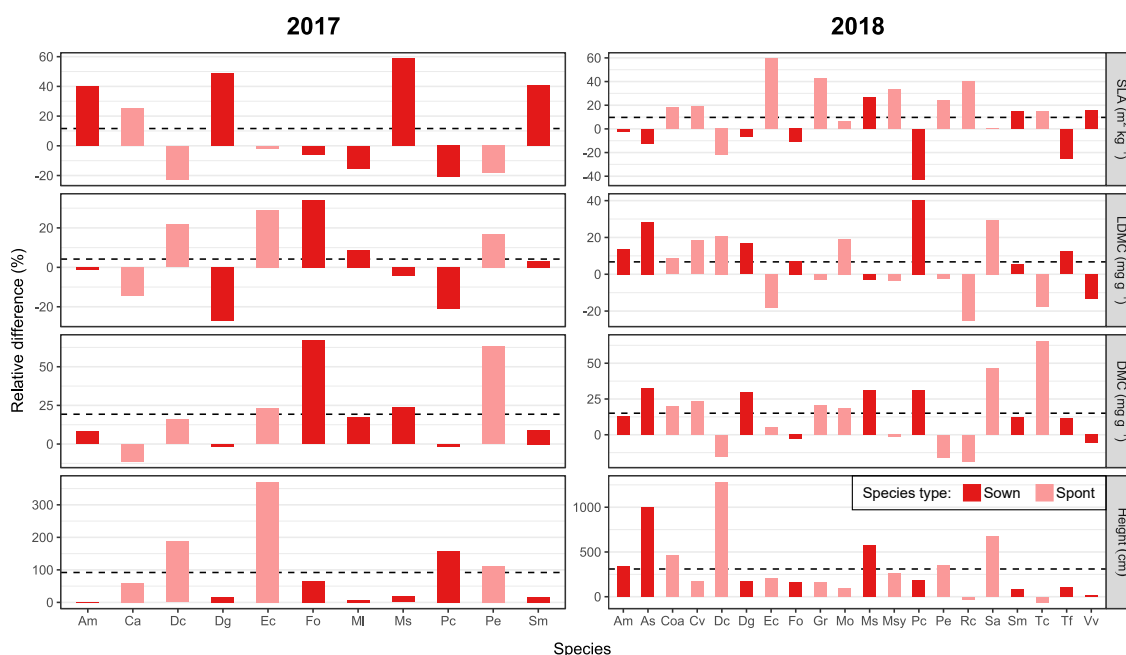


Figure 6.3 Relative interseasonal variations of species mean traits between grapevine budburst and flowering in 2017 and 2018. Left part : variations in 2017; right part : variations in 2018. Dashed line represent the mean relative variation. Only common species between periods are displayed. SLA : specific leaf area; LDMC : leaf dry matter content; DMC : plant dry matter content; Height : plant height; Sp : species; Se : season

two years. Plant height variations were higher for spontaneous species than sown species.

Overall, species ranking were maintained between the two seasons, except for plant height in 2018 (Fig. 6.4, Table 6.3). Sown species showed systematically higher ranking coefficients than spontaneous species. For spontaneous species, Spearman coefficients were all non-significant in 2017, and significant only for SLA and DMC in 2018. Spontaneous species showed non-significant Spearman coefficients for LDMC and plant height in 2017, and for plant height in 2018 (Table 6.3).

3.3 Variance partitioning

Overall, intraspecific variability was around 20% of the total variance for all traits, and the species factor systematically explain most of trait variance, except for the SLA of spontaneous species (Fig. 6.5). Dry matter contents (leaf and whole plant) had the highest percentage of variance explained by the species factor (72% of variance), whereas SLA was the trait with the lowest part of variance explained by species (50%), and the highest part of variance explained by the year effect (around 31%). Plant height had the highest part of variance (17%) explained by the month factor (Fig. 6.5). Pattern of variance partitioning was similar for sown species, with a lower intraspecific variability and a higher percentage of variance explained by the species factor for SLA, height and LDMC (Fig. 6.5). However, results were more contrasted for spontaneous species, with a low percentage of SLA variance explained by the species (only 41%), and a higher intraspecific variability (Fig. 6.5). Overall, dry matter contents (LDMC and DMC) variance was

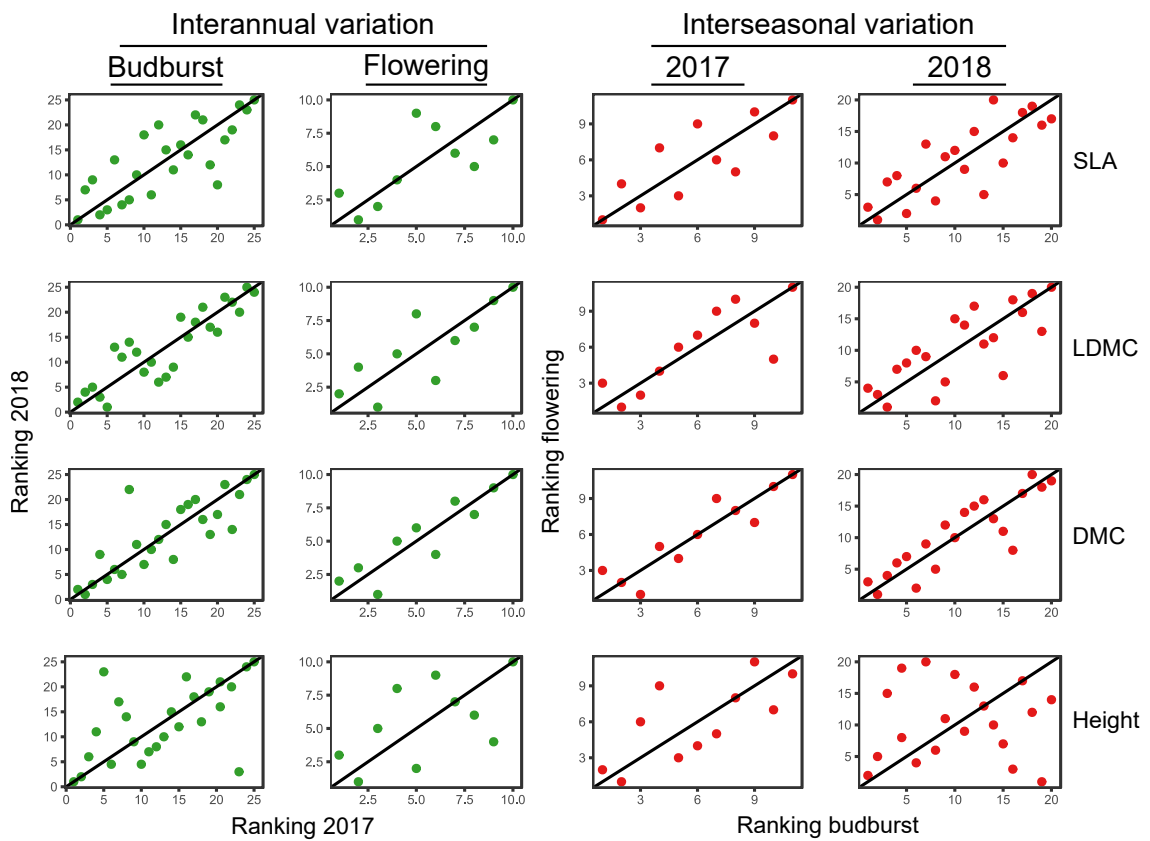


Figure 6.4 Patterns of interannual (green points) and inter-seasonal (red points) variations in species ranking, for each trait. SLA : specific leaf area ; LDMC : leaf dry matter content ; DMC : plant dry matter content ; Height : plant height

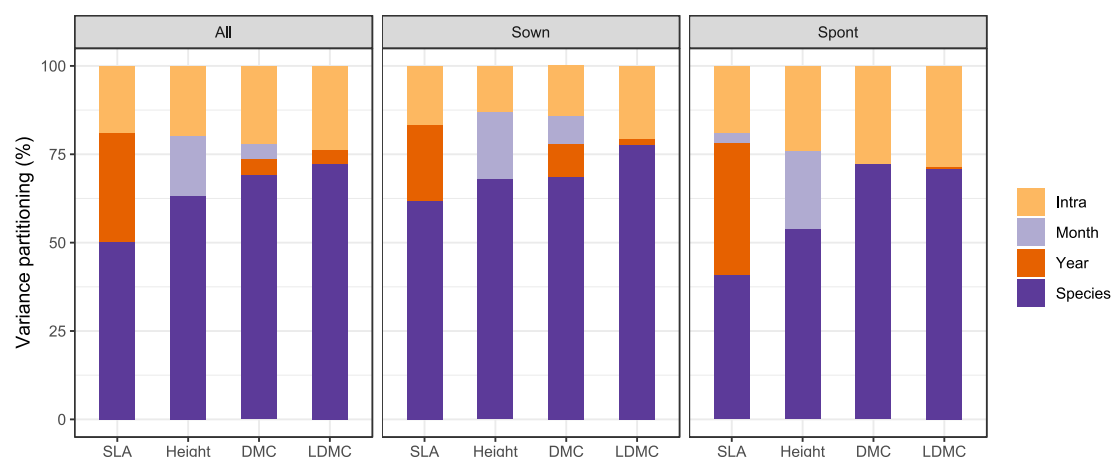


Figure 6.5 Variance partitioning of the nested model on SLA, Height, DMC and LDMC. SLA : specific leaf area; LDMC : leaf dry matter content; DMC : plant dry matter content; Height : plant height; All : all species; Sown : sown species; Spont : spontaneous species; Intra : intraspecific trait variability; Month, Year and Species : percentage of variance attributed either to the factor 'Month', 'Year' or 'Species'

the less variable over time periods, and the more explained by the species factor.

4 Discussion

The two-way ANOVAs performed to test the effect of species, year and season factors on trait values indicated significant effects of all factors along with the interactions between species and either year or month factors. Considering the taxonomic and functional diversity of the service crop that were sown for the experiment, the significance of the interaction suggests that ranges of trait variation depend on the species, some being more variable than others. Using species mean traits, most of interannual trait relative differences were non-significant (Wilcoxon Rank-Sum test, $\alpha = 0.05$). We need to look further in our results to explain these findings.

4.1 Intra- and interspecific variability in plant traits

The calculation of coefficients of variation have been recommended for the study of intraspecific trait variability (ITV), as it is dimensionless and can be compared within and among species (Albert et al., 2011). In this experiment, CV_{inter} , calculated among species with mean traits, was systematically higher than the mean of CV_{intra} , calculated within species (Table 6.4). The comparison of intra- vs. interspecific trait variability have shown contrasted results in previous studies, the extent of ITV being largely dependent on species, traits and contexts (Albert et al., 2011; Siefert et al., 2015). It appears that at local scale, ITV may sometimes be more important than interspecific variability in total trait variations (Albert et al., 2011). In this experiment the higher CV_{inter} may partially originate from the exogenous species diversity that was introduced in the field with the sowings. Moreover, we noted that the hierarchy of CV_{intra} among the 4 traits was conserved in all time periods and data subsets (Table 6.1), the DMC having the

lowest ITV and plant height the highest ITV (Table 6.4). The ordering of CV_{inter} was almost the same, but less constant as LDMC was sometimes less variable than DMC. At this stage it seems that dry matter contents are more reliable as they systematically exhibited the lowest CV_{intra} , confirming previous results found with LDMC (Al Haj Khaled et al., 2005; Garnier et al., 2001; Roche et al., 2004). The high values of CV_{inter} explains probably why most of relative differences between periods were not significant, as most of the relative differences were of lower or similar magnitude than the CV_{inter} .

4.2 Causes of trait variations between time periods

4.2.1 Interannual variation

The average increase in SLA and decrease in LDMC and DMC between 2017 and 2018 at both grapevine budburst and flowering, is probably due to contrasted climate between the two years. Indeed, spring 2017 was much drier than spring 2018 (from March to June, 150 mm in 2017 vs. 300 mm in 2018), and species growing with better water availability generally show higher SLA and lower LDMC (Garnier et al., 2001; Roche et al., 2004). The higher plant height at flowering in June 2018 is probably the consequence of a particularly wet spring in 2018 (Fig. 6.1, Fig. 6.2). The lower plant height at budburst (April 2018) is probably due to the drier winter in 2017, while the higher plant height at flowering (June 2018) is the consequence of a particularly wet spring in 2018 (Fig. 6.1, Fig. 6.2). At budburst, SLA variations were higher for sown species. Indeed, human selection increased plant net photosynthetic rates, leaf size and nitrogen content, so as the proportion of fine roots, traits that are closely linked to resource acquisition (Milla et al., 2017; Roucou et al., 2018). Species originating from human selection probably better respond to resource availability as water, and may show higher leaf trait variations between contrasted climates.

Overall, rankings between species were maintained between the two years and the two periods except for plant height at grape flowering, due to the strong difference of water availability and plant growth between the two years (Figure 6.4, Table 6.3). Plant height also had the lowest Spearman coefficient, which is not surprising as plant height is highly influenced by environmental conditions, soil heterogeneity and plant neighboring. Plant height is considered as a “performance trait” and is therefore expected to have high variability (Siefert et al., 2015; Violle et al., 2007a). Our results for SLA and LDMC are coherent with previous studies that found conservation of species ranking between time periods (Al Haj Khaled et al., 2005; Garnier et al., 2001)(Al Haj Khaled et al., 2005; Garnier et al., 2001). LDMC and DMC showed higher Spearman coefficients than SLA, which also confirms previous findings about LDMC (Al Haj Khaled et al., 2005; Garnier et al., 2001; Roche et al., 2004), and suggests that DMC measurements are also well repeatable over years (Table 6.3, Table D.1). At budburst, sown species showed better ranking conservation for SLA and plant height than spontaneous species, which better conserved rankings related to LDMC (Table 6.3, Table D.1). Here again human selection may explain the lower genetic variability within bred species, and thus their better ranking conservation. However, some of the sown species aren't grain crops, and aren't cultivated for human alimentation (*Achillea millefolium*, *Plantago coronopus* or *Poterium sanguisorba*) and may not have experienced the same selection pressure as the others. The remaining number of species

involved in Spearman test may not be sufficient to assume strong hypothesis. The low number of spontaneous species at flowering may also explain the non-significance of their high ranking coefficient, though (Table 6.3).

4.2.2 Interseasonal variation

Interseasonal variations integrate a supplementary source of intraspecific trait variability, related to plant ontogeny. Combined with environmental changes between seasons, these sources of ITV may explain the variations we observed in this experiment.

All traits increased between grapevine budburst and flowering, in both 2017 and 2018 (Fig. 6.3, Table 6.2). Changes in SLA may be due to the increase in mean temperature between the two periods, but also ontogeny (Fig. 6.1). Previous authors found positive correlations between SLA and minimum temperature or altitude that is strongly correlated with minimum temperature (Korner and Diemer, 1987; Poorter and Garnier, 2007; Roche et al., 2004). The temperature affects plant nutrient and water storage, leaf thickness and density which are related to SLA (Poorter and Garnier, 2007). Our results differed from Roche et al.'s (2004) who found a strong negative correlation between temperature and LDMC, whereas we found an increase in LDMC between grapevine budburst and flowering. However, they compared sites and not time periods, and in our case plant phenology probably affected their trait variations. Moreover, the increase in LDMC between the two seasons was low in our study (4-7%, Table 6.2). The wet spring explains the high differences observed between plant height at budburst and flowering in 2018, while height increase in 2017 is due to plant growth in drier conditions (Fig. 6.3, Table 6.2). The low number of common species between April 2017 and June 2017 makes it difficult to compare trait variations with sown species (Table 6.2). In 2018, the SLA of sown species almost didn't vary (-5%) while it increased by 22% for spontaneous species. In contrast, the LDMC increased by 12% between April and June for sown species, and 2% for spontaneous species. Sown species may show less plasticity than spontaneous species for SLA, due to plant selection (Roucou et al., 2018), and local flora may respond in higher proportion to temperature increase than exogenous sown species. Plant phenology and water availability probably explain the contrasted variation pattern for LDMC between sown and spontaneous species. Spontaneous species may have delayed their growth period and taken advantage from the high water availability extending their growth period until late spring (Volaire et al., 2014). At the contrary, sown species may be less plastic in response to environmental factors and less sensitive to photoperiod, resulting in earlier flowering. Photoperiod sensitivity and stay-green are interesting features that help plant grain (and seeds) production under drought and variable climate (Kouressy et al., 2008a,b).

Rankings between species were conserved in both 2017 and 2018 for all traits except plant height in 2018, due to the wet spring and high plant growth between the two periods (Table 6.3, Fig. 6.4), which also confirms previous findings (Garnier et al., 2001). Although SLA showed better ranking conservation between the two periods, the DMC was the most stable between grapevine budburst and flowering. In our study, DMC was the more stable trait across both years and seasons (Fig. 6.4, Table 6.3). Comparison between sown and spontaneous species in 2018 showed that sown species had a better ranking conservation for SLA, LDMC and DMC, probably due to a lower genetic variability caused by human selection. The number of common spontaneous species in 2017 probably explains the non-significance of Spearman coefficients

(Table 6.3). Sown species had thus lower trait variation and better ranking conservation than spontaneous species in our study.

4.3 Ranking conservation and discrepancies

Based on Spearman correlation test, we found that rankings between species were conserved across years and seasons in the whole dataset. Comparing interannual variation at budburst and interseasonal variation in 2018 (periods with the highest number of species involved in comparisons) we also found that sown species had better ranking conservation than spontaneous species, suggesting that trait-based approaches may be adapted for service crops. However, our coefficients were around 0.8 (Table 6.3) and lots of discrepancies were found between periods (Table D.1, Table D.2). Moreover, when involving a small number of species for comparison, many coefficients were not significant (Table 6.3). This challenges the relevance of trait-based studies when the number of species included is low. Trait-based approaches should thus be conducted on large amounts of service crop species to maximize the repeatability of studies. Moreover, it questions the relevance of such approach to discriminate species that would be “in the middle” of an axis of trait variation for example, as many species showed ranking discrepancies of 2,3 or more, which disturb their classification between each other, even if Spearman coefficients remain significant overall. Farmers are often wondering which species to grow among a small number of well-known cultivated species (e.g. Ingels et al. (1994)), and if not situated in the extremes of trait variation, trait-based approach may not be helpful to discriminate service crop species with their traits. Applied to spontaneous species, studies testing the linkage between plant traits and ecosystem services should be conducted in various sites to avoid trait distribution overlaps between species from the same environment (Violle et al., 2012).

The SLA showed better ranking conservation for sown species than spontaneous species, probably due to human selection and the maximization of photosynthetic functions. We could then imagine that breeders could select species favoring other traits, related to ecosystem services in agriculture. For such species, this could result in better trait ranking conservation over sites or time periods (trait stability), and could therefore increase the relevance of trait-based approaches for species comparisons. Moreover, trait-based approaches seem well adapted to screening studies including numerous species, which may enlarge the pool of cultivated species in order to provide ecosystem services in cropping systems.

4.4 Robustness of traits and species to temporal variations

Results of variance partitioning clearly showed that the species factor explained the greatest part of trait variance compared to all other factors (Figure 6.5), which fortifies the relevance of trait-based approaches to compare species functioning and their provision of ecosystem services.

Among the 4 traits, dry matter contents were the most robust to discriminate species, while specific leaf area (SLA) was the trait with the lowest variance component attributed to the species (Fig. 6.5, Table 6.4). Moreover, SLA was the most variable between years overall (31% of total variance). Our results confirm previous studies that suggested leaf dry matter content (LDMC) to be a more robust predictor of plant strategies than SLA (Al Haj Khaled et al., 2005; Roche et al., 2004). In this study we showed that plant dry matter content (DMC) is also robust, and may be

a robust predictor of plant strategies as it is well correlated with LDMC (see previous chapters). The month and year factors only explained a little fraction of DMC and LDMC total variance for sown species, and were almost ineffective for spontaneous species (Fig. 6.5). Plant height was highly influenced by the season, but systematically had a higher proportion of variance explained by species than SLA.

Table D.1 and D.2 and Fig. D.1 and D.2 show ranking discrepancies per trait and per species, for each comparison period. This allows to select for the more stable species across traits and period comparisons. Among sown species, interannual comparisons showed that species *Festuca ovina*, *Poterium sanguisorba*, *Medicago sativa*, *Plantago coronopus*, were the more stable in leaf dry matter content (LDMC) and plant dry matter content (DMC) (Fig. D.1). Regarding to the stability of specific leaf area (SLA) and plant height, *Vicia villosa* was relatively stable across years and showed a high biomass production potential. *Plantago coronopus*, *Festuca ovina* and *Medicago sativa* had a relatively good ranking conservation between seasons in the driest year, while sown species showed higher discrepancies in the wet year.

4.5 Perspectives for trait-based approaches and ecosystem services in cropping systems

In agricultural context, not all ecosystem services to agriculture (Zhang et al., 2007) are expected at the same temporal scales (Garcia et al., 2018). For example, soil fertility or water provision need to be improved during crop cycles, or at least should benefit commercial crops, which are very diverse depending on cropping systems. It seems therefore important to multiply ITV experiments in other cropping systems, over various time scales suited to the different cropping systems that can be found in agriculture (e.g. other temperate perennial crops, temperate winter and spring crops, tropical annual/perennial crops). Such experiments would bring more knowledge on trait variations under a diversity of climate and cropping systems, to further adapt experimental protocols, e.g. concerning the relevant trait measurement period in relation with a particular service. Moreover, we need more studies to assess the linkage between plant traits, their diversity, and ecosystem services in agriculture. These studies should include intraspecific trait variability and trait diversity, which have important implication in plant communities functioning and the ecosystem services they provide (Gross et al., 2017; Siefert et al., 2015). Combining ITV and 'trait-service' studies will improve our knowledge of plants functioning in cropping systems, and identify plant traits that relate to ecosystem services in agriculture.

5 Conclusion

In this study, we showed that the traits of sown and spontaneous species exhibited intraspecific and temporal variability across years and seasons, but even so, trait-based approach remained relevant to compare species, as the species factor explained the greatest part of trait variations across species, years and seasons. The extent of trait variation depended on the nature of traits, the climate, and the species. Among causes of trait variation between years, water availability and temperature may be the most important climate drivers of such variability, while within a year, ontogeny probably also explain trait variations between seasons. Overall, the rankings

were significantly conserved between periods for all traits except plant height which exhibited the highest intra- and interspecific variability. Dry matter contents (LDMC and DMC) appeared to be the more robust to temporal variations, while SLA and height showed the highest variation attributed to year and month, respectively. We observed different ranges of variation and ranking conservation patterns between sown and spontaneous species, which may partially find an explanation regarding to the human selection on sown species. Selection appear to have improved traits related to resource acquisition, and therefore their response to changing resource availability. Moreover, sown species seemed to exhibit a better ranking conservation than spontaneous species, probably due to a lower trait plasticity. However, species rank discrepancies showed that rank discrepancies $>2-3$ were frequent, and when tested among a low number of spontaneous species, rankings were not maintained. This study encourages future trait-based experiments to include ITV and a high number of species to assess the linkage between plant traits and ecosystem services in agriculture.

Service crop destruction date as a tool to manage trade-offs between nitrogen supply, water provision and weed suppression in vineyards

Abstract

Aims The aim of this study was to assess the effect of the mowing date of a green manure of *Vicia faba* on the variations of indicators of water and nitrogen provision, and weed control at grapevine budburst in vineyards.

Methods A green manure was sown in the inter-rows of an experimental vineyard, submitted to two mowing date (early in February, late in April). We measured *Vicia faba* aboveground biomass, C/N ratio, along with soil water and inorganic nitrogen stock at grapevine budburst, flowering, veraison and post-harvest, and weed and mulch biomass at grapevine flowering. We then investigated the effect of the mowing date on these indicators.

Results The C/N ratio of the two treatments (early vs. late mowing) were significantly different, with higher values for the late destruction. Regarding to the soil inorganic nitrogen stock, differences were not significant between treatments in our study. However, an early mowing resulted in a higher soil water content at grapevine budburst in the deep soil layer, but a lower soil water content at grapevine flowering in the shallow soil layer. The late destruction probably better reduced weed biomass due to *Vicia faba* competition for light and water, and the higher mulch production avoiding weed emergence after green manure destruction.

Conclusions Service crop destruction date is an interesting management lever to drive water-, nitrogen- and weed-related services. Delaying service crop destruction allows a higher biomass production and organic returns, favors weed suppression in the inter-rows during grapevine cycle, but decrease soil water stock at budburst. It would help to replicate and compare these results across different climatic years so as to assess their dependence to the climate and further establish decision rules for the management of service crops in vineyards.

1 Introduction

The potential of service crops to provide agroecosystem services in vineyards depends on many factors, e.g. the type of soil and climate, service crop species, strategy for service crop implantation and destruction, tactical management (Garcia et al., 2018). Among services in vineyards, nutrient supply by the service crop biomass is important as it could represent fertilizer savings for vinegrowers (Daryanto et al., 2018; Hartwig and Ammon, 2002). Weed control is also relevant for vinegrowers as they often perceive weeds as the main issue concerning competition for water and nutrients with the grapevine.

The potential of nitrogen release by green manures, i.e. service crops grown to improve the N supply to the succeeding or neighboring crop, has been largely studied in cropping systems (Couëdel et al., 2018b,a; Thorup-Kristensen et al., 2003). Recent studies have demonstrated that the trade-off between the nutrient supply and retention by the service crop biomass largely depend on particular traits as the C/N ratio, which can be managed by choosing service crop species or engineering suited mixtures (Couëdel et al., 2018b,a; Finney et al., 2016; White et al., 2017). The C/N ratio also explain the persistence of mulches after destruction, and thus their potential to control weed populations (Ranaivoson et al., 2017; Teasdale and Mohler, 1993, 2000). However, the implantation of service crops in vineyards may increase the risk of competition for water between grapevine and service crops, and further impair grape yield over several years (Celette and Gary, 2013; Guilpart et al., 2014, 2017).

Thus, sowing service crops in vineyards for the provision of ecosystem services require the definition of intercropping strategy, depending on the pedoclimatic constraints and vinegrowers objectives. Strategy definition includes for example the choice of service crop species or mixtures, the sowing date, or the spatial structure (Garcia et al., 2018). As an example, the width of the service crop in inter-rows can be managed to regulate water competition (Delpuech and Metay, 2018). Besides the strategy definition, tactical decisions are sometimes essential to reach targeted services, and avoid a severe competition with grapevine (Garcia et al., 2018). Irrigation and fertilization of service crop offer other tactical levers to control biomass production (Fourie et al., 2005; Messiga et al., 2016). The destruction date is also an interesting lever to manage trade-offs between biomass production and the risk of competition for soil resources, especially in dry climate (Ripoche et al., 2011b,a). The destruction date may also drive service crop functional traits as the C/N ratio, which depends both on the type of species and its phenological stage.

This study aimed at studying how destruction date modifies the services and disservices provided by a legume service crop in vineyard. For this purpose, we sowed a monoculture of *Vicia faba* in an experimental vineyard after grapevine's harvest, which was submitted to two mowing dates : early, before grapevine budburst, and late, just after grapevine budburst. A spontaneous vegetation treatment was also included in the study and considered as a control treatment. We followed service crop growth, mulch production and C/N ratio, so as soil water, nitrogen content and weed biomass at different grapevine phenological stages. We hypothesized that an early destruction limits the competition with the grapevine for water, but provides less nitrogen to soil after destruction. Finally, we hypothesized that early destruction is less effective to control spring weed populations.

2 Material and methods

2.1 Experimental site and design

The experiment was carried during one growing season (2015-2016) in an experimental vineyard near Montpellier in the south of France (Domaine du Chapitre, 43°31'55"N 3°51'51"E). The climate is Mediterranean with a cumulated rainfall of 195 mm during *Vicia faba* growth (Table 1). Soil contained 30% clay, 40% silt and 30% sand, with a stoniness of 5%. Vineyard was planted in 2008 with a density of 4000 stocks per hectare (2.5 m x 1 m). Mechanical weed control was applied under vine rows. After grapevine harvest, a green manure (*Vicia faba*) was sown in inter-rows on October 1st. The sowing was performed on two meters width with a direct-sowing machine to avoid soil tillage. In parallel, a spontaneous vegetation control was included in the design. The two treatments were set up in an area with homogeneous soil conditions. In the middle of winter (February), two treatments were generated : half of the *Vicia faba* was destroyed with a mowing machine (GMearly treatment), and the other half kept growing until grapevine budburst (GMlate treatment). After the early destruction *Vicia faba* (GMearly treatment) regrew and was destroyed again just after grapevine budburst (April), simultaneously with the GMlate treatment. At each destruction, residues were let on the soil surface. The spontaneous vegetation was mown simultaneously with *Vicia faba*, but kept growing until the summer season.

Table 7.1 Cumulated rainfall and thermal time for the different periods of the experiment. n : number of days in each period

	Cumulated rainfall (mm)	Thermal time (°Cd)	n
Winter (sowing - 1st mowing)	75.5	1565.5	131
Winter/Spring (1st mowing - 2d mowing)	119.5	766.4	70
Late spring (2d mowing - flowering)	68.5	788.6	48

2.2 Plant measurements

2.2.1 Aboveground biomass

Each sampling and C/N measurement was performed on 6 replicates per treatment with 1 m² quadrats. The biomass of *Vicia faba* was sampled 1.5 month after sowing (November), at early destruction (February), between early and late destruction (March), and at late destruction (April). For the GMearly treatment, the biomass of *Vicia faba* during its regrowth was not sampled. The spontaneous vegetation biomass was sampled in November, March (between the two destruction dates) and June (at grapevine flowering). The C/N ratio of *Vicia faba* was measured at first destruction, and at late destruction for both treatments (GMlate, GMearly). Mulch and weeds biomass

At grapevine flowering, mulch biomass was sampled in both *Vicia* treatments (GMearly and GMlate) in 1 m² quadrats (6 replicates). The weed biomass was also sampled in the *Vicia faba* quadrats to assess the weed suppression service. The mowings performed on the spontaneous

vegetation didn't produce significant amount of mulch due to its low aboveground biomass and height. The spontaneous vegetation kept growing until grapevine flowering.

2.2.2 Soil measurements

Soil water and nitrogen (N) contents were measured at destruction dates and grapevine phenological stages, when water or nutrient stress may affect grapevine performance (Celette and Gary, 2013; Guilpart et al., 2014) : February (early destruction), April (grapevine budburst, late destruction), June (grapevine flowering) and July (berry veraison) for the water stock. No N stock measurement was performed at grapevine veraison, but N stocks were measured after harvest when grapevine N absorption increases again (Wermelinger, 1991). Just after biomass sampling, a soil core was collected in each quadrat down to 1m depth. Soil cores were cut in 3 layers : 0-20 cm, 20-50 cm and 50-100 cm. Each layer was divided into two : one sample for water stock measurement and one sample for inorganic nitrogen measurement. In each soil layer, gravimetric water content was calculated as follows

$$WC = \frac{FM - DM}{DM - G} \times 100 \quad (7.1)$$

where WC is the gravimetric soil water content (%), FM the soil fresh mass (g), DM the soil dry mass (g), and G the mass of gravels (g). The water stock of each soil layer was calculated following the equation

$$WS = WC \times D \times (100 - GC) \times BD \times 10^{-4} \quad (7.2)$$

with WS the soil water stock (mm), D the thickness of the soil layer (mm), GC the gravel content (% in mass) and BD the bulk density of the soil layer (g cm⁻³). For this study, only surface (0-20 cm) and total (0-100 cm) water stock were analyzed.

Inorganic nitrogen content was determined by a laboratory (KCl extraction through colorimetric reactions in a sequential analyzer). The nitrogen stock ($Nstock$, kg ha⁻¹) of each soil layer was calculated following the equation

$$Nstock = NC \times D \times (100 - GC) \times BD \times 10^{-4} \quad (7.3)$$

with NC the soil nitrogen content (kg kg⁻¹), D the thickness of the soil layer (m), GC the gravel content (% in mass) and BD the bulk density of the soil layer (kg m⁻³). The nitrogen stock was also calculated for the surface layer (0-20 cm) and the total profile (0-100 cm).

2.3 Data analysis

Differences of C/N ratio, water stock, nitrogen stock and weed biomass were assessed with ANOVA, post-hoc tests were performed using Tukey-HSD test. Differences in water and nitrogen stocks were tested at each sampling period independently. All statistical analyses were performed with R (Team, 2018).

3 Results

3.1 Service crop biomass and impact on weed suppression

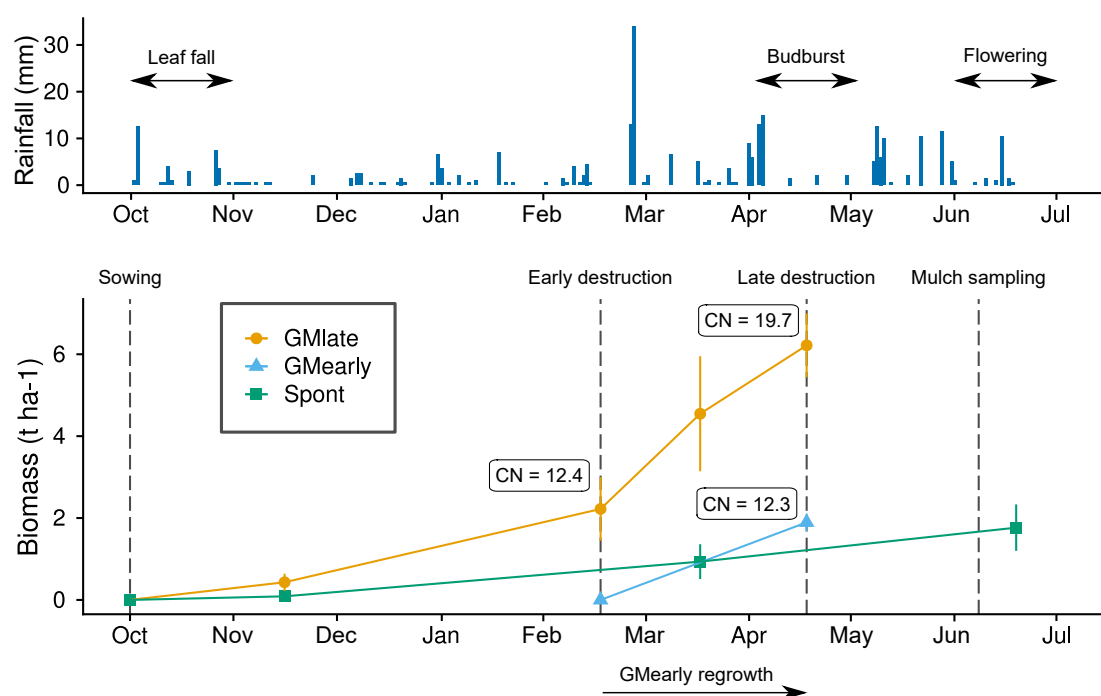


Figure 7.1 Rainfall (mm) and GM and spontaneous vegetation biomasses during the experiment. Dashed lines indicate sowing and GM early and late destruction, numbers in squares indicate the C/N ratio of *Vicia faba* at each date and for each treatment. GMlate : green manure destroyed at grapevine budburst; GMearly : green manure destroyed early, before grapevine budburst; Spont : spontaneous vegetation; RR : rainfall. For graphical purpose, the biomass of GMearly treatment was set to 0 at the beginning of the regrowth

Terminating the service crop at grapevine budburst led to a total biomass restitution of 6.2 t ha^{-1} while early destruction returned 2.2 t ha^{-1} at first destruction and 1.9 t ha^{-1} after regrowth (Fig. 7.1). The spontaneous vegetation reached 0.9 t ha^{-1} between the two destruction dates, and 1.8 t ha^{-1} at grape flowering.

The C/N ratio also differed between the two *Vicia faba* treatments. In February, *Vicia faba* had a C/N ratio of 12.4, while at grapevine budburst GMlate had a C/N ratio of 19.7 and GMearly had a C/N ratio of 12.3 (Fig. 7.1). No significant difference was found between the C/N ratio of GMearly at first destruction and after regrowth, but GMlate reached a significantly higher C/N ratio at grapevine budburst (Fig. 7.2). The two *Vicia faba* treatments showed equivalent amount of organic N restitution, but differed in the dynamic of these restitutions : two N inputs (February and April) for the GMearly treatment, and one input (April) for GMlate (Table 7.2).

Mulch and weed biomass at grapevine flowering significantly differed between the two *Vicia faba* treatments (Fig. 7.3). The treatment GMearly showed a mean mulch biomass of 0.9 t ha^{-1} with a mean weed biomass of 1.9 t ha^{-1} , while the GMlate treatment showed a mulch biomass

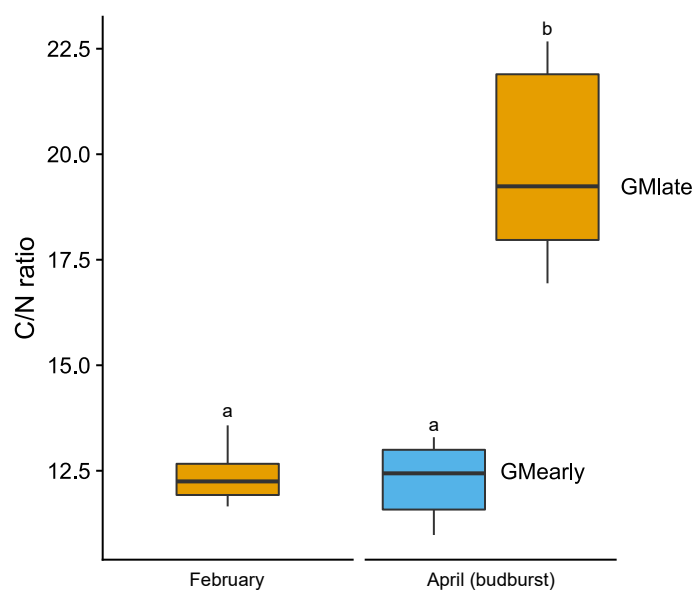


Figure 7.2 C/N ratio of *Vicia faba*, measured at early destruction (February), and at late destruction (April). After early destruction, *Vicia faba* had regrown, and its C/N ratio was measured again at late destruction. GMearly : green manure destroyed early in February, before grapevine budburst; GMlate : green manure destroyed late in April at grapevine budburst

Table 7.2 Calculation of organic N return potential for the two treatments including *Vicia faba*

	Biomass production (t ha ⁻¹)	N content	N return (kg ha ⁻¹)	
GMearly (Feb.)	2.2	0.0347	76.34	148.16
GMearly (Apr.)	1.9	0.0378	71.82	
GMlate	6.2	0.024	148.8	148.8

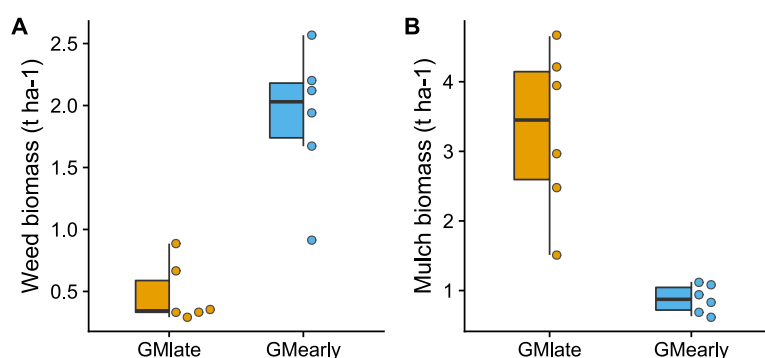


Figure 7.3 Weed and mulch biomass at grapevine flowering. GMlate : green manure destroyed at grapevine budburst; GMearly : green manure destroy early, before grapevine budburst

of 3.3 t ha^{-1} and a mean weed biomass of 0.5 t ha^{-1} (Fig. 7.3). The mulch and weed biomass measured at grapevine flowering showed a negative relation (Fig. 7.4).

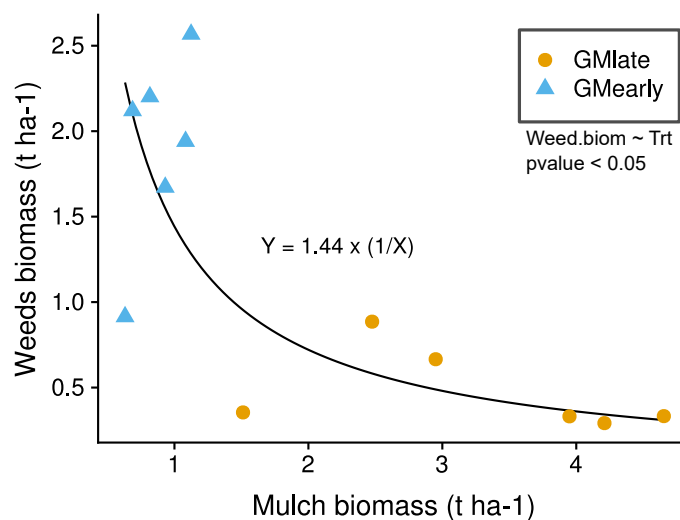


Figure 7.4 Relation between weed and mulch biomass at grapevine flowering for the two treatments. GMlate : green manure destroyed at grapevine budburst; GMearly : green manure destroyed early, before grapevine budburst

3.2 Service crop destruction date impacts on water and nitrogen stock

In February, the water stock was significantly lower in soils covered by *Vicia faba* than in soils covered by spontaneous vegetation, but only in the upper soil layer (Fig. 7.5). However, at grapevine budburst GMlate had the lowest water stock over the whole profile, while the difference between GMearly and Spont was not significant. At grapevine flowering, no significant difference was found between total soil water stocks for the three treatments, while water stock in the upper soil layer was significantly higher in GMlate treatment compared to the two others (Fig. 7.5). At grapevine veraison, water stock in the upper soil layer was not significantly different between treatments, while Gmearly had the highest total soil water stock (Fig. 7.5).

Regarding soil inorganic nitrogen stocks, the only significant difference that was found between treatments concerned the total N stock at budburst, with a higher soil inorganic N stock in the Spont treatment (Fig. 7.6). At grapevine flowering and after harvest, GMlate had the highest mean soil N stock but we could not detect significant differences among treatments (Fig. 7.6).

4 Discussion

4.1 Choice of service crop and destruction date drive biomass returns and mineralization potential

Not surprisingly, delaying the destruction allowed a higher biomass production, the treatment GMlate benefiting from a longer growth period and thermal time (+ 766.4 °Cd, Table 7.1,

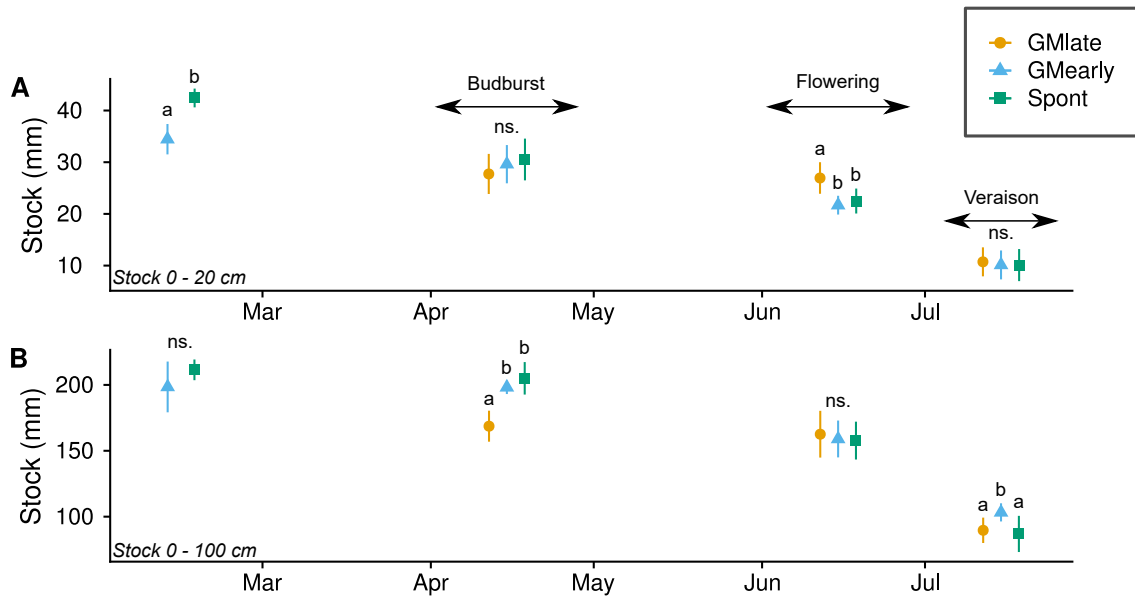


Figure 7.5 Water stock measured in the three treatments along the grapevine cycle. A : water stock calculated on the surface layer (0-20 cm), B : water stock calculated on the whole profile (0-1 m). In each period, different letters indicate significant differences between treatments, “ns” indicate non-significant differences. GMlate : green manure destroyed at grapevine budburst; GMearly : green manure destroy early, before grapevine budburst; Spont : spontaneous vegetation

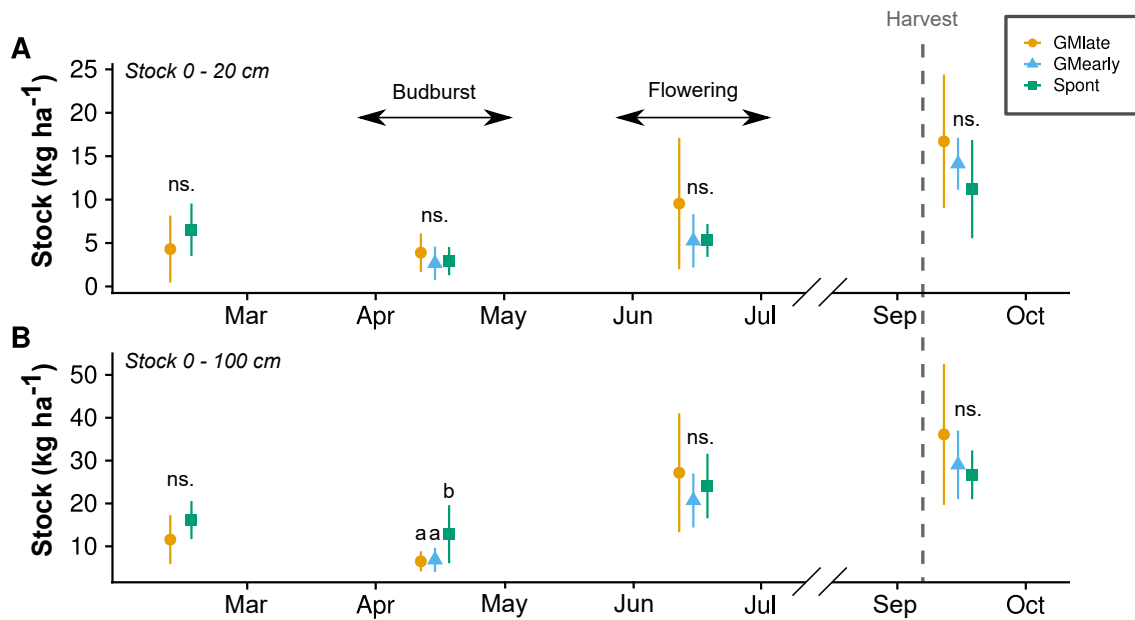


Figure 7.6 Inorganic nitrogen (N) stock measured in the three treatments along the grapevine cycle. A : N stock calculated on the surface layer (0-20 cm), B : N stock calculated on the whole profile (0-1 m). In each period, different letters indicate significant differences between treatments, “ns” indicate non-significant differences. GMlate : green manure destroyed at grapevine budburst; GMearly : green manure destroy early, before grapevine budburst; Spont : spontaneous vegetation

Fig. 7.1). The treatment GMearly returned only 2.2 t ha^{-1} at early destruction, but the regrowth and the second mowing produced a supplementary biomass amount of 1.9 t ha^{-1} , for a total of 4.1 t ha^{-1} . However, GMlate treatment started flowering before destruction, and the C/N ratio of the biomass was higher at *Vicia faba* destruction compared to the C/N of GMearly treatment after regrowth (Fig. 7.2). This resulted in equivalent organic N return for both treatments (Table 7.2), but the dynamics of restitutions differed between GMearly and GMlate. As residues mineralization depends on traits as the C/N ratio (Justes et al., 2009; Redin et al., 2014), both treatments showed different dynamics during the grapevine cycle. The Spont treatment reached a lower biomass than *Vicia faba* even with a longer growth period (Table 7.1, Fig. 7.1).

4.2 Trade-offs between services in relation with the service crop destruction date

Regarding to the weed suppression service, a significant difference was observed between the two *Vicia faba* treatments (Fig. 7.3, Fig. 7.4). Indeed, mulch amount was about 0.9 t ha^{-1} in the GMearly treatment, and reached 3.3 t ha^{-1} in the GMlate treatment. The lower biomass and C/N ratio of GMearly probably explain these results. An increased mulch biomass was associated with a reduced weed biomass (-1.4 t ha^{-1}) at grapevine flowering, when water-stress is particularly harmful for grapevine performances (Guilpart et al., 2014). At this period (grapevine flowering), weeds represent transpiration flows that occur at a critical stage for grapevine.

Water stock results seem to confirm this hypothesis, as significant difference was found between treatments at grapevine flowering. Indeed, GMlate treatment had a higher water content in the upper soil layer but the difference in water stock was not significant on the whole soil profile (Fig. 7.5). In the GMearly treatment, the lower water content in the shallow layer may be due to the weeds transpiration, or a lower limitation of soil evaporation by the mulch (Zribi et al., 2015). This additional amount of soil water could benefit to the grapevine but also soil processes as mineralization, favoring inorganic N supply (Celette et al., 2009; Celette and Gary, 2013). However we could not detect significant differences in soil inorganic N stock after grapevine harvest between treatments, although the mean N stock was higher in GMlate for both soil layer (Fig. 7.5). The variability of N stocks was higher in the GMlate treatment, and may partially explain the non-significance of N stock differences (Fig. 7.5).

Before budburst, the treatment with *Vicia faba* had a lower soil water stock in the shallow layer, but the difference was not significant at grapevine budburst. However, the total soil water stock at budburst was lower in the GMlate treatment (about -30 mm), suggesting that an early mowing limits water uptake by the service crop and limits the competition with grapevine when its water absorption is increasing.

5 Conclusion

In this study we showed that service crop destruction date is an interesting management lever to drive water-, nitrogen- and weed-related services. Delaying service crop destruction allows a higher biomass production and organic returns, favors weed suppression in the interrows during grapevine cycle, but decrease soil water stock at budburst. At the contrary, per-

forming an early service crop control may decrease the service crop transpiration and its competition for water with the grapevine, but is less effective to decrease spring weed populations and late water competition. Regarding to soil nitrogen stock, we observed trends suggesting that late service crop destruction may increase soil nitrogen content, but these results need to be confirmed over several years of experiment. It would help to replicate and compare these results across different climatic years so as to assess their dependence to the climate and further establish decision rules for the management of service crops in vineyards.

Troisième partie

Discussion générale

1 Synthèse des résultats

Cette partie est consacrée à un bref résumé des principaux résultats obtenus pendant cette thèse, permettant de répondre aux objectifs de la thèse :

1. décrire les propriétés fonctionnelles de différentes communautés composées d'espèces planifiées et d'espèces spontanées, en particulier du point de vue de leur impact sur les ressources (eau, azote) et la structure du sol (stabilité);
2. décrire et évaluer au champ les fonctions des cultures de services associées aux services de stabilisation des sols, de limitation du ruissellement, de fourniture en eau, et au service d'engrais vert;
3. identifier des valeurs de marqueurs fonctionnels des communautés permettant de placer le système dans une zone de compromis favorables entre services et dysservices;
4. identifier de leviers d'action techniques permettant le pilotage des services et dysservices par des interventions sur les cultures de services.

Les résultats et leur discussion sont repris dans de plus amples détails dans la suite de la discussion.

1.1 Mise en évidence des relations entre marqueurs fonctionnels et services

Les chapitres 3,4 et 5 ont mis à l'épreuve le cadre proposé par Damour et al. (2018) dans un contexte viticole, et ont quantifié les relations entre marqueurs fonctionnels des communautés (CWM) et les indicateurs de fourniture de services liés à la stabilité structurale des sols (indicateur : MWD), à la limitation du ruissellement (indicateur : taux de couverture), à la fourniture en eau pour le cycle de la vigne (indicateur : stock en eau du sol), et au service d'engrais vert

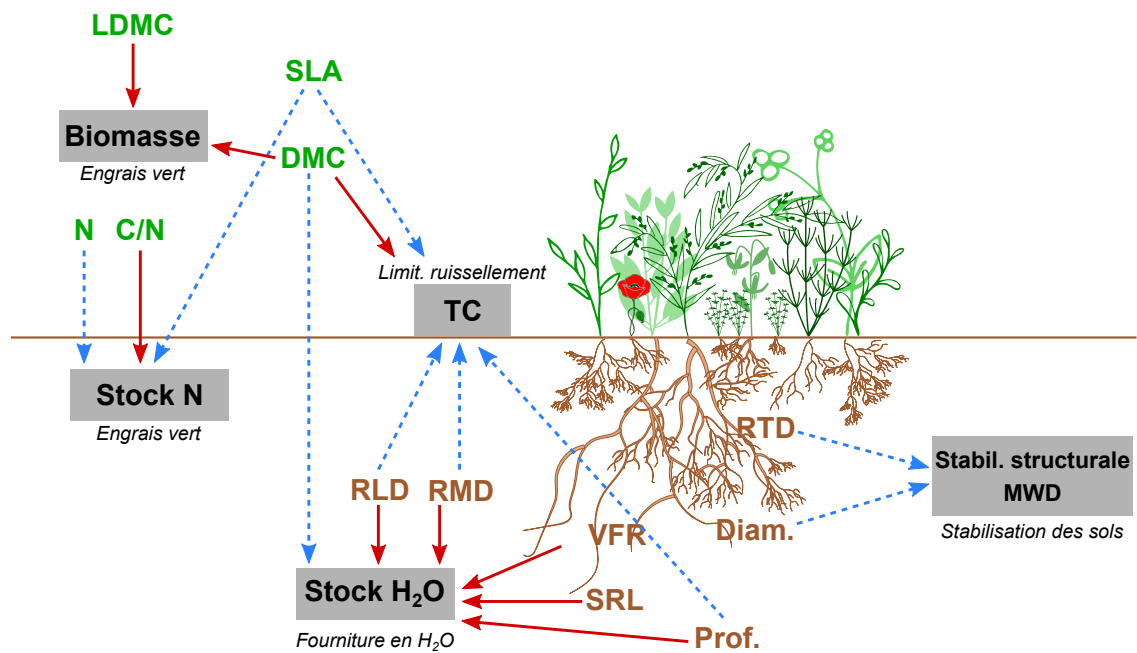


Figure 8.1 Relations entre marqueurs fonctionnels des communautés et indicateurs de fourniture de services mises en évidence dans la thèse. Les flèches bleues en pointillés indiquent des relations positives et les flèches pleines rouges indiquent des relations négatives. LDMC : taux de matière sèche des feuilles; SLA : surface spécifique foliaire; DMC : taux de matière sèche de la plante; N : teneur en azote de la plante; RLD : densité de longueur racinaire; RMD : densité de masse racinaire; VFR : fraction de racines très fines; SRL : longueur spécifique racinaire; RTD : densité des tissus racinaires; Diam. : diamètre racinaire; Prof. : profondeur à laquelle 80% de la longueur racinaire totale est atteinte

(indicateurs : biomasse aérienne, stock d'azote minéral (N) du sol). Ces chapitres ont permis de répondre aux trois premiers objectifs de cette thèse.

Le chapitre 3 est consacré à l'étude des **relations entre la stabilité structurale des agrégats de sol mesurée par le mean weight diameter (MWD), les marqueurs fonctionnels racinaires des communautés et la teneur en carbone organique des sols**. Cette étude a permis de mettre en évidence une relation positive entre le diamètre racinaire moyen et la densité des tissus racinaires (RTD) des communautés et le MWD (Fig. 8.1). **Les marqueurs fonctionnels ont permis d'expliquer jusqu'à 38% des variations de MWD entre communautés**, la teneur organique des sols restant le principal facteur explicatif de la stabilité structurale des sols sur le temps de présence des communautés végétales.

Dans le chapitre 4, nous avons étudié les relations entre les **marqueurs fonctionnels aériens et racinaires des communautés** et deux indicateurs de service, le **taux de couverture des communautés** (service de limitation du ruissellement de l'eau) et le **stock d'eau du sol** (service de fourniture en eau au débourrement de la vigne). **Les marqueurs fonctionnels ont permis d'expliquer 37 à 75% des variations de stock d'eau des sols, et 62 à 87% des variations de taux de couverture**. Le taux de matière sèche des plantes (DMC) a montré une relation négative avec le taux de couverture des communautés, et positive avec le stock d'eau des sols. La profondeur (D80), les densités racinaires (RLD et RMD), et les marqueurs racinaires SRL et VFR ont montré des relations négatives avec le stock d'eau des sols.

Le chapitre 5 a permis de mettre en évidence des relations entre d'une part des **marqueurs fonctionnels des communautés** et d'autre part le **stock d'azote du sol** au débourrement de la vigne et la **production de biomasse des communautés**. Le stock d'azote du sol au débourrement a montré une relation positive avec le SLA et la teneur en azote des communautés, et négative avec le C/N des communautés (Fig. 8.1). Les communautés montrant des taux de matière sèche des feuilles et des plantes (LDMC et DMC) élevés, des racines fines (fort SRL et VFR), une forte densité de masse de racines (RMD) et des tissus racinaires (RTD) ont montré des relations négatives avec la production de biomasse des communautés.

1.2 Robustesse des traits pour la comparaison des espèces à différentes périodes

Le chapitre 6 a été consacré à l'étude de la **variabilité temporelle des traits moyens des espèces (SLA, LDMC, DMC et hauteur) entre années (2017 et 2018) et saisons (avril et juin)**. Ce travail a permis de mettre en évidence des variations interannuelles et intersaisonnières significatives de valeurs de traits moyens, liées à différentes sources de variabilité. Au-delà de la variabilité génétique des individus, les variations climatiques (précipitations et températures) et ontogéniques expliquent probablement ces variations. Cependant, ces variations ne sont pas significatives pour toutes les espèces. Parmi les traits mesurés, le SLA a montré la plus grande variabilité interannuelle (+42%), tandis que la hauteur a montré la plus grande variabilité intersaisonnière (+137% en 2017, +310% en 2018). Au regard de l'ensemble des espèces étudiées pendant la thèse, les tests de corrélations de Spearman ont montré que **la hiérarchie entre espèces était conservée entre années et entre saisons pour tous les traits excepté la hauteur des plantes**. Des différences ont été observées en matière de conservation des classements entre

espèces semées et spontanées. La sélection humaine sur les plantes cultivées explique probablement une partie de ces différences, mais le nombre d'individus inclus dans les tests n'a pas toujours permis de comparer les espèces semées et spontanées de manière fiable. Enfin, la décomposition de la variance des traits à travers les facteurs "année", "saison", "espèce" et intraspécifique a montré que **le facteur espèce expliquait la plus grande part de variabilité pour tous les traits, presque systématiquement supérieure à 60%** (Fig. 8.2). Le SLA a montré la plus faible part de variance attribuée à l'espèce, et une importante part de variance due au facteur "année". Les taux de matière sèche des feuilles et plantes permettent le mieux de discriminer les espèces sur la base des traits, et sont les traits ayant le mieux conservé la hiérarchie des espèces entre périodes.

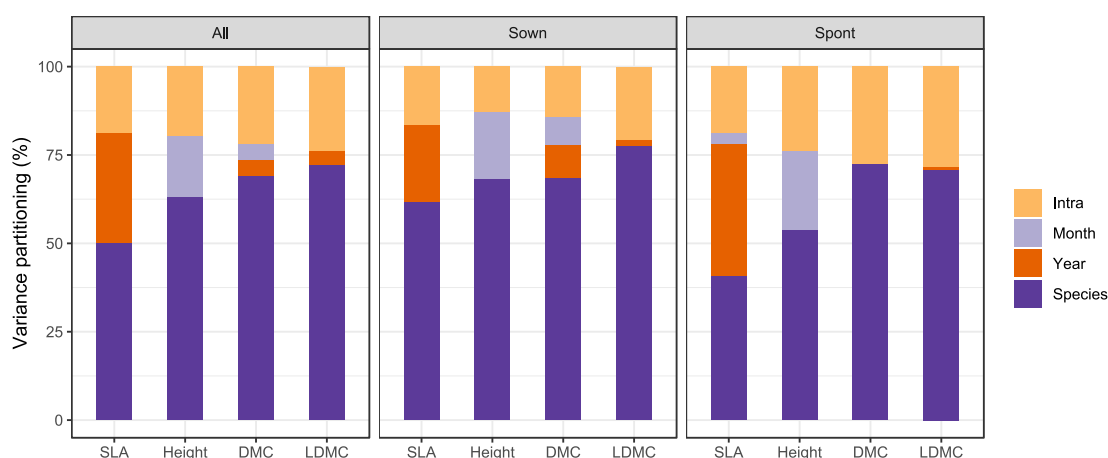


Figure 8.2 Décomposition de la variance des 4 traits étudiés dans cette thèse, pour l'ensemble des espèces, ainsi que les espèces semées et spontanées, respectivement

1.3 Pilotage des services par les opérations techniques

Le chapitre 7 a permis de répondre au quatrième objectif de la thèse, en évaluant l'effet de la **date de tonte** (février et avril) d'un couvert de féverole sur les **stocks d'eau et d'azote minéral du sol**, ainsi que sur la **biomasse d'adventices à floraison de la vigne**. Nous avons mis en évidence que **la tonte précoce (période hivernale, février) de la culture de service permet de limiter sa consommation d'eau**, et ainsi de démarrer le cycle de la vigne avec des stocks d'eau plus importants (+30 mm dans l'horizon 0-1 m) qu'une tonte tardive (printemps, avril). Cependant, dans les conditions de notre expérimentation, **une destruction plus tardive permet une production de biomasse plus importante** (6 t ha^{-1} vs. 4 t ha^{-1}) et un C/N de la matière sèche plus élevé ($C/N \approx 20$ vs. $C/N \approx 12$), et s'est avérée **plus efficace pour limiter la biomasse d'adventices dans les inter-rangs** à la floraison de la vigne. La tonte tardive a également montré de plus importants stocks d'azote des sols au débourrement de la vigne et après la vendange, mais la variabilité des résultats n'a pas permis d'observer des différences significatives entre les modalités testées. Bien que l'essai n'ait pas pu être reconduit les autres années de la thèse, les résultats suggèrent que la réalisation de certains services, et les compromis qu'il est pos-

sible d'atteindre entre services, peuvent être pilotés par des opérations techniques réalisées sur le couvert végétal par les viticulteur·rice·s en fonction de leurs objectifs de production et de services, et des conditions climatiques de l'année.

2 Limites expérimentales et méthodologiques de la thèse

Les résultats de l'expérimentation "traits-services" présentés dans cette thèse confirment l'intérêt de l'approche fonctionnelle pour la description de la diversité des plantes dans les systèmes cultivés, mais il est cependant nécessaire de souligner certaines limites expérimentales et méthodologiques pour une meilleure compréhension de ces résultats.

2.1 Limites du dispositif expérimental

2.1.1 Échantillonnage

L'expérimentation "traits-services", dont les résultats sont présentés dans les chapitres 3, 4 et 5, a notamment souffert d'une installation difficile. En effet, la réussite des semis, et donc de l'introduction d'une diversité "maîtrisée" dans la parcelle, a été perturbée par un épisode de pluie de forte intensité (180 mm en 24 h, Fig. 2.2) entraînant une très forte hétérogénéité dans les taux de levée, puis de couverture, ainsi que dans la composition des couverts. En conséquence, le dispositif expérimental initialement conçu en blocs avec 3 répétitions de couverts semés, a dû être modifié en cours de campagne pour étudier 38 communautés délimitées par des quadrats positionnés sur l'ensemble du dispositif, et placés prioritairement sur des zones où l'espèce semée avait levé (voir Chapitre 2, Fig. 2.5). Cette réorganisation du dispositif a conduit à un **déséquilibre des espèces semées par rapport aux différents historiques des sols de la parcelle**, et notamment la sur-représentation des légumineuses (Fabaceae) dans les sols enherbés depuis plusieurs années (stratégie SC) et une sur-représentation des graminées (ou Poaceae) dans les sols travaillés chaque année (stratégie T) (e.g. Taleau A.1). Ce déséquilibre explique le découpage du jeu de données dans chacun des chapitres de résultats, et ne permet donc pas d'obtenir la même puissance statistique qu'en utilisant l'ensemble du jeu de données.

2.1.2 Caractérisation de l'état initial des sols avant la mise en place des expérimentations

De plus, la caractérisation de l'état organique et de la teneur initiale en azote minéral des sols, a été réalisée avec des échantillons de sol composites prélevés à l'échelle de groupes de placettes, et non à l'échelle des quadrats (ou communautés) (Fig. 2.5, Chapitre 2). Ainsi, dans le jeu de données, la même valeur de carbone organique et azote minéral du sol à t_0 , correspondant aux valeurs du composite caractérisant une zone dans laquelle plusieurs quadrats ont été échantillonnés. **Le jeu de données a donc mobilisé des variables continues mesurées à l'échelle des communautés (e.g. la structure fonctionnelle des communautés, les stocks hydriques et azotés au débourrement), ainsi que des variables continues mesurées à l'échelle de groupes de placettes (carbone organique des sols et azote minéral à t_0).** La principale conséquence de cette limite consiste en un plus faible nombre de degrés de liberté dans les tests statistiques pour étudier l'effet de l'état initial des sols sur les indicateurs de fourniture de services ; cet effet a pu être

sous-estimé par rapport aux effets des marqueurs fonctionnels sur ces indicateurs. Également, la stratégie de gestion des sols "SCT" (enherbement depuis plusieurs années, et travail du sol l'année avant la mise en place de l'expérimentation "traits-services") n'a pas été caractérisée à t_0 , réduisant ainsi le nombre de communautés intégrées dans certaines analyses statistiques.

2.1.3 Protocole de mesure des indicateurs de service

Les stocks hydriques et azotés ont également été mesurés à l'échelle des communautés, avec une seule mesure dans chaque communauté. En effet, un seul échantillon composite formé de deux prélèvements dans les sols de chaque communauté a été analysé pour la détermination de la teneur en eau et en azote du sol. **Il n'a donc pas été possible de comparer statistiquement les valeurs de stocks observées dans les communautés végétales avec les valeurs de stocks mesurées dans les témoins travaillés** pour ces deux indicateurs. La diversité des valeurs observées suggère tout de même des différences entre ces traitements, mais il n'a pas été possible de le vérifier statistiquement. En revanche, la stabilité structurale a été mesurée avec trois répétitions analytiques, permettant ces comparaisons.

2.1.4 Non-reconduite de l'expérimentation "pilotage"

L'expérimentation "pilotage" n'a pas pu être reconduite les autres années de la thèse, les semis n'ayant pas levé en 2017 et 2018. Les observations faites dans le Chapitre 7 correspondent donc à des résultats établis sur une seule année de culture, ce qui est limitant pour dégager des conclusions généralisables et proposer des règles de décision. De plus, les stocks hydriques et azotés à la floraison de la vigne n'ont pas été mesurés dans les mêmes quadrats que les biomasses de mulch et d'adventices, limitant ainsi l'espace des compromis entre services que nous avons pu étudier dans ce chapitre.

2.2 Mesures des traits, marqueurs et indicateurs de services

L'expérimentation "traits-services" a également soulevé certaines questions méthodologiques, notamment concernant l'échantillonnage spatio-temporel des espèces pour la mesure des traits.

2.2.1 Nature des traits mesurés comme *proxy* des fonctions des plantes

Nous avons vu en introduction que l'on pouvait classer les traits des plantes en **traits de réponse** et **traits d'effet**; l'étude des traits d'effets des plantes semble ainsi pertinente pour l'évaluation des services écosystémiques fournis par les communautés végétales dans les agro-systèmes par une approche fonctionnelle (Chapitre 1 - 3.3). Dans cette thèse, nous avons essentiellement mesuré des marqueurs morphologiques des espèces (e.g. SLA, SRL, diamètre racinaire), plus faciles et moins coûteux à mesurer que les marqueurs physiologiques (e.g. teneur en azote des feuilles et des racines). Ces marqueurs morphologiques ont été mis en relation avec les stratégies d'acquisition et conservation des ressources dans les plantes, la décomposition et minéralisation des organes des plantes (Tableaux 2.9, 2.10), et semblent donc pertinents pour l'approche développée dans cette thèse. De plus, la méthode que nous avons développée dans

cette thèse est ainsi plus facilement répétable par des pairs, qui pourraient plus facilement tester cette approche dans d'autres contextes agricoles à un coût limité. En revanche, **la mesure des marqueurs morphologiques uniquement peut s'avérer limitante pour expliquer certains processus**, ou discriminer les espèces : par exemple, la stabilisation des agrégats de sol semble plutôt liée à des marqueurs racinaires physiologiques (Poirier et al., 2017, Chapitre 3), et la teneur racinaire en azote semble être un trait important à prendre en compte pour expliquer les services rendus par les légumineuses (Roumet et al. (2016, 2008), Chapitre 5.

Nous n'avons pas mesuré de traits "dynamiques", à l'instar du RGR (taux de croissance relatif de la plante, voir Poorter and Garnier (2007)), ou bien la dynamique de taux de couverture des sols. Les conditions très difficiles de mise en place de l'essai et de croissance des espèces nous ont contraints à choisir les communautés étudiées assez tardivement dans le cycle des espèces, pour s'assurer d'étudier des communautés abondantes en espèces semées et ainsi maintenir la diversité introduite par les semis. D'autre part, le RGR est difficile à mesurer dans des conditions in situ : le développement d'un individu (levée des graines, croissance de la plante) dépend très fortement de conditions très locales (à l'échelle d'une plante), qui peuvent varier d'un individu à l'autre ; il est donc nécessaire de mesurer un grand nombre d'individus pour obtenir des valeurs fiables. La quantité de travail requise, dans un contexte de levées très particulières (faible taux de levée et très disparate sur la parcelle) n'a pas permis d'inclure ce type de traits.

2.2.2 Nature des indicateurs mesurés comme *proxy* des services écosystémiques

Deux types d'indicateurs de fourniture de services ont été considérés dans cette thèse :

- des **indicateurs d'état du sol mesurés après la période de croissance des espèces** végétales dans les inter-rangs (stabilité structurale des agrégats de sol, stocks hydriques et azotés des sols) ;
- des **indicateurs d'état du couvert mesurés à la même période** sur chacune des communautés étudiées.

Dans le premier cas, les indicateurs reflètent l'état du sol au débourrement de la vigne (qualité structurale du sol, disponibilité des ressources du sol pour la vigne). Nous avons fait l'hypothèse que cet état a été directement modifié par le prélèvement des ressources par les différentes espèces en croissance et que les traits liés à leurs fonctions d'acquisition et de conservation des ressources du sol, ainsi que l'état initial du sol, expliquaient les différences observées entre les communautés pour ces indicateurs de services.

L'utilisation du taux de couverture et de la biomasse des communautés en tant qu'indicateurs de fourniture de service est moins évidente, car ces indicateurs ne caractérisent pas directement l'état du milieu à un moment donné, mais l'état de la communauté végétale elle-même. De plus, ces indicateurs sont souvent utilisés en agronomie comme variables explicatives de l'état du sol, et non comme variables "à expliquer". Dans cette thèse, nous avons considéré ces indicateurs comme *proxy* des services dans la mesure où il existe un nombre important d'études démontrant le lien entre ces indicateurs et les services écosystémiques étudiés ici. En effet, le taux de couverture des sols fait partie des principaux facteurs explicatifs de l'infiltration de l'eau dans les sols et du ruissellement de l'eau à la surface du sol (Durán Zuazo and Rodríguez Pleguezuelo, 2008), et la biomasse est un indicateur de la productivité des espèces et de

la quantité de matière restituée au système pour un service d'engrais vert (Holmes et al., 2017). Nous avons fait l'hypothèse que **les traits des espèces liés à leurs fonctions d'acquisition et de conservation des ressources permettaient d'expliquer la capacité des espèces à se développer, à couvrir le sol et à produire de la biomasse** dans les inter-rangs d'une vigne. L'utilisation de ces différents types d'indicateurs de service reste ainsi pertinente dans ce contexte.

2.2.3 Échantillonnage spatio-temporel des indicateurs de services

Dans cette thèse, et plus particulièrement l'expérimentation "traits-services", il n'a pas été possible de mesurer les indicateurs de fourniture de services à l'échelle des traitements initialement mis en place dans la parcelle, c'est-à-dire à l'échelle de la placette, avec des répétitions. Le suivi très localisé des communautés nous a ainsi conduits à mesurer les indicateurs de services dans chacune des communautés sans répétition, limitant ainsi les tests statistiques utilisables pour comparer les communautés entre elles.

Concernant l'échantillonnage dans le temps des indicateurs de services, nous avons fait le choix de les mesurer à une période unique, celle du débourrement de la vigne. Ce choix pose certaines questions quant à l'utilisation de certains indicateurs comme *proxy* de services pour la viticulture, notamment concernant les stocks d'eau et d'azote minéral du sol. En effet, les risques de perte de rendement liés aux stress hydriques et azotés sont surtout importants lors de la floraison de la vigne et non lors du débourrement (Guilpart et al., 2014). De plus, l'absorption d'azote par la vigne est relativement faible au débourrement, la plante mobilisant plutôt les réserves stockées avant la chute des feuilles pour la reprise de croissance (Conradie, 1983, 1980; Wermelinger, 1991). Dans cette thèse, **nous avons considéré ces indicateurs comme "indicateurs précoces" de fourniture de service**, en posant l'hypothèse que des stocks élevés d'eau et d'azote dans les sols au débourrement de la vigne réduisent les risques de stress hydriques et azotés à la floraison. De plus, cette période de mesure a permis la synchronie entre mesure de traits et indicateurs de services, pendant la période de pic de production de biomasse des espèces échantillonnées pour la mesure de traits. La caractérisation de la structure fonctionnelle des communautés étant destructive (CWM calculés avec la biomasse relative des espèces des communautés), **il n'a pas été possible de réaliser des mesures dynamiques**, par exemple pendant la phase juvénile de croissance des espèces, au débourrement, puis à la floraison de la vigne, pour la même communauté. Les stocks azotés et hydriques des sols résultant de processus dynamiques (infiltration de l'eau pendant les pluies, transpiration de l'eau par les plantes, minéralisation de la matière organique, prélèvements et restitutions par les plantes, Fig. 8.1), des mesures dynamiques auraient probablement permis d'expliquer plus finement les observations et de mieux décrire les services fournis par les espèces des communautés : vitesse d'installation et de production de biomasse, dynamique d'infiltration vs. prélèvement de l'eau et dynamique des prélèvements vs. restitutions d'azote par les communautés.

2.2.4 Échantillonnage spatio-temporel des espèces pour la mesure des traits

Plusieurs facteurs spatiaux sont susceptibles d'avoir influencé les valeurs de traits des espèces dans notre expérimentation, notamment l'historique des sols (stratégies SC, SCT et T) conduisant à des niveaux de matière organique et de reliquats azotés contrastés, ainsi que le

voisinage des espèces spontanées imposé par les semis. Certains traits peuvent être variables en fonction de ces conditions (e.g. hauteur, SLA, densité des racines) (Garnier et al., 2016; Siefert et al., 2015; Violle et al., 2012), et sont donc susceptibles de varier entre individus selon les conditions de sol ou de compétition (lumière et ressource du sol), sous la dépendance de l'histoire des sols et du voisinage des espèces. Dans cette thèse, nous avons fait l'hypothèse que **la variabilité interspécifique des traits était supérieure à la variabilité intraspécifique**, et avons ainsi mesuré 15 individus par espèce, prélevés aléatoirement dans la parcelle (en dehors des communautés) et considérés comme représentatifs des espèces décrites dans les communautés. L'emplacement exact des individus prélevés n'a pas été enregistré, et cette hypothèse n'a donc pas pu être testée.

De plus, les protocoles standardisés de mesure des traits recommandent de mesurer les traits sur des individus en conditions non-limitantes de ressources (Pérez-Harguindeguy et al. (2013); voir l'étude de Tribouillois et al. (2015b) également). Dans notre cas, les traits ont été mesurés au débourrement de la vigne, sous un feuillage très limité, les individus mesurés étaient donc bien exposés à la lumière. En revanche, l'essai n'a pas été fertilisé et les conditions édaphiques n'ont probablement pas été optimales pour la croissance de toutes les espèces. On peut néanmoins se poser la question de la pertinence d'optimiser les conditions de sol des espèces décrites par leurs traits dans le cadre d'une utilisation de l'approche fonctionnelle dans d'autres types de sol. Les espèces, selon leurs valeurs de traits, répondent différemment aux conditions environnementales dans lesquelles elles se développent, et **cette information est précieuse pour l'élaboration d'hypothèses généralisables sur les relations entre diversité des plantes dans les systèmes cultivés et la fourniture de services écosystémiques** par ces systèmes.

Il est également recommandé dans les protocoles de mesure de traits, de réaliser les mesures pendant la période végétative des espèces, à leur pic de production de biomasse (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Dans cette thèse, nous avons fait le choix de synchroniser la mesure des traits avec la mesure des indicateurs de fourniture de services : entre la description des espèces présentes dans les communautés, la détermination des espèces à prélever et les mesures de traits, certaines des espèces observées avaient démarré leur phase reproductive, ce qui a probablement influencé certaines valeurs de traits. Néanmoins, la période de mesure des traits (avril, au débourrement de la vigne) correspond bien au pic de production de biomasse de la majorité des espèces étudiées dans cette thèse.

3 Relations entre les marqueurs fonctionnels des communautés et les services écosystémiques qu'elles fournissent

3.1 Impacts de la végétation spontanée sur la diversité fonctionnelle des communautés

Les difficultés d'implantation des couverts semés ont souligné l'importance de la prise en compte de la végétation spontanée dans les communautés végétales mises en place par les viticulteur·rice·s. La réussite de l'implantation d'une culture de service est une question centrale pour la profession, surtout à travers les questions de dates de semis (avant/après vendange),

jusqu'aux questions d'irrigation des semis pour la levée des espèces dans les climats secs. La diversité "non contrôlée" provenant des espèces spontanées dans les parcelles viticoles est une réalité dont il faut tenir compte pour l'étude des services écosystémiques : les espèces semées sont susceptibles de se comporter différemment en culture pure ou bien associées avec une diversité d'adventices, et les adventices sont également susceptibles de fournir des services et dysservices (Kazakou et al., 2016). Le cadre proposé par Damour et al. (2018) intègre les espèces planifiées ainsi que la végétation spontanée, et semble donc pertinent pour l'évaluation des services écosystémiques fournis par les enherbements viticoles.

Cependant, la prise en compte de la végétation spontanée peut également complexifier l'étude des relations entre marqueurs fonctionnels de communautés végétales et les services qu'elles fournissent. En effet, **la recherche de relations statistiques présuppose d'observer une diversité de communautés**, que l'on met en relation avec une diversité de valeurs d'indicateurs de services mesurés. Or, la présence des espèces spontanées dans un même milieu (e.g. la parcelle viticole) est régulée par les conditions environnementales de ce milieu (e.g. ressources, pH, température, rayonnement), qui filtrent les espèces en fonction de leurs valeurs de traits. **Ce processus conduit à la convergence des traits des espèces partageant un même habitat, i.e. une plus forte similarité fonctionnelle entre ces espèces** (Garnier et al. (2016), Fig. 8.3).

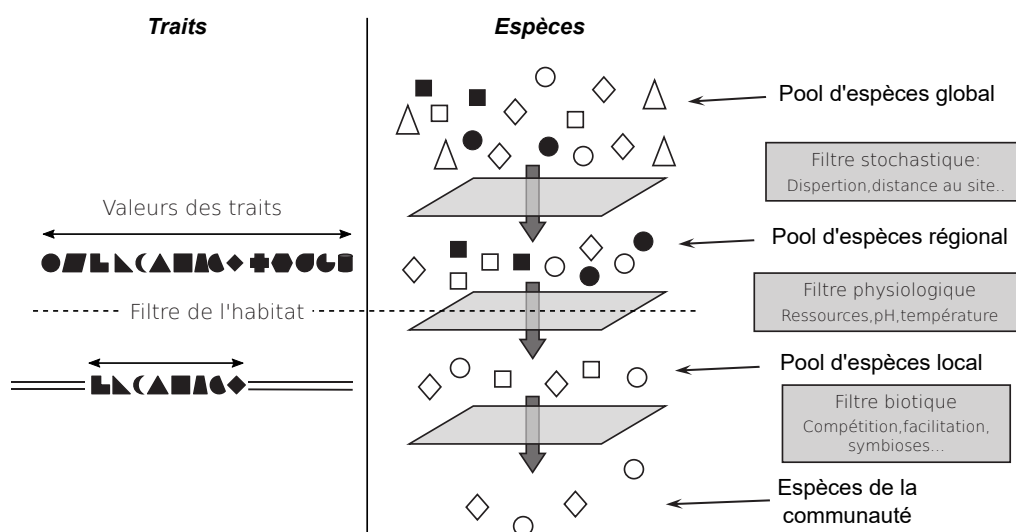


Figure 8.3 Illustration de la convergence des traits des espèces présentes dans un même habitat. Le filtre de l'habitat, ou filtre physiologique, conduit à une réduction du nombre d'espèces présentes dans cet habitat par rapport au pool d'espèces régional ou global. La convergence des traits correspond à la réduction de la gamme de valeurs de traits que l'on peut observer dans un habitat. Source : Garnier et al. (2016)

Dans cette thèse, des espèces provenant de la végétation spontanée étaient présentes dans un nombre important de communautés, **réduisant ainsi la gamme de valeurs des marqueurs fonctionnels calculés pour les communautés en comparaison avec la gamme de valeurs de traits des espèces semées** (Fig. 8.4). Néanmoins, la diversité induite par les semis a probablement permis d'observer une diversité de communautés suffisante pour mettre en évidence des relations entre les marqueurs fonctionnels et les indicateurs de services.

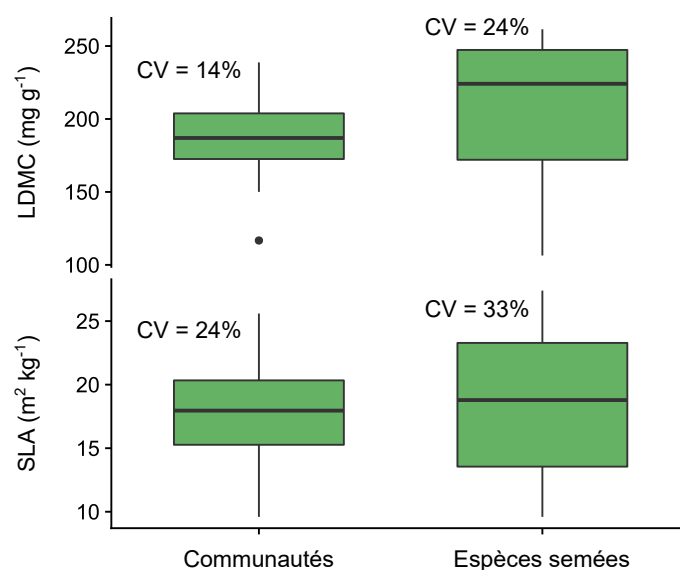


Figure 8.4 Comparaison des gammes de valeurs des marqueurs fonctionnels SLA et LDMC pour les espèces semées et les communautés formées des espèces semées et de la végétation spontanée

Le cadre proposé par Damour et al. (2018) est pertinent pour l'étude des enherbements viticoles, car il intègre la végétation spontanée dans la fourniture de services écosystémiques, indispensable dans des conditions difficiles d'implantation des espèces semées. Cependant, à une échelle locale, la végétation spontanée peut masquer la diversité fonctionnelle planifiée, par le processus de convergence fonctionnelle.

3.2 Fonctions des plantes et stratégies d'acquisition et conservation des ressources

Les marqueurs fonctionnels mis en relation avec les indicateurs de services ont permis d'identifier *i*) **certaines fonctions des plantes plus ou moins directement liées aux marqueurs mesurés**, *ii*) **des stratégies d'acquisition et conservation des ressources contrastées entre communautés et cohérentes avec les résultats observés**, ainsi que *iii*) **des familles d'espèces caractérisées par des marqueurs fonctionnels particuliers expliquant les services**. Nous revenons ici sur la nature des relations entre les marqueurs fonctionnels et les différents types d'indicateurs de service ainsi mis en évidence.

3.2.1 Stabilité structurale du sol

Nous avons vu que la stabilité structurale des agrégats de sols dépendait de plusieurs facteurs, tels que la teneur en carbone organique des sols, les propriétés texturales des sols, les microorganismes vivant dans les sols, les racines des plantes se développant dans les sols (Poirier et al., 2018). La procédure de sélection de modèles effectuée dans le Chapitre 3 a confirmé l'importance du carbone organique des sols pour expliquer les MWD dans des sols viticoles, mais

a également permis de mettre en évidence une relation positive entre des marqueurs fonctionnels racinaires, le diamètre et la densité des tissus racinaires (RTD), et les MWD. Ces résultats sont cohérents avec de précédentes études montrant les relations entre le diamètre, la densité des racines et la stabilité structurale du sol (Erktan et al., 2016), à travers des interactions entre les racines et les microorganismes favorisant les processus de stabilisation (Jastrow et al., 1998), la concentration des racines en composé solubles, hémicellulose ou carbone, favorisant divers processus de stabilisation des sols (Le Bissonnais et al., 2017; Poirier et al., 2018, 2017; Roumet et al., 2016). Bien que les "effets" du diamètre et de la densité racinaire sur la stabilité structurale du sol soient ici indirects, **ces marqueurs fonctionnels permettent néanmoins d'identifier des propriétés fonctionnelles racinaires favorisant les processus de stabilisation des sols.**

Les relations entre marqueurs fonctionnels des communautés et les stocks d'eau du sol mesurés au débourrement de la vigne sont probablement dues à des effets plus directs des communautés, liés aux stratégies d'acquisition et conservation des ressources hydriques et azotées des plantes.

3.2.2 Stocks hydriques et azotés

Les stocks hydriques ont montré des relations négatives avec la longueur spécifique racinaire et la proportion de racines fines des communautés, deux traits positivement liés à l'acquisition des ressources du sol (Fort et al., 2017; Freschet and Roumet, 2017; Reich, 2014). **Le taux de matière sèche des plantes (feuilles + tiges, DMC) a quant à lui montré une relation positive avec le stock d'eau, et a semblé pertinent pour décrire les stratégies d'acquisition et conservation des ressources à l'échelle des communautés incluant des espèces semées** (Garnier et al., 2007; Tribouillois et al., 2015b). Les relations mises en évidence avec le stock d'azote des sols ont révélé une relation positive entre les stocks d'azote au débourrement et le SLA et la teneur en azote des communautés. Cette relation est contre-intuitive, des forts SLA étant généralement associés à des stratégies acquisitives des ressources (Reich, 2014). Cependant, ces traits ont particulièrement été observés chez les Fabaceae dans notre expérimentation, expliquant vraisemblablement ces résultats (voir section 3.3).

3.2.3 Biomasse et taux de couverture

Les relations entre la biomasse et le taux de couverture des communautés et leurs propriétés fonctionnelles sont liées aux stratégies d'acquisition et de conservation des ressources des plantes. En effet, la biomasse a été négativement liée au DMC et au LDMC des communautés (traits "conservatifs", Garnier et al. (2007); Wilson et al. (1999)), tandis que le DMC et le SLA ont montré des relations respectivement négatives et positives avec le taux de couverture des communautés. En revanche, les relations entre ces deux indicateurs et les marqueurs fonctionnels racinaires indiquent plutôt des relations contre-intuitives par rapport aux stratégies des plantes : la biomasse a été négativement liée au SRL et VFR des communautés, et le taux de couverture positivement et négativement lié au diamètre racinaire et au SRL, respectivement. Ici encore, des explications ont pu être trouvées au regard des différentes familles botaniques étudiées.

L'approche fonctionnelle a permis de décrire différents effets des communautés végétales sur la fourniture de services : des effets directs liés au prélèvement des ressources par les plantes (stratégies d'acquisition vs. conservation), et des effets indirects illustrés par les liens entre marqueurs fonctionnels, physiologie des plantes et interactions avec les microorganismes. Cependant, les particularités fonctionnelles de certaines familles botaniques doivent être prises en compte pour la bonne interprétation de certaines relations entre marqueurs fonctionnels et indicateurs de fourniture de service.

3.3 Rôle des familles botaniques dans les relations traits-services

Certaines propriétés fonctionnelles sont partagées par les espèces d'une même famille, et il semble important de les étudier pour l'interprétation des relations entre les marqueurs fonctionnels des communautés et les indicateurs de services. **Les légumineuses (Fabaceae) sont notamment caractérisées par des diamètres de racines fines (i.e. <2 mm) élevés, des faibles SRL, une concentration des racines en azote et en carbone élevée, une faible densité racinaire et une faible proportion de la biomasse totale allouée aux racines** (Roumet et al., 2008). Les légumineuses sont également connues pour leur symbiose avec des bactéries fixatrices d'azote atmosphérique et produisent des biomasses riches en azote, aux C/N faibles (e.g. Couëdel et al. (2018b)). Les graminées (Poaceae) montrent généralement des traits racinaires opposés (Roumet et al., 2016, 2008), et produisent des biomasses aux C/N plus élevés.

D'une part, les légumineuses ont été surreprésentées dans les sols historiquement enherbés (stratégie SC), comportant des reliquats azotés élevés, et les graminées dans les sols historiquement travaillés (T), plus pauvres en reliquats azotés et matière organique. D'autre part, les traitements n'ont pas été fertilisés, et les plus hautes valeurs de carbone organique des sols observées dans la parcelle restent relativement faibles comparées à d'autres milieux (Erktan et al., 2016; Salomé et al., 2016). Nous avons ainsi observé d'**importantes différences de développement entre les espèces de ces deux familles**, et certaines des relations observées ont dû être mises en regard de ce biais, notamment celles concernant le diamètre racinaire, la densité de longueur et le MWD (Chapitre 3), ou celles liant la profondeur et la densité du système racinaire et le stock d'eau (Chapitre 4). La relation positive entre SLA, teneur en azote des parties aériennes, et stocks d'azote des sols, ou la relation négative entre production de biomasse et marqueurs racinaires "acquisitifs" sont également la conséquence de ces particularités rencontrées chez les Fabaceae.

L'approche fonctionnelle a cependant permis de révéler des axes de variation de traits dépassant les familles des espèces (Fig. 8.5). Par exemple, le stock d'azote du sol semble effectivement bien influencé par les légumineuses (faible consommation de l'azote du sol, restitutions d'azote au sol pendant la croissance), mais la production de biomasse ou les stocks hydriques du sol ont montré une relation avec le taux de matière sèche des plantes qui semble moins dépendant de la famille des espèces (Fig. 8.5). L'approche comparative a notamment permis de remarquer l'espèce *Medicago lupulina* pour sa bonne capacité à couvrir le sol et sa faible consommation d'eau due à une faible densité de racines en profondeur et une stratégie plus conservative que d'autres légumineuses, à l'image de *Vicia villosa* (voir Chapitre 4). Il est cependant important de mesurer les traits permettant de décrire les particularités des légumineuses,

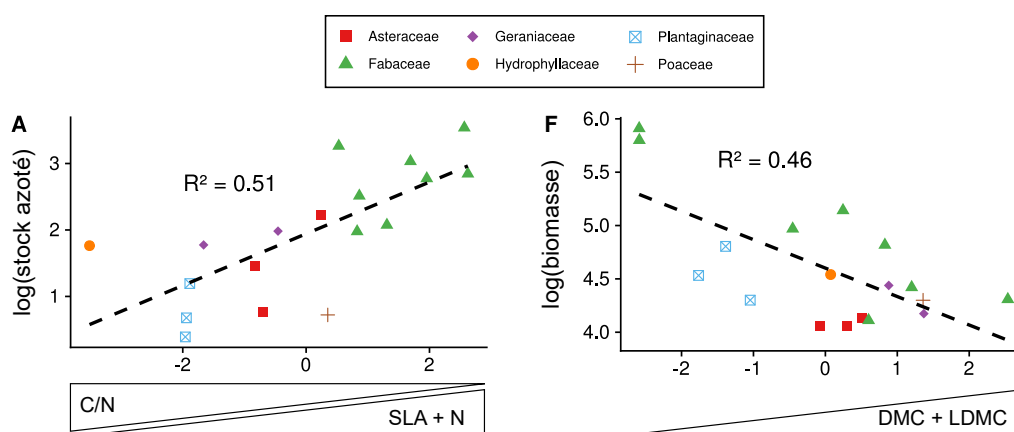


Figure 8.5 Relations entre le stock d'azote du sol et les axes des ACP conduites dans le chapitre 5

notamment de leurs systèmes racinaires, afin d'améliorer certains résultats et faciliter leur interprétation. Par exemple, **la mesure de la concentration en azote, ou en composés solubles des racines, aurait probablement permis une meilleure explication de la stabilité structurale des agrégats qu'avec le seul diamètre moyen des racines** (Poirier et al. (2017), Chapitre 3). De même, l'intégration de marqueurs racinaires physiologiques aurait probablement permis de mieux décrire les systèmes racinaires des communautés au regard du spectre d'économie racinaire (Roumet et al., 2016).

Les particularités fonctionnelles de certaines familles botaniques peuvent compliquer l'interprétation de certaines relations entre marqueurs fonctionnels et indicateurs de fourniture de service au regard des stratégies des espèces, et il est important de prendre cet élément en considération lors du choix des indicateurs de services afin d'éviter les interprétations erronées.

4 Évaluer et prédire les services écosystémiques fournis par les espèces sur la base de leurs traits ?

Un des objectifs de l'approche fonctionnelle consiste à pouvoir évaluer et/ou prédire les conséquences de modifications de la diversité des écosystèmes (changement climatique et/ou interventions humaines) en termes de fourniture de services écosystémiques. Nous discutons à présent de la variabilité des traits, de la validité de l'approche fonctionnelle pour les espèces semées ainsi que de la qualité des relations mises en évidence dans cette thèse, ces questions étant importantes pour la mise en œuvre de l'approche fonctionnelle pour évaluer et modéliser les services écosystémiques dans les agrosystèmes.

4.1 Variabilité spatio-temporelle des traits

Les traits des individus peuvent varier dans le temps et l'espace, sous l'influence de facteurs génétiques, environnementaux (biotiques ou abiotiques) ou encore ontogéniques (Garnier et al.,

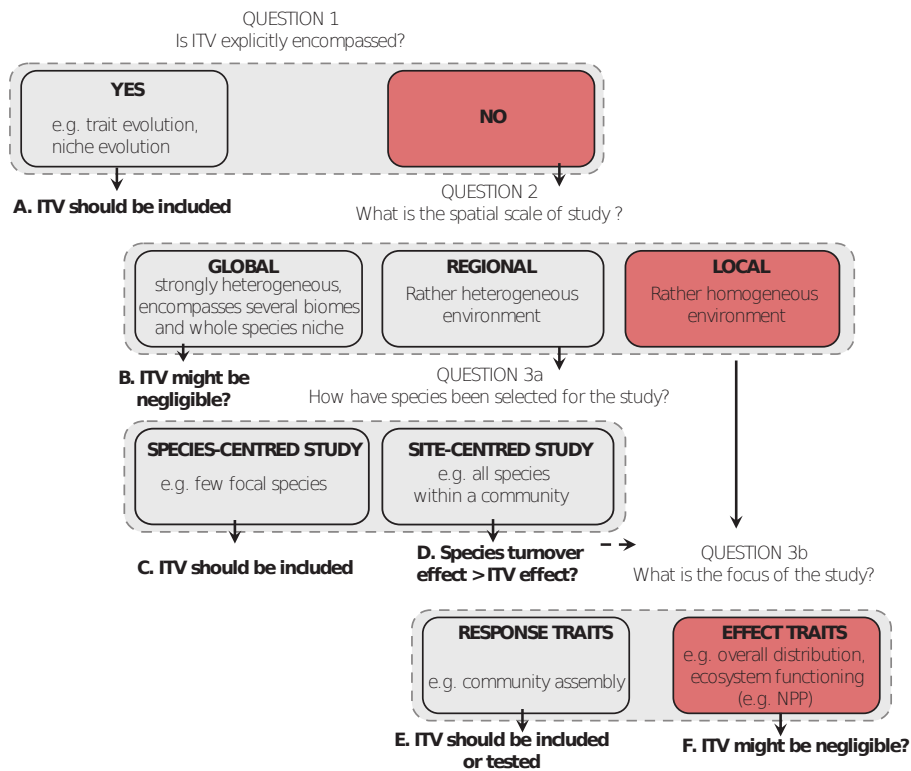


Figure 8.6 Arbre de décision proposé par Garnier et al. (2016) pour la prise en compte de la variabilité intraspécifique des traits selon les processus étudiés. La situation correspondant à cette thèse a été colorée en rouge

2016). La capacité d'un même génome à produire plusieurs phénotypes en fonction des facteurs environnementaux est appelée la plasticité phénotypique, qui est variable entre les différents individus d'une même espèce. Ces différents facteurs de variation des traits génèrent une variabilité intraspécifique des traits (ITV), qui complexifie l'utilisation des traits pour évaluer et prédire les services écosystémiques dans les agrosystèmes.

En effet, **l'approche fonctionnelle basée sur les traits moyens des espèces suppose que la variabilité interspécifique soit plus importante que la variabilité intraspécifique**, afin de discriminer de manière fiable les espèces (McGill et al., 2006), et que la hiérarchie entre les espèces se conserve dans des environnements variés (Lavorel et al., 2007). Ces hypothèses ont été confirmées dans de précédentes études, comparant les traits des espèces à travers des environnements et périodes temporelles variés (e.g. Garnier et al. (2001); Kazakou et al. (2014); Roche et al. (2004)). Cependant, certaines études ont révélé que cette hypothèse n'était pas toujours vérifiée, et que la prise en compte de la variabilité intraspécifique des traits était indispensable dans certains contextes ou pour certains objectifs (e.g. Albert et al. (2011); Siefert et al. (2015); Violle et al. (2012)). Violle et al. (2012) stipulent notamment que la prise en compte de cette variabilité permet d'améliorer les prédictions d'évolution de la diversité de certains écosystèmes, ainsi que leur fonctionnement. Ces travaux ont ainsi tenté de définir les situations dans lesquelles il est important de prendre en compte cette variabilité (Fig. 8.6).

Dans cette thèse, nous avons développé une approche fonctionnelle basée sur les traits moyens des espèces et les traits agrégés à l'échelle de la communauté (CWM). Nous avons ainsi testé la variabilité temporelle des traits et la hiérarchie des espèces à différentes périodes et avons confirmé que **les espèces expliquaient la plus grande part de variance des marqueurs fonctionnels, et que la variabilité interspécifique des traits était supérieure à la variabilité intraspécifique** (Chapitre 6). Les espèces ayant été prélevées aléatoirement dans différents inter-rangs de la parcelle viticole expérimentale, il ne nous a pas été possible de tester la variabilité spatiale des traits entre les différents historiques de gestion des sols. Ce chapitre a également révélé certaines différences de comportement entre espèces semées et spontanées, qu'il nous semble important d'étudier dans l'objectif de généraliser l'approche fonctionnelle à toutes les espèces des agrosystèmes.

4.2 Espèces semées vs. espèces spontanées

L'étude de la variabilité temporelle des traits a en effet permis d'observer des **différences entre espèces semées et espèces spontanées**. Ces différences peuvent là aussi complexifier la mise en œuvre d'un cadre d'analyse général incluant espèces semées et spontanées.

Les espèces semées ont notamment montré de plus fortes variations interannuelles que les espèces spontanées (Chapitre 6). La comparaison des valeurs de traits mesurés en avril et juin 2018 a également montré que les espèces semées présentaient une plus faible variation intersaisonnière de SLA, et une plus forte variation de LDMC que les espèces spontanées. De plus, **les espèces semées ont montré une meilleure conservation des classements entre espèces par rapport aux spontanées** (Chapitre 6). La sélection génétique des espèces semées exercée par les humains a permis d'optimiser les traits des espèces liés à l'acquisition des ressources (Milla et al., 2017; Roucou et al., 2018), expliquant probablement la **plus grande réponse des**

espèces semées à une augmentation de la ressource en eau entre 2017 et 2018. La meilleure conservation de la hiérarchie entre espèces provient probablement de la **moindre variabilité génétique entre les individus d'une même variété.**

L'approche comparative semble ainsi robuste pour les espèces cultivées, confirmant les résultats de Tribouillois et al. (2015b) sur 36 espèces cultivées. En revanche, les stratégies écologiques identifiées par rapport à des axes de variation de traits (e.g. LES, RES) ne semblent pas aussi clairement définies pour les espèces cultivées. En effet, **nous n'avons pas retrouvé de corrélation entre le LDMC et le SLA, qui représentent des traits clés du spectre économique foliaire** (Wright et al. (2004); Garnier et al. (2016), Fig. 1.19). Dans cette thèse, **les marqueurs fonctionnels liés aux taux de matière sèche des communautés (DMC et LDMC) nous ont semblés plus pertinents pour décrire les stratégies d'acquisition et conservation des ressources que le SLA**, ce qui corrobore à nouveau les résultats de Tribouillois et al. (2015b). Tribouillois et al. (2015b) suggèrent ainsi que la domestication a exercé une plus forte contrainte sur le LDMC que le SLA, "forçant" le trait vers de plus faibles valeurs, moins variables, que les espèces sauvages. Ces hypothèses semblent également valides pour **le DMC, qui a montré un meilleur pouvoir explicatif des indicateurs de services que le LDMC à l'échelle des communautés.** La combinaison de la présence d'espèces "domestiquées" dans chaque communauté et de la convergence fonctionnelle des espèces spontanées expliquent probablement l'absence des relations entre les différents traits du spectre économique foliaire.

Les systèmes racinaires ont été décrits directement à l'échelle des communautés, et nous n'avons pas pu entrer dans le même niveau de détail que pour les traits aériens. Cependant, les marqueurs racinaires nous ont semblé pertinents pour décrire les stratégies d'acquisition et conservation des ressources hydriques, mais l'absence de mesure de traits physiologiques n'a probablement pas permis d'expliquer les variations de stocks azotés, très influencées par les légumineuses.

4.3 Qualité des relations mises en évidence

Dans cette thèse, la séparation du jeu de données selon les différentes stratégies de gestion des sols a réduit le nombre de quadrats inclus dans les modèles (SC : 18; SCT : 10; T : 10), limitant probablement la portée et la généralisation possible de ces résultats. Néanmoins, **les marqueurs fonctionnels des communautés ont tout de même permis d'obtenir des modèles significatifs**, et ont montré de **fortes contributions aux coefficients de déterminations des modèles**, compris entre 0,21 et 0,81 sur l'ensemble des modèles testés dans cette thèse. Ces résultats suggèrent de poursuivre des travaux similaires, dans des systèmes de culture variés, afin de pouvoir proposer des règles plus générales et robustes de fonctionnement des communautés végétales. D'autres méthodes statistiques, telles que l'analyse de pistes et les modèles d'équation structurelles, peuvent s'avérer puissantes pour déterminer des relations de causes à effet entre variables (Shipley, 2002).

Selon les indicateurs de service étudiés, les modèles explicatifs ont atteint des coefficients de détermination relativement variés. Concernant les modèles explicatifs de la stabilité structurale des agrégats de sol, les modèles incluant les marqueurs racinaires seuls ($R^2 \approx 0,25$) n'ont pas permis d'obtenir des coefficients de détermination satisfaisants pour un objectif de prédiction.

Les résultats se sont montrés meilleurs en incluant le carbone organique ($R^2 = 0,56$ pour le meilleur modèle), mais les marqueurs morphologiques racinaires ne permettent probablement pas de décrire les processus de stabilisation des sols avec précision. Les axes des ACP inclus dans les modèles testés dans le chapitre 5 ont montré de fortes contributions des marqueurs fonctionnels pour expliquer le stock d'azote du sol et la biomasse des communautés en conditions de sol similaires. Cependant, **les coefficients de détermination des modèles, 0,50 pour le meilleur modèle explicatif des stocks azotés et 0,62 pour la biomasse, semblent encore faibles pour un objectif de modélisation basé uniquement sur les traits étudiés dans cette thèse.** Il serait intéressant de tester une procédure de sélection de modèle sur ce jeu de données afin d'étudier le pouvoir explicatif des traits individuellement et non des axes d'ACP. En revanche, les modèles prédictifs des stocks hydriques des sols et des taux de couverture des communautés ont montré des coefficients de détermination relativement élevés : le DMC et la profondeur racinaire (D80) ont permis d'expliquer 75% de la variabilité des stocks hydriques (stratégie SCT), tandis que la combinaison du DMC, SLA, VFR et D80 a permis d'expliquer 81% de la variabilité des taux de couverture (stratégie SC).

La variabilité intraspécifique des traits, et les différences de réponse des traits entre espèces cultivées sélectionnées par les humains et la végétation spontanée des agrosystèmes, sont des facteurs qui complexifient la mise en œuvre d'un cadre d'analyse unique et général incluant espèces semées et spontanées. La qualité des modèles testés dans cette thèse a permis d'expliquer une part significative des variations des indicateurs de fourniture de services, mais peut s'avérer limitante pour des objectifs de prédiction. Des travaux de recherches sont nécessaires pour répondre à ces questions.

5 Apports de l'écologie fonctionnelle pour l'étude des services écosystémiques dans les systèmes de culture

5.1 Simplifier la description de la diversité des espèces

L'intérêt de l'approche fonctionnelle basée sur la description des marqueurs fonctionnels des espèces et communautés réside notamment dans la possibilité de **simplifier la description de la diversité des plantes dans les écosystèmes**, tout en conservant un caractère informatif sur leurs fonctions dans des milieux divers. Dans cette thèse, une quarantaine d'espèces ont ainsi pu être décrites à partir de 12 marqueurs (Tableaux 2.9, 2.10) liés à des fonctions d'acquisition et conservation des ressources des plantes. La diversité des 38 communautés étudiées a également pu être appréhendée par le calcul des CWM, moyenne pondérée des traits moyens des espèces d'une communauté, ainsi que leur abondance relative dans ces communautés (Garnier et al., 2004; Ricotta and Moretti, 2011). Cette description pourrait toutefois être améliorée par l'intégration de métriques de diversité fonctionnelle (Laliberte and Legendre, 2010; Ricotta and Moretti, 2011), ou l'intégration de la variabilité des traits à l'échelle des espèces ou des communautés (Albert et al., 2011; Violle et al., 2012). Enfin, l'approche fonctionnelle permet également de **décrire la flore spontanée dans les systèmes cultivés, dont les caractéristiques botaniques**

et agronomiques sont parfois peu connues des agronomes et peu intégrées aux modèles biophysiques.

5.2 Une méthode robuste pour la comparaison des espèces et de leurs fonctions

Les relations mises en évidence dans cette thèse sont **cohérentes avec les fonctions des plantes décrites dans les travaux d'écologie fonctionnelle**, confirmant la robustesse de l'approche dans les systèmes agricoles (Tribouillois et al., 2015b). De plus, les marqueurs fonctionnels pourraient permettre de décrire des processus plus fins que des marqueurs "agronomiques" (biomasse, taux de couverture), dû à leur plus étroite relation avec la physiologie des plantes.

Dans cette thèse, nous avons également confirmé la capacité de l'approche fonctionnelle à discriminer les espèces entre elles (Chapitre 6). Dans des études à échelle locale, nous suggérons tout de même que ce potentiel est fortement conditionné par l'introduction d'une diversité d'espèces cultivées dans des études à échelle locale, **la convergence fonctionnelle de la flore spontanée ayant pour conséquence la diminution de la diversité fonctionnelle des communautés d'une même parcelle agricole** (à même niveau de ressources et perturbations).

Cette thèse et plusieurs études confirment également la conservation de la hiérarchie entre espèces, classées sur la base de leurs traits, dans le temps et dans l'espace (e.g. Garnier et al. (2001)). Cependant, nous avons remarqué que cette hiérarchie n'était pas parfaitement conservée (coefficients de Spearman $\approx 0,8$), et qu'à l'échelle d'un faible nombre d'espèces les tests n'étaient pas significatifs. La robustesse de l'approche semble ainsi contrainte à l'étude d'un nombre important d'espèces diversifiées.

5.3 Complémentarité avec l'agronomie pour la modélisation des services

Étudier les espèces par rapport à des axes de variations continus de traits liés aux fonctions de ces espèces permet également l'utilisation de méthodes statistiques puissantes, et offre un meilleur potentiel pour la propositions d'hypothèses généralisables qu'une approche taxinomique (Duarte et al., 1995), notamment pour l'étude de mélanges d'espèces (e.g. Holmes et al. (2017); Finney et al. (2017)). **La constitution de bases de données de traits d'espèces cultivées et d'adventices des agrosystèmes, dans une large gamme pédoclimatique, permettrait probablement de tester de telles hypothèses et mieux comprendre la performance des espèces cultivées dans des milieux variés** (Martin and Isaac, 2015).

Dans cette thèse, l'utilisation des marqueurs fonctionnels seuls n'a pas toujours permis d'obtenir des coefficients de détermination élevés dans les modèles explicatifs. En revanche, les parts de variabilité expliquées par les marqueurs dans les modèles soulignent leur caractère informatif sur les fonctions des plantes et leurs impacts sur les services. De plus, **l'inclusion de marqueurs fonctionnels dans certains modèles pourrait améliorer leur pouvoir explicatif** (Tribouillois et al., 2015b,a; Finney et al., 2016). Certains modèles de culture intègrent déjà des caractéristiques fonctionnelles des espèces cultivées (e.g. Justes et al. (2009); Tribouillois et al. (2015a)), et il serait intéressant de poursuivre des travaux similaires à ceux conduits dans cette thèse pour tester le potentiel de l'approche fonctionnelle pour améliorer les prédictions des modèles de culture (e.g. levée, vitesse de croissance des espèces, prélèvement des ressources).

À titre d'exemple, la mise en évidence de relations entre marqueurs fonctionnels racinaires et l'acquisition des ressources hydriques et azotées pourrait permettre de modéliser les flux d'eau et azote dans des agrosystèmes très diversifiés, incluant notamment la végétation spontanée.

L'élaboration de tels modèles permettrait notamment de simuler une large gamme de conditions pédoclimatiques, et ainsi d'évaluer les services fournis par les communautés végétales des agrosystèmes dans un contexte de changement climatique.

L'approche fonctionnelle permet de simplifier la description de la diversité végétale dans les agrosystèmes, et consiste en une méthode valide pour la comparaison d'espèces et de communautés complexes. Des travaux combinant agronomie et écologie fonctionnelle sont cependant nécessaires pour mettre à l'épreuve cette approche dans une large gamme d'agrosystèmes et identifier les marqueurs pertinents pour l'évaluation des services écosystémiques fournis par ces systèmes. L'intégration des propriétés fonctionnelles des plantes pourrait améliorer la modélisation des systèmes de culture complexes et des services qu'ils fournissent.

6 Perspectives de recherches et implications futures pour la conception de systèmes viticoles enherbés

6.1 Élaborer des bases de données sur les traits des espèces et les relations traits-services

Le travail d'élaboration de bases de données de traits d'espèces cultivées et variables pédoclimatiques, conjointement à la mise en évidence de relations entre propriétés fonctionnelles des communautés végétales et services écosystémiques est une étape nécessaire pour la mise en œuvre de l'approche fonctionnelle en lien avec la fourniture de services dans les agrosystèmes (Martin and Isaac, 2015; Damour et al., 2018). Ce travail devrait se faire à travers la collaboration entre agronomes et écologues, car la complémentarité des deux approches semble indispensable pour l'étude des agroécosystèmes diversifiés, intégrant des niveaux d'organisation variés (Duru et al. (2015), Fig. 8.7). En effet, les interventions techniques réalisées par les agriculteur·rice·s dans les systèmes de culture sont susceptibles d'affecter différemment les espèces cultivées et spontanées, en termes d'abondance et/ou de caractéristiques fonctionnelles (Damour et al., 2018). La compréhension des règles de décisions conduisant à ces interventions est nécessaire à la bonne description du fonctionnement de ces agroécosystèmes (Duru et al. (2015), Fig. 8.7).

De même, les indicateurs de services ne sont probablement pas de même nature selon le type de service visé : pour les systèmes agricoles exclusivement, pour la société ou bien une combinaison des deux (Zhang et al., 2007; EFESE, 2016). Notamment, **les échelles spatio-temporelles peuvent différer entre ces deux "types" de services** : un travail d'élaboration d'indicateurs de services écosystémiques, et probablement de standardisation des méthodes de mesure, est nécessaire. Dans les systèmes de culture, les indicateurs manipulés par les agronomes, stocks hydriques et azotés des sols, ou des indicateurs de stress (e.g. Celette and Gary (2013), INN, FTSW) mesurés à des périodes clé pour les cultures, pourraient être intéressants à manipuler

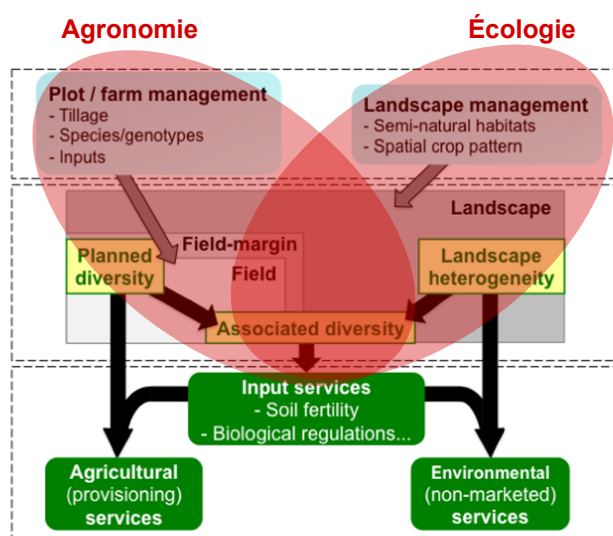


Figure 8.7 Diagramme des relations entre services écosystémiques fournis par les agrosystèmes. Les cercles rouges indiquent les éléments plutôt concernés par l’agronomie ou l’écologie, et soulignent la complémentarité entre ces deux disciplines pour l’évaluation des services écosystémiques dans les agrosystèmes. Adapté de Duru et al. 2015

dans de telles approches. Un tel travail permettrait de **mutualiser les résultats obtenus dans des situations diverses, et de tester ainsi des relations plus générales entre structure fonctionnelle des communautés végétales, fonctionnement des communautés et de fourniture de services écosystémiques**. Cela pourrait notamment conduire à des simulations d’enherbement dépassant le cadre des parcelles agricoles (e.g. bassins versants, régions), permettant ainsi de s’adresser de manière plus pertinente aux décideur·se·s.

6.2 Variabilité et effets des traits des espèces cultivées

Nous avons montré dans cette thèse que l’approche fonctionnelle était robuste pour les espèces cultivées, confirmant de précédents résultats (Tribouillois et al., 2015b). Nos résultats ont également montré que **la hiérarchie entre espèces cultivées, basée sur des classements de leurs traits, se conservait parfois mieux pour les espèces cultivées que les espèces spontanées**. La domestication des espèces dans les agrosystèmes implique cependant d’étudier plus profondément les particularités fonctionnelles de ces espèces (syndrômes économiques foliaire/racinaire, variabilité des traits. Les espèces cultivées pourraient en effet montrer d’autres types de syndromes fonctionnels que ceux déjà décrits dans les travaux d’écologie fonctionnelle (Milla et al., 2014; Roucou et al., 2018; Tribouillois et al., 2015b).

La description de la réponse des traits des espèces cultivées à des gradients de ressources et climats contrastés, et de la conséquence de cette variabilité sur les traits d’effet des espèces est également une étape nécessaire. A titre d’exemple, Holmes et al. (2017) ont récemment comparé les performances de production de biomasse et limitation des adventices de 12 espèces de cultures de service, et ont notamment observé une production de biomasse plus élevée pour l’orge et la moutarde comparées à la féverole. Au cours des expérimentations conduites dans

cette thèse, la vesce et la féverole ont montré les plus forts niveaux de production de biomasse et de limitation des adventices, contrairement à la moutarde et aux graminées. Il serait intéressant d'intégrer une approche fonctionnelle à ce type d'études agronomiques : un tel travail permettrait ainsi de comprendre le lien entre les performances des espèces cultivées dans divers systèmes de culture et leurs marqueurs fonctionnels, de décrire des règles d'assemblage entre espèces cultivées et spontanées, et tâcher d'élaborer des règles générales expliquant le fonctionnement des communautés et leurs impacts sur la fourniture de services écosystémiques.

6.3 Dynamique des marqueurs fonctionnels et des services

Dans cette thèse nous n'avons pas pu intégrer d'analyse dynamique de la structure fonctionnelle des communautés et des indicateurs de services. En revanche, les indicateurs mesurés dans cette thèse n'ont pas tous été élaborés sur les mêmes pas de temps (Tableau 8.1) : l'étude de la dynamique de la structure fonctionnelle des communautés des agrosystèmes, conjointement au suivi de l'évolution des indicateurs de fourniture de service permettrait probablement d'**affiner la compréhension des processus réalisés sur différentes échelles temporelles**. Les services écosystémiques n'étant pas tous attendus aux même périodes (Garcia et al., 2018), il semble important de mettre à l'épreuve l'approche fonctionnelle à différentes périodes des campagnes agricoles, afin d'**élaborer une méthodologie pertinente pour évaluer les services rendus par la diversité végétale des agrosystèmes** par cette approche.

Table 8.1 Principaux déterminants et mémoire des indicateurs de fourniture de services mesurés dans la thèse

Indicateurs	Principaux déterminants à l'échelle d'une campagne viticole	Échelle temporelle ou mémoire de l'indicateur. N min : azote minéral; TC : taux de couverture
Stock H ₂ O 0-100 cm	Climat, ruissellement, infiltration, évapotranspiration des plantes	Échelle courte : indicateur déterminé par des processus durant la campagne (hypothèse de démarrage de la campagne au point de flétrissement)
Stock N min. 0-40 cm	Climat, lixiviation, engrais, amendements organiques et/ou minéralisation de la matière organique du sol, prélèvement par les plantes	Échelle longue : indicateur déterminé par des processus durant la campagne + déterminés sur un temps long (accumulation de matière organique du sol)
Stabilité structurale	Climat, activité microbienne, interactions chimiques impliquant le carbone organique du sol, exsudats racinaires, action physique des racines	Échelle longue : indicateur déterminé par des processus durant la campagne + déterminés sur un temps long (constitution du stock de carbone organique du sol)
Biomasse & TC	Climat, fertilité du sol, propriétés fonctionnelles des espèces	Échelle mixte : croissance des espèces durant la campagne, mais fertilité du sol déterminée sur un temps long (accumulation de matière organique du sol)

6.4 Choix des espèces de cultures de services

La mise en évidence de relations entre les marqueurs fonctionnels des plantes et les services écosystémiques fournis par les systèmes de culture présente un intérêt certain pour le choix des espèces semées par les agriculteur·rice·s. En effet, ces travaux pourraient conduire à élaborer un outil d'aide au choix d'espèces de cultures de services, à l'image de l'outil SimServ (INRA (2010), <http://toolsforagroecology.antilles.inra.fr/simserv/>) en cours d'élaboration par l'INRA. L'outil calcule l'aptitude des plantes à rendre un service dans un contexte donné. L'écologie fonctionnelle permettant de comprendre la valeur sélective des espèces dans différents milieux, la multiplication des études traits-services pourrait aboutir à ce type d'application.



Figure 8.8 "Revue de presse" : couverture de Réussir Vigne datant de février 2018, et article trouvé sur mon-viti.com à propos des semenciers et des cultures de service. Source : <https://www.mon-viti.com/articles/viticulture/les-semenciers-investissent-dans-les-couverts-temporaires-pour-la-vigne>, article consulté le 25/09/2018

De même, l'identification de traits des plantes liés à leur capacité à fournir des services est également susceptible d'intéresser les entreprises de **sélection variétale** (Fig. 8.8). En effet les controverses actuelles autour des pesticides en agriculture et notamment de l'usage du glyphosate (Fig. 8.8) poussent ces entreprises à anticiper l'interdiction des herbicides à venir, pour proposer aux viticulteur·rice·s des mélanges d'espèces destinés à la production de services. **De futurs travaux de sélection pourraient être ainsi conduits pour améliorer les traits de certaines plantes afin d'optimiser la fourniture de services écosystémiques avec ces espèces.** De même, la métrique des CWM semble adaptée à la conception de mélanges aux profils fonctionnels diversifiés et complémentaires (Justes and Richard, 2017; Justes et al., 2014).

6.5 Pilotage des services écosystémiques

Réussir Vigne RÉUSSIR VIGNE LA PASSION DE LA VIGNE ET DU VIN

ACCUEIL » VITICULTURE » EN FRANCE

Réussir vignes 01 octobre 2015 à 08h00 | Par Isabelle Montigaud

Viticulture Légumineuses Graminées Adventices Enherbement Couvert Vert

Les critères de choix pour réussir l'enherbement

Enherbement semé, spontané, mixte avec des espèces plus ou moins concurrentielles... difficile d'y voir clair entre les différentes solutions. Voici quelques pistes pour réussir un enherbement, en fonction du climat et des objectifs de production.

Abonnez-vous Réagir Imprimer Envoyer

1 - Enherbement spontané : peu contraignant et peu coûteux mais à surveiller

Du fait de son faible coût et de ses faibles contraintes, l'enherbement spontané est le plus répandu dans le vignoble. « C'est un mode d'entretien qui nécessite malgré tout de bien observer la flore présente, relève Eric Lhelgouach, de la chambre d'agriculture du Vaucluse. En présence majoritaire de plantes à forte croissance en hauteur (érigéron, amarante, chénopode...) et/ou vivaces (mauves, chiendent, sorgho d'alep...), le couvert végétal peut être détruit avant la floraison pour limiter la concurrence ». « Ce type d'enherbement offre par ailleurs une certaine souplesse par rapport à l'année, remarque Xavier Delbuech de l'IFV, car en fonction du climat, de la vigueur du couvert végétal et donc de la concurrence observée avec la vigne, il est possible d'ajuster la date de destruction et la densité de semis ».

2 - Enherbement semé : choisir les espèces en fonction des objectifs

« Le semis est recommandé lorsque le viticulteur souhaite atteindre un objectif précis que l'enherbement naturel ne peut satisfaire, précise Xavier Delbuech, comme l'augmentation du taux de matière organique, la maîtrise d'espèces indésirables ou encore l'amélioration des taux d'azote assimilable. » Il convient de choisir des espèces pluriannuelles avec des cycles de développement différents comme les légumineuses (contribution au stock d'azote minéral du sol), les graminées (fort pouvoir couvrant et augmentation de la portance des sols), les crucifères (action sur la structure du sol), ou encore des espèces sauvages (pour diversifier les ressources florifères). Dans le Sud-Ouest, des essais ont été mis en place avec des mélanges de graminées pérennes choisies pour leur concurrence limitée (fétuque rouge, fétuque ovine, koelerie, dactyle, pâturin des prés). « Les premiers résultats montrent qu'il est difficile de discriminer les différents types de couverts végétaux, souligne Laure Gontier de l'IFV, même si les mélanges à base de koelerie se sont distingués les premières années par leur impact le plus faible sur la vigueur. D'autres essais sont en cours avec des espèces annuelles, à auto-resemis et cycle décalé avec la vigne, afin de limiter la concurrence hydro-azoté printanière et estivale. » Dans la Drôme, une expérimentation a été mise en place de 2010 à 2014 avec des espèces peu concurrentielles comme le brème des toits, l'orge des rats ou encore l'épervière piloselle. « Les résultats montrent que les deux premières espèces sont rapidement concurrencées par les adventices. En revanche l'épervière piloselle répond bien aux attentes de couverture du sol et de lutte contre l'érosion », observe Agnès Vallier de la chambre d'agriculture de la Drôme.

L'enherbement semé a bien évidemment un coût, que l'IFV a évalué à 191 euros/hectare lors de l'établissement dans l'interrang, puis à 55 euros/ha/an en entretien [1].

3 - Combiner les pratiques pour additionner les avantages

Au final, la tendance chez les vigneron est à la combinaison des pratiques afin de bénéficier des avantages de l'enherbement spontané et de l'enherbement semé. Ainsi, souligne Laure Gontier, « on voit apparaître des enherbements qui ont pour vocation d'être un engrais vert avec donc une installation hivernale et une destruction au printemps, enherbements qui peuvent être pratiqués un rang sur deux par exemple et associés à un enherbement spontané sur l'autre rang avec un objectif de portance ».

Vigne enherbée avec un engrais vert (vesce phacélie, moutarde) un rang sur deux. © IFV Sud-Ouest

Figure 8.9 Article lu sur le site du magazine Réussir Vigne "Les critères de choix pour réussir l'enherbement". L'article porte une réflexion sur la végétation spontanée, le choix des espèces en fonction des objectifs, ainsi que des pratiques de gestion des cultures de services. Source : <https://www.reussir.fr/vigne/actualites/les-criteres-de-choix-pour-reussir-l-enherbement:F5NDRJKY.html>, article consulté le 25/09/2018

La poursuite des travaux sur les impacts des interventions techniques réalisées par les agriculteur·rice·s sur la fourniture de services écosystémiques par des communautés de plantes est également importante. En effet, la diversité des opérations techniques liées au couvert végétal est susceptible d'affecter l'efficacité de certaines communautés de plantes à fournir des services, nous illustrons ici ce propos à l'aide de deux exemples : la densité de semis et la date de destruction.

Les semis réalisés dans les parcelles agricoles sont un facteur évidemment déterminant de la diversité végétale des systèmes de culture (Damour et al., 2018). Ces espèces sont exogènes des parcelles agricoles et interagissent fortement avec la végétation spontanée des parcelles, pour aboutir à des communautés de plantes régulées entre autres par des phénomènes de compétition pour les ressources entre les individus des espèces (Damour et al., 2018; Violle et al., 2009). Les densités de semis régulent directement le "niveau de voisinage" des espèces ainsi que leur valeur sélective dans une communauté (Violle et al., 2009, 2012), et sont susceptibles d'influencer l'acquisition des ressources par les plantes (Couëdel et al., 2018b; Miller et al., 2007). **Affiner notre connaissance sur ces processus, en évaluant les relations entre propriétés fonctionnelles des espèces, leur densité dans les communautés, et les services rendus par les communautés, permettrait d'optimiser la fourniture de services écosystémiques dans les systèmes agricoles** (White et al., 2017).

Dans cette thèse, nous avons testé deux dates de tontes d'un engrais vert de féverole (*Vicia*

faba), afin d'étudier l'impact de cette opération sur la culture de service, les stocks hydriques et azotés des sols à différents stades phénologiques de la vigne, ainsi que la quantité de mulch et d'adventices à la floraison de la vigne. L'essai a permis de montrer qu'une tonte précoce de la féverole permettait de réduire sa consommation en eau pendant la phase de dormance de la vigne, redémarrant le cycle avec de plus importantes réserves hydriques dans le sol. Également, la tonte précoce a permis de fractionner les restitutions de matière organique ainsi que sa composition chimique : deux apports de 2 t ha^{-1} ($\text{CN} \approx 12$) dans le traitement tondu précocement et au débourrement, un seul apport de 6 t ha^{-1} ($\text{CN} \approx 20$) dans le traitement tondu au débourrement, résultant en différentes dynamiques de minéralisation de l'azote. Nous avons également montré que la tonte tardive permettait de réduire plus fortement la biomasse d'adventices à la floraison de la vigne en comparaison à une tonte précoce. Ces résultats n'ont été conduits que sur une campagne viticole, mais encouragent la poursuite d'essais de pilotage des services et des compromis entre services et dysservices (Fig. 8.9) à l'aide d'opérations techniques effectuées sur les cultures de services (Garcia et al., 2018) telles que les dates de semis, l'irrigation ou la fertilisation des couverts (Fourie et al., 2005; Messiga et al., 2016), ou encore les dates et outils de destruction des cultures de services (Ashford and Reeves, 2003; Davis, 2010).



Figure 8.10 Couverture du RéussirVigne de septembre 2018, titrant sur la question de l'optimisation des engrais verts en viticulture

Un travail conduit en réseau de parcelles viticoles en collaboration avec des viticulteur·rice·s permettrait de tester les relations entre la structure fonctionnelles des enherbements et les services fournis par ces communautés sur une gamme pédoclimatique variée, et d'évaluer des options de pilotage (dates de semis, date de destruction, outils de destruction) en relation avec

les objectifs et les caractéristiques spécifiques de chaque parcelle. Pour cela, il est important de collaborer plus étroitement avec les instituts techniques (IFV), chambres d'agriculture, associations de producteurs et autres acteurs de terrain, au contact direct de la profession. En effet, leur connaissance des problématiques et objectifs des viticulteur·rice·s, ainsi que des contraintes économiques des exploitations viticoles, est précieuse et indispensable pour élaborer des connaissances et des règles de décision cohérentes conduisant à des innovations dans les vignobles.

7 Conclusion

Le travail réalisé dans cette thèse a permis de tester l'approche fonctionnelle pour l'évaluation des services écosystémiques fournis par les enherbements viticoles, et les résultats obtenus ont confirmé le potentiel de cette approche pour décrire la diversité des espèces végétales composant les enherbements, et évaluer les liens entre cette diversité et la fourniture de services écosystémiques dans les systèmes viticoles enherbés.

Le cadre conceptuel développé dans cette thèse a permis d'étudier des communautés végétales formées d'espèces semées comme cultures de services et d'espèces spontanées sur la base de marqueurs fonctionnels mesurés *in situ* et calculés à l'échelle des communautés. Cette thèse a ainsi permis de mettre en évidence des relations entre ces marqueurs fonctionnels et des indicateurs de fourniture de services, mesurés au champ dans des conditions de sol variées. Des modèles explicatifs de ces indicateurs, intégrant comme facteurs les marqueurs fonctionnels des communautés et les variables d'état initial des sols ont permis d'expliquer d'importantes parts de variation des indicateurs de fourniture de services; ces modèles ont également mis en lumière la contribution élevée de certains marqueurs fonctionnels pour expliquer les variations des indicateurs de fourniture de services. Enfin, cette thèse a également confirmé l'importance du pilotage des cultures de services par des interventions techniques (e.g. date de tonte) afin d'optimiser la fourniture de services écosystémiques et éviter les dysservices.

Cette thèse a également soulevé des questions auxquelles il est important de répondre pour évaluer la pertinence de l'approche fonctionnelle dans les agrosystèmes, par exemple concernant la variabilité spatio-temporelle des traits et des services, la variabilité intraspécifique des traits, ou l'étude des spécificités fonctionnelles des espèces cultivées issues de la sélection génétique humaine. Des travaux de recherche sont également nécessaires pour multiplier les évaluations "traits-services" dans des contextes pédoclimatiques variés, afin de constituer des bases de données permettant d'établir des règles générales de fonctionnement des communautés végétales pour la fourniture de services écosystémiques dans les agrosystèmes. La prise en compte des interventions techniques réalisées par les agriculteur·rice·s dans les parcelles est également essentielle pour la compréhension du fonctionnement des communautés végétales dans les agrosystèmes.

De telles règles de fonctionnement permettraient de proposer des alternatives agroécologiques crédibles et durables permettant de répondre aux différents enjeux rencontrés dans différents types de systèmes agricoles. Les perspectives de recherche sont nombreuses, et la collaboration entre les différentes disciplines scientifiques impliquées dans ces recherches, ainsi qu'entre les différentes institutions, entreprises et organisations du monde agricole semble indispensable pour construire collectivement l'agriculture de demain.

Quatrième partie

Références bibliographiques

Bibliographie

- Abiven, S., Menasseri, S., Angers, D. A., and Leterme, P. (2007). Dynamics of aggregate stability and biological binding agents during decomposition of organic materials. *European Journal of Soil Science*, 58(1) :239–247.
- Abiven, S., Menasseri, S., and Chenu, C. (2009). The effects of organic inputs over time on soil aggregate stability – A literature analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(1) :1–12.
- Addison, P. and Fourie, J. (2008). Cover Crop Management in Vineyards of the Lower Orange River Region, South Africa : 2. Effect on Plant Parasitic Nematodes. *South African Journal of Enology and Viticulture*, 29(1).
- AFF (2017). Glyphosate : le rapport de l’Efsa serait une copie de celui de Monsanto.
- Agreste (2016). Apports de produits phytopharmaceutiques en grandes cultures : nombre de traitements et indicateur de fréquence de traitements. Technical report, Ministère de l’Agriculture et de l’Alimentation.
- Agreste (2017a). Agreste memento 2017 : statistique agricole. Technical report, Ministère de l’Agriculture et de l’Alimentation - Bureau des Statistiques sur les Productions et les Comptabilités Agricoles.
- Agreste (2017b). La répartition du territoire en 2017 : terres arables, cultures permanentes, surface agricole utilisée, surface totale.
- Agreste (2017c). Pratiques culturales en viticulture - Campagne 2013. Technical Report 243, Ministère de l’Agriculture et de l’Alimentation.
- Agreste (2017d). Traitement des grandes cultures en 2014 et des vignes en 2013.
- Agreste (2018). Apports de produits phytopharmaceutiques en arboriculture : nombre de traitements et indicateur de fréquence de traitements. Technical Report 43, Agreste - Ministère de la Transition Écologique et Solidaire.

- Al Haj Khaled, R., Duru, M., Theau, J. P., Plantureux, S., and Cruz, P. (2005). Variation in leaf traits through seasons and N-availability levels and its consequences for ranking grassland species. *Journal of Vegetation Science*, 16(4) :391.
- Albert, C. H. (2015). Intraspecific trait variability matters. *Journal of Vegetation Science*, 26(1) :7–8.
- Albert, C. H., Grassein, F., Schurr, F. M., Vieilledent, G., and Violle, C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13(3) :217–225.
- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Douzet, R., Aubert, S., and Lavorel, S. (2010). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits : Intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, 24(6) :1192–1201.
- Alcamo, J., Ash, N. J., Butler, C. D., Callicott, J. B., Capistrano, D., Carpenter, S. R., Castilla, J. C., Chambers, R., Chopra, K., Cropper, A., Daily, G. C., Dasgupta, P., de Groot, R., Dietz, T., Duraiappah, A. K., Gadgil, M., Hamilton, K., Hassan, R., Lambin, E. F., Lebel, L., Leemans, R., Jiyuan, L., Malingreau, J.-P., May, R. M., McCalla, A. F., McMichael, T. A., Moldan, B., Mooney, H., Naeem, S., Nelson, G. C., Wen-Yuan, N., Noble, I., Zhiyun, O., Pagiola, S., Pauly, D., Percy, S., Pingali, P., Prescott-Allen, R., Reid, W. V., Ricketts, T. H., Samper, C., Scholes, R. B., Simons, H., Toth, F. L., Turpie, J. K., Watson, R. T., Wilbanks, T. J., Williams, M., Wood, S., Shidong, Z., and Zurek, M. B. (2003). *Ecosystems and Human Well-being : A Framework for Assessment*. Island Press, Washington DC.
- Ali, H. E., Reineking, B., and Münkemüller, T. (2017). Effects of plant functional traits on soil stability : intraspecific variability matters. *Plant and Soil*, 411(1-2) :359–375.
- Alletto, L., Coquet, Y., Benoit, P., Heddadj, D., and Barriuso, E. (2010). Tillage management effects on pesticide fate in soils. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 30(2) :367–400.
- Altieri, M. A. (1995). *Agroecology : the science of sustainable agriculture*. Westview Press ; IT Publications, Boulder, Colo. : London, 2nd ed edition.
- Altieri, M. A. (1999). The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 74 :19–31.
- Ambiaud, É. (2012). Moins de désherbants dans les vignes. *Agreste Primeur* 288, 288 :8p.
- Ambiaud, É. and Grosman, J. (2016). Pratiques culturales en viticulture 2013. *Agreste Primeur*, 336 :1–8.
- Andrieux, P. (2007). Dynamique des états de surface des sols viticoles méditerranéens. In *Journées GeDuQuE*, Montpellier, France.
- Angers, D. A. and Caron, J. (1998). Plant-induced changes in soil structure : Processes and feedbacks. *Biogeochemistry*, 42 :55–72.

- Ansquer, P., Duru, M., Theau, J. P., and Cruz, P. (2009). Functional traits as indicators of fodder provision over a short time scale in species-rich grasslands. *Annals of botany*, 103(1) :117–26.
- Arregui, M. and Bouniol, M. (2012). Enherbement du rang de plantation : pistes de travail et limites. Document technique : essais conjoints CEHM/SERFEL.
- Arrouays, D., Balesdent, J., Germon, J., Payet, P., Soussana, J., and Stengel, P. (2002). Contribution à la lutte contre l'effet de serre. Stocker du carbone dans les sols agricoles de France ? Technical report, INRA (France).
- Asagi, N. and Ueno, H. (2009). Nitrogen dynamics in paddy soil applied with various ¹⁵N-labelled green manures. *Plant and Soil*, 322(1-2) :251–262.
- Ashford, D. L. and Reeves, D. W. (2003). Use of a mechanical roller-crimper as an alternative kill method for cover crops. *American Journal of Alternative Agriculture*, 18(1) :37–45.
- Bardgett, R. D., Mommer, L., and De Vries, F. T. (2014). Going underground : Root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 29(12) :692–699.
- Barkaoui, K., Roumet, C., and Volaire, F. (2016). Mean root trait more than root trait diversity determines drought resilience in native and cultivated Mediterranean grass mixtures. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 231 :122–132.
- Battaglin, W., Meyer, M., Kuivila, K., and Dietze, J. (2014). Glyphosate and Its Degradation Product AMPA Occur Frequently and Widely in U.S. Soils, Surface Water, Groundwater, and Precipitation. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 50(2) :275–290.
- Baumgartner, K., Steenwerth, K. L., and Veilleux, L. (2008). Cover-Crop Systems Affect Weed Communities in a California Vineyard. *Weed Science*, 56(4) :596–605.
- Belmonte, S. A., Celi, L., Stanchi, S., Said-Pullicino, D., Zanini, E., and Bonifacio, E. (2016). Effects of permanent grass versus tillage on aggregation and organic matter dynamics in a poorly developed vineyard soil. *Soil Research*, 54(7) :797–808.
- Berndt, L. A., Wratten, S. D., and Scarratt, S. L. (2006). The influence of floral resource subsidies on parasitism rates of leafrollers (Lepidoptera : Tortricidae) in New Zealand vineyards. *Biological Control*, 37(1) :50–55.
- Bertrand, N., Roux, S., Forey, O., Guinet, M., and Wery, J. (2018). Simulating plant water stress dynamics in a wide range of bi-specific agrosystems in a region using the BISWAT model. *European Journal of Agronomy*, 99 :116–128.
- Blanco-Canqui, H., Shaver, T. M., Lindquist, J. L., Shapiro, C. A., Elmore, R. W., Francis, C. A., and Hergert, G. W. (2015). Cover crops and ecosystem services : Insights from studies in temperate soils. *Agronomy Journal*, 107(6) :2449–2474.
- Blavet, D., De Noni, G., Le Bissonnais, Y., Leonard, M., Maillo, L., Laurent, J., Asseline, J., Leprun, J., Arshad, M., and Roose, E. (2009). Effect of land use and management on the early stages of soil water erosion in French Mediterranean vineyards. *Soil and Tillage Research*, 106(1) :124–136.

- Bopp, M.-C. (2018). Les propriétés fonctionnelles des communautés végétales expliquent-elles les services écosystémiques qu'elles fournissent? Le cas des couverts semés et spontanés en viticulture. Mémoire de fin d'études, UMR System, Montpellier SupAgro.
- Bosco, S., Di Bene, C., Galli, M., Remorini, D., Massai, R., and Bonari, E. (2013). Soil organic matter accounting in the carbon footprint analysis of the wine chain. *The International Journal of Life Cycle Assessment*, 18(5) :973–989.
- Boutin, F., Eric, L., and Goma-Fortin, N. (2003). Les engrais verts en viticulture. Fiche technique TECHNITAB-Viticulture.
- Brophy, L. S. and Heichel, G. H. (1989). Nitrogen release from roots of alfalfa and soybean grown in sand culture. *Plant and Soil*, 116(1) :77–84.
- Bugg, R. L. and Waddington, C. (1994). Using cover crops to manage arthropod pests of orchards : A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 50(1) :11–28.
- Butault, J.-P., Dedryver, C.-A., Gary, C., Guichard, L., Jacquet, F., Meynard, J.-M., Nicot, P., Pitrat, M., Reau, R., and Sauphanor, B. (2010). Ecophyto R&D. Quelles voies pour réduire l'usage des pesticides? Technical report, Ministère de l'Écologie, de l'Énergie, du Développement durable et de la Mer - Ministère de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Pêche.
- Calonnec, A., Burie, J. B., Langlais, M., Guyader, S., Saint-Jean, S., Sache, I., and Tivoli, B. (2013). Impacts of plant growth and architecture on pathogen processes and their consequences for epidemic behaviour. *European Journal of Plant Pathology*, 135(3) :479–497.
- Castillo, P., Rapoport, H. F., Rius, J. E. P., and Díaz, R. M. J. (2008). Suitability of weed species prevailing in Spanish vineyards as hosts for root-knot nematodes. *European Journal of Plant Pathology*, 120(1) :43–51.
- Celette, F., Findeling, A., and 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. *European Journal of Agronomy*, 30(1) :41–51.
- Celette, F. and Gary, C. (2013). Dynamics of water and nitrogen stress along the grapevine cycle as affected by cover cropping. *European Journal of Agronomy*, 45 :142–152.
- Celette, F., Gaudin, R., and Gary, C. (2008). Spatial and temporal changes to the water regime of a Mediterranean vineyard due to the adoption of cover cropping. *European Journal of Agronomy*, 29(4) :153–162.
- Celette, F., Ripoche, A., and Gary, C. (2010). WaLIS—A simple model to simulate water partitioning in a crop association : The example of an intercropped vineyard. *Agricultural Water Management*, 97(11) :1749–1759.
- Cerdan, O., Govers, G., Le Bissonnais, Y., Van Oost, K., Poesen, J., Saby, N., Gobin, A., Vacca, A., Quinton, J., Auerswald, K., Klik, A., Kwaad, F. J. P. M., Raclot, D., Ionita, I., Rejman, J., Rousseva, S., Muxart, T., Roxo, M. J., and Dostal, T. (2010). Rates and spatial variations of soil erosion in Europe : A study based on erosion plot data. *Geomorphology*, 122(1-2) :167–177.

- Chapman, N., Miller, A. J., Lindsey, K., and Whalley, W. R. (2012). Roots, water, and nutrient acquisition : let's get physical. *Trends in Plant Science*, 17(12) :701–710.
- Chataing, A. (2018). Pesticides dans l'air - Campagne de mesures 2017. Technical report, Atmo Nouvelle Aquitaine.
- Cheng, X. and Baumgartner, K. (2006). Effects of mycorrhizal roots and extraradical hyphae on ¹⁵N uptake from vineyard cover crop litter and the soil microbial community. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(9) :2665–2675.
- Chloupek, O., Hrstkova, P., and Schweigert, P. (2004). Yield and its stability, crop diversity, adaptability and response to climate change, weather and fertilisation over 75 years in the Czech Republic in comparison to some European countries. *Field Crops Research*, 85(2-3) :167–190.
- CNTRL (2018). FONCTION : Définition de FONCTION.
- Coll, P., Arnal, D., Blanchart, E., Hinsinger, P., Le Cadre, E., Souche, G., and Villenave, C. (2009). Viticultural soils quality : benefits of permanent grass cover on soil chemical characteristics and soil biological indicators. *Progrès Agricole et Viticole*, 126(22) :527–531.
- Coll, P., Le Cadre, E., Blanchart, E., Hinsinger, P., and Villenave, C. (2011). Organic viticulture and soil quality : A long-term study in Southern France. *Applied Soil Ecology*, 50(1) :37–44.
- Comas, L. H., Becker, S. R., Cruz, V. M. V., Byrne, P. F., and Dierig, D. A. (2013). Root traits contributing to plant productivity under drought. *Frontiers in Plant Science*, 4.
- Conradie, W. (1986). Utilisation of Nitrogen by the Grape-vine as Affected by Time of Application and Soil Type. *South African Journal of Enology & Viticulture*, 7(2).
- Conradie, W. J. (1980). Seasonal Uptake of Nutrients by Chenin blanc in Sand Culture : I. Nitrogen. *South African Journal of Enology and Viticulture*, 1(1) :59–65.
- Conradie, W. J. (1983). The Uptake and Distribution of ¹⁵N enriched Nitrate by three Rootstock Cultivars grafted to Chenin blanc. *South African Journal of Enology & Viticulture*, 4(2).
- Conradie, W. J. (2005). Partitioning of mineral nutrients and timing of fertilizer applications for optimum efficiency. In *Proceedings of the Soil Environment and Vine Mineral Nutrition Symposium*. P. Christensen and D. Smart (Eds.), pages 69–81.
- Constantin, J., Dürr, C., Tribouillois, H., and Justes, E. (2015). Catch crop emergence success depends on weather and soil seedbed conditions in interaction with sowing date : A simulation study using the SIMPLE emergence model. *Field Crops Research*, 176 :22–33.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., Ter Steege, H., Morgan, H. D., Van Der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G., and Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4) :335–380.

- Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H. C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V. T., Godoy, O., Hobbie, S. E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Pérez-Harguindeguy, N., Quested, H. M., Santiago, L. S., Wardle, D. A., Wright, I. J., Aerts, R., Allison, S. D., van Bodegom, P., Brovkin, V., Chatain, A., Callaghan, T. V., Díaz, S., Garnier, E., Gurvich, D. E., Kazakou, E., Klein, J. A., Read, J., Reich, P. B., Soudzilovskaia, N. A., Vaieretti, M. V., and Westoby, M. (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, 11(10) :1065–1071.
- Cosentino, D., Chenu, C., and Le Bissonnais, Y. (2006). Aggregate stability and microbial community dynamics under drying–wetting cycles in a silt loam soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(8) :2053–2062.
- Costanza, R., Arge, R., Groot, R. D., Farberk, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O’Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Suttonkk, P., and Van Den Belt, M. (1997). The value of the world’s ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(May) :253–260.
- Couëdel, A., Alletto, L., and Justes, É. (2018a). Crucifer-legume cover crop mixtures provide effective sulphate catch crop and sulphur green manure services. *Plant and Soil*.
- Couëdel, A., Alletto, L., Tribouillois, H., and Justes, É. (2018b). Cover crop crucifer-legume mixtures provide effective nitrate catch crop and nitrogen green manure ecosystem services. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 254 :50–59.
- Craine, J. M. (2006). Competition for Nutrients and Optimal Root Allocation. *Plant and Soil*, 285(1-2) :171–185.
- Czarnes, S., Dexter, A. R., and Bartoli, F. (2000). Wetting and drying cycles in the maize rhizosphere under controlled conditions. Mechanics of the root-adhering soil. *Plant and Soil*, 221(2) :253–271.
- Dabney, S. M., Delgado, J. A., and Reeves, D. W. (2001). Using winter cover crops to improve soil and water quality. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 32(7-8) :1221–1250.
- Dagostin, S., Schärer, H.-J., Pertot, I., and Tamm, L. (2011). Are there alternatives to copper for controlling grapevine downy mildew in organic viticulture? *Crop Protection*, 30(7) :776–788.
- Daily, G. C. (1997). *Nature’s services : societal dependence en natural ecosystems*. Island Press, Washington DC.
- Daily, G. C., Sliderqvist, T., Aniyar, S., Arrow, K., Dasgupta, P., Ehrlich, P. R., Folke, C., Jansson, A., Jansson, B.-O., Kautsky, N., Levin, S., Lubchenco, J., Maler, K.-C., Simpson, D., Starrett, D., Tilman, D., and Walker, B. (2000). The value of nature and the nature of value. *Science*, 289 :395–396.
- Damour, G., Dorel, M., Quoc, H. T., Meynard, C., and Risède, J. M. (2014). A trait-based characterization of cover plants to assess their potential to provide a set of ecological services in banana cropping systems. *European Journal of Agronomy*, 52 :218–228.

- Damour, G., Garnier, E., Navas, M. L., Dorel, M., and Risède, J.-M. (2015). Using Functional Traits to Assess the Services Provided by Cover Plants. *Advances in Agronomy*, 134 :81–133.
- Damour, G., Navas, M. L., and Garnier, E. (2018). A revised trait-based framework for agroecosystems including decision rules. *Journal of Applied Ecology*, 55(1) :12–24.
- Daryanto, S., Fu, B., Wang, L., Jacinthe, P.-A., and Zhao, W. (2018). Quantitative synthesis on the ecosystem services of cover crops. *Earth-Science Reviews*, 185 :357–373.
- David, M., Follain, S., Ciampalini, R., Le Bissonnais, Y., Couturier, A., and Walter, C. (2014). Simulation of medium-term soil redistributions for different land use and landscape design scenarios within a vineyard landscape in Mediterranean France. *Geomorphology*, 214 :10–21.
- Davis, A. S. (2010). Cover-crop roller-crimper contributes to weed management in no-till soybean. *Weed Science*, 58(3) :300–309.
- De Baets, S., Poesen, J., Meersmans, J., and Serlet, L. (2011). Cover crops and their erosion-reducing effects during concentrated flow erosion. *Catena*, 85(3) :237–244.
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J. H. C., Bardgett, R. D., Berg, M. P., Cipriotti, P., Feld, C. K., Hering, D., Martins da Silva, P., Potts, S. G., Sandin, L., Sousa, J. P., Storkey, J., Wardle, D. A., and Harrison, P. A. (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19(10) :2873–2893.
- de Mendiburu, F. (2017). *agricolae : Statistical Procedures for Agricultural Research*.
- De Queiroz, K. (2007). Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology*, 56(6) :879–886.
- Delabays, N., Mermillod, G., and Spring, J.-L. (2006). Essai d'enherbement de la vigne avec des espèces peu concurrentielles : aspects botaniques et malherbologiques. *Revue suisse de viticulture arboriculture horticulture*, 38(6) :343–354.
- Deloire, A., Carbonneau, A., Ojeda, H., and Wang, Z. (2004). La vigne et l'eau (vine and water). *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin - International Journal of Vine and Wine Sciences*, 38(1) :1–14.
- Delpuech, X. (2012). Enherbement des vignes : premier tour pour 23 candidats. *Phytoma*, page 29.
- Delpuech, X., Celette, F., and Gary, C. (2010). Validation du modèle de bilan hydrique WaLIS en vigne enherbée en conditions méditerranéennes et atlantiques. In *AFPP - 21^{ème} conférence du COLUMA, journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes*, Dijon, France.
- Delpuech, X. and Metay, A. (2018). Adapting cover crop soil coverage to soil depth to limit competition for water in a Mediterranean vineyard. *European Journal of Agronomy*, 97 :60–69.
- Díaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H. C., Jalili, a., Montserrat-Marti, G., Grime, J. P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S. R., Basconcelo, S., Castro-Diez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Perez-Harguindeguy, N., Perez-Rontome, M. C.,

- Shirvany, F. a., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, a., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, a., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martinez, M., Romo-Diez, a., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P., and Zak, M. R. (2004). The plant traits that drive ecosystems : Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15(3) :295–304.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Prentice, I. C., Garnier, E., Bönisch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P. B., Moles, A. T., Dickie, J., Gillison, A. N., Zanne, A. E., Chave, J., Wright, S. J., Sheremet'ev, S. N., Jactel, H., Christopher, B., Cerabolini, B., Pierce, S., Shipley, B., Kirkup, D., Casanoves, F., Joswig, J. S., Günther, A., Falczuk, V., Rüger, N., Mahecha, M. D., and Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585) :167–171.
- Dinatale, A., Pardini, A., and Argenti, G. (2005). Cover crops effects on plant and insect biodiversity in Western Australian vineyards. In Mosquera-Losada, M. R., McAdam, J., and Rigueiro-Rodríguez, A., editors, *Silvopastoralism and sustainable land management : proceedings of an international congress on silvopastoralism and sustainable management*, pages 255–256, Lugo, Spain.
- Don, A., Schumacher, J., and Freibauer, A. (2011). Impact of tropical land-use change on soil organic carbon stocks – a meta-analysis. *Global Change Biology*, 17(4) :1658–1670.
- dos Santos, T. P., Lopes, C. M., Lucília Rodrigues, M., de Souza, C. R., Ricardo-da Silva, J. M., Maroco, J. P., Pereira, J. S., and Manuela Chaves, M. (2007). Effects of deficit irrigation strategies on cluster microclimate for improving fruit composition of Moscatel field-grown grapevines. *Scientia Horticulturae*, 112(3) :321–330.
- Duarte, C. M., Sand-Jensen, K., Nielsen, S. L., Enríquez, S., and Agustí, S. (1995). Comparative functional plant ecology : rationale and potentials. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(10) :418–421.
- Dufourcq, T., Barraud, G., Delpuech, X., Debord, C., and Gaudin, R. (2013). Use of the water balance model WaLIS to predict stem water potential on colombar variety in Gascony vineyards. In *Ciência e técnica vitivinícola : Journal of Viticulture and Enology. Proceedings 18th International Symposium of the GiESCO*, volume 28, pages 75–79, Porto, Portugal.
- Dunn, M., Ulrich-Schad, J. D., Prokopy, L. S., Myers, R. L., Watts, C. R., and Scanlon, K. (2016). Perceptions and use of cover crops among early adopters : findings from a national survey. *Journal of Soil and Water Conservation*, 71(1) :29–40.
- Durán Zuazo, V. H. and Rodríguez Pleguezuelo, C. R. (2008). Soil-erosion and runoff prevention by plant covers. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 28 :65–86.
- Duru, M., Therond, O., Martin, G., Martin-Clouaire, R., Magne, M.-A., Justes, E., Journet, E.-P., Aubertot, J.-N., Savary, S., Bergez, J.-E., and Sarthou, J. P. (2015). How to implement biodiversity-based agriculture to enhance ecosystem services : a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(4) :1259–1281.

- EFESE (2016). Évaluation Française des écosystèmes et des Services écosystémiques (EFESE) : Rapport intermédiaire. Technical report, Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité, Ministère de l'Environnement, de l'Énergie et de la mer.
- Eissenstat, D. M. (1992). Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *Journal of Plant Nutrition*, 15(6,7) :763–782.
- Erktan, A., Cécillon, L., Graf, F., Roumet, C., Legout, C., and Rey, F. (2016). Increase in soil aggregate stability along a Mediterranean successional gradient in severely eroded gully bed ecosystems : combined effects of soil, root traits and plant community characteristics. *Plant and Soil*, 398(1-2) :121–137.
- Fattet, M., Fu, Y., Ghestem, M., Ma, W., Foulonneau, M., Nespoulous, J., Le Bissonnais, Y., and Stokes, A. (2011). Effects of vegetation type on soil resistance to erosion : Relationship between aggregate stability and shear strength. *CATENA*, 87(1) :60–69.
- Ferrero, A., Sudiro, L., Nosalewicz, A., and Lipiec, J. (2004). Effects of grass cover and tillage on temperature of soil in sloping vineyard. *International Agrophysics*, 18(2) :121–126.
- Ferrero, A., Usowicz, B., and Lipiec, J. (2005). Effects of tractor traffic on spatial variability of soil strength and water content in grass covered and cultivated sloping vineyard. *Soil and Tillage Research*, 84(2) :127–138.
- Fiedler, A. K., Landis, D. A., and Wratten, S. D. (2008). Maximizing ecosystem services from conservation biological control : The role of habitat management. *Biological Control*, 45(2) :254–271.
- Finney, D. M., Murrell, E. G., White, C. M., Baraibar, B., Barbercheck, M. E., Bradley, B. A., Cornelisse, S., Hunter, M. C., Kaye, J. P., Mortensen, D. A., Mullen, C. A., and Schipanski, M. E. (2017). Ecosystem Services and Disservices Are Bundled in Simple and Diverse Cover Cropping Systems. *ael*, 2(1) :0.
- Finney, D. M., White, C. M., and Kaye, J. P. (2016). Biomass production and carbon/nitrogen ratio influence ecosystem services from cover crop mixtures. *Agronomy Journal*, 108(1) :39–52.
- Forey, O., Metay, A., and Wery, J. (2016). Differential effect of regulated deficit irrigation on growth and photosynthesis in young peach trees intercropped with grass. *European Journal of Agronomy*, 81 :106–116.
- Fort, F., Cruz, P., Catrice, O., Delbrut, A., Luzarreta, M., Stroia, C., and Jouany, C. (2015). Root functional trait syndromes and plasticity drive the ability of grassland Fabaceae to tolerate water and phosphorus shortage. *Environmental and Experimental Botany*, 110 :62–72.
- Fort, F., Cruz, P., Lecloux, E., Bittencourt de Oliveira, L., Stroia, C., Theau, J.-P., and Jouany, C. (2016). Grassland root functional parameters vary according to a community-level resource acquisition-conservation trade-off. *Journal of Vegetation Science*, 27(4) :749–758.
- Fort, F., Volaire, F., Guillioni, L., Barkaoui, K., Navas, M.-L., and Roumet, C. (2017). Root traits are related to plant water-use among rangeland Mediterranean species. *Functional Ecology*, 31(9) :1700–1709.

- Fortunel, C., Garnier, E., Joffre, R., Kazakou, E., Quested, H., Grigulis, K., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Freitas, H., Golodets, C., Jouany, C., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Leps, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V. P., Quétier, F., Robson, M., Sternberg, M., Theau, J. P., Thébault, A., and Zarovali, M. (2009). Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology*, 90(3) :598–611.
- Foucart, S. (2016). Roundup : le pesticide divise l'Union européenne et l'OMS. *Le Monde.fr*.
- Fourie, J. (2010). Soil management in the Breede River Valley wine grape region, South Africa. 1. Cover crop performance and weed control. *South African Journal of Enology and Viticulture*, 31(1) :14–21.
- Fourie, J. (2011). Soil management in the Breede River Valley wine grape region, South Africa. 3. Grapevine performance. *South African Journal of Enology and Viticulture*, 32(1) :60–70.
- Fourie, J. (2012). Soil management in the Breede River Valley wine grape region, South Africa. 4. Organic matter and macro-nutrient content of a medium-textured soil. *South African Journal of Enology and Viticulture*, 33(1) :105–114.
- Fourie, J., Louw, P. J. E., and Agenbag, G. (2001). Effect of seeding date on the performance of grasses and broadleaf species evaluated for cover crop management in two wine grape regions of South Africa. *South African Journal of Plant and Soil*, 18(3) :118–127.
- Fourie, J., Louw, P. J. E., and Agenbag, G. (2005). Cover Crop Management in a Sauvignon Blanc/ Ramsey Vineyard in the Semi-Arid Olifants River Valley , South Africa. 1. Effect of management practices on selected grass and broadleaf species. *South African Journal of Enology and Viticulture*, 26(2) :131–139.
- Fourie, J., Louw, P. J. E., and Agenbag, G. (2006). Cover Crop Management in a Chardonnay/99 Richter Vineyard in the Coastal Region, South Africa. 2. Effect of Different Cover Crops and Cover Crop Management Practices on Grapevine Performance. *South African Journal of Enology and Viticulture*, 27(2) :178–186.
- Fox, J. and Weisberg, S. (2011). *An R Companion to Applied Regression*. Sage, Thousand Oaks CA, second edition.
- FranceAgriMer (2018a). La production de vin en 2013.
- FranceAgriMer (2018b). Les fiches de FranceAgriMer : Vin. Technical report, FranceAgriMer, établissement national des produits de l'agriculture et de la mer.
- Freibauer, A., Rounsevell, M. D., Smith, P., and Verhagen, J. (2004). Carbon sequestration in the agricultural soils of Europe. *Geoderma*, 122(1) :1–23.
- Freschet, G. T., Cornelissen, J. H. C., van Logtestijn, R. S. P., and Aerts, R. (2010). Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, 98(2) :362–373.
- Freschet, G. T. and Roumet, C. (2017). Sampling roots to capture plant and soil functions. *Functional Ecology*, 31(8) :1506–1518.

- Freschet, G. T., Swart, E. M., and Cornelissen, J. H. C. (2015). Integrated plant phenotypic responses to contrasting above- and below-ground resources : key roles of specific leaf area and root mass fraction. *New Phytologist*, 206(4) :1247–1260.
- Frey, H. (2016). Analyse des pratiques d'enherbement des viticulteurs et formalisation des règles de décision utilisées pour le pilotage. Mémoire de fin d'études, UMR System, Montpellier SupAgro.
- Fustec, J., Lesuffleur, F., Mahieu, S., and Cliquet, J.-B. (2010). Nitrogen rhizodeposition of legumes. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 30(1) :57–66.
- Gaba, S., Lescourret, F., Boudsocq, S., Enjalbert, J., Hinsinger, P., Journet, E. P., Navas, M. L., Wery, J., Louarn, G., Malézieux, E., Pelzer, E., Prudent, M., and Ozier-Lafontaine, H. (2015). Multiple cropping systems as drivers for providing multiple ecosystem services : from concepts to design. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(2) :607–623.
- Gago, P., Cabaleiro, C., and García, J. (2007). Preliminary study of the effect of soil management systems on the adventitious flora of a vineyard in northwestern Spain. *Crop Protection*, 26(4) :584–591.
- Garcia, L., Celette, F., Gary, C., Ripoche, A., Valdés-Gómez, H., and Metay, A. (2018). Management of service crops for the provision of ecosystem services in vineyards : A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 251 :158–170.
- García-Díaz, A., Bienes, R., Sastre, B., Novara, A., Gristina, L., and Cerdà, A. (2017). Nitrogen losses in vineyards under different types of soil groundcover. A field runoff simulator approach in central Spain. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 236 :256–267.
- García-Ruiz, J. M. (2010). The effects of land uses on soil erosion in Spain : A review. *Catena*, 81(1) :1–11.
- Garland, G. M., Suddick, E., Burger, M., Horwath, W. R., and Six, J. (2011). Direct N₂O emissions following transition from conventional till to no-till in a cover cropped Mediterranean vineyard (*Vitis vinifera*). *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 144(1) :423–428.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., and Toussaint, J. P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9) :2630–2637.
- Garnier, E., Laurent, G., Bellmann, A., Debain, S., Berthelie, P., Ducout, B., Roumet, C., and Navas, M.-L. (2001). Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 152(1) :69–83.
- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H., Golodets, C., Grigulis, K., Jouany, C., Kazakou, E., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Lepš, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V. P., Quested, H., Quétier, F., Robson, M., Roumet, C., Rusch, G., Skarpe, C., Sternberg, M., Theau, J. P., Thébault, A., Vile, D., and Zarovali, M. P. (2007). Assessing the effects of land-use change on plant traits,

- communities and ecosystem functioning in grasslands : A standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of Botany*, 99(5) :967–985.
- Garnier, E. and Navas, M. L. (2012). A trait-based approach to comparative functional plant ecology : Concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32 :365–399.
- Garnier, E., Navas, M.-L., and Grigulis, K. (2013). *Diversité fonctionnelle des plantes : traits des organismes, structure des communautés, propriétés des écosystèmes*. LMD. De Boeck Supérieur (Bruxelles), première édition edition.
- Garnier, E., Navas, M.-L., and Grigulis, K. (2016). *Plant Functional Diversity - Organism Traits, Community Structure, and Ecosystem Properties*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom, first edition edition. OCLC : ocn920453913.
- Garnier, E. and Shipley, B. (2001). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 15(5) :688–695.
- Gaudin, R., Celette, F., and Gary, C. (2010). Contribution of runoff to incomplete off season soil water refilling in a Mediterranean vineyard. *Agricultural Water Management*, 97(10) :1534–1540.
- Gaudin, R. and Gary, C. (2012). Model-based evaluation of irrigation needs in Mediterranean vineyards. *Irrigation Science*, 30(5) :449–459.
- Gaudin, R., Kansou, K., Payan, J.-C., Pellegrino, A., and Gary, C. (2014). A water stress index based on water balance modelling for discrimination of grapevine quality and yield. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin - International Journal of Vine and Wine Sciences*, 48(1) :1–9.
- Geffroy, L. (2018). Where Have all the Farmland Birds Gone ?
- Gomez, J. A., Battany, M., Renschler, C. S., and Fereres, E. (2003). Evaluating the impact of soil management on soil loss in olive orchards. *Soil Use and Management*, 19(2) :127–134.
- Gontier, L. (2015). Engrais verts en viticulture : incidence du type de couvert végétal et de son mode de destruction sur l'alimentation azotée de la vigne. *Winetech*, 4 :35–40.
- Gontier, L. and Gaviglio, C. (2013). La fin des herbicides ? Plusieurs stratégies innovantes d'entretien du sol à l'épreuve dans le Sud-Ouest. In *1ères Assises des vins du Sud-Ouest*, pages 21–25, Toulouse, France.
- Gould, I. J., Quinton, J. N., Weigelt, A., De Deyn, G. B., and Bardgett, R. D. (2016). Plant diversity and root traits benefit physical properties key to soil function in grasslands. *Ecology Letters*, 19(9) :1140–1149.
- Goulet, E., Dousset, S., Chaussod, R., Bartoli, F., Doledec, A. F., and Andreux, F. (2004). Water-stable aggregates and organic matter pools in a calcareous vineyard soil under four soil-surface management systems. *Soil Use and Management*, 20(3) :318–324.

- Goutte, A., Meillère, A., Barbraud, C., Budzinski, H., Labadie, P., Peluhet, L., Weimerskirch, H., Delord, K., and Chastel, O. (2018). Demographic, endocrine and behavioral responses to mirex in the South polar skua. *Science of The Total Environment*, 631-632 :317–325.
- Grassein, F., Lemauviel-Lavenant, S., Lavorel, S., Bahn, M., Bardgett, R. D., Desclos-Theveniau, M., and La??n??, P. (2015). Relationships between functional traits and inorganic nitrogen acquisition among eight contrasting european grass species. *Annals of Botany*, 115(1) :107–115.
- Grime, J. P. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250(5461) :26–31.
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111(982) :1169–1194.
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems : immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86 :902–910.
- Grömping, U. (2006). Relative importance for linear regression in R : the package relaimpo. *Journal of Statistical Software*, 17(1) :1–27.
- Gross, N., Bagousse-Pinguet, Y. L., Liancourt, P., Berdugo, M., Gotelli, N. J., and Maestre, F. T. (2017). Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology & Evolution*, 1(5) :0132.
- Guerra, B. and Steenwerth, K. (2012). Influence of floor management technique on grapevine growth, disease pressure, and juice and wine composition : A review. *American Journal of Enology and Viticulture*, 63(2) :149–164.
- Guilpart, N. (2014). *Relations entre services écosystémiques dans un agroécosystème à base de plantes pérennes : compromis entre rendement de la vigne et régulation de l'oïdium*. PhD thesis, Montpellier Supagro, Montpellier, France.
- Guilpart, N., Metay, A., and Gary, C. (2011). Indirect estimation of nitrogen reserves contribution to annual growth of grapevine. In *17th International Symposium GIESCO, Asti - Alba, Italy*.
- Guilpart, N., Metay, A., and 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. *European Journal of Agronomy*, 54 :9–20.
- Guilpart, N., Roux, S., Gary, C., and Metay, A. (2017). The trade-off between grape yield and powdery mildew regulation in vineyards depends on inter-annual variations in water stress. *Agricultural and Forest Meteorology*, 234-235 :1–16.
- Gumiere, S. J., Le Bissonnais, Y., Raclot, D., and Cheviron, B. (2011). Vegetated filter effects on sedimentological connectivity of agricultural catchments in erosion modelling : a review. *Earth Surface Processes and Landforms*, 36(1) :3–19.
- Gurr, G. M., Wratten, S. D., and Luna, J. M. (2003). Multi-function agricultural biodiversity : pest management and other benefits. *Basic and Applied Ecology*, 4 :107–116.

- Gyssels, G., Poesen, J., Bochet, E., and Li, Y. (2005). Impact of plant roots on the resistance of soils to erosion by water : a review. *Progress in Physical Geography*, 29(2) :189–217.
- Hamilton, E. W. and Frank, D. A. (2001). Can plants stimulate soil microbes and their own nutrient supply? Evidence from a grazing tolerant grass. *Ecology*, 82(9) :2397–2402.
- Hanna, R., Zalom, F. G., and Roltsch, W. J. (2003). Relative impact of spider predation and cover crop on population dynamics of *Erythroneura variabilis* in a raisin grape vineyard. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 107(3) :177–191.
- Hartwig, N. L. and Ammon, H. U. (2002). Cover crops and living mulches. *Weed Science*, 50(6) :688–699.
- Hermawan, B. and Bomke, A. (1997). Effects of winter cover crops and successive spring tillage on soil aggregation. *Soil and Tillage Research*, 44(1-2) :109–120.
- Hernández, E. I., Vilagrosa, A., Pausas, J. G., and Bellot, J. (2010). Morphological traits and water use strategies in seedlings of Mediterranean coexisting species. *Plant Ecology*, 207(2) :233–244.
- Hodge, A. (2004). The plastic plant : root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, 162(1) :9–24.
- Hodgson, J. G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., Sharafi, M., Cerabolini, B. E. L., Cornelissen, J. H. C., Band, S. R., Bogard, A., Castro-Díez, P., Guerrero-Campo, J., Palmer, C., Pérez-Rontomé, M. C., Carter, G., Hynd, A., Romo-Díez, A., de Torres Espuny, L., and Royo Pla, F. (2011). Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*, 108(7) :1337–1345.
- Holmes, A. A., Thompson, A. A., and Wortman, S. E. (2017). Species-Specific Contributions to Productivity and Weed Suppression in Cover Crop Mixtures. *Agronomy Journal*, 109(6) :2808.
- Husson, F., Lê, S., and Pagès, J. (2017). *Exploratory Multivariate Analysis by Example Using R - Second edition*. Chapman and Hall/CRC, New York.
- Ingels, C., Horn, M., Bugg, R., Miller, P., and others (1994). Selecting the right cover crop gives multiple benefits. *California Agriculture*, 48(5) :43–48.
- Ingels, C. A., Scow, K. M., Whisson, D. A., and Drenovsky, R. E. (2005). Effects of cover crops on grapevines, yield, juice composition, soil microbial ecology, and gopher activity. *American Journal of Enology and Viticulture*, 56(1) :19–29.
- INRA (2010). SIMSERV : Expert system of selection assistance of service plants.
- IPCC (2014). *Climate Change 2014 : Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, volume 5. Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer, Geneva, Switzerland, ipcc edition. OCLC : 948289514.
- Irvin, N. A., Bistline-East, A., and Hoddle, M. S. (2016). The effect of an irrigated buckwheat cover crop on grape vine productivity, and beneficial insect and grape pest abundance in southern California. *Biological Control*, 93 :72–83.

- ISO-10930 (2012). Soil quality - Measurement of the stability of soil aggregates subjected to the action of water.
- Jackson, B. G., Peltzer, D. A., and Wardle, D. A. (2013). The within-species leaf economic spectrum does not predict leaf litter decomposability at either the within-species or whole community levels. *Journal of Ecology*, 101(6) :1409–1419.
- Jackson, L., van Noordwijk, M., Bengtsson, J., Foster, W., Lipper, L., Pulleman, M., Said, M., Snaddon, J., and Vodouhe, R. (2010). Biodiversity and agricultural sustainability : From assessment to adaptive management. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2(1-2) :80–87.
- Jacometti, M. A., Wratten, S. D., and Walter, M. (2010). Alternatives to synthetic fungicides for *Botrytis cinerea* management in vineyards. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 16(1) :154–172.
- Jacquot, G. (2018). Loi alimentation : où est passée l'interdiction du glyphosate ?
- Jastrow, J., Miller, R., and Lussenhop, J. (1998). Contributions of interacting biological mechanisms to soil aggregate stabilization in restored prairie. *Soil Biology and Biochemistry*, 30(7) :905–916.
- Jax, K. (2005). Function and functioning in ecology : what does it mean? *Oikos*, 111(3) :641–648.
- Joyce, B. A., Wallender, W. W., Mitchell, J. P., Huyck, L. M., Temple, S. R., Brostrom, P. N., and Hsiao, T. C. (2002). Infiltration and soil water storage under winter cover cropping in California's Sacramento Valley. *Transactions of the ASAE*, 45(2) :315–326.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., and Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly : Intraspecific variability and community assembly. *Journal of Ecology*, 98(5) :1134–1140.
- Justes, É., Bedoussac, L., Corre-Hellou, G., Fustec, J., Hinsinger, P., Journet, E.-P., Louarn, G., Naudin, C., and Pelzer, E. (2014). Les processus de complémentarité de niche et de facilitation déterminent le fonctionnement des associations végétales et leur efficacité pour l'acquisition des ressources abiotiques. *Innovations Agronomiques*, 40 :1–24.
- Justes, E., Mary, B., and Nicolardot, B. (2009). Quantifying and modelling C and N mineralization kinetics of catch crop residues in soil : parameterization of the residue decomposition module of STICS model for mature and non mature residues. *Plant and Soil*, 325(1-2) :171–185.
- Justes, E. and Richard, G. (2017). Contexte, Concepts et Définition des cultures intermédiaires multi-services. *Innovations Agronomiques*, 62 :1–15.
- Kazakou, E., Fried, G., Richarte, J., Gimenez, O., Violle, C., and Metay, A. (2016). A plant trait-based response-and-effect framework to assess vineyard inter-row soil management. *Botany Letters*, 8107(October) :1–16.
- Kazakou, E., Garnier, E., and Gimenez, O. (2007). Contribution of leaf life span and nutrient resorption to mean residence time : elasticity analysis. *Ecology*, 88(7) :1857–63.

- Kazakou, E., Vile, D., Shipley, B., Gallet, C., and Garnier, E. (2006). Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology*, 20(1) :21–30.
- Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kattge, J., and Garnier, E. (2014). Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? *Journal of Vegetation Science*, 25(1) :235–247.
- Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Pintor, C., Gimenez, O., and Garnier, E. (2009). Litter quality and decomposability of species from a Mediterranean succession depend on leaf traits but not on nitrogen supply. *Annals of botany*, 104(6) :1151–61.
- Kinross, C., Wratten, S. D., and Gurr, G. M. (2002). Pest management and wildlife conservation : compatible goals for ecological engineering? In Gurr, G., Wratten, S. D., and Altieri, M. A., editors, *Ecological engineering for pest management : Advances in habitat manipulation for arthropods.*, pages 199–218. CSIRO Publishing.
- Komárek, M., Čadková, E., Chrastrný, V., Bordas, F., and Bollinger, J. C. (2010). Contamination of vineyard soils with fungicides : A review of environmental and toxicological aspects. *Environment International*, 36(1) :138–151.
- Korner, C. and Diemer, M. (1987). In situ Photosynthetic Responses to Light, Temperature and Carbon Dioxide in Herbaceous Plants from Low and High Altitude. *Functional Ecology*, 1(3) :179.
- Kouressy, M., Dingkuhn, M., Vaksman, M., Clément-Vidal, A., and Chantereau, J. (2008a). Potential contribution of dwarf and leaf longevity traits to yield improvement in photoperiod sensitive sorghum. *European Journal of Agronomy*, 28(3) :195–209.
- Kouressy, M., Traoré, S., Vaksman, M., Grum, M., Maikano, I., Soumaré, M., Traoré, P. S., Bazile, D., Dingkuhn, M., and Sidibé, A. (2008b). Adaptation des sorghos du Mali à la variabilité climatique. *Cahiers Agricultures*, 17(2) :95–100.
- Laliberte, E. and Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits A distance-based framework for measuring from multiple traits functional diversity. *Ecology*, 91(1) :299–305.
- Lambers, H. and Poorter, H. (2004). Inherent Variation in Growth Rate Between Higher Plants : A Search for Physiological Causes and Ecological Consequences. *Advances in Ecological Research*, 34(03) :283–362.
- Landis, D. A., Wratten, S. D., and Gurr, G. M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45(1) :175–201.
- Lavorel, S., Díaz, S., and Cornelissen, J. H. C. (2007). Plant functional types : are we getting any closer to the Holy Grail? In JG, C., D, P., and L, P., editors, *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*, pages 149–160. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

- Lavorel, S. and Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits : revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(Essay Review) :545–556.
- Lawson, A., Cogger, C., Bary, A., and Fortuna, A.-M. (2015). Influence of Seeding Ratio, Planting Date, and Termination Date on Rye-Hairy Vetch Cover Crop Mixture Performance under Organic Management. *PLOS ONE*, 10(6) :e0129597.
- Lê, S., Josse, J., Husson, F., and Mazet, J. (2008). FactoMineR : An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1) :1–18.
- Le Bissonnais, Y. (1996). Aggregate stability and assessment of soil crustability and erodibility : I. Theory and methodology. *European Journal of Soil Science*, 47 :425–437.
- Le Bissonnais, Y. and Andrieux, P. (2007). Impact des modes d'entretien de la vigne sur le ruissellement, l'érosion et la structure des sols - Mécanismes et résultats expérimentaux. *Progress agricole et viticole*, 124(10) :191–196.
- Le Bissonnais, Y., Lecomte, V., and Cerdan, O. (2004). Grass strip effects on runoff and soil loss. *Agronomie*, 24(3) :129–136.
- Le Bissonnais, Y., Prieto, I., Roumet, C., Nespoulous, J., Metayer, J., Huon, S., Villatoro, M., and Stokes, A. (2017). Soil aggregate stability in Mediterranean and tropical agro-ecosystems : effect of plant roots and soil characteristics. *Plant and Soil*, 424(1-2) :303–317.
- Le Bissonnais, Y., Thorette, J., Bardet, C., and Daroussin, J. (2002). L'érosion hydrique des sols en France - Rapport Final. Technical report, INRA, IFEN.
- Lebon, E., Dumas, V., Pieri, P., and Schultz, H. R. (2003). Modelling the seasonal dynamics of the soil water balance of vineyards. *Functional Plant Biology*, 30(6) :699.
- Lemoyné, J.-B. (2018). Commerce extérieur de la France - Résultats 2017.
- Leonard, J. and Andrieux, P. (1998). Infiltration characteristics of soils in Mediterranean vineyards in Southern France. *Catena*, 32(3-4) :209–223.
- Letourneau, D. K. (1998). Conservation biology : Lessons for conserving natural enemies. In Barbosa, P., editor, *Conservation biological control*, pages 9–38. Academic Press.
- Liguori, M., Tixier, M. S., Hernandes, A. F., Douin, M., and Kreiter, S. (2011). Agroforestry management and phytoseiid communities in vineyards in the South of France. *Experimental & applied acarology*, 55(2) :167–81.
- Lindstrom, M. J. and Bates, D. M. (1990). Nonlinear Mixed Effects Models for Repeated Measures Data. *Biometrics*, 46(3) :673.
- Lopes, C., Monteiro, A., Rückert, F. E., Gruber, B., Steinberg, B., and Schultz, H. R. (2004). Transpiration of grapevines and co-habiting cover crop and weed species in a vineyard. A "snapshot" at diurnal trends. *Vitis - Journal of Grapevine Research*, 43(3) :111–117.

- Lopes, C. M., Santos, T. P., Monteiro, A., Rodrigues, M. L., Costa, J. M., and Chaves, M. M. (2011). Combining cover cropping with deficit irrigation in a Mediterranean low vigor vineyard. *Scientia Horticulturae*.
- Lou, Y., Davis, A. S., and Yannarell, A. C. (2016). Interactions between allelochemicals and the microbial community affect weed suppression following cover crop residue incorporation into soil. *Plant and Soil*, 399(1-2) :357–371.
- Louchart, X., Voltz, M., Andrieux, P., and Moussa, R. (2001). Herbicide transport to surface waters at field and watershed scales in a Mediterranean vineyard area. *Journal of Environment Quality*, 30(3) :982.
- Louw, P. J. E. and Bennie, A. T. P. (1991). Soil surface condition effects on runoff and erosion on selected vineyard soils. In Hargrove, W. L., editor, *Cover crops for clean water*, pages 25–26. Soil and Water Conservation Society, Ankeny, USA.
- Lu, Y.-C., Watkins, K. B., Teasdale, J. R., and Abdul-Baki, A. A. (2000). Cover Crops in Sustainable Food Production. *Food Reviews International*, 16(2) :121–157.
- Luedeling, E., Kindt, R., Huth, N. I., and Koenig, K. (2014). Agroforestry systems in a changing climate—challenges in projecting future performance. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 6 :1–7.
- Mackie, K., Müller, T., and Kandeler, E. (2012). Remediation of copper in vineyards – A mini review. *Environmental Pollution*, 167 :16–26.
- Mackie, K. A., Schmidt, H. P., Müller, T., and Kandeler, E. (2014). Cover crops influence soil microorganisms and phytoextraction of copper from a moderately contaminated vineyard. *Science of the Total Environment*, 500-501 :34–43.
- Maire, V., Gross, N., da Silveira Pontes, L., Picon-Cochard, C., and Soussana, J.-F. (2009). Trade-off between root nitrogen acquisition and shoot nitrogen utilization across 13 co-occurring pasture grass species. *Functional Ecology*, 23(4) :668–679.
- Marques, M. J., García-Muñoz, S., Muñoz-Organero, G., and Bienes, R. (2010). Soil conservation beneath grass cover in hillside vineyards under Mediterranean climatic conditions (Madrid, Spain). *Land Degradation & Development*, 21(2) :122–131.
- Martin, A. R. and Isaac, M. E. (2015). Functional traits in agroecology : a blueprint for research. *Journal of Applied Ecology*, 52 :1425–1435.
- Martin, A. R. and Isaac, M. E. (2018). Functional traits in agroecology : Advancing description and prediction in agroecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 55(1) :5–11.
- McCormack, M. L., Dickie, I. A., Eissenstat, D. M., Fahey, T. J., Fernandez, C. W., Guo, D., Helmissaari, H.-S., Hobbie, E. A., Iversen, C. M., Jackson, R. B., Leppälammil-Kujansuu, J., Norby, R. J., Phillips, R. P., Pregitzer, K. S., Pritchard, S. G., Rewald, B., and Zadworny, M. (2015). Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 207(3) :505–518.

- McGill, B., Enquist, B., Weiher, E., and Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4) :178–185.
- Médiène, S., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P., de Tourdonnet, S., Gosme, M., Bertrand, M., Roger-Estrade, J., Aubertot, J.-N., Rusch, A., Motisi, N., Pelosi, C., and Doré, T. (2011). Agroecosystem management and biotic interactions : a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 31(3) :491–514.
- Meisinger, J. J., Hargrove, W. L., Mikkelsen, R. L., Williams, J. R., and Benson, V. W. (1991). Effects of cover crops on groundwater quality. In Hargrove, W. L., editor, *Cover crops for clean water*, pages 57–68. Soil and Water Conservation Society, Ankeny, USA.
- Meiss, H., Le Lagadec, L., Munier-Jolain, N., Waldhardt, R., and Petit, S. (2010). Weed seed predation increases with vegetation cover in perennial forage crops. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 138(1-2) :10–16.
- Merbach, W., Mirus, E., Gransee, A., and Schulze, J. (1999). Release of carbon and nitrogen compounds by plant roots and their possible ecological importance+. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 162 :373–383.
- Messier, J., McGill, B. J., and Lechowicz, M. J. (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology : How do traits vary across ecological scales? *Ecology Letters*, 13(7) :838–848.
- Messiga, A. J., Gallant, K. S., Sharifi, M., Hammermeister, A., Fuller, K., Tango, M., and Fillmore, S. (2016). Grape yield and quality response to cover crops and amendments in a vineyard in Nova Scotia, Canada. *American Journal of Enology and Viticulture*, 67(1) :77–85.
- Mezière, D., Gary, C., Barbier, J.-M., Bernos, L., Clément, C., Constant, N., Delière, L., Forget, D., Grosman, J., Molot, B., Rio, P., Sauvage, D., and Sentenac, G. (2009). Ecophyto R&D : vers des systèmes de culture économes en produits phytosanitaires. Tome III, analyse comparative de différents systèmes en viticulture. Technical report, MEEDDAT-MAP-INRA, France., Ministère de l'écologie, de l'énergie, du développement durable et de l'aménagement du territoire - Ministère de l'agriculture et de la pêche.
- Miglécz, T., Valkó, O., Török, P., Deák, B., Kelemen, A., Donkó, Á., Drexler, D., and Tóthmérész, B. (2015). Establishment of three cover crop mixtures in vineyards. *Scientia Horticulturae*, 197 :117–123.
- Milla, R., García-Palacios, P., and Matesanz, S. (2017). Looking at past domestication to secure ecosystem services of future croplands. *Journal of Ecology*, 105(4) :885–889.
- Milla, R., Morente-Lopez, J., Alonso-Rodrigo, J. M., Martin-Robles, N., and Stuart Chapin, F. (2014). Shifts and disruptions in resource-use trait syndromes during the evolution of herbaceous crops. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 281(1793) :20141429–20141429.
- Miller, A. E., Bowman, W. D., and Suding, K. N. (2007). Plant uptake of inorganic and organic nitrogen : neighbor identity matters. *Ecology*, 88(7) :1832–1840.

- Moles, A. T. and Leishman, M. R. (2008). The seedling as part of a plant's life history strategy. *Seedling ecology and evolution*, pages 217–238.
- Monteiro, A. and Lopes, C. M. (2007). Influence of cover crop on water use and performance of vineyard in Mediterranean Portugal. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 121(4) :336–342.
- Mora, C., Tittensor, D. P., Adl, S., Simpson, A. G. B., and Worm, B. (2011). How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *PLoS Biology*, 9(8) :e1001127.
- Morlat, R. and Jacquet, A. (2003). Grapevine root system and soil characteristics in a vineyard maintained long-term with or without interrow sward. *American Journal of Enology and Viticulture*, 54(1) :1–7.
- Norton, M. R., Volaire, F., and Lelièvre, F. (2006). Summer dormancy in *Festuca arundinacea* Schreb. : the influence of season of sowing and a simulated mid-summer storm on two contrasting cultivars. *Australian Journal of Agricultural Research*, 57(12) :1267.
- Novara, A., Cerdà, A., and Gristina, L. (2018a). Sustainable vineyard floor management : An equilibrium between water consumption and soil conservation. *Current Opinion in Environmental Science & Health*, 5 :33–37.
- Novara, A., Gristina, L., Saladino, S., Santoro, A., and Cerdà, A. (2011). Soil erosion assessment on tillage and alternative soil managements in a Sicilian vineyard. *Soil and Tillage Research*, 117 :140–147.
- Novara, A., Pisciotta, A., Minacapilli, M., Maltese, A., Capodici, F., Cerdà, A., and Gristina, L. (2018b). The impact of soil erosion on soil fertility and vine vigor. A multidisciplinary approach based on field, laboratory and remote sensing approaches. *Science of The Total Environment*, 622-623 :474–480.
- Ofosu-Budu, K. G., Fujita, K., Gamo, T., and Akao, S. (1993). Dinitrogen fixation and nitrogen release from roots of soybean cultivar bragg and its mutants Nts1116 and Nts1007. *Soil Science and Plant Nutrition*, 39(3) :497–506.
- Ollat, N., Diakou-Verdin, P., Carde, J., Barrieu, F., Gaudillère, J., and Moing, A. (2002). Grape berry development : a review. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin - International Journal of Vine and Wine Sciences*, 36(3) :109–131.
- Ovalle, C., del Pozo, A., Lavín, A., and Hirzel, J. (2007). Cover crops in vineyards : performance of annual forage legume mixtures and effects on soil fertility. *Agricultura Técnica*, 67(4) :384–392.
- Pakeman, R. J. and Quested, H. M. (2007). Sampling plant functional traits : What proportion of the species need to be measured? *Applied Vegetation Science*, 10(1) :91–96.
- Panagos, P., Borrelli, P., Poesen, J., Ballabio, C., Lugato, E., Meusburger, K., Montanarella, L., and Alewell, C. (2015). The new assessment of soil loss by water erosion in Europe. *Environmental Science & Policy*, 54 :438–447.

- Paradis, E. (2012). *Analysis of phylogenetics and evolution with R. Use R!* Springer, New York, 2nd ed edition. OCLC : ocn774538542.
- Pardini, A., Faiello, C., Longhi, F., Mancuso, S., and Snowball, R. (2002). Cover crop species and their management in vineyards and olive groves. *Advances in Horticultural Science*, 16(3-4) :225–234.
- Patrick, A. E., Smith, R., Keck, K., and Berry, A. M. (2004). Grapevine uptake of ¹⁵N-labeled nitrogen derived from a winter-annual leguminous cover-crop mix. *American Journal of Enology and Viticulture*, 55(2) :187–190.
- Peigné, J., Cannavaciolo, M., Gautronneau, Y., Aveline, A., Giteau, J., and Cluzeau, D. (2009). Earthworm populations under different tillage systems in organic farming. *Soil and Tillage Research*, 104(2) :207–214.
- Pellegrino, A., Gozá, E., Lebon, E., and Wery, J. (2006). A model-based diagnosis tool to evaluate the water stress experienced by grapevine in field sites. *European Journal of Agronomy*, 25(1) :49–59.
- Pellegrino, A., Lebon, E., Simonneau, T., and Wery, J. (2005). Towards a simple indicator of water stress in grapevine (*Vitis vinifera* L.) based on the differential sensitivities. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 11 :306–315.
- Pellegrino, A., Lebon, E., Voltz, M., and Wery, J. (2004). Relationships between plant and soil water status in vine (*Vitis vinifera* L.). *Plant and Soil*, 266 :129–142.
- Peregrina, F., Larrieta, C., Ibáñez, S., and García-Escudero, E. (2010). Labile organic matter, aggregates, and stratification ratios in a semiarid vineyard with cover crops. *Soil Science Society of America Journal*, 74(6) :2120–2130.
- Peregrina, F., Pérez-Álvarez, E. P., Colina, M., and García-Escudero, E. (2012). Cover crops and tillage influence soil organic matter and nitrogen availability in a semi-arid vineyard. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 58(sup1) :SS95–SS102.
- Pérès, G., Cluzeau, D., Menasseri, S., Soussana, J. F., Bessler, H., Engels, C., Habekost, M., Gleixner, G., Weigelt, A., Weisser, W. W., Scheu, S., and Eisenhauer, N. (2013). Mechanisms linking plant community properties to soil aggregate stability in an experimental grassland plant diversity gradient. *Plant and Soil*, 373(1-2) :285–299.
- 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., Van Der Heijden, M. G. a., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V., Conti, G., Staver, a. C., Aquino, S., and Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3) :167–234.

- Pérez-Ramos, I. M., Roumet, C., Cruz, P., Blanchard, A., Autran, P., and Garnier, E. (2012). Evidence for a 'plant community economics spectrum' driven by nutrient and water limitations in a Mediterranean rangeland of southern France. *Journal of Ecology*, 100(6) :1315–1327.
- Pérez-Ramos, I. M., Volaire, F., Fattet, M., Blanchard, A., and Roumet, C. (2013). Tradeoffs between functional strategies for resource-use and drought-survival in Mediterranean rangeland species. *Environmental and Experimental Botany*, 87 :126–136.
- Pinheiro, J. C. and Bates, D. M. (1996). Unconstrained parametrizations for variance-covariance matrices. *Statistics and Computing*, 6(3) :289–296.
- Poepplau, C. and Don, A. (2013). Sensitivity of soil organic carbon stocks and fractions to different land-use changes across Europe. *Geoderma*, 192 :189–201.
- Pohl, M., Graf, F., Buttler, A., and Rixen, C. (2012). The relationship between plant species richness and soil aggregate stability can depend on disturbance. *Plant and Soil*, 355(1-2) :87–102.
- Poirier, V., Roumet, C., Angers, D. A., and Munson, A. D. (2017). Species and root traits impact macroaggregation in the rhizospheric soil of a Mediterranean common garden experiment. *Plant and Soil*, 424(1-2) :289–302.
- Poirier, V., Roumet, C., and Munson, A. D. (2018). The root of the matter : Linking root traits and soil organic matter stabilization processes. *Soil Biology and Biochemistry*, 120 :246–259.
- Polge de Combret-Champart, L., Guilpart, N., Mérot, A., Capillon, A., and Gary, C. (2013). Determinants of the degradation of soil structure in vineyards with a view to conversion to organic farming. *Soil Use and Management*, 29(4) :557–566.
- Poni, S., Bernizzoni, F., and Civardi, S. (2007). Response of "Sangiovese" grapevines to partial root-zone drying : Gas-exchange, growth and grape composition. *Scientia Horticulturae*, 114(2) :96–103.
- Poorter, H. and Garnier, E. (2007). Ecological Significance of Inherent Variation in Relative Growth Rate and Its Components. In Pugnaire, F. I. and Valladares, F., editors, *Functional Plant Ecology*, volume 000, pages 67–100. CRC Press.
- Porter, J., Costanza, R., Sandhu, H., Sigsgaard, L., and Wratten, S. (2009). The value of producing food, energy, and ecosystem services within an agro-ecosystem. *AMBIO : A Journal of the Human Environment*, 38(4) :186–193.
- Portier, C. J., Armstrong, B. K., Baguley, B. C., Baur, X., Belyaev, I., Bellé, R., Belpoggi, F., Biggeri, A., Bosland, M. C., Bruzzi, P., Budnik, L. T., Bugge, M. D., Burns, K., Calaf, G. M., Carpenter, D. O., Carpenter, H. M., López-Carrillo, L., Clapp, R., Cocco, P., Consonni, D., Comba, P., Craft, E., Dalvie, M. A., Davis, D., Demers, P. A., De Roos, A. J., DeWitt, J., Forastiere, F., Freedman, J. H., Fritschi, L., Gaus, C., Gohlke, J. M., Goldberg, M., Greiser, E., Hansen, J., Hardell, L., Hauptmann, M., Huang, W., Huff, J., James, M. O., Jameson, C. W., Kortenkamp, A., Kopp-Schneider, A., Kromhout, H., Larramendy, M. L., Landrigan, P. J., Lash, L. H., Leszczynski,

- D., Lynch, C. F., Magnani, C., Mandrioli, D., Martin, F. L., Merler, E., Michelozzi, P., Miligi, L., Miller, A. B., Mirabelli, D., Mirer, F. E., Naidoo, S., Perry, M. J., Petronio, M. G., Pirastu, R., Portier, R. J., Ramos, K. S., Robertson, L. W., Rodriguez, T., Rössli, M., Ross, M. K., Roy, D., Rusyn, I., Saldiva, P., Sass, J., Savolainen, K., Scheepers, P. T. J., Sergi, C., Silbergeld, E. K., Smith, M. T., Stewart, B. W., Sutton, P., Tateo, F., Terracini, B., Thielmann, H. W., Thomas, D. B., Vainio, H., Vena, J. E., Vineis, P., Weiderpass, E., Weisenburger, D. D., Woodruff, T. J., Yorifuji, T., Yu, I. J., Zambon, P., Zeeb, H., and Zhou, S.-F. (2016). Differences in the carcinogenic evaluation of glyphosate between the International Agency for Research on Cancer (IARC) and the European Food Safety Authority (EFSA). *Journal of Epidemiology and Community Health*, 70(8) :741–745.
- Prieto, I., Roumet, C., Cardinael, R., Dupraz, C., Jourdan, C., Kim, J. H., Maeght, J. L., Mao, Z., Pierret, A., Portillo, N., Roupsard, O., Thammahacksa, C., and Stokes, A. (2015). Root functional parameters along a land-use gradient : evidence of a community-level economics spectrum. *Journal of Ecology*, 103(2) :361–373.
- Prieto, I., Stokes, A., and Roumet, C. (2016). Root functional parameters predict fine root decomposability at the community level. *Journal of Ecology*, 104(3) :725–733.
- (Program), M. E. A., editor (2005). *Ecosystems and human well-being : synthesis*. Island Press, Washington, DC. OCLC : ocm59279709.
- Prosdocimi, M., Cerdà, A., and Tarolli, P. (2016a). Soil water erosion on Mediterranean vineyards : A review. *CATENA*, 141 :1–21.
- Prosdocimi, M., Jordán, A., Tarolli, P., Keesstra, S., Novara, A., and Cerdà, A. (2016b). The immediate effectiveness of barley straw mulch in reducing soil erodibility and surface runoff generation in Mediterranean vineyards. *Science of The Total Environment*, 547 :323–330.
- Prosdocimi, M., Tarolli, P., and Cerdà, A. (2016c). Mulching practices for reducing soil water erosion : A review. *Earth-Science Reviews*, 161 :191–203.
- Quader, M., Riley, I. T., and Walker, G. E. (2001). Distribution pattern of root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in South Australian vineyards. *Australasian Plant Pathology*, 30(4) :357.
- Raclot, D., Le Bissonnais, Y., Louchart, X., Andrieux, P., Moussa, R., and Voltz, M. (2009). Soil tillage and scale effects on erosion from fields to catchment in a Mediterranean vineyard area. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 134(3-4) :201–210.
- Radicetti, E., Mancinelli, R., Moscetti, R., and Campiglia, E. (2016). Management of winter cover crop residues under different tillage conditions affects nitrogen utilization efficiency and yield of eggplant (*Solanum melanogena* L.) in Mediterranean environment. *Soil & Tillage Research*, 155 :329–338.
- Rahman, L., Whitelaw-Weckert, M., Hutton, R., and Orchard, B. (2009). Impact of floor vegetation on the abundance of nematode trophic groups in vineyards. *Applied Soil Ecology*, 42(2) :96–106.

- Ramírez-García, J., Carrillo, J. M., Ruiz, M., Alonso-Ayuso, M., and Quemada, M. (2015). Multicriteria decision analysis applied to cover crop species and cultivars selection. *Field Crops Research*, 175 :106–115.
- Ranaivoson, L., Naudin, K., Ripoche, A., Affholder, F., Rabeharisoa, L., and Corbeels, M. (2017). Agro-ecological functions of crop residues under conservation agriculture. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37(4).
- Rapidel, B., Ripoche, A., Allinne, C., Metay, A., Deheuvels, O., Lamanda, N., Blazy, J. M., Valdés-Gómez, H., and Gary, C. (2015). Analysis of ecosystem services trade-offs to design agroecosystems with perennial crops. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(4) :1373–1390.
- Redin, M., Recous, S., Aita, C., Dietrich, G., Skolaude, A. C., Ludke, W. H., Schmatz, R., and Giacomini, S. J. (2014). How the chemical composition and heterogeneity of crop residue mixtures decomposing at the soil surface affects C and N mineralization. *Soil Biology and Biochemistry*, 78 :65–75.
- Reich, P. B. (2014). The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum : a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2) :275–301.
- Reich, P. B., Ellsworth, D. S., and Walters, M. B. (1998). Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations : evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology*, 12(6) :948–958.
- Reich, P. B., Tilman, D., Craine, J., Ellsworth, D., Tjoelker, M. G., Knops, J., Wedin, D., Naeem, S., Bahaeddin, D., Goth, J., Bengtson, W., and Lee, T. D. (2001). Do species and functional groups differ in acquisition and use of C, N and water under varying atmospheric CO₂ and N availability regimes? A field test with 16 grassland species. *New Phytologist*, 150(2) :435–448.
- Reich, P. B., Wright, I. J., Cavender-Bares, J., Craine, J. M., Oleksyn, J., Westoby, M., and Walters, M. B. (2003). The Evolution of Plant Functional Variation : Traits, Spectra, and Strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3) :S143–S164.
- Ricotta, C. and Moretti, M. (2011). CWM and Rao’s quadratic diversity : a unified framework for functional ecology. *Oecologia*, 167(1) :181–188.
- Ripoche, A., Celette, F., Cinna, J. P., and Gary, C. (2010). Design of intercrop management plans to fulfil production and environmental objectives in vineyards. *European Journal of Agronomy*, 32(1) :30–39.
- Ripoche, A., Metay, A., Celette, F., and Gary, C. (2011a). Changing the soil surface management in vineyards : immediate and delayed effects on the growth and yield of grapevine. *Plant and Soil*, 339(1-2) :259–271.
- Ripoche, A., Rellier, J.-P., Martin-Clouaire, R., Paré, N., Biarnès, A., and Gary, C. (2011b). Modelling adaptive management of intercropping in vineyards to satisfy agronomic and environmental performances under Mediterranean climate. *Environmental Modelling & Software*, 26(12) :1467–1480.

- Roche, P., Díaz-Burlinson, N., and Gachet, S. (2004). Congruency analysis of species ranking based on leaf traits : which traits are the more reliable? *Plant Ecology formerly 'Vegetatio'*, 174(1) :37–48.
- Rochette, P. (2008). No-till only increases N₂O emissions in poorly-aerated soils. *Soil and Tillage Research*, 101(1-2) :97–100.
- Romet, L. and Coulombel, A. (2007). Enherber pour éviter le travail mécanique : quatre espèces testées. *Alter Agri*, 84 :27–29.
- Roucou, A., Violle, C., Fort, F., Roumet, P., Ecarnot, M., and Vile, D. (2018). Shifts in plant functional strategies over the course of wheat domestication. *Journal of Applied Ecology*, pages n/a–n/a.
- Roumet, C., Birouste, M., Picon-Cochard, C., Ghestem, M., Osman, N., Vrignon-Brenas, S., Cao, K.-f., and Stokes, A. (2016). Root structure-function relationships in 74 species : evidence of a root economics spectrum related to carbon economy. *New Phytologist*, 210(3) :815–826.
- Roumet, C., Lafont, F., Sari, M., Warembourg, F., and Garnier, E. (2008). Root traits and taxonomic affiliation of nine herbaceous species grown in glasshouse conditions. *Plant and Soil*, 312(1-2) :69–83.
- Roumet, C., Urcelay, C., Díaz, S., and Diaz, S. (2006). Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. *New Phytologist*, 170(2) :357–367.
- Ruiz-Colmenero, M., Bienes, R., Eldridge, D., and Marques, M. (2013). Vegetation cover reduces erosion and enhances soil organic carbon in a vineyard in the central Spain. *CATENA*, 104 :153–160.
- Ruiz-Colmenero, M., Bienes, R., and Marques, M. J. (2011). Soil and water conservation dilemmas associated with the use of green cover in steep vineyards. *Soil and Tillage Research*, 117 :211–223.
- Ryser, P. and Eek, L. (2000). Consequences of Phenotypic Plasticity vs. Interspecific Differences in Leaf and Root Traits for Acquisition of Aboveground and Belowground Resources. *American Journal of Botany*, 87(3) :402.
- Salomé, C., Coll, P., Lardo, E., Metay, A., Villenave, C., Marsden, C., Blanchart, E., Hinsinger, P., and Le Cadre, E. (2016). The soil quality concept as a framework to assess management practices in vulnerable agroecosystems : A case study in Mediterranean vineyards. *Ecological Indicators*, 61 :456–465.
- Sánchez, E. E., Giayetto, A., Cichón, L., Fernández, D., Aruani, M. C., and Curetti, M. (2007). Cover crops influence soil properties and tree performance in an organic apple (*Malus domestica* Borkh) orchard in northern Patagonia. *Plant and Soil*, 292(1-2) :193–203.
- Sánchez-Moreno, S., Nicola, N. L., Ferris, H., and Zalom, F. G. (2009). Effects of agricultural management on nematode-mite assemblages : Soil food web indices as predictors of mite community composition. *Applied Soil Ecology*, 41(1) :107–117.

- Sanguankeo, P. P., Leon, R. G., and Malone, J. (2009). Impact of Weed Management Practices on Grapevine Growth and Yield Components. *Weed Science*, 57(01) :103–107.
- Santi, A. L., Corassa, G. M., Gaviraghi, R., Martin, T. N., Bisognin, M. B., and Flora, L. P. D. (2016). White lupine yield under different sowing densities and row spacings. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 20(10) :903–907.
- Scarratt, S., Wratten, S., and Shishehbor, P. (2008). Measuring parasitoid movement from floral resources in a vineyard. *Biological Control*, 46(2) :107–113.
- Schipanski, M. E., Barbercheck, M., Douglas, M. R., Finney, D. M., Haider, K., Kaye, J. P., Kemanian, A. R., Mortensen, D. A., Ryan, M. R., Tooker, J., and White, C. (2014). A framework for evaluating ecosystem services provided by cover crops in agroecosystems. *Agricultural Systems*, 125 :12–22.
- Schreck, E., Gontier, L., Dumat, C., and Geret, F. (2012). Ecological and physiological effects of soil management practices on earthworm communities in French vineyards. *European Journal of Soil Biology*, 52 :8–15.
- Shipley, B. (2002). *Cause and correlation in biology : a user's guide to path analysis, structural equations and causal inference*. Cambridge University Press, Cambridge. OCLC : 62186358.
- 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., and Wardle, D. A. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 18(12) :1406–1419.
- Sievers, T. and Cook, R. L. (2018). Aboveground and Root Decomposition of Cereal Rye and Hairy Vetch Cover Crops. *Soil Science Society of America Journal*, 82(1) :147.
- Sinclair, T. and Ludlow, M. (1986). Influence of soil water supply on the plant water balance of four tropical grain legumes. *Australian Journal of Plant Physiology*, 13(3) :329.
- Six, J., Bossuyt, H., Degryze, S., and Deneff, K. (2004). A history of research on the link between (micro)aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil and Tillage Research*, 79(1) :7–31.
- Six, J., Elliott, E., and Paustian, K. (1999). Aggregate and Soil Organic Matter Dynamics under Conventional and No-Tillage Systems. *Soil Science Society of America Journal*, 63(5) :1350.
- Six, J. and Paustian, K. (2014). Aggregate-associated soil organic matter as an ecosystem property and a measurement tool. *Soil Biology and Biochemistry*, 68 :A4–A9.

- Smallwood, K. S. (1996). Managing vertebrates in cover crops : A first study. *American Journal of Alternative Agriculture*, 11(04) :155.
- Snelder, D. and Bryan, R. (1995). The use of rainfall simulation tests to assess the influence of vegetation density on soil loss on degraded rangelands in the Baringo District, Kenya. *CATENA*, 25(1-4) :105–116.
- Steenwerth, K. and Belina, K. (2008a). Cover crops and cultivation : Impacts on soil N dynamics and microbiological function in a Mediterranean vineyard agroecosystem. *Applied Soil Ecology*, 40(2) :370–380.
- Steenwerth, K. and Belina, K. (2008b). Cover crops enhance soil organic matter, carbon dynamics and microbiological function in a vineyard agroecosystem. *Applied Soil Ecology*, 40(2) :359–369.
- Steenwerth, K. L., Calderon-Orellana, A., Hanifin, R. C., Storm, C., and McElrone, A. J. (2016). Effects of various vineyard floor management techniques on weed community shifts and grapevine water relations. *American Journal of Enology and Viticulture*, 67(2) :153–162.
- Steenwerth, K. L., Pierce, D. L., Carlisle, E. A., Spencer, R. G. M., and Smart, D. R. (2010). A vineyard agroecosystem : disturbance and precipitation affect soil respiration under Mediterranean conditions. *Soil Science Society of America Journal*, 74(1) :231.
- Stern, W. (1993). Nitrogen fixation and transfer in intercrop systems. *Field Crops Research*, 34(3-4) :335–356.
- Storkey, J., Brooks, D., Houghton, A., Hawes, C., Smith, B. M., and Holland, J. M. (2013). Using functional traits to quantify the value of plant communities to invertebrate ecosystem service providers in arable landscapes. *Journal of Ecology*, 101(1) :38–46.
- Storkey, J., Döring, T., Baddeley, J., Collins, R. P., Roderick, S., Jones, H., and Watson, C. (2015). Engineering a plant community to deliver multiple ecosystem services. *Ecological Applications*, 25(4) :1034–1043.
- Swinton, S. M., Lupi, F., Robertson, G. P., and Hamilton, S. K. (2007). Ecosystem services and agriculture : Cultivating agricultural ecosystems for diverse benefits. *Ecological Economics*, 64(2) :245–252.
- Takeda, M., Nakamoto, T., Miyazawa, K., Murayama, T., and Okada, H. (2009). Phosphorus availability and soil biological activity in an Andosol under compost application and winter cover cropping. *Applied Soil Ecology*.
- Tardy, F., Moreau, D., Dorel, M., and Damour, G. (2015). Trait-based characterisation of cover plants' light competition strategies for weed control in banana cropping systems in the French West Indies. *European Journal of Agronomy*, 71 :10–18.
- Team, R. C. (2018). R : A Language and Environment for Statistical Computing.
- Teasdale, J. R. and Mohler, C. L. (1993). Light transmittance, soil temperature, and soil moisture under residue of hairy vetch and rye. *Agronomy Journal*, 85 :673–380.

- Teasdale, J. R. and Mohler, C. L. (2000). The quantitative relationship between weed emergence and the physical properties of mulches. *Weed Science*, 48(3) :385–392.
- Tesic, D., Keller, M., and Hutton, R. J. R. (2007). Influence of vineyard floor management practices on grapevine vegetative growth, yield, and fruit composition. *American Journal of Enology and Viticulture*, 58(1) :1–11.
- Thomas, F., Archambeaud, M., Soltner, D., and Griffon, M. (2013). *Les couverts végétaux gestion pratique de l'interculture*. Productions végétales et grandes cultures. Agriproductions, france agricole edition.
- Thorup-Kristensen, K., Magid, J., and Jensen, L. S. (2003). Catch crops and green manures as biological tools in nitrogen management in temperate zones. *Advances in Agronomy*, 79 :227–302.
- Tilman, D., Cassman, K. G., Matson, P. A., Naylor, R., and Polasky, S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418(6898) :671–677.
- Tisdall, J. M. and Oades, J. M. (1982). Organic matter and water-stable aggregates in soils. *Journal of Soil Science*, 33(2) :141–163.
- Tixier, P., Lavigne, C., Alvarez, S., Gauquier, A., Blanchard, M., Ripoche, A., and Achard, R. (2011). Model evaluation of cover crops, application to eleven species for banana cropping systems. *European Journal of Agronomy*, 34 :53–61.
- Tjoelker, M. G., Craine, J. M., Wedin, D., Reich, P. B., and Tilman, D. (2005). Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist*, 167(2) :493–508.
- Torgemen, É. (2018). Glyphosate : où est passée l'interdiction promise par Macron ?
- Townsend, C. R., Scarsbrook, M. R., and Dolédec, S. (1997). The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and biodiversity in streams. *Limnology and Oceanography*, 42(5) :938–949.
- Tribouillois, H., Cohan, J.-P. P., and Justes, E. (2016). Cover crop mixtures including legume produce ecosystem services of nitrate capture and green manuring : assessment combining experimentation and modelling. *Plant and Soil*, 401(1-2) :347–364.
- Tribouillois, H., Cruz, P., Cohan, J. P., and Justes, E. (2015a). Modelling agroecosystem nitrogen functions provided by cover crop species in bispecific mixtures using functional traits and environmental factors. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 207 :218–228.
- Tribouillois, H., Fort, F., Cruz, P., Charles, R., Flores, O., Garnier, E., and Justes, E. (2015b). A Functional Characterisation of a Wide Range of Cover Crop Species : Growth and Nitrogen Acquisition Rates, Leaf Traits and Ecological Strategies. *PLOS ONE*, 10(3) :e0122156.
- Tworcoski, T. J. and Glenn, D. M. (2012). Weed Suppression by Grasses for Orchard Floor Management. *Weed Technology*, 26(3) :559–565.
- Unger, P. W. and Vigil, M. F. (1998). Cover crop effects on soil water relationships. *Journal of Soil and Water Conservation*, 53(3) :200–207.

- Valdés-Gómez, H., Gary, C., Cartolaro, P., Lolas-Caneo, M., and Calonnec, A. (2011). Powdery mildew development is positively influenced by grapevine vegetative growth induced by different soil management strategies. *Crop Protection*, 30(9) :1168–1177.
- van Leeuwen, C. and Darriet, P. (2016). Le changement climatique en viticulture : les leviers d'adaptation au vignoble. In *Les 3èmes Assises des vins du Sud-Ouest*, Toulouse, France. Assises des Vins du Sud-ouest.
- van Leeuwen, C., Friant, P., Choné, X., Tregoat, O., Koundouras, S., and Dubourdieu, D. (2004). Influence of climate, soil, and cultivar on terroir. *American Journal of Enology and Viticulture*, 55(3) :207–217.
- Vasconcelos, M. C., Greven, M., Winefield, C. S., Trought, M. C. T., and Raw, V. (2009). The Flowering Process of *Vitis vinifera* : A Review. *American Journal of Enology and Viticulture*, 60(4) :411–434.
- Vile, D., Garnier, E., Shipley, B., Laurent, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Lavorel, S., Díaz, S., Hodgson, J. G., Lloret, F., Midgley, G. F., Poorter, H., Rutherford, M. C., Wilson, P. J., and Wright, I. J. (2005). Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of botany*, 96(6) :1129–36.
- Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L., Albert, C. H., Hulshof, C., Jung, V., and Messier, J. (2012). The return of the variance : intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(4) :244–252.
- Violle, C., Garnier, E., Lecoœur, J., Roumet, C., Podgeur, C., Blanchard, A., and Navas, M.-L. (2009). Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia*, 160(4) :747–755.
- Violle, C., Lecoœur, J., and Navas, M.-L. (2007a). How relevant are instantaneous measurements for assessing resource depletion under plant cover ? A test on light and soil water availability in 18 herbaceous communities. *Functional Ecology*, 21(2) :185–190.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., and Garnier, E. (2007b). Let the concept of trait be functional ! *Oikos*, 116(5) :882–892.
- Volaire, F., Barkaoui, K., and Norton, M. (2014). Designing resilient and sustainable grasslands for a drier future : Adaptive strategies, functional traits and biotic interactions. *European Journal of Agronomy*, 52 :81–89.
- Volaire, F. and Lelièvre, F. (2010). Role of summer dormant perennial grasses as intercrops in rainfed Mediterranean vineyards. *Crop Science*, 50(5) :2046.
- Vrignon-Brenas, S., Celette, F., Piquet-Pissaloux, A., Jeuffroy, M.-H., and David, C. (2016). Early assessment of ecological services provided by forage legumes in relay intercropping. *European Journal of Agronomy*, 75 :89–98.
- Vrsic, S. (2011). Soil erosion and earthworm population responses to soil management systems in steep-slope vineyards. *Plant, Soil and Environment*, 57(6) :258–263.

- Wassenaar, T., Andrieux, P., Baret, F., and Robbez-Masson, J. (2005). Soil surface infiltration capacity classification based on the bi-directional reflectance distribution function sampled by aerial photographs. The case of vineyards in a Mediterranean area. *Catena*, 62(2-3) :94–110.
- Webb, L., Whiting, J., Watt, a., Hill, T., Wigg, F., Dunn, G., Needs, S., and Barlow, E. W. (2010). Managing Grapevines through Severe Heat : A Survey of Growers after the 2009 Summer Heatwave in South-eastern Australia. *Journal of Wine Research*, 21(2-3) :147–165.
- Weiher, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., and Eriksson, O. (1999). Challenging Theophrastus : A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, 10(5) :609–620.
- Wendling, M., Büchi, L., Amossé, C., Sinaj, S., Walter, A., and Charles, R. (2016). Influence of root and leaf traits on the uptake of nutrients in cover crops. *Plant and Soil*, 409(1-2) :419–434.
- Wermelinger, B. (1991). Nitrogen Dynamics in Grapevine : Physiology and Modeling. In *International symposium on nitrogen in grapes and wine*, Seattle, USA.
- Wermelinger, B., Candolfi, M. P., and Baumgärtner, J. (1992). A model of the European red mite (Acari, Tetranychidae) population dynamics and its linkage to grapevine growth and development. *Journal of Applied Entomology*, 114(1-5) :155–166.
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199(2) :213–227.
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., and Wright, I. J. (2002). PLANT ECOLOGICAL STRATEGIES : Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1) :125–159.
- Westoby, M. and Wright, I. J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(5) :261–268.
- Wheeler, Q. and Meier, R. (2000). *Species concepts and phylogenetic theory : a debate*. Columbia University Press.
- White, C. M., DuPont, S. T., Hautau, M., Hartman, D., Finney, D. M., Bradley, B., LaChance, J. C., and Kaye, J. P. (2017). Managing the trade off between nitrogen supply and retention with cover crop mixtures. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 237 :121–133.
- Williams, J. N., Hollander, A. D., O’Geen, A., Thrupp, L., Hanifin, R., Steenwerth, K., McGourty, G., and Jackson, L. E. (2011). Assessment of carbon in woody plants and soil across a vineyard-woodland landscape. *Carbon Balance and Management*, 6(1) :11.
- Wilson, P. J., Thompson, K., and Hodgson, J. G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143(1) :155–162.
- Woltz, J. M., Isaacs, R., and Landis, D. A. (2012). Landscape structure and habitat management differentially influence insect natural enemies in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 152 :40–49.

- Wood, S. A. (2018). Nutritional functional trait diversity of crops in south-eastern Senegal. *Journal of Applied Ecology*, 55(1) :81–91.
- Wood, S. A., Karp, D. S., DeClerck, F., Kremen, C., Naeem, S., and Palm, C. A. (2015). Functional traits in agriculture : Agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends in Ecology and Evolution*, 30(9) :531–539.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J. J., Navas, M.-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V. I., Roumet, C., Thomas, S. C., Tjoelker, M. G., Veneklaas, E. J., and Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985) :821–827.
- Yu, O. T., Greenhut, R. F., O’Geen, A. T., Mackey, B., Horwath, W. R., and Steenwerth, K. L. (2017). Precipitation Events and Management Practices Affect Greenhouse Gas Emissions from Vineyards in a Mediterranean Climate. *Soil Science Society of America Journal*, 81(1) :138.
- Zhang, W., Ricketts, T. H., Kremen, C., Carney, K., and Swinton, S. M. (2007). Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological Economics*, 64(2) :253–260.
- Zribi, W., Aragüés, R., Medina, E., and Faci, J. (2015). Efficiency of inorganic and organic mulching materials for soil evaporation control. *Soil and Tillage Research*, 148 :40–45.

Cinquième partie

Annexes

Appendices

Supplementary material (Chapitre 3)

Table A.1 Description of the vegetation of each quadrat, with cover rates of sown species and spontaneous vegetation. Total CR : total cover rate of the plant community; Sown CR : cover rate of the sown species; Weed CR : cover rate of spontaneous vegetation. Soil manag : soil management strategy. Quadrats Q9, Q18 and Q33 (soil management strategy SC) are not included (spontaneous vegetation)

Code	Sown species	Family	Soil manag.	Total CR (%)	Sown CR (%)	Spont CR (%)
Q1	<i>Achillea millefolium</i>	Asteraceae	SC	83,9	40	43,9
Q2	<i>Dactylis glomerata</i>	Poaceae	SC-T	33,7	20	13,7
Q3	<i>Medicago lupulina</i>	Fabaceae	T	48,7	30	18,7
Q4	<i>Medicago sativa</i>	Fabaceae	SC-T	59,6	25	34,6
Q5	<i>Plantago coronopus</i>	Plantaginaceae	SC	96,4	85	11,4
Q6	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Hydrophyllaceae	SC-T	52,9	40	12,9
Q7	<i>Sanguisorba minor</i>	Rosaceae	SC-T	47,9	16	31,9
Q8	<i>Sanguisorba minor</i>	Rosaceae	SC-T	71,5	45	26,5
Q10	<i>Triticosecale</i>	Poaceae	T	31,8	16	15,8
Q11	<i>Triticosecale</i>	Poaceae	SC-T	36,7	25	11,7
Q12	<i>Achillea millefolium</i>	Asteraceae	SC	70,1	50	20,1
Q13	<i>Dactylis glomerata</i>	Poaceae	SC-T	76,8	55	21,8
Q14	<i>Medicago lupulina</i>	Fabaceae	SC-T	45,7	35	10,7
Q15	<i>Medicago sativa</i>	Fabaceae	SC-T	40,5	20	20,5

Continued on next page

Table A.1 – continued from previous page

Code	Sown species	Family	Soil manag.	Total CR (%)	Sown CR (%)	Spont CR (%)
Q16	<i>Plantago coronopus</i>	Plantaginaceae	SC	82,4	75	7,4
Q17	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Hydrophyllaceae	T	46,9	40	6,9
Q19	<i>Vicia villosa</i>	Fabaceae	SC-T	96,2	90	6,2
Q20	<i>Achillea millefolium</i>	Asteraceae	T	75,4	50	25,4
Q21	<i>Brassica carinata</i>	Brassicaceae	T	47,7	25	22,7
Q22	<i>Dactylis glomerata</i>	Poaceae	SC	72,8	40	32,8
Q23	<i>Festuca ovina</i>	Poaceae	T	27	5	22
Q24	<i>Festuca ovina</i>	Poaceae	T	30,5	10	20,5
Q25	<i>Festuca ovina</i>	Poaceae	T	40,3	12	28,3
Q26	<i>Medicago lupulina</i>	Fabaceae	SC	97	80	17
Q27	<i>Medicago sativa</i>	Fabaceae	SC	85,5	40	45,5
Q28	<i>Plantago coronopus</i>	Plantaginaceae	SC	83	55	28
Q29	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Hydrophyllaceae	SC	72	65	7
Q30	<i>Secale cereale</i>	Poaceae	T	36	30	6
Q31	<i>Secale cereale</i>	Poaceae	T	44,1	30	14,1
Q32	<i>Sanguisorba minor</i>	Rosaceae	SC	75,1	40	35,1
Q34	<i>Trifolium fragiferum</i>	Fabaceae	SC	93,5	0	93,5
Q35	<i>Trifolium fragiferum</i>	Fabaceae	SC	89,6	60	29,6
Q36	<i>Trifolium fragiferum</i>	Fabaceae	SC	99,4	55	44,4
Q37	<i>Vicia villosa</i>	Fabaceae	SC	100	100	0
Q38	<i>Vicia villosa</i>	Fabaceae	SC	100	98	2

Table A.2 V-test coefficients between PCA qualitative supplementary variables and the two first axes of the PCA. The sign of the coefficient indicates the direction of the relationship (positive or negative) with the axis. Soil manag : soil management strategy

		V-test coefficients	
		Dim.1	Dim.2
Soil manag.	SC	-1.57	1.68
	SC-T	-0.15	-1.51
	T	1.93	-0.4
Dominant family	Asteraceae	-0.64	3.15
	Brassicaceae	1.53	-1.41
	Fabaceae	-3.84	-1.11
	Geraniaceae	-0.14	-0.9
	Hydrophyllaceae	2.46	-1.03
	Plantaginaceae	-0.63	1.69
	Poaceae	2.41	0.41
	Rosaceae	0	-0.23
	Rubiaceae	0.95	-1.31

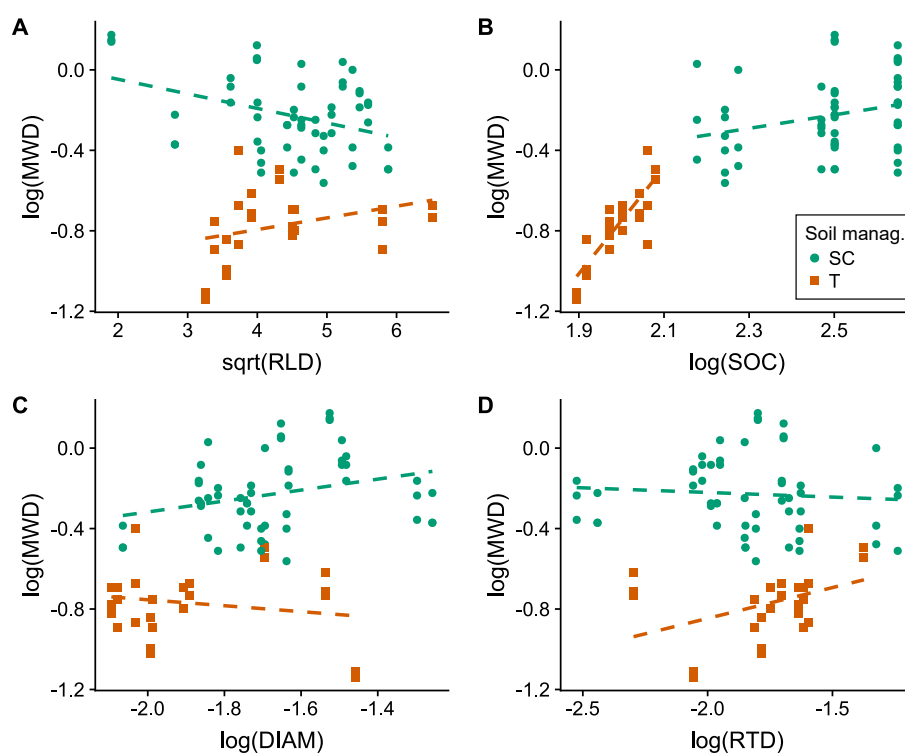


Figure A.1 Relationship between MWD and root length density (A), soil organic carbon (B), root mean diameter (C) and root tissue density (D) (variables log-scaled)

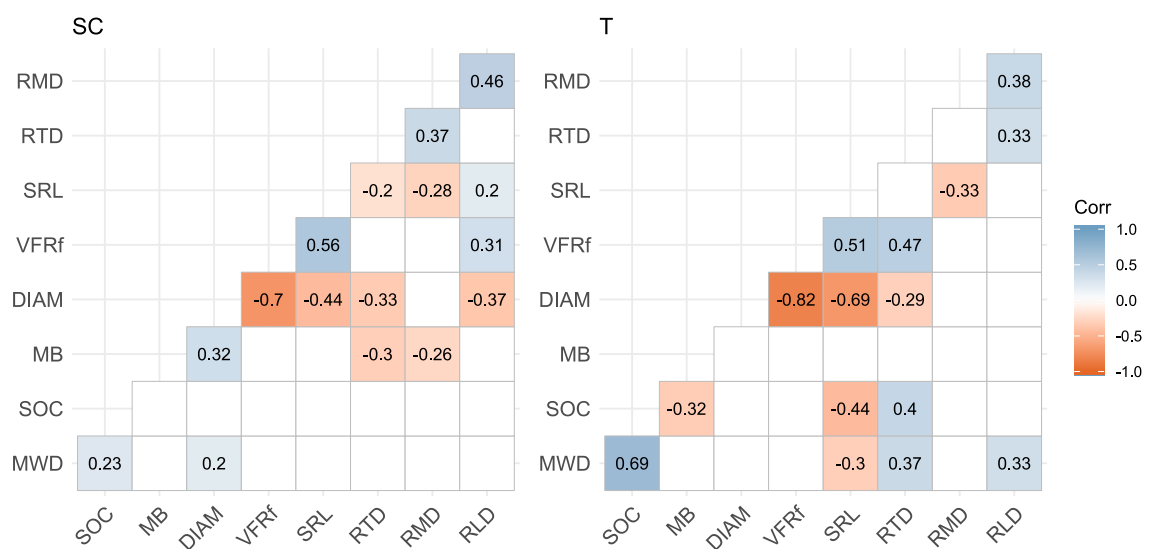


Figure A.2 Kendall correlation coefficients between MWD, soil organic carbon (SOC) and root functional markers. Blank squares indicate non-significant correlations. SOC : soil organic carbon (mg g^{-1}); MB : microbial biomass (mg kg^{-1}); DIAM : root mean diameter (mm); VFRf : very fine root fraction (%); SRL : specific root length (m g^{-1}); RTD : root tissue density (g cm^{-3}); RMD : root mass density (kg m^{-3}); RLD : root length density (cm cm^{-3})

Supplementary material (Chapitre 4)

Table B.1 Description of the vegetation of each quadrat, with cover rates of sown species and spontaneous vegetation. Total CR : total cover rate of the plant community; Sown CR : cover rate of the sown species; Spont CR : cover rate of spontaneous vegetation. Soil manag : soil management strategy. Quadrats Q9, Q18 and Q33 are not included (spontaneous vegetation). The quadrat Tf1 was composed at 60% (cover rate) of *Medicago orbicularis* (Fabaceae) and 33.5% of other weeds

PCA Code	Soil manag.	Sown species	Family	Total CR (%)	Sown CR (%)	Spont CR (%)
Am1	SC	<i>Achillea millefolium</i>	Asteraceae	83.9	40	43.9
Am2	SC	<i>Achillea millefolium</i>	Asteraceae	70.1	50	20.1
Am3	T	<i>Achillea millefolium</i>	Asteraceae	75.4	50	25.4
Bc1	T	<i>Brassica carinata</i>	Brassicaceae	47.7	25	22.7
Dg1	SC-T	<i>Dactylis glomerata</i>	Poaceae	33.7	20	13.7
Dg2	SC-T	<i>Dactylis glomerata</i>	Poaceae	76.8	55	21.8
Dg3	SC	<i>Dactylis glomerata</i>	Poaceae	72.8	40	32.8
Fo1	T	<i>Festuca ovina</i>	Poaceae	27	5	22
Fo2	T	<i>Festuca ovina</i>	Poaceae	30.5	10	20.5
Fo3	T	<i>Festuca ovina</i>	Poaceae	40.3	12	28.3
Ml1	T	<i>Medicago lupulina</i>	Fabaceae	48.7	30	18.7
Ml2	SC-T	<i>Medicago lupulina</i>	Fabaceae	45.7	35	10.7
Ml3	SC	<i>Medicago lupulina</i>	Fabaceae	97	80	17

Continued on next page

Table B.1 – continued from previous page

PCA Code	Soil manag.	Sown species	Family	Total CR (%)	Sown CR (%)	Spont CR (%)
Ms1	SC-T	<i>Medicago sativa</i>	Fabaceae	59.6	25	34.6
Ms2	SC-T	<i>Medicago sativa</i>	Fabaceae	40.5	20	20.5
Ms3	SC	<i>Medicago sativa</i>	Fabaceae	85.5	40	45.5
Pt1	SC-T	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Hydrophyllaceae	52.9	40	12.9
Pt2	T	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Hydrophyllaceae	46.9	40	6.9
Pt3	SC	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Hydrophyllaceae	72	65	7
Pc1	SC	<i>Plantago coronopus</i>	Plantaginaceae	96.4	85	11.4
Pc2	SC	<i>Plantago coronopus</i>	Plantaginaceae	82.4	75	7.4
Pc3	SC	<i>Plantago coronopus</i>	Plantaginaceae	83	55	28
Sm1	SC-T	<i>Sanguisorba minor</i>	Rosaceae	47.9	16	31.9
Sm2	SC-T	<i>Sanguisorba minor</i>	Rosaceae	71.5	45	26.5
Sm3	SC	<i>Sanguisorba minor</i>	Rosaceae	75.1	40	35.1
Sc1	T	<i>Secale cereale</i>	Poaceae	36	30	6
Sc2	T	<i>Secale cereale</i>	Poaceae	44.1	30	14.1
Tf1	SC	<i>Trifolium fragiferum</i>	Fabaceae	93.5	0	93.5

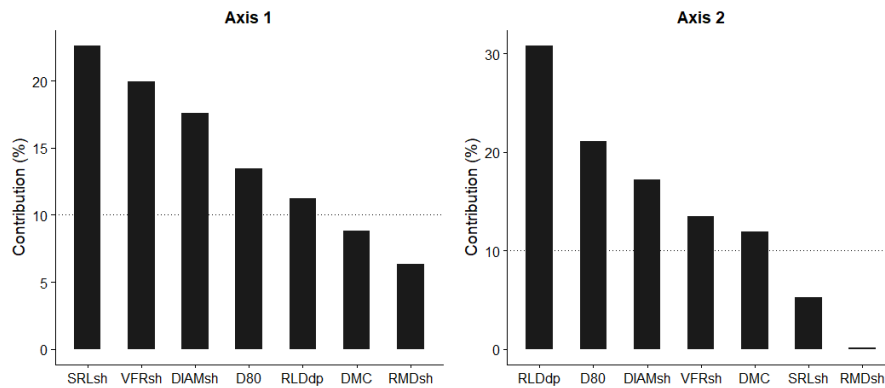


Figure B.1 Contribution of the selected functional markers on the two first PCA axis. Dotted lines indicate the 10% contribution threshold. DMC : dry matter content; LDMC : leaf dry matter content; DIAMsh : shallow mean diameter; RMDsh : shallow root mass density; RMDdp : deep root mass density; SRLsh : shallow specific root length; VFRsh : shallow very fine root fraction; D80 : depth of 80% of root length

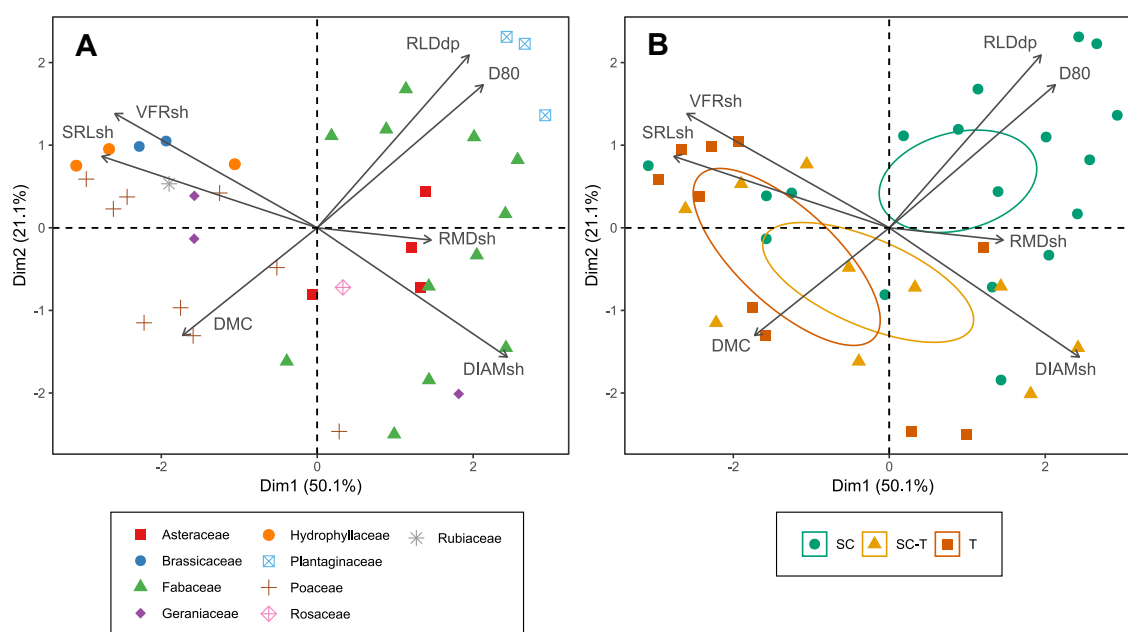


Figure B.2 PCA biplots of variables and individuals. Points are colored following the dominant family in the communities (A) and the soil management strategy where communities were sown and sampled (B). 95% confidence ellipses were drawn around the barycenter of each of the three soil management strategies

Table B.2 Relative biomass (%) of each botanical family in the communities of the three clusters. Plants that were not characterized were not included in these calculations

Code	Sown species	Family	Cluster	Relative biomass (%)
Bc1	<i>Brassica carinata</i>	Brassicaceae	1	83
		Caryophyllaceae	1	8
		Geraniaceae	1	6
		Rubiaceae	1	3
Dg1	<i>Dactylis glomerata</i>	Poaceae	1	37
		Asteraceae	1	37
		Geraniaceae	1	17
		Fabaceae	1	10
Dg3	<i>Dactylis glomerata</i>	Poaceae	1	30
		Fabaceae	1	23
		Asteraceae	1	16
		Malvaceae	1	11

Continued on next page

Table B.2 – continued from previous page

Code	Sown species	Family	Cluster	Relative biomass (%)
		Geraniaceae	1	7
		Caryophyllaceae	1	4
		Rubiaceae	1	3
		Apiaceae	1	3
		Euphorbiaceae	1	2
		Plantaginaceae	1	1
		Convolvulaceae	1	1
Fo1	<i>Festuca ovina</i>	Poaceae	1	29
		Geraniaceae	1	27
		Asteraceae	1	27
		Plantaginaceae	1	9
		Apiaceae	1	5
		Rubiaceae	1	3
Fo2	<i>Festuca ovina</i>	Asteraceae	1	29
		Brassicaceae	1	19
		Poaceae	1	16
		Plantaginaceae	1	7
		Convolvulaceae	1	7
		Rubiaceae	1	7
		Apiaceae	1	5
		Geraniaceae	1	5
		Primulaceae	1	3
Fo3	<i>Festuca ovina</i>	Poaceae	1	32
		Plantaginaceae	1	30
		Asteraceae	1	15
		Rubiaceae	1	8
		Fabaceae	1	7
		Brassicaceae	1	5
		Primulaceae	1	5
Pt1	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Hydrophyllaceae	1	74
		Fabaceae	1	18

Continued on next page

Table B.2 – continued from previous page

Code	Sown species	Family	Cluster	Relative biomass (%)
		Geraniaceae	1	8
Pt2	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Hydrophyllaceae	1	100
Pt3	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Hydrophyllaceae	1	100
Sc1	<i>Secale cereale</i>	Poaceae	1	100
Sc2	<i>Secale cereale</i>	Poaceae	1	100
Sm2	<i>Sanguisorba minor</i>	Rubiaceae	1	35
		Rosaceae	1	27
		Geraniaceae	1	20
		Asteraceae	1	16
		Apiaceae	1	2
Sp1	Spontaneous	Geraniaceae	1	38
		Rubiaceae	1	31
		Asteraceae	1	31
Sp2	Spontaneous	Geraniaceae	1	50
		Asteraceae	1	30
		Poaceae	1	12
		Rubiaceae	1	5
		Plantaginaceae	1	2
Ts2	<i>Triticosecale</i>	Poaceae	1	90
	<i>Triticosecale</i>	Asteraceae	1	10
Am1	<i>Achillea millefolium</i>	Asteraceae	2	56
		Rubiaceae	2	24
		Geraniaceae	2	20
Am3	<i>Achillea millefolium</i>	Asteraceae	2	77
		Geraniaceae	2	12
		Rubiaceae	2	11
Dg2	<i>Dactylis glomerata</i>	Poaceae	2	61
		Asteraceae	2	39
Ml1	<i>Medicago lupulina</i>	Fabaceae	2	80

Continued on next page

Table B.2 – continued from previous page

Code	Sown species	Family	Cluster	Relative biomass (%)
		Asteraceae	2	20
MI2	<i>Medicago lupulina</i>	Fabaceae	2	78
		Rubiaceae	2	22
MI3	<i>Medicago lupulina</i>	Fabaceae	2	91
		Geraniaceae	2	6
		Asteraceae	2	3
Ms1	<i>Medicago sativa</i>	Fabaceae	2	59
		Apiaceae	2	34
		Geraniaceae	2	7
Ms2	<i>Medicago sativa</i>	Geraniaceae	2	35
		Fabaceae	2	34
		Asteraceae	2	17
		Rubiaceae	2	14
Sm1	<i>Sanguisorba minor</i>	Asteraceae	2	38
		Rosaceae	2	34
		Geraniaceae	2	14
		Rubiaceae	2	8
		Apiaceae	2	6
Sp3	Spontaneous	Asteraceae	2	41
		Caryophyllaceae	2	34
		Fabaceae	2	22
		Rubiaceae	2	3
Ts1	<i>Triticosecale</i>	Poaceae	2	46
		Fabaceae	2	25
		Asteraceae	2	21
		Apiaceae	2	8
Vv1	<i>Vicia villosa</i>	Fabaceae	2	100
Am2	<i>Achillea millefolium</i>	Asteraceae	3	55
		Rubiaceae	3	19
		Fabaceae	3	15

Continued on next page

Table B.2 – continued from previous page

Code	Sown species	Family	Cluster	Relative biomass (%)
		Geraniaceae	3	11
Ms3	<i>Medicago sativa</i>	Fabaceae	3	39
		Geraniaceae	3	19
		Asteraceae	3	14
		Caryophyllaceae	3	11
		Plantaginaceae	3	10
		Rubiaceae	3	8
Pc1	<i>Plantago coronopus</i>	Plantaginaceae	3	85
		Asteraceae	3	9
		Geraniaceae	3	4
		Rubiaceae	3	2
Pc2	<i>Plantago coronopus</i>	Plantaginaceae	3	100
Pc3	<i>Plantago coronopus</i>	Plantaginaceae	3	93
		Rubiaceae	3	7
Sm3	<i>Sanguisorba minor</i>	Fabaceae	3	46
		Rosaceae	3	43
		Rubiaceae	3	11
Tf1	<i>Trifolium fragiferum</i>	Fabaceae	3	60
		Geraniaceae	3	18
		Plantaginaceae	3	11
		Rubiaceae	3	7
		Asteraceae	3	4
Tf2	<i>Trifolium fragiferum</i>	Fabaceae	3	76
		Asteraceae	3	10
		Brassicaceae	3	6
		Geraniaceae	3	4
		Apiaceae	3	3
		Rubiaceae	3	2
Tf3	<i>Trifolium fragiferum</i>	Fabaceae	3	70
		Geraniaceae	3	8

Continued on next page

Table B.2 – continued from previous page

Code	Sown species	Family	Cluster	Relative biomass (%)
		Plantaginaceae	3	8
		Rubiaceae	3	8
		Asteraceae	3	4
		Caryophyllaceae	3	2
		Malvaceae	3	1
Vv2	<i>Vicia villosa</i>	Fabaceae	3	100
Vv3	<i>Vicia villosa</i>	Fabaceae	3	100

Supplementary material (Chapitre 5)

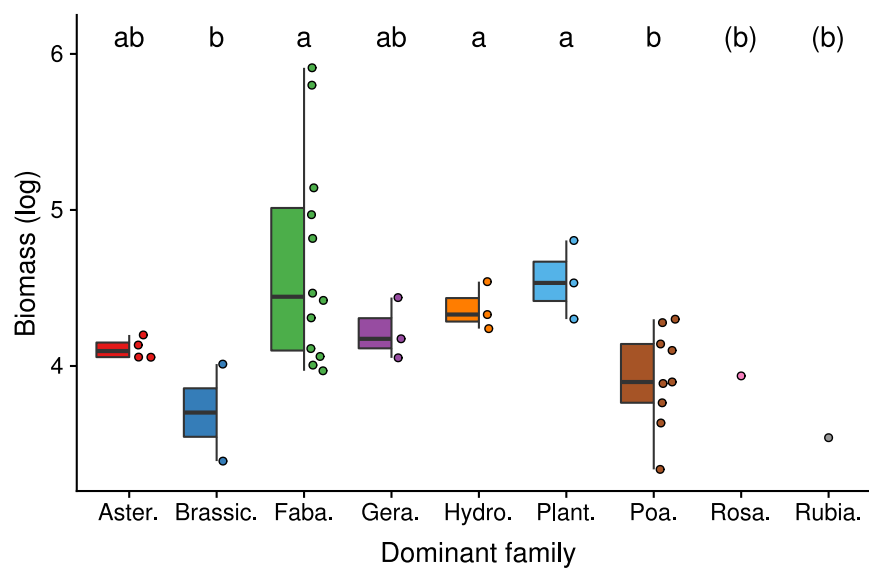


Figure C.1 Biomass of all communities, following the dominant taxonomic affiliation in each community. Letters indicate significant differences (Kruskal-Wallis test, $\alpha = 0.05$). Communities dominated by Rosaceae and Rubiaceae species had no replicates but were compared to others based on their unique value. Aster : Asteraceae; Bassic : Brassicaceae; Faba : Fabaceae, Gera : Geraniaceae; Hydro : Hydrophyllaceae; Plant : Plantaginaceae; Poa : Poaceae; Rosa : Rosaceae; Rubia : Rubiaceae

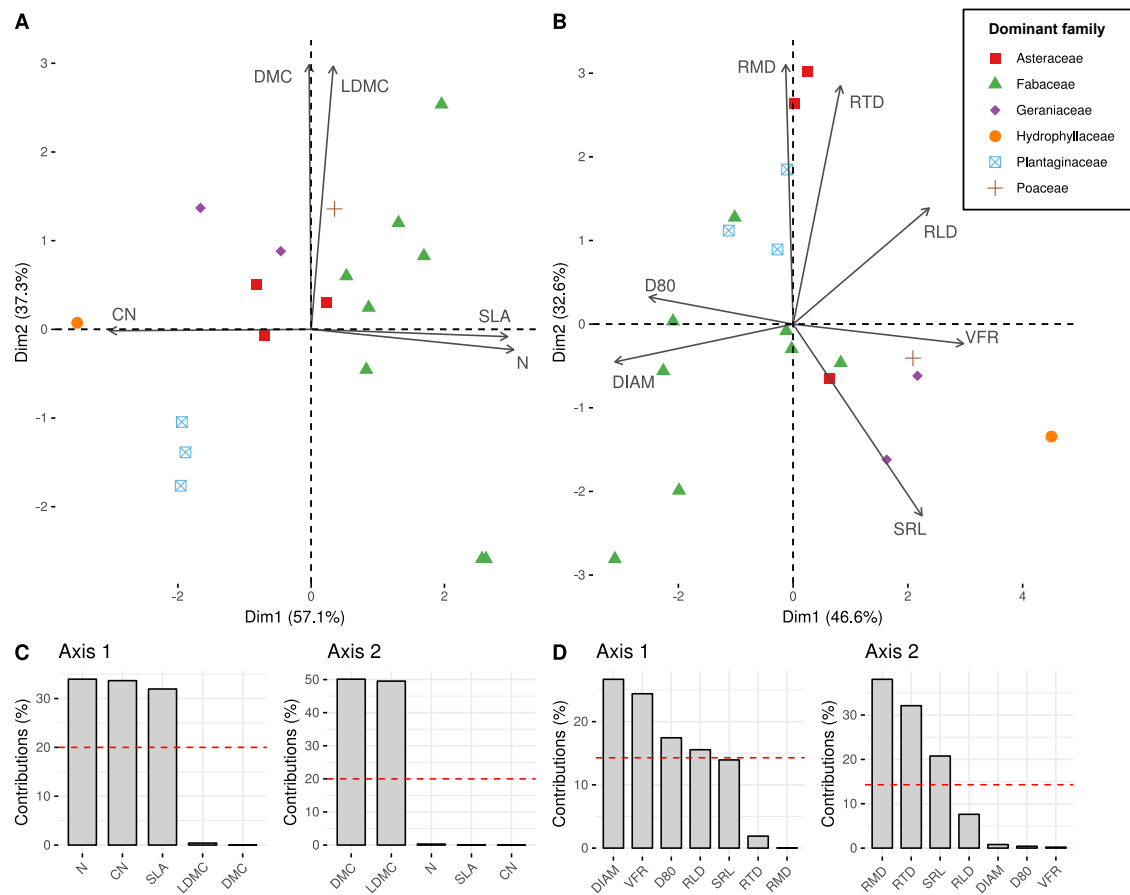


Figure C.2 Results from the two PCA performed on the communities from soil management strategy SC. A : biplot for the PCA performed on aboveground markers ; B : biplot for the PCA performed on root markers. The dominant families of the communities are illustrated in these graphs. C : contribution of the aboveground markers in the PCA ; D : contribution of the root markers in the PCA

Table C.1 Description of the vegetation of each quadrat, with cover rates of sown species and spontaneous vegetation. Soil manag : soil management strategy; Total CR : total cover rate of the plant community; Sown CR : cover rate of the sown species; Spont CR : cover rate of spontaneous vegetation. Quadrats Q9, Q18 and Q33 are not included (spontaneous vegetation). The first *Trifolium fragiferum* quadrat was composed at 60% (cover rate) of *Medicago orbicularis* (Fabaceae) and 33.5% of other weeds

Soil manag.	Sown species	Family	Total CR (%)	Sown CR (%)	Spont CR (%)
SC	<i>Achillea millefolium</i>	Asteraceae	83.9	40	43.9
SC	<i>Achillea millefolium</i>	Asteraceae	70.1	50	20.1
T	<i>Achillea millefolium</i>	Asteraceae	75.4	50	25.4
T	<i>Brassica carinata</i>	Brassicaceae	47.7	25	22.7
SC	<i>Dactylis glomerata</i>	Poaceae	72.8	40	32.8
T	<i>Festuca ovina</i>	Poaceae	27	5	22
T	<i>Festuca ovina</i>	Poaceae	30.5	10	20.5
T	<i>Festuca ovina</i>	Poaceae	40.3	12	28.3
T	<i>Medicago lupulina</i>	Fabaceae	48.7	30	18.7
SC	<i>Medicago lupulina</i>	Fabaceae	97	80	17
SC	<i>Medicago sativa</i>	Fabaceae	85.5	40	45.5
T	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Hydrophyllaceae	46.9	40	6.9
SC	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Hydrophyllaceae	72	65	7
SC	<i>Plantago coronopus</i>	Plantaginaceae	96.4	85	11.4
SC	<i>Plantago coronopus</i>	Plantaginaceae	82.4	75	7.4
SC	<i>Plantago coronopus</i>	Plantaginaceae	83	55	28
SC	<i>Sanguisorba minor</i>	Rosaceae	75.1	40	35.1
T	<i>Secale cereale</i>	Poaceae	36	30	6
T	<i>Secale cereale</i>	Poaceae	44.1	30	14.1
SC	<i>Trifolium fragiferum</i>	Fabaceae	93.5	0	93.5
SC	<i>Trifolium fragiferum</i>	Fabaceae	89.6	60	29.6
SC	<i>Trifolium fragiferum</i>	Fabaceae	99.4	55	44.4
T	<i>Triticosecale</i>	Poaceae	31.8	16	15.8
SC	<i>Vicia villosa</i>	Fabaceae	100	100	0
SC	<i>Vicia villosa</i>	Fabaceae	100	98	2

Table C.2 Spearman correlation coefficients. Lower-left part indicates correlations within the whole dataset, upper-right part indicates correlations within data from the SC soil management strategy only. Bold numbers indicate a significant correlation. SLA : specific leaf area ; N : plant nitrogen content ; DMC : plant dry matter content ; LDMC : leaf dry matter content ; DIAM : root mean diameter ; VFR : very fine root fraction ; SRL : specific root length ; RMD : root mass density ; RLD : root length density ; RMF : root mass fraction ; RTD : root tissue density ; D80 : depth of 80% of root length

	N stock	Biomass	DMC	LDMC	SLA	N	CN	VFR	DIAM	SRL	RTD	RLD	RMD	RMF	D80
N stock	-	0.34	0.08	0.12	0.66	0.8	-0.8	-0.21	0.54	0.1	-0.57	-0.57	-0.49	-0.41	0.18
Biomass	0.56	-	-0.4	-0.51	0.32	0.37	-0.38	-0.35	0.3	0.06	-0.39	-0.38	-0.52	-0.79	0.36
DMC	-0.09	-0.4	-	0.83	0.09	-0.06	0.04	0.62	-0.36	0.31	0.07	0.22	0.08	0.31	-0.39
LDMC	0.13	-0.25	0.79	-	0.2	0.1	-0.09	0.39	-0.13	0.08	0.02	0.04	0.17	0.39	-0.19
SLA	0.51	0.26	0.07	0.19	-	0.87	-0.85	-0.27	0.56	0.01	-0.63	-0.47	-0.25	-0.28	0.14
N	0.66	0.4	-0.24	0	0.78	-	-0.99	0.35	-0.65	0.11	-0.49	-0.62	-0.22	-0.25	0.33
CN	-0.62	-0.42	0.22	0	-0.76	-0.98	-	0.36	-0.65	0.11	0.49	0.57	0.19	0.25	-0.32
VFR	-0.34	-0.45	0.31	-0.02	-0.36	-0.45	0.47	-	-0.86	0.57	0.24	0.32	-0.14	0.08	-0.42
DIAM	0.56	0.48	-0.25	0.09	0.52	0.63	-0.64	-	-	-0.53	-0.34	-0.50	0.04	-0.05	0.39
SRL	-0.22	-0.32	0.28	-0.06	-0.13	-0.33	0.37	0.77	-0.74	-	-0.46	0.16	0.04	-0.47	-0.4
RTD	-0.53	-0.37	-0.04	-0.13	-0.68	-0.51	0.49	0.41	-0.49	-0.12	-	0.28	0.63	0.70	0.17
RLD	-0.24	-0.13	0.1	0.08	-0.39	-0.37	0.38	0.26	-0.36	0.1	0.32	-	0.50	0.32	-0.70
RMD	-0.03	0.07	-0.07	0.13	-0.1	0.09	-0.11	-0.32	0.26	-0.62	0.4	0.57	-	0.83	-0.1
RMF	-0.47	-0.64	0.21	0.18	-0.3	-0.24	0.22	0.15	-0.2	-0.23	0.69	0.34	0.55	-	-0.04
D80	0.25	0.48	-0.61	-0.39	0.13	0.47	-0.48	-0.36	0.40	-0.46	0.07	-0.42	0.14	-0.02	-

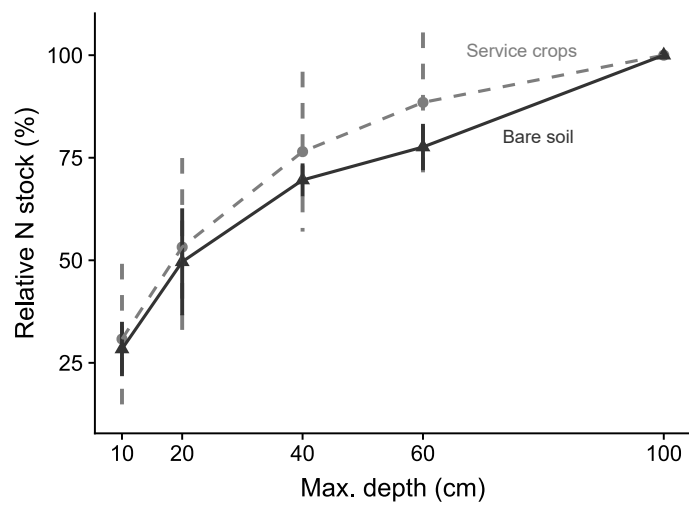


Figure C.3 Evolution of the soil inorganic N stocks with soil depth in bare soil (solid black line and triangles) and sown quadrats (dashed grey line and points). Differences are not significant at $\alpha = 0.05$

Supplementary material (Chapitre 6)

Table D.1 Rank discrepancies between years 2017 and 2018 at grapevine budburst and flowering, respectively. Sum /sp (last column) : sum of discrepancies of the 4 traits. Mean per trait (ending rows) : mean of discrepancies over all species. The italic bold number synthesize correspond to the means per traits. Sown species are indicated with the symbol (◆). SLA : specific leaf area ; LDMC : leaf dry matter content ; DMC : plant dry matter content ; Height : plant height

	Species	SLA	LDMC	DMC	Height	Sum/sp.
Budburst	<i>Cirsium vulgare</i>	0	1	0	0	1
	<i>Trifolium campestre</i>	1	1	2	0,5	4,5
	<i>Picris echioides</i>	2	2	1	0	5
	<i>Festuca ovina</i> ◆	5	1	0	0	6
	<i>Triticosecale</i> ◆	2	3	3	0	8
	<i>Erodium cicutarium</i>	1	2	2	4	9
	<i>Vicia villosa</i> ◆	1	3	5	0	9
	<i>Convolvulus arvensis</i>	7	1	1	1,5	10,5
	<i>Carduus pycnocephalus</i>	6	2	2	1	11
	<i>Malva sylvestris</i>	2	1	3	5	11
	<i>Medicago orbicularis</i>	3	4	2	2	11
	<i>Medicago sativa</i> ◆	3	0	6	3	12
	<i>Plantago coronopus</i> ◆	2	6	1	3	12
	<i>Daucus carota</i>	3	1	3	5,5	12,5
	<i>Trifolium fragiferum</i> ◆	1	6	3	4,5	14,5

Continued on next page

Table D.1 – continued from previous page

Species	SLA	LDMC	DMC	Height	Sum/sp.
<i>Sanguisorba minor</i> ♦	3	2	0	10	15
<i>Veronica persica</i>	3	6	3	3	15
<i>Erigeron canadensis</i>	5	4	0	7	16
<i>Geranium rotundifolium</i>	8	2	2	4	16
<i>Dactylis glomerata</i> ♦	0	3	8	6	17
<i>Achillea millefolium</i> ♦	7	5	6	0	18
<i>Erodium malacoides</i>	4	7	2	6	19
<i>Crepis sancta</i>	5	4	0	18	27
<i>Sonchus asper</i>	8	1	1	20	30
<i>Cerastium glomeratum</i>	12	4	14	1	31
Mean sown species	2,7	3,2	3,6	2,9	12,4
Mean spont species	4,4	2,7	2,4	4,9	14,3
Mean all	3,8	2,9	2,8	4,2	13,6
Flowering					
<i>Festuca ovina</i> ♦	2	0	0	1	3
<i>Daucus carota</i>	1	1	2	0	4
<i>Achillea millefolium</i> ♦	1	1	1	2	5
<i>Sanguisorba minor</i> ♦	3	0	0	2	5
<i>Cirsium arvense</i>	0	1	1	5	7
<i>Medicago sativa</i> ♦	2	1	1	3	7
<i>Plantago coronopus</i> ♦	1	2	1	3	7
<i>Dactylis glomerata</i> ♦	0	3	1	4	8
<i>Erigeron canadensis</i>	2	3	1	2	8
<i>Picris echioides</i>	4	2	2	0	8
Mean sown species	1,5	1,2	0,7	2,5	5,8
Mean spont species	1,8	1,8	1,5	1,8	6,8
Mean all	1,6	1,4	1	2,2	6,2

Bud.

SLA	LDMC	DMC	Height	Rank discrepancy
Cirsium vulgare	Medicago sativa ♦	Sanguisorba minor ♦	Vicia villosa ♦	0
Dactylis glomerata ♦	Trifolium campestre	Festuca ovina ♦	Triticosecale ♦	0
Erodium cicutarium	Sonchus asper	Erigeron canadensis	Picris echioides	0
Trifolium campestre	Malva sylvestris	Crepis sancta	Festuca ovina ♦	0
Trifolium fragiferum ♦	Festuca ovina ♦	Cirsium vulgare	Cirsium vulgare	0
Vicia villosa ♦	Daucus carota	Sonchus asper	Achillea millefolium ♦	0
Malva sylvestris	Convolvulus arvensis	Plantago coronopus ♦	Trifolium campestre	1
Picris echioides	Cirsium vulgare	Picris echioides	Cerastium glomeratum	1
Plantago coronopus ♦	Sanguisorba minor ♦	Convolvulus arvensis	Carduus pycnocephalus	1
Triticosecale ♦	Picris echioides	Trifolium campestre	Convolvulus arvensis	2
Daucus carota	Geranium rotundifolium	Medicago orbicularis	Medicago orbicularis	2
Medicago orbicularis	Erodium cicutarium	Geranium rotundifolium	Veronica persica	2
Medicago sativa ♦	Carduus pycnocephalus	Erodium malacoides	Plantago coronopus ♦	2
Sanguisorba minor ♦	Vicia villosa ♦	Erodium cicutarium	Medicago sativa ♦	2
Veronica persica	Triticosecale ♦	Carduus pycnocephalus	Geranium rotundifolium	2
Erodium malacoides	Dactylis glomerata ♦	Veronica persica	Erodium cicutarium	2
Crepis sancta	Medicago orbicularis	Triticosecale ♦	Trifolium fragiferum ♦	2
Erigeron canadensis	Erigeron canadensis	Trifolium fragiferum ♦	Malva sylvestris	2
Festuca ovina ♦	Crepis sancta	Malva sylvestris	Daucus carota	2
Carduus pycnocephalus	Cerastium glomeratum	Daucus carota	Erodium malacoides	2
Achillea millefolium ♦	Achillea millefolium ♦	Vicia villosa ♦	Dactylis glomerata ♦	2
Convolvulus arvensis	Veronica persica	Medicago sativa ♦	Erigeron canadensis	2
Geranium rotundifolium	Trifolium fragiferum ♦	Achillea millefolium ♦	Sanguisorba minor ♦	2
Sonchus asper	Plantago coronopus ♦	Dactylis glomerata ♦	Crepis sancta	2
Cerastium glomeratum	Erodium malacoides	Cerastium glomeratum	Sonchus asper	2
				3
				>3

Flo.

Cirsium arvense	Sanguisorba minor ♦	Sanguisorba minor ♦	Picris echioides
Dactylis glomerata ♦	Festuca ovina ♦	Festuca ovina ♦	Daucus carota
Achillea millefolium ♦	Medicago sativa ♦	Plantago coronopus ♦	Festuca ovina ♦
Daucus carota	Daucus carota	Medicago sativa ♦	Sanguisorba minor ♦
Plantago coronopus ♦	Cirsium arvense	Erigeron canadensis	Erigeron canadensis
Erigeron canadensis	Achillea millefolium ♦	Dactylis glomerata ♦	Achillea millefolium ♦
Festuca ovina ♦	Plantago coronopus ♦	Cirsium arvense	Plantago coronopus ♦
Medicago sativa ♦	Picris echioides	Achillea millefolium ♦	Medicago sativa ♦
Sanguisorba minor ♦	Erigeron canadensis	Picris echioides	Dactylis glomerata ♦
Picris echioides	Dactylis glomerata ♦	Daucus carota	Cirsium arvense

Figure D.1 Interannual rank discrepancies per species for specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), plant dry matter content (DMC) and plant height. The symbol (♦) indicates sown species

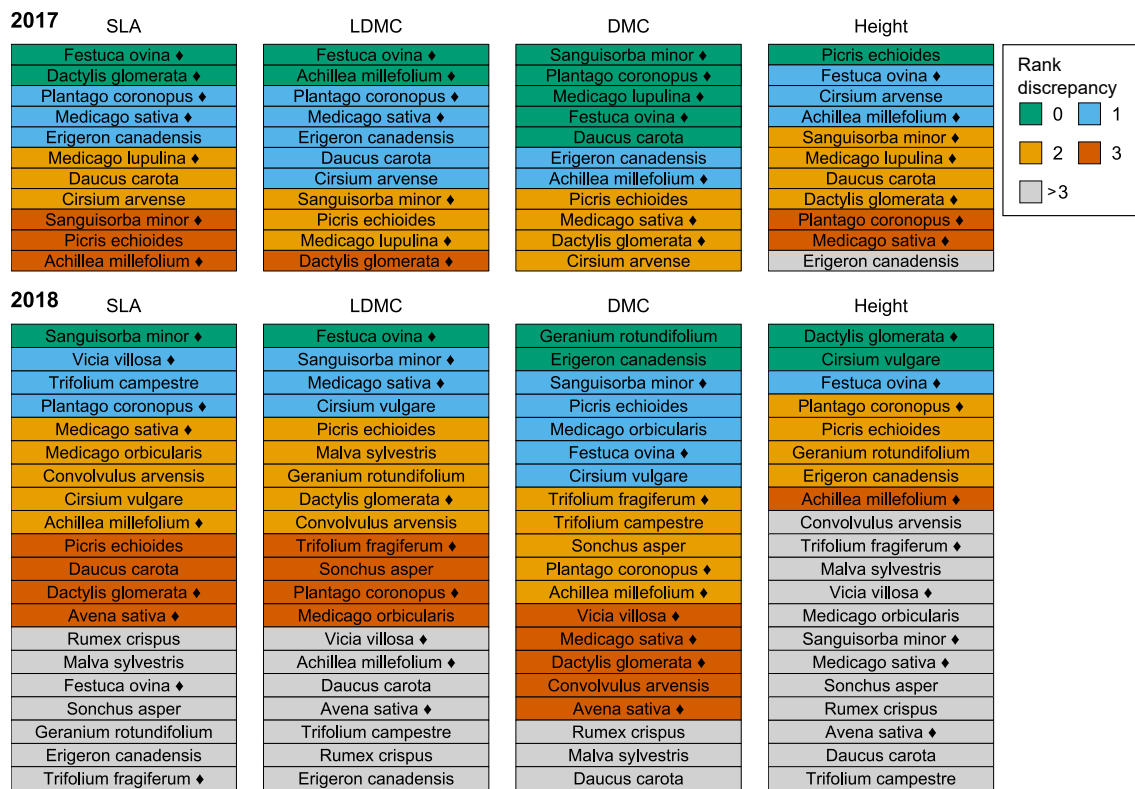


Figure D.2 Interseasonal rank discrepancies per species for specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), plant dry matter content (DMC) and plant height. The symbol (♦) indicates sown species

Table D.2 Rank discrepancies between grapevine budburst and flowering in 2017 and 2018, respectively. Sum /sp (last column) : sum of discrepancies over the 4 traits. Mean per trait (ending rows) : mean of discrepancies over all species. The italic bold number corresponds the means per traits. Sown species are indicated with the symbol (◆). SLA : specific leaf area; LDMC : leaf dry matter content; DMC : plant dry matter content; Height : plant height

	Species	SLA	LDMC	DMC	Height	Sum /sp.
2017	<i>Festuca ovina</i> ◆	0	0	0	1	1
	<i>Achillea millefolium</i> ◆	3	0	1	1	5
	<i>Daucus carota</i>	2	1	0	2	5
	<i>Plantago coronopus</i> ◆	1	1	0	3	5
	<i>Cirsium arvense</i>	2	1	2	1	6
	<i>Medicago lupulina</i> ◆	2	2	0	2	6
	<i>Medicago sativa</i> ◆	1	1	2	3	7
	<i>Picris echioides</i>	3	2	2	0	7
	<i>Sanguisorba minor</i> ◆	3	2	0	2	7
	<i>Erigeron canadensis</i>	1	1	1	5	8
	<i>Dactylis glomerata</i> ◆	0	5	2	2	9
	Mean sown species	1,4	1,6	0,7	2,0	5,7
	Mean spont species	2,0	1,3	1,3	2,0	6,5
Mean all	1,6	1,5	0,9	2,0	6,0	
2018	<i>Cirsium vulgare</i>	2	1	1	0	4
	<i>Festuca ovina</i> ◆	4	0	1	1	6
	<i>Dactylis glomerata</i> ◆	3	2	3	0	8
	<i>Picris echioides</i>	3	2	1	2	8
	<i>Plantago coronopus</i> ◆	1	3	2	2	8
	<i>Geranium rotundifolium</i>	6	2	0	2	10
	<i>Sanguisorba minor</i> ◆	0	1	1	8	10
	<i>Convolvulus arvensis</i>	2	2	3	3,5	10,5
	<i>Achillea millefolium</i> ◆	2	4	2	3	11
	<i>Medicago orbicularis</i>	2	3	1	6	12
	<i>Malva sylvestris</i>	4	2	4	4	14
	<i>Medicago sativa</i> ◆	2	1	3	8	14
	<i>Vicia villosa</i> ◆	1	4	3	6	14
	<i>Erigeron canadensis</i>	6	9	0	2	17
	<i>Trifolium fragiferum</i> ◆	8	3	2	4	17

Continued on next page

Table D.2 – continued from previous page

Species	SLA	LDMC	DMC	Height	Sum /sp.
<i>Sonchus asper</i>	5	3	2	12	22
<i>Avena sativa</i> ♦	3	5	3	13	24
<i>Rumex crispus</i>	4	6	4	13	27
<i>Trifolium campestre</i>	1	6	2	18	27
<i>Daucus carota</i>	3	5	8	14,5	30,5
Mean sown species	2,7	2,6	2,2	5,0	12 4
Mean spont species	3,5	3,7	2,4	7,0	16 5
Mean all	3,1	3,2	2,3	6,1	14,7

Table D.3 Coefficients of variation for each trait and measurement period, detailed for all species, and sown and spontaneous species, respectively. CV_{intra} is the mean of all species CV_{intra} s in a given period, CV_{inter} is the coefficient of variation calculated with species mean traits; n indicates the number of species included in the calculations. See Table 6.1 for the list of common species between periods

Year	Month	Trait	Species	Interannual comparisons			Interseasonal comparisons		
				CV_{intra} (%)	CV_{inter} (%)	n	CV_{intra} (%)	CV_{inter} (%)	n
2017	April	SLA	All	18	28	25	16	32	11
			Sown	17	33	9	16	37	7
			Spont	18	27	16	16	19	4
		LDMC	All	16	29	25	12	27	11
			Sown	13	22	9	12	18	7
			Spont	18	30	16	12	25	4
		DMC	All	12	22	25	11	25	11
			Sown	10	23	9	10	20	7
			Spont	13	19	16	14	21	4
		Height	All	41	82	25	48	49	11
			Sown	33	115	9	41	50	7
			Spont	46	48	16	61	45	4
2017	June	SLA	All	24	52	10	24	49	11
			Sown	24	56	6	24	52	7
			Spont	23	16	4	23	16	4
		LDMC	All	17	37	10	17	35	11
			Sown	18	36	6	18	32	7
			Spont	16	37	4	16	37	4
		DMC	All	15	39	10	14	37	11
			Sown	16	41	6	16	38	7
			Spont	12	21	4	12	21	4
		Height	All	31	55	10	30	57	11
			Sown	30	46	6	29	44	7
			Spont	31	13	4	31	13	4
2018	April	SLA	All	18	26	25	17	31	20
			Sown	17	29	9	18	32	9
			Spont	18	24	16	17	30	11

Continued on next page

Table D.3 – continued from previous page

Year	Month	Trait	Species	Interannual comparisons			Interseasonal comparisons		
				Cv _{intra} (%)	Cv _{inter} (%)	<i>n</i>	Cv _{intra} (%)	Cv _{inter} (%)	<i>n</i>
		LDMC	All	14	32	25	14	30	20
			Sown	12	29	9	14	30	9
			Spont	15	30	16	14	29	11
		DMC	All	10	24	25	10	26	20
			Sown	8	27	9	9	27	9
			Spont	11	23	16	10	25	11
		Height	All	31	61	25	34	63	20
			Sown	32	75	9	34	79	9
			Spont	30	51	16	34	49	11
2018	June	SLA	All	23	38	10	21	34	20
			Sown	24	42	6	23	39	9
			Spont	21	38	4	19	31	11
		LDMC	All	17	34	10	15	30	20
			Sown	16	25	6	14	27	9
			Spont	18	35	4	15	26	11
		DMC	All	10	30	10	10	32	20
			Sown	11	21	6	10	23	9
			Spont	9	24	4	10	39	11
		Height	All	27	59	10	29	55	20
			Sown	31	64	6	29	60	9
			Spont	21	54	4	29	54	11

Caractérisation fonctionnelle de cultures de services en vignoble et étude des relations entre marqueurs fonctionnels des communautés végétales et services écosystémiques pour la viticulture

Résumé Les systèmes viticoles font face à des enjeux environnementaux liés à l'érosion des sols, la perte de matière organique des sols, la pression phytosanitaire et ses effets sur la santé et la biodiversité, dans un contexte de changement climatique. L'utilisation d'enherbements dans les vignobles représente un ensemble de pratiques agroécologiques crédibles permettant à la fois de satisfaire les objectifs de production et de répondre aux différents enjeux environnementaux en viticulture. L'atteinte de ces objectifs et la réponse aux enjeux dépendent des fonctions des espèces dans les systèmes viticoles, de leur diversité dans les enherbements, et des relations entre cette diversité et les services écosystémiques. Comment décrire la diversité des communautés végétales dans les enherbements viticoles? Comment évaluer le lien entre cette diversité végétale et les services écosystémiques fournis par les communautés? Peut-on piloter la fourniture de services écosystémiques dans les agrosystèmes? Pour répondre à ces questions, deux expérimentations au champ ont été réalisées dans une vigne expérimentale entre 2015 et 2018 : i) une expérimentation permettant de tester la pertinence de l'approche fonctionnelle pour la description de la diversité des enherbements viticoles et l'évaluation des services écosystémiques fournis par les communautés végétales, mesurés par des indicateurs, et ii) une expérimentation destinée à évaluer l'effet de la date de tonte d'un engrais vert sur la fourniture de services en viticulture. Les résultats obtenus ont confirmé la pertinence et la généralité de l'approche fonctionnelle pour décrire la diversité des espèces végétales composant les enherbements en lien avec la fourniture de services, sur la base de marqueurs fonctionnels de communautés composées d'espèces semées et spontanées. Les résultats présentés dans cette thèse ont ainsi confirmé l'existence de relations entre les propriétés fonctionnelles des communautés végétales et les services écosystémiques qu'elles fournissent dans un système viticole enherbé. La qualité des relations mises en évidence a montré la capacité des marqueurs fonctionnels à décrire les fonctions des espèces à l'échelle des communautés, et à expliquer des parts de variation importantes des indicateurs de services. Cette thèse a également confirmé l'importance du pilotage des cultures de services par des interventions techniques (e.g. date de tonte) afin d'optimiser la fourniture de services écosystémiques et éviter les dysservices. La mise en œuvre de l'approche fonctionnelle dans des contextes pédoclimatiques variés pourrait conduire à l'élaboration de règles générales de fonctionnement des communautés végétales pour la fourniture de services écosystémiques dans les agrosystèmes.

Mots clés cultures de services, services écosystémiques, vignobles, écologie fonctionnelle, bilan hydrique et azoté, pilotage des services écosystémiques

Functional characterization of service crops in vineyard, and analysis of the relations between communities functional markers and ecosystem services in viticulture

Abstract Viticultural systems face environmental issues in relation with soil erosion, loss of soil organic matter, the use of pesticides and their effects on health and biodiversity, in a climate change context. The use of service crops in vineyards represent a set of agroecological practices that could both meet production objectives and address the different environmental issues in viticulture. The achievement of these objectives depends on the functional diversity of service crop communities, and on the relations between species functions in viticultural systems, their diversity in communities, and the relations between this diversity and ecosystem services. How to describe the diversity of plant communities in intercropped vineyard? How to assess the link between plant diversity and the provision of ecosystem services by plant communities? Can we manage the provision of ecosystem services in agrosystems? To address these questions, two experiments in field condition were performed in an experimental vineyard between 2015 and 2018 : i) an experiment to assess the relevance of trait-based approach for the description of service crop diversity in vineyard and the evaluation of ecosystem service provision by plant communities, measured with indicators, and ii) an experiment to assess the impact of the mowing date of a green manure on ecosystem services provision in viticulture. The results confirmed the relevance and genericity of the trait-based approach to describe the diversity of service crop species, related to ecosystem service provision, on the basis of functional markers of communities composed by sown and spontaneous species. The results presented here also confirmed the existence of relations between the functional properties of plant communities and the ecosystem services they provide. The quality of the highlighted relations showed the ability of functional markers to describe species functions at the community scale, and to explain important variation percentages of indicators of service provision. This work also confirmed the importance of service crop management by technical operations (e.g. mowing date) to optimize ecosystem services provision and limit the disservices. The implementation of trait-based approaches in diverse pedoclimatic contexts may allow us to build general rules on plant communities functioning for the provision of ecosystem services in agrosystems.

Keywords service crops, ecosystem services, vineyards, functional ecology, water and nitrogen balance, ecosystem services management