

**Projet de thèse**  
**Allocation Doctorale ABIES 2020**

Modélisation des interactions plante à plante aérienne et racinaire pour l'acquisition et l'allocation du carbone et de l'azote chez le colza d'hiver cultivé en pur ou associé à une légumineuse.

Modeling of belowground and aerial plant-to-plant interactions for the acquisition and allocation of carbon and nitrogen in winter oilseed rape grown in pure stand or in association with a legume companion species.

**Résumé de la proposition**

**Français**

L'association d'espèces comprenant une légumineuse est un levier de l'agroécologie pour réduire la dépendance des cultures aux intrants de synthèse notamment azotés. La compréhension des phénomènes de compétition et/ou de complémentarité pour l'acquisition des ressources entre les deux espèces est un point clé pour concevoir et améliorer ce type de couverts. En effet, la compétition ou complémentarité pour l'interception de la lumière (carbone) dépend de l'architecture aérienne respective des espèces associées et conditionne l'allocation de biomasse aux racines et donc leur développement. De manière symétrique, l'architecture racinaire, et l'exploration différentielle du sol par les deux espèces, conditionnent l'absorption d'azote et son allocation aux parties aériennes pour en assurer la croissance. L'objectif de la thèse est de modéliser ces interactions et leur variabilité au sein de couverts de colza pur ou associé à des légumineuses (féverole) afin d'évaluer la plus-value de l'association en terme d'acquisition du carbone et de l'azote par simulation. L'objectif est de parvenir à un modèle de plante individuelle de colza répondant de façon réaliste à une compétition, considérée ici comme un forçage, et ayant vocation à s'intégrer dans un modèle d'association colza/légumineuse individu-centré.

**Anglais**

The combination of species including a legume is a lever of agroecology to reduce the dependence of crops on synthetic inputs, particularly nitrogen. Understanding the phenomena of competition and/or complementarity for the acquisition of resources between the two species is a key point in designing and improving this type of cover. Indeed, competition or complementarity for the interception of light (carbon) depends on the respective aerial architecture of the associated species and conditions the allocation of biomass to the roots and therefore their development. Symmetrically, the root architecture and the differential exploration of the soil by the two species, determine the absorption of nitrogen and its allocation to the aerial parts to ensure its growth. The objective of the thesis is to model these interactions and their variability within pure or leguminous (faba bean) rapeseed canopies in order to evaluate the added value of the association in terms of carbon and nitrogen acquisition by simulation. The objective is to achieve a model of an individual rapeseed plant that realistically responds to a competition, considered here as a forcing, and that is intended to be integrated into a model of association between rapeseed and individual-centric legumes.

**Direction de thèse**

JULLIEN, Alexandra, PR AgroParisTech, UMR INRAE, AgroParisTech, Université Paris-Saclay ECOSYS, route de la ferme 78850 Thiverval-Grignon – Equipe Eco&Phy. Téléphone : 0130815577. Mail : [alexandra.jullien@agroparistech.fr](mailto:alexandra.jullien@agroparistech.fr) <https://www6.versailles-grignon.inrae.fr/ecosys/>

Le travail de direction de la thèse associera, en plus de la directrice de thèse, deux co-encadrants :

- Céline Richard-Molard, CR INRAE, UMR INRAE AgroParisTech ECOSYS (écophysiologie, absorption N, architecture racinaire, modèle ARCHISIMPLE)
- Christophe Pradal, chercheur CIRAD, UMR AGAP (informatique, modèle de plante aérien et racinaire, plateforme OpenAlea) et chercheur associé INRIA Zenith (workflows scientifiques, calcul distribué) <https://umr-agap.cirad.fr/>

## Champs disciplinaires de la thèse et mots-clés

Français : Ecophysiologie, modélisation structure-fonction

Anglais : Crop physiology, functional ecology, functional-structural plant modelling

## Introduction et contexte

Le contexte sociétal actuel pousse à réduire la dépendance des cultures aux intrants de synthèse. Pour cela, en lien avec les principes de l'agroécologie, le recours aux cultures associées se développe afin de favoriser les processus de complémentarité et facilitation entre les espèces pour l'accès aux ressources (Gaba *et al.*, 2015). Dans ce but, le colza peut être associé à des légumineuses qui jouent le rôle de plante de service pour la compétition avec les mauvaises herbes en début de cycle et pour la fourniture en azote. La légumineuse étant choisie gélique, le colza reste la culture de rente cible. Toutefois, la mise en place de ces systèmes se heurte à la question du choix de la bonne légumineuse à associer pour que l'association soit favorable. Pour le colza, des travaux récents d'évaluation des services écosystémiques rendus par différentes légumineuses de service ont montré le gain potentiel de certaines espèces, dont la féverole, en matière de fertilisation azotée (Lorin *et al.*, 2016). Les résultats agronomiques restent cependant variables et ne permettent pas de comprendre complètement la variabilité de l'offre en azote disponible pour le colza.

Plusieurs hypothèses impliquant les phénomènes de compétition, complémentarité et/ou facilitation pour l'acquisition des ressources pourraient expliquer cette variabilité. Ainsi, il est possible que l'association conduise la plante à modifier son architecture aérienne en réponse à la compétition pour la lumière générée par la légumineuse. Selon le port et l'architecture aérienne de cette dernière, l'impact sur l'interception du rayonnement du colza sera différent et les conséquences sur la production et l'allocation du carbone quantitativement variables. En parallèle, une interaction des systèmes racinaires du colza et de la légumineuse pourrait modifier le développement de l'architecture racinaire de chaque espèce et donc la captation des ressources azotées, selon les zones de sol explorées. En rétroaction, la modification de la quantité d'azote absorbée puis allouée aux parties aériennes est susceptible d'influencer le développement aérien (croissance et architecture). Enfin, le fonctionnement hétérotrophe puis autotrophe de la légumineuse vis-à-vis de l'azote, ainsi que le retour au sol des résidus végétaux après le gel de la légumineuse, peuvent modifier la disponibilité de la ressource azotée. Toutes ces hypothèses sont imbriquées car les processus qui les sous-tendent interagissent entre eux.

La modélisation permet de hiérarchiser et de quantifier le résultat d'une association colza/légumineuse en intégrant les principaux processus d'acquisition et d'allocation des ressources carbonées et azotées. Parmi les différentes approches de modélisation possibles, les approches « structure-fonction » (Functional-Structural Plant Model ou FSPM) seront privilégiées, pour prendre en compte l'interaction entre l'architecture 3D, issue des processus de développement, et les processus fonctionnels qui se déroulent au sein de cette structure, permettant *in fine* de traiter de l'acquisition spatialisée des ressources (Andrieu *et al.*, 2004; Fournier *et al.*, 2007; Pagès *et al.*, 2014, Gaudio *et al.*, 2019). Des avancées récentes ont permis de simuler la compétition pour la lumière entre deux espèces cultivées en association (Barillot *et al.*, 2012; Zhu *et al.*, 2015, Gaudio *et al.*, 2019). Le modèle Virtual Grassland (Louarn *et al.*, 2018) simule également la compétition pour l'azote et l'eau pour plusieurs espèces d'un système prairial, en interaction avec un compartiment microbien simplifié, uniquement caractérisé par sa biomasse et sa composition C/N.

Cependant, l'utilisation des modèles FSPM pour simuler des associations nécessite d'évaluer si les formalismes construits pour des cultures pures sont adaptés à des situations d'association. D'autre part, peu de FSPM modélisent le fonctionnement en considérant à la fois les compartiments aériens et racinaires. Souvent, l'architecture modélisée correspond à une plante moyenne observée dans des couverts denses et peu hétérogènes. Cette hypothèse n'est plus valable en association où la plasticité de l'architecture est un levier central de la compréhension du fonctionnement de la plante. Enfin, si les lois de rétroaction du fonctionnement sur l'architecture sont pour partie connues, leur explicitation dans les modèles détaillés peut induire des temps de calcul très longs, incompatibles avec l'objectif de simulation de couverts (n plantes) en particulier en association. Ces verrous à la fois cognitifs et méthodologiques doivent être traités conjointement et seront l'objet du travail de thèse.

Le colza est une espèce modèle particulièrement adaptée pour traiter de ces questions parce qu'elle dispose d'une architecture très plastique notamment au niveau aérien (Pinet *et al.*, 2015). Les travaux d'écophysiologie développés ces dix dernières années à l'UMR Ecosys permettent de disposer de données caractérisant cette architecture en culture pure (Mathieu *et al.*, 2016; Jullien *et al.*, 2009; Allirand *et al.*, 2007a, b) et de formalismes indépendants mais suffisamment complémentaires pour construire un schéma conceptuel sur l'acquisition et l'allocation du carbone et de l'azote entre les compartiments aériens et racinaires en interaction avec la morphogenèse aérienne. Les modèles disponibles dans l'équipe

d'accueil permettent pour l'instant d'explorer chacun une partie du schéma conceptuel global : (i) simulation de l'interaction entre la morphogenèse aérienne et l'allocation de la biomasse chez le colza (modèle RGLD, Mathieu *et al.*, 2017); (ii) compréhension de la chute des feuilles en fonction de leur statut azoté et du rayonnement reçu (Allirand *et al.*, 2007a) ; (iii) simulation de la croissance racinaire et de l'allocation de C et de N au sein de la plante entière, en interaction avec la mise en place de la surface foliaire en phase végétative sous des nutritives azotées stables mais contrastées (modèle ARNICA, Richard-Molard *et al.*, 2009). Une adaptation au colza du modèle ARCHISIMPLE simulant la plasticité architecturale du système racinaire est également en cours. En parallèle, depuis 10 ans, au sein de la plateforme OpenAlea, plusieurs modèles complexes ont été construits par assemblage de modèles (Garin *et al.*, 2014, Braghieri *et al.*, in rev). Cependant, il n'existe pour le moment aucun modèle structure-fonction C et N pour le colza, en culture pure ou en association. Pour l'implémenter, il sera nécessaire d'acquérir des connaissances sur les interactions entre la morphogenèse et les fonctionnements carbonés et azotés chez le colza en association qui sont encore fortement manquantes.

La thèse sera structurée autour de trois questions :

- (i) **Comment l'association modifie-t-elle la compétition pour la lumière au niveau aérien et les règles d'allocation des assimilats C et N entre parties aériennes et racinaires ?** Le doctorant aura à caractériser les interactions entre compartiment aérien et racinaire et leur variabilité au sein de couverts de colza pur ou associé à la féverole
- (ii) **En retour, quel est l'effet des modifications d'allocation sur les processus de morphogenèse qui contrôlent l'architecture et l'accès différencié aux ressources des deux espèces?** Le travail ciblera plus particulièrement la durée de vie et d'expansion des feuilles, la régulation de la ramification et la morphogenèse racinaire
- (iii) **Comment prendre en compte ces régulations de façon parcimonieuse et efficace dans une approche de modélisation structure-fonction ?** L'objectif est de parvenir à assembler de façon modulaire au sein d'un modèle cohérent, la simulation conjointe du développement de l'architecture aérienne et racinaire, et des modèles biophysiques d'interception de la lumière et écophysologiques capturant les dynamiques C/N dans le système.

Cette approche de modélisation permettra en outre de traiter de questions plus intégrées et/ou quantitatives

- sur les interactions entre compétition pour la lumière et pour l'azote : quel est le facteur le plus limitant et à quel moment du cycle, en fonction de la présence ou non de la légumineuse gélive?
- Sur le choix des espèces à associer : quels sont les morphotypes de colza et de légumineuses favorables au colza dans l'association ?

La thématique « Couverts génétiquement hétérogènes » est une des thématiques de l'unité ECOSYS, d'AGAP et du LEPSE, initiée par des travaux récents notamment sur les associations colza/féverole (COMPIL<sup>1</sup>) et à base de maïs (Chen *et al.*, 2019). La plateforme OpenAlea a une forte expérience reconnue en matière de modélisation FSPM pour analyser le fonctionnement C, N et eau des couverts, notamment des couverts plurispécifiques (Braghiere *et al.*, in rev). Les deux laboratoires collaborent déjà dans le cadre du projet inter-unité du département Environnement Agronomie, IMPULSE<sup>2</sup>. Ce projet qui porte notamment sur les associations colza/féverole, a permis de construire un premier schéma conceptuel du modèle colza, point de départ du travail de thèse

## Méthodologie

La démarche proposée associe modélisation et expérimentation. Sur le plan de la modélisation, un prototype du modèle sera produit sur la plateforme OpenAlea (UMR LEPSE et AGAP, INRAE-CIRAD-Inria, Montpellier) à partir des modèles ressources disponibles dans l'équipe d'accueil et cités plus haut. Le nouveau modèle calculera les quantités de carbone, et d'azote absorbées et leur allocation au sein de la plante à l'échelle de chaque organe. Cette première version du modèle sera calibrée à partir de jeux de données existants sur le colza en culture pure (PROMOSOL, GENERGY, RAPSODYN<sup>3</sup>) et en association avec la féverole (COMPIL, IMPULSE). Le modèle devra être compatible avec le modèle de féverole développé par ailleurs, ainsi qu'avec le module de sol de la plateforme (issus de STICS) pour permettre la simulation ultérieure de l'association colza/féverole. Pour la thèse, l'effet de l'association sera forcé par les variables d'entrée (disponibilité et distribution des ressources N et lumière).

---

<sup>1</sup> Projet COMPIL : Analyse des Couverts cOMPlexes *via* les Interactions plante Lumière. Fond d'amorçage AgroParisTech. 2016-2017. 10ke. Porteur : A. Mathieu

<sup>2</sup> Projet IMPULSE : Analyse et modélisation des interactions plante - sol - microorganismes au sein de couverts hétérogènes plurispécifiques. IMPULSE 2018-2020. 135ke. Porteur : A. Jullien

<sup>3</sup> RAPSODYN : Optimisation de la teneur et du rendement en huile chez le colza cultivé sous contrainte azotée : accélération de la sélection de variétés adaptées grâce à des approches de génétique et de génomique. Projets d'Investissement d'Avenir (PIA). 2012-2020. Porteur : N. Nési. Responsabilité tâche 2.2 : C. Richard-Molard

Dans un deuxième temps, une partie plus exploratoire de la thèse consistera à (i) construire et implémenter les lois de régulation de la morphogénèse encore manquantes dans les modèles FSPM existants (chute des feuilles, architecture racinaire, ramification aérienne) et (ii) d'explorer les stratégies de changement d'échelles et de simplification pour simuler des couverts hétérogènes en un temps raisonnable tout en conservant les propriétés émergentes du modèle. On pourra par exemple mobiliser des modèles mécanistes à certains moments du cycle et faire appel à des modèles empiriques pour d'autres aspects et pour tester des hypothèses.

Le jeu de données acquis en 2019-2020 dans le cadre du projet IMPULSE sera central dans l'évaluation de l'effet d'association sur le fonctionnement du colza. Une expérimentation complémentaire pourra être réalisée en année 2 (2021-2022) soit pour affiner les lois de rétroaction du fonctionnement sur l'architecture, soit pour acquérir des données pour une première évaluation du modèle.

## Résultats attendus, analyse de risques et perspectives

Les résultats attendus sont :

- (i) sur le plan cognitif : comprendre l'effet d'une association colza-légumineuse sur la croissance et le développement du colza (C, N, architecture) et de la rétroaction de la disponibilité en C et N sur la régulation de l'architecture aérienne et racinaire du colza. Ces connaissances sont encore manquantes, sur le colza mais également sur les autres grandes cultures.
- (ii) sur le plan de la modélisation : implémenter un modèle complet de colza, simulant l'ensemble du cycle de culture et rendant compte de l'acquisition et de l'allocation de C et N et des interactions aérien/racinaire à l'échelle de l'organe. Aucun modèle de ce type n'existe pour le moment dans la communauté FSPM, alors qu'il constitue une étape indispensable pour simuler les associations. Ce travail permettra également une avancée majeure dans la capacité de ces modèles FSPM à simuler la régulation de l'architecture.
- (iii) sur le plan agronomique : identifier les périodes du cycle critiques pour la gestion des phénomènes de compétition/facilitation et les traits d'architecture déterminants dans les associations colza/féverole.

La localisation partielle du doctorant dans l'équipe OpenAlea, et la possibilité d'expérimenter dans l'écotron de Montpellier permettront de faire face aux risques liés au déménagement à Saclay. De-même, l'ambition du programme de modélisation pourra être ajustée grâce à la modularité du modèle. Notamment, les tests de simulation intégrant la rétroaction pourront être réalisés sur un, deux ou trois des modules de régulation produits, en fonction des avancées du travail. Enfin, un stagiaire de master 2 et l'appui technique des équipes encadrantes pourra décharger partiellement le doctorant de l'expérimentation.

## Calendrier prévu

La thèse s'appuie sur une étroite collaboration entre les écophysiologistes d'Ecosys et les mathématiciens-informaticiens d'OpenAlea. Le programme de travail prévoit donc des séjours longs dans chacun des laboratoires:

- **Année 1**: séjour à Montpellier durant lequel le.a doctorant.e s'appropriera les outils de modélisation OpenAlea et construira un premier prototype de modèle de plante à partir des modèles ressources mentionnés. Le modèle développé sera dès le départ intégré dans la plateforme et accessible à tous les encadrants/membres du projet. Des missions sur Grignon lui permettront parallèlement de prendre en main les jeux de données déjà acquis et de commencer la calibration des lois de réponse. Il/elle pourra en outre travailler dès la première année sur un premier article sur l'effet de l'association sur l'architecture foliaire et acquisition des ressources C.

- **Année 2** : 6 mois à Montpellier puis 6 mois à Grignon à moduler en fonction du lieu de l'expérimentation et du déménagement. Modélisation, expérimentation et fin de rédaction de l'article 1 et début d'un deuxième article sur l'identification des traits d'architecture racinaire modifiés par l'association.

- **Année 3** : séjour à Grignon avec des missions à Montpellier : codage des modules de rétroaction, rédaction manuscrit et d'un troisième article court, adressé à la communauté logiciel (software paper, 2 pages max), pourra également être publié en année 3 pour témoigner de la reproductibilité du travail.

## Conditions de réalisation de la thèse et opportunités de professionnalisation pour le doctorant (débouchés professionnels prévisibles).

IMPULSE constituera pour partie un support financier pour la thèse (jusque fin décembre 2021) et une structure de collaboration, tant pour les aspects expérimentaux que pour les aspects de modélisation. Le financement des missions sera également assuré par le projet Ecophyto Traversées (accepté), mais aussi par ceux en cours de proposition comme PPR UNIC dans lequel les deux laboratoires sont impliqués ou les projets CASDAR. Cette thèse ouvre des débouchés professionnels tant dans la recherche en écophysiologie où la modélisation FSPM est un outil privilégié, qu'au sein d'entreprises de R&D comme l'entreprise montpelliéraine iTK qui recrute des agronomes modélisateurs. Des post-doc sont également envisageables au Cirad sur le thème de l'agro-écologie.

## Bibliographie annexe

- Allirand, J.M., Jullien, A., Le, D., F., ... B. (2007a). Variabilité génétique de la réponse à la réponse à la fertilisation azotée du colza. Conséquences sur le rendement et le bilan environnemental de la culture. *Rapport de compte-rendu de contrat 2003-2006, PROMOSOL*.
- Allirand, J. M., Jullien, A., Savin, A., Ney, B., Hamdy, A., Katerji, N., Dayyoub, A. (2007b). Oilseed rape leaves falling off depends on both leaf nitrogen content and transmitted radiation. "Sustainable Development in Cruciferous Oilseed Crops Production", 12th International Rapeseed Congress, Wuhan (CHN), 26-30/03/2007, Vol. III: Agronomy, Science Press, USA, 307-308 (Poster).
- Andrieu B, Moulia B, Maddonni G, et al. 2004. Plasticity of plant architecture in response to density: using maize as a model. « FSPM04, 4th International Workshop on Functional-Structural Plant Models », Godin, C., Hanan, J., Kurth, W., Lacoïnte, A., Takenaka, A., Prusinkiewicz, P., Dejong, T., Beveridge, C., Andrieu, B. (eds.), INRA/CIRAD, 7-11/06/2004, Montpellier, 141-145.
- Barillot R, Combes D, Chevalier V, Fournier C, Escobar-Gutiérrez AJ. 2012. How does pea architecture influence light sharing in virtual wheat-pea mixtures? A simulation study based on pea genotypes with contrasting architectures. *AoB plants* 2012, pls038.
- Braghieri, R., Gérard, F., Evers, J., Pradal, C., Pages, L. 2019. Simulating the effects of water limitation on crop biomass production using a functional-structural plant 3D model of shoot and root driven by soil hydraulics. *Annals of Botany*. (In revision)
- Chen, T W, Cabrera-Bosquet L, Alvarez Prado S, Perez R, Artzet S, Pradal C, Coupel-Ledru A, Fournier C, Tardieu F (2019). Genetic and environmental dissection of biomass accumulation in multi-genotype maize canopies. *Journal of experimental botany*, 70(9), 2523-2534.
- Fournier C, Andrieu B, Buck-Sorlin G. 2007. Functional-structural modelling of Gramineae. *Functional-structural modelling in crop production* 22, 175-186.
- Gaba S, Lescourret F, Boudsocq S, et al. 2015. Multiple cropping systems as drivers for providing multiple ecosystem services: from concepts to design. *Agronomy for Sustainable Development* 35, 607-623.
- Garin G, Fournier C, Andrieu B, Houlès V, Robert C, Pradal C (2014). A modelling framework to simulate foliar fungal epidemics using functional-structural plant models. *Annals of botany*, 114(4), 795-812.
- Gaudio N., Escobar Gutiérrez A., Casadebaig P., et al. 2019. Current knowledge and future research opportunities for modeling annual crop mixtures. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 39(2) : 20 <https://doi.org/10.1007/s13593-019-0562-6>
- Jullien A, Allirand JM, Mathieu A, Andrieu B, Ney B. 2009. Variations in leaf mass per area according to N nutrition, plant age, and leaf position reflect ontogenetic plasticity in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Field Crops Research* 114, 188-197.
- Lorin M. Jeuffroy M-H, Butier A., Valantin-Morison M. 2016. Undersowing winter oilseed rape with frost-sensitive legume living mulch: consequence on the cash crop nitrogen nutrition" *Field Crop research*, 193, 24-33.
- Louarn, G., Faverjon, L., Migault, V., Escobar-Gutiérrez, A., & Combes, D. (2016). Assessment of '3DS', a soil module for individual-based models of plant communities. In *Functional-Structural Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (FSPMA)*, International Conference on (pp. 125-132). IEEE.McGill, B.M., Sutton-Grier, A.E., & Wright, J.P. (2010). Plant traits diversity buffers variability in denitrification potential over changes in season and soil conditions. *PLOS One* 5, e11618.
- Mathieu, A., Vidal T., Jullien A., Wu QL, Cournède P.H. 2016. Sensitivity analysis to help individual plant model parameterization. *FSPMA 2016*
- Mathieu, A., Vidal, T., Jullien, A., Wu, Q., & Cournede, P.-H. (2017). Sensitivity analysis to help individual plant model parameterization for winter oilseed rape. In *Proceedings - 2016 IEEE International Conference on Functional-Structural Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications, FSPMA 2016*. <https://doi.org/10.1109/FSPMA.2016.7818299>
- Pagès, L., Becel, C., Boukcim, H., Moreau, D., Nguyen, C., Voisin, A.-S. (2014). Calibration and evaluation of ArchiSimple, a simple model of root system architecture. *Ecological Modelling*, 290, 76-84. DOI : 10.1016/j.ecolmodel.2013.11.014
- Richard-Molard C, Brun F, Chelle M, Ney B. 2009. Modelling N nutrition impact on plant functioning and root architecture in various genotypes of *Arabidopsis thaliana*. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part A: Molecular & Integrative Physiology* 153, S229–S229.
- Zhu J, Werf W Van Der, Anten NPR, Vos J, Evers JB. 2015. The contribution of phenotypic plasticity to complementary light capture in plant mixtures. , 1213-1222.