



Spécialité : Agronomie

Dominante : Ressources, Données, Diagnostics, Changements Climatiques

Double diplôme M2 Sols, Eau, Milieux, Environnement

MÉMOIRE DE FIN D'ÉTUDES

Formation initiale – Ingénieur Institut Agro Dijon

Sujet : Développement d'un module de compétition pour l'eau pour FLORSYS, un modèle simulant les effets des systèmes de culture sur les dynamiques pluriannuelles des cultures et des adventices en grandes cultures

Stage réalisé du 13/03/2023 au 25/08/2023

Par : Quentin Cournault

Maîtres de stage : Delphine Moreau
et Nathalie Colbach

Enseignant référent : Thierry
Castel (Institut Agro Dijon)

UMR 1347 Agroécologie, INRAE Dijon
(17 rue Sully, 21000 Dijon)

Promotion 2020-2023

Date de soutenance : 22/09/2023

Nombre de pages : 52

Résumé

Parmi les bioagresseurs, les adventices sont la première cause de pertes de rendement en grandes cultures, principalement en raison de la compétition pour les ressources (lumière, eau et minéraux) qu'elles exercent sur les plantes cultivées. La gestion actuelle des adventices, qui repose principalement sur l'usage d'herbicides en systèmes conventionnels, pose des problèmes environnementaux et sanitaires, et doit être repensée en combinant des leviers alternatifs et à effets partiels. C'est dans ce cadre que l'INRAE a développé un modèle mécaniste qui simule les effets des systèmes de grandes cultures sur la dynamique pluriannuelle des plantes cultivées et adventices et leurs conséquences (rendement, bénéfices, nuisibilité) : FLORSYS. Sa version actuelle prend en compte la compétition pour la lumière et pour l'azote entre plantes, mais pas pour l'eau, ce qui constitue un frein à l'utilisation du modèle dans un contexte de changement climatique. Développer un nouveau module de compétition pour l'eau est indispensable, afin d'étendre le domaine de validité du modèle à des situations de disponibilité eau réduite. L'objectif de ce stage est double : (1) quantifier les réponses morphologiques d'un panel d'espèces adventices et cultivées face au stress hydrique et (2) synthétiser les connaissances tirées des expérimentations et de la bibliographie dans un nouveau module pour FLORSYS.

Les réponses morphologiques des plantes face à une limitation en eau ont été quantifiées à différents stades par des expériences en serre conduites à l'INRAE avant ce stage. Elles ont consisté à cultiver 6 espèces adventices et 2 espèces cultivées selon un gradient de disponibilité en eau. Les données produites ont été analysées au cours du stage, de manière à obtenir un jeu d'équations de régression génériques et de paramètres espèce- et stade-dépendants, caractérisant la réponse de 4 variables morphologiques au stress hydrique et pouvant être utilisés dans le nouveau module pour FLORSYS. Autant que possible, le module exploite ce qui existe déjà dans d'autres modèles : couplage, reprise de formalismes génériques. Ces formalismes sont réadaptés, de manière à ce qu'ils s'ancrent sur les variables existantes dans FLORSYS.

Les résultats des expérimentations ont montré des réponses communes à toutes les espèces : le stress hydrique induit une diminution de la surface des feuilles par unité de biomasse foliaire et une allocation préférentielle de la biomasse aux racines par rapport aux organes aériens. De plus, le ratio de la hauteur sur la biomasse aérienne augmente de manière exponentielle face au stress hydrique. L'intensité des réponses des plantes à une limitation en eau est néanmoins clade- et stade-dépendante, avec une sensibilité accrue des plantes aux stades les plus avancés (floraison). Le nouveau module est alors construit en deux étapes. La première partie consiste à simuler l'état hydrique du sol et le prélèvement de l'eau par les plantes, à partir de couplages et de formalismes réadaptés d'autres modèles. La seconde partie consiste quant à elle à modéliser les conséquences du stress hydrique sur la photosynthèse et la morphologie des plantes, à partir de formalismes existants (photosynthèse) et de l'analyse des données expérimentales (morphologie).

Au final, le nouveau module comporte seulement 7 nouveaux paramètres et s'inscrit pleinement dans l'esprit du modèle FLORSYS. Une fois évaluée, la nouvelle version de FLORSYS sera mobilisée dans le cadre d'une thèse visant à étudier les impacts du changement climatique sur la nuisibilité adventice en grandes cultures.

Mots clés : modélisation ; compétition ; eau ; adventices ; systèmes de cultures

Abstract

Among bio-aggressors, weeds are the major cause of yield losses in field crops, mainly due to the competition they exert on cultivated plants for resources (light, water and minerals). Current weed management practices, which mainly relies on the use of herbicides in conventional systems, raises environmental and health concerns, and needs to be rethought by combining alternative and partial-effect levers. That is why INRAE has developed a mechanistic model that simulates the effects of field crop systems on the multi-annual dynamics of cultivated plants and weeds, and their consequences (yield, benefits, harmfulness): FLORSYS. Its current version takes into account the competition between plants for light and nitrogen, but not for water, which hinders the use of the model in the context of climate change. It is essential to develop a new water competition module, in order to extend the model's range of validity to situations of reduced water availability. The aim of this internship is twofold: (1) quantifying the morphological responses of a panel of weed and crop species to water stress, and (2) synthesizing the current knowledge from the experiments and the literature into a new module for FLORSYS.

Plant morphological responses to water limitation were quantified at various stages by greenhouse experiments conducted at INRAE prior to this internship. They consisted in growing 6 weed species and 2 crop species along a gradient of water availability. During this internship, the data produced were analysed to obtain a set of generic regression equations and species- and stage-dependent parameters, that characterize the response of 4 key morphological variables to water stress and that are mobilized into the new FLORSYS module. As far as possible, the module reuses existing knowledge from other models, through coupling or readaptation of generic formalisms, so that they are anchored to existing variables in FLORSYS.

The results of the experiments showed common responses to all species: water stress induces a reduction in leaf area per unit of leaf biomass, and a preferential allocation of biomass to roots compared with aerial organs. In addition, the ratio of height to above-ground biomass increases exponentially in the face of water stress. The intensity of plant responses to water limitation is clade- and stage-dependent, with increased sensitivity of plants at the most advanced stages (flowering). The new module is therefore built in two stages. The first part consists in simulating soil water status and plant water uptake, using couplings and formalisms adapted from other models. The second part consists in modelling the consequences of water stress on photosynthesis and plant morphology, based on existing formalisms (photosynthesis) and analysis of experimental data (morphology).

The new module includes only 7 new parameters, and is in line with the spirit of the FLORSYS model. Once evaluated, the new version of FLORSYS will be used as part of a PhD to study the impacts of climate change on weed harmfulness in field crops.

Keywords : modelling ; competition ; water ; weeds ; cropping systems

Remerciements

Je tiens à remercier chaleureusement Delphine Moreau et Nathalie Colbach pour leur accompagnement tout au long de ce stage. Delphine tout d'abord pour sa disponibilité, sa réactivité et pour l'ensemble des recommandations pour l'analyse des données expérimentales et la construction du rapport. Nathalie ensuite, pour son éclairage sur les régressions non linéaires et ses conseils sur la partie modélisation : j'ai ainsi pu remobiliser de vieux souvenirs de mathématiques. La sensation de se sentir pleinement intégré dans l'équipe en réfléchissant ensemble à la construction de ce module était vraiment très enthousiasmante.

Je remercie également mon tuteur de stage et futur directeur de thèse Thierry Castel pour les échanges que l'on a pu avoir à propos du stage.

Merci également à tous les trois pour la co-construction du dossier de thèse, cela a porté ses fruits. Je suis ravi de continuer l'aventure avec vous tous au cours des trois prochaines années.

Ensuite, je remercie Marion Prudent pour avoir contribué aux discussions autour de la construction du nouveau module. Merci également à Annick Matejcek, Hugues Busset et Pauline Souche-Suchovsky pour avoir mené les expériences qui ont servi à la construction de la seconde partie du module. Mention spéciale à Hugues qui m'a fait visiter la plateforme de phénotypage.

Merci également à toutes les personnes que j'ai rencontré au sein du bâtiment. En particulier, Alicia, Romain, Solemne, Paul, Bérenger, Alice, Margaux et Morgane pour les bons moments partagés pendant les pauses.

Enfin, merci à ma famille et mes amis pour tout le soutien que vous m'apportez au quotidien, ce rapport vous est également dédié. Un clin d'œil particulier à Chloé pour les relectures des différentes versions du rapport.

Table des matières

Introduction	1
1 État de l'art	2
1.1 La gestion des adventices en grandes cultures	2
1.1.1 Les enjeux liés à l'utilisation des herbicides	2
1.1.2 Une diversité de leviers alternatifs à combiner.....	3
1.1.3 ... et des effets du changement climatique à prendre en compte.....	4
1.2 La modélisation mécaniste comme outil d'analyse de la dynamique des adventices, et d'évaluation et conception de systèmes de culture	5
1.2.1 Pourquoi la modélisation mécaniste ?.....	5
1.2.2 Recherche d'un modèle pertinent	6
1.3 Comment intégrer la compétition pour l'eau dans FLORSYS ?	7
1.3.1 La parcelle virtuelle FLORSYS : fonctionnement et architecture	7
1.3.2 Objectifs et démarche de construction du nouveau module	8
2 Matériel et méthodes	10
2.1 Principes de la modélisation	10
2.1.1 Organisation globale du nouveau module de compétition pour l'eau	10
2.1.2 Principes généraux pour définir les équations	11
2.1.3 Principes généraux pour le paramétrage.....	11
2.2 Analyse des données expérimentales sur la réponse morphologique des plantes à une limitation en eau.....	12
2.2.1 Objectifs.....	12
2.2.2 Dispositif expérimental.....	12
2.2.3 Déroulement des expérimentations.....	14
2.3 Analyses statistiques.....	16
2.3.1 Quantification du stress hydrique dans les expérimentations	16
2.3.2 Réponses des variables morphologiques au stress hydrique	18
3 Résultats	18
3.1 Analyse de données expérimentales pour quantifier la réponse morphologique des plantes à une limitation en eau	18
3.1.1 Comment quantifier le stress hydrique dans les expérimentations ?	18
3.1.2 Réponse morphologique au stress hydrique et comparaison entre espèces	20
3.2 Modélisation de la compétition pour l'eau dans FLORSYS	27
3.2.1 État hydrique du sol et prélèvement de l'eau à l'échelle de la plante, en prenant en compte la compétition avec les plantes voisines	28

3.2.2	<i>Conséquences du stress hydrique sur la photosynthèse et la morphologie à l'échelle de la plante.....</i>	32
3.2.3	<i>Table d'équations.....</i>	34
4	Discussion	42
4.1	Une étude originale et des connaissances nouvelles sur la réponse morphologique des adventices au stress hydrique.....	42
4.1.1	<i>Une étude originale.....</i>	42
4.1.2	<i>Des connaissances nouvelles sur l'écologie comparative de la réponse morphologique d'une gamme d'espèces adventices et cultivées au stress hydrique</i>	43
4.2	Un module de compétition pour l'eau pensé pour FLORSYS	44
4.2.1	<i>Un nouveau module qui s'inscrit dans l'esprit du modèle FLORSYS.....</i>	44
4.2.2	<i>Des hypothèses simplificatrices.....</i>	45
4.3	Limites et perspectives	45
4.3.1	<i>De nouvelles expériences à réaliser.....</i>	45
4.3.2	<i>Simulations avec la nouvelle version de FLORSYS</i>	45
4.3.3	<i>Un modèle amélioré pour l'évaluation et la conception de systèmes de culture en contexte de changement climatique.....</i>	46
	Conclusion	46
	Bibliographie.....	47
	Annexes	51

Table des figures

Figure 1 : Classification non exhaustive de leviers de gestion des adventices en grandes cultures, selon le cycle de vie des adventices (adapté de Aubertot et al., 2011 ; Brodie, 2018 ; Harker et O'Donovan, 2013 ; Kudsk et al., 2020)	3
Figure 2 : Conséquences du stress hydrique sur la morphologie et le fonctionnement végétal (adapté de Anjum et al., 2017)	5
Figure 3 : Fonctionnement et architecture de FLORSYS (adapté de Colbach et al., 2021).....	8
Figure 4 : Étapes de réalisation du stage et perspectives.....	9
Figure 5 : Situation de compétition pour l'eau entre plantes dans FLORSYS	10
Figure 6 : Fonctionnement de la plateforme de phénotypage à haut débit (Moreau et al., 2022)	13
Figure 7 : Principe de calcul des indices de stress hydrique candidats pour caractériser l'état des plantes dans les expérimentations	17
Figure 8 : Réponse de la surface foliaire spécifique (SLA) à la quantité d'eau du sol, exprimée en pourcentage de la réserve utile (FTSW).....	19
Figure 9 : Réponse du ratio SLA / SLA en conditions hydriques optimales (SLA0) à l'indice de stress hydrique pour tous les couples espèce x prélèvement de l'expérimentation de 2021	21
Figure 10 : Réponse du ratio HBR/HBR en conditions optimales (HBR0) à l'indice de stress hydrique pour tous les couples espèce x prélèvement de l'expérimentation de 2021	23
Figure 11 : Réponse du ratio LBR/LBR en conditions optimales (LBR0) à l'indice de stress hydrique pour tous les couples espèce x prélèvement de l'expérimentation de 2021	24
Figure 12 : Réponse du ratio RBR/RBR en conditions optimales (RBR0) à l'indice de stress hydrique pour tous les couples espèce x prélèvement de l'expérimentation de 2021	26
Figure 13 : Réponses des variables morphologiques face au stress hydrique	27
Figure 14 : Organisation détaillée du module de compétition pour l'eau pour FLORSYS	28
Figure 15 : Répartition de l'eau dans les horizons STICS et dans les voxels FLORSYS	29

Table des annexes

Annexe 1 : Régressions non-linéaires ajustées pour l'évolution des variables morphologiques en fonction de l'indice de stress : exemple de l'espèce <i>Abutilon theophrasti</i> au stade reproducteur.....	51
Annexe 2 : Identification des voxels occupés par les racines d'une plante dans une couche de voxels FLORSYS (adapté de Moreau et al., 2021)	52

Table des tableaux

Tableau 1 : Comparaison des principaux modèles mécanistes d'étude de la dynamique pluriannuelle des plantes	7
Tableau 2 : Caractéristiques des espèces testées lors des expérimentations en 2017 et 2021	12
Tableau 3 : Diversité des espèces et traitements hydriques au cours de chaque expérimentation	13
Tableau 4 : Plans d'expérimentation en 2017 et 2021	14
Tableau 5 : Variables sélectionnées pour le calcul des indices de stress candidats basés sur l'état physiologique de la plante	16
Tableau 6 : Classement des modèles $SLA = SLA0 \cdot (1 - e^{SLA_{resist} W_{s,x} \cdot (1-W_{SI})})$ selon l'indice de stress candidat, sur la base des valeurs d'AICc par couple espèce x prélèvement	20
Tableau 7 : Comparaison des couples espèce x prélèvement de l'expérimentation 2021 sur la réponse de la surface foliaire spécifique (SLA) au stress hydrique.....	21
Tableau 8 : Comparaison des couples espèce x prélèvement de l'expérimentation 2021 sur la réponse du ratio de la hauteur de la plante sur la biomasse aérienne (HBR) au stress hydrique	23
Tableau 9 : Comparaison des couples espèce x prélèvement de l'expérimentation 2021 sur la réponse du ratio de la biomasse foliaire sur la biomasse aérienne (LBR) au stress hydrique	25
Tableau 10 : Comparaison des couples espèce x prélèvement de l'expérimentation 2021 sur la réponse du ratio de la biomasse racinaire sur la biomasse totale (RBR) au stress hydrique.....	26
Tableau 11 : Valeurs de $KMAX_s$ pour quelques espèces simulées dans FLORSYS (Allan et al., 1998 ; Pereira et al., 2021)	30
Tableau 12 : Valeurs du paramètre $SWUmax_{s,x}$ pour quelques espèces de légumineuses, selon le stade phénologique (travaux de Marion Prudent, UMR Agroécologie, INRAE Dijon).....	31
Tableau 13 : Réponse des variables morphologiques au stress hydrique, au stress azoté et à l'ombrage	33
Tableau 14 : Liste des équations du module de compétition pour l'eau	35

Liste des abréviations

ANSES : Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail

FLORSYS : Modèle des effets des systèmes de culture sur la dynamique des adventices

FTSW : Fraction transpirable d'eau du sol

HBR : Ratio de la hauteur de la plante sur la biomasse aérienne

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

LBR : Ratio de la biomasse foliaire sur la biomasse aérienne

MASA/MAA : Ministère de l'agriculture et de la souveraineté alimentaire / Ministère de l'agriculture et de l'alimentation

MTES/MTE : Ministère de la transition écologique et solidaire / Ministère de la transition écologique

RBR : Ratio de la biomasse racinaire sur la biomasse totale

SLA : Surface foliaire spécifique

UMR : Unité mixte de recherche

Introduction

Les grandes cultures représentaient 13,6 M ha de terres cultivées en 2022 en France, soit environ la moitié de la Superficie Agricole Utile du pays. Elles couvrent au total presque un quart du territoire français et constituent une matière première essentielle pour l'alimentation humaine et animale (AGRESTE, 2022). Cependant, les grandes cultures sont soumises à de fortes variations de rendement interannuelles, sous l'action d'une multitude de stress biotiques (ravageurs, adventices, pathogènes) et abiotiques (conditions climatiques) en interaction (Suzuki et al., 2014). Cette variabilité devrait d'ailleurs être renforcée avec le changement climatique, car il agira à la fois de manière directe sur le rendement (manque d'eau et sécheresses prolongées avec des pluies moins régulières, mais plus intenses, fortes températures), mais aussi de manière indirecte en amplifiant les stress biotiques (attaques de ravageurs qui ralentissent la croissance de la culture, infestation d'adventices) (Cavan et al., 2020 ; Schneider et al., 2022 ; Zartash et al., 2022).

Parmi les bioagresseurs, les adventices sont des plantes indésirables qui concurrencent la culture d'intérêt pour la lumière, l'eau et/ou les minéraux du sol (Adeux et al., 2019 ; Colbach et al., 2019 ; Moreau et al., 2021 ; Renton et Chauhan, 2017). En ce qui concerne le blé, les adventices peuvent causer des baisses de rendement, allant jusqu'à 30 % en Amérique du Nord et plus de 40 % en Asie de l'Est, et qui conduisent à de fortes pertes économiques (Flessner et al., 2021 ; Khan et Haq, 2002). Face à ce fléau, différentes méthodes de régulation s'offrent aux agriculteurs afin de préserver la production (et donc leurs revenus) et de continuer à garantir la sécurité des approvisionnements alimentaires : solutions chimiques (herbicides), solutions mécaniques (travail du sol, faux semis), ou encore solutions culturales (réflexion à l'échelle du système de culture sur les rotations, les espèces et les variétés, et l'organisation des opérations techniques) (Aubertot et al., 2011). Beaucoup d'agriculteurs utilisent aujourd'hui des herbicides, jugés très efficaces et peu chronophages à épandre (Chhokar et al., 2012). Cependant, les herbicides et leurs produits de dégradation peuvent avoir des impacts considérables sur la santé des utilisateurs et des consommateurs des produits (VoPham et al., 2017) et sur l'environnement (pollution de l'eau et des sols ; impacts sur la biodiversité) (Gill et al., 2017 ; Soares et al., 2023). Ainsi, il est nécessaire d'accompagner les agriculteurs vers une plus faible dépendance aux produits phytopharmaceutiques, en conformité avec les grands principes de l'agroécologie et avec les objectifs fixés par les politiques publiques : sortie progressive du glyphosate et moindre recours aux intrants (MASA et MTE, 2018).

C'est dans ce contexte que l'INRAE Bourgogne-Franche-Comté a développé un modèle mécaniste permettant de prédire la nuisibilité adventice en grandes cultures : FLORSYS (« FLOR » pour flore adventice, « Sys » pour système de culture). À partir des caractéristiques (A) des systèmes des cultures, (B) du pédoclimat et (C) de la banque initiale de semences adventices dans le sol (en entrée), le modèle renvoie en sortie (1) les trajectoires de flore adventice au cours du temps sur les parcelles, (2) les pertes de rendement potentielles qu'elles pourraient engendrer et (3) les bénéfices liés aux services écosystémiques rendus par les adventices (hébergement d'auxiliaires des cultures, barrière contre les ravageurs...) (Colbach et al., 2014a ; Colbach et al., 2021). Ainsi, ce modèle complexe peut être utilisé à la fois comme outil (1) d'évaluation des systèmes de culture sur plusieurs années, pour anticiper la nuisibilité adventice future sur différents systèmes en contexte de changement climatique (Cavan et al., 2020), et (2) de (re)conception de systèmes de culture innovants, peu dépendants des herbicides. Cependant, si la version actuelle du modèle intègre la compétition pour la lumière et pour l'azote entre plantes (Moreau et al., 2021 ; Munier-Jolain et al., 2013), FLORSYS n'intègre pas encore la compétition pour l'eau post-levée. Or, le stress hydrique a des impacts majeurs sur la croissance des plantes cultivées - et donc sur le rendement (Farooq et al., 2009) – et ce stress sera encore plus fort dans les années à venir avec le changement climatique (Zartash et al., 2022). Il est alors fondamental de prendre en compte la compétition pour l'eau dans le modèle si l'on souhaite identifier

des stratégies innovantes de gestion des adventices, à bas niveau d'intrants et résilientes face au changement climatique.

C'est dans ce contexte qu'intervient l'étude exposée dans ce rapport et réalisée dans le pôle Gestion des Adventices de l'UMR Agroécologie à l'INRAE de Bourgogne-Franche-Comté. Elle vise à intégrer la compétition pour l'eau post-levée dans le modèle FLORSYS, afin d'en faire le premier modèle des effets des systèmes de culture sur la dynamique des adventices et le rendement des cultures, qui intègre la compétition à la fois pour la lumière, l'azote et l'eau. Le stage a pour objectif de mettre en équations et de paramétrer les processus impliqués dans la compétition pour l'eau entre plantes, pour différentes espèces cultivées et adventices. La version améliorée du modèle simulera la compétition pour l'eau entre plantes cultivées et adventices (ou encore entre plantes cultivées ou entre plantes adventices), et sera utilisée dans le cadre d'une thèse visant à évaluer les impacts du changement climatique sur la nuisibilité adventice en grandes cultures.

1 État de l'art

1.1 La gestion des adventices en grandes cultures

1.1.1 Les enjeux liés à l'utilisation des herbicides

Selon les types de systèmes de grandes cultures qu'ils mettent en place (systèmes en agriculture biologique ; systèmes conventionnels), les agriculteurs disposent d'un arsenal différent pour réguler les adventices.

Dans les systèmes en agriculture biologique, le recours aux produits phytopharmaceutiques de synthèse est prohibé : les agriculteurs ont donc essentiellement recours à des stratégies culturales (faux semis, décalage des dates de semis, gestion des rotations, travail du sol) et au désherbage mécanique pour réguler les adventices (Aubertot *et al.*, 2011 ; Bond et Grundy, 2001). Cependant, dans les systèmes conventionnels, de nombreux agriculteurs privilégient encore le désherbage chimique comme moyen de régulation de la flore adventice. Cette pratique, jugée plus efficace, moins onéreuse et moins chronophage (Chhokar *et al.*, 2012), est néanmoins remise en question pour les impacts qu'elle engendre. En effet, les herbicides et leurs métabolites sont les produits phytopharmaceutiques les plus retrouvés dans les rivières en France (MTES, 2019) et leur usage intensif depuis plus de 50 ans est à l'origine de contaminations des sols et de pertes de biodiversité (Gill *et al.*, 2017 ; Soares *et al.*, 2023). Le recours à ces produits comporte des risques pour la santé, tant pour celle de l'utilisateur que pour celle des riverains et des consommateurs des produits agricoles (VoPham *et al.*, 2017).

Au vu des risques engendrés, la réglementation à l'encontre des herbicides se durcit. Les formulations homologuées sont très surveillées par l'ANSES et des interdictions de certaines matières actives en France sont régulièrement annoncées. C'est par exemple le cas du S-métolachlore, herbicide très utilisé sur les cultures de printemps et contre les adventices graminées, qui a été récemment retiré en raison de pollution diffuse des eaux souterraines (ANSES, 2023). De plus, les politiques publiques nationales et européennes (plans ECOPHYTO successifs, programme Ambition Bio 2022 et Pacte Vert pour l'Europe...) soutiennent de plus en plus les systèmes à bas niveau d'intrants (MASA et MTE, 2018 ; MAA, 2018 ; Commission Européenne, 2020). Les systèmes agricoles sont en pleine mutation vers des modes de production plus durables, qui préservent les ressources naturelles tout en garantissant la résilience économique des exploitations : c'est la transition agroécologique (Claveirole, 2016).

Il est alors nécessaire d'accompagner les agriculteurs vers une plus faible dépendance aux herbicides, en envisageant des combinaisons de pratiques partiellement efficaces pour réguler la flore adventice.

1.1.2 Une diversité de leviers alternatifs à combiner...

Face aux limites environnementales et sanitaires de l'usage d'herbicides, il existe des leviers alternatifs pour réguler la flore adventice en grandes cultures, régulièrement mobilisés de manière couplée (figure 1) : leviers culturaux, mécaniques, voire biologiques (Harker et O'Donovan, 2013).

Derrière ces leviers se cachent une diversité de pratiques, préventives (éviter l'installation des adventices) et/ou curatives (destruction après levée), et raisonnées à différentes échelles spatio-temporelles : annuelle ou pluriannuelle ; parcelle ou paysage (Aubertot *et al.*, 2011 ; Colbach et Cordeau, 2022 ; Harker et O'Donovan, 2013 ; Sun *et al.*, 2020).

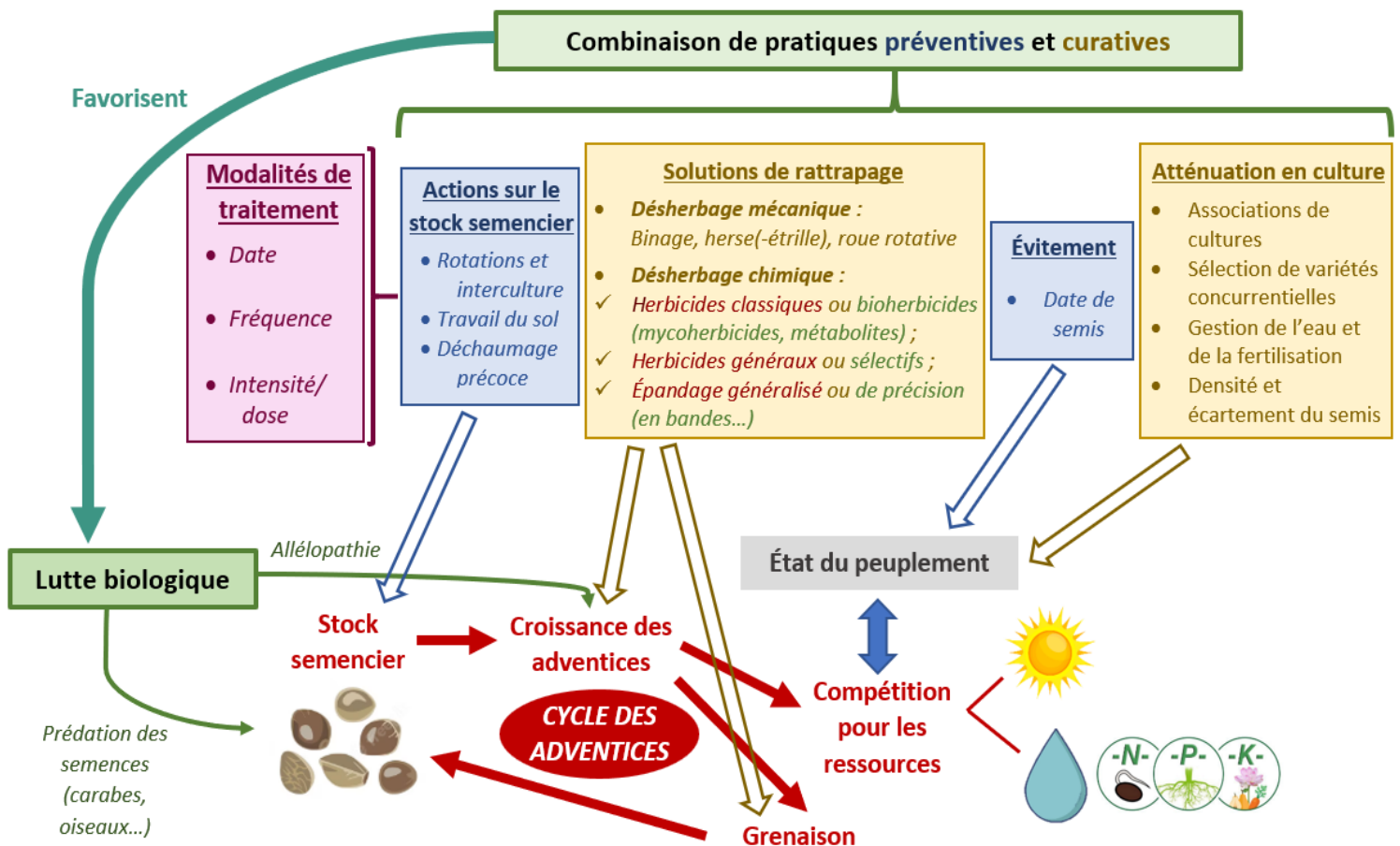


Figure 1 : Classification non exhaustive de leviers de gestion des adventices en grandes cultures, selon le cycle de vie des adventices (adapté de Aubertot *et al.*, 2011 ; Brodie, 2018 ; Harker et O'Donovan, 2013 ; Kudsk *et al.*, 2020)

Le cycle des adventices est présenté en rouge. Les pratiques préventives et curatives sont respectivement présentées dans des cases bleues et jaunes. Des flèches de la même couleur montrent les parties du cycle des adventices visées par chaque groupe de pratiques. Les modalités de mise en œuvre de ces pratiques sont présentées en violette. Enfin, les grands types de régulation de la flore adventice sont présentés dans les cases vertes : directe (les choix de combinaisons de pratiques offrent un premier niveau de régulation de la flore adventice) et indirecte (les pratiques employées favorisent ou non la lutte biologique).

Cependant, afin que la lutte contre les adventices soit efficace, les combinaisons de pratiques doivent être adaptées aux contextes de production et prendre en compte différents éléments : type de système de culture, sol, caractéristiques de la flore adventice, objectifs et contraintes des agriculteurs (Colbach et Cordeau, 2018 ; Liebman et Gallandt, 1997). De plus, ces combinaisons de pratiques ne peuvent être pensées indépendamment du contexte climatique changeant.

1.1.3 ... et des effets du changement climatique à prendre en compte

En modifiant les conditions environnementales, le changement climatique réinterroge la durabilité des systèmes de culture et les stratégies pour la transition agroécologique.

En effet, entre 1970-1989 et 2080-2099, le régime global des précipitations devrait se caractériser par une accentuation des pluies aux fortes latitudes (+0,5 mm/j en moyenne dans les pays scandinaves) et une diminution des pluies en Europe occidentale (-0,75 mm/j en moyenne) et dans les zones de faibles latitudes, notamment en été (Seneviratne *et al.*, 2006). De plus, l'augmentation mondiale des températures dans les prochaines années (de + 2,8 à + 4,8 °C en moyenne d'ici à 2100 selon le niveau de forçage anthropique) va provoquer une hausse généralisée de l'évapotranspiration (Dinpashoh *et al.*, 2019). Il est prévu une diminution des pluies efficaces estivales, ce qui conduira à une baisse du ruissellement hydrique en surface de 30 % à 68 % ainsi qu'à un assèchement des sols de 10 % à 36 % en Europe occidentale selon les modèles climatiques (Gleick, 1989 ; Seneviratne *et al.*, 2010). Ce couplage entre baisse d'humidité des sols (donc diminution de l'offre en eau) et hausse de l'évapotranspiration (donc augmentation de la demande en eau) appauvrira la balance hydrique (Seneviratne *et al.*, 2010).

Le changement climatique va avoir des impacts importants sur le fonctionnement des végétaux :

- À l'échelle de la plante :
 - Les augmentations de température et les longues sécheresses diminueront l'efficacité de la photosynthèse, en entravant l'activité de la RUBISCO, des photosystèmes et des cytochromes (Mathur *et al.*, 2014). Les plantes sont d'autant plus sensibles aux extrêmes de températures qu'elles approchent des stades tardifs (floraison, maturité) (Hatfield et Prueger, 2015) ;
 - Au contraire, l'augmentation de la concentration en CO₂ amplifiera la photosynthèse et stimulera l'activité de la RUBISCO, au détriment de la photorespiration (Dusenge *et al.*, 2019) ;
 - Le manque d'eau impactera le développement (ontogénèse ralentie) et la croissance des végétaux (baisse de l'efficacité mitotique), et conduira à des modifications morphologiques et physiologiques (Anjum *et al.*, 2017 ; Farooq *et al.*, 2009 ; Nonami, 1998) (*figure 2*).
- À l'échelle de la communauté végétale, des épisodes de sécheresse plus fréquents et/ou intenses vont aussi amplifier la compétition pour les ressources (lumière, eau, minéraux) entre plantes adventices et cultivées, souvent considérée comme le principal mécanisme à l'origine des pertes de rendement induites par les adventices (Horvath *et al.*, 2023). Elle se produit lorsque plusieurs plantes partagent un pool de ressources qui ne permet pas de répondre à l'ensemble des besoins de toutes les plantes (Zimdahl, 2004). Les augmentations de température et les modifications dans les régimes de pluies pourraient favoriser le développement des adventices les plus compétitrices, et donc les plus dommageables pour le rendement (Storkey *et al.*, 2021).

Face à la nécessaire réduction de l'utilisation des herbicides en grandes cultures et pour une régulation plus durable de la flore adventice, il est indispensable d'identifier des combinaisons pertinentes de leviers alternatifs, adaptées aux contextes de production et résilientes face au changement climatique.

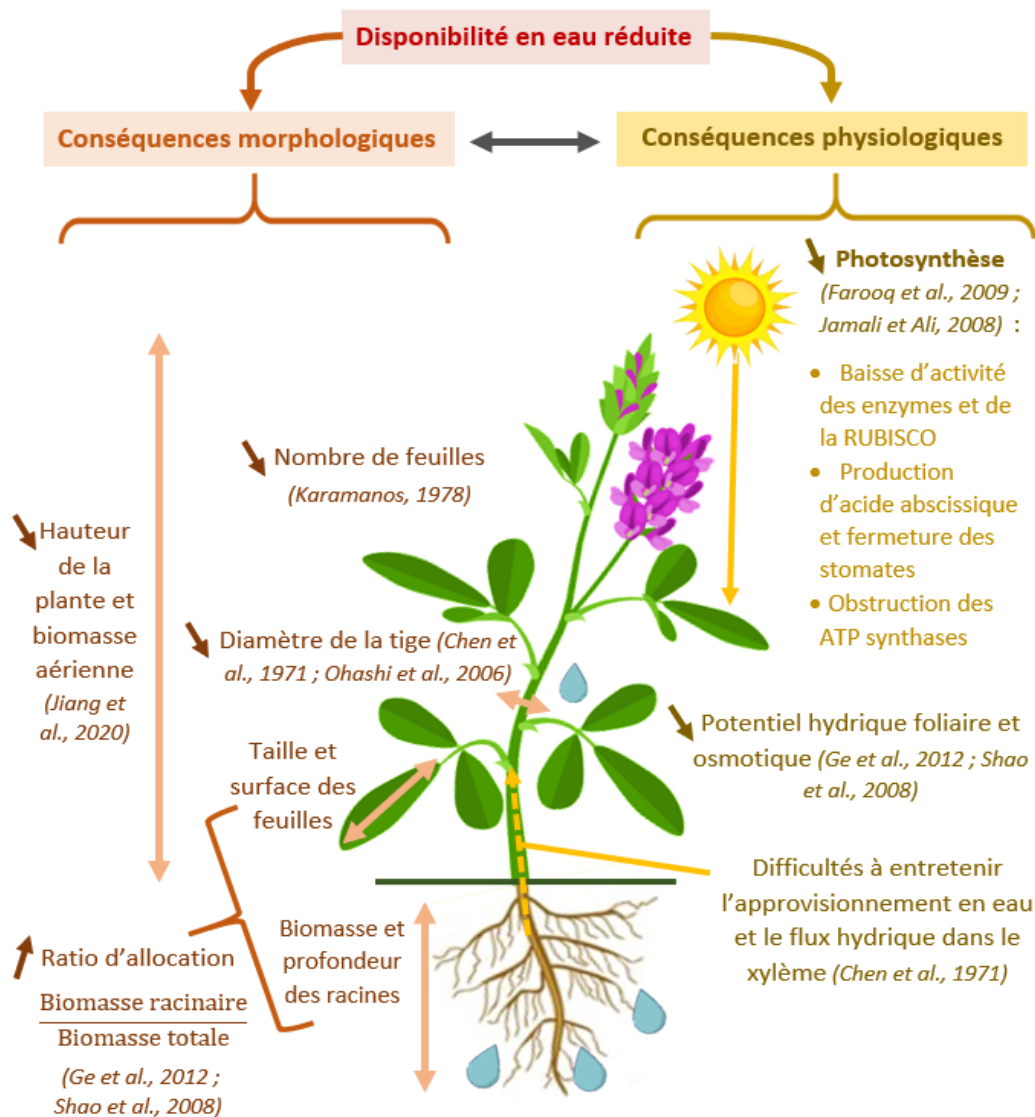


Figure 2 : Conséquences du stress hydrique sur la morphologie et le fonctionnement végétal (adapté de Anjum et al., 2017)

Les conséquences morphologiques sont représentées en orange alors que les conséquences physiologiques figurent en jaune.

1.2 La modélisation mécaniste comme outil d'analyse de la dynamique des adventices, et d'évaluation et conception de systèmes de culture

1.2.1 Pourquoi la modélisation mécaniste ?

Pour un contexte de production donné (type de système de grandes cultures, sol, climat, flore), de nombreuses pratiques de régulation des adventices pourraient être couplées. Afin de déterminer les combinaisons les plus efficaces pour répondre aux objectifs des agriculteurs (ex : maximiser le rendement ; maximiser le rendement et la biodiversité ; maximiser le rendement et minimiser les herbicides...), l'expérimentation au champ est certes intéressante, mais elle est coûteuse, chronophage et elle permet de tester un nombre très restreint de situations. Les résultats obtenus sont souvent non généralisables et avec une vision à court terme (Deytieux et al., 2016). Face à ces limites, il est possible d'avoir recours à la modélisation mécaniste.

Les modèles mécanistes offrent une représentation simplifiée de la réalité et apportent une vision à long terme de l'évolution des systèmes. Bien qu'imparfaits, ils reproduisent virtuellement de

nombreux phénomènes biophysiques, qui ont été mis en équation et paramétrés pour différentes espèces. Pour un phénomène donné, chaque espèce est associée à une combinaison de valeurs de paramètres, qui reflète ses caractéristiques. Les modèles peuvent ainsi simuler les interactions plante-plante dans différents systèmes agricoles et sur plusieurs années (Holst *et al.*, 2007).

Contrairement aux expérimentations au champ, les modèles mécanistes permettent de :

- Tester facilement une plus large gamme de systèmes de culture, flores et pédoclimats (Colbach *et al.*, 2021) ;
- Quantifier les nombreuses interactions entre les pratiques culturales, le pédoclimat et les spécificités de la flore adventice (Colbach, 2010) ;
- Quantifier plus facilement les effets sur le long terme, aspect crucial quand on s'intéresse aux adventices. En effet, les semences d'adventices peuvent survivre plusieurs années voire dizaine d'années dans le stock semencier du sol, si bien qu'une technique culturale qui semble efficace une année donnée peut s'avérer délétère à plus long terme (Colbach *et al.*, 2021) ;
- Prendre en compte les effets de scénarios climatiques futurs sur les systèmes de culture et évaluer leur résilience face à la nuisibilité adventice en contexte de changement climatique. Si les systèmes ne sont pas assez robustes, les modèles peuvent aider à les reconcevoir (Cavan *et al.*, 2020 ; Cavan *et al.*, 2023).

La modélisation mécaniste constitue donc une opportunité de réponse unique à une problématique aussi complexe, comme l'ont montré Colbach et Cordeau (2022) dans le cas particulier d'une étude visant à étudier la pérennité de systèmes de culture sans herbicides.

1.2.2 Recherche d'un modèle pertinent

Afin de répondre au mieux aux enjeux évoqués dans la [section 1.1](#), il est nécessaire de sélectionner un modèle mécaniste adapté. Celui-ci doit permettre de :

- 1) Étudier, selon le contexte de production, les interactions entre plantes cultivées et adventices (en particulier la compétition pour les ressources définie dans la [section 1.1.3](#)) ;
- 2) Déterminer les combinaisons de pratiques de régulation de la flore adventice les plus pertinentes à court et à long terme en grandes cultures.

Ainsi, notre « modèle idéal » doit posséder certaines caractéristiques :

- Prendre en compte le contexte pédoclimatique et les caractéristiques des systèmes de culture, afin de pouvoir identifier des combinaisons de pratiques prometteuses ;
- Être plurispécifique et paramétré pour un grand nombre de cultures et d'adventices, de manière à recouvrir une large gamme de contextes de production ;
- Étudier la dynamique des plantes sur plusieurs dizaines d'années, afin d'observer les effets du changement climatique ;
- Être individu-centré et simuler au pas de temps journalier, de manière à pouvoir représenter fidèlement la croissance de chaque plante individuelle dans la parcelle ;
- Simuler la compétition plante-plante pour les trois ressources principales : la lumière, l'azote et surtout l'eau, ressource qui sera plus fréquemment limitante aux phases critiques de l'élaboration du rendement en grandes cultures avec le changement climatique ;

Plusieurs modèles mécanistes simulent la dynamique des plantes dans différents types de systèmes et pour plusieurs pédoclimats. Les principaux sont répertoriés et comparés dans le [tableau 1](#).

Tableau 1 : Comparaison des principaux modèles mécanistes d'étude de la dynamique pluriannuelle des plantes

*Pour chacun des critères et pour chacun des modèles, les cases sont colorées en **vert** lorsque le modèle répond totalement aux objectifs fixés et en **rouge** lorsqu'il n'y répond que partiellement ou pas du tout*

Nom du modèle	Objectif	Type de modèle	Entrées	Végétaux paramétrés	Unité de base (partie souterraine)	Étendue de simulation	Pas de temps	Stress / compétitions	Représentation des plantes
FLORSYS (Colbach <i>et al.</i> , 2021)	Simuler, en grandes cultures, la dynamique des cultures et des adventices et les conséquences (nuisibilité, bénéfiques, rendement)	Individu - centré	(1) Climat et sol ; (2) Système de culture détaillé ; (3) Stock semencier initial	Espèces annuelles : grandes cultures et adventices	Voxel de sol	Plusieurs dizaines d'années	Journée	Stress azoté, stress lié à l'ombrage et stress hydrique pré-levée	3D (simplifiée)
APSIM (Keating <i>et al.</i> , 2003)	Prédire la production agricole selon le pédoclimat et les itinéraires techniques	Population - centré	(1) Climat et sol ; (2) Système de culture détaillé	Espèces annuelles et pérennes ; faible nombre d'espèces adventices	Horizon de sol	Plusieurs dizaines d'années	Journée	Stress hydrique pré- et post-levée, stress azoté et stress lié à l'ombrage	1D
Virtual Grassland (Louarn et Faverjon, 2018)	Reproduire la dynamique des légumineuses en prairie et les interactions entre plantes	Individu - centré	(1) Climat et sol ; (2) Principales opérations techniques	Espèces prairiales	Voxel de sol	Quelques années	Journée	Stress hydrique pré- et post-levée, stress azoté et stress lié à l'ombrage	3D (détaillée)
STICS (Brisson <i>et al.</i> , 2008)	Reproduire les interactions sol / culture / pratiques culturales / atmosphère	Population - centré	(1) Climat et sol ; (2) Système de culture détaillé	Cultures annuelles et pérennes	Horizon de sol	Plusieurs dizaines d'années	Journée	Stress hydrique pré- et post-levée, stress azoté et stress lié à l'ombrage	1D

Sur l'ensemble des modèles comparés, c'est FLORSYS qui répond le mieux aux attentes. En effet, il est le seul modèle à pouvoir étudier, sur plusieurs dizaines d'années, les effets des systèmes de grandes cultures sur la dynamique des plantes dans la parcelle et les conséquences de la flore adventice (rendement, nuisibilité, bénéfiques). Il répond par ailleurs à d'autres critères : il est individu-centré et représente chaque plante individuelle sur la parcelle d'étude en 3D. Son seul inconvénient est qu'il ne simule pas encore la compétition pour l'eau post-levée entre plantes, ce qui pourrait réduire la crédibilité des simulations réalisées à partir de scénarios climatiques futurs.

1.3 Comment intégrer la compétition pour l'eau dans FLORSYS ?

1.3.1 La parcelle virtuelle FLORSYS : fonctionnement et architecture

FLORSYS est un modèle mécaniste qui simule la dynamique pluriannuelle des adventices et le rendement des cultures en grandes cultures (Colbach *et al.*, 2021). 3D et individu-centré, il reproduit au pas de temps journalier le développement et la croissance de chaque plante adventice ou cultivée dans la parcelle (exemple : photosynthèse, biomasse aérienne et racinaire totale...). Constitué de nombreux modules en interaction (qui représentent les phénomènes biophysiques, après mise en équation et paramétrage), le modèle est capable de donner chaque jour l'état général de la parcelle, qui peut être visualisé en 3D (*figure 3*). Les plantes sont alors toutes représentées de manière simplifiée (cylindres et cônes inversés) : cela permet de gagner en généralité (pas de distinction selon les organes) et en temps / coût calcul. FLORSYS est également couplé à d'autres modèles : pour les

interactions plantes-sol, le module sol de FLORSYS reprend les formalismes utilisés dans le module sol de STICS, mais les réadapte de manière à représenter les phénomènes biophysiques en 3D.

FLORSYS prend en entrée (1) le stock semencier adventice initial (généralement estimé à partir de statistiques régionales), (2) les variables pédoclimatiques journalières (généralement jeux de données Météo France passés ou projections climatiques) et (3) les caractéristiques du système de culture, et produit plusieurs sorties. D'une part, le modèle peut renvoyer, sur tout ou partie de la durée de simulation, la dynamique journalière de différentes variables à l'échelle de la parcelle (biomasse / m² ; nombre de plantes / m²...). D'autre part, FLORSYS fournit un tableau de scores par indicateur traduisant l'impact de la flore adventice sur la production des cultures (pertes de rendement, salissement du champ...) et la biodiversité (offre trophique pour les abeilles...) (Mézière *et al.*, 2015) (figure 3). Cet outil est régulièrement utilisé dans le cadre d'évaluations de systèmes de culture existants ou d'ateliers de (re)conception de systèmes résilients, selon les objectifs et contraintes des agriculteurs (exemples dans Colbach *et al.*, 2021).

Le modèle simule déjà les mécanismes de compétition pour la lumière et pour l'azote (Munier-Jolain *et al.*, 2013 ; Moreau *et al.*, 2021). Dans FLORSYS, la compétition pour ces ressources est simulée à l'échelle de voxels 3D, qui constituent l'architecture de base (figure 3). Afin d'être compatible avec l'architecture de FLORSYS, la compétition pour l'eau devra être simulée à l'échelle du voxel de sol.

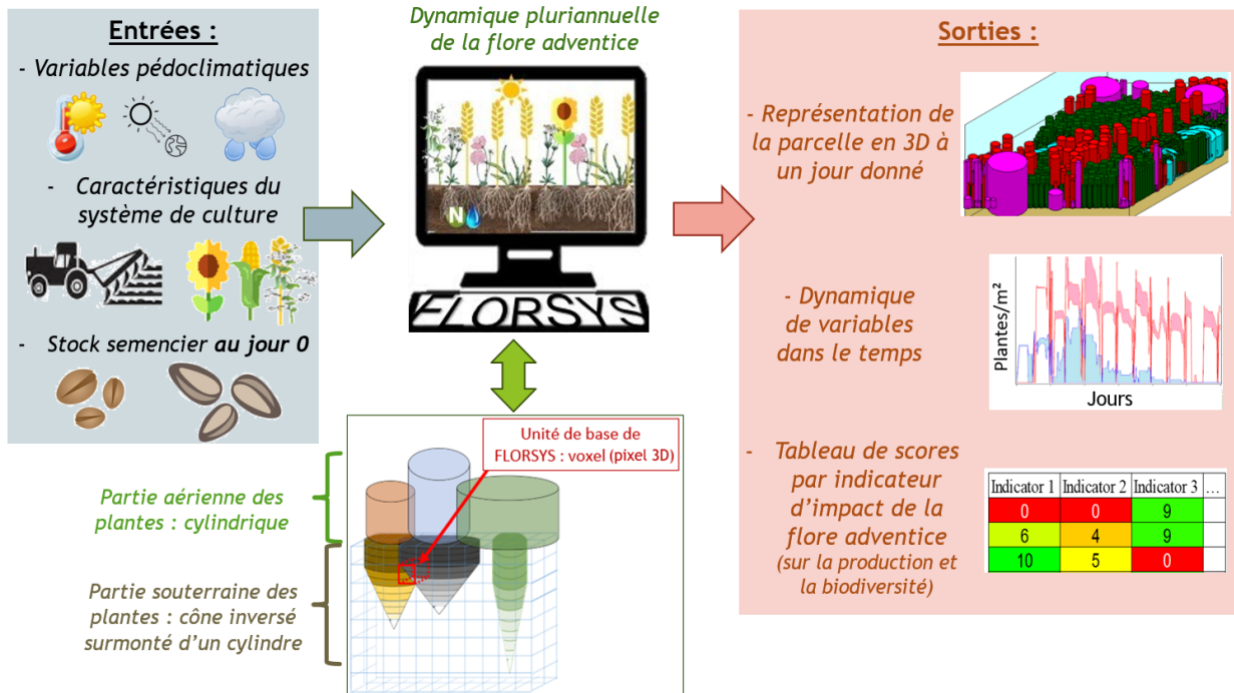


Figure 3 : Fonctionnement et architecture de FLORSYS (adapté de Colbach *et al.*, 2021)

Les plantes sont représentées de manière simplifiée dans le modèle et l'échelle de calcul de base dans FLORSYS est le voxel (3D). Les phénomènes de compétition pour les ressources sont étudiés à cette échelle.

1.3.2 Objectifs et démarche de construction du nouveau module

Afin qu'il soit utilisé pour rechercher de nouvelles combinaisons de leviers de gestion des adventices en grandes cultures, cohérentes avec le contexte climatique, FLORSYS doit simuler les principaux phénomènes biophysiques qui déterminent la dynamique pluriannuelle des plantes cultivées et adventices. Ainsi, **ce stage visera à développer un module de compétition pour l'eau post-levée, en proposant des équations mathématiques paramétrées pour plusieurs espèces cultivées et adventices.** FLORSYS sera alors le premier modèle mécaniste de dynamique de la flore adventice à représenter la compétition pour ces trois ressources majeures. L'ajout du nouveau module permettra de renforcer la robustesse des simulations réalisées à partir de scénarios climatiques futurs.

L'aptitude compétitrice des plantes étant dépendante de leur capacité à s'adapter à la disponibilité de la ressource (Navas et Violle, 2009), il est nécessaire de connaître leurs réponses morphologiques face au stress hydrique. Cependant, il n'existe que peu de bibliographie à ce sujet, en particulier pour les espèces adventices. Si les travaux de Moreau *et al.* (2022) ont caractérisé les réponses morphologiques de trois espèces adventices au stress hydrique, il est nécessaire d'étudier davantage d'espèces adventices et cultivées pour la construction du nouveau module. **Le premier objectif de ce stage est de combler les lacunes de connaissances à propos de la réponse morphologique des espèces adventices et cultivées au stress hydrique (figure 4).**

Ensuite, les connaissances acquises à ce sujet seront combinées à d'autres connaissances existantes pour la construction du nouveau module. Différents modèles permettent déjà de simuler le prélèvement en eau des plantes, dont certains possèdent un mode de fonctionnement et/ou une architecture proche de celle de FLORSYS (tableau 1). Même s'ils n'ont pas toujours été développés pour étudier la flore adventice, les formalismes qu'ils utilisent sont parfois génériques (applicables à différentes espèces) et pourront être réadaptés (si besoin) pour la construction du nouveau module. **Le second objectif de ce stage est donc de synthétiser les connaissances pour créer un module de compétition pour l'eau cohérent pour FLORSYS (figure 4).**

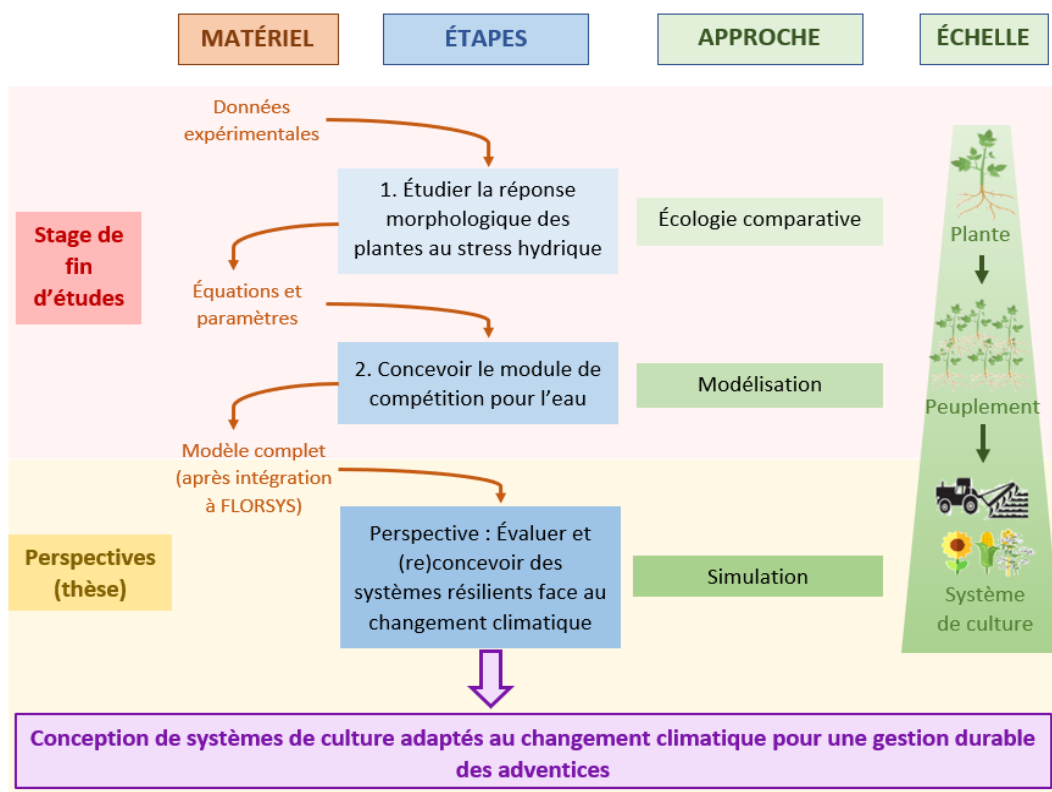


Figure 4 : Étapes de réalisation du stage et perspectives

Les étapes sont représentées en **bleu**, et le matériel associé en **orange**. Les champs d'étude et les échelles de calcul associés à chaque étape sont représentés en **vert**. Le travail réalisé au cours du stage figure sur un fond **rouge**, et le travail à venir au cours de la thèse est représenté sur un fond **jaune**.

En lien avec ces deux objectifs, le mémoire cherchera à répondre aux questions suivantes :

- 1- Quelle est la diversité de réponses morphologiques entre espèces adventices et cultivées à la disponibilité en eau, à l'échelle de la plante ?
- 2- Comment représenter (1) la compétition pour l'eau entre plantes, (2) le stress hydrique et (3) ses conséquences sur la morphologie dans un modèle mécaniste ?

Le travail mené visera à tester les hypothèses suivantes :

- (1) Il existe une diversité de réponses morphologiques des plantes à la disponibilité en eau, selon l'espèce et le stade phénologique ;
- (2) Il est possible de synthétiser des résultats d'expérimentations et des formalismes d'autres modèles pour créer un module crédible et compatible avec FLORSYS.

2 Matériel et méthodes

2.1 Principes de la modélisation

2.1.1 Organisation globale du nouveau module de compétition pour l'eau

Comme proposé par Aschehoug *et al.* (2016), la modélisation de la compétition pour l'eau dans FLORSYS est découpée en deux étapes : modélisation (1) de l'état hydrique du sol et du prélèvement de l'eau par les plantes et (2) des conséquences du stress induit par la compétition pour l'eau sur la croissance des plantes, en interaction avec les stress induits par la compétition pour la lumière et l'azote, déjà implémentés dans FLORSYS (Moreau *et al.*, 2021 ; Munier-Jolain *et al.*, 2014).

(1) Le prélèvement théorique de l'eau par chaque plante (en environnement non compétitif) résulte de la confrontation entre l'eau disponible pour la plante (fonction de l'offre en eau du sol et de la capacité d'absorption de la plante) et la demande en eau de la plante (fonction des besoins pour la photosynthèse) (Dodd et Kudoyarova, 2021). L'offre en eau du sol est déterminée par couplage avec le module sol de STICS, car (1) il prend en compte les pratiques culturales (qui sous-tendent la disponibilité en eau), (2) il a été testé et évalué sur une large gamme de systèmes et (3) il est déjà en partie utilisé de manière couplée à FLORSYS (Brisson *et al.*, 2008 ; Moreau *et al.*, 2021). Conformément à l'architecture de FLORSYS, toutes ces variables sont déclinées à l'échelle de chaque voxel de sol où la plante possède des racines (*figure 3*).

Or, il existe des situations où les racines de la plante doivent partager des voxels de sol avec les racines de plusieurs autres plantes (adventices ou cultivées) : si l'eau disponible dans le voxel est insuffisante pour satisfaire la demande de toutes les plantes, alors il y a compétition pour l'eau (*figure 5*). Dans ce cas, la plante n'est pas en mesure de prélever à hauteur de sa demande et elle subit alors un stress hydrique plus ou moins intense et prolongé dans le temps.

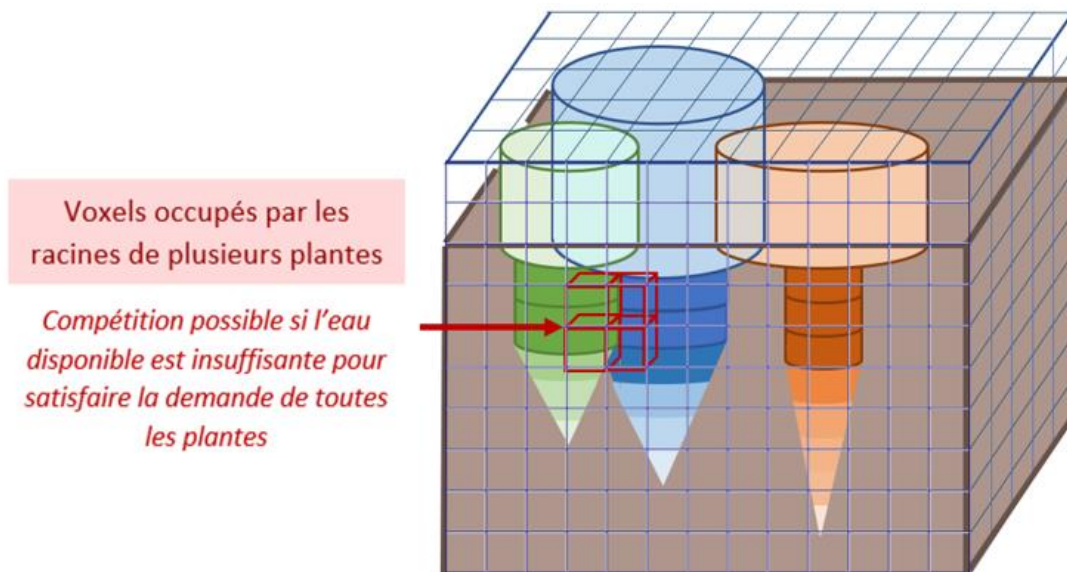


Figure 5 : Situation de compétition pour l'eau entre plantes dans FLORSYS

Le sol est représenté en **marron** sur la figure et les plantes sont représentées par un cylindre large (partie aérienne) qui surmonte un cylindre plus fin accolé à un cône inversé (partie souterraine). Parmi les trois plantes, deux d'entre elles partagent les mêmes voxels de sol et peuvent entrer en compétition.

(2) Ce stress hydrique aura par la suite des impacts directs sur la photosynthèse et la morphologie de la plante, variables selon l'espèce et le stade phénologique (combinaisons de valeurs de paramètres différentes dans le modèle).

2.1.2 Principes généraux pour définir les équations

Le module a été construit en respectant plusieurs principes :

- i. Réutiliser ou réadapter si possible des formalismes mobilisés par d'autres modèles ;
- ii. Ancrer les nouveaux formalismes sur les variables déjà existantes dans FLORSYS ;
- iii. Si possible, connecter des modèles existants à FLORSYS plutôt que d'en recréer ;
- iv. Utiliser des formalismes génériques et avec un faible nombre de paramètres ;
- v. Lorsqu'il n'existe pas d'informations disponibles dans la littérature, utiliser des données expérimentales pour déterminer les équations.

L'état hydrique du sol, le prélèvement de l'eau ainsi que les conséquences du stress hydrique sur la photosynthèse ont été modélisés en réadaptant des formalismes existants. Le module sol de STICS est couplé à FLORSYS pour calculer la disponibilité en eau dans les voxels, et le module reprend des formalismes de Virtual Grassland pour déterminer la demande en eau et de STICS pour étudier l'impact du stress sur la photosynthèse (Brisson *et al.*, 2008 ; Louarn et Faverjon, 2018). Les conséquences du stress hydrique sur la morphologie ont quant à elles été modélisées en utilisant des données expérimentales acquises antérieurement par l'équipe (Souche-Suchovsky, 2021). En effet, à notre connaissance, la bibliographie existante sur le sujet ne permettait pas d'obtenir directement des formalismes pour modéliser les effets du stress hydrique sur 4 variables morphologiques cruciales dans FLORSYS (car utilisées pour modéliser la dynamique des plantes) :

- La surface foliaire spécifique, ratio de la surface foliaire sur la biomasse aérienne (Specific Leaf Area - SLA en cm^2/g). Cette variable reflète l'efficacité de production de surface d'interception du rayonnement à partir d'une biomasse foliaire donnée ;
- Le ratio de la biomasse racinaire sur la biomasse totale de la plante (Root Biomass Ratio - RBR en g/g). Cette variable reflète l'allocation des assimilats photosynthétiques vers le système racinaire, chargé de l'exploration du sol et du prélèvement de l'eau ;
- Le ratio de la hauteur de la plante sur la biomasse aérienne (Height Biomass Ratio - HBR en cm/g). Cette variable reflète la capacité d'une plante à croître en hauteur et donc à dominer le couvert pour l'interception du rayonnement ;
- Le ratio de la biomasse foliaire sur la biomasse aérienne (Leaf Biomass Ratio - LBR en g/g). Elle correspond à l'efficacité de production de feuilles à partir de la biomasse aérienne.

2.1.3 Principes généraux pour le paramétrage

Les équations utilisées dans FLORSYS sont génériques (applicables à toutes les espèces), et les spécificités des espèces sont représentées par leur jeu de paramètres. Le paramétrage des équations permet donc de caractériser les comportements des espèces, qu'elles soient cultivées ou adventices. Dans ce stage, il est réalisé selon plusieurs principes :

- i. Déterminer des valeurs de paramètres à partir d'expérimentations menées à l'INRAE ;
- ii. Pour les espèces non caractérisées dans les expérimentations, utiliser dans la mesure du possible des valeurs de paramètres de la littérature ;
- iii. En l'absence de données dans la littérature, les valeurs des paramètres sont alors estimées par proximité biologique avec d'autres espèces déjà caractérisées. Or, les travaux de Barlow (1986) et Rozema (1991) ont montré que la réaction des plantes à la disponibilité en eau était variable selon le clade (monocotylédones, dicotylédones). Ainsi, de la même manière que

dans le module de compétition pour l'azote (Moreau *et al.*, 2021), les valeurs de paramètres d'une espèce sont estimées en moyennant les valeurs de paramètres des autres espèces appartenant au même clade (monocotylédones / dicotylédones).

2.2 Analyse des données expérimentales sur la réponse morphologique des plantes à une limitation en eau

2.2.1 Objectifs

Afin de modéliser l'impact d'une diminution de la disponibilité en eau sur la morphologie des plantes, les données de deux expérimentations menées en conditions contrôlées par l'équipe d'accueil ont été analysées. Les expérimentations ont été conduites en 2017 et en 2021 (avant le début du stage) sur plusieurs espèces cultivées et adventices annuelles, selon un protocole similaire. Il s'est agi de cultiver les différentes espèces selon un gradient de disponibilité en eau.

Les données des deux expérimentations ont été analysées en trois étapes :

- (1) Identifier un indice pour exprimer le stress hydrique subi par les plantes ;
- (2) Déterminer des équations génériques pour quantifier la réponse des variables morphologiques au stress hydrique sur l'ensemble des espèces étudiées ;
- (3) Paramétrer ces équations pour les différentes espèces (*section 3.1.2*).

2.2.2 Dispositif expérimental

2.2.2.1 Espèces et traitements hydriques

Plusieurs espèces annuelles (adventices et cultivées) ont été étudiées au cours des deux sessions d'expérimentation. Les espèces testées sont très diverses, tant par leurs familles et clades (3 monocotylédones et 4 dicotylédones) que par leurs saisons de levée (délimitées ou étendues dans l'année). Les espèces sont également caractérisées par leurs indices d'humidité d'Ellenberg, c'est-à-dire leur niveau de tolérance à l'humidité : les valeurs vont de 1 pour une plante vivant dans des milieux secs à 12 pour une plante submergée (Hill *et al.*, 1999). Sur cette base, les espèces testées sont retrouvées dans les mêmes milieux, sur sols frais et d'humidité moyenne (*tableau 2*).

Tableau 2 : Caractéristiques des espèces testées lors des expérimentations en 2017 et 2021

Le code EPPO (<https://gd.eppo.int/>) est un identificateur européen des principaux bioagresseurs des cultures (adventices, ravageurs et autres agents pathogènes). Les saisons correspondent aux principales périodes de levée des espèces. A = Automne ; H = Hiver ; P = Printemps ; E = Été. Certaines espèces peuvent lever sur plusieurs saisons, avec la saison préférentielle de levée en **gras** (COLUMA, 1983). L'indice d'humidité d'Ellenberg prend des valeurs comprises entre 1 (espèces retrouvées en milieux secs) et 12 (plantes généralement submergées) (Hill *et al.*, 1999).

Code EPPO	Nom de l'espèce	Clade	Famille	Statut	Saison	Indice d'humidité d'Ellenberg
ABUTH	<i>Abutilon theophrasti</i> Medik.	Dicotylédone	Malvacée	Adventice	P - E	4
ALOMY	<i>Alopecurus myosuroides</i> Huds.	Monocotylédone	Poacée	Adventice	A - H - P	5
AMACH	<i>Amaranthus hybridus</i> L.	Dicotylédone	Chenopodiacee	Adventice	P - E	4
AVEFA	<i>Avena fatua</i> L.	Monocotylédone	Poacée	Adventice	A - H - P	4
BRSNN	Colza (<i>Brassica napus</i> L.)	Dicotylédone	Brassicacée	Cultivée	A	4
GERDI	<i>Geranium dissectum</i> L.	Dicotylédone	Géraniacée	Adventice	A - P	5
MATIN	<i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) CH Schultz	Dicotylédone	Astéracée	Adventice	A - H - P - E	5
TRZAS	Blé (<i>Triticum aestivum</i> L.)	Monocotylédone	Poacée	Cultivée	P	5

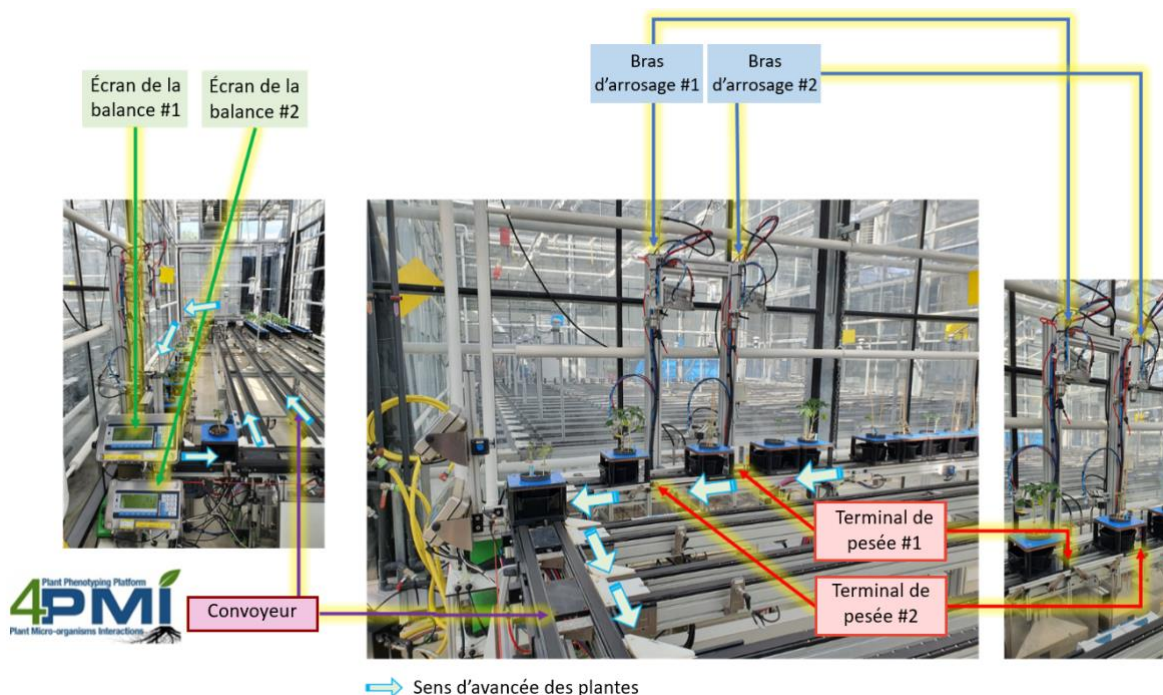
En 2017, trois espèces adventices ont été confrontées à 5 niveaux de disponibilité en eau, contre 5 espèces adventices, 2 espèces cultivées et 7 niveaux de disponibilité en eau en 2021 (Moreau *et al.*, 2021 ; Souche-Suchovsky, 2021). Deux espèces (*Abutilon theophrasti* Medik. – ABUTH et *Alopecurus myosuroides* Huds. – ALOMY) sont communes aux deux expérimentations (*tableau 3*). La disponibilité en eau est définie comme la Fraction Transpirable d'Eau du Sol (FTSW), qui correspond au taux de remplissage de la réserve utile (quantité d'eau maximale utilisable par la plante, de Jong van Lier *et al.* (2022)). La capacité de la réserve utile des pots est déterminée par différence entre le poids du substrat saturé en eau et le poids du substrat sec.

Tableau 3 : Diversité des espèces et traitements hydriques au cours de chaque expérimentation

Année	Espèces testées								Traitements hydriques						
	ABUTH	AMACH	ALOMY	AVEFA	BRSNN	GERDI	MATIN	TRZAS	10%	20%	30%	40%	55%	75%	95%
2017	✓	✓	✓	✗	✗	✗	✗	✗	✗	✓	✓	✓	✓	✓	✗
2021	✓	✗	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓

2.2.2.2 Expérimentation en serre sur convoyeur

Afin de caractériser la réponse au stress hydrique d'une diversité d'espèces adventices et cultivées, les expérimentations ont été menées sur la plateforme de phénotypage à haut débit de l'UMR Agroécologie (*figure 6*) (www6.dijon.inrae.fr/umragroecologie/Plateformes/4PMI).



*Figure 6 : Fonctionnement de la plateforme de phénotypage à haut débit (Moreau *et al.*, 2022)*

Disposés sur le convoyeur, les pots sont automatiquement dirigés vers les terminaux de pesée, puis arrosés si nécessaire

Ce dispositif en serre (luminosité, température et humidité régulées) est doté de systèmes automatiques de pesée et d'arrosage. Il dispose d'un convoyeur qui achemine automatiquement (trois fois par jour) les pots contenant les plantes à ce système de pesée/arrosage (Moreau *et al.*, 2022). Ainsi, il est possible d'exposer les plantes testées à différents niveaux de disponibilité en eau, et de s'assurer que la teneur en eau contenue dans chaque pot reste proche du seuil visé sur toute la durée de l'expérimentation.

2.2.2.3 Dimension des expérimentations

Lors de chaque expérimentation, l'impact du stress hydrique sur la morphologie des plantes a été caractérisé à deux étapes de leur cycle de vie par des prélèvements destructeurs. Initialement, les plantes auraient dû être prélevées à deux stades (végétatif et reproducteur), mais des contraintes expérimentales n'ont pas permis d'atteindre cet objectif pour toutes les espèces (*tableau 4*). Ainsi, dans la suite du rapport, le premier prélèvement (au stade végétatif pour toutes les espèces) est appelé P1 et le second prélèvement (à des stades variables) est appelé P2.

En 2017, l'expérimentation comportait 40 plantes par espèce (4 plantes x 5 traitements hydriques x 2 dates de prélèvements). En 2021, 70 plantes ont été testées par espèce (5 plantes x 7 traitements hydriques x 2 dates de prélèvements), sauf pour les espèces en commun avec l'expérimentation de 2017 (35 pots pour ALOMY avec une seule date de prélèvement, car la plante reste au stade végétatif, et 56 pour ABUTH où le nombre de plantes par prélèvement a dû être réduit à 4 pour des contraintes de place) (*tableau 4*).

Dans les deux expérimentations, quatre pots sans plante ont été mis en place par traitement hydrique pour mesurer l'évaporation du sol.

Tableau 4 : Plans d'expérimentation en 2017 et 2021

Au prélèvement P1, toutes les plantes ont été mesurées au stade végétatif. En 2021, le nombre de plantes des espèces ABUTH et ALOMY (déjà testées en 2017) a été réduit. Suite aux résultats obtenus en 2017, le prélèvement P2 n'a pas été réalisé pour ALOMY en 2021.

Année	Espèce	Prélèvement P1			Prélèvement P2		
		Nombre de pots	Stade atteint	Nombre de jours après le début des traitements	Nombre de pots	Stade atteint	Nombre de jours après le début des traitements
2017	ABUTH	20	Végétatif	21 jours	20	Floraison	38 jours
	ALOMY	20			20	Végétatif	
	AMACH	20	Floraison		20	Floraison	
2021	ABUTH	28	Végétatif	22 jours	28	Floraison	57 jours
	ALOMY	35	Végétatif	22 jours	0	/	Pas de P2
	AVEFA	35	Végétatif	21 jours	35	Végétatif	36 jours (Oidium)
	BRSNN	35	Végétatif	21 jours	35		50 jours (Système racinaire atteignant les bords du pot)
	TRZAS	35	Végétatif	20 jours	35		35 jours (Oidium)
	GERDI	35	Végétatif	23 jours	35	Floraison	56 jours
	MATIN	35	Végétatif	23 jours	35		58 jours

2.2.3 Déroulement des expérimentations

Dans les deux expérimentations, la croissance des plantes s'est déroulée en trois étapes : (1) germinations en boîtes de Petri, (2) repiquage sur tablars fixes afin de s'assurer du bon démarrage de la croissance dans des conditions non limitantes en eau, et (3) transfert sur convoyeur avec mise en place des traitements hydriques différenciés.

2.2.3.1 Préparation des pots avant passage sur convoyeur

Les semences ont été disposées en boîtes de Petri, sur du papier filtre humide (températures de 20°C à 30°C selon les espèces, photopériode de 16h), afin de stimuler la germination. Au stade cotylédon, elles ont été repiquées dans des pots de volume 1 L (une plante par pot), composés de 540 g de substrat argileux inerte (80% d'argile et 20% d'attapulгите, argile fibreuse). Lors de cette seconde étape, les pots ont été placés sur tablars fixes pendant respectivement 23 jours en 2017 et 25 jours en 2021, avec une FTSW s'élevant à 80% en 2017 contre 100% en 2021.

2.2.3.2 Transfert sur convoyeur et mise en place des traitements hydriques

Après cette période sur tablars, les pots sont transférés sur convoyeur pour la mise en place des traitements hydriques différenciés. Les températures moyennes dans la serre s'élèvent à $22,9 \pm 1,55^\circ\text{C}$ en 2017 contre $19,6 \pm 1,59^\circ\text{C}$ en 2021 et le rayonnement photosynthétiquement actif moyen s'étend de $199 \pm 50,6 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ en 2017 contre $180 \pm 44,7 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ en 2021.

Le transfert a été effectué aux stades 6-9 feuilles en 2017 et 3-4 feuilles en 2021. Comme décrit en [section 2.2.2.2](#), le convoyeur achemine chaque plante trois fois par jour vers un système de pesée et d'arrosage automatique. À partir d'une masse cible définie par pot selon la réserve utile et le traitement hydrique visé ([éq. 1](#)), le système de pesée / arrosage est capable de déterminer et d'ajouter la quantité d'eau manquante éventuelle (si la masse est inférieure à la masse cible).

$$\text{Éq. 1 : } Mc = ((M_{sat} - M_{sec}) \cdot \text{Traitement}) + M_{sec} + M_{tuteur} + M_{support} + M_{plante} + M_{pot}$$

Mc : Masse cible donnée pour chaque pot (en g par pot)

M_{sat} : Masse du substrat à saturation en eau (en g par pot)

M_{sec} : Masse du substrat sec (en g par pot)

Traitement : Part de remplissage de la Réserve Utile ($RU = M_{sat} - M_{sec}$) (en g / g)

M_{tuteur} : Masse du tuteur (en g)

$M_{support}$: Masse du support du pot (en g par pot)

M_{plante} : Masse de la plante (en g par pot)

M_{pot} : Masse du pot vide (en g par pot)

Quotidiennement, les quantités d'eau apportées ainsi que la masse des pots sont enregistrées, ce qui permet de déterminer la fraction transpirable d'eau du sol au jour j par plante ($FTSW_j$, [éq. 2](#)) ainsi que la $FTSW$ moyenne depuis le début des traitements hydriques ([éq. 3](#)).

$$\text{Éq. 2 : } \begin{cases} \text{Si } j = 1 : ATSW_1 = FTSW_1 \cdot RU \\ \text{Si } j > 1 : FTSW_j = \frac{ATSW_j}{RU} = \frac{ATSW_{j-1} + \text{Apports}_j - ET_j}{M_{sat} - M_{sec}} \end{cases}$$

M_{sat} : Masse du substrat à saturation en eau (en g par pot)

RU : Réserve Utile (en g eau)

$FTSW_j$: Fraction transpirable d'eau du sol au jour j (en g/g)

$ATSW_j$: Eau disponible dans la réserve utile au jour j (en g eau par pot)

Apports_j : Eau apportée au pot par arrosage au cours de la journée j (en g eau)

ET_j : Évapotranspiration totale (plante et sol) du pot au cours de la journée j (en g eau)

$$\text{Éq. 3 : } FTSW_{moy_j} = \frac{\sum_{d=1}^j FTSW_d}{j}$$

$FTSW_{moy_j}$: Fraction transpirable d'eau du sol moyenne entre le début des traitements hydriques (premier jour : $j=1$) et le $n^{\text{ème}}$ jour ($j=n$) de l'expérience sur convoyeur

$FTSW_j$: Fraction transpirable d'eau du sol au jour j (en g/g)

2.2.3.3 Mesures

Différentes grandeurs ont été mesurées sur les plantes lors des deux prélèvements destructifs :

- La hauteur des plantes (à la règle)
- La surface foliaire (avec un LICOR LI-3000 area meter)
- Les biomasses sèches des feuilles, fleurs, tiges et racines (pesées après passage à l'étuve, à 80°C pendant 48h)

Ces variables ont permis de calculer les variables morphologiques présentées en [section 2.1.2](#).

2.3 Analyses statistiques

2.3.1 Quantification du stress hydrique dans les expérimentations

2.3.1.1 Indice de stress hydrique basé sur l'état hydrique du sol

La fraction transpirable d'eau du sol (FTSW, basée sur la disponibilité en eau) est un indicateur fréquemment utilisé. Nous avons donc analysé la réponse d'une variable morphologique, la surface foliaire spécifique (SLA), à la FTSW afin d'en tester la pertinence.

La pertinence de la FTSW comme indice de stress est d'abord évaluée par comparaison des courbes d'évolution de la SLA pour les couples *espèce x prélèvement* communs aux deux expérimentations (ABUTH P1, ABUTH P2 et ALOMY P1). En 2017, la SLA évoluait selon une droite brisée en fonction de la FTSW (Moreau *et al.*, 2022) : un test de Davies (package « segmented » de R, Muggeo (2008)) est alors réalisé afin de vérifier cette tendance sur les données de 2021, puis les valeurs de FTSW aux points de rupture de pente (« Breakpoint ») sont comparées pour chaque couple *espèce x prélèvement*. Si ces valeurs sont similaires, alors la réaction de la SLA à la FTSW est stable entre les deux années d'expérimentation et la FTSW pourra être utilisée comme indice de stress hydrique pour les analyses sur les variables morphologiques.

2.3.1.2 Indice de stress hydrique basé sur l'état de la plante

La FTSW représente l'état hydrique du sol et non pas de la plante. Or, à une quantité d'eau donnée dans le sol, l'état de nutrition hydrique d'une plante (pour une espèce donnée) peut varier selon sa vitesse de croissance (fonction de son stade et d'autres facteurs de l'environnement). C'est pourquoi un autre indice de stress hydrique basé sur l'état physiologique de la plante a également été envisagé. Différentes déclinaisons de l'indice de stress sont proposées : l'indice est calculé sur la base de plusieurs variables de croissance candidates, qui reflètent soit l'aptitude photosynthétique de la plante, soit les conséquences de la photosynthèse sur la croissance et le développement ([tableau 5](#)).

Tableau 5 : Variables sélectionnées pour le calcul des indices de stress candidats basés sur l'état physiologique de la plante

	Variable de croissance candidate à la base de l'indice de stress	Caractéristiques
Variables qui reflètent l'aptitude à réaliser la photosynthèse	Transpiration 1 j	Prélèvement en eau pour la photosynthèse, déterminé le jour précédent le prélèvement ou moyenné sur 3 ou 7 jours avant le prélèvement
	Transpiration 3 j	
	Transpiration 7 j	
	Surface foliaire	Surface d'exposition à la lumière
Variables qui reflètent le résultat de la photosynthèse	Biomasse totale	Croissance générale de la plante
	Biomasse aérienne	Déterminée suite à l'allocation des assimilats photosynthétiques
	Biomasse foliaire	Croissance des organes d'interception du rayonnement et réalisant la photosynthèse

Les indices de stress basés sur l'état de la plante sont ensuite calculés en deux étapes ([figure 7](#)) :

(1) une variable de croissance est choisie en référence, par exemple la surface foliaire. Pour chaque couple *espèce x prélèvement*, la valeur potentielle de la surface foliaire est estimée en moyennant ses valeurs sur les différentes plantes cultivées exposées à une disponibilité en eau maximale (FTSW = 0,95 g/g). Les données de l'expérience de 2017 ne permettant pas d'obtenir cette valeur potentielle (FTSW maximale = 0,75 g/g), seules les données de 2021 sont mobilisées.

(2) Pour chaque plante et selon le traitement hydrique auquel elle est exposée, l'indice de stress est fixé à 0 (absence de stress hydrique) si la surface foliaire atteint ou dépasse la valeur potentielle estimée en étape (1). Autrement, l'indice de stress correspondra au taux de réduction de la valeur prise par la surface foliaire.

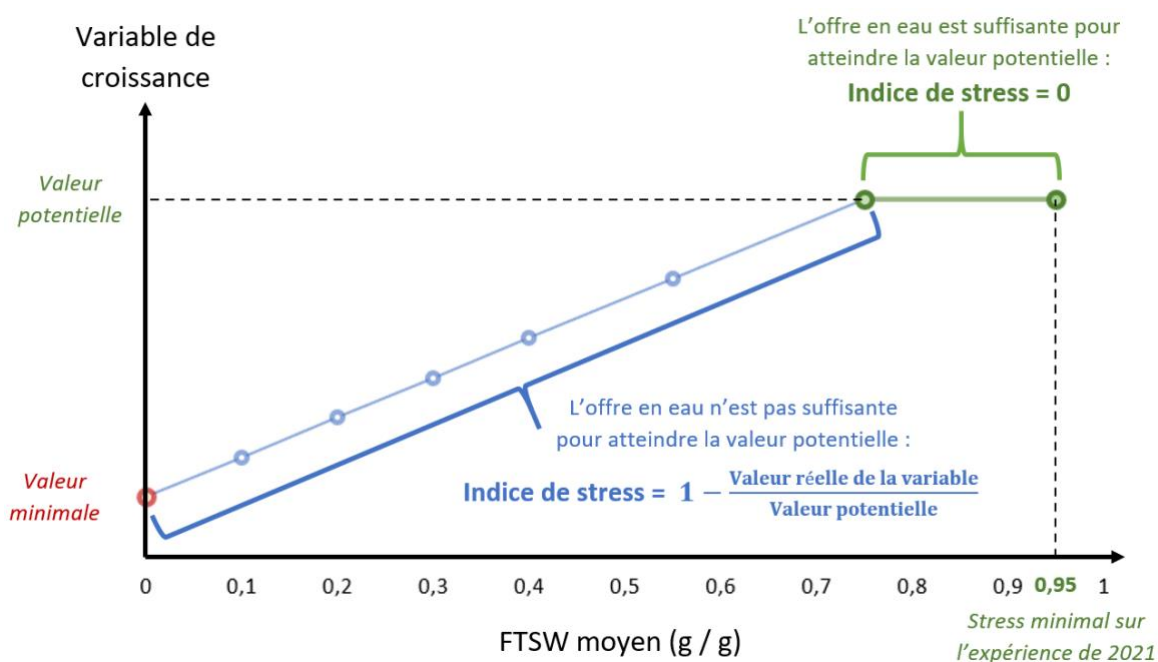


Figure 7 : Principe de calcul des indices de stress hydrique candidats pour caractériser l'état des plantes dans les expérimentations

Les courbes sont déterminées pour chaque couple *espèce x prélèvement* et chaque point correspond à un niveau de traitement hydrique sur l'expérience de 2021. La courbe et les points sont représentés en vert lorsque la variable de croissance n'est pas impactée par le stress hydrique et le point rouge correspond à la valeur minimale que peut prendre la variable, en conditions extrêmes de disponibilité en eau. La partie bleue de la courbe représente les situations intermédiaires.

2.3.1.3 Sélection de la variable de croissance à la base de l'indice de stress hydrique

La sélection de la variable de croissance à utiliser pour calculer l'indice de stress hydrique subi par chaque plante dans l'expérimentation a été réalisée en analysant la réponse d'une variable morphologique, la surface foliaire spécifique (SLA), à l'indice de stress hydrique calculé en utilisant les différentes variables de croissance candidates (tableau 5). La SLA a été choisie, car elle est connue pour être très sensible à une limitation en eau (Zhou *et al.*, 2020 ; Moreau *et al.*, 2022).

L'analyse est ensuite décomposée comme suit :

(1) L'évolution de la SLA en fonction de l'indice de stress hydrique est analysée pour les différentes méthodes de calcul de l'indice de stress hydrique (selon la variable de croissance choisie). Pour cela, nous avons réalisé une série de régressions non linéaires pour chaque couple *espèce x prélèvement* de l'expérimentation de 2021, selon une unique forme d'équation. Les régressions sont ajustées avec la fonction Non Linear Least Square (« nls », package « stats ») de R (Hastie et Chambers, 1992).

(2) Les modèles résultants sont comparés sur la base de deux indicateurs : le critère d'information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons (AICc, reflète la ressemblance maximisée du modèle : plus l'AICc est faible et plus le modèle est fiable) ainsi que le R^2 (part de variance expliquée par le modèle). Pour la comparaison des R^2 selon la variable à la base de l'indice de stress hydrique, une succession de tests de Wilcoxon entre toutes les paires d'indices est réalisée afin de déterminer quelle variable de croissance est la plus pertinente pour calculer l'indice de stress hydrique.

Les modèles avec les plus forts R^2 et les plus faibles AICc (sur l'ensemble des couples *espèce x prélèvement*) sont ceux qui représentent le mieux la réponse de la variable morphologique au stress hydrique.

2.3.2 Réponses des variables morphologiques au stress hydrique

La réponse des variables morphologiques à l'indice de stress choisi a été quantifiée pour les différentes espèces. Pour chaque variable morphologique, une équation de régression non linéaire générique à deux paramètres est sélectionnée. Les deux paramètres correspondent (1) à la valeur prise par la variable morphologique en conditions non stressées et (2) à la réponse de l'espèce au stress hydrique au stade où a eu lieu le prélèvement.

L'équation est ensuite ajustée pour chaque couple *espèce x prélèvement*, soit à l'aide de la fonction Linear Model (« lm », package « stats ») de R si l'équation est linéarisable, soit par la fonction « nls » si elle n'est pas linéarisable. Pour les formes linéarisables et sur les différents couples *espèce x prélèvement*, si le paramètre de réponse n'est pas significativement différent de zéro, alors l'espèce ne réagit pas au stress hydrique au stade où a eu lieu le prélèvement.

Pour chaque variable, les couples *espèce x prélèvement* ont ensuite été classés sur la base de leur paramètre de réponse au stress et comparés deux à deux par une succession de tests de Student.

3 Résultats

3.1 Analyse de données expérimentales pour quantifier la réponse morphologique des plantes à une limitation en eau

Cette partie correspond à la première étape du schéma présenté en [figure 4](#). Elle a pour objectif d'analyser la réponse de la surface foliaire spécifique (SLA), du ratio de biomasse foliaire sur biomasse aérienne (LBR), du ratio de biomasse racinaire sur biomasse totale (RBR) et du ratio de la hauteur sur la biomasse aérienne (HBR) au stress hydrique. Pour cela, il faut (1) définir et quantifier le stress hydrique et (2) analyser la réponse des variables morphologiques à ce stress. Cette analyse permettra d'obtenir (1) des équations génériques marquant la réaction morphologique des plantes au stress hydrique et (2) des valeurs de paramètres pour chaque espèce, selon son stade. Les équations et valeurs de paramètres alimenteront par la suite le module de compétition pour l'eau ([section 3.2](#)).

3.1.1 Comment quantifier le stress hydrique dans les expérimentations ?

La première étape de l'analyse des données consiste à identifier une méthode robuste pour quantifier le stress hydrique dans nos expérimentations. Une méthode est jugée robuste si une espèce donnée répond de la même manière au stress hydrique en 2017 et en 2021.

3.1.1.1 Pertinence de la fraction transpirable d'eau du sol (FTSW)

En première approche, il s'agissait de vérifier si la FTSW, couramment utilisée dans les modèles, était pertinente.

Lors des deux expériences et pour les différentes combinaison *espèce x stade*, la SLA a diminué en réponse à une diminution de la FTSW, selon une droite brisée (p-values du test de Davies inférieures à 0,01). La SLA augmente ou diminue d'abord légèrement jusqu'à atteindre un point de rupture

(« Breakpoint »), où la SLA chute brutalement avec la diminution de la FTSW. La comparaison des réponses entre les deux années d'expérience montre une plus grande sensibilité des plantes à la diminution de l'offre en eau en 2021 qu'en 2017. En effet, la valeur du point de rupture est 42 % à 77 % plus élevée en 2021 selon les couples *espèce x prélèvement* (figure 8). Cette réaction différenciée des plantes selon l'année d'expérience ne permet pas d'utiliser la FTSW pour quantifier le stress hydrique.

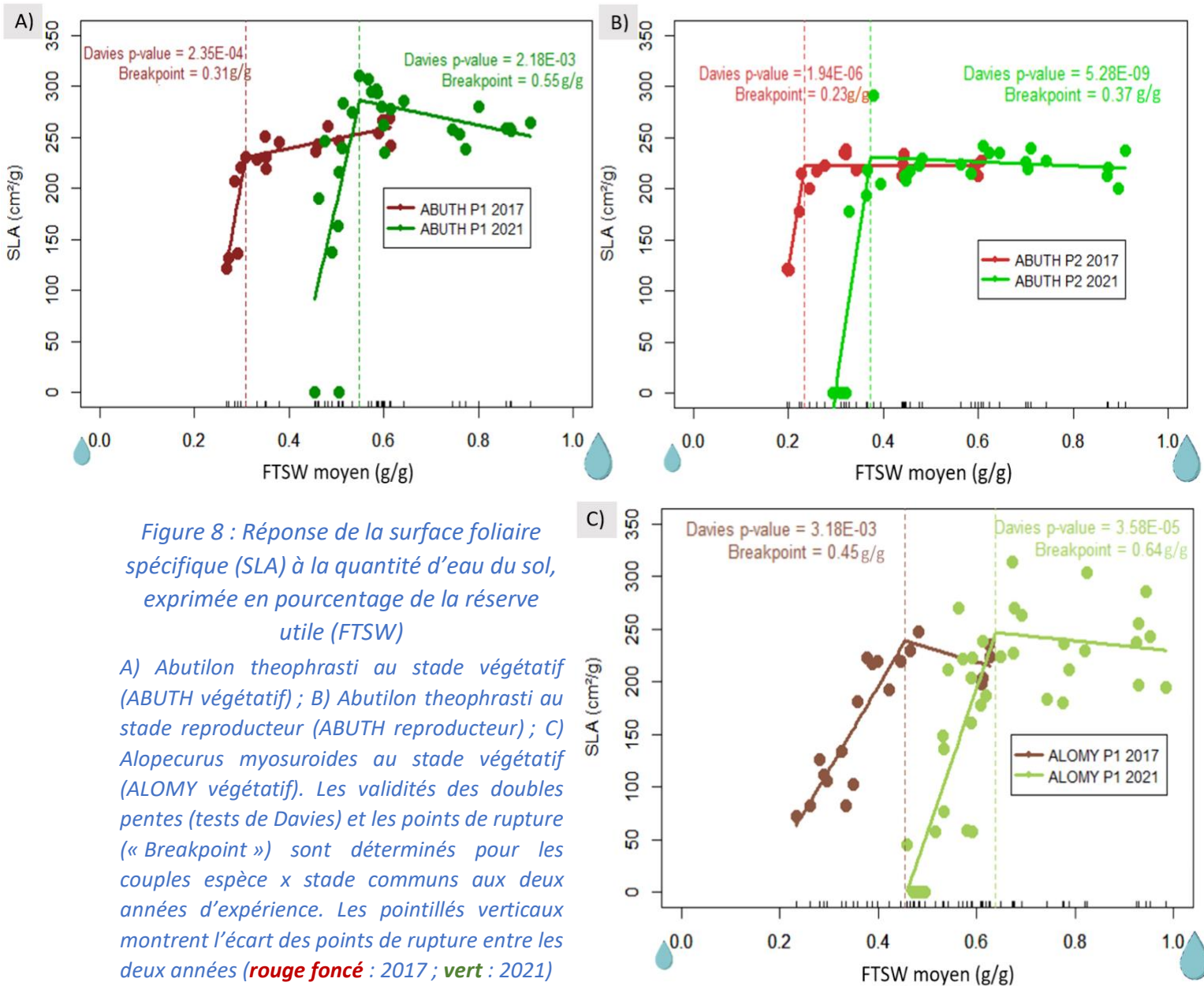


Figure 8 : Réponse de la surface foliaire spécifique (SLA) à la quantité d'eau du sol, exprimée en pourcentage de la réserve utile (FTSW)

A) *Abutilon theophrasti* au stade végétatif (ABUTH végétatif) ; B) *Abutilon theophrasti* au stade reproducteur (ABUTH reproducteur) ; C) *Alopecurus myosuroides* au stade végétatif (ALOMY végétatif). Les validités des doubles pentes (tests de Davies) et les points de rupture (« Breakpoint ») sont déterminés pour les couples *espèce x stade* communs aux deux années d'expérience. Les pointillés verticaux montrent l'écart des points de rupture entre les deux années (rouge foncé : 2017 ; vert : 2021)

3.1.1.2 Sélection d'un indice tenant compte de l'état physiologique de la plante

Afin de déterminer quelle variable de croissance est la plus adaptée pour calculer l'indice de stress hydrique, il s'agit de choisir celle qui reflète au mieux la réponse de la plante face à la diminution de la disponibilité en eau du sol. L'évolution de la SLA en fonction de la FTSW a été étudiée pour chacun des 13 couples *espèce x prélèvement*, en fonction de l'indice de stress calculé pour les 7 variables candidates. La régression non linéaire suivante a été ajustée (éq. 4) :

$$\text{Éq. 4 : } SLA = SLA0 \cdot (1 - e^{SLA_resist_{w_s x} \cdot (1 - WSI)})$$

SLA : Surface foliaire spécifique de la plante (en cm²/g)

SLA0 : Surface foliaire spécifique potentielle en conditions non stressées (en cm²/g)

SLA_resist_{w_sx} : Réponse de la surface foliaire spécifique au stress hydrique pour l'espèce *s* au stade *x* (sans unité)

WSI : Indice de stress hydrique (sans unité)

Le classement par l'AICc montre que la qualité d'ajustement est la meilleure pour l'indice de stress hydrique calculé à partir de la surface foliaire (meilleur rang moyen avec une faible étendue des rangs, [tableau 6](#)). Cela signifie que les modèles basés sur la surface foliaire sont ceux qui possèdent la plus grande vraisemblance. En outre, le R² est le plus élevé lorsque l'indice de stress est calculé à partir de la transpiration ou de la surface foliaire ([tableau 6](#)). Cela signifie que les modèles basés sur ces variables expliquent davantage de variance. En croisant ces deux éléments, la surface foliaire apparaît comme la variable la plus pertinente pour calculer l'indice de stress hydrique. En croisant ces deux éléments, la surface foliaire apparaît comme la variable la plus pertinente pour calculer l'indice de stress hydrique. C'est donc l'indice de stress hydrique basé sur la surface foliaire qui sera utilisé pour quantifier le niveau de stress subi par les plantes dans l'expérimentation de 2021.

Tableau 6 : Classement des modèles $SLA = SLA0 \cdot (1 - e^{SLA_resist_{w_s} \cdot (1 - WSI)})$ selon l'indice de stress candidat, sur la base des valeurs d'AICc par couple espèce x prélèvement

Pour chacune des combinaisons (espèce x prélèvement) x indice candidat, les AICc des modèles correspondants sont déterminés. Pour chaque couple espèce x prélèvement, les modèles sont classés de 1 (modèle le plus performant, AICc le plus faible) à 7 (modèle le moins performant, AICc le plus fort). Le rang moyen correspond à la moyenne des rangs du modèle sur les 13 couples espèce x prélèvement, et l'étendue correspond à l'amplitude entre le rang minimal et le rang maximal sur l'ensemble des couples. Enfin, les R² moyens des modèles et leurs écarts-types sont exposés et les groupes sont déterminés par une succession de tests de Wilcoxon deux à deux.

Indices classés selon l'AICc	Rang moyen de l'AICc	Étendue des rangs de l'AICc	R ² moyen des modèles
Surface foliaire	1,23	[1-3]	0,88 ± 0,16 a
Transpiration 7j	3,08	[1-7]	0,75 ± 0,20 ab
Transpiration 3j	3,15	[1-7]	0,71 ± 0,20 ab
Transpiration 1j	4,46	[3-7]	0,65 ± 0,26 ab
Biomasse totale	4,85	[2-7]	0,56 ± 0,19 b
Biomasse foliaire	5,15	[2-7]	0,55 ± 0,18 b
Biomasse aérienne	6,08	[4-7]	0,55 ± 0,18 b

3.1.2 Réponse morphologique au stress hydrique et comparaison entre espèces

Cette section consiste à analyser et mettre en équation ([annexe 1](#)) les réponses des 4 variables morphologiques (SLA, LBR, HBR et RBR) au stress hydrique, en utilisant l'indice de stress défini dans la [section 3.1.1](#). Pour l'ensemble des variables, les graphiques tracés représentent l'évolution du ratio « valeur réelle / valeur potentielle en conditions non stressées », afin d'apprécier le sens et l'amplitude d'évolution sous l'influence de la contrainte hydrique.

3.1.2.1 Surface foliaire spécifique (SLA)

Pour la SLA, l'ajustement non linéaire proposé est celui qui a été utilisé pour la comparaison des indices de stress candidats (éq. 4). Pour toutes les combinaisons *espèce x prélèvement*, la SLA diminue en réponse au stress hydrique en deux temps (figure 9) : une phase « plateau » pour les faibles niveaux de stress (indice proche de 0), puis un décrochage de la SLA suivi d'une chute plus ou moins brutale.

L'étendue de chaque phase diffère selon les couples *espèce x prélèvement* (figure 9). Par exemple, pour MATIN P1, la réponse de la SLA s'étend sur toute la gamme de stress alors que pour GERDI P2, la SLA ne répond que pour des niveaux de stress élevés.

Pour une espèce donnée, l'effet de la date/stade de prélèvement sur la réponse de la SLA au stress hydrique est variable (tableau 7). Pour le blé (TRZAS), aucune différence de réaction de la SLA au stress hydrique n'est observée entre les prélèvements P1 et P2. Pour les autres espèces, la réponse de la SLA est plus brutale lorsque la plante atteint des stades phénologiques avancés.

Enfin, il existe une variabilité entre les espèces selon leurs clades (tableau 7). Chez les dicotylédones (sauf MATIN P1), la SLA est moins sensible aux faibles niveaux de stress et chute plus brutalement lorsque le stress atteint des niveaux élevés. Aucune structuration n'est observée entre espèces adventices et cultivées.

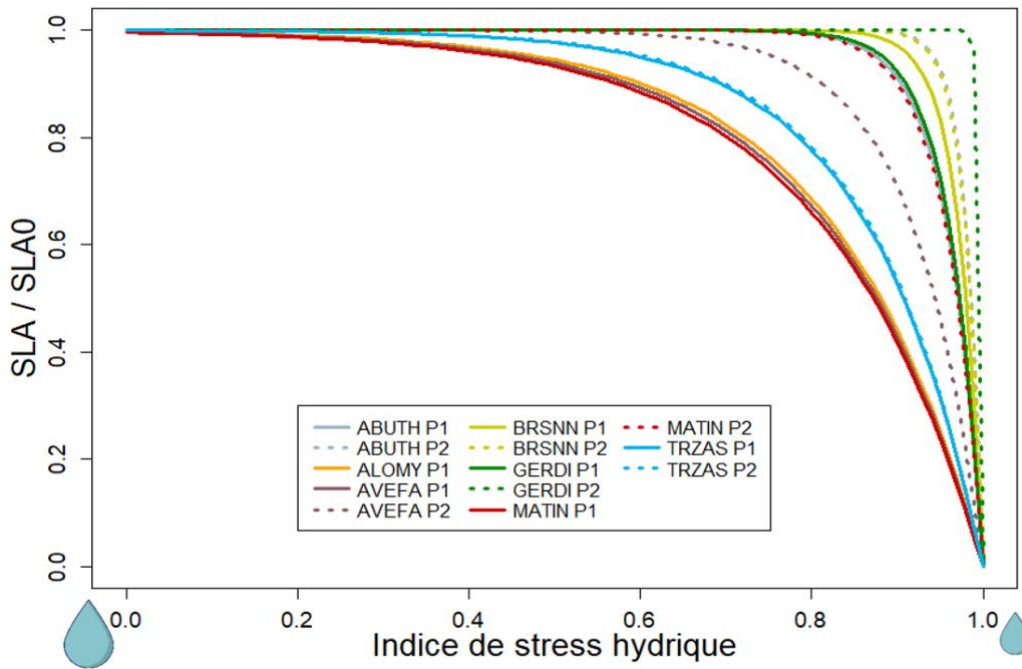


Figure 9 : Réponse du ratio SLA / SLA_0 en conditions hydriques optimales (SLA_0) à l'indice de stress hydrique pour tous les couples *espèce x prélèvement* de l'expérimentation de 2021

Tableau 7 : Comparaison des couples *espèce x prélèvement* de l'expérimentation 2021 sur la réponse de la surface foliaire spécifique (SLA) au stress hydrique.

Le paramètre de réponse $SLA_{resist_{w_{s,x}}}$ (éq. 4) est utilisé comme critère de comparaison (« ns » : non significatif ; « * » : p-value < 0,05 ; « ** » : p-value < 0,01 ; « *** » : p-value < 0,001). Les couleurs associées au paramètre de réponse s'étendent du vert (impact tardif du stress hydrique) au rouge (impact rapide et progressif du stress hydrique). Les groupes sont déterminés par une succession de tests de Student entre les différents couples de valeurs de $SLA_{resist_{w_{s,x}}}$. Deux lignes avec des lettres différentes indiquent des valeurs de $SLA_{resist_{w_{s,x}}}$ significativement différentes.

Espèce	Prélèvement	Clade	Stade	Statut de l'espèce	R ²	Réponse de la SLA au stress hydrique ($SLA_{resist_{w_{sx}}}$)	Écart-type	Groupe
MATIN	P1	Dicotylédone	Végétatif	Adventice	0,91	-5,43	0,59	a
AVEFA	P1	Monocotylédone	Végétatif	Adventice	0,94	-5,57	0,79	a
ALOMY	P1	Monocotylédone	Végétatif	Adventice	0,90	-5,78	0,93	a
TRZAS	P1	Monocotylédone	Végétatif	Cultivée	0,81	-6,98	1,33	b
TRZAS	P2	Monocotylédone	Végétatif	Cultivée	0,96	-7,64	0,64	b
AVEFA	P2	Monocotylédone	Végétatif	Adventice	0,94	-12,29	1,48	c
MATIN	P2	Dicotylédone	Floraison	Adventice	0,36	-23,15	5,23	d
ABUTH	P1	Dicotylédone	Végétatif	Adventice	0,93	-24,12	2,84	d
GERDI	P1	Dicotylédone	Végétatif	Adventice	0,83	-25,61	5,21	d
BRSNN	P1	Dicotylédone	Végétatif	Cultivée	0,93	-35,56	10,55	e
BRSNN	P2	Dicotylédone	Végétatif	Cultivée	0,93	-50,31	20,47	f
ABUTH	P2	Dicotylédone	Floraison	Adventice	0,96	-52,75	8,03	f
GERDI	P2	Dicotylédone	Floraison	Adventice	0,91	-329,051 ns	248,85	g

3.1.2.2 Ratio de la hauteur de la plante sur la biomasse aérienne (HBR)

De la même manière que pour la SLA (*section 3.1.2.1*), l'évolution du HBR a été étudiée en fonction de l'indice de stress hydrique pour chacun des 13 couples *espèce x prélèvement*, et une nouvelle équation de régression a été ajustée (*éq. 5*).

$$\text{Éq. 5 : } HBR = HBRO \cdot e^{HBR_{mu_{w_{sx}}} \cdot WSI} \Leftrightarrow \ln(HBR) = \ln(HBRO) + HBR_{mu_{w_{sx}}} \cdot WSI$$

HBR : Ratio de la hauteur de la plante sur la biomasse aérienne (en cm/g)

HBRO : Ratio de la hauteur de la plante sur la biomasse aérienne en conditions non stressées (en cm/g)

HBR_{mu_{w_{sx}}} : Réponse du ratio de la hauteur de la plante sur la biomasse aérienne au stress hydrique pour l'espèce *s* au stade *x* (sans unité)

WSI : Indice de stress hydrique testé (sans unité)

Contrairement à la SLA, le HBR augmente quant à lui de manière exponentielle en réponse au stress hydrique pour 12 combinaisons *espèce x prélèvement* (*figure 10*). Seul MATIN P1 ne voit pas son HBR modifié par le stress hydrique. Pour les couples *espèce x prélèvement* concernés, une réponse du HBR est observée dès les faibles niveaux de stress, de plus faible amplitude que celle de la SLA. La réponse du HBR prend néanmoins des proportions différentes selon les couples quand le stress s'accroît. Lorsque l'indice de stress atteint des valeurs proches de 1, GERDI P2 voit son HBR multiplié par 9,8 par rapport à une situation non stressée alors que, chez GERDI P1, AVEFA P1 ou encore TRZAS P1, le HBR est seulement multiplié par 2,8.

Comme pour la SLA, pour toutes les espèces, le HBR est d'autant plus impacté par le stress hydrique que les plantes atteignent des stades avancés (*tableau 8*). Ce phénomène est particulièrement marqué chez les dicotylédones GERDI, MATIN et ABUTH.

De même, entre les couples *espèce x prélèvement*, le HBR est globalement plus sensible au stress hydrique chez les dicotylédones que chez les monocotylédones. Il est également impossible de distinguer les réactions du HBR selon le statut des espèces, adventices ou cultivées (*tableau 8*).

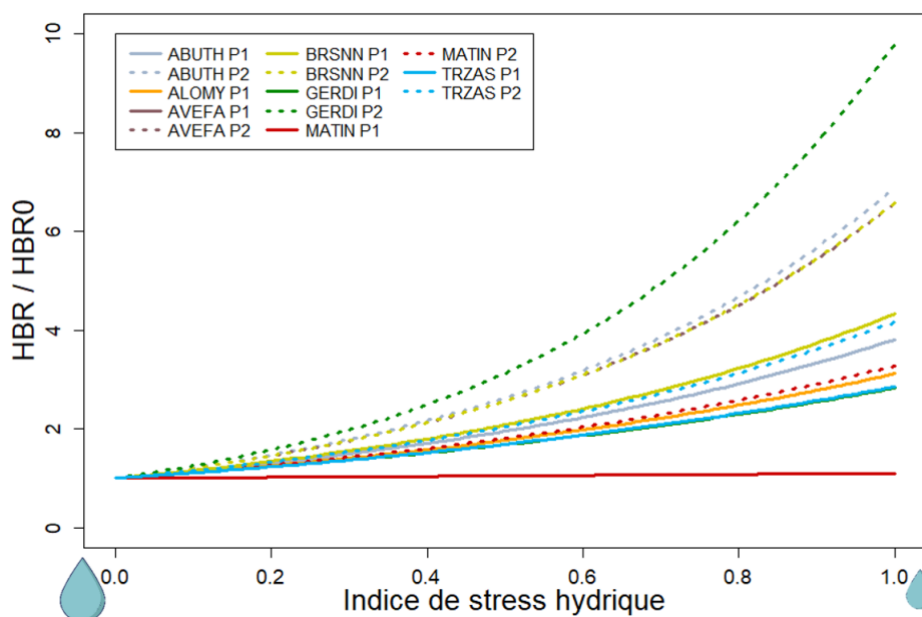


Figure 10 : Réponse du ratio HBR/HBR0 en conditions optimales (HBR0) à l'indice de stress hydrique pour tous les couples espèce x prélèvement de l'expérimentation de 2021

Tableau 8 : Comparaison des couples espèce x prélèvement de l'expérimentation 2021 sur la réponse du ratio de la hauteur de la plante sur la biomasse aérienne (HBR) au stress hydrique

Le paramètre de réponse $HBR_{\mu_{W_{s,x}}}$ (éq. 5) est utilisé comme critère de comparaison (« ns » : non significatif ; « * » : p-value < 0,05 ; « ** » : p-value < 0,01 ; « *** » : p-value < 0,001). Les couleurs associées au paramètre de réponse s'étendent du vert (pas d'impact du stress hydrique) au rouge (impact fort et de grande amplitude du stress hydrique). Les groupes sont déterminés par test de Pairwise entre les couples de valeurs de $HBR_{\mu_{W_s}}$. Deux lignes avec des lettres différentes indiquent des valeurs de $HBR_{\mu_{W_s}}$ significativement différentes.

Espèce	Prélèvement	Clade	Stade	Statut de l'espèce	R ²	Réponse du HBR au stress hydrique ($HBR_{\mu_{W_{s,x}}}$)	Écart-type	Groupe
GERDI	P2	Dicotylédone	Floraison	Adventice	0,74	2,28***	0,14	a
ABUTH	P2	Dicotylédone	Floraison	Adventice	0,87	1,93***	0,15	ab
BRSNN	P2	Dicotylédone	Végétatif	Cultivée	0,81	1,89***	0,13	ab
AVEFA	P2	Monocotylédone	Végétatif	Adventice	0,90	1,88***	0,15	abc
BRSNN	P1	Dicotylédone	Végétatif	Cultivée	0,86	1,47***	0,14	bcd
TRZAS	P2	Monocotylédone	Végétatif	Cultivée	0,84	1,43***	0,14	bcd
ABUTH	P1	Dicotylédone	Végétatif	Adventice	0,96	1,34***	0,15	bcd
MATIN	P2	Dicotylédone	Floraison	Adventice	0,69	1,19***	0,15	cd
ALOMY	P1	Monocotylédone	Végétatif	Adventice	0,82	1,14***	0,13	d
TRZAS	P1	Monocotylédone	Végétatif	Cultivée	0,86	1,05***	0,15	d
AVEFA	P1	Monocotylédone	Végétatif	Adventice	0,78	1,04***	0,13	d
GERDI	P1	Dicotylédone	Végétatif	Adventice	0,83	1,04***	0,15	d
MATIN	P1	Dicotylédone	Végétatif	Adventice	0,01	0,10 ns	0,13	e

3.1.2.3 Ratio de la biomasse foliaire sur la biomasse aérienne (LBR)

Pour le LBR, la régression non linéaire ajustée est de la même forme que celle utilisée pour le HBR (section 3.1.2.2), mais avec de nouveaux paramètres (éq. 6).

$$\text{Éq. 6 : } LBR = LBRO \cdot e^{LBR_{mu_{W_{s,x}}} \cdot WSI} \Leftrightarrow \ln(LBR) = \ln(LBRO) + LBR_{mu_{W_{s,x}}} \cdot WSI$$

LBR : Ratio de la biomasse foliaire sur la biomasse aérienne (en g/g)

LBRO : Ratio de la biomasse foliaire sur la biomasse aérienne en conditions non stressées (en g/g)

LBR_{mu_{W_{s,x}}} : Réponse du ratio de la biomasse foliaire sur la biomasse aérienne au stress hydrique pour l'espèce *s* au stade *x* (sans unité)

WSI : Indice de stress hydrique testé (sans unité)

Contrairement au HBR et à la SLA, le sens de réponse du LBR au stress hydrique est variable selon les couples *espèce x prélèvement*. L'amplitude de réponse du LBR est quant à elle largement diminuée par rapport aux réponses de la SLA et du HBR. En effet, MATIN P1, MATIN P2, GERDI P1 et AVEFA P2, le LBR ne réagit pas au stress hydrique. Les 9 autres couples réagissent quant à eux dès les faibles niveaux de stress, mais de manière différenciée (figure 11, tableau 9) :

- Chez les dicotylédones GERDI et ABUTH au stade reproducteur, le LBR augmente significativement avec le stress hydrique (x 1,5 et x 1,3 en cas de stress maximal). Ce sont les couples *espèce x prélèvement* dont le LBR répond le plus à la contrainte hydrique.
- Chez le blé (quelle que soit la session de prélèvement), le LBR diminue significativement avec le stress hydrique (multiplié par 0,85 pour des valeurs extrêmes de l'indice de stress).
- Pour les 5 autres couples, le LBR diminue certes significativement avec le stress hydrique, mais l'impact du stress sur la variable est minime (diminution toujours inférieure à 10%).

Comme pour le HBR et la SLA, le comportement du LBR peut être structuré par clades. Face au stress hydrique, le LBR a tendance à diminuer chez les monocotylédones, alors que les réponses des dicotylédones sont plus hétérogènes. Enfin, les espèces cultivées (colza et blé) ont tendance à diminuer leur LBR, alors que les adventices ont un comportement variable.

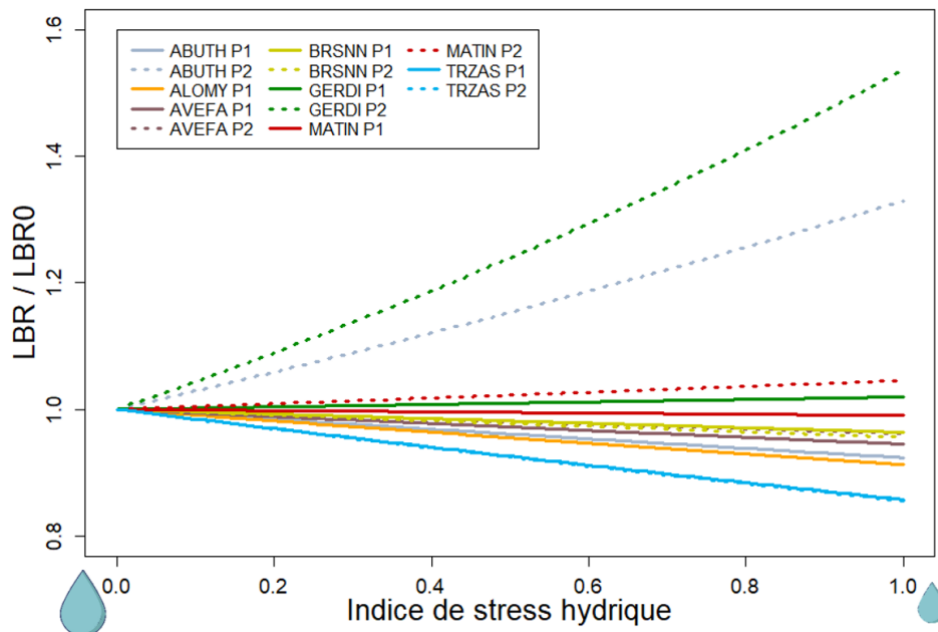


Figure 11 : Réponse du ratio LBR/LBR0 en conditions optimales (LBR0) à l'indice de stress hydrique pour tous les couples *espèce x prélèvement* de l'expérimentation de 2021

Tableau 9 : Comparaison des couples espèce x prélèvement de l'expérimentation 2021 sur la réponse du ratio de la biomasse foliaire sur la biomasse aérienne (LBR) au stress hydrique

Le paramètre de réponse $LBR_mu_{W_{sx}}$ (éq. 6) est utilisé comme critère de comparaison (« ns » : non significatif ; « * » : p-value < 0,05 ; « ** » : p-value < 0,01 ; « *** » : p-value < 0,001). Les couleurs associées au paramètre de réponse s'étendent du vert (pas d'impact du stress hydrique) au rouge (fort impact du stress hydrique). Les groupes sont déterminés par test de Pairwise entre les couples de valeurs de $LBR_mu_{W_{sx}}$. Deux lignes avec des lettres différentes indiquent des valeurs de $LBR_mu_{W_{sx}}$ significativement différentes.

Espèce	Prélèvement	Clade	Stade	Statut de l'espèce	R ²	Réponse du LBR au stress hydrique ($LBR_mu_{W_{sx}}$)	Écart-type	Groupe
GERDI	P2	Dicotylédone	Floraison	Adventice	0,20	0,43**	0,05	a
ABUTH	P2	Dicotylédone	Floraison	Adventice	0,44	0,28***	0,05	ab
MATIN	P2	Dicotylédone	Floraison	Adventice	0,07	0,05 ns	0,05	bc
GERDI	P1	Dicotylédone	Végétatif	Adventice	0,05	0,02 ns	0,05	c
MATIN	P1	Dicotylédone	Végétatif	Adventice	0,02	-0,01 ns	0,04	c
BRSNN	P1	Dicotylédone	Végétatif	Cultivée	0,44	-0,04 ***	0,05	c
AVEFA	P2	Monocotylédone	Végétatif	Adventice	0,06	-0,04 ns	0,05	c
BRSNN	P2	Dicotylédone	Végétatif	Cultivée	0,57	-0,05***	0,04	c
AVEFA	P1	Monocotylédone	Végétatif	Adventice	0,18	-0,06*	0,04	c
ABUTH	P1	Dicotylédone	Végétatif	Adventice	0,41	-0,08***	0,05	c
ALOMY	P1	Monocotylédone	Végétatif	Adventice	0,22	-0,09**	0,04	c
TRZAS	P1	Monocotylédone	Végétatif	Cultivée	0,43	-0,15***	0,05	c
TRZAS	P2	Monocotylédone	Végétatif	Cultivée	0,72	-0,16***	0,05	c

3.1.2.4 Ratio de la biomasse racinaire sur la biomasse totale (RBR)

L'évolution du RBR a été représentée en fonction du stress hydrique, pour les 13 couples espèce x prélèvement, avec une régression de la même forme que pour le HBR et le LBR (éq. 7).

$$\text{Éq. 7 : } RBR = RBR0 \cdot e^{RBR_mu_{W_{sx}} \cdot WSI} \Leftrightarrow \ln(RBR) = \ln(RBR0) + RBR_mu_{W_{sx}} \cdot WSI$$

RBR : Ratio de la biomasse racinaire sur la biomasse totale (en g/g)

$RBR0$: Ratio de la biomasse racinaire sur la biomasse totale en conditions non stressées (en g/g)

$RBR_mu_{W_{sx}}$: Réponse du ratio de la biomasse racinaire sur la biomasse totale au stress hydrique pour l'espèce s au stade x (sans unité)

WSI : Indice de stress hydrique testé (sans unité)

Le RBR est la variable morphologique la moins fréquemment modifiée par le stress hydrique, dans la mesure où les réponses sont significatives pour seulement 7 couples espèce x prélèvement (tableau 10). Pour ces couples, le RBR augmente systématiquement et de manière exponentielle dès les faibles niveaux de stress hydrique (figure 12), en particulier pour les dicotylédones GERDI et ABUTH. La réponse du RBR est assez similaire à celle du HBR, mais son amplitude est bien moindre. Au contraire, le RBR n'est jamais impacté par le stress hydrique pour les dicotylédones MATIN (adventice) et BRSNN (colza – espèces cultivée).

À l'image des variables SLA et HBR, le RBR est plus impacté lorsque les plantes atteignent des stades phénologiques tardifs (sauf pour le blé). De la même manière que pour les autres variables étudiées, la réponse du RBR n'est pas dépendante du statut de l'espèce (cultivée / adventice)

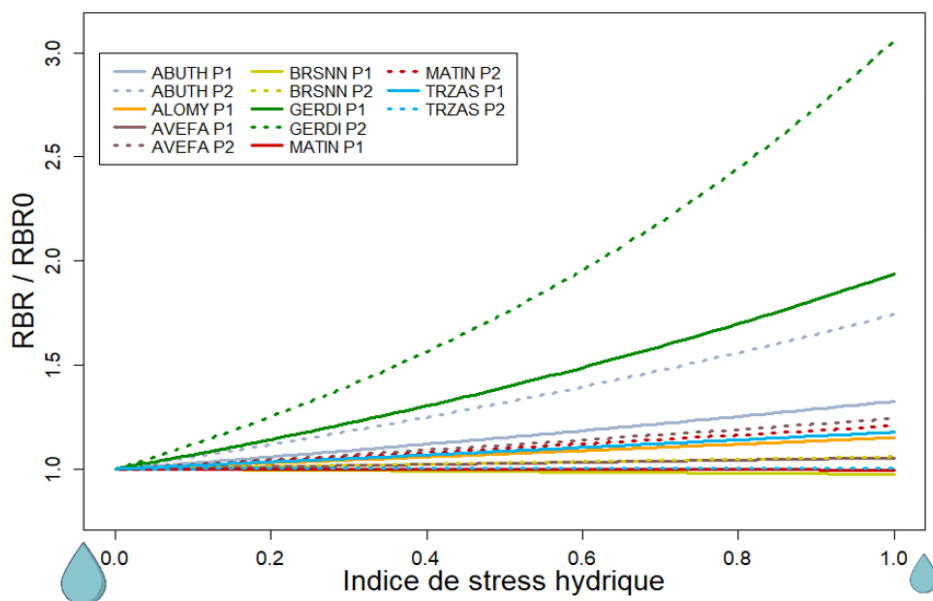


Figure 12 : Réponse du ratio RBR/RBR0 en conditions optimales (RBR0) à l'indice de stress hydrique pour tous les couples espèce x prélèvement de l'expérimentation de 2021

Tableau 10 : Comparaison des couples espèce x prélèvement de l'expérimentation 2021 sur la réponse du ratio de la biomasse racinaire sur la biomasse totale (RBR) au stress hydrique

Le paramètre de réponse $RBR_{\mu_{W_{s,x}}}$ (éq. 7) est utilisé comme critère de comparaison (« ns » : non significatif ; « * » : p-value < 0,05 ; « ** » : p-value < 0,01 ; « *** » : p-value < 0,001). Les couleurs associées au paramètre de réponse s'étendent du vert (pas d'impact du stress hydrique) au rouge (impact fort et de grande amplitude du stress hydrique). Les groupes sont déterminés par test de Pairwise entre les couples de valeurs de $RBR_{\mu_{W_{s,x}}}$. Deux lignes avec des lettres différentes indiquent des valeurs de $RBR_{\mu_{W_{s,x}}}$ significativement différentes.

Espèce	Prélèvement	Clade	Stade	Statut de l'espèce	R ²	Réponse du RBR au stress hydrique ($RBR_{\mu_{W_{s,x}}}$)	Écart-type	Groupe
GERDI	P2	Dicotylédone	Floraison	Adventice	0,62	1,19***	0,09	a
GERDI	P1	Dicotylédone	Végétatif	Adventice	0,71	0,66***	0,09	b
ABUTH	P2	Dicotylédone	Floraison	Adventice	0,76	0,56***	0,09	bc
ABUTH	P1	Dicotylédone	Végétatif	Adventice	0,71	0,28***	0,09	bcd
AVEFA	P2	Monocotylédone	Végétatif	Adventice	0,20	0,22**	0,09	cd
TRZAS	P1	Monocotylédone	Végétatif	Cultivée	0,13	0,16*	0,09	cd
ALOMY	P1	Monocotylédone	Végétatif	Adventice	0,11	0,14*	0,08	d
MATIN	P2	Dicotylédone	Floraison	Adventice	0,06	0,12 ns	0,08	d
BRSNN	P2	Dicotylédone	Végétatif	Cultivée	0,01	0,06 ns	0,08	d
AVEFA	P1	Monocotylédone	Végétatif	Adventice	0,03	0,05 ns	0,08	d
TRZAS	P2	Monocotylédone	Végétatif	Cultivée	1,68E-04	4,02E-03 ns	0,08	d
MATIN	P1	Dicotylédone	Végétatif	Adventice	7,43E-05	-5,03E-03 ns	0,07	d
BRSNN	P1	Dicotylédone	Végétatif	Cultivée	0,01	-0,03 ns	0,08	d

3.1.2.5 Conclusions

Parmi les quatre variables morphologiques, la SLA et le HBR sont celles qui sont le plus fortement impactées par le stress hydrique (*figure 13*). Ainsi, plus le stress hydrique est fort, **(1)** plus les feuilles produites deviennent petites et épaisses, pour une biomasse foliaire donnée et **(2)** plus la plante est haute, pour une biomasse aérienne donnée.

Certaines espèces, en particulier dicotylédones, ont en plus la caractéristique d'allouer davantage de biomasse à leur système racinaire, au détriment de leur système aérien (*figure 13*).

La réponse au stress hydrique de la quantité de biomasse aérienne allouée aux feuilles est quant à elle de plus faible amplitude et variable selon les espèces (*figure 13*) : (1) certaines dicotylédones ont tendance à répartir davantage leur biomasse aérienne dans les feuilles (au détriment des tiges et des organes reproducteurs), en particulier au stade reproducteur ; (2) d'autres espèces ne modifient pas ou peu la répartition de leur biomasse aérienne ; (3) certaines espèces au stade végétatif, en particulier monocotylédones, allouent moins de biomasse aérienne aux feuilles (au profit des tiges). Enfin, nous n'avons pas identifié de comportement différencié entre espèces cultivées et adventices.

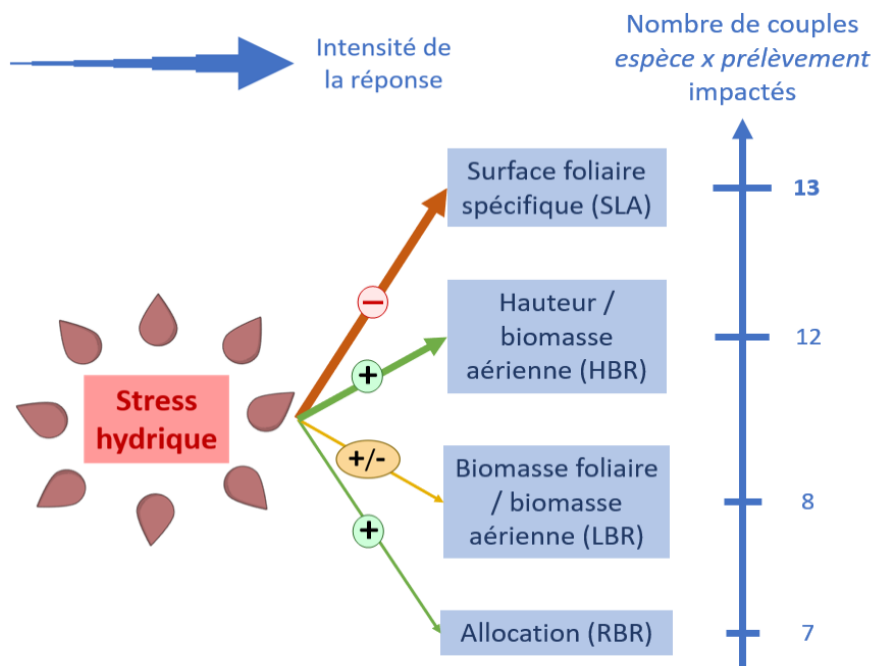


Figure 13 : Réponses des variables morphologiques face au stress hydrique

Les variables morphologiques complexes étudiées dans la section 3.1.2 figurent en **bleu foncé**. L'effet du stress hydrique sur les variables est représenté par des flèches (1) **vertes** si les variables augmentent en réponse au stress, (2) **oranges** si elles diminuent et (3) **jaunes** lorsque l'effet n'est pas à sens unique. L'effet du stress hydrique sur les variables est d'autant plus fort que la flèche qui les relie est épaisse.

Au-delà des conclusions biologiques, ce travail d'analyse de données expérimentales servira surtout à construire le nouveau module de compétition pour l'eau. Il reste maintenant à produire le module, qui intégrera les résultats obtenus.

3.2 Modélisation de la compétition pour l'eau dans FLORSYS

Cette partie correspond à la seconde étape du schéma présenté en *figure 4*. Elle présente de manière détaillée comment ont été modélisés (1) l'état **hydrique du sol** et le **prélèvement d'eau** à l'échelle de la plante en prenant en compte la **compétition** avec les plantes voisines (*section 3.2.1*) et (2) les **conséquences du stress hydrique sur la photosynthèse et la morphologie** à l'échelle de la plante (*section 3.2.2*). Les relations entre variables clefs sont présentées en *figure 14* pour fournir une

vision d'ensemble du fonctionnement du module. Les équations sont regroupées dans le [tableau 14](#). Les **[numéros entre crochets]** utilisés dans les [sections 3.2.1](#) et [3.2.2](#) font référence au [tableau 14](#).

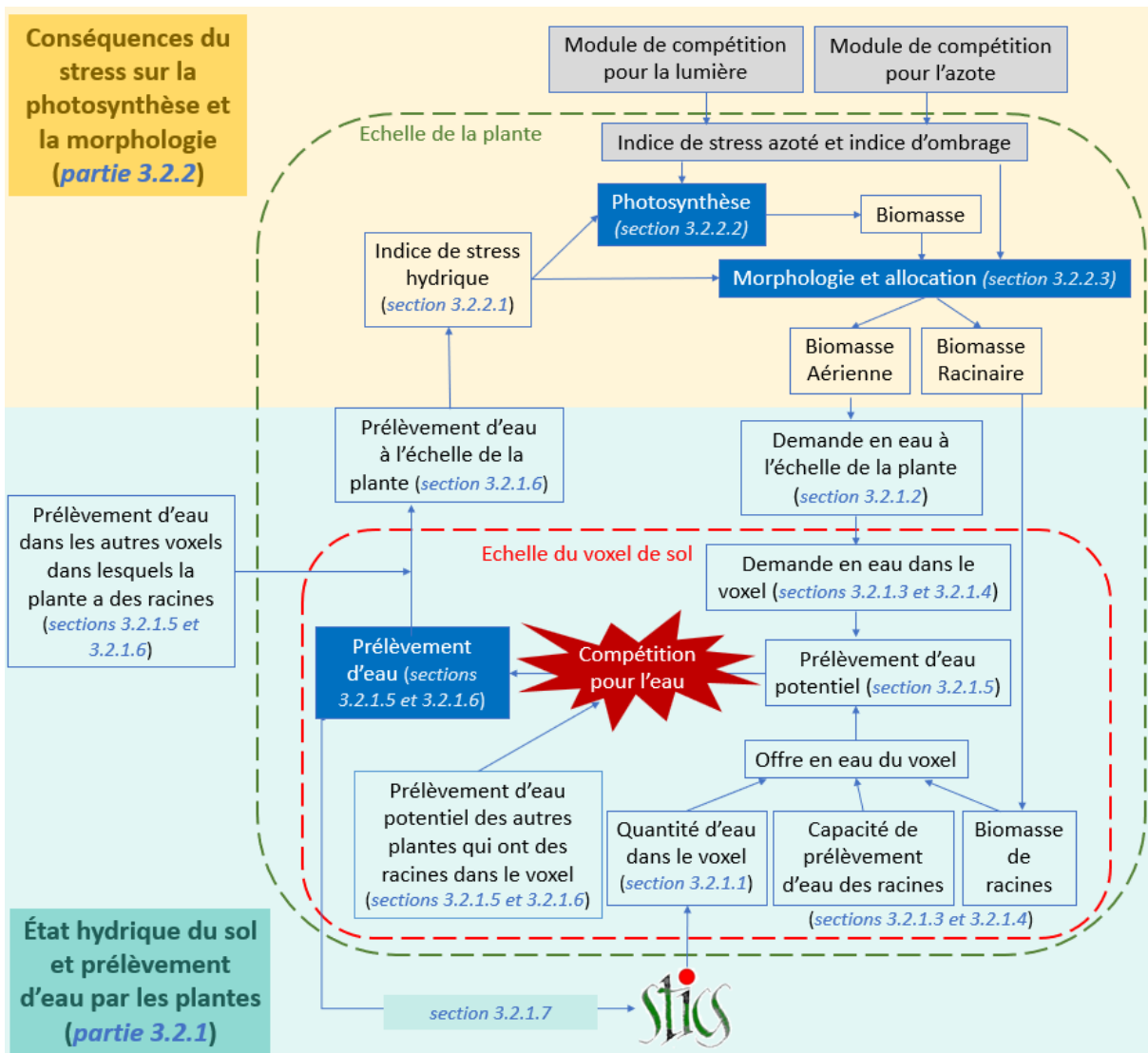


Figure 14 : Organisation détaillée du module de compétition pour l'eau pour FLORSYS

Le nouveau module est organisé en deux sections ([3.2.1](#) et [3.2.2](#)) distinctes. Étant donné l'architecture de FLORSYS, le prélèvement en eau est décliné à **l'échelle du voxel de sol** alors que les conséquences sur la photosynthèse et la morphologie sont modélisées à **l'échelle de la plante**. Les cases **grisées** soulignent les interactions entre le stress hydrique (introduit par le nouveau module) et les stress ombrage et azote (déjà intégrés dans FLORSYS). Enfin, les cases **bleues** marquent les principaux processus représentés.

3.2.1 État hydrique du sol et prélèvement de l'eau à l'échelle de la plante, en prenant en compte la compétition avec les plantes voisines

Cette première section du module de compétition pour l'eau vise à simuler le prélèvement de l'eau à l'échelle de la plante, en confrontant l'offre et la demande. C'est également dans cette section qu'est représentée la compétition entre plantes (cultivées et adventices) dont les racines explorent les mêmes zones du sol (voxels).

3.2.1.1 Eau disponible en début de journée par voxel de sol

En début de journée, le module sol du modèle STICS ([tableau 1](#), [section 1.2.2](#)) servant de module sol à FLORSYS calcule la teneur totale en eau du sol (en mm eau / cm sol), à partir des variables pédoclimatiques, des flux d'eau dans le sol et des opérations culturales (fournies par l'utilisateur). La

teneur totale en eau du sol est fournie par horizon de sol de 1 cm d'épaisseur (échelle de représentation du sol dans STICS) et jusqu'à la profondeur atteinte par la racine la plus profonde des plantes présentes dans le champ [1].

STICS calcule ensuite la teneur en eau disponible pour les plantes par horizon (en mm eau / cm sol) [2], à partir de la capacité au champ (capacité maximale de rétention d'eau de l'horizon) et du point de flétrissement permanent (seuil d'humidité en dessous duquel la plante ne peut plus prélever d'eau). Tant que la capacité au champ n'est pas atteinte, l'eau disponible correspond à la différence entre la teneur en eau du sol et la teneur en eau au point de flétrissement permanent. Si la teneur en eau dépasse la capacité au champ, l'eau disponible est maximale et correspond à la réserve utile (Guswa, 2005). Enfin, si la teneur en eau est inférieure au point de flétrissement permanent, il n'y a pas d'eau disponible pour les plantes (Brisson *et al.*, 2008).

FLORSYS subdivise le sol en voxels 3D de plusieurs cm de côté alors que STICS renvoie l'eau par horizon de sol 1D de 1 cm (figure 15). Ainsi, la teneur en eau de z couches STICS consécutives (1D) doit être transformée en teneur en eau par voxel de sol de z cm d'épaisseur (3D). La méthode de calcul est similaire à celle de Moreau et al. (2021) et consiste à calculer la moyenne de teneur en eau sur z couches STICS de 1 cm d'épaisseur afin de déterminer la teneur moyenne en eau dans la couche correspondante de voxels FLORSYS de z cm d'épaisseur [3]. Ainsi, en début de journée, tous les voxels d'une même couche FLORSYS possèdent la même teneur en eau.

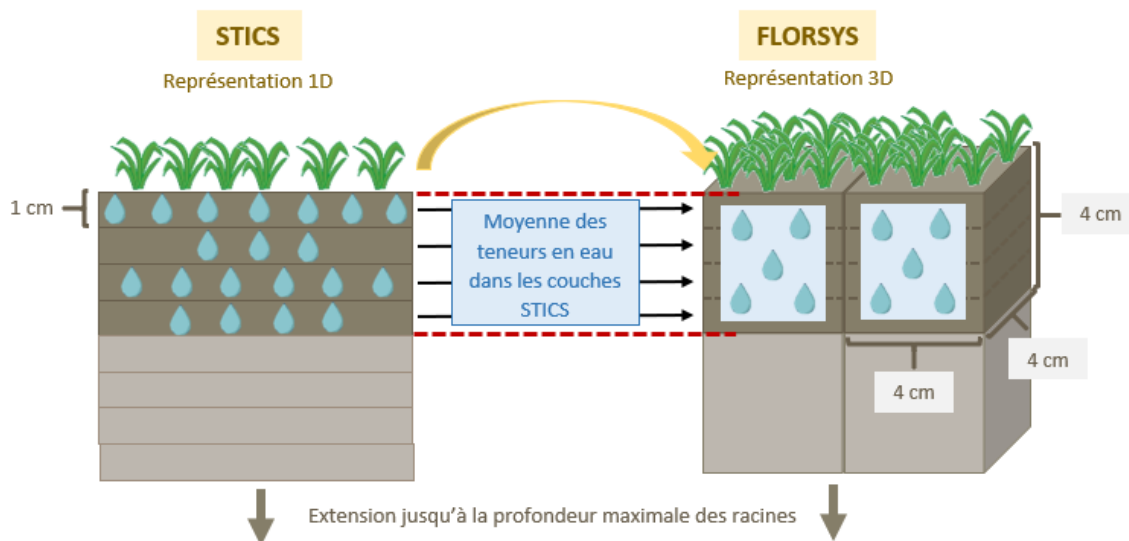


Figure 15 : Répartition de l'eau dans les horizons STICS et dans les voxels FLORSYS

Exemple pour des voxels de dimension 4 x 4 x 4 cm. Le nombre de gouttes d'eau correspond à la teneur relative en eau de chaque horizon STICS (en mm eau / cm sol). Tous les voxels FLORSYS d'une même couche possèdent la même teneur en eau (calculée en g eau / volume de voxel FLORSYS).

3.2.1.2 Demande en eau à l'échelle de la plante

La demande en eau de chaque plante est exprimée en fonction de la demande en eau globale du couvert (ensemble des plantes cultivées et adventices) (Louarn et Faverjon, 2018).

La demande en eau globale quotidienne du couvert $W_{demcanopy_d}$ est calculée comme la combinaison de (1) l'indice de surface foliaire de l'ensemble du couvert (LA_{canopy_d} , expression de la surface photosynthétique totale du couvert), (2) l'évapotranspiration de la culture de référence de Penman-Monteith (ET_{0_d}) et (3) un coefficient cultural maximal calculé sur l'ensemble du couvert ($KMAX_{field_d}$). Ce coefficient cultural maximal reflète l'utilisation de l'eau par le couvert. Il est basé sur les coefficients culturaux associés à chaque plante dans la parcelle, selon les espèces d'appartenance ($KMAX_s$, reflètent l'utilisation de l'eau aux derniers stades phénologiques, lorsque

le LAI est supérieur à 5, [tableau 11](#)) et les biomasses relatives de chaque espèce dans le couvert [\[4\]](#) (Louarn et Faverjon, 2018).

Tableau 11 : Valeurs de $KMAX_s$ pour quelques espèces simulées dans FLORSYS (Allan et al., 1998 ; Pereira et al., 2021)

Culture	$KMAX_s$	Culture	$KMAX_s$
Avoine	1,15	Maïs (grain)	1,20
Betterave	1,05	Moutarde	1,15
Blé (hiver et printemps)	1,15	Orge	1,15
Cameline	1,10	Pois	1,15
Colza	1,15	Pomme de terre	1,15
Féтуque	0,95	Radis	0,90
Féverole	1,15	Ray grass	1,05
Gesse / Vesce	1,10	Riz	1,20
Haricot	1,05	Soja	1,15
Lentille	1,10	Sorgho	1,10
Lin	1,05	Tomate	1,15
Luzerne	0,95	Tournesol	1,15
Maïs (ensilage)	1,15	Trèfle (blanc et violet)	0,90

La demande totale à l'échelle du couvert est répartie entre chaque plante en fonction du pourcentage de rayonnement qu'elle intercepte par rapport au rayonnement incident total sur la parcelle [\[5,6\]](#) (Louarn et Faverjon, 2018).

3.2.1.3 Détermination de la biomasse racinaire dans les voxels de sol occupés par la plante

Chaque jour, les demandes et prélèvements en eau des plantes individuelles sont calculés dans tous les voxels occupés par leurs racines. Afin d'identifier les voxels correspondants pour chaque plante, FLORSYS détermine le rayon du système racinaire de la plante par cm de sol (Pointurier *et al.*, 2021, [annexe 2](#)) [\[7\]](#). Cette valeur est convertie en un rayon moyen (en nombre de voxels) par couche de voxels [\[8\]](#). Il est enfin possible d'identifier - par couche de voxels - dans quels voxels la plante a des racines, en comparant (1) la distance euclidienne entre le centre de chaque voxel et la position de la plante et (2) le rayon moyen du système racinaire de la plante dans la couche de voxels ([annexe 2](#)). Ce raisonnement est utilisé à toutes les étapes de l'absorption d'eau par les plantes [\[13; 15; 16-20\]](#).

Ensuite, FLORSYS calcule quotidiennement (selon des formalismes définis dans Pagès *et al.*, 2020) la densité de biomasse racinaire de chaque plante par cm de sol [\[9\]](#), puis dans chaque voxel occupé par ses racines [\[10\]](#). En ce sens, dans une couche de voxels, la densité de biomasse racinaire de la plante est considérée comme étant la même dans tous les voxels explorés par ses racines.

3.2.1.4 Distribution de la demande en eau de la plante dans les voxels de sol qu'elle occupe

La demande en eau à l'échelle de la plante est distribuée dans les voxels de sol qu'elle occupe, selon le même principe que pour l'azote (Moreau *et al.*, 2021). Conformément aux conclusions de Maurel et Nacry (2020), cette distribution est proportionnelle à l'offre en eau pour la plante dans le voxel [\[11\]](#), qui est déterminée par le facteur le plus limitant entre (1) l'eau disponible dans le voxel (équation [\[3\]](#)) et (2) la quantité d'eau maximale qui peut être prélevée par la plante dans ce voxel. Cette quantité est fonction de la densité de biomasse racinaire de la plante dans le voxel et d'un paramètre spécifique ($SWUmax_s$) qui décrit la quantité maximale d'eau qu'un gramme de racine peut absorber par jour.

Le paramètre $SWUmax_{s,x}$, appelé « absorption hydrique spécifique » s'apparente aux paramètres « absorption maximale d'eau par les racines » ou encore du « taux d'extraction maximal », utilisés

dans d'autres modèles d'absorption d'eau par les plantes (Hoogland *et al.*, 1981 ; Hupet *et al.*, 2003). Le paramétrage est pour l'instant effectué pour 2 espèces de légumineuses (à plusieurs stades phénologiques), à partir d'expérimentations menées par une autre équipe de l'UMR Agroécologie (Marion Prudent) ([tableau 12](#)).

Tableau 12 : Valeurs du paramètre $SWU_{max_{s,x}}$ pour quelques espèces de légumineuses, selon le stade phénologique (travaux de Marion Prudent, UMR Agroécologie, INRAE Dijon)

Espèce	Génotype	Stade	$SWU_{max_{s,x}}$ (g eau / g racine / jour)
Soja (<i>Glycine max L</i>)	STOCCATA	Végétatif	0,43
Pois (<i>Pisum sativum L</i>)	KAYANNE	Végétatif	0,60
Pois (<i>Pisum sativum L</i>)	KAYANNE	Floraison	5,33
Pois (<i>Pisum sativum L</i>)	KAYANNE	Maturité	3,53

3.2.1.5 Prélèvement en eau de la plante dans chaque voxel qu'elle occupe

Conformément au modèle Virtual Grassland de Louarn et Faverjon (2018), l'absorption d'eau est calculée à l'échelle de la plante et par voxel. Comme pour l'absorption de l'azote dans FLORSYS (Moreau *et al.*, 2021), le calcul est effectué en deux étapes à l'échelle du voxel (les voxels sont balayés un à un, depuis la surface du sol jusqu'à la couche de voxels comprenant la racine la plus profonde dans le champ) :

- Le prélèvement potentiel par plante et par voxel est d'abord quantifié [12]. Il correspond à la quantité d'eau qui pourrait être prélevée par la plante en l'absence d'autres plantes avec des racines dans le même voxel. Il est calculé comme le minimum entre l'offre et la demande.
- Le prélèvement réel par plante et par voxel est ensuite déterminé :
 - Si la quantité d'eau disponible dans le voxel est suffisante pour répondre aux demandes de toutes les plantes ayant des racines dans le voxel, le prélèvement réel correspond au prélèvement potentiel [13]. Dans ce cas, il peut rester de l'eau superflue (i.e. non prélevée) dans le voxel, dont la quantité est déterminée par différence entre l'eau initialement disponible et l'eau prélevée par toutes les plantes [14].
 - Dans le cas contraire, l'eau disponible doit être répartie entre les plantes qui ont des racines dans le voxel : **il y a alors compétition pour l'eau entre plantes** [13]. L'aptitude compétitrice d'une plante dépend de sa capacité à prélever la ressource en eau au détriment des autres : ainsi, les plantes prélèveront de l'eau selon la part des prélèvements potentiels qu'elles représentent dans le voxel.

Après avoir déterminé tous les prélèvements réels des plantes dans le profil de sol, l'eau manquante est calculée pour chaque plante comme la différence entre la demande totale et la somme des prélèvements réels dans tous les voxels explorés [15].

3.2.1.6 Compensation en eau

À la fin du cycle de prélèvement, certaines plantes peuvent ne pas avoir prélevé suffisamment d'eau pour répondre à leur demande. Dans le même temps, il peut rester de l'eau disponible dans certains voxels où des plantes (qui n'ont pas pu satisfaire leur demande dans d'autres voxels) ont des racines. Une deuxième série de prélèvements, appelée compensation, est donc effectuée voxel après voxel. Ce phénomène a été introduit dans le module de compétition pour l'azote de FLORSYS (Moreau *et al.*, 2021), et il est représenté dans de nombreux modèles qui simulent le prélèvement de l'eau par les racines, tels que FUSSIM2 ou RSWMS (de Willigen *et al.*, 2012 ; Javaux *et al.*, 2013).

Concrètement, les voxels sont parcourus un à un. Tout au long de la boucle des voxels, la quantité d'eau manquante pour satisfaire la demande de chaque plante est recalculée ($missingW_{dsixyz}$) [16].

En parallèle, dans chaque voxel, la quantité d'eau disponible pour la compensation est calculée. Le prélèvement d'eau par compensation est déterminé en suivant le même principe que pour la première boucle de prélèvement (*section 3.2.1.5*), à la différence près que la quantité d'eau restante (*superfluous* W_{xyz}) est utilisée à la place de la quantité d'eau disponible initialement [17]. La compensation potentielle est alors le facteur le plus limitant entre la demande en eau non satisfaite (*missing* W_{dsixyz}) et la quantité d'eau disponible pour la compensation [18]. Comme lors de la première série de prélèvements [13], la compensation réelle pour chaque plante dans le voxel est maximale uniquement si l'eau disponible pour la compensation est suffisante pour satisfaire la compensation potentielle de toutes les plantes qui ont des racines dans le voxel. Sinon, il y a à nouveau **compétition pour l'eau restante dans le voxel**, et la compensation réelle de chaque plante est fonction de sa contribution à la compensation potentielle de toutes les plantes ayant des racines dans le voxel [19]. Les besoins restants de toutes les plantes sont alors mis à jour avec l'absorption supplémentaire dont elles ont bénéficié dans le voxel, et le calcul peut se poursuivre dans le voxel suivant. Tous les voxels sont passés en revue, jusqu'à la couche de voxels la plus profonde qui contient des racines [20]. À la fin de la boucle et pour chaque jour de simulation, les prélèvements totaux sont déterminés pour chaque plante comme la somme des prélèvements initiaux et des compensations dans tous les voxels [21].

3.2.1.7 Eau prélevée dans les voxels FLORSYS et dans les couches STICS

À la fin de la journée, la quantité d'eau prélevée par l'ensemble des plantes est sommée sur l'ensemble des voxels d'une couche donnée [22]. Elle est ensuite répartie sur les z horizons STICS de la couche de voxels FLORSYS, au *pro rata* de leur teneur initiale en eau [23]. L'eau prélevée par horizon de 1 cm est ensuite renvoyée à STICS en fin de journée [24]. STICS actualise alors l'eau disponible pour les plantes (fonction du pédoclimat, des flux d'eau dans le sol et des opérations culturales) afin de débiter un nouveau cycle de prélèvement au jour d+1.

3.2.2 Conséquences du stress hydrique sur la photosynthèse et la morphologie à l'échelle de la plante

Cette seconde partie du module de compétition pour l'eau vise à modéliser les conséquences de prélèvements insuffisants en eau sur la photosynthèse et la morphologie à l'échelle de la plante. Elle est basée (1) sur l'analyse des données expérimentales réalisée en *partie 3.1* et (2) sur des formalismes déjà intégrés à FLORSYS (ex : croissance des plantes, effets des stress liés à l'ombrage et au manque d'azote).

3.2.2.1 Détermination de l'indice de stress hydrique

Suite à un prélèvement insuffisant en eau, la plante subit un stress hydrique. Ainsi, le modèle calcule pour chaque jour de simulation et pour chaque plante, un indice de stress hydrique qui va impacter la photosynthèse et la morphologie de la plante. Cet indice correspond à la part de la demande en eau qui n'a pas été satisfaite [26]. Pour tenir compte des stress passés, il est calculé de manière intégrée sur la vie de la plante (depuis la levée), avec un poids plus important donné aux limitations en eau les plus récentes [26], en suivant le même principe que pour l'indice d'ombrage (Munier-Jolain *et al.*, 2014). En cohérence avec l'indice d'ombrage et l'indice de stress azoté déjà introduits dans FLORSYS (Munier-Jolain *et al.*, 2014), les valeurs de l'indice de stress hydrique s'étendent de 0 (la demande en eau de la plante est comblée) à 1 (pas de prélèvement d'eau pour répondre à la demande de la plante).

A noter que, le jour de la levée d'une plante, l'indice de stress hydrique est défini comme nul [25], de la même manière que pour l'indice d'ombrage et l'indice de stress hydrique.

3.2.2.2 Conséquences du stress hydrique sur la photosynthèse

En cohérence avec la définition des impacts du stress azoté sur la photosynthèse (Moreau *et al.*, 2021) et avec les formalismes de STICS (Brisson *et al.*, 2008), l'aptitude photosynthétique des plantes (efficacité d'utilisation du rayonnement ϵb_{asi}) est diminuée de manière proportionnelle à l'augmentation du stress hydrique [28]. Elle se traduit ensuite par une diminution de production de biomasse dans le module de croissance de FLORSYS [29].

3.2.2.3 Conséquences du stress hydrique sur la morphologie

Les conséquences du stress hydrique sur la morphologie sont modélisées à partir des équations issues de l'analyse des données expérimentales (*partie 3.1.2*) :

- Pour quelques couples *espèce x stade*, le ratio de la biomasse racinaire sur la biomasse totale de la plante (RBR) augmente de manière exponentielle avec le stress hydrique (paramètre $RBR_mu_{w_{sx}}$ toujours supérieur à 0, *tableau 10*) [30].
- Le ratio de la biomasse foliaire sur la biomasse aérienne (LBR) répond au stress hydrique de manière exponentielle, et différenciée selon les espèces et stades phénologiques (augmentation, diminution ou aucun effet, *tableau 9*) [33].
- Pour toutes les espèces, la surface foliaire spécifique (SLA) diminue de manière exponentielle avec l'augmentation du stress hydrique (paramètre $SLA_resist_{w_{sx}}$ toujours inférieur à 0, *tableau 7*) [36].
- Pour l'ensemble des espèces et la quasi-totalité des stades, le ratio de la hauteur de la plante sur la biomasse aérienne (HBR) augmente de manière exponentielle avec le stress hydrique (paramètre $HBR_mu_{w_{sx}}$ toujours supérieur à 0, *tableau 8*) [39].

3.2.2.4 Couplage des effets d'une limitation en plusieurs ressources

Une plante positionnée dans un couvert cultivé peut subir différentes limitations en ressources (eau, lumière, azote) selon les conditions environnementales et les caractéristiques des plantes voisines. Pour prendre en compte ces interactions entre compétition pour l'eau, la lumière et l'azote, les impacts du stress hydrique sur la croissance sont modélisés de manière couplée avec les impacts de l'ombrage (Munier-Jolain *et al.*, 2013) et du stress azoté (Moreau *et al.*, 2021) (*tableau 13*). Les valeurs prises par les trois indices (correspondant à chaque stress) s'étendent entre 0 (absence de stress) et 1 (stress maximal) [27].

Tableau 13 : Réponse des variables morphologiques au stress hydrique, au stress azoté et à l'ombrage

Les stress peuvent conduire à une augmentation (↑) ou à une diminution (↓) des valeurs prises par les variables, selon les couples espèce x stade. Une flèche unique dans une case signifie que, pour les couples espèce x stade où la variable réagit au stress étudié, l'effet est toujours dans le même sens. De plus, aucune relation n'a été établie entre l'ombrage et le RBR.

Type de stress	Évolution des variables morphologiques			
	SLA	HBR	LBR	RBR
Stress hydrique (<i>section 3.2.2.4</i>)	↓	↑	↑ ↓	↑
Stress azoté (Perthame <i>et al.</i> , 2020 ; Perthame <i>et al.</i> , 2022)	↓	↑ ↓	↑ ↓	↑
Ombrage (Colbach <i>et al.</i> , 2020 ; Pointurier <i>et al.</i> , 2021)	↑	↑	↑ ↓	0

Pour la photosynthèse (efficacité de conversion du rayonnement) [28, 29] et pour les quatre variables morphologiques étudiées (RBR [30-32], LBR [33-35], SLA [36-38], et HBR [39-41]), les stress

interagissent de la manière suivante. Si, parmi l'indice de stress hydrique, l'indice d'ombrage et l'indice de stress azoté, plusieurs indices de stress ont une valeur supérieure à 0 sur une plante donnée et pour un jour donné, les règles suivantes s'appliquent pour chaque variable :

- Si les effets des différents stress sur une variable vont tous dans la même direction (augmentent ou diminuent les valeurs prises par la variable), le stress qui a l'effet le plus fort conditionne la valeur de la variable.
- Sinon :
 - Si la plante subit simultanément une limitation en deux ressources dont les effets vont dans des directions opposées, les stress se compensent et la valeur prise par la variable sera fonction du produit des effets des stress.
 - Si la plante subit simultanément une limitation en trois ressources avec les effets de deux stress allant dans une direction et l'effet d'un stress dans une direction opposée : la valeur prise par la variable est fonction du produit entre (1) l'extremum des effets des stress conjoints et (2) l'effet du stress opposé.

3.2.3 Table d'équations

L'ensemble des équations est synthétisé dans cette partie ([tableau 14](#)). Les indices utilisés dans la table d'équations sont : d = jour ; (x,y,z) = coordonnées FLORSYS (en nombre de voxels, avec z allant de la couche de voxels souterrains la plus superficielle à la couche de voxels contenant les racines les plus profondes) ; l = horizon de sol STICS (en cm) ; c = cohorte de plantes d'une espèce ayant levé le même jour ; s = espèce ; x = stade phénologique ; i = plante individuelle (stade phénologique connu) ; n_s = nombre d'espèces ; ni_s = nombre de plantes appartenant à l'espèce s .

Les variables d'entrée sont écrites en **vert, gras et italique** et les paramètres sont représentés en **bleu, gras et italique**. Les variables déjà intégrées à FLORSYS, mais dont le calcul est modifié dans le nouveau module sont présentées en **violet, italique**. Les autres variables sont présentées en **noir, italique**. Les cellules **grisées** font référence à des formalismes déjà intégrés à FLORSYS alors que les cellules non colorées introduisent de nouveaux formalismes. Les paramètres et variables sont définis au moment de leur première apparition dans la table.

Tableau 14 : Liste des équations du module de compétition pour l'eau

Le tableau est divisé selon les deux grandes parties présentées en Figure 14

1- État hydrique du sol, prélèvement de l'eau à l'échelle de la plante et compétition pour l'eau

Processus	#	Quand	Équation	Nouveaux paramètres / Nouvelles variables
Quantité d'eau dans les voxels en début de journée (Modifié de Brisson <i>et al.</i> , 2008 ; de Jong van Lier <i>et al.</i> , 2022 ; Ritchie, 1998)	1.	$\forall d$ $\forall l$ $\in [1 ; vox$ $\cdot Dmax_d]$	$TotalSoilWQBeg_{dl} = f(\text{pédoclimat, flux d'eau, opérations culturales})$ (Fournis par le module sol de STICS connecté à FLORSYS)	$Dmax_d$ (nb de voxels) : Profondeur du système racinaire le plus profond au jour d
	2.		If $TotalSoilWQBeg_{dl} > SoilWQwp_l$ Then $SoilWQBeg_{dl} = \min (TotalSoilWQBeg_{dl} - SoilWQwp_l ; SoilWQfc_l - SoilWQwp_l)$ Else $SoilWQBeg_{dl} = 0$ (Fournis par le module sol de STICS connecté à FLORSYS)	$SoilWQfc_l$ (mm eau. cm sol ⁻¹) : Teneur en eau à la capacité au champ par horizon de sol STICS I $SoilWQwp_l$ (mm eau. cm sol ⁻¹) : Teneur en eau au point de flétrissement permanent par horizon de sol STICS I D_{dsc} (nb de voxels) : Profondeur du système racinaire de la cohorte c de l'espèce s au jour d $TotalSoilWQBeg_{dl}$ (mm eau. cm sol ⁻¹): Humidité totale de l'horizon l au jour d, avant prélèvement par les plantes
	3.	$\forall d$ $\forall z \in [1 ; Dmax_d]$	$VoxWQBeg_{dz} = vox^2 \sum_{l=(z-1) \cdot vox+1}^{z \cdot vox} 0,1 \cdot SoilWQBeg_{dl}$	$SoilWQBeg_{dl}$ (mm eau. cm sol ⁻¹): Humidité accessible aux plantes dans l'horizon l, au jour d et avant prélèvements $VoxWQBeg_{dz}$ (g eau. voxel ⁻¹) : Quantité d'eau à la profondeur z, au jour d et avant prélèvements vox (cm) : Longueur d'un côté de voxel de sol
Demande en eau de la canopée (Modifié de Louarn et Faverjon, 2018)	4.	$\forall d$	$LAIcanopy_d = \frac{\sum_{s=1}^{ns} \sum_{i=1}^{ni_s} LA_{dsi}}{dim_x \cdot dim_y}$ $LBMcanopy_d = \sum_{s=1}^{ns} \sum_{i=1}^{ni_s} LBM_{dsi}$ $KMAXfield_d = \frac{\sum_{s=1}^{ns} \sum_{i=1}^{ni_s} (LBM_{dsi} \cdot KMAX_s)}{LBMcanopy_d}$ $Wdemcanopy_d = \rho_{water} \cdot ET_{0d} \cdot \frac{dim_x \cdot dim_y \cdot 10^{-7} \cdot (1 + \frac{1}{1 + \exp(-1.5 \cdot (LAIcanopy_d - 3))})}{KMAXfield_d - 1}$	LA_{dsi} (cm ²) : Surface foliaire de la plante i au jour d LBM_{dsi} (g biomasse) : Biomasse foliaire de la plante i au jour d $LAIcanopy_d$ (cm ² . cm ⁻²) : Indice de surface foliaire journalier de la canopée (adventices et plantes cultivées) dim_x (cm) : Largeur du champ (axe x) dim_y (cm) : Longueur du champ (axe y) $LBMcanopy_d$ (g biomasse) : Biomasse foliaire de la canopée au jour d $KMAX_s$ (g/g) : Coefficient cultural maximal, reflétant l'utilisation de l'eau de l'espèce s aux stades phénologiques les plus avancés (LAI > 5) (Brisson <i>et al.</i> , 1992) $KMAXfield_d$ (g/g) : Coefficient cultural maximal de la parcelle $Wdem_{canopy_d}$ (g eau. champ ⁻¹): Demande en eau de l'ensemble des végétaux sur la parcelle au jour d ρ_{water} (g eau. m ⁻³) : Densité de l'eau

			ET_{0d} (mm) : Évapotranspiration de référence de Penman-Monteith au jour d
Interception de la lumière (Munier-Jolain et al., 2013)	5. $\forall d, s, i$ with $i \in c$	$PAR_{intercepted}_{dsi}$ $= f(PAR_{incident}_d, \text{morphologie a\u00e9rienne des plantes}, \text{latitude})$ (Fourni par le module de microclimat lumineux de FLORSYS)	$PAR_{intercepted}_{dsi}$ (MJ.plante ⁻¹): Radiations intercept\u00e9es par la plante i au jour d $PAR_{incident}_d$ (MJ.champ ⁻¹): Radiations incidentes sur la parcelle au jour d
Demande en eau \u00e0 l'\u00e9chelle de la plante (Modifi\u00e9 de Louarn et Faverjon, 2018)	6. $\forall d, s, i$ with $i \in c$	$Wdem_{dsi} = Wdem_{canopy}_d \cdot \frac{PAR_{intercepted}_{dsi}}{PAR_{incident}_d}$	$Wdem_{dsi}$ (g eau.plante ⁻¹): Demande en eau de la plante i au jour d
Extension du syst\u00e8me racinaire dans les couches de voxels (Modifi\u00e9 de Pag\u00e8s et al., 2020)	7. $\forall d, s, i$ with $i \in c$ $\forall l$ $\in [1; vox \cdot D_{dsc}]$	$E_{dsil} = f(\text{architecture racinaire dans la couche } l)$ (Fourni par le mod\u00e8le de syst\u00e8me racinaire RSCone, connect\u00e9 \u00e0 FLORSYS)	E_{dsil} (cm): Rayon lat\u00e9ral du syst\u00e8me racinaire de la plante i dans l'horizon l au jour d E_{dsiz} (nb de voxels): Rayon lat\u00e9ral du syst\u00e8me racinaire de la plante i, \u00e0 la profondeur z et au jour d
	8. $\forall d, s, i$ with $i \in c$ $\forall z \in [1; D_{dsc}]$	$E_{dsiz} = \sum_{l=(z-1) \cdot vox + 1}^{z \cdot vox} \frac{E_{dsil}}{vox}$ $nbVoxels_{dsiz} = f(\text{architecture racinaire dans la couche } z)$	$nbVoxels_{dsiz}$ (nb de voxels) : Nombre de voxels dans lesquels la plante a des racines \u00e0 la profondeur z et au jour d
Distribution de la biomasse racinaire dans les couches de voxels (Modifi\u00e9 de Pag\u00e8s et al., 2020)	9. $\forall d, s, i$ with $i \in c$ $\forall l$ $\in [1; vox \cdot D_{dsc}]$	$RBD_{dsil} = f(\text{photosynth\u00e8se}, \text{architecture racinaire dans la couche } l)$ (Fourni par le mod\u00e8le de syst\u00e8me racinaire RSCone, connect\u00e9 \u00e0 FLORSYS)	RBD_{dsil} (g biomasse.plante ⁻¹ .cm ⁻³) : Biomasse racinaire de la plante i de l'esp\u00e8ce s au jour d dans l'horizon de sol l RBD_{dsiz} (g biomasse.plante ⁻¹ .voxel ⁻¹) : Biomasse racinaire de la plante i de l'esp\u00e8ce s au jour d et \u00e0 la profondeur z
	10. $\forall d, s, i$ with $i \in c$ $\forall z \in [1; D_{dsc}]$	$RBD_{dsiz} = \sum_{l=(z-1) \cdot vox + 1}^{z \cdot vox} RBD_{dsil} \cdot vox^2$	
Distribution de la demande en eau dans les couches de voxels	11. $\forall d, s, i$ with $i \in c$ $\forall z \in [1; D_{dsc}]$	$Wavailable_{dsiz} = \min(VoxWQBeg_{dz}; SWUmax_{sx} \cdot RBD_{dsiz})$ $Wdem_{dsiz} = Wdem_{dsi} \cdot \frac{Wavailable_{dsiz}}{\sum_{z=1}^{D_{dsc}} Wavailable_{dsiz} \cdot nbVoxels_{dsiz}}$	$Wavailable_{dsiz}$ (g eau.voxel ⁻¹) : Eau disponible pour la plante i \u00e0 la profondeur z, au jour d $SWUmax_{sx}$ (g eau.g biomasse ⁻¹ .jour ⁻¹): Absorption hydrique sp\u00e9cifique maximale de l'esp\u00e8ce s au stade x $Wdem_{dsiz}$ (g eau.voxel ⁻¹) : Demande en eau de la plante i \u00e0 la profondeur z, au jour d
Pr\u00e9l\u00e8vement de l'eau par les plantes dans les voxels de sol	12. $\forall d, s, i$ with $i \in c$ $\forall z \in [1; D_{dsc}]$	$WpotUpt_{dsiz} = \min(Wdem_{dsiz}; Wavailable_{dsiz})$	$WpotUpt_{dsiz}$ (g eau.voxel ⁻¹) : Pr\u00e9l\u00e8vement potentiel de la plante i \u00e0 la profondeur z, au jour d
	13. $\forall d, s, i$ with $i \in c$ $\forall z \in [1; D_{dsc}]$ $\forall x \in [1; dim_x]$	$distP_{xy} = \sqrt{(x - Psi(x))^2 + (y - Psi(y))^2}$	$WUpt_{dsixyz}$ (g eau.plante ⁻¹ .voxel ⁻¹) : Pr\u00e9l\u00e8vement r\u00e9el de la plante i dans le voxel (x,y,z) au jour d, apr\u00e8s comp\u00e9tition

	$\forall y \in [1; \mathbf{dim}_y]$	$\text{If } \sum_{s=1}^{ns} \sum_{i=1}^{ni_s} \text{if } \text{dist}P_{xy} \leq E_{dsiz} W_{potUpt}_{dsiz} \leq VoxWQBeg_{dz}$ $\text{Then } WUpt_{dsixyz} = W_{potUpt}_{dsiz}$ $\text{Else } WUpt_{dsixyz} = VoxWQBeg_{dz} \cdot \frac{W_{potUpt}_{dsiz}}{\sum_{s=1}^{ns} \sum_{i=1}^{ni_s} \text{if } \text{dist}P_{xy} \leq E_{dsiz} W_{potUpt}_{dsiz}}$	$distP_{xy} (voxel)$: Distance euclidienne entre la position de la plante et un voxel $Psi(x) (voxel)$: Coordonnée de la plante sur l'axe x $Psi(y) (voxel)$: Coordonnée de la plante sur l'axe y $superfluousW_{xyz} (g \text{ eau. voxel}^{-1})$: Eau résiduelle dans le voxel (x,y,z) après les prélèvements initiaux réalisés par toutes les plantes $missingW_{dsi} (g \text{ eau. plante}^{-1})$: Quantité d'eau manquante à la plante i pour satisfaire sa demande au jour d	
14.		$superfluousW_{xyz} = \max(0; VoxWQBeg_{dz} - \sum_{s=1}^{ns} \sum_{i=1}^{ni_s} WUpt_{dsixyz})$		
15.		$missingW_{dsi} = \sum_{x,y,z} \text{if } \text{dist}P_{xy} \leq E_{dsiz} (W_{potUpt}_{dsiz} - WUpt_{dsixyz})$		
Compensation	16.	$\forall d, s, i \text{ with } i \in c$ $\forall z \in [1; D_{asc}]$ $\forall x \in [1; \mathbf{dim}_x]$ $\forall y \in [1; \mathbf{dim}_y]$	$\text{If } x = 1 \text{ and } y = 1 \text{ and } z = 1$ $\text{Then } missingW_{dsixyz} = missingW_{dsi}$ $\text{Else } missingW_{dsixyz} = missingW_{dsix'y'z'}$	$missingW_{dsixyz} (g \text{ eau. plante}^{-1})$: Quantité d'eau manquante à la plante i pour satisfaire sa demande au jour d, quand la boucle parcourt le voxel (x,y,z) $missingW_{dsix'y'z'} (g \text{ eau. plante}^{-1})$: Quantité d'eau manquante à la plante i pour satisfaire sa demande au jour d, quand la boucle parcourt le voxel (x',y',z')
	17.	$\text{If } \text{dist}P_{xy} \leq E_{dsiz}$	$\text{If } missingW_{dsixyz} > 0 \text{ and } superfluousW_{xyz} > 0$ $\text{Then } W_{availableComp}_{dsixyz} = \min(superfluousW_{xyz}; SWUmax_{sx} \cdot RBD_{dsiz})$	$W_{availableComp}_{dsixyz} (g \text{ eau} \cdot \text{plante}^{-1} \cdot \text{voxel}^{-1})$: Eau disponible pour la plante i dans le voxel (x,y,z) au jour d, afin de compenser l'eau manquante après la première session de prélèvements
	18.		$potentialWComp_{dsixyz} = \min(missingW_{dsixyz}; W_{availableComp}_{dsixyz})$	$potentialWComp_{dsixyz} (g \text{ eau. plante}^{-1})$: Prélèvement potentiel pour la compensation pour la plante i au jour d dans le voxel (x,y,z)
	19.		$\text{If } \sum_{s=1}^{ns} \sum_{i=1}^{ni_s} potentialWComp_{dsixyz} \leq superfluousW_{xyz}$ $\text{Then } compensationW_{dsixyz} = potentialWComp_{dsixyz}$ $\text{Else } compensationW_{dsixyz} = superfluousW_{xyz} \cdot \frac{potentialWComp_{dsixyz}}{\sum_{i=1}^n potentialWComp_{dsixyz}}$	$compensationW_{dsixyz} (g \text{ eau. plante}^{-1})$: Prélèvement réel pour la compensation pour la plante i au jour d dans le voxel (x,y,z)
	20.	$\forall d, s, i \text{ with } i \in c$ $\text{If } \text{dist}P_{xy} \leq E_{dsiz}$	$\text{If } y < \mathbf{dim}_y; \text{Then } (x', y', z') = (x, y + 1, z)$ $\text{Else if } y = \mathbf{dim}_y \text{ and } x \neq \mathbf{dim}_x; \text{Then } (x', y', z') = (x + 1, 1, z)$ $\text{Else if } y = \mathbf{dim}_y \text{ and } x = \mathbf{dim}_x \text{ and } z < Dmax_d;$ $\text{Then } (x', y', z') = (1, 1, z + 1)$ $\text{Else calculation stops}$ $missingW_{dsix'y'z'} = missingW_{dsixyz} - compensationW_{dsixyz}$	$WUptTot_{dsi} (g \text{ eau. plante}^{-1})$: Quantité d'eau totale récupérée par la plante i au cours de la journée d

	21.	$\forall d, s, i$ with $i \in c$	$WUptTot_{dsi} = \sum_{(x,y,z)=(1,1,1)}^{(dim_x, dim_y, D_{dsc})} (WUpt_{dsixyz} + compensationW_{dsixyz})$	
Quantité d'eau prélevée dans les couches FLORSYS et dans les horizons STICS	22.	$\forall d$ $\forall z \in [1; Dmax_d]$	$VoxWUptTot_{dz} = \sum_{s=1}^{ns} \sum_{(x,y,i)=(1,1,1)}^{(dim_x, dim_y, ni_s)} \frac{(WUpt_{dsixyz} + compensationW_{dsixyz})}{dim_x \cdot dim_y}$	$VoxWUptTot_{dz}$ ($g\text{ eau. voxel}^{-1}$) : Prélèvements totaux de toutes les plantes à la profondeur z au cours de la journée d
	23.	$\forall d$ $\forall z \in [1; Dmax_d]$ $\forall l \in [(z-1) \cdot vox + 1; z \cdot vox]$	$TotalWUptTot_{dl} = SoilWQBeg_{dl} \cdot \frac{VoxWUptTot_{dz}}{VoxWQBeg_{dl} \cdot 0,1 \cdot vox^2}$	$TotalWUptTot_{dl}$ ($mm\text{ eau. cm sol}^{-1}$) : Eau prélevée par les plantes dans l'horizon l au cours de la journée d
	24.	$\forall d$ $\forall l \in [1; vox \cdot Dmax_d]$	$TotalWUptTot_{dl}$ est renvoyé à STICS, qui le retranche à $TotalSoilWQBeg_{dl}$	

2- Conséquences du stress hydrique (en interaction avec l'ombrage et le stress azoté) sur la photosynthèse et la morphologie à l'échelle de la plante

Initialisation des stress	25.	$\forall s, i$; with $i \in c$ If $d = emergence$	$Wstress_{dsi} = 0$; $SI_{dsi} = 0$; $Nstress_{dsi} = 0$	$Nstress_{dsi}$ (sans dimension) : Indice de stress azoté (prend des valeurs négatives si excès d'azote ; allant jusqu'à 1 pour absence d'azote)
Définition de l'indice de stress hydrique	26.	$\forall s, i$; with $i \in c$ $\forall d > emergence$	If $TBM_{dsi} = 0$ or $Wdem_{dsi} = 0$ Then $Wstress_{dsi} = 0$ Else $WTodayStress_{dsi} = \max(0, 1 - \frac{WUptTot_{dsi}}{Wdem_{dsi}})$ and $Wstress_{dsi} = \frac{\sum_{d'=emergence+1}^d (d' \cdot WTodayStress_{dsi})}{\sum_{d'=emergence+1}^d d'}$	SI_{dsi} (sans dimension) : Indice d'ombrage cumulé. 0 = aucun ombrage par des plantes voisines ; 1 = ombre totale $WTodayStress_{dsi}$ (sans dimension) : Niveau de stress hydrique de la plante i au jour d. 0 = demande satisfaite ; 1 = aucun prélèvement d'eau
Définition des indices d'ombrage et de stress azoté (Munier-Jolain et al., 2014 ; Moreau et al., 2021)	27.		If $TBM_{dsi} > 0$ and $stage_{sc} < maturity\ onset$ $SI_{dsi} = f(\text{morphologie aérienne de la plante et des plantes voisines})$ (Fourni par le module de microclimat lumineux de FLORSYS) $Nstress_{dsi} = f(\text{morphologie aérienne, disponibilité en azote})$ (Fourni par le module de compétition pour l'azote de FLORSYS)	$Wstress_{dsi}$ (sans dimension) : Indice de stress hydrique au jour d, intégré depuis l'émergence de la plante i. 0 = demande toujours satisfaite ; 1 = absence d'eau prolongée pour la plante
Conséquences sur la photosynthèse (Colbach et al., 2014b ; Moreau et al., 2021)	28.	$\forall d, s, i$ with $i \in c$ If $SI_{dsi} > 0.05$	$ebRed_{dsi} = \min((1 - Nstress_{dsi}) \cdot cNeb_s ; (1 - Wstress_{dsi}) \cdot cWeb_s)$ $eb_{dsi} = ebRed_{dsi} \cdot ebtotmax_s$	eb_{dsi} ($g\text{ biomasse. MJ}^{-1}$) : Efficacité d'utilisation du rayonnement (RUE) de la plante i au jour d
	29.		$\Delta TBM_{dsi} = eb_{dsi} \cdot PAR_{absorbed_{dsi}} \cdot f_1(\text{temperature}_d) \cdot f_2(\text{temperature}_d, TBM_{d-1si})$ (Fourni par les modules croissance et développement de FLORSYS) $TBM_{dsi} = TBM_{d-1si} + \Delta TBM_{dsi} - \Delta RBM_{resp_{dsi}} - \Delta ABM_{resp_{dsi}}$	$ebRed_{dsi}$ (sans dimension) : Facteur de réduction du RUE sous l'action combinée des stress azote et hydrique sur la plante i au jour d $cNeb_s$ (sans dimension) : Taux de réponse de la RUE maximale au stress azoté pour l'espèce s, fixé à 1 par défaut (Brisson et al., 2008) $cWeb_s$ (sans dimension) : Taux de réponse de la RUE maximale au stress hydrique pour l'espèce s, fixé à 1 par défaut (Brisson et al., 2008)

			<p>$ebtotmax_s$ (g biomasse. MJ^{-1}) : Efficacité maximale d'utilisation du rayonnement pour l'espèce s</p> <p>ΔTBM_{dsi} (g biomasse) : Biomasse additionnelle accumulée au jour d pour la plante i</p> <p>$PARabsorbed_{dsi}$ ($MJ.plante^{-1}$) : Radiations interceptées la plante i au jour d et qui seront utilisées pour la photosynthèse</p> <p>TBM_{dsi} (g biomasse) : Biomasse totale de la plante i au jour d</p> <p>$\Delta RBM_{resp_{dsi}}$ (g biomasse) : Biomasse racinaire perdue par respiration pour la plante i au jour d</p> <p>$\Delta ABM_{resp_{dsi}}$ (g biomasse) : Biomasse aérienne perdue par respiration pour la plante i au jour d</p>
<p>Conséquences sur l'allocation de biomasse racinaire (Modifié de Colbach <i>et al.</i>, 2014b ; Moreau <i>et al.</i>, 2021 ; Pointurier <i>et al.</i>, 2021)</p>	30.	<p>$\forall d,s,i$ with $i \in c$</p> <p>$NstressEffectRBR_{dsi} = 10^{rN \cdot Nstress_{d-1si}}$ $WstressEffectRBR_{dsi} = \exp(RBR_mu_{w_{sx}} \cdot Wstress_{dsi})$</p> <p>If $WstressEffectRBR_{dsi} \geq 1$ and $NstressEffectRBR_{dsi} \geq 1$ Then $effectRBR_{dsi} = \max(NstressEffectRBR_{dsi}, WstressEffectRBR_{dsi})$</p> <p>Else if $WstressEffectRBR_{dsi} < 1$ and $NstressEffectRBR_{dsi} < 1$ Then $effectRBR_{dsi} = \min(NstressEffectRBR_{dsi}, WstressEffectRBR_{dsi})$</p> <p>Else $effectRBR_{dsi} = NstressEffectRBR_{dsi} \cdot WstressEffectRBR_{dsi}$</p>	<p>RBR_{dsi} (sans dimension) : Proportion de biomasse racinaire dans la biomasse totale de la plante i au jour d</p> <p>$NstressEffectRBR_{dsi}$ (sans dimension) : Effet du stress azoté sur le « ratio d'allocation de biomasse racinaire sur la biomasse totale » pour la plante i au jour d</p> <p>rN (sans dimension) : Effet du stress azoté sur l'allocation de biomasse aux racines</p> <p>$WstressEffectRBR_{dsi}$ (sans dimension) : Effet du stress hydrique sur le « ratio d'allocation de biomasse racinaire sur la biomasse totale » pour la plante i au jour d</p> <p>$RBR_mu_{w_{sx}}$ (sans dimension) : Réponse du « ratio d'allocation de biomasse racinaire sur la biomasse totale » au stress hydrique pour l'espèce s au stade x</p> <p>$effectRBR_{dsi}$ (sans dimension) : Effet combiné des stress hydrique et azoté sur le « ratio d'allocation de biomasse racinaire sur la biomasse totale » pour la plante i au jour d</p> <p>$r1_s$ (sans dimension) : Estimation de la biomasse racinaire quand la biomasse totale de la plante est proche de 0 pour l'espèce s</p> <p>$r2_s$ (sans dimension) : Pente de la relation allométrique entre la biomasse racinaire et la biomasse totale pour l'espèce s</p> <p>$PropTTflo_{dsi}$ ($^{\circ}C.jour$) \cdot ($^{\circ}C.jour$)$^{-1}$: Proportion du temps thermique écoulé entre le début de la floraison et le passage au stade maturité pour la plante i au jour d</p>
	31.	<p>If $TBM < 0.0001$ Then $RBR_{dsi} = 0$</p> <p>Else if $stage_{sc} \in [cotyledon ; vegetative]$ Then $RBR_{dsi} = \frac{r1_s \cdot (TBM_{dsi} - 0.0001)^{r2_s} \cdot effectRBR_{dsi}}{TBM_{dsi}}$</p> <p>Else if $stage_{sc} = flowering$ Then $RBR_{dsi} = \frac{r1_s \cdot (TBM_{dsi} - 0.0001)^{r2_s} \cdot effectRBR_{dsi}}{TBM_{dsi}} \cdot PropTTflo_{dsi}$</p> <p>Else if $stage_{sc} = maturity\ onset$ Then $RBR_{dsi} = 0$</p> <p>If $RBR_{dsi} > 0.567$ then $RBR_{dsi} = 0.567$</p> <p>If $RBR_{dsi} < 0$ then $RBR_{dsi} = 0$</p>	
	32.	<p>$RBM_{dsi} = RBM_{d-1si} + RBR_{dsi} \cdot \Delta TBM_{dsi}$ $ABM_{dsi} = TBM_{dsi} - RBM_{dsi}$ (Fourni par les modules croissance et développement de FLORSYS)</p>	<p>RBM_{dsi} (g biomasse) : Biomasse racinaire de la plante i au jour d</p> <p>ABM_{dsi} (g biomasse) : Biomasse aérienne de la plante i au jour d</p>

Conséquences sur l'allocation de biomasse aux feuilles (Modifié de Munier-Jolain et al., 2014 ; Perthame et al., 2022)	33.	$\forall d,s,i$ $with i \in c$	$ShadeEffectLBR_{dsi} = \exp(LBR_mu_{sx} \cdot SI_{dsi})$ $NstressEffectLBR_{dsi} = \exp(LBR_mu_{N_{sx}} \cdot Nstress_{dsi})$ $WstressEffectLBR_{dsi} = \exp(LBR_mu_{W_{sx}} \cdot Wstress_{dsi})$	LBR_{dsi} (sans dimension) : Ratio de la biomasse foliaire sur la biomasse aérienne LBR_0_s (sans dimension) : Ratio de la biomasse foliaire sur la biomasse aérienne en conditions optimales $NstressEffectLBR_{dsi}$ (sans dimension) : Effet du stress azoté sur le ratio de la biomasse foliaire sur la biomasse aérienne pour la plante i au jour d $LBR_mu_{N_{sx}}$ (sans dimension) : Réponse du ratio de la biomasse foliaire sur la biomasse aérienne au stress azoté pour l'espèce s au stade x $ShadeEffectLBR_{dsi}$ (sans dimension) : Effet de l'ombrage sur le ratio de la biomasse foliaire sur la biomasse aérienne pour la plante i au jour d LBR_mu_{sx} (sans dimension) : Réponse du ratio de la biomasse foliaire sur la biomasse aérienne à l'ombrage pour l'espèce s au stade x $WstressEffectLBR_{dsi}$ (sans dimension) : Effet du stress hydrique sur le ratio de la biomasse foliaire sur la biomasse aérienne pour la plante i au jour d $LBR_mu_{W_{sx}}$ (sans dimension) : Réponse du ratio de la biomasse foliaire sur la biomasse aérienne au stress hydrique pour l'espèce s au stade x $effectLBR_{dsi}$ (sans dimension) : Effet combiné de l'ombrage et des stress hydrique et azoté sur le ratio de la biomasse foliaire sur la biomasse aérienne pour la plante i au jour d
	34.		$If WstressEffectLBR_{dsi} \geq 1 \text{ and } NstressEffectLBR_{dsi} \geq 1 \text{ and } ShadeEffectLBR_{dsi} \geq 1$ $Then effectLBR_{dsi} = \max(WstressEffectLBR_{dsi}; NstressEffectLBR_{dsi}; ShadeEffectLBR_{dsi})$ $Else if WstressEffectLBR_{dsi} \geq 1 \text{ and } NstressEffectLBR_{dsi} \geq 1 \text{ and } ShadeEffectLBR_{dsi} < 1$ $Then effectLBR_{dsi} = \max(WstressEffectLBR_{dsi}; NstressEffectLBR_{dsi}) \cdot ShadeEffectLBR_{dsi}$ $Else if WstressEffectLBR_{dsi} \geq 1 \text{ and } NstressEffectLBR_{dsi} < 1 \text{ and } ShadeEffectLBR_{dsi} \geq 1$ $Then effectLBR_{dsi} = \max(WstressEffectLBR_{dsi}; ShadeEffectLBR_{dsi}) \cdot NstressEffectLBR_{dsi}$ $Else if WstressEffectLBR_{dsi} < 1 \text{ and } NstressEffectLBR_{dsi} \geq 1 \text{ and } ShadeEffectLBR_{dsi} \geq 1$ $Then effectLBR_{dsi} = \max(ShadeEffectLBR_{dsi}; NstressEffectLBR_{dsi}) \cdot WstressEffectLBR_{dsi}$ $Else if WstressEffectLBR_{dsi} < 1 \text{ and } NstressEffectLBR_{dsi} < 1 \text{ and } ShadeEffectLBR_{dsi} \geq 1$ $Then effectLBR_{dsi} = \min(WstressEffectLBR_{dsi}; NstressEffectLBR_{dsi}) \cdot ShadeEffectLBR_{dsi}$ $Else if WstressEffectLBR_{dsi} < 1 \text{ and } NstressEffectLBR_{dsi} \geq 1 \text{ and } ShadeEffectLBR_{dsi} < 1$ $Then effectLBR_{dsi} = \min(WstressEffectLBR_{dsi}; ShadeEffectLBR_{dsi}) \cdot NstressEffectLBR_{dsi}$ $Else if WstressEffectLBR_{dsi} \geq 1 \text{ and } NstressEffectLBR_{dsi} < 1 \text{ and } ShadeEffectLBR_{dsi} < 1$ $Then effectLBR_{dsi} = \min(ShadeEffectLBR_{dsi}; NstressEffectLBR_{dsi}) \cdot WstressEffectLBR_{dsi}$ $If WstressEffectLBR_{dsi} < 1 \text{ and } NstressEffectLBR_{dsi} < 1 \text{ and } ShadeEffectLBR_{dsi} < 1$ $Then effectLBR_{dsi} = \min(WstressEffectLBR_{dsi}; NstressEffectLBR_{dsi}; ShadeEffectLBR_{dsi})$	
	35.		$LBR_{dsi} = LBR_0_s \cdot effectLBR_{dsi}$ $LBM_{dsi} = LBR_{dsi} \cdot ABM_{dsi}$	
Conséquences sur l'expansion de la surface foliaire (Modifié de Munier-Jolain et al., 2014 ; Perthame et al., 2022)	36.	$\forall d,s,i$ $with i \in c$	$ShadeEffectSLA_{dsi} = \exp(SLA_mu_{sx} \cdot SI_{dsi})$ $NstressEffectSLA_{dsi} = \exp(SLA_mu_{N_{sx}} \cdot Nstress_{dsi})$ $WstressEffectSLA_{dsi} = 1 - \exp(SLA_resist_{W_{sx}} \cdot (1 - Wstress_{dsi}))$	SLA_{dsi} ($cm^2.g \text{ biomasse}^{-1}$) : Surface foliaire spécifique de la plante i au jour d SLA_0_s ($cm^2.g \text{ biomasse}^{-1}$) : Surface foliaire spécifique en conditions optimales pour l'espèce s $NstressEffectSLA_{dsi}$ (sans dimension) : Effet du stress azoté sur la surface foliaire spécifique de la plante i au jour d $SLA_mu_{N_{sx}}$ (sans dimension) : Réponse de la surface foliaire spécifique au stress azoté pour l'espèce s au stade x $ShadeEffectSLA_{dsi}$ (sans dimension) : Effet de l'ombrage sur la surface foliaire spécifique de la plante i au jour d SLA_mu_{sx} (sans dimension) : Réponse de la surface foliaire spécifique à l'ombrage pour l'espèce s au stade x
	37.		$If WstressEffectSLA_{dsi} \geq 1 \text{ and } NstressEffectSLA_{dsi} \geq 1 \text{ and } ShadeEffectSLA_{dsi} \geq 1$ $Then effectSLA_{dsi} = \max(WstressEffectSLA_{dsi}; NstressEffectSLA_{dsi}; ShadeEffectSLA_{dsi})$ $Else if WstressEffectSLA_{dsi} \geq 1 \text{ and } NstressEffectSLA_{dsi} \geq 1 \text{ and } ShadeEffectSLA_{dsi} < 1$ $Then effectSLA_{dsi} = \max(WstressEffectSLA_{dsi}; NstressEffectSLA_{dsi}) \cdot ShadeEffectSLA_{dsi}$ $Else if WstressEffectSLA_{dsi} \geq 1 \text{ and } NstressEffectSLA_{dsi} < 1 \text{ and } ShadeEffectSLA_{dsi} \geq 1$ $Then effectSLA_{dsi} = \max(WstressEffectSLA_{dsi}; ShadeEffectSLA_{dsi}) \cdot NstressEffectSLA_{dsi}$ $Else if WstressEffectSLA_{dsi} < 1 \text{ and } NstressEffectSLA_{dsi} \geq 1 \text{ and } ShadeEffectSLA_{dsi} \geq 1$ $Then effectSLA_{dsi} = \max(ShadeEffectSLA_{dsi}; NstressEffectSLA_{dsi}) \cdot WstressEffectSLA_{dsi}$	

		<p>Else if $WstressEffectSLA_{dsi} < 1$ and $NstressEffectSLA_{dsi} < 1$ and $ShadeEffectSLA_{dsi} \geq 1$ Then $effectSLA_{dsi} = \min(WstressEffectSLA_{dsi}; NstressEffectSLA_{dsi}) \cdot ShadeEffectSLA_{dsi}$</p> <p>Else if $WstressEffectSLA_{dsi} < 1$ and $NstressEffectSLA_{dsi} \geq 1$ and $ShadeEffectSLA_{dsi} < 1$ Then $effectSLA_{dsi} = \min(WstressEffectSLA_{dsi}; ShadeEffectSLA_{dsi}) \cdot NstressEffectSLA_{dsi}$</p> <p>Else if $WstressEffectSLA_{dsi} \geq 1$ and $NstressEffectSLA_{dsi} < 1$ and $ShadeEffectSLA_{dsi} < 1$ Then $effectSLA_{dsi} = \min(ShadeEffectSLA_{dsi}; NstressEffectSLA_{dsi}) \cdot WstressEffectSLA_{dsi}$</p> <p>If $WstressEffectSLA_{dsi} < 1$ and $NstressEffectSLA_{dsi} < 1$ and $ShadeEffectSLA_{dsi} < 1$ Then $effectSLA_{dsi} = \min(WstressEffectSLA_{dsi}; NstressEffectSLA_{dsi}; ShadeEffectSLA_{dsi})$</p>	<p>$WstressEffectSLA_{dsi}$ (sans dimension) : Effet du stress hydrique sur la surface foliaire spécifique de la plante i au jour d</p> <p>$SLA_{resist_{w_{sx}}}$ (sans dimension) : Réponse de la surface foliaire spécifique au stress hydrique pour l'espèce s au stade x</p> <p>$effectSLA_{dsi}$ (sans dimension) : Effet combiné de l'ombrage et des stress hydrique et azoté sur la surface foliaire spécifique de la plante i au jour d</p>
	38.	$SLA_{dsi} = SLA0_s \cdot effectSLA_{dsi}$ $LA_{dsi} = SLA_{dsi} \cdot LBM_{dsi}$	
<p>Conséquences sur l'expansion aérienne (Modifié de Munier-Jolain et al., 2014 ; Perthame et al., 2022 ; Pointurier et al., 2021)</p>	39.	$\forall d,s,i$ with $i \in c$ $ShadeEffectHBR_{dsi} = ABM_{dsi}^{b_{HBR_s}} \cdot \exp(HBR_{mu_s} \cdot SI_{dsi})$ $NstressEffectHBR_{dsi} = ABM_{dsi}^{b_{HBR_s}} \cdot \exp(HBR_{mu_{N_s}} \cdot Nstress_{dsi})$ $WstressEffectHBR_{dsi} = \exp(HBR_{mu_{w_{sx}}} \cdot Wstress_{dsi})$	<p>HBR_{dsi} ($cm \cdot g \text{ biomasse}^{-1}$) : Ratio de la taille sur la biomasse aérienne pour la plante i au jour d</p> <p>$HBR0_s$ ($cm \cdot g \text{ biomasse}^{-1}$) : Ratio de la taille sur la biomasse aérienne en conditions optimales pour l'espèce s</p> <p>$ShadeEffectHBR_{dsi}$ (sans dimension) : Effet de l'ombrage sur le ratio de la taille sur la biomasse aérienne sur la plante i au jour d</p> <p>$NstressEffectHBR_{dsi}$ (sans dimension) : Effet du stress azoté sur le ratio de la taille sur la biomasse aérienne pour la plante i au jour d</p> <p>b_{HBR_s} (sans dimension) : Sensibilité de la hauteur de la plante à la biomasse aérienne pour l'espèce s</p> <p>HBR_{mu_s} (sans dimension) : Réponse du ratio de la taille sur la biomasse aérienne à l'ombrage pour l'espèce s</p> <p>$HBR_{mu_{N_s}}$ (sans dimension) : Réponse du ratio de la taille sur la biomasse aérienne au stress azoté pour l'espèce s</p> <p>$WstressEffectHBR_{dsi}$ (sans dimension) : Effet du stress hydrique sur le ratio de la taille sur la biomasse aérienne pour la plante i au jour d</p>
	40.	<p>If $WstressEffectHBR_{dsi} \geq 1$ and $NstressEffectHBR_{dsi} \geq 1$ and $ShadeEffectHBR_{dsi} \geq 1$ Then $effectHBR_{dsi} = \max(WstressEffectHBR_{dsi}; NstressEffectHBR_{dsi}; ShadeEffectHBR_{dsi})$</p> <p>Else if $WstressEffectHBR_{dsi} \geq 1$ and $NstressEffectHBR_{dsi} \geq 1$ and $ShadeEffectHBR_{dsi} < 1$ Then $effectHBR_{dsi} = \max(WstressEffectHBR_{dsi}; NstressEffectHBR_{dsi}) \cdot ShadeEffectHBR_{dsi}$</p> <p>Else if $WstressEffectHBR_{dsi} \geq 1$ and $NstressEffectHBR_{dsi} < 1$ and $ShadeEffectHBR_{dsi} \geq 1$ Then $effectHBR_{dsi} = \max(WstressEffectHBR_{dsi}; ShadeEffectHBR_{dsi}) \cdot NstressEffectHBR_{dsi}$</p> <p>Else if $WstressEffectHBR_{dsi} < 1$ and $NstressEffectHBR_{dsi} \geq 1$ and $ShadeEffectHBR_{dsi} \geq 1$ Then $effectHBR_{dsi} = \max(ShadeEffectHBR_{dsi}; NstressEffectHBR_{dsi}) \cdot WstressEffectHBR_{dsi}$</p> <p>Else if $WstressEffectHBR_{dsi} < 1$ and $NstressEffectHBR_{dsi} < 1$ and $ShadeEffectHBR_{dsi} \geq 1$ Then $effectHBR_{dsi} = \min(WstressEffectHBR_{dsi}; NstressEffectHBR_{dsi}) \cdot ShadeEffectHBR_{dsi}$</p> <p>Else if $WstressEffectHBR_{dsi} < 1$ and $NstressEffectHBR_{dsi} \geq 1$ and $ShadeEffectHBR_{dsi} < 1$ Then $effectHBR_{dsi} = \min(WstressEffectHBR_{dsi}; ShadeEffectHBR_{dsi}) \cdot NstressEffectHBR_{dsi}$</p> <p>Else if $WstressEffectHBR_{dsi} \geq 1$ and $NstressEffectHBR_{dsi} < 1$ and $ShadeEffectHBR_{dsi} < 1$ Then $effectHBR_{dsi} = \min(ShadeEffectHBR_{dsi}; NstressEffectHBR_{dsi}) \cdot WstressEffectHBR_{dsi}$</p> <p>If $WstressEffectHBR_{dsi} < 1$ and $NstressEffectHBR_{dsi} < 1$ and $ShadeEffectHBR_{dsi} < 1$ Then $effectHBR_{dsi} = \min(WstressEffectHBR_{dsi}; NstressEffectHBR_{dsi}; ShadeEffectHBR_{dsi})$</p>	<p>$effectHBR_{dsi}$ (sans dimension) : Effet combiné de l'ombrage et des stress hydrique et azoté sur le ratio de la taille sur la biomasse aérienne pour la plante i au jour d</p> <p>$HBR_{mu_{w_{sx}}}$ (sans dimension) : Réponse du ratio de la taille sur la biomasse aérienne au stress hydrique pour l'espèce s au stade x</p>
	41.	$HBR_{dsi} = HBR0_s \cdot effectHBR_{dsi}$ $H_{dsi} = HBR_{dsi} \cdot ABM_{dsi}^{b_{HBR_s}}$	<p>H_{dsi} (cm) : Taille de la plante i au jour d</p>

4 Discussion

4.1 Une étude originale et des connaissances nouvelles sur la réponse morphologique des adventices au stress hydrique

4.1.1 Une étude originale

4.1.1.1 Des nouveautés scientifiques

Le présent rapport a permis de caractériser les réponses morphologiques post-levée de 7 espèces (dont 5 adventices et 2 cultivées) au stress hydrique. Le travail réalisé est particulièrement novateur, dans la mesure où la majorité des travaux qui s'intéressent à la réponse des adventices au stress hydrique se concentrent sur les phases de germination et d'émergence (Singh *et al.*, 2022). À notre connaissance, aucune étude n'avait auparavant caractérisé les réponses post-levée d'un aussi grand nombre d'espèces adventices au stress hydrique (Singh *et al.*, 2022). Seuls les travaux de Moreau *et al.* (2022) ont analysé la réponse post-levée de 3 espèces adventices (expérience de 2017) et d'autres travaux ont étudié la réponse d'une espèce adventice isolément (Chahal *et al.*, 2018 ; Monaco *et al.*, 2005).

L'étude exposée dans ce rapport permet donc de compléter les connaissances existantes en caractérisant les réponses des adventices face à une limitation en eau. Cela est d'autant plus crucial que le changement climatique intensifie les épisodes de stress hydrique et modifie les modalités de compétition pour l'eau entre cultures et adventices (Patterson, 1995 ; Wright *et al.*, 2005).

4.1.1.2 Un protocole innovant

Le protocole expérimental mis en œuvre préalablement au stage consiste à cultiver les plantes individuellement en conditions minérales et lumineuses non limitantes et avec différents niveaux de disponibilité en eau, afin d'induire une gamme de niveaux de stress hydrique. L'expérience est originale, car elle mime la compétition pour l'eau de manière indirecte, en considérant qu'une plante réagit de la même manière au stress hydrique que celui-ci soit induit par la compétition avec des plantes voisines, par de faibles quantités d'eau dans le sol ou par les deux simultanément.

En effet, afin de caractériser la compétition pour les ressources entre plantes cultivées et adventices, la plupart des protocoles utilisés visent à confronter directement les plantes cultivées et adventices au champ ou en plateformes expérimentales, en jouant par exemple sur la densité relative ou sur la proportion entre espèces adventices et cultivées (Maxwell et O'Donovan, 2007 ; Rejmánek *et al.*, 1989). Si ces expériences permettent de quantifier les conséquences simultanées des compétitions pour l'eau, l'azote et la lumière sur le rendement de la culture (Swanton *et al.*, 2015), elles ne permettent néanmoins pas de quantifier les conséquences de la compétition pour l'eau seule sur la morphologie des plantes.

D'autres travaux confrontent les plantes adventices et/ou cultivées à deux ou trois niveaux de disponibilité en eau en conditions contrôlées (Noda *et al.*, 2004 ; Monaco *et al.*, 2005), mais l'étendue de la gamme testée n'est généralement pas suffisante pour représenter l'évolution des variables morphologiques en fonction de la disponibilité en eau.

4.1.1.3 Un nouvel indice de stress utilisé pour l'analyse des données expérimentales

L'analyse des données expérimentales réalisée dans ce rapport montre un manque de robustesse de la FTSW. En effet, la surface foliaire spécifique (SLA) est plus sensible à la FTSW sur l'expérience de 2021 que sur celle de 2017 pour une espèce donnée. Cela pourrait s'expliquer par une exposition plus brutale des plantes en 2021 à la contrainte hydrique : lors de la phase sur tabliers, les plantes bénéficiaient d'une disponibilité maximale en eau en 2021 (100% de la réserve utile), contre un remplissage partiel de la réserve utile en 2017 (80%). Ainsi, en 2017, il est possible que les plantes aient pu s'acclimater à un environnement déjà contraint en eau avant la mise en place des traitements hydriques différenciés et aient su mieux résister (Basu *et al.*, 2016). Une légère différence de stades phénologiques au début des traitements hydriques pourrait aussi expliquer la réaction différenciée des plantes à la FTSW : en effet, la quantité d'eau totale

transpirable dans le sol pour une plante, utilisée pour le calcul de la FTSW, varie en particulier selon les stades phénologiques des plantes (Lacape *et al.*, 1998 ; Zhang *et al.*, 2015).

Afin de pallier l'instabilité des réponses des variables morphologiques à la FTSW, ce rapport propose un nouvel indice de stress hydrique pour les expérimentations, qui prend en compte la physiologie de la plante. Cette démarche est tout à fait originale, dans la mesure où de nombreux travaux choisissent d'utiliser des indices de stress basés sur la disponibilité en eau du sol : potentiel osmotique de la solution, potentiel hydrique du sol et FTSW (Singh *et al.*, 2022).

Il existe néanmoins un certain nombre d'études qui ont proposé des indices de stress alternatifs, basés sur la physiologie végétale. Par exemple, les travaux de Zhang *et al.* (2015) sur le blé tendre d'hiver ont montré que l'usage d'un indice de stress basé à la fois sur la disponibilité en eau et sur la distribution des racines est au moins aussi efficace que le recours à la FTSW pour caractériser le statut hydrique des plantes et la réaction de variables au stress hydrique (potentiel hydrique des feuilles, conductance stomatique, rendement en grains). De même, les travaux de Rienh et Scholasch (2019) ont montré que le potentiel hydrique foliaire est un excellent indice candidat pour quantifier le stress hydrique chez la vigne. De nouvelles études seraient nécessaires, afin de comparer la pertinence d'indices basés sur la physiologie de la plante ou sur la disponibilité en eau du sol pour quantifier le stress hydrique.

4.1.2 Des connaissances nouvelles sur l'écologie comparative de la réponse morphologique d'une gamme d'espèces adventices et cultivées au stress hydrique

4.1.2.1 Des différences entre espèces, mais des tendances génériques : réduire la demande et augmenter le prélèvement en eau

Les 4 variables morphologiques ont toutes répondu à une variation de disponibilité en eau. Parmi elles, la seule variable impactée pour tous les couples *espèce x stade* est la surface foliaire spécifique (SLA), qui diminue fortement en réponse au stress hydrique. Ces résultats sont cohérents avec ceux de la littérature : le stress hydrique induit une baisse de la surface des feuilles par unité de biomasse foliaire, ce qui réduit la demande en eau pour la photosynthèse (Monaco *et al.*, 2005 ; Poorter *et al.*, 2009 ; Zhou *et al.*, 2020).

Le ratio hauteur sur biomasse aérienne (HBR) est quant à lui impacté pour 92 % des combinaisons *espèce x stade*, avec une forte augmentation avec le stress hydrique. Nos résultats suggèrent que la biomasse aérienne diminue plus fortement que la hauteur face au stress hydrique. À notre connaissance, seuls les travaux de Moreau *et al.* (2022) ont analysé la réponse du HBR à la disponibilité en eau (sur l'expérience de 2017), et leurs résultats sont similaires à ceux obtenus dans ce rapport (sur l'expérimentation de 2021).

Le ratio biomasse racinaire sur biomasse totale (RBR) est impacté pour seulement 62 % des combinaisons *espèce x stade*. Lorsqu'il est affecté, le RBR augmente toujours en réponse au stress hydrique. Selon la théorie de l'équilibre fonctionnel (Brouwer, 1962), la plante alloue plus de biomasse au compartiment qui prélève la ressource la plus limitante. En cas de stress hydrique, l'eau devient la ressource la plus limitante pour le développement et la croissance, ce qui justifie l'allocation prioritaire de biomasse aux racines (au détriment du compartiment aérien) pour explorer profondément et latéralement le profil de sol (Carretero *et al.*, 2014). Ce phénomène a aussi été mis en évidence dans le cas d'une limitation en azote (Pointurier *et al.*, 2021).

Selon les espèces testées, nos résultats montrent que le ratio biomasse foliaire sur biomasse aérienne (LBR) peut soit augmenter (2 cas sur 13), soit diminuer (7 cas sur 13) soit ne pas être modifié (4 cas sur 13) en réponse au stress hydrique. Ces résultats sont partiellement cohérents avec la littérature, qui montre que le LBR peut soit être augmenté (Chahal *et al.*, 2018), soit être non impacté (Lu *et al.*, 2014 ; Oliveira *et al.*, 2018) par le stress hydrique, mais aucune étude ne montre une diminution du LBR en réponse au stress hydrique à notre connaissance.

4.1.2.2 Pas de spécificité selon le statut culture/adventice, mais selon le clade

Nos résultats n'ont pas mis en évidence de différence de comportement liée au statut adventice ou culture des espèces. Si ces tendances sont confirmées avec un échantillon d'espèces plus étendu, alors la

sélection variétale n'a pas modifié particulièrement la réponse morphologique des plantes au stress hydrique. En revanche, sur plusieurs variables, nos résultats montrent une réponse au stress hydrique différente entre monocotylédones et dicotylédones.

Pour la SLA, la diminution est visible dès les faibles niveaux de stress pour les monocotylédones, alors que la réaction est tardive et brutale pour les dicotylédones. De plus, lorsqu'il est impacté, le LBR diminue systématiquement chez les monocotylédones, alors qu'il réagit de manière variable chez les dicotylédones. Cette différence de comportement concorde avec les travaux de Barlow (1986) et de Rozema (1991), qui montrent que les monocotylédones présentent de forts mécanismes d'adaptation au stress hydrique. En comparaison aux dicotylédones, ils remarquent notamment (1) une expansion moins rapide des feuilles et (2) une adaptation osmotique plus forte chez les monocotylédones.

Les résultats de ce rapport montrent aussi que le RBR est particulièrement augmenté chez les plantes dicotylédones en conditions de stress hydrique. En conditions hydriques non stressantes, les dicotylédones allouent en général une plus grande part de leur biomasse aérienne aux feuilles par rapport aux monocotylédones (Colbach *et al.*, 2020, Poorter *et al.*, 2012).

La réponse clade-dépendante des variables morphologiques au stress hydrique reste néanmoins peu documentée. Des études complémentaires sont nécessaires pour caractériser les traits propres à chacun des clades et pouvant expliquer les variations dans les réponses morphologiques observées.

4.1.2.3 Des spécificités selon le stade de croissance

En plus des différences entre espèces qui sont liées notamment aux clades, la réponse morphologique était parfois différente selon les stades phénologiques. C'est notamment le cas du LBR, qui augmente de manière significative avec le stress hydrique uniquement lorsque les espèces testées ont atteint le stade reproducteur. De plus, la réponse du HBR au stress hydrique se renforce : elle est plus marquée aux stades tardifs. La plus forte modification de l'allocation de biomasse aux stades tardifs en réponse au stress hydrique a également été mise en évidence dans les travaux de Poorter *et al.* (2012). Selon eux, la modification des ratios d'allocation est moins visible aux stades initiaux afin de protéger la plante et de faciliter la reprise normale de la croissance et du développement après l'évènement de stress.

Au contraire, la SLA est d'autant moins sensible au stress hydrique que les plantes atteignent des stades tardifs. Cette tendance concorde avec les résultats de la bibliographie, qui montrent une plus forte sensibilité de la SLA après la levée et au stade végétatif qu'au stade reproducteur (Munamava et Riddoch, 2001).

4.2 Un module de compétition pour l'eau pensé pour FLORSYS

4.2.1 Un nouveau module qui s'inscrit dans l'esprit du modèle FLORSYS

Avec le module de compétition pour l'eau, FLORSYS devient le premier modèle qui simule les effets des systèmes de culture sur la dynamique des plantes cultivées et des adventices à représenter la compétition pour les trois ressources principales : la lumière (Munier-Jolain *et al.*, 2014), l'azote (Moreau *et al.*, 2021) et l'eau (dans ce rapport). En effet, la plupart des modèles qui simulent la dynamique des adventices s'intéressent surtout à la compétition pour la lumière (Renton et Chauhan, 2017).

Ce nouveau module s'inscrit dans les objectifs du modèle FLORSYS, car il permettra d'améliorer la robustesse des projections de flore (adventice et cultivée) dans les systèmes de grandes cultures en contexte de changement climatique, déjà entamée dans d'autres études mobilisant FLORSYS (Cavan *et al.*, 2020).

Ensuite, d'un point de vue technique également, le nouveau module s'inscrit parfaitement dans l'esprit de FLORSYS. Comme pour le module de compétition pour l'azote (Moreau *et al.*, 2021), seuls 7 nouveaux paramètres espèce-dépendants (et parfois stade-dépendants) sont introduits dans FLORSYS par le nouveau module de compétition pour l'eau. Cette logique de minimisation du nombre de paramètres est recherchée dans les modules intégrés à FLORSYS : par exemple, pour construire le cycle de vie des espèces adventices et cultivées, plusieurs paramètres sont estimés par des relations fonctionnelles (Colbach *et al.*, 2020 ; Gardarin *et al.*, 2012). Ainsi, FLORSYS est capable de représenter un grand nombre de processus biophysiques à faible

coût et temps calcul, tout en restant générique et crédible dans les sorties proposées : ces caractéristiques sont indispensables pour un modèle mécaniste (Holst *et al.*, 2007).

4.2.2 Des hypothèses simplificatrices

La construction du module a nécessité d'introduire quelques hypothèses simplificatrices.

(1) Certaines hypothèses ont été réalisées à propos du fonctionnement des plantes. Dans FLORSYS, la croissance racinaire des plantes est considérée comme symétrique (indépendante de la localisation de l'eau), alors que les racines s'étendent préférentiellement en direction des zones du sol les plus humides : c'est l'hydrotropisme (Maurel et Nacry, 2020). De plus, les effets du stress hydrique sur la croissance des plantes ont été soit simplifiés, soit modélisés de manière indirecte. Par exemple, les effets du stress hydrique sur la photosynthèse sont modélisés de manière simplifiée. À l'image des hypothèses faites dans le modèle STICS (Brisson *et al.*, 2008), le nouveau module considère que le stress hydrique a un effet négatif sur la photosynthèse, proportionnel et identique pour toutes les espèces.

(2) D'autres hypothèses sur les flux d'eau dans le sol découlent du couplage réalisé avec le module sol de STICS pour calculer la quantité d'eau présente dans les voxels de sols (Brisson *et al.*, 2008). STICS considère que l'eau est équirépartie sur un même horizon : cette information est alors transmise à FLORSYS en début de journée. Or, à la fin de la journée précédente, la quantité d'eau résiduelle dans les voxels d'une même couche FLORSYS variait en fonction de l'intensité des prélèvements. L'eau est donc considérée comme très mobile latéralement, ce qui n'est pas réaliste par rapport aux observations de la bibliographie (Jarvis, 2007).

Néanmoins, ces hypothèses restent acceptables, car l'objectif de FLORSYS n'est pas de représenter ces phénomènes de manière très précise à l'échelle de la plante, mais plutôt de donner une vision de l'évolution pluriannuelle de la flore adventice et cultivée dans les systèmes de culture (Colbach *et al.*, 2021). Ces simplifications permettent aussi de continuer à représenter tous les processus au pas de temps journalier sur plusieurs années, sans trop augmenter la durée des simulations.

4.3 Limites et perspectives

4.3.1 De nouvelles expériences à réaliser

L'étude conduite permet certes d'améliorer le modèle FLORSYS, mais elle comporte quelques limites :

- Expérimentales : L'expérience de 2021 mériterait d'être reconduite pour paramétrer davantage d'espèces, (1) en testant de nouvelles espèces et (2) en testant à nouveau les espèces n'ayant pas atteint le stade reproducteur ou ayant rencontré des obstacles à la croissance (taille des pots, oïdium) ;
- Liées à la définition de l'indice de stress utilisé pour le paramétrage : S'il est évident que la FTSW ne permet pas de caractériser le stress hydrique de manière robuste (non-stabilité des réponses entre les deux années), il serait pertinent de valider la stabilité des réponses des variables morphologiques au nouvel indice de stress sur une autre expérimentation. En effet, la gamme de traitements hydriques testée en 2017 ne permet pas de déterminer les valeurs des variables en conditions non stressées, et donc de calculer l'indice de stress. Les séries d'expériences à venir devront donc valider la définition de cet indice de stress, en réutilisant quelques espèces déjà testées dans la manipulation de 2021.

4.3.2 Simulations avec la nouvelle version de FLORSYS

Le module sera mis à l'épreuve de simulations mobilisant des systèmes historiques de la plateforme de Dijon-Bretenières, utilisés en routine pour l'évaluation du modèle. Deux séries de tests seront réalisées :

- Une première démarche consiste à analyser la sensibilité des sorties de FLORSYS aux précipitations et à la disponibilité en eau du sol. En testant plusieurs scénarios de pluie, cette démarche permettra de vérifier (1) le bon fonctionnement élémentaire du module (par exemple, la mort des plantes dans des simulations sans pluie) et (2) la cohérence des résultats obtenus (les sorties varient-elles dans le sens attendu ?) ;

- Une démarche complémentaire consiste à comparer les sorties des deux versions de FLORSYS (avec ou sans le nouveau module), à partir des mêmes entrées (stock semencier et conditions pédoclimatiques identiques). Les apports du module de compétition pour l'eau pourront ainsi être quantifiés, comme l'équipe l'a fait dans le passé pour l'ajout du module « système racinaire » (Pointurier *et al.*, 2021) ou « prédation » (Perthame *et al.*, 2023).

4.3.3 Un modèle amélioré pour l'évaluation et la conception de systèmes de culture en contexte de changement climatique

La version améliorée de FLORSYS sera entre autres utilisée comme outil d'aide à la construction de systèmes de culture lors d'ateliers participatifs avec des agriculteurs et des techniciens de chambres d'agriculture et d'instituts techniques (Queyrel *et al.*, 2023). Ces ateliers viseront à repenser les systèmes de culture actuels en contexte de changement climatique, de manière à y inclure des stratégies de gestion de la flore adventice (1) identifiées comme étant les plus durables possibles et (2) adaptées aux objectifs (rendement / rendement et bas niveau d'intrants...) et contraintes (pédoclimat, type de flore, types de systèmes de culture...) des agriculteurs. Il s'agit en particulier de réduire voire de supprimer les herbicides au profit de combinaisons d'une diversité de leviers, visant notamment à maximiser la régulation biologique des adventices, et ce sans compromettre la rentabilité économique des exploitations. La performance des systèmes de culture innovants sera évaluée par des simulations avec FLORSYS.

Conclusion

Au travers d'une double approche associant (1) analyse de données expérimentales et (2) modélisation (basée sur la construction / réadaptation de formalismes préexistants), ce rapport propose une description mathématique détaillée d'un nouveau module de compétition pour l'eau créé sur mesure pour FLORSYS.

L'analyse des données expérimentales a dans un premier temps mis en évidence une grande diversité de réponses morphologiques entre espèces adventices et cultivées au stress hydrique, principalement clade- et stade-dépendante. Toutes les variables morphologiques ne réagissent pas de la même manière au stress hydrique : si certaines réagissent fortement et selon le même schéma pour toutes les espèces concernées (surface foliaire spécifique, ratio hauteur sur biomasse aérienne et ratio d'allocation de biomasse aux racines), le ratio de biomasse foliaire sur biomasse aérienne varie de manière différenciée selon les couples *espèce x stade*. Suite à l'analyse des données, le module de compétition pour l'eau a pu être construit.

Dans sa première partie, il simule l'état hydrique du sol et le prélèvement en eau des plantes. Dans ce cadre, il a été couplé à un modèle existant (le module sol de STICS) et il intègre des formalismes réadaptés d'autres modèles (Virtual Grassland, autres modules de FLORSYS). La seconde partie du module consiste quant à elle à modéliser les conséquences du stress hydrique à deux niveaux :

- sur la photosynthèse, en reprenant un formalisme d'un autre modèle (STICS) ;
- sur la morphologie des plantes, à partir de l'analyse des données expérimentales qui a permis de définir (1) des équations génériques (valables pour toutes les espèces) et (2) des valeurs de paramètres espèce- et stade-dépendants.

Ainsi, le nouveau module de compétition pour l'eau est le résultat d'une combinaison d'un grand nombre de sources de formalismes et de plusieurs couplages. Il se base sur des variables déjà présentes dans FLORSYS et est adapté à l'architecture de FLORSYS.

FLORSYS devient le premier de sa catégorie à représenter de manière simultanée la compétition pour les trois ressources principales nécessaires à l'intégrité des plantes adventices et cultivées : l'eau, la lumière et l'azote. La nouvelle version du modèle devra être mise à l'épreuve de simulations sur des systèmes de culture existants et validée. Espérée plus robuste pour projeter l'évolution des systèmes de culture en contexte de changement climatique, la nouvelle version de FLORSYS sera utilisée à court terme dans le cadre d'une thèse visant à étudier les impacts du changement climatique sur la nuisibilité adventice en grandes cultures.

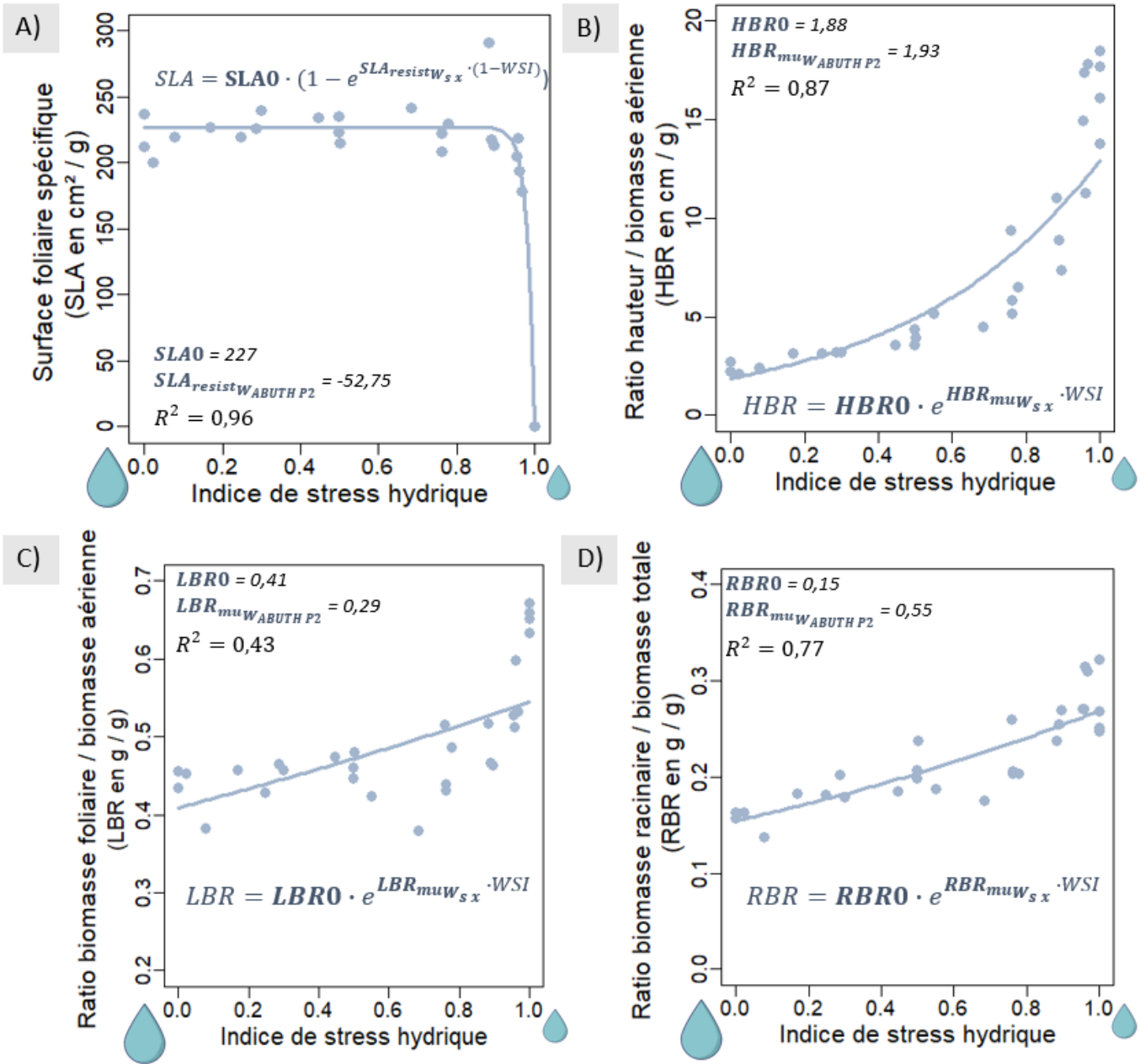
Bibliographie

- Adeux G., Vieren E., Carlesi S., Bàrberi P., Munier-Jolain N., et Cordeau S.** 2019. Mitigating crop yield losses through weed diversity. *Nature Sustainability*, 2 (11), p. 1018-1026. DOI : 10.1038/s41893-019-0415-y
- AGRESTE.** 2022. *Graph'Agri 2022*. Ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté Alimentaire. 12 p.
- Allan R., Pereira L., et Smith M.** 1998. Chapter 6 - ETC - Single crop coefficient (Kc). Dans : *Crop evapotranspiration-Guidelines for computing crop water requirements-FAO Irrigation and drainage*, paper 56.
- Anjum S., Ashraf U., Zohaib A., Tanveer M., Naeem M., Ali I., Tabassum T., et Nazir U.** 2017. Growth and developmental responses of crop plants under drought stress: A review. *Zemdirbyste-Agriculture*, 104, 10 p. DOI: 10.13080/z-a.2017.104.034
- ANSES.** 2023. S-métolachlore : vers l'interdiction des principaux usages pour préserver la qualité des eaux souterraines.
- Aschehoug E.T., Brooker R., Atwater D.Z., Maron J.L., et Callaway R.M.** 2016. The Mechanisms and Consequences of Interspecific Competition Among Plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47(1), p. 263-281.
- Aubertot J.-N., Guichard L., Jouy L., Mischler P., Omon B., Petit M.-S., Pleyber É., Reau R., et Seiler A.** 2011. Guide pratique pour la conception de systèmes de culture plus économes en produits phytosanitaires. Plan ECOPHYTO 2018.
- Barlow E.W.R.** 1986. Water Relations of Expanding Leaves. *Functional Plant Biology*, 13(1), p. 45-58. DOI: 10.1071/pp9860045
- Basu S., Ramegowda V., Kumar A., et Pereira A.** 2016. Plant adaptation to drought stress. *F1000Research*, 5, p. F1000 Faculty Rev-1554. DOI : 10.12688/f1000research.7678.1
- Bond W. et Grundy A.C.** 2001. Non-chemical weed management in organic farming systems. *Weed Research*, 41 (5), p. 383-405. DOI : 10.1046/j.1365-3180.2001.00246.x
- Brisson N., Launay M., Mary B., et Beaudoin N.** 2008. *Conceptual basis, formalisations and parameterization of the STICS crop model*. Versailles : Quae Editions, 297 p. ISBN 978-2-7592-0169-3 (Update Sciences & technologies).
- Brisson N., Seguin B., et Bertuzzi P.** 1992. Agrometeorological soil water balance for crop simulation models. *Agricultural and Forest Meteorology*, 59 (3), p. 267-287. DOI : 10.1016/0168-1923(92)90097-N
- Brouwer R.** 1962. Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 10 (5), p. 399-408. DOI : 10.18174/njas.v10i5.17581
- Carretero R., Bert F.E., et Podestá G.** 2014. Maize Root Architecture and Water Stress Tolerance: An Approximation from Crop Models. *Agronomy Journal*, 106 (6), p. 2287-2295. DOI : 10.2134/agronj14.0214
- Cavan N., Castel T., Pergaud J., Angevin F., et Colbach N.** 2020. Et demain? Robustesse des stratégies innovantes de gestion des adventices face au changement climatique. *Innovations Agronomiques*, 81, p. 209. DOI : 10.15454/fqye-3778
- Cavan N., Omon B., Dubois S., Toqué C., Van Inghelandt B., Queyrel W., Colbach N., et Angevin F.** 2023. Model-based evaluation in terms of weed management and overall sustainability of cropping systems designed with three different approaches. *Agricultural Systems*, 208, p. 103637. DOI : 10.1016/j.agsy.2023.103637
- Chahal P.S., Irmak S., Jugulam M., et Jhala A.J.** 2018. Evaluating Effect of Degree of Water Stress on Growth and Fecundity of Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) Using Soil Moisture Sensors. *Weed Science*, 66(6), 8 p. DOI: 10.1017/wsc.2018.47
- Chen L.H., Mederski H.J., et Curry R.B.** 1971. Water Stress Effects on Photosynthesis and Stem Diameter in Soybean Plants. *Crop Science*, 11 (3). DOI : 10.2135/cropsci1971.0011183X001100030036x
- Chhokar R., Sharma R., Sharma I.** 2012. Weed Management strategies in wheat - A review. *Journal of Wheat Research*, 4(2)
- Claveirole C.** 2016. La transition agroécologique : défis et enjeux. Journal officiel de la République Française
- Colbach N.** 2010. Modelling cropping system effects on crop pest dynamics: How to compromise between process analysis and decision aid. *Plant Science*, 179, p. 1-13. DOI : 10.1016/j.plantsci.2010.04.009
- Colbach N., Biju-Duval L., Gardarin A., Granger S., Guyot S.H.M., Mézière D., Munier-Jolain N.M., et Petit S.** 2014a. The role of models for multicriteria evaluation and multiobjective design of cropping systems for managing weeds. *Weed Research*, 54 (6), p. 541-555. DOI : 10.1111/wre.12112
- Colbach N., Colas F., Cordeau S., Maillot T., Queyrel W., Villerd J., Moreau D.** 2021. The FLORSYS crop-weed canopy model, a tool to investigate and promote agroecological weed management. *Field Crops Research*, 261. DOI: 10.1016/j.fcr.2020.108006
- Colbach N., Collard A., Guyot S.H.M., Mézière D., et Munier-Jolain N.** 2014b. Assessing innovative sowing patterns for integrated weed management with a 3D crop:weed competition model. *European Journal of Agronomy*, 53, p. 74-89.
- Colbach N. et Cordeau S.** 2022. Are No-Till Herbicide-Free Systems Possible? A Simulation Study. *Frontiers in Agronomy*, 4 (823069), p. 21. DOI: 10.3389/fagro.2022.823069
- Colbach N. et Cordeau S.** 2018. Reduced herbicide use does not increase crop yield loss if it is compensated by alternative preventive and curative measures. *European Journal of Agronomy*, 94, p. 67-78. DOI : 10.1016/j.eja.2017.12.008
- Colbach N., Gardarin A., et Moreau D.** 2019. The response of weed and crop species to shading: Which parameters explain weed impacts on crop production? *Field Crops Research*, 238, p. 45-55. DOI : 10.1016/j.fcr.2019.04.008
- Colbach N., Munier-Jolain N., Dugué F., Gardarin A., Strbik F., et Moreau D.** 2020. The response of weed and crop species to shading. How to predict their morphology and plasticity from species traits and ecological indexes? *European Journal of Agronomy*, 121, p. 126158. DOI : 10.1016/j.eja.2020.126158

- COLUMA.** 1983. Biologie, Ecologie et répartition des principales mauvaises herbes de France. Paris : Comité Français de Lutte Contre les Mauvaises Herbes, 47 p.
- Commission Européenne.** 2020. Stratégie de la ferme à la table : pour un système alimentaire juste, sain et respectueux de l'environnement. Initiative du Pacte Vert pour l'Europe.
- Deytieux V., Munier-Jolain N., et Caneill J.** 2016. Assessing the sustainability of cropping systems in single- and multi-site studies. A review of methods. *European Journal of Agronomy*, 72, p. 107-126. DOI : 10.1016/j.eja.2015.10.005
- Dinpashoh Y., Jahanbakhsh-Asl S., Rasouli A.A., Foroughi M., et Singh V.P.** 2019. Impact of climate change on potential evapotranspiration (case study: west and NW of Iran). *Theoretical and Applied Climatology*, 136(1), p. 185-201
- Dodd I. et Kudoyarova G.** 2021. Water Uptake in Drying Soil: Balancing Supply and Demand. Dans : *The Root Systems in Sustainable Agricultural Intensification*, p. 245-270. DOI : 10.1002/9781119525417.ch9
- Dusenge M.E., Duarte A.G., et Way D.A.** 2019. Plant carbon metabolism and climate change: elevated CO₂ and temperature impacts on photosynthesis, photorespiration and respiration. *New Phytologist*, 221 (1), p. 32-49. DOI : 10.1111/nph.15283
- Farooq M., Wahid A., Kobayashi N., Fujita D., et Basra S.M.A.** 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*, 29 (1), p. 185-212. DOI : 10.1051/agro:2008021
- Flessner M.L., Ian C. Burke, J. Anita Dille, Wesley J. Everman, Mark J. VanGessel, Breanne Tidemann, Misha R. Manuchehri, Nader Soltani, et Peter H. Sikkema.** 2021. Potential wheat yield loss due to weeds in the United States and Canada. *Weed technology*, 35 (6), p. 916-923. DOI : 10.1017/wet.2021.78
- Gardarin A., Dürr C., et Colbach N.** 2012. Modeling the dynamics and emergence of a multispecies weed seed bank with species traits. *Ecological Modelling*, 240, p. 123-138. DOI : 10.1016/j.ecolmodel.2012.05.004
- Ge T., Sui F., Bai L., Tong C., et Sun N.** 2012. Effects of water stress on growth, biomass partitioning, and water-use efficiency in summer maize (*Zea mays* L.) throughout the growth cycle. *Acta Physiologiae Plantarum*, 34(3), p. 1043-1053.
- Gill J.P.K., Sethi N., et Mohan A.** 2017. Analysis of the glyphosate herbicide in water, soil and food using derivatising agents. *Environmental Chemistry Letters*, 15 (1), p. 85-100. DOI : 10.1007/s10311-016-0585-z
- Gleick P.H.** 1989. Climate change, hydrology, and water resources. *Reviews of Geophysics*, 27 (3), p. 329-344.
- Guswa A.J.** 2005. Soil-moisture limits on plant uptake: An upscaled relationship for water-limited ecosystems. *Advances in Water Resources*, 28 (6), p. 543-552. DOI : 10.1016/j.advwatres.2004.08.016
- Harker K.N. et O'Donovan J.T.** 2013. Recent Weed Control, Weed Management, and Integrated Weed Management. *Weed Technology*, 27 (1), p. 1-11. DOI : 10.1614/WT-D-12-00109.1
- Hastie T.J. et Chambers J.M., éd.** 1992. *Statistical models in S.* Pacific Grove : Wadsworth & Brooks/Cole
- Hatfield J.L. et Prueger J.H.** 2015. Temperature extremes: Effect on plant growth and development. *Weather and Climate Extremes*, 10, p. 4-10. DOI : 10.1016/j.wace.2015.08.001
- Hill M.O., Mountford J.O., Roy D.B., et Bunce R.G.H.** 1999. *Ellenberg's indicator values for British plants. ECOFACT Volume 2 Technical Annex.* Huntingdon : Institute of Terrestrial Ecology, 46 p. ISBN 978-1-870393-48-5
- Holst N., Rasmussen I.A., et Bastiaans L.** 2007. Field weed population dynamics: a review of model approaches and applications. *Weed Research*, 47 (1), p. 1-14. DOI : 10.1111/j.1365-3180.2007.00534.x
- Hoogland J.C., Feddes R.A., et Belmans C.** 1981. Root water uptake model depending on soil water pressure head and maximum extraction rate. Dans : *International Symposium on Water supply and irrigation in the open and under protected cultivation. Wageningen (Netherlands). ISHS Acta Horticulturae.*
- Horvath D.P., Clay S.A., Swanton C.J., Anderson J.V., et Chao W.S.** 2023. Weed-induced crop yield loss: a new paradigm and new challenges. *Trends in Plant Science*, 28 (5), p. 567-582. DOI : 10.1016/j.tplants.2022.12.014
- Hupet F., Lambot S., Feddes R.A., van Dam J.C., et Vanclooster M.** 2003. Estimation of root water uptake parameters by inverse modeling with soil water content data. *Water Resources Research*, 39 (11). DOI : 10.1029/2003WR002046
- Jamali K. et Ali S.** 2008. Yield and yield components with relation to plant height in semi-dwarf wheat. *Pakistan Journal of Botany*, 40, p. 1805-1808.
- Jarvis N.J.** 2007. A review of non-equilibrium water flow and solute transport in soil macropores: principles, controlling factors and consequences for water quality. *European Journal of Soil Science*, 58 (3), 24 p. DOI: 10.1111/j.1365-2389.2007.00915.x
- Javaux M., Couvreur V., Vanderborght J., et Vereecken H.** 2013. Root Water Uptake: From Three-Dimensional Biophysical Processes to Macroscopic Modeling Approaches. *Vadose Zone Journal*, 12(4). DOI : 10.2136/vzj2013.02.0042
- Jiang T., Liu J., Gao Y., Sun Z., Chen S., Yao N., Ma H., Feng H., Yu Q., et He J.** 2020. Simulation of plant height of winter wheat under soil Water stress using modified growth functions. *Agricultural Water Management*, 232.
- de Jong van Lier Q., Logsdon S.D., Pinheiro E.A.R., et Gubiani P.I.** 2022b. Plant available water. Dans : *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences.* Elsevier DOI : 10.1016/B978-0-12-822974-3.00043-4
- Karamanos A.J.** 1978. Water Stress and Leaf Growth of Field Beans (*Vicia faba* L.) in the Field: Leaf Number and Total Leaf Area. *Annals of Botany*, 42 (6), p. 1393-1402. DOI : 10.1093/oxfordjournals.aob.a085586
- Keating B.A., Carberry P.S., Hammer G.L., Probert M.E., Robertson M.J., Holzworth D., Huth N.I., Hargreaves J.N.G., Meinke H., Hochman Z., McLean G., Verburg K., Snow V., Dimes J.P., Silburn M., et Wang E.** 2003. An overview of APSIM, a model designed for farming systems simulatio. *European journal of agronomy.*, 18(3-4). DOI: 10.1016/s1161-0301(02)00108-9
- Khan M. et Haq N.** 2002. Wheat crop yield loss assessment due to weeds. *Sahrad Journal of Agriculture*, 18, p. 449-453.

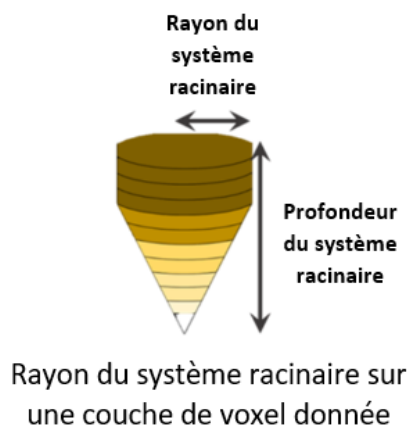
- Lacape M.J., Wery J., et Annerose D.J.M.** 1998. Relationships between plant and soil water status in five field-grown cotton (*Gossypium hirsutum* L.) cultivars. *Field Crops Research*, 57 (1), p. 29-43. DOI : 10.1016/S0378-4290(97)00111-1
- Liebman M. et Gallandt E.R.** 1997. Many Little Hammers: Ecological Management of Crop-Weed Interactions. Dans : *Ecology in Agriculture* (ed LE Jackson), p 291–343.
- Louarn G. et Faverjon L.** 2018. A generic individual-based model to simulate morphogenesis, C-N acquisition and population dynamics in contrasting forage legumes. *Annals of Botany*, 121 (5), p. 875-896. DOI : 10.1093/aob/mcx154
- Lu Y., Wang M., Ge Y., Fu C.-X., et Chang J.** 2014. Response of photosynthetic and growth characteristic of *Mosla chinensis* and congenerous weed *M. scabra* to soil water content. *Russian Journal of Ecology*, 45. DOI: 10.1134/S106741361405018X
- MAA.** 2018. Programme Ambition Bio 2022 : plan d’actions des acteurs de l’agriculture et de l’alimentation en France.
- MASA et MTE.** 2018. *Plan ECOPHYTO II+*. <https://agriculture.gouv.fr/le-plan-ecophyto-quest-ce-que-cest>
- Mathur S., Agrawal D., et Jajoo A.** 2014. Photosynthesis: Response to high temperature stress. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 137, p. 116-126. DOI : 10.1016/j.jphotobiol.2014.01.010
- Maurel C. et Nacry P.** 2020. Root architecture and hydraulics converge for acclimation to changing water availability. *Nature Plants*, 6 (7), p. 744-749. DOI : 10.1038/s41477-020-0684-5
- Maxwell B.D. et O’Donovan J.T.** 2007. Understanding weed-crop interactions to manage weed problems. *Non-chemical weed management: principles, concepts and technology*, , p. 17-33. DOI : 10.1079/9781845932909.0017
- Mézière D., Petit S., Granger S., Biju-Duval L., et Colbach N.** 2015. Developing a set of simulation-based indicators to assess harmfulness and contribution to biodiversity of weed communities in cropping systems. *Ecological Indicators*, 48, p. 157-170.
- Monaco T.A., Johnson D.A., et Crech J.E.** 2005. Morphological and physiological responses of the invasive weed *Isatis tinctoria* to contrasting light, soil-nitrogen and water. *Weed Research*, 45 (6), 7 p. DOI : 10.1111/j.1365-3180.2005.00480.x
- Moreau D., Busset H., Matejcek A., Prudent M., et Colbach N.** 2022. Water limitation affects weed competitive ability for light. A demonstration using a model-based approach combined with an automated watering platform. *Weed Research*, 62 (6), p. 381-392. DOI : 10.1111/wre.12554
- Moreau D., Pointurier O., Perthame L., Beaudoin N., Villerd J., et Colbach N.** 2021. Integrating plant-plant competition for nitrogen into a 3D individual-based model simulating the effects of cropping systems on weed dynamics. *Field Crops Research*, 268 (108166), p. 21. DOI : 10.1016/j.fcr.2021.108166
- MTE.** 2019. Exposition des rivières aux pesticides entre 2015 et 2017. D’après la base Naiades (www.eaufrance.fr)
- Muggeo V.M.R.** 2008. segmented: An R package to Fit Regression Models with Broken-Line Relationships. *Environmental Science*, 8(1), p. 20-25.
- Munamava M. et Riddoch I.** 2001. Response of three sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) varieties to soil moisture stress at different developmental stages. *South African Journal of Plant and Soil*, 18 (2), 5 p. DOI: 10.1080/02571862.2001.10634407
- Munier-Jolain N.M., Collard A., Busset H., Guyot S.H.M., et Colbach N.** 2014. Investigating and modelling the morphological plasticity of weeds. *Field Crops Research*, 155, p. 90-98. DOI : 10.1016/j.fcr.2013.09.018
- Munier-Jolain N.M., Guyot S.H.M., et Colbach N.** 2013. A 3D model for light interception in heterogeneous crop:weed canopies: Model structure and evaluation. *Ecological Modelling*, 250, p. 101-110. DOI : 10.1016/j.ecolmodel.2012.10.023
- Navas M.L. et Violle C.** 2009. Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities? *Community Ecology*, 10 (1), p. 131-137. DOI : 10.1556/ComEc.10.2009.1.15
- Noda H., Muraoka H., et Washitani I.** 2004. Morphological and Physiological Acclimation Responses to Contrasting Light and Water Regimes in *Primula sieboldii*. *Ecological Research*, 19 (3), p. 331-340. DOI : 10.1111/j.1440-1703.2004.00642.x
- Nonami H.** 1998. Plant water relations and control of cell elongation at low water potentials. *Journal of Plant Research*, 111 (3), p. 373-382. DOI : 10.1007/BF02507801
- Ohashi Y., Nakayama N., Saneoka H., et Fujita K.** 2006. Effects of drought stress on photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and stem diameter of soybean plants. *Biologia Plantarum*, 50(1), 4 p. DOI: 10.1007/s10535-005-0089-3
- Oliveira F.S. de, Gama D.R. da S., Dombroski J.L.D., Silva D.V., Filho F. de S.O., Neta T.R., et Souza M.M..** 2018. Competition between cowpea and weeds for water: Effect on plants growth. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias*, 13(1), p. 1-7.
- Pagès L., Pointurier O., Moreau D., Voisin A.-S., et Colbach N.** 2020. Metamodeling a 3D architectural root-system model to provide a simple model based on key processes and species functional groups. *Plant and Soil*, 448 (1), p. 231-251.
- Patterson D.T.** 1995. Effects of Environmental Stress on Weed/Crop Interactions. *Weed Science*, 43 (3), p. 483-490.
- Pereira L.S., Paredes P., Melton F., Johnson L., Mota M., et Wang T.** 2021. Prediction of crop coefficients from fraction of ground cover and height: Practical application to vegetable, field and fruit crops with focus on parameterization. *Agricultural Water Management*, 252(106663).
- Perthame L., Colbach N., Brunel-Muguet S., Busset H., Lilley J.M., Matejcek A., et Moreau D.** 2020. Quantifying the nitrogen demand of individual plants in heterogeneous canopies: A case study with crop and weed species. *European Journal of Agronomy*, 119, p. 126102. DOI : 10.1016/j.eja.2020.126102
- Perthame L., Colbach N., Busset H., Matejcek A., et Moreau D.** 2022. Morphological response of weed and crop species to nitrogen stress in interaction with shading. *Weed Research*, 62 (2), p. 160-171. DOI : 10.1111/wre.12524
- Perthame L., Petit S., et Colbach N.** 2023. Modelling Weed Seed Predation and its Effects on Crop Production Under Contrasted Farming Systems. in press, p. 46. DOI : 10.2139/ssrn.4493770

- Pointurier O., Moreau D., Pagès L., Caneill J., et Colbach N.** 2021. Individual-based 3D modelling of root systems in heterogeneous plant canopies at the multiannual scale. Case study with a weed dynamics model. *Ecological Modelling*, 440 (109376). DOI : 10.1016/j.ecolmodel.2020.109376
- Poorter H., Niinemets Ü., Poorter L., Wright I.J., et Villar R.** 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182 (3), p. 565-588. DOI : 10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x
- Poorter H., Niklas K.J., Reich P.B., Oleksyn J., Poot P., et Mommer L.** 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193(1). DOI: 10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x
- Queyrel W., Inghelandt B., Colas F., Cavan N., Granger S., Guyot B., Reau R., Derrouch D., Chauvel B., Maillot T., et Colbach N.** 2023. Combining expert knowledge and models in participatory workshops with farmers to design sustainable weed management strategies. *Agricultural Systems*, 208 (6), p. 103645. DOI : 10.1016/j.agsy.2023.103645
- Rejmánek M., Robinson G.R., et Rejmánková E.** 1989. Weed-Crop Competition: Experimental Designs and Models for Data Analysis. *Weed Science*, 37(2), p. 276-284.
- Renton M. et Chauhan B.S.** 2017. Modelling crop-weed competition: Why, what, how and what lies ahead? *Crop Protection*, 95, p. 101-108. DOI : 10.1016/j.cropro.2016.09.003
- Rienth M. et Scholasch T., éd.** 2019. State-of-the-art of tools and methods to assess vine water status. *OENO One*, 4, p. 619-637. DOI : 10.20870/oeno-one.2019.53.4.2403
- Ritchie J.** 1998. Soil water balance and plant water stress. Dans : *Understanding Options for Agricultural Production*. Klulrer Academic Publishers, p. 41-54. DOI : 10.1007/978-94-017-3624-4_3
- Rozema J.** 1991. Growth, water and ion relationships of halophytic monocotyledonae and dicotyledonae; a unified concept. *Aquatic Botany*, 39 (1), p. 17-33. DOI : 10.1016/0304-3770(91)90019-2
- Schneider L., Rebetez M., et Rasmann S.** 2022. The effect of climate change on invasive crop pests across biomes. *Current Opinion in Insect Science*, 50, p. 100895. DOI : 10.1016/j.cois.2022.100895
- Seneviratne S.I., Corti T., Davin E.L., Hirschi M., Jaeger E.B., Lehner I., Orlowsky B., et Teuling A.J.** 2010. Investigating soil moisture-climate interactions in a changing climate: A review. *Earth-Science Reviews*, 99(3), 37 p.
- Seneviratne S.I., Lüthi D., Litschi M., et Schär C.** 2006. Land-atmosphere coupling and climate change in Europe. *Nature*, 443 (7108), p. 205-209. DOI : 10.1038/nature05095
- Shao H.-B., Chu L.-Y., Jaleel C.A., et Zhao C.-X.** 2008. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus Biologies*, 331 (3), p. 215-225. DOI : 10.1016/j.crv.2008.01.002
- Singh M., Thapa R., Kukal M.S., Irmak S., Mirsky S., et Jhala A.J.** 2022. Effect of water stress on weed germination, growth characteristics, and seed production: a global meta-analysis. *Weed Science*, 70 (6), p. 621-640. DOI : 10.1017/wsc.2022.59
- Soares C., Fernandes B., Paiva C., Nogueira V., Cachada A., Fidalgo F., et Pereira R.** 2023. Ecotoxicological relevance of glyphosate and flazasulfuron to soil habitat and retention functions – Single vs combined exposures. *Journal of Hazardous Materials*, 442, p. 130128. DOI : 10.1016/j.jhazmat.2022.130128
- Souche-Suchovsky P.** 2021. *Analyse de la diversité de réponse au stress hydrique pour un panel d'espèces adventices et cultivées*. AgroSup Dijon : Mémoire de fin d'études, 58 p.
- Storkey J., Mead A., Addy J., et MacDonald A.J.** 2021. Agricultural intensification and climate change have increased the threat from weeds. *Global Change Biology*, 27 (11), p. 2416-2425. DOI : 10.1111/gcb.15585
- Sun Y., Ding J., Siemann E., et Keller S.R.** 2020. Biocontrol of invasive weeds under climate change: progress, challenges and management implications. *Current Opinion in Insect Science*, 38, p. 72-78. DOI : 10.1016/j.cois.2020.02.003
- Suzuki N., Rivero R.M., Shulaev V., Blumwald E., et Mittler R.** 2014. Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytologist*, 203 (1), p. 32-43. DOI : 10.1111/nph.12797
- Swanton C.J., Nkoa R., et Blackshaw R.E.** 2015. Experimental Methods for Crop-Weed Competition Studies. *Weed Science*, 63 (SP1), p. 2-11. DOI : 10.1614/WS-D-13-00062.1
- VoPham T., Bertrand K.A., Hart J.E., Laden F., Brooks M.M., Yuan J.-M., Talbott E.O., Ruddell D., Chang C.-C.H., et Weissfeld J.L.** 2017. Pesticide exposure and liver cancer: a review. *Cancer causes & control*, 28 (3). DOI : 10.1007/s10552-017-0854-6
- de Willigen P., van Dam J.C., Javaux M., et Heinen M.** 2012. Root Water Uptake as Simulated by Three Soil Water Flow Models. *Vadose Zone Journal*, 11 (3), p. 24. DOI : 10.2136/vzj2012.0018
- Wright I.J., Reich P.B., Cornelissen J.H.C., Falster D.S., Groom P.K., Hikosaka K., Lee W., Lusk C.H., Niinemets Ü., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Warton D.I., et Westoby M.** 2005. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 14 (5), p. 411-421. DOI : 10.1111/j.1466-822x.2005.00172.x
- Zartash F., Naz S., Iqbal P., Khan A., Haseeb U., Ghulam A., Mukhtar A., Mubeen M., et Shakeel A.** 2022. Field Crops and Climate Change. Dans : Jatou W.N., Mubeen M., Ashfaq A., Cheema M.A., Zhaohui L., Hashmi M.Z. (éd.). *Building Climate Resilience in Agriculture: Theory, Practice and Future Perspective*. Springer, p. 83-94. DOI : 10.1007/978-3-030-79408-8_6
- Zhang Xiaoyu, Zhang Xiyang, Liu X., Shao L., Sun H., et Chen S.** 2015. Incorporating root distribution factor to evaluate soil water status for winter wheat. *Agricultural Water Management*, 153, p. 32-41. DOI : 10.1016/j.agwat.2015.02.001
- Zhou H., Zhou G., He Q., Zhou L., Ji Y., et Zhou M.** 2020. Environmental explanation of maize specific leaf area under varying water stress regimes. *Environmental and Experimental Botany*, 171, p. 103932. DOI : 10.1016/j.envexpbot.2019.103932
- Zimdahl R.L.** 2004. *Weed-Crop Competition: A review*. John Wiley & Sons, 235 p. ISBN 978-0-470-29010-1

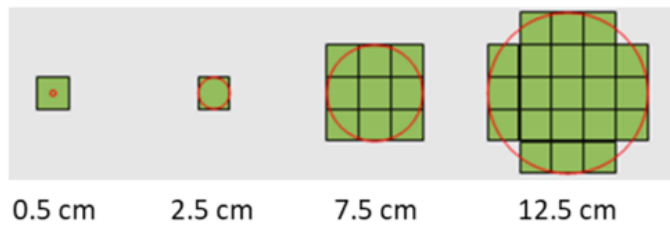


Annexe 1 : Régressions non-linéaires ajustées pour l'évolution des variables morphologiques en fonction de l'indice de stress : exemple de l'espèce *Abutilon theophrasti* au stade reproducteur

Sur chaque graphique, un point correspond à une plante. Pour chaque variable morphologique (A) SLA ; B) HBR ; C) LBR ; D) RBR), les équations de régression comportent deux paramètres : la valeur de la variable à l'origine, lorsqu'il n'y a pas de stress (respectivement **SLA0**, **HBR0**, **LBR0** et **RBR0**) et le paramètre de réponse au stress hydrique (respectivement **SLA_{resistW_{sx}}**, **HBR_{muW_{sx}}**, **LBR_{muW_{sx}}** et **RBR_{muW_{sx}}**).



Exemple : Voxels de taille 5 cm



Nombre de voxels explorés par le système racinaire de la plante dans la couche de voxels	1	1	9	21
--	---	---	---	----

Annexe 2 : Identification des voxels occupés par les racines d'une plante dans une couche de voxels FLORSYS (adapté de Moreau et al., 2021)

Un voxel est considéré occupé par la plante si son centre est compris dans le rayon du système racinaire de la plante (cercles rouges)