



HAL
open science

Déterminants de la croissance précoce et impact sur les interactions entre espèces dans les associations de cultures à base de légumineuses

Benoit Fayaud

► **To cite this version:**

Benoit Fayaud. Déterminants de la croissance précoce et impact sur les interactions entre espèces dans les associations de cultures à base de légumineuses. Agronomie. Université d'Angers, 2012. Français. NNT: . tel-00997180

HAL Id: tel-00997180

<https://theses.hal.science/tel-00997180>

Submitted on 27 May 2014

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

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

Thèse de Doctorat

Benoit Fayaud

*Mémoire présenté en vue de l'obtention
du grade de Docteur de l'Université d'Angers
Sous le label de l'Université Nantes Angers Le Mans*

Discipline : DS10

Spécialité : Sciences agronomiques

Laboratoire : Groupe ESA, Laboratoire d'Ecophysiologie Végétale et Agroécologie (LEVA)

Soutenue le 6 Décembre 2012

École doctorale : ED VENAM

Thèse N° 1273

Déterminants de la croissance précoce et impact sur les interactions entre espèces dans les associations de cultures à base de légumineuses

JURY

Rapporteurs : **M. Eric JUSTES**, Ingénieur de recherche, INRA de Toulouse
M. Jacques CANEILL, Professeur, Agrosup Dijon

Examineurs : **Mme Nathalie LEDUC**, Enseignant-chercheur, Université d'Angers
M. Jean-Albert FOUGEREUX, Directeur technique, FNAMS, Brain-sur-l'Authion

Directrice de Thèse : **Mme Carolyne DÜRR**, Ingénieur de recherche, INRA Angers-Nantes

Co-directrice de Thèse : **Mme Guénaëlle CORRE-HELLOU**, Enseignant-chercheur, Groupe ESA, Angers

Thèse de Doctorat

Benoit Fayaud

*Mémoire présenté en vue de l'obtention
du grade de Docteur de l'Université d'Angers
Sous le label de l'Université Nantes Angers Le Mans*

Discipline : DS10

Spécialité : Sciences agronomiques

Laboratoire : Groupe ESA, Laboratoire d'Ecophysiologie Végétale et Agroécologie (LEVA)

Soutenue le 6 Décembre 2012

École doctorale : ED VENAM

Thèse N° 1273

Déterminants de la croissance précoce et impact sur les interactions entre espèces dans les associations de cultures à base de légumineuses

JURY

Rapporteurs : **M. Eric JUSTES**, Ingénieur de recherche, INRA de Toulouse
M. Jacques CANEILL, Professeur, Agrosup Dijon

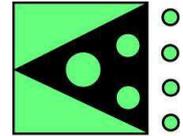
Examineurs : **Mme Nathalie LEDUC**, Enseignant-chercheur, Université d'Angers
M. Jean-Albert FOUGEREUX, Directeur technique, FNAMS, Brain-sur-l'Authion

Directrice de Thèse : **Mme Carolyne DÜRR**, Ingénieur de recherche, INRA Angers-Nantes

Co-directrice de Thèse : **Mme Guénaëlle CORRE-HELLOU**, Enseignant-chercheur, Groupe ESA, Angers



Laboratoire d'Ecophysiologie
Végétale et Agroécologie



FNAMS

Cette thèse a été réalisée au Laboratoire d'Ecophysiologie Végétale et Agroécologie (UR LEVA) du Groupe ESA d'Angers. Elle a été codirigée par Carolyne DÜRR (INRA, UMR 1345, IRHS, Angers), Françoise COSTE et Guénaëlle CORRE-HELLOU (L'UNAM Université, Groupe ESA, UR LEVA, Angers).

Son financement a été assuré par :

- L'Agence Nationale de la Recherche (ANR) via le projet Systerra PerfCom (ANR-08-STRA-11)
- La région Pays de la Loire via le Contrat de Branche cultures porte-graines/légumineuses

Les expérimentations ont été permises grâce au soutien technique et logistique du LEVA mais aussi par les moyens mis à disposition par la Fédération Nationale des Agriculteurs Multiplicateurs de Semences (FNAMS, Station de Brain-sur-l'Authion, 49).



"Toute science crée une nouvelle ignorance. Tout conscient, un nouvel inconscient."

Plume (1938)
Henri Michaux

*"La vérité de demain se nourrit de l'erreur d'hier, et les contradictions à surmonter sont
le terreau même de notre croissance."*

Pilote de guerre (1942)
Antoine de Saint-Exupéry

Remerciements

Avant de vous présenter le résultat de mes trois années de thèse, je tiens ici à remercier tous ceux qui ont participé, de près ou de loin, à la réalisation de ce travail.

Je tiens tout d'abord à remercier les membres du jury, Eric Justes, Jacques Caneill, Nathalie Leduc et Jean-Albert Fougereux pour s'être investis dans l'examen de mes travaux et de l'intérêt qu'ils y ont porté.

Ce travail n'aurait pas pu se faire sans mes encadrantes de thèse, Carolyne Dürr, Guénaëlle Corre-Hellou et Françoise Coste. Merci à elles pour m'avoir confié un tel défi et pour avoir su me superviser et me conseiller tout au long de cette thèse. Leur aide m'a été plus que précieuse et j'ai beaucoup appris à leurs côtés tant au niveau agronomique et scientifique qu'au niveau de la rédaction et de la communication.

Merci à Joëlle Fustec pour m'avoir accueilli au sein du LEVA et pour m'avoir permis de travailler dans de très bonnes conditions. J'ai très apprécié ces trois ans passés au LEVA.

Un grand merci à l'équipe technique du LEVA, Anthony Machet (mon bras droit), Solange Renaud, Sylvain Pineau, Vincent Oury, Christine Goyer et Maud Goichon, pour leurs compétences, leur savoir-faire et leur esprit critique. Ce fut un plaisir de travailler avec eux et une véritable aventure humaine. Je garderai un souvenir inoubliable des bons moments passés ensemble. Merci à Sylvain pour m'avoir fait découvrir sa passion du hockey sur glace, ce fut à chaque fois une bouffée d'oxygène.

J'ai également eu le plaisir de travailler avec de nombreux stagiaires, Elana Dayoub, Mathieu Freyssinel, Marguerite Delaage, Yann Paulet et Matthieu Porcher. Merci à vous tous pour votre bonne humeur et votre implication. Grâce à vous, j'ai pu m'essayer à l'exercice difficile de l'encadrement et de la correction de rapport.

Je n'oublie pas Romain Barillot, mon collègue doctorant, avec qui nous avons beaucoup échangé sur nos thèses respectives. Ce fut un plaisir toujours très stimulant de converser avec lui. Nous avons pu partager nos soucis de thésards ce qui, je pense, pour ma part, a été bénéfique.

J'ai également une pensée pour tous les autres membres du LEVA que je remercie pour leur gentillesse et leur disponibilité. Je pense notamment à Marie-Paule Raveneau pour les conversations que nous avons pu avoir et je pense aussi à Mario Cannavacciuolo pour ses conseils en statistiques.

Je remercie aussi Antoine Gardarin pour avoir pris une part importante dans le début de ma

thèse lorsqu'il travaillait au LEVA. Je lui suis reconnaissant de la manière dont il a lancé les premiers travaux d'expérimentation.

Je tiens à remercier Sylvain Chatonnet qui m'a aidé dans l'encadrement des Travaux Pratiques de chimie des premières années (IL1) de l'ESA. Ce fut une expérience pédagogique très enrichissante. Merci à lui pour les différentes piqûres de rappel en chimie qu'il a dû m'administrer.

Je souhaite aussi adresser ma reconnaissance aux membres du Comité de Pilotage de ma thèse, Christophe Salon, Anne-Sophie Voisin, Alain Bourgeois et Philippe Leterme. Merci à eux pour leurs conseils et leur investissement.

Les nombreuses expérimentations réalisées au champ ont été possible grâce au soutien technique de la FNAMS (Fédération Nationale de Agriculteurs Multiplicateurs de Semences) de la station de Brain-sur-l'Authion.

Je remercie la Région Pays de la Loire et l'Agence Nationale de la Recherche, via le programme Systerra Perfcom, pour m'avoir fait confiance en m'attribuant cette bourse de thèse.

Je souhaite remercier ma femme, Hélène, pour son soutien et ses encouragements quotidiens. La réalisation d'une thèse est un travail lourd qui demande beaucoup d'investissement personnel. Je la remercie donc également pour la patience et la diplomatie dont elle a su faire preuve dans les moments critiques de mes trois années de travail.

Enfin, je tiens également à remercier mes parents, sans qui je n'en serais pas arrivé là. Merci pour l'éducation qu'ils ont su m'apporter et pour la confiance qu'ils ont pu m'accorder. J'en profite également pour remercier mes beaux-parents pour leur soutien.

Cette thèse a fait l'objet des valorisations suivantes:

REVUES SCIENTIFIQUES À COMITÉ DE LECTURE

Fayaud B., Dayoub E., Coste F., Dürr C. and Corre-Hellou G. Impact of early growth on subsequent competition in two intercrops: durum wheat-alfalfa and durum wheat-pea. *Annals of Applied Biology*. Under review.

Fayaud B., Coste F., Corre-Hellou G., Gardarin A. and Dürr C. Modelling early growth in intercrops under different sowing conditions. A soumettre.

CONGRÈS NATIONAUX ET INTERNATIONAUX

Fayaud B., Coste F., Corre-Hellou G., Gardarin A. and Dürr C. 2012. Early growth in intercrops: an experimental and simulation approach for a range of species under different sowing conditions. 12th congress of the European Society of Agronomy, Helsinki, Finlande. 20 – 24 Août 2012. Communication orale.

Fayaud B., Coste F., Corre-Hellou G., Gardarin A. et Dürr C. 2011. Croissance précoce dans les associations d'espèces: impact des caractéristiques des semences et plantules et des conditions de semis. Graines 2011, Nantes, France. 27 – 28 Octobre 2011. Communication orale.

Fayaud B., Coste F., Corre-Hellou G., Gardarin A. et Dürr C. 2011. La croissance en début de cycle: une variable clé des interactions entre espèces dans les associations de cultures. Les 6^{èmes} rencontres du végétal, Angers, France. 10 – 11 Janvier 2011. Présentation d'un poster.

Fayaud B., Coste F., Corre-Hellou G., Gardarin A. and Dürr C. 2010. Early growth: a key step to be predicted in mixed crop systems. 11th congress of the European Society of Agronomy, Montpellier, France. 29 Août – 1 Septembre 2010. Présentation d'un poster.

Sommaire

Introduction générale	- 1 -
Position du problème et démarche	- 5 -
1. Les cultures associées	- 5 -
2. Etat des connaissances sur les facteurs de variation de la croissance précoce.-	11 -
3. Utilisation des traits d'espèces pour l'analyse et la modélisation de la croissance précoce.....	- 23 -
4. Hypothèses et démarche adoptée pendant la thèse	- 24 -
Chapitre 1 – Analyse et modélisation de la croissance précoce	- 30 -
1. Etude de la phase pré-levée	- 30 -
2. Analyse et modélisation de la croissance précoce dans les cultures associées -	43 -
3. Etude de la croissance précoce au champ.....	- 67 -
4. Simulations d'impact de la variation de la croissance précoce sur la mise en place d'un couvert pour différentes associations de cultures.....	- 78 -
Chapitre 2 - Conséquences de variations de la croissance précoce sur la suite du cycle des associations de cultures	- 93 -
1. Impacts de la croissance précoce sur la compétition dans deux associations: blé dur-luzerne et blé dur-pois	- 93 -
2. Analyse de sensibilité d'AZODYN-IC à des variations de la croissance précoce	- 110 -
Discussion générale et perspectives	- 127 -
1. Synthèse et discussion générale des résultats de thèse	- 127 -
2. Conséquences pour le raisonnement des cultures associées.....	- 131 -
3. Perspectives de recherche	- 134 -
Références bibliographiques	- 137 -

Introduction générale

Introduction générale

L'accroissement actuel de la démographie mondiale pèse sur les ressources naturelles et les écosystèmes de notre planète. Une des questions prédominantes en ce début de XXI^{ème} siècle est de savoir si la planète sera capable de se nourrir elle-même sans porter atteinte à son intégrité (Griffon, 2006). Si la Révolution Verte a su développer très rapidement une agriculture performante et hautement productive, permettant ainsi une croissance démographique sans précédent, mais laissant également des populations en marge, elle est aujourd'hui un modèle de production remis en cause par les enjeux socioéconomiques et écologiques actuels (Matson et al., 1997; Tilman et al., 2002). En outre, et de manière plus large, les activités humaines ont mené à une altération substantielle des réseaux trophiques, des cycles biogéochimiques et des ressources disponibles (Vitousek et al., 1997).

Ainsi, la notion de Révolution doublement verte, qui consiste en l'utilisation des services écosystémiques pour la production agricole, a fait son apparition depuis quelques années comme réponse possible aux problèmes sociaux et écologiques provoqués par l'agriculture intensive (Griffon, 2002). Ce concept mise sur plusieurs voies possibles d'intensification des fonctions naturelles des écosystèmes : (1) amélioration de la fertilité des sols par l'intensification du cycle de la matière organique, (2) meilleure gestion de l'eau à l'échelle de l'écosystème, (3) gestion intégrée des grands cycles biogéochimiques (e. g. azote et carbone), (4) lutte intégrée contre les maladies et ravageurs et (5) utilisation de la biodiversité pour l'amélioration des performances des écosystèmes. Cette approche de la production agricole prend aussi quelques fois le nom d'agroécologie. Ce terme de plus en plus fréquemment utilisé n'a cependant pas une définition toujours clairement établie et partagée. Plusieurs définitions en ont été donné (Wezel et al., 2009). Ainsi, il avait été cité pour la première fois par Bensin (1928 cité par Wezel et al., 2009) et défini comme étant « l'utilisation des méthodes de l'écologie pour l'étude de la production des plantes d'intérêt commercial ». D'autres auteurs ont défini l'agroécologie comme l'étude de « l'agroécosystème » (Odum, 1966; Altieri, 1983). Plus récemment, Gliessman (2007) a donné une définition plus large de l'agroécologie comme étant l'étude intégrée de l'écologie des systèmes alimentaires, englobant les dimensions environnementales, économiques et sociales. En France et plus généralement dans les pays où se pratiquent des systèmes de cultures et une agriculture intensive, l'agroécologie est un champ scientifique qui prend son essor comme en témoigne par exemple son intégration comme champ disciplinaire à développer dans le document d'orientation 2010 – 2020 de l'INRA, ou encore le premier numéro de la revue de l'Association Française d'Agronomie dédié

intégralement à ce sujet (Afa, 2012). Dans le document d'orientation INRA, l'agroécologie est définie comme étant « l'appropriation par l'agronomie des concepts et des méthodes de l'écologie et leur application aux écosystèmes anthropisés gérés par l'agriculture et par l'élevage ».

Une mise en œuvre concrète des concepts énumérés précédemment se matérialise dans des systèmes intégrant plus de diversité cultivée comme les associations de cultures. L'association de cultures est définie comme la culture simultanée de deux espèces ou plus sur une même surface pendant un temps significatif de leur cycle (Willey, 1979). Elles peuvent aussi bien comprendre des cultures annuelles que pluriannuelles, par exemple, dans le cas de l'agroforesterie ou des prairies. Les associations de cultures sont présentées comme comportant plusieurs atouts pour les systèmes de culture où elles sont introduites : plus grande stabilité des rendements, meilleure résilience aux perturbations et durabilité écologique (Malezieux et al., 2009). Elles apparaissent également pertinentes au niveau de leur rentabilité économique (Hallam et al., 2001; Malezieux et al., 2009) notamment dans les systèmes de production à bas niveau d'intrants.

Le regain actuel d'intérêt pour les associations de cultures se fait plus particulièrement dans le cas de cultures associées comprenant au moins une légumineuse soit comme composante à part entière pour la production dans l'association soit comme plante de service. Les légumineuses ont la capacité de pouvoir utiliser l'azote de l'air via la fixation symbiotique (Russell, 1894) améliorant ainsi les performances du système de culture pour l'utilisation de l'azote et réduisant les impacts environnementaux associés à la réduction de la fertilisation dans les systèmes de culture (Nemecek et Baumgartner, 2006). Cependant, les surfaces de protéagineux cultivées en Europe ont eu tendance à diminuer au cours des dernières années (UNIP, 2010). La réincorporation de légumineuses dans les systèmes de culture, via les associations, pourrait contribuer à l'autonomie des systèmes vis à vis de l'azote minéral mais aussi à favoriser la production de protéines végétales à l'échelle européenne pour l'alimentation humaine et animale ou à l'échelle de l'exploitation de polyculture-élevage pour accroître l'autonomie en protéines dans les rations animales.

Même si aujourd'hui plusieurs équipes de recherche travaillent sur les associations de cultures, les efforts en écophysiologie et agronomie avaient longtemps été focalisés sur les cultures monospécifiques, laissant un champ d'investigation important pour les chercheurs. Une meilleure compréhension des mécanismes en jeu est encore nécessaire pour pouvoir améliorer l'utilisation et les performances des associations de cultures notamment au niveau (1) de la compétition interspécifique, (2) de l'utilisation des ressources du sol mais aussi (3) des itinéraires techniques à appliquer. La modélisation est un moyen pour simuler et prévoir les effets complexes des facteurs qui interagissent dans de tels systèmes de cultures. Les modèles de cultures ont été développés dans la recherche agronomique depuis quelques décennies, alimentés par l'expérimentation, avec plusieurs finalités: (1)

représenter et ordonner des hypothèses sur le fonctionnement d'un système complexe, (2) synthétiser des connaissances acquises et mettre en évidence des lacunes et (3) prédire un processus sous différentes hypothèses (Reau et Doré, 2008). La modélisation est un outil indispensable pour la mise au point et l'évaluation de systèmes de culture innovants (Meynard et al., 2001; Bergez et al., 2010). Les modèles de culture autorisent l'exploration de scénarii techniques et pédoclimatiques plus larges que ne le permettent les expérimentations au champ seules. Toutefois peu de modèles sur les associations de cultures existent à l'heure actuelle (Malezieux et al., 2009). Quelques travaux ont déjà été réalisés notamment sur le modèle de culture STICS (Corre-Hellou et al., 2009). Mais les outils fournis par la modélisation sont encore insuffisamment développés malgré l'intérêt d'en disposer dans de telles situations, face à la multiplicité des espèces, des associations et des conduites culturales.

Quelques travaux menés sur les associations de cultures annuelles ont mis en évidence l'importance potentielle de la **croissance précoce** sur la mise en place de la compétition entre les espèces associées (Andersen et al., 2007). Dans des précédents travaux sur les cultures associées, il a été montré que les rapports de dominance entre espèces en début de cycle étaient très variables (Naudin et al., 2010) mais les facteurs explicatifs de ces écarts n'ont pas été mis en évidence. Ces écarts de croissance précoce pourraient avoir des répercussions sur les performances de l'association considérée jusqu'à la récolte. La croissance précoce est *a priori* une phase du cycle de culture qui va déterminer la capacité de chacune des espèces associées à acquérir les ressources du milieu, e. g. lumière, eau, éléments minéraux, au moment où la compétition se met en place. Différents travaux ont montré l'impact des caractéristiques de semences et de plantules en lien avec les conditions de semis sur la croissance précoce de différentes espèces utilisées en culture pure (Scott et al., 1974; Dürr et Boiffin, 1995; Tamet et al., 1996). Il apparaît nécessaire de mieux comprendre les facteurs de variation de la croissance précoce pour une large gamme d'espèce ainsi que les conséquences à la fois sur l'installation des rapports de dominance et la compétitivité ultérieure des espèces associées.

Nous avons donc étudié la croissance précoce d'espèces utilisées dans différents types d'associations de cultures annuelles à base de légumineuses dans l'optique d'améliorer nos connaissances sur le fonctionnement des cultures associées et de pouvoir compléter les modèles de prévision de la croissance des cultures associées.

Les objectifs de la thèse sont donc les suivants :

- ✓ Identifier les facteurs déterminants de la croissance précoce en lien avec les caractéristiques des semences et plantules et les conditions de semis;
- ✓ Modéliser les effets de ces facteurs sur la croissance précoce en se basant sur les traits d'espèces et évaluer le modèle avec des données acquises au champ;
- ✓ Etudier les conséquences de variations de la croissance précoce sur la suite du cycle des associations de cultures.

Position du problème et démarche

Position du problème et démarche

1. Les cultures associées

1.1. Principe des cultures associées

1.1.1. Les types de cultures associées

Les associations de cultures, et notamment celles comprenant au moins une légumineuse, constituent des pratiques fréquentes dans les pays tropicaux (Malezieux et al., 2009). Ainsi, beaucoup d'agriculteurs de ces pays dépendent pour leur alimentation et leur revenu de la culture d'une multitude d'espèces implantées de façon plus ou moins complexe sur une même parcelle (Vandermeer et al., 1998). Le tableau 1 répertorie différentes combinaisons d'espèces annuelles rencontrées sous les tropiques mais aussi sous des latitudes plus tempérées.

Tableau 1 : Liste non exhaustive d'associations de cultures à base de légumineuses (d'après Vandermeer 1989).

Association	Région	Référence
Avoine/vesce	Etats-Unis	Robinson, 1960
Canne à sucre/soja	Philippines	Paner, 1975
Maïs/haricot	Multiple	
Maïs/haricot mungo	Philippines	Castin et al., 1965
Maïs/Légumineuses fourragères	Inde	Singh & Chand, 1969
Maïs/pois d'Angole	Inde	Dalal, 1974
Maïs/soja	Etats-Unis	Liboon & Harwood, 1975
Riz/Soja	Inde	Reddy & Chatterjee, 1973
Sorgho/Luzerne	Etats-Unis	Scott & Patterson, 1962
Sorgho/pois d'Angole	Inde	Gupta, 1963
Sorgho/Soja	Inde	Singh et al., 1973
Tomate/haricot	Costa Rica	Rosset et al., 1984
Tomate/soja	Etats-Unis	Vandermeer et al., 1984

Les cultures associées connaissent depuis peu un regain d'intérêt dans les pays dits développés même si ces systèmes y ont toujours été utilisés en particulier en agriculture biologique. Dès la fin des années 1970, Willey (1979) mettait en évidence les besoins en recherche sur les associations de cultures pour leur diffusion dans les systèmes de production. Depuis quelques années, différents travaux de recherche ont été menés sur diverses associations comme orge-pois de printemps, blé-pois d'hiver ou encore maïs-soja (Corre-Hellou et al., 2007; Naudin et al., 2010; Carruthers et al., 2000; Andersen et al., 2007; Bedoussac et Justes, 2010). En Europe, les cultures associées peuvent être très diverses et remplir des objectifs multiples (Tableau 2). Leur importance actuelle chiffrée en termes de surface reste cependant difficile à établir.

Tableau 2 : Types d'associations rencontrés en Europe et objectifs de production.

Différents types d'associations	Objectifs de production	Exemples
Association de 2 espèces semées et récoltées ensemble en grain ou en fourrage	Gains de rendements/cultures pures Production de grains riches en protéines sans les facteurs limitants rencontrés en culture pure, production de grains de céréale avec moins d'intrants Récolte en fourrage : production d'une biomasse élevée avec peu d'intrants, riche en fibre et en azote	Pois-blé Pois-Orge Féverole-Triticale Lupin-Blé Pois-Cameline
Association de 2 espèces semées en même temps, mais la légumineuse n'est pas récoltée (gel, destruction mécanique...)	Réduire les intrants sur la culture principale (azote, herbicides)	Lentille-Colza Trèfle-Carotte porte graine Pois-carotte porte graine Lentille-carotte porte graine
Association de deux espèces en cultures intermédiaires	Double fonction : capture et restitution d'azote Rôle de capture plutôt par la non légumineuse et restitution par la légumineuse	Vesce-Moutarde Pois-Phacélie
Association en relais : légumineuse pérenne semée dans un couvert annuel	Couverture du sol après la récolte de la culture principale, réduction de la lixiviation.	Trèfle blanc-Blé

Si les espèces associées sont variées, les arrangements spatiaux au semis peuvent également être de plusieurs types (Figure 1). Ces arrangements varient selon les objectifs de production. Quand les deux espèces sont récoltées, le dispositif substitutif est plus fréquent alors que dans les associations ayant une culture principale et une culture dite de service, le dispositif additif est privilégié.

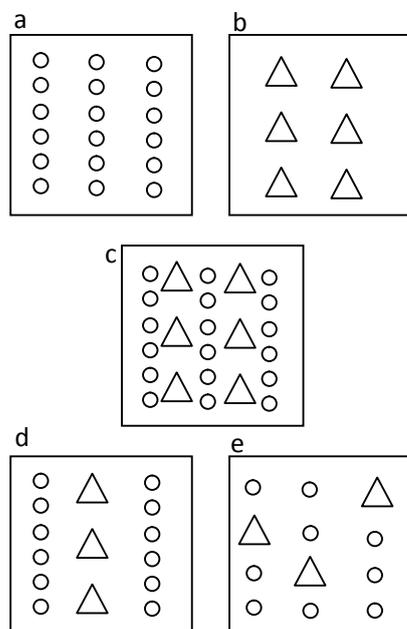


Figure 1 : Types d'arrangements spatiaux en association de cultures. a et b: cultures pures ; c: arrangement additif en rangs alternés; d: arrangement substitutif en rangs alternés; e: arrangement substitutif avec mélange dans le rang (De Wit et Van den Bergh, 1965; Malezieux et al., 2009).

1.1.2. Les différents effets possibles de l'association de deux cultures

Le regain d'intérêt pour les cultures associées à base de légumineuses est dû à plusieurs avantages démontrés et pour d'autres supposés de ces systèmes. Selon les types d'associations, les effets recherchés peuvent être différents (Tableau 2).

Dans les associations où les deux espèces sont récoltées, un gain de rendement peut être attendu par rapport aux cultures pures. C'est le cas lorsque les deux espèces sont complémentaires pour l'utilisation des ressources (Willey, 1979). Ainsi, pour augmenter la performance d'une association il faut maximiser le degré de complémentarité des espèces associées et minimiser la compétition.

Différents travaux ont mis en évidence la complémentarité des associations céréales-légumineuses pour **l'utilisation de l'azote** (Hauggaard-Nielsen et al., 2009; Naudin et al., 2010). Hauggaard-Nielsen et Jensen (2001) ont obtenu, sur une association orge-pois de printemps, des LER (Land Equivalent Ratio¹) du rendement en grains compris entre 1,17 et 1,22 en situation de non apport d'engrais azotés, c'est-à-dire qu'un hectare d'association a le même rendement que 1,17 à 1,22 hectares de culture pure.

¹ Défini comme la surface relative nécessaire de cultures pures pour atteindre les rendements en association (De Wit et Van der Bergh, 1965).

Un autre avantage des associations est d'accroître la compétitivité vis-à-vis des **adventices** (Mohler et Liebman, 1987; Corre-Hellou et al., 2011). Cela est important dans les associations où la légumineuse est utilisée comme plante de couverture mais également dans les associations où les deux espèces sont récoltées. Liebman et Dyck (1993) rapportent que de manière générale, la suppression des adventices par une association est supérieure à celle d'au moins une des deux espèces en culture pure.

Les associations de cultures seraient également moins sensibles aux **ravageurs et maladies** comparées aux cultures pures (Vandermeer, 1989; Hauggaard-Nielsen et Jensen, 2005; Malezieux et al., 2009) même si les effets sont complexes du fait de la grande variabilité des réponses possibles en fonction du type de propagation de la maladie et des interactions avec l'architecture de la plante et les conditions climatiques. Par exemple, la luzerne peut être utilisée comme espèce de service dans l'association carotte-luzerne pour lutter contre la mouche de la carotte (*Psila rosea*; Ramërt et Ekbom, 1996) mais les mécanismes en jeu restent mal définis.

Enfin, les associations auraient un rendement plus stable d'une année à l'autre (Willey, 1979; Malezieux et al., 2009) du fait de leur **plus grande résilience face aux stress biotiques et abiotiques** comparé aux systèmes agricoles conventionnels. Cela expliquerait la forte adoption des cultures associées dans les pays où les aléas climatiques, e. g. sécheresse, sont fortement présents. Néanmoins peu de données sont disponibles à ce sujet. Ces avantages cumulés, rendements plus élevés en situation de faible fertilisation, baisse de l'utilisation des pesticides, meilleure stabilité des rendements, peuvent aboutir à un intérêt environnemental et économique des associations à base de légumineuses (Hallam et al., 2001; Pelzer et al., 2012).

1.2. Interactions entre espèces et partage des ressources

1.2.1. Principes généraux

Les espèces cultivées au sein d'une association sont sujettes à de nombreuses interactions qui ont un impact significatif sur leurs performances (Willey, 1979). Les espèces associées répondent aux ressources du milieu mais ont aussi un impact sur ces ressources, déterminant ainsi les interactions qui ont lieu au sein de l'association.

Les espèces interagissent à la fois au niveau de leur système aérien pour l'interception de la lumière par le couvert et le micro-climat régnant dans ce couvert, et au niveau de leur système racinaire pour l'absorption d'éléments minéraux et de l'eau (review : Schwinning et Weiner, 1998). D'autres types d'interactions peuvent intervenir par exemple dans le micro-milieu racinaire à l'échelle de la rhizosphère via des modifications physiques, chimiques ou biologiques modifiant la disponibilité des nutriments tel le phosphore (Hinsinger et al., 2011). Ces interactions peuvent aboutir à des variations importantes des proportions de chaque espèce à la récolte. Les conditions du milieu et les itinéraires

techniques appliqués ont un impact direct sur ces interactions. L'arrangement spatial des espèces associées peut ainsi avoir des conséquences sur les interactions inter- et intra-spécifiques tout comme les densités de semis (Malezieux et al., 2009).

Dans les paragraphes suivants sont abordés différents aspects concernant le partage des ressources entre espèces associées. Les phénomènes d'interactions tels que l'allélopathie (ensemble des interactions biochimiques directes ou indirectes, positives ou négatives, d'une plante sur une autre) ne seront pas développés.

1.2.2. Compétition pour la lumière

Le partage de la lumière entre les espèces associées est un élément crucial du fonctionnement des associations de par l'implication de cette ressource dans de multiples processus (photosynthèse, transpiration, morphogénèse; Sinoquet et al., 2000). La lumière est une ressource qui doit être captée et utilisée instantanément par la plante au risque d'être définitivement perdue. Trois éléments principaux sont déterminants pour le partage de la lumière entre les espèces associées: la hauteur relative de ces espèces, leur surface foliaire et la capacité de cette surface à intercepter les rayonnements (Louarn et al., 2010). La compétition implique que l'interception du rayonnement par l'espèce dominante a un impact direct sur la quantité et la qualité de la lumière interceptée par l'espèce dominée. Dans les couverts multispécifiques, les espèces associées peuvent être complémentaires pour l'interception de la lumière de par leur architecture. La réduction de la quantité de lumière reçue par l'espèce dominée peut avoir des effets négatifs sur sa croissance (Caldwell et al., 1987) mais cela peut être au bénéfice de l'espèce dominante et de la production de l'ensemble du couvert (Harris et al., 1987). En outre, la compétition pour la lumière peut affecter aussi la fixation symbiotique de la légumineuse (Naudin et al., 2011).

1.2.3. Compétition pour les ressources du sol

Les ressources du sol incluent principalement les éléments minéraux et l'eau. Les associations de cultures comprenant des légumineuses utilisent à la fois l'azote minéral présent dans le sol et celui présent dans l'atmosphère du fait de la capacité des légumineuses à fixer l' N_2 de l'air. Plusieurs auteurs ont montré sur les associations céréale-légumineuse, que la compétition racinaire pour l'azote minéral exercée par la céréale augmentait significativement la part de la fixation symbiotique dans la quantité d'azote accumulée chez la légumineuse par rapport à lorsqu'elle est cultivée seul (Tofinga et al., 1993; Hauggaard-Nielsen et al., 2009; Bedoussac et Justes, 2010; Naudin et al., 2010). Différentes études ont mis en évidence l'impact du niveau de la fertilisation azotée sur les performances des associations à base de légumineuses. Naudin et al. (2010) ont montré que la fertilisation azotée d'une association blé tendre-pois d'hiver favorise la croissance de la céréale au détriment de la croissance du pois et réduit la quantité de N_2 fixé par le pois

même si le %Ndfa reste élevé; l'azote minéral étant prioritairement prélevé par la céréale. Les mêmes constatations ont été faites sur l'association orge-pois de printemps (Hauggaard-Nielsen et Jensen, 2001; Corre-Hellou et al., 2006). Ainsi, un apport d'azote minéral favoriserait la croissance de la céréale au détriment de la croissance et de la fixation d'azote de la légumineuse. Corre-Hellou et al. (2007) ont mis en évidence le fait que l'orge a un système racinaire qui croît plus rapidement que celui du pois lui donnant accès à plus d'azote minéral. Cependant, cela n'a un impact important que dans le cas de faibles disponibilités en azote.

La compétition pour l'eau est également importante et étroitement liée au partage de la lumière via son implication dans les processus de transpiration (Louarn et al., 2010). La capacité de chacune des espèces associées à acquérir l'eau du sol est plus influencée par leur vitesse d'enracinement, leur distribution racinaire ainsi que la durée de vie des racines que par la capacité physiologique des racines à extraire l'eau (Ozier-Lafontaine et al., 1998). Lorsque cette demande n'est plus satisfaite, différents mécanismes se mettent en place, e. g. fermeture des stomates, réduction de la croissance foliaire (Louarn et al., 2010), qui peuvent eux aussi différer entre espèces. La combinaison de deux espèces peut aboutir à une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau et une plus grande tolérance aux stress hydriques (Allen Jr et al., 1976).

1.3. Importance de la croissance précoce dans les cultures associées

La croissance précoce, qui va de la levée jusqu'au début de l'apparition de la compétition entre plantes, est une phase clé qui détermine l'état de chacune des espèces associées au moment de l'entrée en compétition et déterminerait leur capacité à dominer l'autre pour l'acquisition ultérieure des ressources du milieu. La prise en compte de cette phase est nécessaire à une meilleure compréhension et à la maîtrise de l'évolution du couvert dans la suite du cycle.

Alors que de nombreux travaux ont été réalisés sur les interactions entre espèces qui surviennent au cours du cycle, peu de données sont disponibles sur la croissance précoce de ces couverts. Andersen et al. (2007) ont travaillé sur les associations orge-pois de printemps et orge-colza. Ils ont mis en évidence que la plus forte biomasse de l'orge par rapport à l'espèce associée au moment où la compétition commence lui conférerait un avantage compétitif. Bellostas et al. (2003) ont travaillé sur les mêmes associations. Ils ont mis en évidence une croissance plus rapide de l'orge dès les stades précoces (10 jours après la levée) par rapport au pois et au colza. La céréale tire ainsi profit des ressources du sol de manière très précoce au détriment de l'espèce associée améliorant consécutivement ses performances et sa capacité à prélever davantage de ressources dans la suite du cycle.

Bedoussac et Justes (2010) ont montré, que pour une association blé dur-pois d'hiver, une forte disponibilité en azote minéral en début de cycle peut avoir un impact négatif sur la fixation de N₂ par le pois, sur sa croissance et sur le LER à la récolte de l'association.

Naudin et al. (2010) ont observé que la réponse à l'azote d'une association blé tendre-pois est dépendante des rapports de dominance entre espèces à la fin de la phase hivernale.

Concernant le début de la compétition, Benincasa et al. (2012) ont montré que les interactions entre espèces dans une association blé-féverole et blé-pois commençaient environ trois semaines après la levée en interaction avec la densité de semis et la proportion de chaque espèce.

La croissance précoce est d'autant plus importante à considérer puisque dans le cas des associations, les deux espèces sont souvent semées en même temps alors qu'elles requièrent, par exemple, des profondeurs de semis différentes. Un compromis est souvent trouvé ou alors une des deux espèces est pénalisée. Ces conditions de semis particulières peuvent influencer la réussite de l'implantation et la croissance précoce de ces couverts.

Enfin, la croissance précoce est une phase qui peut conditionner les services attendus des associations (Tableau 2) et qui nécessite donc d'être maîtrisée pour atteindre les objectifs de production. Par exemple, dans le cas d'une culture intermédiaire, une implantation rapide du couvert est attendue pour capter l'azote minéral rapidement.

2. Etat des connaissances sur les facteurs de variation de la croissance précoce

2.1. Déroulement des différentes étapes de l'implantation d'un peuplement

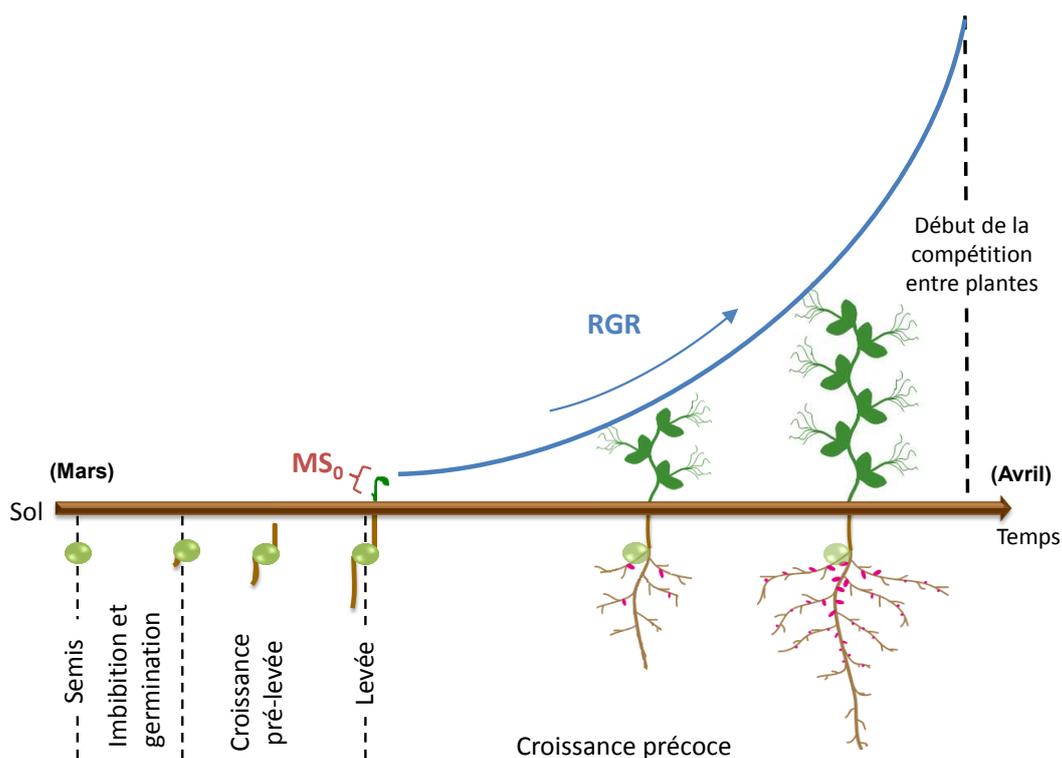


Figure 2 : Schéma décrivant l'implantation du pois de printemps.

L'implantation de la culture commence au semis et s'achève à l'entrée en compétition des plantes pour les ressources du milieu (Fleury et Caneill, 1984; Boiffin et al., 1992; Tamet, 1992). Durant cette phase du cycle, les différentes plantes du peuplement croissent de façon indépendante les unes des autres. L'implantation comporte trois étapes successives (Figure 2) : germination, croissance hétérotrophe en l'absence de lumière jusqu'à la sortie hors de terre (levée) et croissance post-levée à la lumière avec passage progressif à l'autotrophie complète pour le carbone grâce au démarrage de la photosynthèse. La croissance précoce au sens où nous l'entendons dans ce travail, s'étend de la levée jusqu'à l'apparition de la compétition pour la lumière entre plantes, c'est-à-dire au moment où les parties aériennes commencent à se chevaucher.

La figure 3 présente les différents types de structures de semences chez les principales espèces cultivées. Les organes de la future plantule qui seront observés à la levée, correspondent à ceux de l'embryon composé de(s) cotylédon(s), de la partie racinaire, de l'hypocotyle ou épicotyle ou coléoptile (future tige) et des méristèmes apical et racinaire.

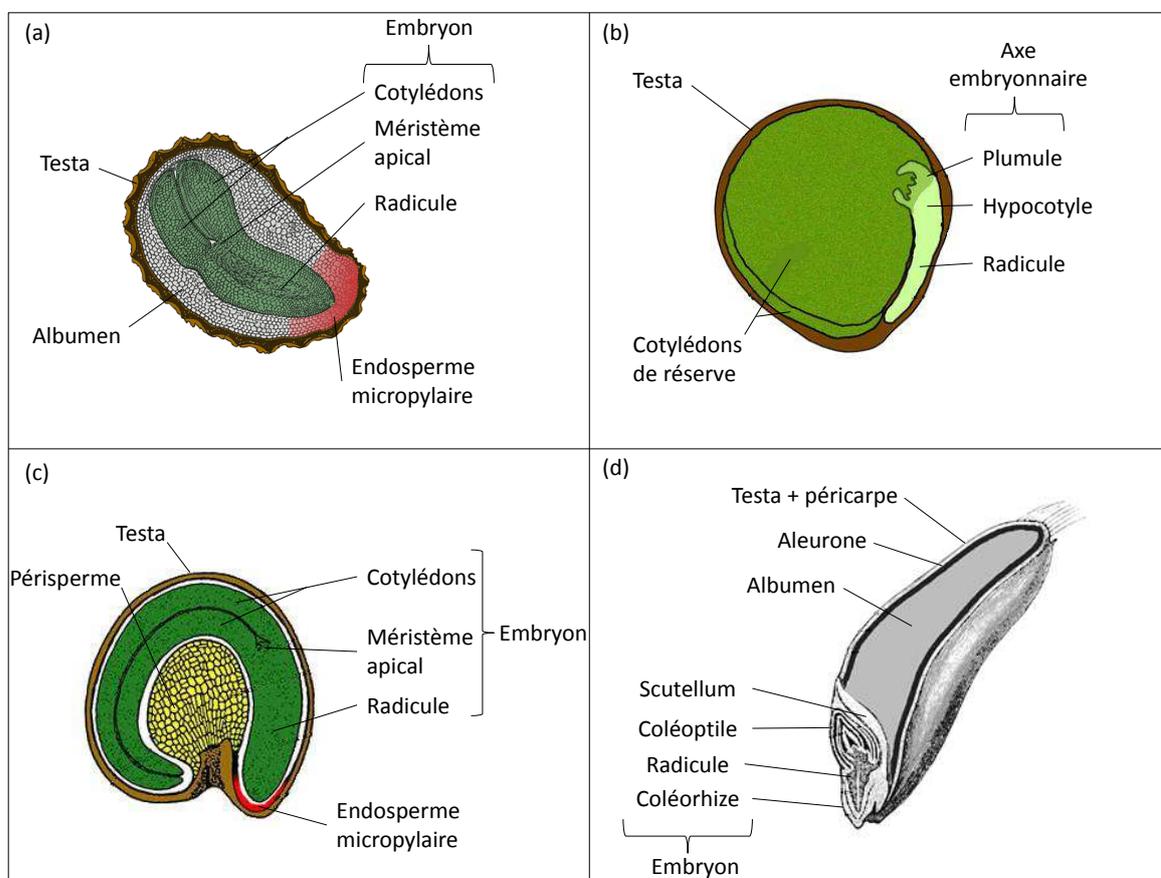


Figure 3 : Structure de différents types de semences d'espèces cultivées. (a), dicotylédone albuminée (e.g. *Daucus carota*); (b), dicotylédone exalbuminée (e.g. *Pisum sativum*); (c), dicotylédone à périsperme (e.g. *Beta vulgaris*); (d), monocotylédone, (e.g. *Poaceae*). (Dessins d'après Gerhard Leubner Lab, 2012).

Après le semis, la graine s'imbibe, sa teneur en eau augmente. Le métabolisme reprend avec une augmentation de la respiration, l'hydrolyse des réserves et la synthèse de différentes molécules (Chaussat et Deunff, 1975; Lawrence et al., 1990). Cette première étape se termine par la percée de la radicule hors des téguments (germination au sens strict; Bewley et Black, 1994). La vitesse de déroulement de la germination dépend des caractéristiques de l'espèce et des semences. Elle dépend aussi des conditions environnementales, principalement la température et la teneur en eau du sol (Chaussat et Deunff, 1975; Bruckler, 1983).

Sous l'effet en particulier de l'entrée d'eau importante, les différents organes de la plantule s'allongent jusqu'à ce que la plantule perce hors de terre ce qui correspond à sa levée. La figure 4 rappelle les différents types de levée selon les espèces.

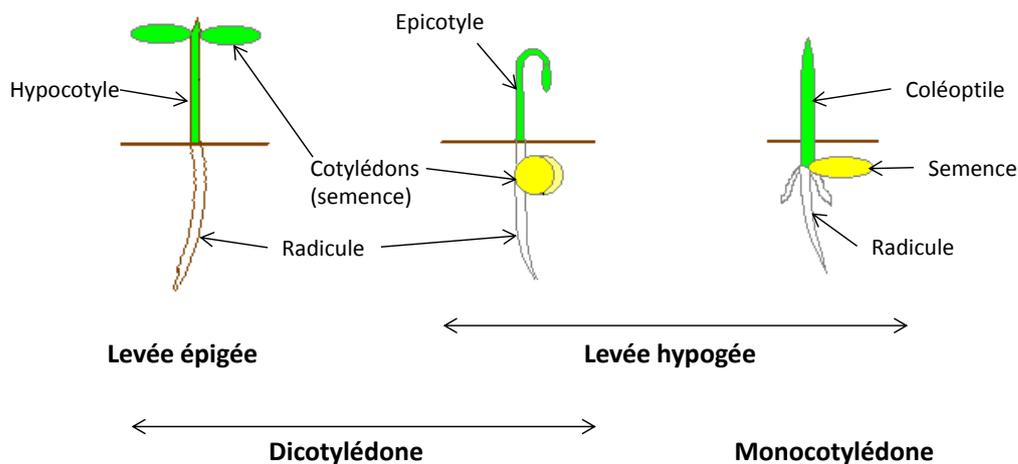


Figure 4 : Les différents types de levée chez les espèces cultivées.

Dans le cas de la plupart des dicotylédones, ce sont les cotylédons qui sont portés hors de terre et qui assurent les premières étapes de la photosynthèse, relayés plus ou moins rapidement par la première paire de feuilles vraies. Les cotylédons assurent donc dans ce cas à la fois le rôle d'organe de stockage des réserves et le rôle d'organe photosynthétique. Dans le cas des monocotylédones, le cotylédon joue un rôle de paroi de transfert, où différents phénomènes métaboliques se déroulent, mais reste sous terre avec le stock de réserves séminales. C'est l'allongement du coléoptile percé par les premières feuilles qui assure la sortie de la plantule hors de terre et le début de la photosynthèse. Le pois, bien qu'appartenant au groupe des dicotylédones, a une croissance et une levée plus proche de celle des monocotylédones.

La durée de la phase de croissance après germination et avant la levée peut être très

variable. Elle dépend des caractéristiques des différentes espèces, et des conditions environnementales elles-mêmes influencées par les conditions de semis (Fenner, 1987; Boiffin et al., 1992). Elle dépend en particulier de la profondeur de semis qui en général est adaptée selon la taille de la semence ; la profondeur de semis choisie étant d'autant plus faible que la semence est de petite taille. Elle dépend également des conditions de température et d'humidité du sol (Bouaziz, 1987; Benjamin, 1990; Souty et Rode, 1994; Finch-Savage et al., 1998; Finch-Savage et al., 2001). Elle dépend aussi de la résistance mécanique que le lit de semence oppose à la levée de la plantule en relation avec la compaction, la présence de mottes de plus ou moins grande taille et la formation d'une croûte en surface sous l'effet de la pluie (Souty et Rode, 1994; Tamet et al., 1996; Dürr et Aubertot, 2000; Dürr et al., 2001; Whalley et al., 2004).

Après la levée, la plantule met en place la photosynthèse. Ces nouvelles ressources en carbone vont permettre le développement de la plante, avec l'apparition de nouveaux organes (feuilles et racines).

2.2. Alimentation de la jeune plantule au cours de sa croissance

2.2.1. Utilisation des réserves séminales

La durée de la phase pré-levée est un élément important car c'est une phase hétérotrophe pendant laquelle la plantule dépend des réserves séminales. L'hydrolyse des réserves et la synthèse de nouvelles molécules commencent avec l'imbibition de la semence. Les différents travaux réalisés montrent que les réserves séminales sont utilisées pendant toute la phase pré-levée et que leur utilisation continue après la levée. La vitesse de dégradation des réserves ne semble pas être modifiée par l'exposition de la plantule à la lumière (Cooper et MacDonald, 1970; Bourdu et Gregory, 1983; Voisin et al., 2010). Par contre, il existe un seuil d'utilisation des réserves au-delà duquel en l'absence d'exposition à la lumière la plantule meurt (Dürr et Boiffin, 1995; Tamet et al., 1996).

Les tissus de réserve peuvent différer selon les espèces. Ainsi, les réserves peuvent être contenues dans l'albumen, les cotylédons (d'origine embryonnaire) ou le périsperme (d'origine maternelle) (Bewley et Black, 1994). Les réserves sont de différents types : carbohydrates, lipides et protéines. Elles sont en quantités variables et leur répartition dans les différentes parties de la semence dépend des espèces. Le tableau 3 présente des exemples de compositions de semences chez différentes espèces cultivées. Chez les céréales, l'albumen contient essentiellement des carbohydrates (le plus souvent de l'amidon) alors que les protéines et les lipides sont contenus dans le cotylédon qui est de très petite taille et très petite masse. Chez les dicotylédones, les cotylédons sont les organes de stockage et peuvent être riches en protéines et lipides.

La nature et l'importance des différents types de réserves sont souvent évoquées comme

pouvant influencer la capacité de croissance de la plantule. Par exemple, les espèces dont les semences ont une forte teneur en protéines satisferaient les besoins en azote de la plantule et dépendraient moins fortement de la disponibilité en azote du sol. Une forte teneur en sucres solubles de la graine, comme dans le cas des légumineuses, serait favorable à une disponibilité plus rapide des réserves carbonées (Kuo et al., 1988; Peterbauer et Richter, 2001). Des réserves lipidiques élevées pourraient constituer une importante source d'énergie (Doman et al., 1982; Graham, 2008). Toutefois, de telles relations entre la composition des réserves séminales et la croissance des plantules si elles sont souvent évoquées n'ont pas été démontrées.

Tableau 3 : Composition des réserves séminales chez quelques cultures (D'après Bewley and Black, 1994; Royal Botanic Gardens Kew Seed Information Database (SID), 2008).

	Composition moyenne (%)			Organe de stockage majeur
	Protéines	Lipides	Carbohydrates	
Céréales				
Orge	12	3	76	Albumen
Maïs	10	5	80	Albumen
Avoine	13	8	66	Albumen
Blé tendre	12	2	75	Albumen
Légumineuses				
Haricot	23	1	56	Cotylédons
Pois potager	25	6	52	Cotylédons
Soja	37	17	26	Cotylédons
Dicotylédones				
Betterave	13	5	70	Périsperme
Carotte	24	19	50	Albumen
Autres				
Palmier à huile	9	49	28	Albumen
Ricin	18	64	Négligeable	Albumen

2.2.2. Absorption d'éléments minéraux

Bien que la plantule avant sa levée soit souvent supposée croître sur ses seules réserves séminales, ce qui est vrai pour les ressources en carbone, la phase de pré-levée après la percée de la radicule est une phase où l'absorption d'éléments minéraux peut commencer et stimuler l'élongation. Dans leurs travaux sur betterave, Durrant et Mash (1989) et Dürr et Mary (1998) ont mis en évidence la capacité de cette espèce à absorber de l'azote dès la sortie de la radicule juste après la germination. Cette absorption a résulté en une élongation

de l'hypocotyle plus importante et plus rapide et donc en une durée de levée au champ moins longue (Durrant et Mash, 1989). En revanche, Dürr et Mary (1998) ont constaté que l'absorption d'azote chez le blé tendre commençait plus tard, à la percée du coléoptile par la première feuille avec un effet plus faible sur l'allongement du coléoptile.

L'absorption d'éléments minéraux et plus particulièrement d'azote peut donc commencer très précocement avant la levée. Cet azote peut être assimilé même en régime hétérotrophe pour la croissance de la plantule. Abrol et al. (1983) ont constaté que l'assimilation de l'azote à l'obscurité est possible via la phase oxydative de la voie des pentoses phosphates. Dans ce processus, les réserves carbonées comme les carbohydrates sont indispensables (Aslam et Huffaker, 1982). Haba et al. (1988) ont également constaté l'augmentation de l'activité de nitrates et nitrites réductase chez le tournesol pendant la phase pré-levée due à des apports exogènes d'azote.

Peu de travaux ont été menés sur l'impact de la nutrition minérale sur la croissance précoce post-levée. L'azote est un élément qui peut fortement jouer sur le début de l'activité photosynthétique après levée puisqu'il a un rôle indispensable dans l'activité photosynthétique via la synthèse de protéines pour le cycle de Calvin (Evans, 1989; Hikosaka, 2010). Une étude menée sur des légumineuses et des graminées fourragères a montré un impact positif de la nutrition minérale sur la croissance des plantules dès 6 jours après l'imbibition (à 22°C; McWilliam et al., 1970). Cette stimulation de la croissance était corrélée à une absorption d'azote dès les stades très précoces (5 jours après imbibition à 21°C) aussi bien chez les graminées que les légumineuses fourragères. Cela a été observé dans une moindre mesure pour le phosphore dont une certaine proportion vient des réserves séminales. Pour les graminées, les réserves de la semence ont été utilisées de la même manière quel que soit l'apport de minéraux. McWilliam conclut en écrivant qu'un apport précoce d'éléments minéraux peut être bénéfique à l'implantation d'une culture. Dans leurs travaux sur les légumineuses à graines et l'azote, Sprent et Thomas (1984) suggèrent que les espèces à levée épigée répondent plus à l'azote, *i. e. Phaseolus* et *Glycine*, que les espèces à levée hypogée, *i. e. Pisum* et *Vicia*, du fait que chez les espèces épigées, la première paire de feuilles exerce une force de puits importante pour les nitrates exogènes absorbés, qui iraient préférentiellement aux parties aériennes plutôt qu'aux racines.

La disponibilité en phosphore pendant la phase précoce peut également avoir un impact non négligeable sur la croissance. C'est notamment le cas chez le maïs chez qui une déficience en phosphore jusqu'au stade 6 feuilles peut avoir un impact sur le rendement en grains (Barry et Miller, 1989). Nadeem et al. (2011) ont constaté que chez le maïs, la principale source de P pendant les tous premiers stades était les réserves séminales. Néanmoins, ils ont mesuré une absorption significative par les racines dès 5 jours après le semis. Ce prélèvement de phosphore exogène devient ensuite la seule source à partir de 17 jours après le semis (à 25°C).

Les oligoéléments peuvent également être importants pour la croissance précoce de certaines espèces. Crosbie et al. (1994) ont travaillé sur l'importance du manganèse pour la croissance précoce du lupin. Ils ont étudié la croissance de plantules issues de semences présentant des teneurs en manganèse variées. Ainsi, les plantules issues de semences pauvres en manganèse ont eu une croissance plus faible que les autres lorsqu'aucun manganèse n'était ajouté au substrat. En revanche, l'ajout de cet élément par une solution nutritive a permis de réduire les différences de croissance entre les plantules.

2.2.3. Fixation symbiotique chez les légumineuses

Les légumineuses sont capables de fixer l' N_2 de l'air via une symbiose avec une bactérie du genre *Rhizobium*. Cette symbiose se fait au niveau de nodules situés sur les 15-20 premiers cm du système racinaire. En échange de métabolites issus de la photosynthèse, la bactérie réduit l' N_2 sous forme d'ammoniac (NH_3) (Bergersen, 1969). Peu de travaux ont été réalisés sur l'initiation de la fixation symbiotique pendant la croissance précoce.

Voisin et al. (2010) ont étudié la nodulation du pois sur l'ensemble du cycle et sa variation en fonction de la disponibilité en azote. Ils ont observé que pendant les 10 premiers jours suivant la germination (à 20°C), la nodulation était inhibée (avec l'hypothèse d'un signal d'autorégulation provenant de la semence) et que l'initiation de la nodulation commençait à l'apparition de la première feuille, juste avant la vidange totale des réserves séminales (environ 230°Cj après la germination). De plus, l'initiation était retardée dans le cas de fortes disponibilités en azote minéral dans le substrat.

Sprent et Thomas (1984) ont étudié cette phase et suggèrent deux types de comportements différents selon les espèces et le type de croissance des nodules. La croissance des nodules chez les espèces de type *Pisum* et *Vicia* est indéterminée, c'est-à-dire que division et élongation cellulaire, fixation de N_2 et réduction d'azote sont simultanées. Au contraire, chez les espèces du type *Phaseolus* et *Glycine*, la croissance des nodules est déterminée. Les différentes phases de développement des nodules ne se chevauchent pas.

2.3. Modélisation de la croissance précoce et facteurs de variation

La croissance précoce a été formalisée par Blackman (1919), qui a appliqué la loi des intérêts composés à l'analyse de la croissance des plantes. Ainsi, selon Blackman (1919), concernant les plantes, l'accroissement de la surface foliaire sur un intervalle de temps donné est proportionnel à sa valeur initiale. La proportionnalité s'interrompt lorsqu'un facteur vient limiter l'accroissement et donc en particulier lorsque la compétition pour un facteur donné s'installe entre les plantes d'un peuplement. En présence d'eau et d'éléments minéraux en quantités suffisantes, le premier facteur de compétition apparaissant est la lumière. Dans notre travail, le début de la compétition est considéré et estimé comme le moment où les parties aériennes des plantes commencent à se chevaucher.

Pendant la phase post-levée, la croissance précoce des plantes peut donc s'exprimer de la façon suivante jusqu'au moment de la mise en place de la compétition:

$$MS_{TT} = MS_0 \times \exp^{(RGR \times TT)} \quad (1)$$

où TT est le temps thermique depuis la levée ($^{\circ}\text{Cj}$), MS_{TT} : la matière sèche aérienne à l'instant TT (mg plante^{-1}), MS_0 : la matière sèche aérienne à la levée et RGR : le taux de croissance relatif de la partie aérienne ($\text{mg mg}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{Cj}^{-1}$). La figure 2 (p. 11) présente de façon concrète l'équation (1) pour le pois qui va de la levée jusqu'au début de la compétition entre les plantes associées.

2.3.1. Facteurs influençant la valeur du paramètre MS_0

La masse de la semence

Différents travaux concernant les dicotylédones à levée épigée (betterave, carotte, mélilot, lupin, panais et chou) ont mis en évidence une corrélation entre la masse de la semence et MS_0 (Haskins et Gorz, 1975; Hendrix et al., 1991; Shanmuganathan et Benjamin, 1992; Huyghe, 1993; Dürr et Boiffin, 1995; Tamet et al., 1996). Dans ses travaux sur trèfle, Black (1956b, a) a établi une corrélation linéaire entre la masse de la semence et la biomasse de la plantule à la levée qui en est issue. Il montre également l'existence d'une corrélation avec la surface des cotylédons.

Des travaux ont également porté sur l'influence de la masse de la semence sur la masse de la plantule chez les monocotylédones. Ainsi, dans leurs travaux sur blé dur, Aparicio et al. (2002) ont constaté une corrélation entre la masse initiale de la semence et la masse de chacune des cinq premières feuilles. Une telle corrélation a également été rapportée sur maïs (Pommel et Bouchard, 1990).

Ainsi, une corrélation forte existe entre MS_0 et la masse initiale de la semence mais pour les espèces cultivées cette relation a principalement été montrée au sein d'une espèce. Cette relation peut être liée à la taille de l'embryon et/ou la taille des réserves séminales. Il existe en effet une forte corrélation entre la masse de la semence et la taille de l'embryon (Black, 1956a; Burris et al., 1971; Hendrix et al., 1991; Lopez-Castaneda et al., 1996).

La durée de la levée

La durée de levée peut avoir un impact sur la masse de la plantule à la levée. Un effet négatif significatif sur la masse des cotylédons a été rapporté sur trèfle et chou (Black, 1956b; Shanmuganathan et Benjamin, 1992) du fait de l'utilisation des réserves des cotylédons avant la levée (Varner et al., 1963; Burris et al., 1971). Une diminution de MS_0 lorsque la durée de levée augmente a été remarquée sur betterave et carotte, même si cette diminution était peu marquée (Dürr et Boiffin, 1995; Tamet et al., 1996).

La nutrition minérale

Nous ne connaissons pas d'étude sur l'effet de la nutrition minérale sur MS_0 . Elle pourrait avoir un rôle important dans le cas des espèces qui sont capables d'absorber des éléments minéraux avant la levée. Cela pourrait notamment être le cas de la betterave et de la carotte qui commencent à absorber de l'azote dès la sortie de la radicule (Tamet, 1992; Dürr et Mary, 1998).

Ainsi, concernant MS_0 , l'effet le plus étudié dans la bibliographie est celui de la masse de la semence. Chez les dicotylédones à levée épigée, la durée de levée a un effet dépréciatif sur la masse des cotylédons et donc potentiellement sur MS_0 . Cet effet chez les espèces à levée hypogée n'a, à notre connaissance, pas été étudié.

2.3.2. Facteurs influençant la valeur du paramètre RGR

La durée de la levée et/ou l'utilisation des réserves séminales

Plusieurs études ont porté sur les facteurs de variation du RGR ou de l'accumulation de biomasse pendant la phase précoce. Certaines d'entre elles rapportent l'impact que peut avoir la quantité des réserves séminales au moment de la levée sur la croissance précoce.

Dürr et Boiffin (1995) ont ainsi montré qu'un séjour prolongé de la betterave à l'obscurité depuis le semis (60 à 150 °Cj) a un impact négatif sur le RGR corrélé à une diminution de la masse surfacique des cotylédons à la levée avec un seuil critique de $0,04 \text{ mg mm}^{-2}$ en deçà duquel le RGR diminue. Plusieurs études en écologie ont établi une corrélation positive entre le RGR et le SLA des feuilles (Specific Leaf Area, ratio surface sur masse; Reich et al., 1997; Ryser et Wahl, 2001). Maranon et Grubb (1993) établissent une corrélation négative entre le RGR et la masse de la semence en utilisant 27 espèces non cultivées. Cette relation est liée au fait que le SLA des feuilles est plus faible chez les espèces à grosse semence. Néanmoins, ces études portent sur des stades plus avancés de la croissance des espèces étudiées, en particulier lorsque les cotylédons ne sont plus les organes fonctionnels qui assurent la photosynthèse. Lors des premières étapes, lorsque ce sont les cotylédons qui assurent la photosynthèse, la vidange des réserves aboutit à une augmentation du SLA des cotylédons mais qui est négativement corrélée au RGR (Dürr et Boiffin, 1995). El Amrani et al. (1994a) ont montré qu'un séjour prolongé de plantules de betteraves à l'obscurité diminue la capacité photosynthétique des cotylédons. Cette diminution est liée, après utilisation des réserves séminales, à la dégradation des plastides et des protéines, en particulier des étioplastes (précurseurs des chloroplastes) qu'ils contiennent, du fait du manque de sucres solubles disponibles. Dans leurs travaux sur carotte, Tamet et al. (1996) ont montré qu'une phase pré-levée prolongée a aussi un impact négatif sur le RGR. Les mêmes constatations sur chou ont été faites (Shanmuganathan et Benjamin, 1992). Black (1956b) a trouvé un impact négatif de la profondeur de semis sur la croissance précoce du trèfle mais seulement dans le cas de semences de petite taille,

tandis que Haskins et Gorz (1975) n'ont pas trouvé d'effet significatif. Des expérimentations où les cotylédons ont été supprimés ou recouverts pour les isoler de la lumière sur tournesol et sainfoin ont mis en évidence leur importance pour l'initialisation de la croissance précoce (Cooper et Fransen, 1974; Hanley et al., 2004).

Différents travaux sur l'effet de la quantité des réserves séminales pour la mise en place de la croissance précoce ont également été menés sur des espèces à levée hypogée. Des travaux sur maïs ont montré que l'excision d'une partie de l'albumen a un effet négatif sur la croissance de la partie aérienne et des racines (Cooper et MacDonald, 1970). En revanche, l'ablation totale de l'albumen sur des plantules âgées d'au moins 8 jours a eu un effet positif sur la photosynthèse apparente 24 heures après l'ablation. Dans leurs travaux sur pois, Hanley et al. (2004) ont montré que l'excision totale des réserves au plus tard 9 jours après le semis a un impact négatif sur la croissance. Kennedy et al. (2004) ont également mis en évidence ce phénomène chez le ligneux *Lithocarpus densiflora*. De fait, à l'instar des espèces à levée épigée, les espèces hypogées dépendent de la quantité des réserves séminales pour la mise en place de la croissance autotrophe. Il a été montré chez le maïs après levée que le carbone de la photosynthèse reste dans un premier temps uniquement au niveau des feuilles et assure leur croissance alors que le carbone des réserves permet le développement et la croissance racinaire (Deleens et al., 1984). Bourdu et Grégory (1983) décrivent un plateau de croissance chez le maïs survenant au moment où la plantule cesse d'utiliser majoritairement les réserves de la semence comme source de carbone et que la photosynthèse prend le relais complet.

La nutrition minérale

Bien que l'absorption d'éléments minéraux puisse commencer très précocement avant la levée et modifier la teneur des différents organes, l'impact d'un apport d'éléments minéraux sur les variations des valeurs du RGR n'a pas été, à notre connaissance, précisément étudié. De nombreuses études menées au champ font état de la stimulation de la croissance des plantules suite à une fertilisation localisée apportée au moment du semis à proximité des semences, en particulier en phosphore ou en azote dans le cas du maïs mais aussi du blé et de la betterave (par exemple, Duval, 1997; Legrand et Vanstallen, 2000). Des travaux menés sur des espèces prairiales ont montré un gain de croissance dans le temps grâce à la nutrition minérale dès les stades précoces de développement. Toutefois, ces études montrent un effet global sur la croissance des plantules sans en analyser l'origine de façon détaillée.

Le tableau 4 dresse une synthèse des résultats collectés dans la bibliographie sur les facteurs influençant la croissance précoce chez les espèces cultivées. Les effets de la masse de la semence sur la croissance des plantules ont été les plus largement étudiés, avec également quelques études sur les effets de la nutrition minérale et du taux d'utilisation des réserves séminales.

Tableau 4 : Synthèse non exhaustive de travaux menés sur la croissance précoce et effet de l'augmentation du facteur étudié.

Référence	Espèce	Facteur étudié	Effet
Aparicio et al., 2002	<i>Triticum turgidum</i> L.	Masse semence intra-génotypique	Taille embryon plus importante, réduction de la durée de levée et masse aérienne plus importante
Black, 1956b, a	<i>Trifolium subterraneum</i> L.	Masse semence intra-génotypique	Augmentation de la masse de la plantule
		Profondeur de semis	Diminution de la masse des cotylédons à la levée
Burris et al., 1971	<i>Gycine max</i> L.	Masse semence intra-génotypique	Augmentation de la taille de l'embryon et de la masse des cotylédons
Cooper et Fransen, 1974	<i>Onobrychis viciaefolia</i>	Couverture (recouvrement) des cotylédons	Diminution de la masse aérienne et du SLA ¹ des premières feuilles
Cooper et MacDonald, 1970	<i>Zea maize</i> L.	Excision partielle de l'albumen	Augmentation de la photosynthèse apparente Pas d'effet sur la surface foliaire Diminution de la masse aérienne
Dürr et Boiffin, 1995	<i>Beta vulgaris</i> L.	Masse semence intra-génotypique	Augmentation de la masse de la plantule Pas d'effet sur élongation Augmentation de la masse aérienne
		Durée de levée	Pas d'effet sur MS ₀ ² et diminution du RGR ³
Dürr et Mary, 1998	<i>Beta vulgaris</i> L.	Nutrition minérale	Augmentation de la masse des cotylédons, de la teneur N plantule et de l'élongation maximale
	<i>Triticum aestivum</i> L.		Effets identiques (à la betterave) à l'apparition de la 1 ^{ère} feuille
Huyghe, 1993	<i>Lupinus albus</i> L.	Masse semence inter-génotypique	Augmentation du nombre de feuilles
Maranon et Grubb, 1993	Plusieurs espèces	Masse semence interspécifique	Diminution du RGR et du SLA
McWilliam et al., 1970	Espèces prairiales	Nutrition minérale	Augmentation de la masse aérienne

¹SLA : Surface massique des feuilles ; ²MS₀ : biomasse aérienne à la levée ; ³RGR : taux de croissance relatif.

2.4. Formalisation de la croissance précoce dans les modèles de culture

Dans le cas des associations de cultures, quelques travaux de modélisation ont été réalisés jusqu'à présent notamment sur le modèle STICS (Brisson et al., 1998; Brisson et al., 2004). Corre-Hellou et al. (2009) ont adapté ce modèle à l'association orge-pois de printemps. Comme d'autres modèles modélisant des associations d'espèces (Ball et Shaffer, 1993; Berntsen et al., 2004), ce modèle permet de prendre en compte les interactions entre les espèces associées et leurs réponses aux conditions du milieu même si des travaux sont encore nécessaires pour améliorer certains formalismes notamment sur le partage du rayonnement entre espèces. Le modèle AZODYN-IC (Malagoli, 2009), a été développé à partir des modèles AZODYN (Jeuffroy et Recous, 1999) et AFISOL (Munier-Jolain et al., 2010) qui simulent respectivement la croissance d'une culture pure de blé et de pois. Ainsi, AZODYN-IC simule la croissance d'une association blé tendre-pois d'hiver. Il sert notamment à prédire les conséquences de stratégies de fertilisation azotée sur la croissance et le rendement.

Cependant, les modèles actuels de cultures associées ne prennent en compte que de façon très succincte les variations de la croissance précoce et leur éventuel impact sur la croissance des différentes espèces dans de tels systèmes de culture.

Dans AZODYN-IC, la croissance commence à la levée avec une biomasse proportionnelle à la masse de la semence. La croissance jusqu'au stade épi 1 cm pour le blé et floraison pour le pois se distingue par une valeur d'efficacité de conversion du rayonnement en biomasse aérienne plus faible que dans la suite du cycle car une plus grande part des assimilats est affectée vers les racines pendant la première partie du cycle. Dans STICS (Brisson et al., 2003), la surface foliaire potentielle est simulée par un modèle logistique en fonction des sommes de températures. Avant un LAI de $0,3 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$ quelle que soit l'espèce, il n'est considéré aucune compétition entre plantes. Au-delà, la densité de plantes a un effet sur la surface foliaire par plante. Comme dans AZODYN-IC, le coefficient de conversion du rayonnement en biomasse aérienne est plus faible pendant la première partie du cycle. Les variables pouvant influencer la croissance précoce (masse semence, profondeur de semis, disponibilité en N,..) ne sont peu ou pas prises en compte dans ces modèles de culture pures. C'est également le cas dans d'autres modèles tel que CROPSIM-WHEAT (Hunt et Pararajasingham, 1995). Des variations de croissance précoce sont en revanche intégrées dans le modèle SUCROS (Goudriaan et Van Laar, 1994), qui distingue une première étape de croissance précoce décrite à l'aide de l'équation (1). Cette distinction se fait jusqu'à un LAI de $0,75 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$, valeur à partir de laquelle la compétition commence et le mode de représentation de la croissance change. Dans le cas de la betterave, les paramètres de la croissance précoce ont été estimés pour différentes durées de levée (Guérif et Duke, 1998).

Selon ces différents modèles, les possibilités de prise en compte de variations initiales de

croissance entre espèces et conditions de semis sont donc variables et souvent peu étoffées. La simulation du début de la compétition entre plantes est aussi différente selon les modèles.

Il apparaît donc nécessaire de poursuivre les efforts de modélisation du fonctionnement des cultures associées en intégrant en particulier le déroulement de la phase de croissance précoce post-levée dans les modèles. Il s'agit de prendre en compte les éventuelles différences entre espèces liées notamment à la masse de la semence et au type de levée et de déterminer et modéliser les effets de différentes conditions de semis (profondeur de semis, alimentation minérale).

3. Utilisation des traits d'espèces pour l'analyse et la modélisation de la croissance précoce

Selon Violle et al. (2007), un trait est toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable à l'échelle de la plante individuelle, de la cellule à l'organisme, sans qu'il soit fait référence aux facteurs du milieu ou à aucun autre niveau d'organisation (population, communauté, écosystème). Les valeurs ou les modalités d'un trait sont définies comme étant un attribut.

Les traits sont largement utilisés en écologie fonctionnelle qui est née du besoin de l'écologie d'avoir des modèles prédictifs et quantitatifs (Keddy, 1992). En effet, l'étude des écosystèmes peut regrouper un nombre très important d'espèces qui rend difficile de trouver des règles génériques du fonctionnement des plantes d'un écosystème donné. L'écologie fonctionnelle (ou comparative), qui repose sur la comparaison des traits, est favorable à l'émergence de modèles génériques et prédictifs (Keddy, 1992). Les valeurs des traits des différentes plantes seraient liées à la manière dont elles répondent à leur environnement.

Différents exemples de relations entre traits d'espèces et de leur relation avec les conditions environnementales peuvent être donnés : activité photosynthétique maximale et durée de vie des feuilles, activité photosynthétique maximale et quantité de rayonnement, durée de vie des feuilles maximale et disponibilité en azote. La masse de la semence étant un trait facilement accessible, elle a été assez souvent retenue comme trait d'étude dans les travaux d'écologie fonctionnelle. Moles et al. (2005) ont étudié la relation entre les variations de la masse de la semence chez plus de 12 000 espèces et des traits d'espèces (production nette, LAI, type de dissémination...) sans que des corrélations nettes apparaissent entre ces différents traits. Les variations de masse observées étaient le plus nettement corrélées aux groupes d'espèces (graminées, arbustes, arbres). Gross (1984) a établi une relation interspécifique positive entre la masse de la semence et la masse de la

plantule chez six espèces sauvages.

Les travaux sur les traits d'espèces ont surtout porté sur des écosystèmes naturels comportant un grand nombre d'espèces et des prairies plurispécifiques mais ces approches ont été peu utilisées sur des cultures annuelles. L'approche proposée par l'écologie fonctionnelle peut être appliquée à l'étude des agro-écosystèmes. Des travaux ont porté sur la modélisation de la germination et de la levée des adventices en lien avec les traits de semences et des processus de germination (Gardarin et al., 2010; Gardarin et al., 2012). Dans ce modèle, les formalismes adoptés sont génériques et les variations spécifiques sont prises en compte au niveau de la valeur des paramètres des différentes fonctions du modèle. La valeur des paramètres est corrélée à des traits d'espèces. Les traits pris en compte sont par exemple la masse et la composition des graines, l'épaisseur des téguments. Mais ces travaux n'ont pas abordé l'étude de la croissance précoce après la levée.

L'utilisation des traits ouvre donc des possibilités de plus grande généralité pour la modélisation en agronomie en particulier lorsque le nombre d'espèces auxquelles on s'intéresse est important, ce qui peut être le cas des différentes cultures menées en association. Par ailleurs, l'utilisation de traits facilement mesurables peut permettre la prévision de valeurs de paramètres plus difficilement accessibles, e. g. MS_0 et RGR.

4. Hypothèses et démarche adoptée pendant la thèse

4.1. Hypothèses de travail

Les différentes données collectées dans la bibliographie permettent d'émettre plusieurs hypothèses sur les variations de MS_0 et du RGR et sur l'importance de la croissance précoce dans la mise en place de la compétition dans les cultures associées.

La première hypothèse est que la croissance précoce a un impact sur la suite du cycle des associations de cultures via ses effets sur la mise en place de la compétition des espèces associées. Quelques travaux initiaux ont ainsi mis en évidence l'impact de cette croissance précoce sur les cultures associées (Bellostas et al., 2003; Andersen et al., 2007) mais sans aller jusqu'à la modélisation et la distinction des facteurs en jeu et sans prendre en compte diverses combinaisons d'espèces.

A partir de l'analyse bibliographique, plusieurs hypothèses peuvent également être émises sur les sources de variation de MS_0 et du RGR (Figure 5).

Concernant MS_0 , la masse de la semence semble avoir un impact positif, différentes études ayant montré une corrélation positive pour des espèces cultivées et aussi chez quelques espèces sauvages. Il reste à établir l'éventuelle existence d'une relation inter-spécifique chez des espèces cultivées entre MS_0 et la masse de la semence, dans une optique de modélisation intégrant les traits d'espèce.

La durée de levée pourrait également avoir un effet dépréciatif sur MS_0 des espèces à levée

épigée en lien avec la vidange des cotylédons pendant la phase pré-levée. Il reste à modéliser cet impact, et également à l'étudier chez les espèces à levée hypogée en lien avec la redistribution des réserves pendant la phase pré-levée.

La nutrition minérale pourrait aussi avoir un impact sur MS_0 . Il existe chez certaines espèces la capacité à absorber des éléments minéraux avant la levée. Cela pourrait aboutir à une modification de l'utilisation des réserves des cotylédons pendant la phase pré-levée et donc à une modification de la masse à la levée chez les espèces à levée épigée. Chez les espèces à levée hypogée, l'effet de la nutrition minérale sur MS_0 reste également à étudier. L'absorption d'éléments minéraux, et notamment d'azote, pourrait éventuellement être corrélée à la composition des réserves séminales, i. e. leur plus ou moins grande teneur en différents éléments minéraux, entre autres leur teneur en azote.

La nutrition minérale pourrait également avoir un effet sur le RGR.

Ce dernier pourrait aussi dépendre de la durée de levée en lien avec la masse surfacique des cotylédons à la levée des espèces à levée épigée et la vidange des réserves de la semence chez les espèces à levée hypogée. Il y a nécessité de quantifier pour la modélisation l'effet de la durée de levée sur le RGR.

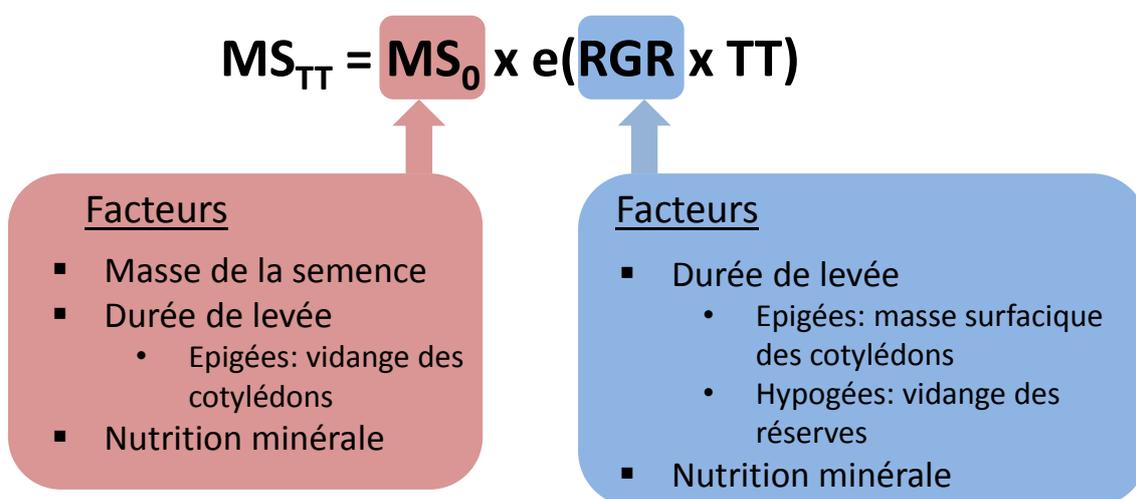


Figure 5 : Hypothèses de travail sur MS_0 et le RGR.

4.2. Démarche générale

4.2.1. Choix des espèces étudiées

Les espèces étudiées ont été choisies en fonction des traits retenus pour l'étude de la croissance précoce mais aussi en tenant compte des espèces présentes dans les associations de cultures. Les hypothèses formulées mettent en évidence plusieurs traits qui ont guidé le choix des espèces: la masse de la semence, sa composition (en particulier sa teneur en

azote) et le type de levée qui détermine la nature des premiers organes assurant la photosynthèse. En outre, l'étude portant sur les associations de cultures à base de légumineuses, ces espèces ont été intégrées à la gamme étudiée. Les monocotylédones et les dicotylédones ont été distinguées pour intégrer les graminées qui sont des espèces couramment utilisées dans les associations et dont la morphologie de la plantule diffère de celle des dicotylédones.

Les tableaux 5 et 6 présentent les espèces choisies et les traits qui leurs sont associés. Les cases grisées du tableau 6 correspondent à des critères qu'aucune espèce d'intérêt ne semble remplir.

En outre, les différentes espèces étudiées témoignent de la diversité des associations de cultures qui y sont rattachées. En effet, les espèces sélectionnées peuvent être utilisées dans des cultures associées ayant des objectifs de production différents et dont les espèces sont généralement semées en même temps:

- pour la récolte des grains des deux espèces (mélange dans le rang): pois-blé;
- pour la récolte de fourrage (mélange dans le rang): pois-blé, luzerne-blé;
- pour la production de semences de carotte et de tournesol, la légumineuse est utilisée comme plante de service (rangs alternés): pois-carotte, minette-carotte, luzerne-tournesol;
- pour la production de semences de fétuque sur deux ans, la légumineuse est récoltée au bout de la première année (rangs alternés): pois-fétuque.

La diversité des associations présentées ici montre l'intérêt de l'utilisation des traits d'espèces pour la modélisation de la croissance précoce.

Tableau 5 : Traits étudiés et espèces qui y sont associées. L'entrée verticale du tableau intègre les traits suivants : classe, masse sèche de la semence et type de levée. L'entrée horizontale du tableau intègre les légumineuses.

	Monocotylédone		Dicotylédone		
	Semence < 5 mg	Semence > 40 mg	Semence < 5 mg	Semence > 40 mg	
	Levée hypogée		Levée épigée (Cotylédons foliaires photosynthétiques)		Levée hypogée (cotylédons restants sous terre)
Non Légumineuse	Fétuque (<i>Festuca arundinaceae</i> Schreb.)	Blé dur (<i>Triticum turgidum</i> L.)	Carotte (<i>Daucus carota</i> L.)	Tournesol (<i>Helianthus annuus</i> L.)	
Légumineuse			Luzerne (<i>Medicago sativa</i> L.) Minette (<i>Medicago lupulina</i> L.)		Pois (<i>Pisum sativum</i> L.)

Tableau 6 : Description des réserves séminales des espèces et variétés étudiées (D'après Abirached-Darmency et al., 2005; Gerhard Leubner Lab, 2012; Royal Botanic Gardens Kew Seed Information Database (SID), 2008).

	Féтуque	Blé dur	Pois	Minette	Luzerne	Carotte	Tournesol
Nom latin	<i>Festuca arundinaceae</i>	<i>Triticum turgidum</i>	<i>Pisum sativum</i>	<i>Medicago lupulina</i>	<i>Medicago sativa</i>	<i>Daucus carota</i>	<i>Helianthus annuus</i>
Variété	Tomahawk	Dakter	Hardy	Virgo Pajberg	Vermont	Nantaise améliorée	NK Countri
Famille	Poaceae	Poaceae	Fabaceae	Fabaceae	Fabaceae	Apiaceae	Asteraceae
Masse sèche semence (mg)	2.4 (0.2) ^a	57.4 (4.2)	222.7 (13.4)	1.2 ^b (0.3)	1.5 ^b (0.4)	0.7 ^b (0.2)	45.8 ^b (4.3)
Localisation majoritaire des réserves	Albumen	Albumen	Cotylédons	Albumen	Albumen	Albumen	Cotylédons
Teneur en protéines (%)	17	12	25	35	37	25	25
Teneur en lipides (%)	2	2	1	5	10	20	40
Teneur en carbohydrates (%)	73	75	65	50	45	50	30
Teneur en minéraux (%)	8	11	9	10	8	5	5

^a Ecart-type. ^b Téguments non compris.

4.2.2. Démarche expérimentale générale

La démarche adoptée au cours de cette thèse a comporté deux grandes étapes composées chacune de plusieurs séries d'expérimentations combinées à une approche de modélisation.

1/ Analyse et modélisation de la croissance précoce

– Etude de la phase pré-levée en conditions contrôlées (chapitre 1, partie 1) :

Les expérimentations sur la croissance pré-levée (hétérotrophe) ont été réalisées en chambre de culture pour analyser la croissance des différentes parties des plantules de chaque espèce et fournir des éléments de compréhension de l'état des plantules obtenu à la levée. L'impact de la nutrition minérale ainsi que les conséquences possibles sur la croissance précoce post-levée ont été analysés.

– Etude et modélisation de la croissance précoce en serre (chapitre 1, partie 2) :

La croissance précoce a été étudiée pour chaque espèce et pour différentes durées de croissance pré-levée et de disponibilité en éléments minéraux dans le but d'établir un modèle de la croissance précoce. Les expérimentations ont été réalisées en serre pour bien contrôler les différents facteurs étudiés. Les données récoltées ont été utilisées pour la réalisation du modèle en s'appuyant sur les différents traits d'espèces.

- Etude de la croissance précoce au champ (chapitre 1, partie 3) :

Des essais sur la croissance précoce ont été réalisés au champ. Ils ont eu pour but d'analyser au champ les facteurs de variation de la croissance précoce en comparaison de ce qui avait été obtenu en serre et de calibrer le modèle pour des simulations de la croissance précoce au champ.

- Utilisation du modèle de la croissance précoce (chapitre 1, partie 4) :

Le modèle de la croissance précoce a été utilisé pour différentes combinaisons d'espèces afin de simuler l'impact de la variation de la croissance précoce sur l'état du couvert de différentes associations au moment de la fin de la phase exponentielle de croissance.

2/ Etude des conséquences de variations de la croissance précoce sur la suite du cycle

- Etude en serre des conséquences de variations de la croissance précoce sur la suite du cycle des associations blé dur-pois et blé dur-luzerne (chapitre 2, partie 1) :

Les conséquences de variations de la croissance précoce sur la suite du cycle des associations de cultures ont été étudiées en serre sur une association blé dur-luzerne et blé dur-pois afin d'analyser expérimentalement les impacts de la croissance précoce sur la compétition entre les espèces associées.

- Analyse de sensibilité à la croissance précoce d'un modèle de simulation de l'association pois blé tendre-pois d'hiver (chapitre 2, partie 2) :

Une analyse de sensibilité à la croissance précoce a été réalisée à l'aide d'un modèle de fonctionnement d'une association blé tendre-pois d'hiver, AZODYN-IC, qui simule l'ensemble du cycle. Pour cela, le formalisme de la croissance précoce a été intégré au modèle. Les valeurs de MS_0 et le RGR du pois et du blé ont été choisies et variées artificiellement dans des gammes vraisemblables.

Chapitre 1
Analyse et modélisation de la croissance
précoce

Chapitre 1 – Analyse et modélisation de la croissance précoce

1. Etude de la phase pré-levée

1.1. Introduction

Comme exposé précédemment, la phase pré-levée a des conséquences sur la croissance précoce qui dépendent des conditions du milieu et des caractéristiques des semences et des plantules. La durée de la croissance pré-levée et les conditions de nutrition pendant cette phase ont un impact sur l'état de la plantule au moment de sa levée. Ainsi, chez les espèces à levée épigée, la masse surfacique des cotylédons à la levée peut avoir un effet sur la croissance post-levée (Shanmuganathan et Benjamin, 1992; Dürr et Boiffin, 1995; Tamet et al., 1996) tout comme le degré de vidange des réserves séminales chez les espèces à levée hypogée (Cooper et MacDonald, 1970; Bourdu et Gregory, 1983; Hanley et al., 2004).

L'absorption d'éléments minéraux et notamment d'azote (N) peut également commencer lors de la phase pré-levée (Dürr et Mary, 1998) et avoir un impact sur la vitesse d'allongement mais aussi sur la teneur en azote des tissus à la levée et donc sur leur capacité de photosynthèse (Evans, 1989; Hikosaka, 2010).

C'est dans un souci de meilleure compréhension des effets des différentes étapes menant aux variations de croissance précoce qu'il a été décidé d'étudier la phase pré-levée préalablement aux observations de la croissance précoce post-levée et à la recherche d'éléments de modélisation. Ces deux étapes pré et post-levée ne sont pas toujours bien distinguées dans l'analyse de la croissance précoce des cultures.

L'allongement et la redistribution des réserves séminales vers les différents organes de la plantule ainsi que l'évolution des teneurs en N pendant la phase hétérotrophe ont donc été étudiés. L'influence de la nutrition minérale sur ces différentes variables a également été analysée. Les conséquences possibles sur la croissance précoce et notamment sur MS_0 et le RGR sont discutées.

1.2. Matériels et Méthodes

Les espèces dont la phase pré-levée a été étudiée correspondent à celles présentées précédemment et regroupant les traits d'intérêt pour l'étude de la croissance précoce (Tableau 7).

Tableau 7 : Caractéristiques des espèces pour l'étude de la phase pré-levée.

Nom commun	Nom latin	Classe	Famille	Variété	Masse semence (mg)	Levée	Teneur N semence (%)
Fétuque	<i>Festuca arundinacea</i>	Monocot	<i>Poaceae</i>	Tomahawk	2.4	Hypogée	2.1
Blé dur	<i>Triticum turgidum</i>	Monocot	<i>Poaceae</i>	LA1823	56.9	Hypogée	2.1
Pois	<i>Pisum sativum</i>	Dicot	<i>Fabaceae</i>	Hardy	222.7	Hypogée	3.0
Luzerne	<i>Medicago sativa</i>	Dicot	<i>Fabaceae</i>	Vermont	1.6 ^a	Epigée	6.5
Minette	<i>Medicago lupulina</i>	Dicot	<i>Fabaceae</i>	Virgo Pajberg	1.2 ^a	Epigée	6.0
Carotte	<i>Daucus carota</i>	Dicot	<i>Apiaceae</i>	Nantaise améliorée	0.7 ^a	Epigée	3.7
Tournesol	<i>Helianthus annuus</i>	Dicot	<i>Asteraceae</i>	NK Countri	45.8 ^a	Epigée	4.0

^a Téguments non compris

Minette, luzerne, carotte et fétuque ont été semées dans des boîtes en plastique de dimension L x l x h = 16 x 10 x 10 cm à une densité de 20 à 25 semences par boîte remplies de 2 kg de sable de Fontainebleau (200 µm, SIFRACO quality NE34, Paris, France). Pois, tournesol et blé dur ont été semés dans des pots en plastique de dimension d x h = 20 x 15 cm remplis de 4,8 kg du même sable. 10 semences par pot ont été disposées. Les pots et les boîtes ont ensuite été placés en chambre de culture à 20 ± 0,3 °C et arrosés jusqu'à une teneur de 0,20 kg kg⁻¹ soit avec de l'eau déminéralisée (traitement C0) soit avec une solution nutritive (Saglio et Pradet, 1980) contenant : 2.8 mmol L⁻¹ KNO₃, 2.6 mmol L⁻¹ Ca(NO₃)₂, 1.0 mmol L⁻¹ KH₂PO₄, 0.10 mmol L⁻¹ K₂HPO₄, 0.64 mmol L⁻¹ MgSO₄, 3 mmol L⁻¹ NH₄NO₃, 200 µmol L⁻¹ NaCl et les micronutriments suivants: 24 µmol L⁻¹ H₃BO₃, 11 µmol L⁻¹ MnSO₄, 4 µmol L⁻¹ ZnSO₄, 100 nmol L⁻¹ CuSO₄, 40 nmol L⁻¹ (NH₄)MoO₄ and 80 µmol L⁻¹ FeEDTA permettant une croissance optimale (Dürr et Mary, 1998; traitement C4). Juste après le semis, les pots ont été recouverts de sacs plastiques noirs pour garder les plantules à l'obscurité et limiter les pertes d'eau par évapotranspiration.

La longueur de la partie au-dessus de la racine (appelée « tige » dans la suite du texte pour avoir une dénomination commune aux différentes espèces), ainsi que de la racine la plus longue a été mesurée de 3 à 5 dates après le semis en utilisant 3 à 4 répétitions (3 à 4 boîtes ou pots). La largeur et la longueur des cotylédons ont également été mesurées pour les espèces épigées pour estimer leur surface (en assumant une forme elliptique) et en déduire leur masse surfacique. Pour les mesures de biomasse sèche, les différents organes des

plantules (coléoptile et feuille, hypocotyle ou épicotyle et feuilles; résidu de semence ou cotylédons ; racines) ont été regroupés par répétition, séchés à 80°C pendant 48 heures. La teneur en N total a également été mesurée avec un analyseur élémentaire CHN (méthode de Dumas, IDAC, Nantes, France). Les pertes et les gains en N à l'échelle de la plante ont été estimés en calculant la balance azotée définie comme étant le ratio de la quantité d'N contenue dans la plantule à un instant t par la quantité d'N contenue initialement dans la semence. Les dates de prélèvements correspondent à différentes durées de levée possibles allant de 30 à 180 °Cj depuis 50% de germination en utilisant les températures de base suivantes établies au sein du LEVA dans des expérimentations antérieures sauf pour le tournesol (Villalobos et Ritchie, 1992) : blé dur 1,4°C; fêtuque 2,8°C; pois 3,5°C; minette et luzerne 2,7°C; tournesol 4°C et carotte 4,4°C. Le temps thermique a été calculé comme suit:

$$TT_j = \sum_{i=0}^{i=j} (T_i - T_b) \quad (2)$$

où TT_j est le temps thermique cumulé (°Cj) à la date j , T_i est la température moyenne du jour i (°C) et T_b est la température de base (°C).

Les analyses statistiques ont été réalisées sous GraphPad Prism 5. Des ANOVA à deux facteurs (temps x nutrition minérale) et des tests de Bonferroni ont été utilisés pour l'analyse de l'allongement, des biomasses et des teneurs N au risque α de 5%.

1.3. Résultats

1.3.1. Morphologie des plantules

La morphologie des plantules pendant la phase hétérotrophe diffère sensiblement selon les espèces et selon la classe à laquelle elles appartiennent (comme montré dans les Figures 3 et 4).

Les trois espèces à levée épigée et petite semence, minette, luzerne et carotte, présentent une radicule courte ainsi qu'un hypocotyle poussant les deux cotylédons hors du sol. Le tournesol a une morphologie similaire mais a rapidement développé des racines secondaires autour de son pivot.

Les deux monocotylédones, fêtuque et blé dur, ont un coléoptile s'allongeant depuis le point d'insertion de la semence jusqu'à ce qu'il soit percé par la première feuille à environ 75°Cj depuis 50% de germination. La semence et le reste de réserves séminales reste au niveau de son point d'ancrage dans le sol. Le blé dur présente 3 longues racines séminales ramifiées tandis que la fêtuque n'a qu'une seule radicule.

Le pois présente une morphologie particulière avec une longue racine pivotante et ramifiée, un épicotyle développant des entre-nœuds et des feuilles, des cotylédons de stockage restant au niveau du point d'ancrage de la semence.

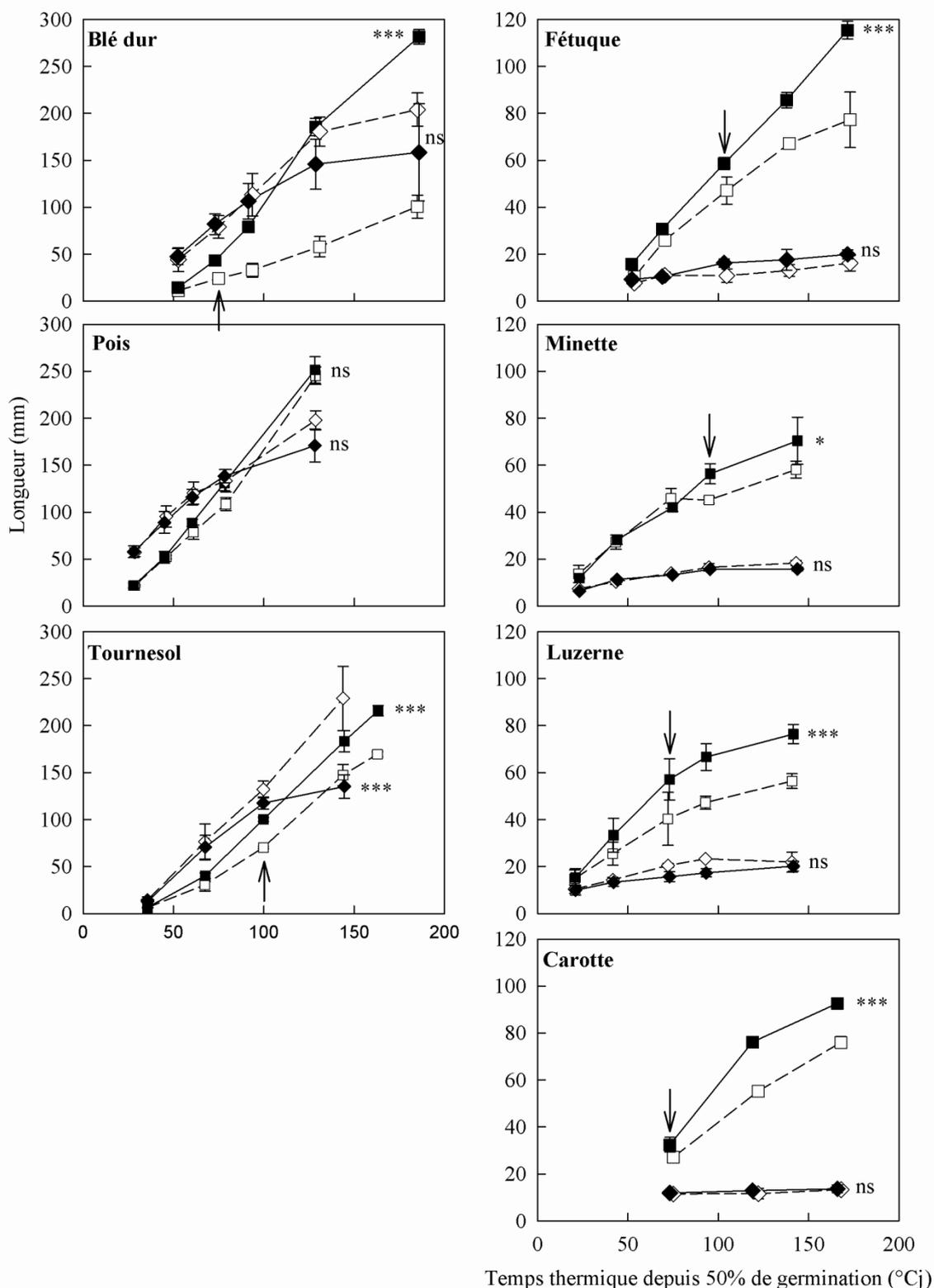


Figure 6 : Allongement de la tige (□) et de la racine (◇). Les symboles vides indiquent le traitement C0. Les symboles pleins indiquent le traitement C4. Test C0 vs C4, ns: non significatif ; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,001$; ***: $P < 0,0001$. Les barres verticales représentent l'écart-type. Les flèches indiquent le début d'une différence significative pour la tige. C0, pas d'apport d'éléments minéraux ; C4, apport élevé d'éléments minéraux.

1.3.2. Allongement

A la fin des expérimentations et pour le traitement C0, le pois, le tournesol et le blé dur avaient l'allongement le plus important en termes de tige (> 100 mm) et de racine (> 160 mm; Figure 6). Tandis que la fétuque, la carotte, la minette et la luzerne avaient une tige (< 80 mm) et des racines (< 20 mm) nettement plus courtes. Les espèces à grosse semence avaient une vitesse d'élongation de la tige et des racines plus élevée que les espèces à petite semence. Le pois avait une vitesse d'allongement de la tige de $1,9 \text{ mm } ^\circ\text{Cj}^{-1}$ suivi par le tournesol avec $1,0 \text{ mm } ^\circ\text{Cj}^{-1}$ et le blé dur avec $0,5 \text{ mm } ^\circ\text{Cj}^{-1}$. La fétuque, la carotte, la minette et la luzerne avaient un taux d'allongement de la tige plus faible avec environ $0,4 \text{ mm } ^\circ\text{Cj}^{-1}$.

A l'exception du pois, la nutrition minérale a significativement stimulé l'allongement de la tige pour toutes les espèces à partir de $75\text{-}100^\circ\text{Cj}$. L'augmentation est devenue particulièrement importante à partir de 130°Cj pour les deux monocotylédones. L'effet de la nutrition minérale sur la vitesse d'allongement était le plus important pour le blé dur avec $1,5 \text{ mm } ^\circ\text{Cj}^{-1}$ (+173%) et la fétuque (+51%) pour le traitement C4. L'augmentation était comprise entre +20 et +30% pour les autres espèces sauf le pois. Aucun effet de la nutrition minérale sur l'allongement des racines n'était notable mis à part à la fin de l'essai du tournesol avec une racine plus courte dans le cas du traitement C4.

1.3.3. Biomasses et dynamique d'utilisation des réserves

Comme pour les longueurs, les espèces à grosse semence (pois, blé dur et tournesol) ont obtenu les biomasses les plus élevées dans le cas du traitement C0 (Figure 7). Au dernier prélèvement et sans nutrition minérale (C0), le pourcentage de réserves séminales utilisées a varié entre espèces: 55-65% pour les espèces à grosse semence, 80-85% pour les espèces à petite semence (carotte, minette et luzerne sauf fétuque avec 55%).

Avec une nutrition minérale non limitante (C4), une augmentation significative de l'utilisation des réserves a été observée pour les deux monocotylédones (blé dur et fétuque avec respectivement 80 et 50% au dernier prélèvement). Néanmoins, l'allongement plus rapide au niveau C4 aboutirait à une levée plus précoce et donc au même niveau de réserves pour une distance donnée à parcourir pour atteindre la surface.

Pour le traitement C0, la biomasse de la tige a augmenté au cours du temps pour les espèces à levée hypogée (pois, blé dur et fétuque) en lien avec l'utilisation des réserves séminales. A l'inverse, la biomasse de la tige des espèces à levée épigée (minette, luzerne, carotte et tournesol) a légèrement diminué au cours du temps en lien avec la vidange des cotylédons qui sont compris dans cette partie de la plantule. La nutrition minérale n'a eu aucun effet sur la biomasse de la tige pour les légumineuses. Un effet positif, à partir de 75°Cj a été observé pour les deux monocotylédones. Pour les deux épigées (carotte et tournesol), la biomasse de la tige est restée relativement stable pour le traitement C4 tandis qu'elle a légèrement diminué sans apport d'éléments minéraux (C0)

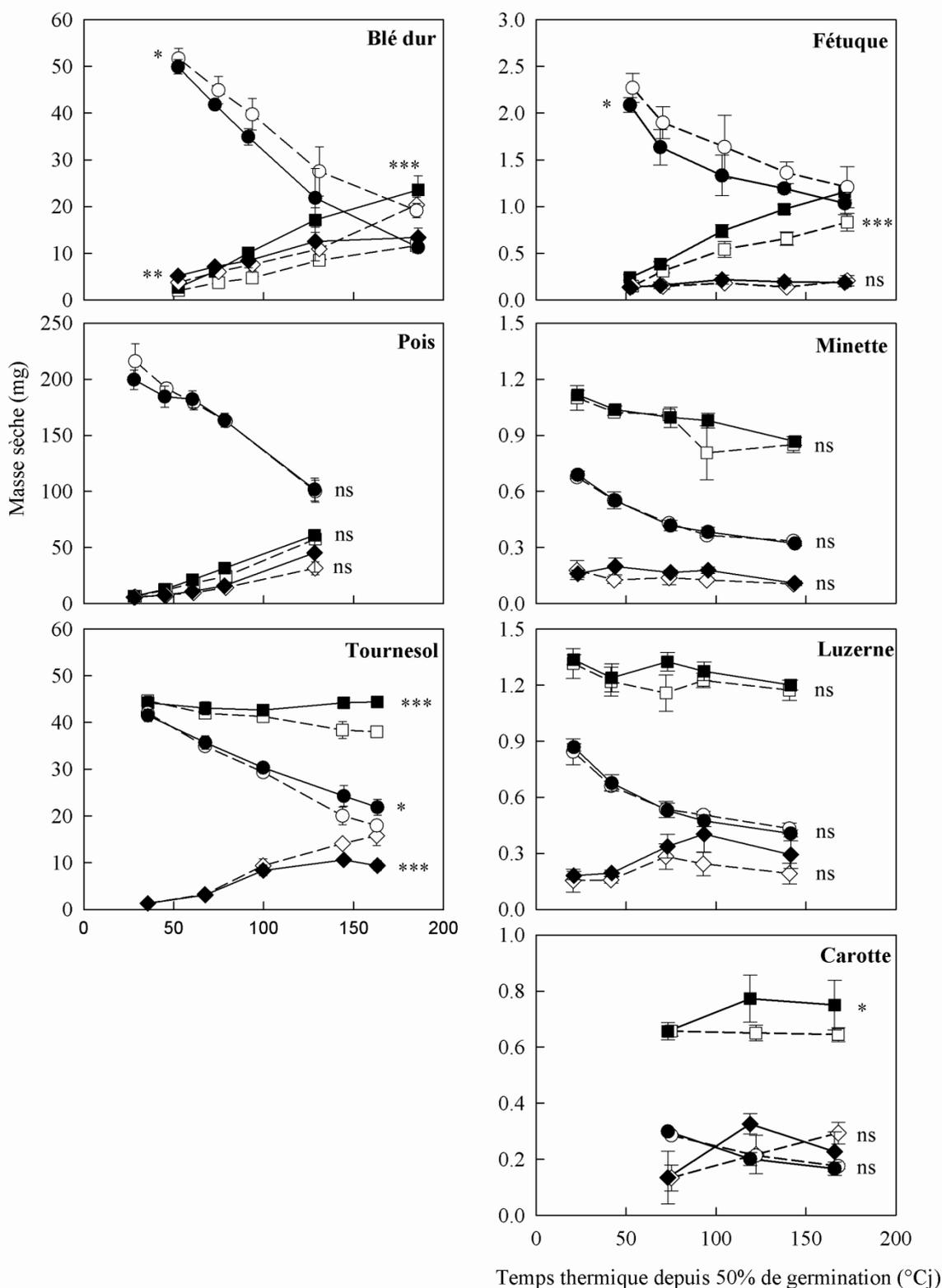


Figure 7 : Biomasse de la partie au-dessus de la racine (□), des organes de stockage des réserves (○); résidu de semence pour hypogées et cotylédons pour épigées) et des racines (◇). Les symboles vides indiquent le traitement C0. Les symboles pleins indiquent le traitement C4. Test C0 vs C4, ns: non significatif ; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,001$; ***: $P < 0,0001$. Les barres verticales représentent l'écart-type.

avec une différence significative à partir de 100°Cj pour le tournesol et 75°Cj pour la carotte.

Aucun effet de la nutrition n'a été observé sur la biomasse racinaire sauf à la fin de la croissance du blé et du tournesol où elle est devenue plus élevée dans le cas du traitement C0.

La figure 8 représente l'évolution de la masse surfacique des cotylédons des espèces à levée épigées uniquement pour le traitement C4 car aucune différence significative n'a été observée entre les deux niveaux de nutrition minérale.

Pour toutes les espèces considérées, la masse surfacique des cotylédons a sensiblement diminué au cours du temps pour atteindre un plateau de 0,08 mg mm⁻² pour la luzerne et la minette à 75°Cd et de 0,04 mg mm⁻² pour la carotte à 160°Cj. La masse surfacique des cotylédons du tournesol était bien plus élevée que pour les autres espèces et a tendu vers un plateau de 0,20 mg mm⁻².

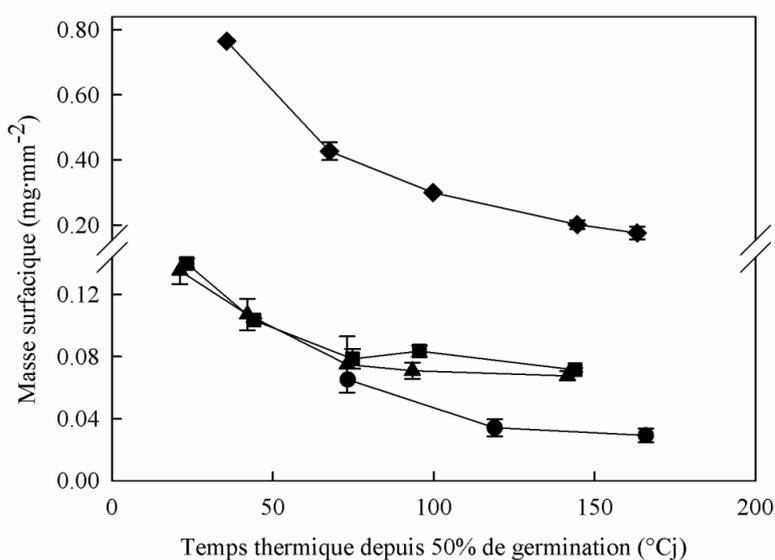


Figure 8 : Masse surfacique des cotylédons des espèces à levée épigée pour le traitement C4. Tournesol (◆), minette (■), luzerne (▲) et carotte (●). Les barres verticales représentent l'écart-type.

1.3.4. L'azote au sein de la plantule

La balance azotée est restée au niveau de 100% pour le pois et la luzerne (Figure 9) et a légèrement diminué pour la minette. Pour ces trois espèces, il n'y avait pas de différence significative entre les traitements C0 et C4. Cela indique qu'il n'y a pas eu de gain d'N au sein de la plantule pour les légumineuses. Au contraire, la balance azotée a fortement augmenté au-dessus de 100% pour les autres espèces à partir de 75-100°Cj après 50% de germination. Le gain en N a été particulièrement important pour les deux monocotylédones, blé dur et fétuque, ainsi que pour le tournesol.

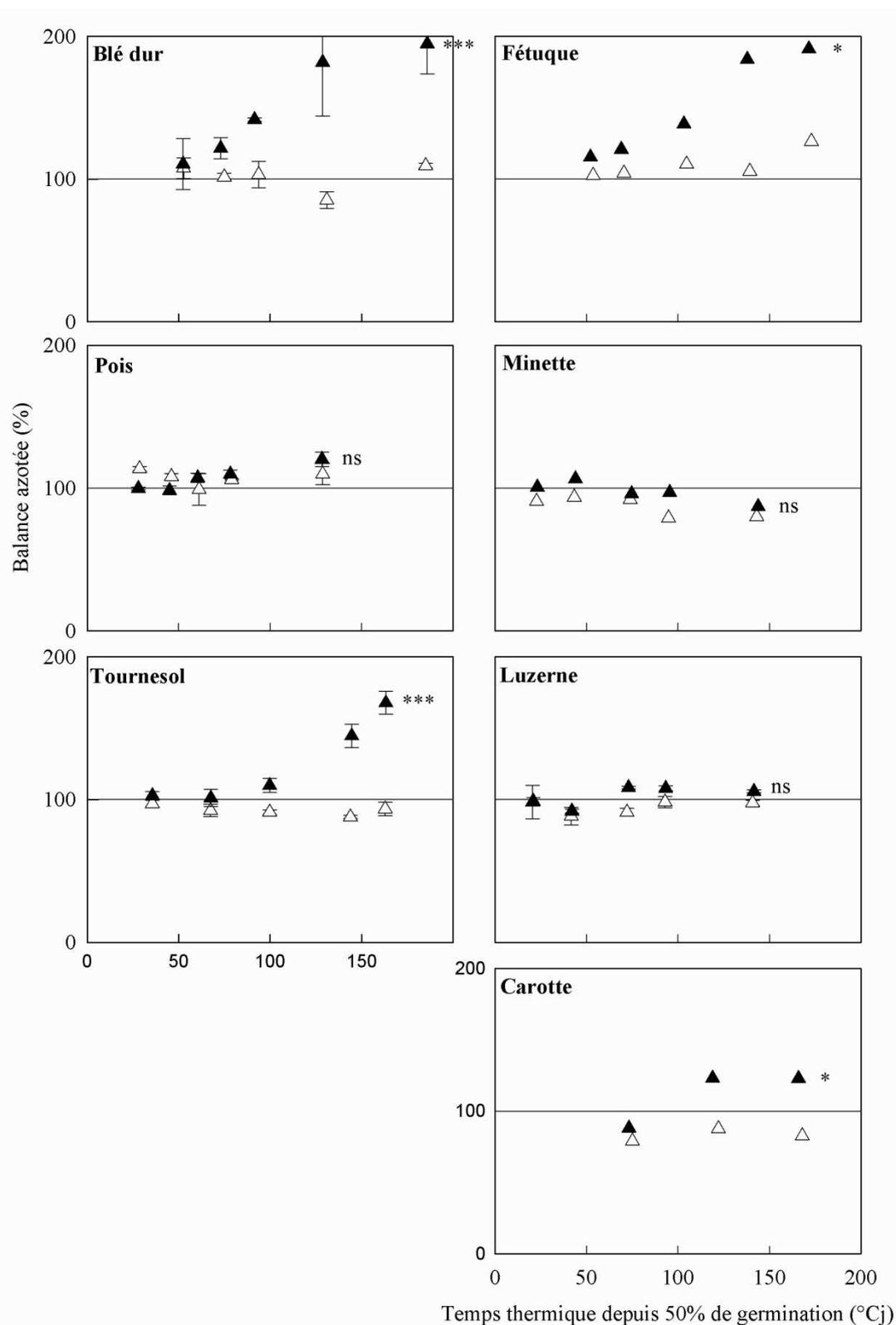


Figure 9 : Balance azotée correspondant au ratio ($\times 100$) entre la quantité d'azote total au sein de la plantule à un instant t et la quantité d'azote total contenu initialement dans la semence. Les symboles vides indiquent le traitement C0. Les symboles pleins indiquent le traitement C4. Test C0 vs C4, ns: non significatif ; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,001$; ***: $P < 0,0001$. Les barres verticales représentent l'écart-type.

Pour toutes les espèces, la teneur en N des futurs organes photosynthétiques est restée relativement élevée (> 4%) dans le cas du traitement C0 (Figure 10). La teneur en N était la plus élevée pour les trois légumineuses avec 7-10%, et sans différence significative entre les traitements C0 et C4. La teneur en N a diminué au cours du temps pour le pois mais est restée à une valeur élevée (au-dessus de 7%), tandis qu'elle est restée stable pour la minette et la luzerne. Pour les deux monocotylédones, blé dur et fétuque, la teneur en N a varié entre 4 et 6% au traitement C0 et a augmenté significativement avec l'apport d'éléments minéraux (C4) à 6-7%. Le tournesol et la carotte ont montré la plus faible teneur en N comparé aux autres espèces mais elle a légèrement augmenté au cours de temps jusqu'à 4,5-6%. L'apport d'éléments minéraux n'a que peu augmenté la teneur en N des cotylédons de la carotte et du tournesol malgré l'augmentation globale de la balance azotée de la plantule.

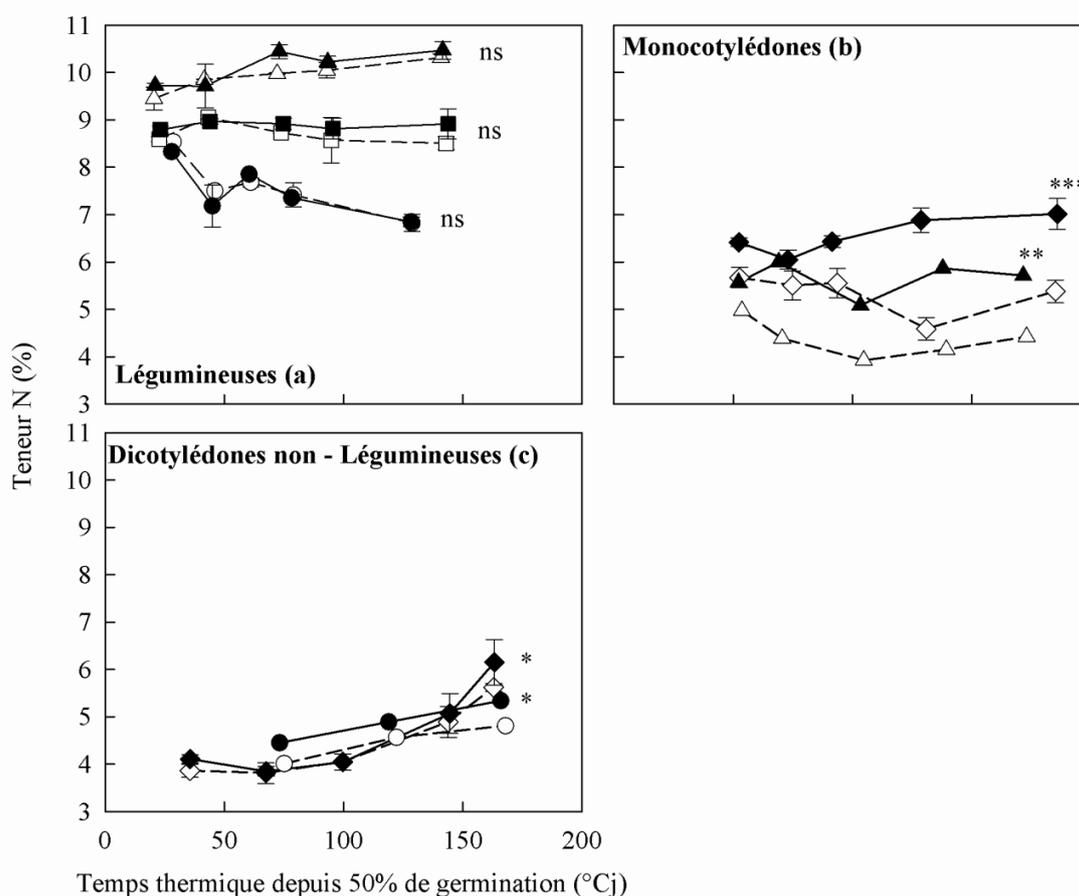


Figure 10 : Teneur en azote des futurs organes photosynthétiques (cotylédons pour minette, luzerne, carotte et tournesol; premières feuilles et tige pour pois, blé dur et fétuque). a: luzerne (△), minette (□) et pois (○). b: blé dur (◇) et fétuque (△). c: carotte (○) et tournesol (◇). Les symboles vides indiquent le traitement C0. Les symboles pleins indiquent le traitement C4. Test C0 vs C4, ns: non significatif; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,001$; ***: $P < 0,0001$. Les barres verticales représentent l'écart-type.

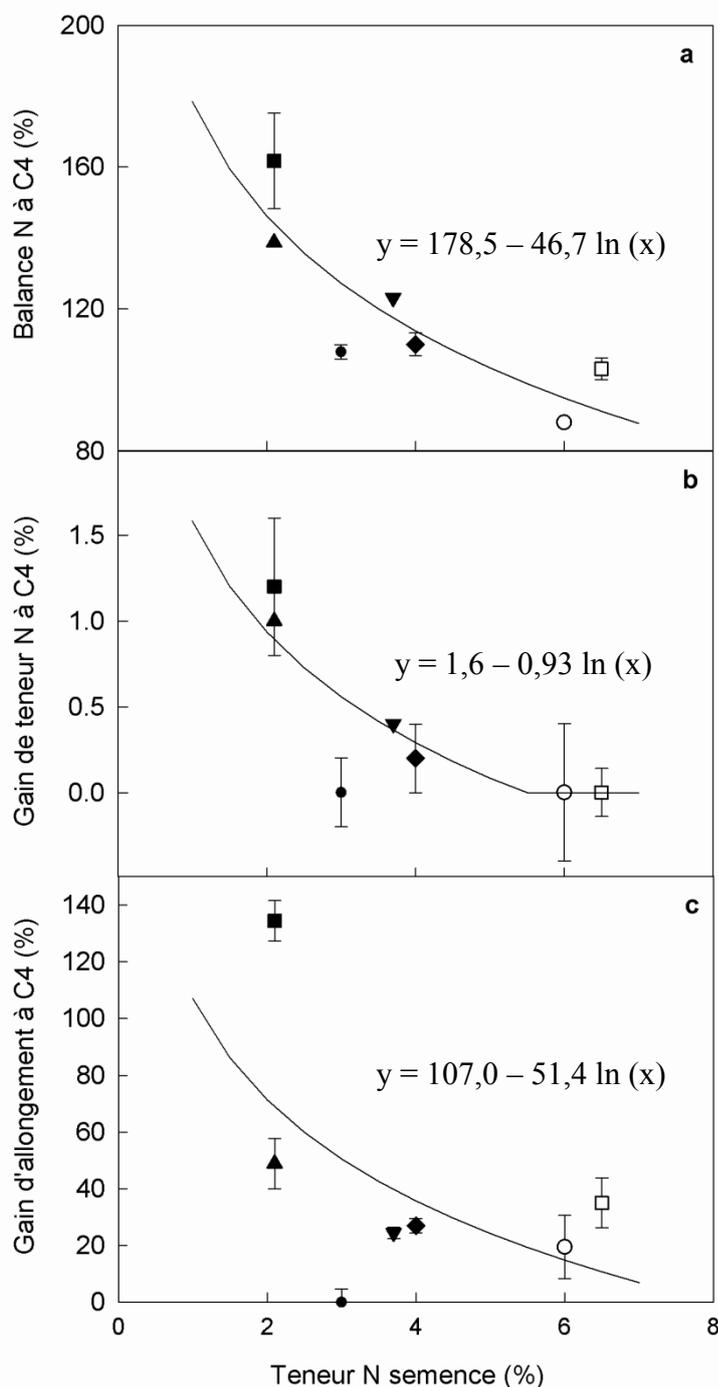


Figure 11 : a : Balance azotée (%) à 100°Cj depuis 50% de germination dans le cas du traitement C4 en fonction de la teneur initiale en N séminal (%). b : Gain de teneur en N du futur organe photosynthétique (%) à 100°Cj au traitement C4 par rapport au traitement C0 en fonction de la teneur initiale en N séminal (%). c : Gain d'allongement de la tige (%) à 100°Cj, traitement C4 par rapport au traitement C0, en fonction de la teneur initiale en N séminal (%). Fétuque (▲), blé dur (■), pois (●), carotte (▼), tournesol (◆), minette (○) et luzerne (□). Les barres verticales représentent l'écart-type.

Nous avons tenté de corrélérer différentes variables mesurées à la teneur initiale en N de la semence. La balance azotée à 100°Cj depuis 50% de germination (pour traitement C4) est corrélée à la teneur initiale en N de la semence ($r^2 = 0.74$; Figure 11a). Plus la teneur initiale en N de la semence était faible, plus la balance azotée dépassait 100%. En outre, une corrélation est également mise en évidence entre le gain en N du futur organe photosynthétique (traitement C4 relativement au traitement C0) et la teneur initiale en N de la semence ($r^2 = 0.70$; Figure 11b) en lien avec l'augmentation de la balance N. Plus la teneur en N initiale de la semence était faible plus la teneur en N du futur organe

photosynthétique a augmenté avec l'apport d'N par la solution nutritive. En revanche, la corrélation entre le gain d'allongement de la tige dans le cas du traitement C4 et la teneur initiale en N de la semence est plus faible ($r^2 = 0.29$; Figure 11c). En effet, si la luzerne et la minette ont une forte teneur en N séminal, elles ont tout de même eu un gain d'allongement significatif. Au contraire, avec une teneur en N séminal plus faible que les deux autres légumineuses, le pois n'a pas eu de gain d'allongement significatif.

1.4. Discussion

1.4.1. Capacité d'allongement et conséquences sur la levée

Les différentes espèces étudiées ont montré des capacités d'allongement de la tige variables. Ainsi, les espèces à grosse semence présentent un allongement maximal et une vitesse d'élongation plus élevées que les espèces à petites semences. Addae et Pearson (1992b) avaient trouvé qu'une augmentation de la masse de semence chez le blé tendre aboutissait à une augmentation de la longueur du coléoptile. Tamet et al. (1996) l'ont également observé chez la carotte. Une corrélation entre la masse de la semence et la capacité d'allongement a également été rapportée pour différentes adventices par Gardarin et al. (2010).

La masse de la semence est donc un critère important pouvant influencer les vitesses de levée relatives des différentes espèces. Ces capacités d'allongement sont à prendre en compte pour les cultures associées dans le choix des profondeurs de semis. En association, les espèces à grosse semence seraient donc capables de lever plus vite mais selon également leur vitesse de germination. En outre, la plus grande capacité d'allongement des espèces à grosse semence leur permet d'être moins sensibles aux grandes profondeurs de semis et aux obstacles à la levée de type motte (Dürr et al., 2001; Gardarin et al., 2010).

La nutrition minérale a également un impact significatif sur l'allongement de la tige. Durrant et Mash (1989) avaient montré un gain d'allongement de l'hypocotyle de la betterave et une meilleure levée au champ avec l'application de KNO_3 . Dürr et Mary (1998) ont observé un gain d'allongement très précoce chez la betterave dès 50°Cj après germination, plus tardif chez le blé tendre vers 80°Cj comme cela a été observé sur blé dur dans nos essais. Dans notre étude, les gains d'allongement ont été les plus forts pour les monocotylédones, pour lesquelles par ailleurs l'absorption d'N a été importante. Une corrélation a été établie entre espèces entre le gain net d'N et la teneur initiale en N de la graine.

D'une façon générale, de fortes teneurs en N dans la plante favorisent la division et l'élongation cellulaire (Roggatz et al., 1999). Abrol et al. (1983) ont montré que l'assimilation de l'N à l'obscurité est possible grâce à la voie oxydative du pentose phosphate. Dans ce cas, l'assimilation d'N est possible tant que la quantité de

carbohydrates disponibles est suffisante. Or, les monocotylédones ont une semence très riche en carbohydrates. Des travaux sur tournesol ont montré que l'apport d'N exogène dans le milieu stimulait la synthèse de nitrate et nitrite réductases pendant la germination (Haba et al., 1988).

Il faut souligner que d'autres éléments minéraux que l'N pourraient être impliqués dans l'augmentation de l'allongement puisque tous les éléments de la solution nutritive apportée ont eu leurs quantités modifiées dans notre étude.

Enfin, nos résultats suggèrent qu'une levée plus rapide du fait de la nutrition minérale serait notable surtout pour des profondeurs de semis assez élevées. Néanmoins, cela peut avoir des conséquences sur la conduite du semis en association de cultures, du fait du compromis à trouver entre profondeurs de semis adaptées aux espèces associées.

Concernant le système racinaire, les résultats d'allongement et de biomasse indiquent que les espèces à grosse semence colonisent le sol plus vite et vont donc explorer un volume de sol plus important que les espèces à petite semence leur donnant un avantage supplémentaire pour l'accès à plus de ressources jusqu'à l'apparition de la compétition entre plantes.

1.4.2. Biomasses et répercussions potentielles sur MS_0

La biomasse de la partie au-dessus de la racine s'avère plus élevée pour les espèces à grosse semence. Différents travaux ont montré une corrélation entre la masse de la semence et la masse de la plantule chez le trèfle (Black, 1956b), la carotte (Tamet et al., 1996) et la betterave (Dürr et Boiffin, 1995), mais aussi de manière inter-spécifique (Gross, 1984). Ces différences de biomasses de cette partie de la plante au-dessus de la racine pendant la phase pré-levée pourraient se répercuter à la levée donnant une valeur de MS_0 plus élevée pour les espèces à grosse semence.

Un second impact de la phase pré-levée sur MS_0 concerne les espèces à levée épigée. En effet, pour ces espèces les cotylédons se vidangent progressivement de leurs réserves pour permettre la croissance de l'hypocotyle et des racines. Une levée plus longue aboutirait à la levée de cotylédons ayant une biomasse plus faible. Ainsi, pour les espèces à levée épigée, MS_0 diminuerait à mesure que la durée de levée augmente. Néanmoins, un gain d'allongement grâce à la nutrition minérale permettrait une levée plus rapide et donc les cotylédons seraient moins vidangés.

1.4.3. Etablissement du RGR en lien avec le statut azoté de la plantule et l'état des réserves séminales

La teneur en N des futurs organes photosynthétiques pourrait être importante pour la mise en place du RGR après la levée. En effet, l'N favorise l'activité photosynthétique par son

implication notamment dans les protéines du cycle de Calvin et les thylakoïdes (Evans, 1989). Dans notre étude, la teneur en N de la première feuille a particulièrement augmenté pour les deux monocotylédones, blé dur et fétuque, en lien avec l'augmentation observée de la balance azotée. Cela pourrait donc stimuler le RGR dès la levée lorsque la nutrition azotée est forte. En revanche, la teneur en N n'a pas augmenté pour les légumineuses

L'état des réserves séminales à la levée est également un facteur important pour la mise en place du RGR. Concernant les espèces à levée épigée, la masse surfacique des cotylédons a diminué au cours du temps. Cette diminution pourrait être critique pour le RGR comme cela a été mis en évidence sur betterave (Dürr et Boiffin, 1995), carotte (Tamet et al., 1996) et chou (Shanmuganathan et Benjamin, 1992).

Chez les espèces à levée hypogée, différents travaux indiquent qu'une réduction de la quantité des réserves séminales réduirait la croissance précoce chez le maïs (Cooper et MacDonald, 1970; Bourdu et Gregory, 1983) et le pois (Hanley et al., 2004). Les résultats obtenus montrent que la biomasse des réserves diminue rapidement au cours du temps. Le pourcentage de réserves restantes au moment de la levée pourrait donc être déterminant pour la mise en place du RGR.

1.5. Conclusion

Cette étude de la phase pré-levée est une étape utile pour l'analyse des variations de la croissance précoce post-levée qui est présentée au chapitre suivant. En effet, les résultats obtenus sur la phase pré-levée ont mis en évidence des différences de capacité d'allongement, de biomasse et de réponse à la nutrition minérale selon les espèces. Ces résultats vont permettre de mieux analyser ce qui sera observé après levée pour les différentes espèces étudiées.

2. Analyse et modélisation de la croissance précoce dans les cultures associées

Article à soumettre

Modelling early growth in intercrops under different sowing conditions

Benoit FAYAUD¹, Françoise COSTE¹, Guénaëlle CORRE-HELLOU^{1*}, Antoine GARDARIN² and Carolyne DÜRR³

¹L'UNAM Université, Groupe ESA, SFR 4207 Quasav, UR LEVA, 55 rue Rabelais, 49007 Angers, France.

²INRA-AgroParisTech, UMR 211, BP 01, 78850 Thiverval-Grignon, France.

³INRA, UMR 1345, IRHS, 42 rue Georges Morel, 49071 Beaucouzé, France.

***Corresponding author:** Guénaëlle CORRE-HELLOU: g.hellou@groupe-esa.com,
Tel.: 033 2 41 23 55 55

Additional keywords: DM_0 , exponential growth, crop model, RGR, sowing depth.

Summary

Early growth is a critical phase in legume-based intercrops as it determines the competitive capacity of each species. This phase lasts from emergence to the beginning of competition between plants and is sensitive to sowing conditions and species characteristics. The aim of the present study was to investigate early growth under different sowing conditions in different species with contrasted seed and seedling characteristics: (seed mass, hypogeal or epigeal emergence and legume and non-legume species). Biomass at emergence and relative growth rate were modelled as a function of seed mass, mineral nutrition and duration of emergence. Predictive equations were tested by comparing simulated with observed biomass in two intercrops under varied sowing conditions. Simulations were then run. Biomass at emergence was mainly correlated with seed mass and in epigeal species, was also negatively impacted by the duration of emergence. Relative growth rate was highly stimulated by mineral nutrition whereas its response to the duration of emergence varied among species. The amount of seminal reserves at emergence (in hypogeal species) and the cotyledon specific mass (in epigeal species) were correlated with the establishment of the relative growth rate. Our model was able to predict early growth of 2 intercrops and provides tools to manage intercrops based on more scientific than empirical knowledge on this phase.

2.1. Introduction

Developing an agriculture which both meets food needs and conservation of the environment and resources is necessary (Matson et al., 1997; Tilman et al., 2002; Godfray et al., 2010). Cropping systems using services provided by legume crops are essential to develop a more sustainable agriculture with fewer amounts of inputs (Drinkwater et al., 1998; Crews et Peoples, 2004). Intercropping systems based on legumes are the subject of renewed interest in temperate countries for their ability to maintain yields, control pests and weeds while requiring fewer inputs than single crop systems (Ofori et Stern, 1987; Matson et al., 1997; Malezieux et al., 2009).

Intercropping means cultivating two or more species in the same field during a significant period of their growth (Willey, 1979). The dynamics of the interactions between species in legume – non-legume intercrops determines the dominance of each component and their subsequent proportion at harvest (Jensen, 1996; Andersen et al., 2005; Corre-Hellou et al., 2006; Bedoussac et Justes, 2010). These interactions begin early and have consequences throughout the crop cycle (Bellostas et al., 2003; Andersen et al., 2007; Benincasa et al., 2012). Growth during the early stages, i.e. from emergence to the beginning of aboveground competition, probably plays a critical role in determining the initial ability of each species to compete for resources.

However, knowledge is lacking on the key factors involved in the early growth of different species and their consequences for the establishment of intercrops. Crop models currently used in single crop and intercrop systems usually do not account for possible variations in early growth in sufficient detail (Brisson et al., 2004; Corre-Hellou et al., 2009).

Early growth is exponential and can be described by the following equation (Blackman, 1919; Watson, 1952; Boiffin et al., 1992):

$$DM_{TT} = DM_0 \times e^{(RGR \times TT)} \quad (3)$$

where TT is thermal time from emergence ($^{\circ}\text{Cd}$), DM_{TT} is aboveground dry matter at TT (mg), DM_0 is aboveground dry matter at emergence (mg), and RGR is relative growth rate (mg/mg. $^{\circ}\text{Cd}$).

Several authors reported a positive correlation between seed mass and DM_0 both within (Black, 1956b, 1957; Dürr et Boiffin, 1995; Tamet et al., 1996) and among species (Gross, 1984). In epigeal species (i.e. photosynthetic cotyledons), DM_0 can be reduced by a long pre-emergence phase due to the higher depletion of cotyledon reserves (Black, 1956b; Dürr et Boiffin, 1995; Tamet et al., 1996). The duration of emergence varies with seedbed conditions and seedling elongation (Charles et al., 1991; Addae et Pearson, 1992a). A supply of nutrients can hasten emergence (Durrant et Mash, 1989), meaning that cotyledon reserves are less depleted at emergence and thus lead to higher DM_0 .

Previous studies on sugarbeet (*Beta vulgaris* L.), cabbage (*Brassica oleracea* L.), carrot (*Daucus carota* L.) and sainfoin (*Onobrychis viciaefolia* Scop.) showed a negative impact of the duration of the pre-emergence phase on RGR which may be related to the decrease in cotyledon specific mass observed in epigeal species (Cooper et Fransen, 1974; Shanmuganathan et Benjamin, 1992; El Amrani et al., 1994a; Dürr et Boiffin, 1995; Tamet et al., 1996). Other studies on two hypogeal species, maize (*Zea mays* L.) and pea (*Pisum sativum* L.), revealed the negative impact of partial removal of seminal reserves on subsequent growth (Cooper et MacDonald, 1970; Bourdu et Gregory, 1983; Hanley et al., 2004). Even if variations in mineral nutrition and especially in nitrogen (N) availability have not been described in detail during the very early stages, such variations could also influence RGR and different species may respond in different ways. N absorption begins just after germination in sugarbeet and at the appearance of the first leaf in wheat (Dürr et Mary, 1998) changing the N concentration of the future photosynthetic organs during pre-emergence growth, and potentially increasing their photosynthetic capacity at emergence (Hikosaka, 2010; Weih et al., 2011).

The aim of the present work was to determine and prioritize the effects of the main factors which influence DM_0 and RGR in order to better predict their consequences for early growth of various species used in intercrops. The species studied can be used in legume-based intercrops and include a range of seed and species characteristics: seed mass, epigeal or hypogeal emergence and legume and non-legume species. We investigated early growth in these species with different levels of mineral nutrition and durations of emergence. Predictive equations were then built for DM_0 and RGR and tested as predictive tools of early growth in intercrops by comparing simulated and observed values in 2 different intercrops. Finally, the equations were used to simulate early growth in intercrops under different sowing conditions.

2.2. Materials and Methods

2.2.1. Experiment 1. Factors influencing DM_0 and RGR

The species studied (Table 8) were two monocotyledons, durum wheat (*Triticum turgidum* L., large seeds) and tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb., small seeds); two legumes: pea (large seeds) and black medick (*Medicago lupulina* L., small seeds); and two non-legume dicotyledons: sunflower (*Helianthus annuus* L., large seeds) and carrot (*Daucus carota* L., small seeds). Two cultivars of durum wheat and pea with different seed masses were studied. Concerning the pea cultivar ‘Hardy’, 2 ranges of seed mass in the same seed lot were studied. Each seed was weighed individually.

Table 8 : Species and treatments used in Experiment 1.

SE: standard error. Tb: base temperature.

Name	Class	Genotype	Seed dry mass (SE, mg)	Emergence	% Seed N	Tb (°C)	Shallow depth (cm)	Medium depth (cm)	Deep depth (cm)
Tall fescue	Monocot	Tomahawk	2.4 (0.2)	Hypogeal	2.1	2.7	0.5	3	6
Durum wheat	Monocot	Dakter	57.4 (4.2)	Hypogeal	2.5	1.4	1.5	4	7
		LA1823	56.9 (3.7)		-	1.4	1.5 ⁽²⁾	-	-
Pea	Dicot	Hardy	222.7 (13.4)	Hypogeal	3.0	3.8	2	4	7
		Hardy (SS)	173.5 (8.4)		-	3.8	-	4 ⁽³⁾	-
		Champagne	115.0 (7.5)		-	2.9	-	4 ⁽³⁾	-
Black medick	Dicot	Virgo Pajberg	1.2 ⁽¹⁾ (0.2)	Epigeal	6.0	2.8	0.5	2	3.5
Carrot	Dicot	Nantaise améliorée	0.7 ⁽¹⁾ (0.1)	Epigeal	3.7	4.4	0.5	2.5	4.5
Sunflower	Dicot	NK Countri	45.8 ⁽¹⁾ (4.3)	Epigeal	4.0	4	2 ⁽²⁾	4 ⁽²⁾	7 ⁽²⁾

¹ For epigeal species, seed mass is without seed coat.² Only in treatment C1 (low level of mineral nutrition)³ Only in treatment C4 (high level of mineral nutrition).

Experiments were conducted in 2010-2011 in pots in a glasshouse (mean temperature 22.8 ± 1.5 °C; except for carrot for which high temperatures were experimented after emergence, 26.5 ± 1.9 °C), in Angers (47.5 °N, 0.6 °W, France). Pots (d = 20 cm, h = 15 cm) were filled with 5 kg white sand (mean particle size: 200 μ m, SIFRACO quality NE34, Paris, France). Three sowing depths were chosen in order to obtain significant differences in the duration of emergence (Table 8). The experiments were carried out using 2 levels of mineral nutrition, one low (C1) and one high (C4). The nutritive solution formulated for young seedlings (Saglio et Pradet, 1980) contained for the treatment C4: 2.8 mmol/L KNO₃, 2.6 mmol/L Ca(NO₃)₂, 1.0 mmol/L KH₂PO₄, 0.10 mmol/L K₂HPO₄, 0.64 mmol/L MgSO₄, 3 mmol/L NH₄NO₃, 200 μ mol/L NaCl and the following micronutrients: 24 μ mol/L H₃BO₃, 11 μ mol/L MnSO₄, 4 μ mol/L ZnSO₄, 100 nmol/L CuSO₄, 40 nmol/L (NH₄)MoO₄ and 80 μ mol/L FeEDTA. This concentration ensured non-limiting growth conditions during early stages (Dürr et Mary, 1998). In treatment C1, the solution was four times less concentrated. *Rhizobium leguminosarum* strain P221 (for pea) and *Sinorhizobium meliloti* (for black medick) were added to the nutritive solution destined for the leguminous species at an estimated rate of 10⁸ cells per plant to allow N₂ fixation

(Naudin et al., 2011). The nutritive solution was supplied at a rate of 0.20 kg/kg. Eight to 15 seeds were sown per pot depending on the species. The sowing dates of each treatment were determined to allow seedling emergence at the same time at all sowing depths. All the pots were then placed in the glasshouse in a completely randomized design with 3 to 4 replicates (pots) per treatment. Emergence was recorded daily and only seedlings which emerged on 2 consecutive days were kept. The final plant density per pot was about half the initial sowing density and low enough to avoid competition. Pots were weighed daily and watered to avoid water stress. Thermal time to reach 80% of emergence was calculated using the base temperature of each species (Table 8):

$$TT_d = \sum_{i=0}^{i=d} (T_i - T_b) \quad (4)$$

where TT_d is cumulated thermal time (°Cd) at sampling date d , T_i is daily mean temperature (°C) and T_b is base temperature (°C).

At 4 sampling dates from 80% of emergence (0°Cd) to 250-350 °Cd after emergence, all plants in each pot were pooled, and aboveground biomass and seed residue biomass were measured after drying at 80 °C for 48 hours. Samples were ground and the N content of the aboveground part was measured using a CHN analyser (Dumas method, IDAC, Nantes, France). Cotyledon biomass, width and length of epigeal species were measured at emergence to calculate their specific mass (ratio of cotyledon mass to cotyledon area assuming an elliptical shape).

Eqn (3) was fitted either by fixing $DM_{0\text{measured}}$ (DM_{0m} , measured at the first sampling date) or by letting DM_0 be adjusted ($DM_{0\text{adjusted}}$, DM_{0a} corresponding to the intercept of the exponential curve) in order to compare the two methods.

For each species, the effects of the factors studied (mineral nutrition and duration of emergence) on DM_{0m} were tested by two-way ANOVA (mineral nutrition x duration of emergence) at a probability level of 5%. Then, significant values of DM_{0m} were assigned in Eqn (3). The effect of mineral nutrition and duration of emergence on DM_{0a} and RGR was tested during the fitting of Eqn (3) as follows:

$$DM_{TT} = (A_{DM_{0a}} + M_{DM_{0a}} + E_{DM_{0a}} + M_{DM_{0a}} \times E_{DM_{0a}}) \times \exp((A_{RGR} + M_{RGR} + E_{RGR} + M_{RGR} \times E_{RGR}) \times TT) \quad (5)$$

where $A_{DM_{0a}}$ and A_{RGR} are values of DM_{0a} and RGR without any effect of the factors studied, $M_{DM_{0a}}$ and M_{RGR} are the effect of mineral nutrition on DM_{0a} and RGR, $E_{DM_{0a}}$ and E_{RGR} , the effect of duration of emergence, and finally interaction between the two factors.

Fittings were performed under R version 2.15.0 using the *nls* function (R Development Core Team, 2012) for each species at a probability level of 5%. The effects of mineral

nutrition and duration of emergence were tested by comparing Akaike information criteria (AIC) of all combinations of effects of factors in Eqn (5). The fitting with the lowest AIC was selected. When DM_{0m} was assigned in Eqn (3), the effect of mineral nutrition and duration of emergence was tested only on RGR.

Then, the 2 methods of fitting were compared using RMSDP (root mean square deviation of the predictions) with the following calculation:

$$RMSDP = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (Y_{obs} - Y_{sim})^2}{n}} \quad (6)$$

where Y_{obs} are observed values, Y_{sim} are simulated values and n is the number of measurements.

To build predictive equations of DM_0 and RGR, data were empirically fitted with different functions to get the highest r^2 value.

2.2.2. Experiment 2. Evaluation of the equations obtained in Expt 1 for prediction of early growth in 2 intercrops

The aim of the second experiment was to compare observed aboveground biomass of two species intercropped under contrasted sowing conditions with simulated results obtained from the predictive equations build in Expt 1.

The experiment was carried out in the same greenhouse during spring 2012 (mean temperature 20.5 ± 1.8 °C). Two intercrops, durum wheat and alfalfa (*Medicago sativa* L.) and durum wheat and pea, were sown (3 rows spaced 9 cm apart) in containers (32 x 32 x 26 cm), filled with a sandy clay loam soil (17.8% clay, 39.2% loam and 41.2% sand; 1.2% organic content). Mineral N content was 19.4 mg/kg of dry soil corresponding to 60 kg/ha of N. P and K contents were respectively 94 and 135 mg/kg of dry soil.

For the durum wheat-alfalfa intercrop, durum wheat ‘Dakter’ and alfalfa ‘Vermont’ cultivars were used. The seed and seedling characteristics of alfalfa are similar to those of black medick (legume, epigeal seedling, 1.5 mg seed mass). Alfalfa was chosen because no commercial seeds of black medick were available anymore. Two sowing depths were chosen for alfalfa (0.3 and 3 cm) to ensure significantly different durations of emergence which could have an impact on DM_0 and RGR. For the durum wheat-pea intercrop, the durum wheat ‘Dakter’ cultivar and two pea cultivars ‘Champagne’ and ‘Standal’ were used, with contrasted seed masses for pea of 102.6 and 271.6 mg respectively.

Sowing densities were chosen so that the density of the smallest seeded species was twice that of the large seeded associated species. In the durum wheat-alfalfa intercrop, this meant 6 seeds of durum wheat and 12 seeds of alfalfa per container with mixed species within rows. This meant 117 seeds/m² of alfalfa and 58 seeds/m² of durum wheat. In the durum wheat-pea intercrop, 6 seeds of pea and 12 seeds of durum wheat were sown in each

container, giving 117 seed/m² of durum wheat and 58 seeds/m² of pea.

Emergence was recorded daily and aboveground biomass was measured at about 250 °Cd after emergence just before plants overlapped and started competing for light. Four replicates (or containers) per treatment were sampled in the durum wheat-alfalfa intercrop and 3 replicates in the durum wheat-pea intercrop. The aboveground part of all plants of a given species were pooled, dried at 80 °C for 48 hours and weighed.

Differences in observed aboveground biomass among treatments were tested for each intercrop. A one-way ANOVA (R version 2.15.0; R Development Core Team, 2012) was performed at a probability level of 5% to test the effect of sowing depth of alfalfa in the durum wheat-alfalfa intercrop and to test the effect of seed mass of pea in the durum wheat-pea intercrop.

Values of DM₀ and RGR were calculated from predictive equations built in Expt 1 and biomass was simulated from Eqn (3) at the thermal time from emergence corresponding to the sampling date in Expt 2. Simulated biomass and proportions of component species of each intercrop were compared to observed values using RMSDP (Eqn 6).

2.2.3. Simulation study

As observed and simulated values were close enough, predictive equations of DM₀ and RGR were used to simulate potential variations in early growth under different sowing conditions in 2 intercrops (durum wheat-pea, durum wheat-black medick), at different sowing depths and levels of mineral nutrition (Figure 18A). For each species and for the different sowing depths, durations of emergence were calculated using values recorded during the glasshouse experiments (data not shown). Simulated sowing densities were based on a substitutive design (De Wit et Van den Bergh, 1965) with each species sown at its half density in a pure stand, giving 40 seeds/m² for pea, 125 seeds/m² for durum wheat, and 200 seeds/m² for black medick. Sowing dates were the same for each species. Growth was simulated with a mean air temperature of 15 °C. Variations in aboveground biomass and the proportions of each species were calculated 28 days after sowing, which corresponded to a sum of thermal time close to the beginning of competition (about 250-300 °Cd from emergence depending on the species).

2.3. Results

2.3.1. Factors influencing DM₀ and RGR (Expt 1)

Figure 12 and RMSDP values (Table 9) showed that early growth data fitted the exponential model well (Eqn 3). DM_{0m} (measured) was chosen for adjustments in the case of epigeal species (Table 9) whereas DM_{0a} (adjusted by the model) was used for hypogeal species as this really improved RMSDP values and RGR estimations.

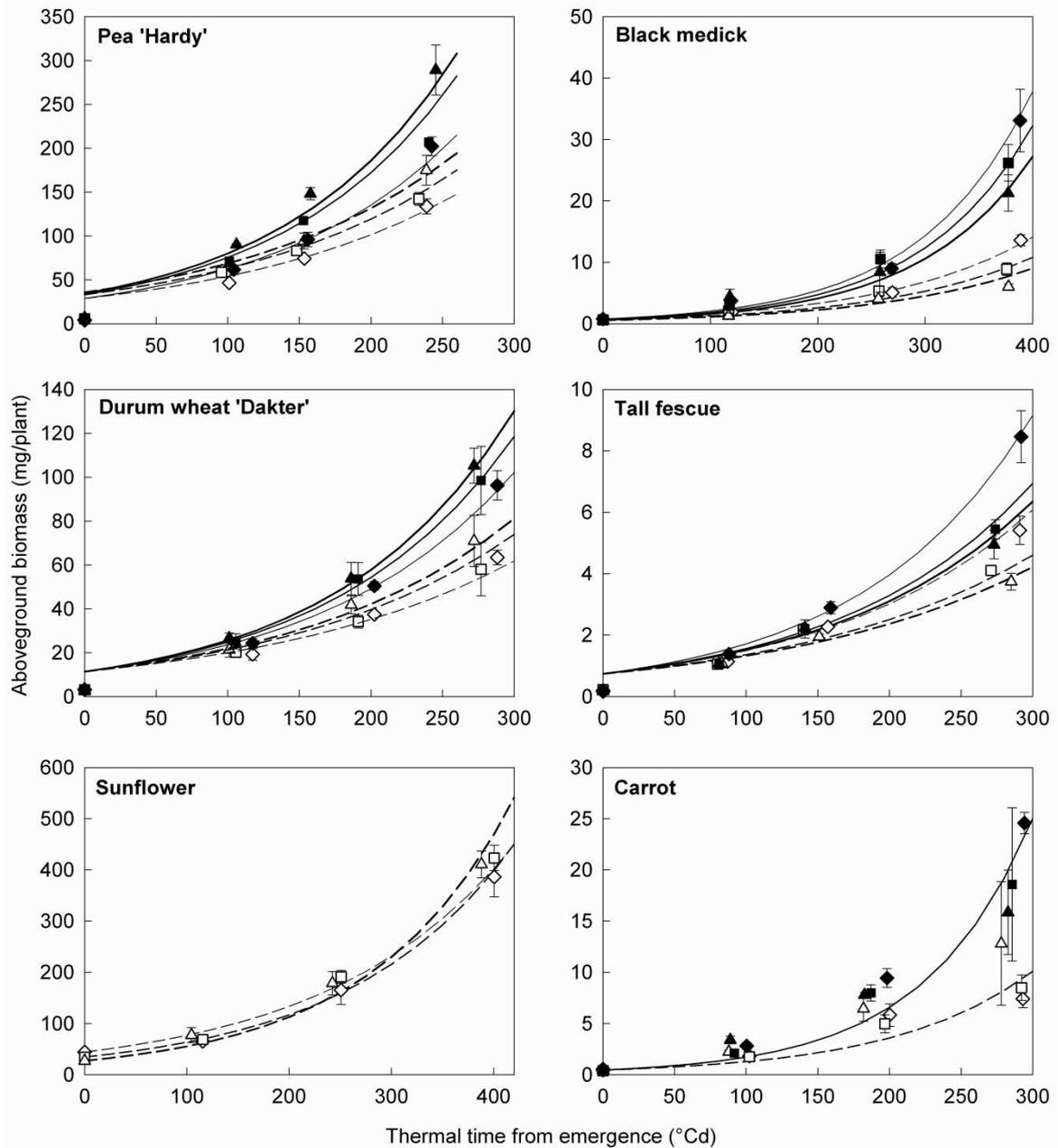


Figure 12 : Aboveground biomass as a function of thermal time from 80% emergence. Shallow sowing depth \diamond , medium depth \square , deep depth \triangle . Open symbols and dashed lines are for the low level of mineral nutrition (C1). Closed symbols and solid lines are for the high level of mineral nutrition (C4). Lines are fitted exponential functions. Vertical bars are standard errors.

Table 9 : Estimated values of DM_0 and RGR (Experiment 1). RMSDP: root mean square deviation of the predictions, DM_{0m} : $DM_{0measured}$, DM_{0a} : $DM_{0adjusted}$, SE: standard error. For each treatment, DM_0 and RGR have different values when the effects of factors were significant.

Name	Variety	DM_0 (mg/plant) RGR (mg/mg. °Cd)	Low mineral nutrition (C1)			High mineral nutrition (C4)			RMSDP (mg/plant)	
			Shallow depth (SE)	Medium depth (SE)	Deep Depth (SE)	Shallow depth (SE)	Medium depth (SE)	Deep depth (SE)	Using DM_{0m}	Using DM_{0a}
Tall fescue	Tomahawk	DM_0	0.74 (0.04)						0.7	0.4
		RGR	0.0070 (0.0004)	0.0061 (0.0005)	0.0058 (0.0005)	0.0084 (0.0005)	0.0075 (0.0006)	0.0072 (0.0006)		
Durum wheat	Dakter	DM_0	11.4 (0.8)						11.9	7.6
		RGR	0.0056 (0.0007)	0.0062 (0.0008)	0.0066 (0.0009)	0.0073 (0.0009)	0.0078 (0.0009)	0.0081 (0.0010)		
	LA1823	DM_0	8.2 (0.8)	-	-	-	-	-	7.1	3.4
		RGR	0.0067 (0.0004)	-	-	-	-	-		
Pea	Hardy	DM_0	28.9 (6.7)	33.1 (7.6)	35.0 (8.0)	28.9 (6.7)	33.1 (7.6)	35.0 (8.0)	34.6	17.8
		RGR	0.0063 (0.0001)	0.0064 (0.0001)	0.0065 (0.0001)	0.0077 (0.0002)	0.0083 (0.0002)	0.0084 (0.0002)		
	Hardy (SS)	DM_0	-	-	-	-	25.7 (1.2)	-	25.5	10.6
		RGR	-	-	-	-	0.0079 (0.0002)	-		
	Champagne	DM_0	-	-	-	-	21.5 (1.7)	-	27.3	10.1
		RGR	-	-	-	-	0.0087 (0.0004)	-		
Black medick	Virgo Pajberg	DM_0	0.77 (0.02)	0.63 (0.02)	0.56 (0.07)	0.78 (0.04)	0.69 (0.02)	0.62 (0.01)	1.7	1.6
		RGR	0.0072 (0.0004)	0.0071 (0.0004)	0.0069 (0.0005)	0.0097 (0.0005)	0.0096 (0.0006)	0.0094 (0.0006)		
Carrot	Nantaise améliorée	DM_0	0.45 (0.12)						3.7	2.6
		RGR	0.0105 (0.0006)			0.0132 (0.0008)				
Sunflower	NK Countri	DM_0	44.2 (1.0)	34.2 (2.4)	27.0 (1.1)	-	-	-	23.9	18.3
		RGR	0.0055 (0.0002)	0.0061 (0.0002)	0.0072 (0.0003)	-	-	-		

The higher the seed mass, the higher the DM_0 , both among species and between cultivars (Table 9, Fig. 13). A power function was fitted between seed mass and DM_0 , with different parameter values for hypogeal species ($r^2 = 0.99$) and for epigeal species ($r^2 = 0.99$).

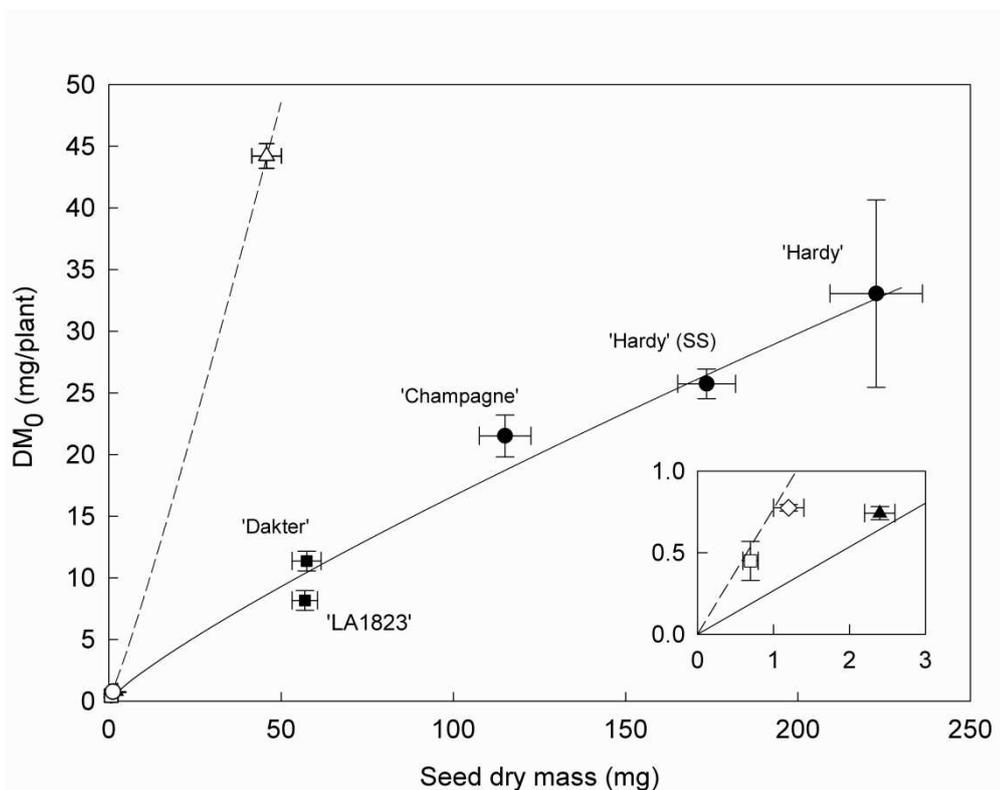


Figure 13 : Aboveground biomass at emergence (DM_0) as a function of initial seed dry mass (SDM). Pea (●), durum wheat (■), tall fescue (▲), sunflower (△), black medick (◇) and carrot (□). Lines are fitted power function (solid line is for hypogeal species, dashed line is for epigeal species). Vertical and horizontal bars are standard errors.

The effect of mineral nutrition and of the duration of emergence on DM_0 differed among species. In hypogeal species, mineral nutrition had no effect on DM_0 (Table 9). No effect of duration of emergence was observed in tall fescue or durum wheat. In pea, the longer the duration of emergence, the higher the DM_0 ($P = 0.0002$, Table 9) and this effect fitted a linear relationship ($r^2 = 1$, Fig. 14A). Conversely, in the two epigeal species, black medick and sunflower, a longer duration of emergence led to a decrease in DM_0 ($P < 0.0001$ in both species, Table 9). With the high level of mineral nutrition, the decrease was less in black medick ($P < 0.0001$). The relationship between DM_0 and duration of emergence was fitted thanks to a power function with $r^2 = 0.97$ for black medick in treatment C4, and $r^2 = 0.99$ for sunflower and black medick in treatment C1 (Fig. 14B). No significant differences in DM_0 values were found for carrot ($P > 0.05$), possibly due to the high heterogeneity of

the measurements (Table 9).

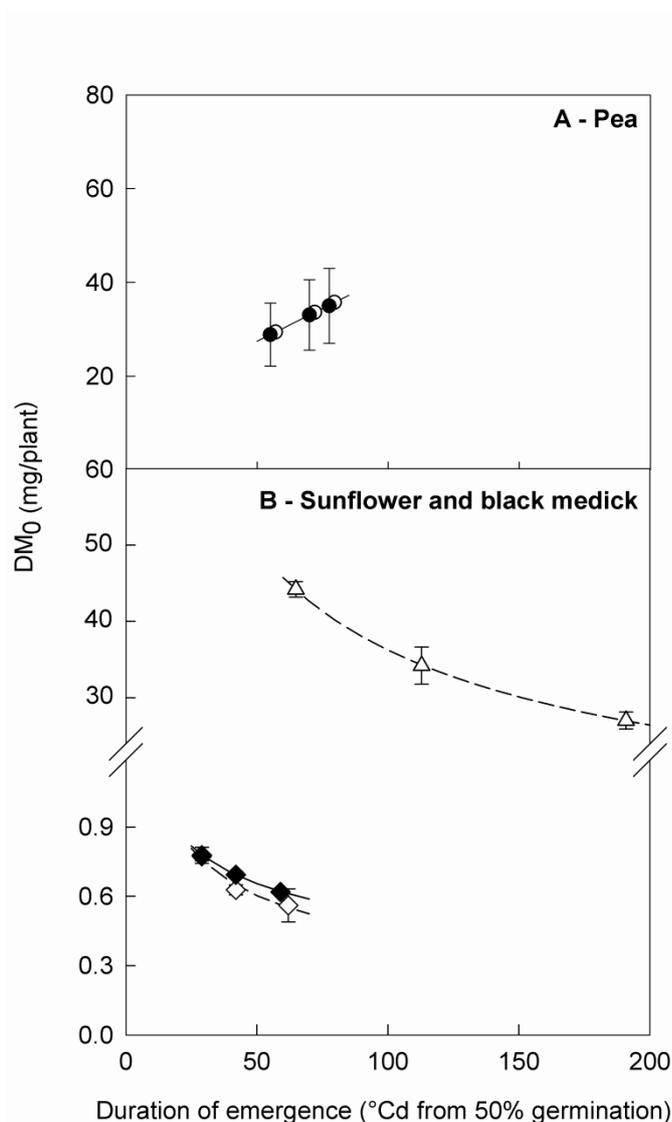


Figure 14 : Effect of duration of emergence on DM_0 . A: pea (C4 ● , C1 ○), solid line is fitted to a linear function. B: black medick (C4 ◆ , C1 ◇) and sunflower (C1 △). Lines are fitted to a power function, solid line is for the high level of mineral nutrition (C4) and dashed lines are for the low level of mineral nutrition (C1). Vertical bars are standard errors.

Relative growth rates (RGR) ranged from 0.0056 to 0.0105 mg/mg.°Cd in the C1 treatment. An increase in RGR with the high level of mineral nutrition was observed in all species, even in the legumes ($P < 0.0001$, Table 9). Simultaneously, a mean increase (+ 10 mg/g) in N content of the aboveground part of the seedling was measured in all species. The effect of duration of emergence on RGR was lower and more variable than the effect of mineral nutrition. In hypogeal species, RGR decreased with an increase in the duration of emergence in tall fescue, but increased in durum wheat and to a lesser extent in pea ($P < 0.0001$ in the 3 species, Table 9). In epigeal species, RGR decreased slightly with an increase in duration of emergence in black medick ($P = 0.01$) whereas it increased markedly in sunflower ($P < 0.0001$). No impact of duration of emergence was observed on the RGR of carrot ($P > 0.05$) but growth conditions (high temperatures) could have altered

RGR estimations.

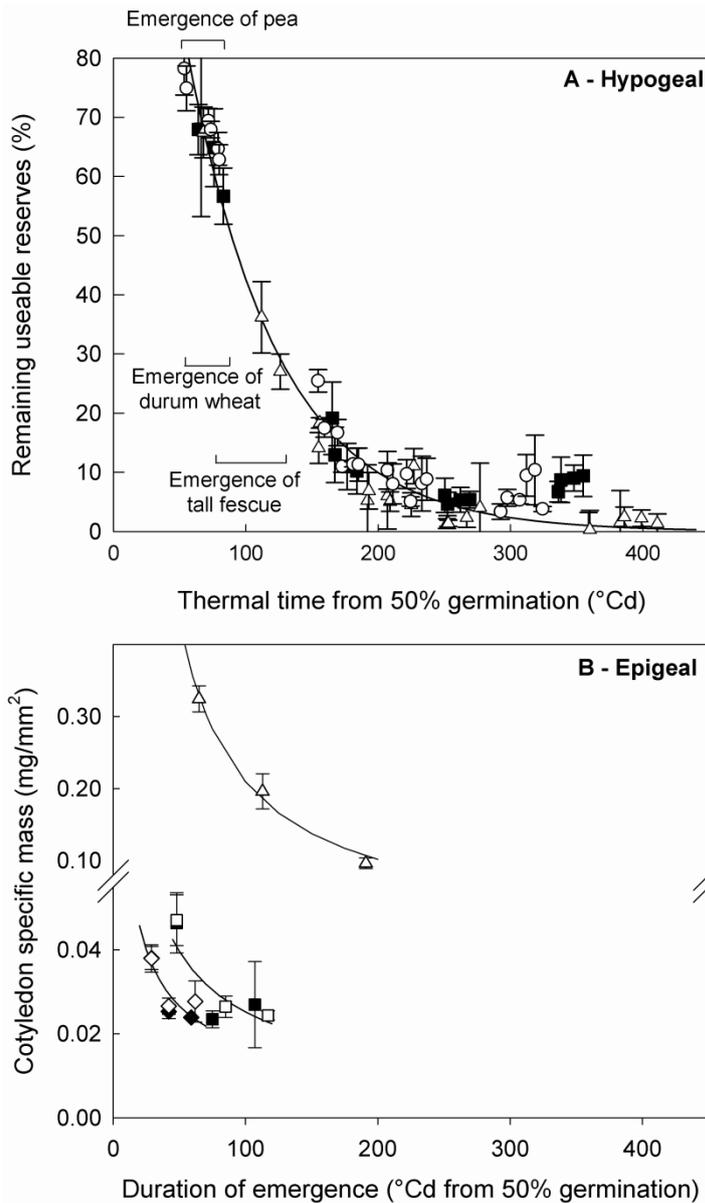


Figure 15 : Changes in the use of seminal reserves with thermal time from 50% germination. A – Hypogeal species: Percentage of remaining useable reserves in the seed as a function of thermal time for the three sowing depths and the two mineral nutrition treatments for pea (○), durum wheat (■) and tall fescue (△). Durations of emergence are indicated for each species. Solid line is fitted to an exponential function. B – Epigeal species: Cotyledon specific mass at emergence as a function of duration of emergence for sunflower (C1 △), black medick (C4 ◆, C1 ◇) and carrot (C4 ■, C1 □). Solid lines are fitted to a power function. Vertical bars are standard errors.

To analyse variations in RGR values with duration of emergence, we tested the impact of the use of seminal reserves. In hypogeal species, the 3 species studied used their seminal reserves at the same rate whatever the experimental treatment and even after emergence, with a sharp decrease between 50 and 150 °Cd (Fig. 15A, $r^2 = 0.96$ with an exponential fitting). This result was obtained provided that we only took the useable seminal reserves into account. For this purpose, 15-30% of the seed mass (depending on the species and corresponding to non-useable tissues measured at the end of the experiment) were subtracted to calculate the useable part of the reserves. In pea and durum wheat, the proportion of remaining useable seminal reserves was always more than 50% when

seedlings emerged whereas it was considerably less than 40% in tall fescue at medium and deep depths (Fig. 15A). RGR values of hypogeal species were correlated with the percentage of remaining useable seminal reserves at emergence in treatments C1 and C4 ($r^2 = 0.25$ and 0.43 respectively following a Gaussian function, Fig. 16A). This correlation revealed a critical threshold of remaining seminal reserves at emergence (about 55%) under which RGR started to decrease.

In epigeal species, the cotyledon specific mass decreased significantly with an increase in duration of emergence following a power function (Fig. 15B) for sunflower ($P < 0.0001$; $r^2 = 0.96$), black medick ($P < 0.0001$; $r^2 = 0.65$ with both levels of mineral nutrition) and carrot ($P < 0.0001$; $r^2 = 0.66$ with both levels of mineral nutrition). RGR was correlated with variations in cotyledon specific mass following a power function (Fig. 16B) in black medick (C1, $r^2 = 0.53$; C4, $r^2 = 0.78$), sunflower (C1, $r^2 = 0.99$; C4, ND) and carrot (in this case estimated RGR was altered by high temperatures after emergence; $r^2 = 1$).

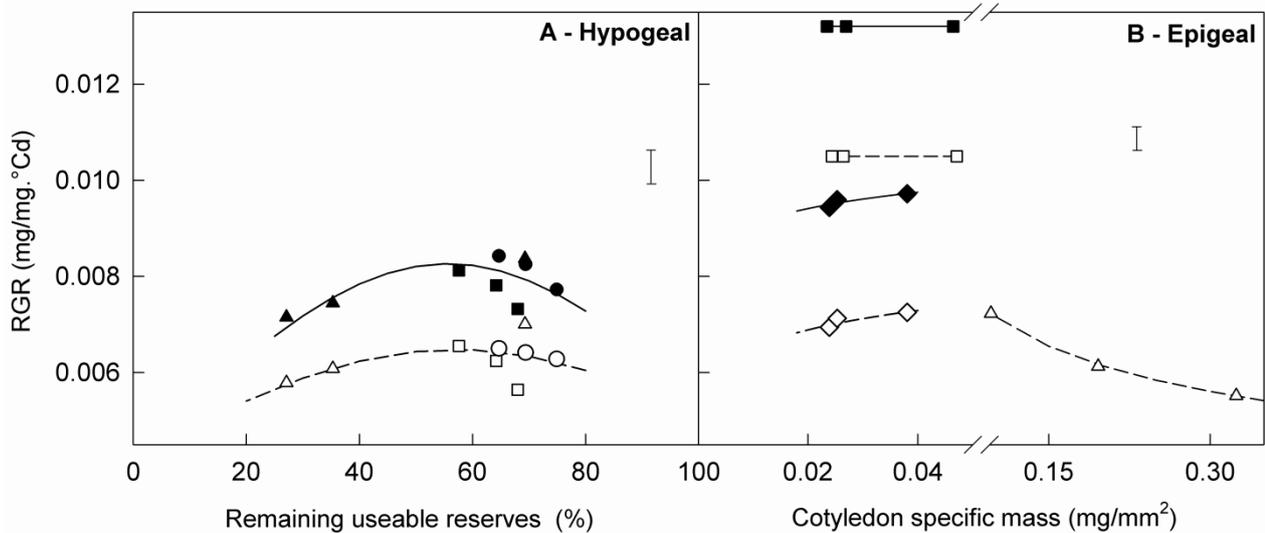


Figure 16 : Relationships between the use of seminal reserves and relative growth rate (RGR). A – Hypogeal species: RGR as a function of the percentage of remaining useable reserves at emergence in pea (C4 ●, C1 ○), durum wheat (C4 ■, C1 □), and tall fescue (C4 ▲, C1 △). Lines are fitted to a Gaussian function, the dashed line is for the low level of mineral nutrition (C1) and solid line is for the high level of mineral nutrition (C4). B – Epigeal species: RGR as a function of cotyledon specific mass at emergence for black medick (C4 ◆, C1 ◇), sunflower (C1 △) and carrot (C4 ■, C1 □). Lines are fitted to a power function, dashed lines are for the low level of mineral nutrition (C1) and solid lines are for the high level of mineral nutrition (C4). Vertical bars are standard errors.

2.3.2. *Modelling aboveground biomass during early growth*

The experimental results were used to build a predictive model of early growth. Three groups of species were distinguished by their different responses to sowing conditions (Table 10). Predictions of DM_0 and RGR for each species were obtained taking into account variations in initial seed mass, duration of emergence and mineral nutrition, which were used as input variables. Two levels of mineral nutrition (low and high), were considered.

To estimate DM_0 values, first the effect of initial seed mass was taken into account with different parameter values between hypogeal and epigeal species (Table 10). In this case, the effect of duration of emergence altered DM_0 values in all species studied except monocots. For this reason, DM_{0s} was multiplied by an index (I) whose calculation depended on the group of species and the level of mineral nutrition.

RGR values were estimated by taking into account the effect of duration of emergence on the decrease in the remaining seminal reserves at emergence in hypogeal species and the decrease in the cotyledon specific mass in epigeal species (Table 10). This effect was included to calculate RGR values for two levels of mineral nutrition.

Estimated values of DM_0 and RGR were included in Eqn 3 to calculate aboveground biomass at a given thermal time from emergence. The respective sowing densities of the two intercropped species were the input variables used to calculate the aboveground biomass obtained per m^2 . Simulations predicting aboveground biomass per m^2 can be run until plants compete.

Table 10 : Equations used to predict values of DM_0 and RGR parameters.

Estimation of parameters	Hypogeal		Epigeal dicots (Black medick, sunflower, carrot)
	Monocots (Tall fescue, durum wheat)	Dicots (Pea)	
DM_0			
Effect of seed mass (Fig. 2)		$DM_{0s} = a \cdot SDM^b$ $a = 0.346; b = 0.84$ when $I = 1$	$a = 0.651; b = 1.10$ when $I = 1$
Effect Of duration of emergence (I)	No effect ($I = 1$)	$I = 0.0085 \cdot TT_{em} + 0.41$	$DM_0 = DM_{0s} \cdot I$ $I = c \cdot TT_{em}^{-d}$
Effect of mineral nutrition (Fig. 3)	No effect of mineral nutrition		High mineral nutrition Black medick: $c = 2.94, d = 0.32$; Sunflower: ND; Carrot: no effect Low mineral nutrition Black medick: $c = 4.01, d = 0.42$; Sunflower: $c = 6.71, d = 0.46$; Carrot: no effect
RGR			
Effect of duration of emergence on remaining seminal reserves (Fig. 4)	$Rsr_{em} = 100 \cdot \exp(-0.015(TT_{em} - 41.1))$		$CSM_{em} = e \cdot TT_{em}^f$ Black medick: $e = 0.268, f = 0.59$; Sunflower: $e = 25.18, f = 1.04$; Carrot: $e = 0.51, f = 0.65$
Effect of remaining seminal reserves on RGR and effect of mineral nutrition (Fig. 5)	$RGR = g \cdot \exp(-(Rsr_{em} - h)^2/i)$ High mineral nutrition $g = 0.008; h = 55.7; i = 4666$ Low mineral nutrition $g = 0.006; h = 57.1; i = 7589$		$RGR = j \cdot CSM_{em}^k$ High mineral nutrition Black medick: $j = 0.012, k = 0.05$; Sunflower: ND; Carrot: $j = 0.0132, k = 0.00$ Low mineral nutrition Black medick: $j = 0.0095, k = 0.08$; Sunflower: $j = 0.040, k = -0.22$; Carrot: $j = 0.0105, k = 0.00$
DM_0	Aboveground biomass at 80% emergence (mg/plant)		
RGR	Relative growth rate (mg/mg.°Cd)		
SDM	Initial seed dry mass (mg)		
DM_{0s}	Aboveground biomass at 80% of emergence taking into account only SDM effect (mg/plant)		
TT_{em}	Duration of emergence (°Cd from 50% germination)		
I	Index to account for the effect of duration of emergence on DM_0 ; $I = 1$ for pea at $TT_{em} = 70$ °Cd; for black medick at $TT_{em} = 30$ °Cd and for sunflower at $TT_{em} = 65$ °Cd.		
Rsr_{em}	Remaining useable seminal reserves at emergence (%)		
CSM_{em}	Cotyledon specific mass at emergence (mg/mm ²)		

2.3.3. *Evaluation of the prediction of the impact of contrasted sowing conditions on early growth in two intercrops (Expt 2)*

In this experiment, durations of emergence were recorded in all species and all sowing conditions (Table 11). Considering the available nutrients in the soil, simulations were run under high mineral nutrition conditions. DM_0 and RGR were simulated for each component species of the 2 intercrops durum wheat-alfalfa and durum wheat-pea (Table 11) using the predictive equations we obtained (Table 10). Black medick parameter values were used for alfalfa. Observed and simulated values were compared for total aboveground biomass, as well as the absolute and relative values of each species.

Table 11 : Sowing conditions in Experiment 2 and simulated DM_0 and RGR values for the durum wheat–alfalfa (Dw–A) and the durum wheat–pea (Dw–P) intercrops. Durations of emergence are calculated in °Cd from 50% germination. SE: standard error. Alfalfa sown at 0.3 cm (A0.3) and 3 cm (A3). Small seeded pea Champagne (Pc) and large seeded pea Standal (Ps).

Code	Species name	Genotype	Sowing depth (cm)	Duration of emergence (SE, °Cd)	Simulated DM_0 (mg)	Simulated RGR (mg/mg.°Cd)
Dw_A0.3	Durum wheat	Dakter	2	75.4 (1.2)	10.4	0.0082
	Alfalfa	Vermont	0.3	45.2 (1.5)	0.84	0.0100
Dw_A3	Durum wheat	Dakter	2	75.4 (1.0)	10.4	0.0082
	Alfalfa	Vermont	3	67.1 (2.8)	0.76	0.0099
Dw_Pc	Durum wheat	Dakter	2	75.0 (1.5)	10.4	0.0083
	Pea	Champagne	2	96.7 (1.9)	22.7	0.0077
Dw_Ps	Durum wheat	Dakter	2	84.5 (2.3)	10.4	0.0082
	Pea	Standal	2	99.6 (3.5)	48.9	0.0079

Observed total biomass was much higher in the durum wheat-pea intercrop than in the durum wheat-alfalfa intercrop (Fig. 17). Concerning their respective proportions, durum wheat was much more dominant in the durum wheat-alfalfa intercrop than in the durum wheat-pea intercrop. The total biomass of the durum wheat-alfalfa intercrop was not significantly impacted by the sowing depth of alfalfa ($P > 0.05$) while the effect of the seed mass of pea on total biomass of the durum wheat-pea intercrop was almost significant ($P = 0.06$) with an increase from 12.6 to 14.7 g/m² (Fig. 17). In the durum wheat-alfalfa intercrop, alfalfa biomass decreased significantly ($P = 0.0002$) from 1.2 to 0.9 g/m² when it

was sown at the deep depth, corresponding to a decrease of 5% in the proportion of alfalfa. In the durum wheat-pea intercrop, the biomass of the large seed pea cultivar increased significantly ($P = 0.02$) compared to the small seeded one, i.e. from 5.1 to 7.5 g/m². This corresponded to an increase of 11% in the proportion of pea (Fig. 17).

Total aboveground biomass and the difference between the two intercrops were satisfactorily predicted by the simulations (Fig. 17). The RMSDP of aboveground biomass was less than 0.8 g/m² for all species except for durum wheat in the durum wheat-pea intercrop and for the large seeded pea, which were slightly overestimated (RMSDP = 1.9 and 3.2 g/m² respectively).

Variations in proportions as a function of the different intercrops and sowing conditions were also well simulated (Fig. 17). In the durum wheat-alfalfa intercrop, the decrease in the proportion of alfalfa when it was sown deeper was well predicted (RSMDP = 0.9%). In the durum wheat-pea intercrop, the increase in the proportion of pea for the large seeded pea was satisfactorily accounted for, even if it was slightly overestimated (RMSDP = 3.3%).

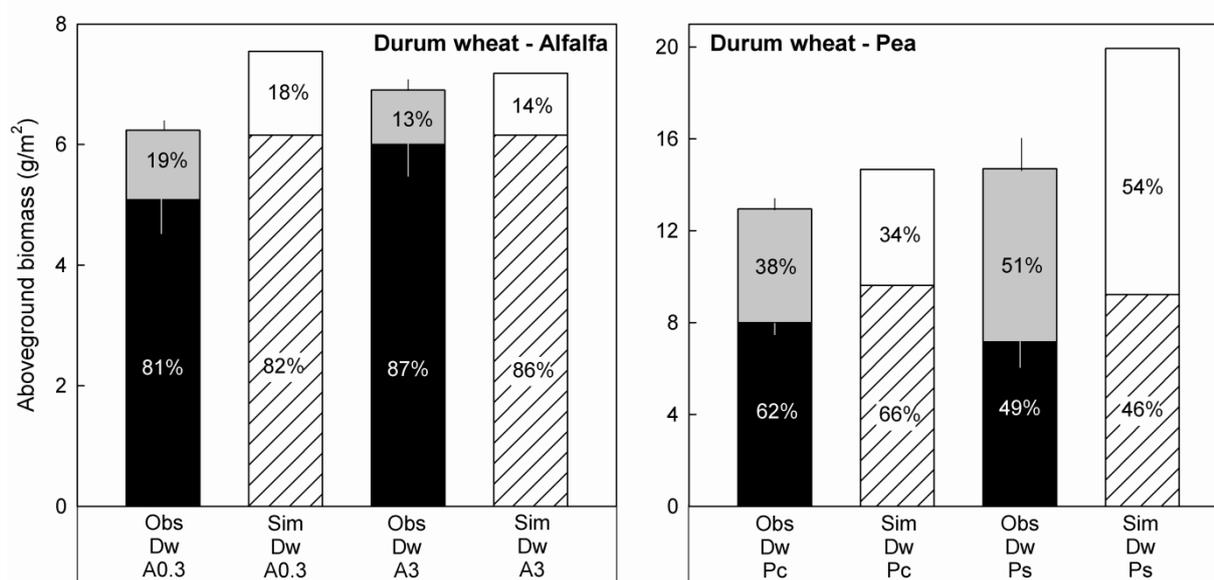


Figure 17 : Observed (Obs) and simulated (Sim) values of aboveground biomass at the end of early growth for the durum wheat (Dw, ■, ▨) – alfalfa (A, ■, □) intercrop and the durum wheat (Dw, ■, ▨) – pea (P, ■, □) intercrop. Alfalfa sown at 0.3 cm (A0.3) and 3 cm (A3). Small seeded pea Champagne (Pc) and large seeded pea Standal (Ps). Percentages are proportions of total aboveground biomass. Vertical bars are standard errors.

2.3.4. Simulation results

Considering that the predictive efficiency of the model was satisfactory, simulations were run to examine variations in early growth in 2 intercrops with a wider range of sowing conditions (Fig. 18A) and including the effect of mineral nutrition.

A - Simulated sowing conditions

	Seed dry mass (mg)		Sowing depth (cm)	
	Small seeds	Large seeds	Shallow depth (TT _{em}) ¹	Deep depth (TT _{em}) ¹
Durum wheat	50	63	2 (82)	5 (105)
Pea	115	170	2 (93)	5 (114)
Black medick	0.7	1.7	0.5 (55)	2 (68)

¹calculated duration of emergence (°Cd from 50% germination)

B - Results of simulations

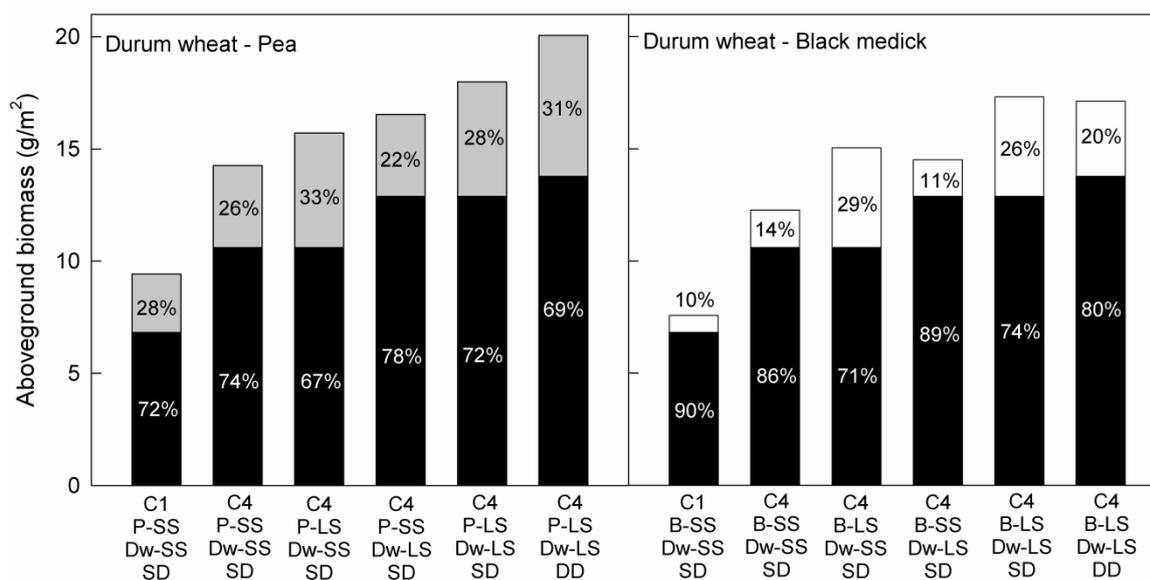


Figure 18 : Simulated sowing conditions (A) and simulations of aboveground biomass (B) for the durum wheat (Dw, ■) - pea (P, ■) intercrop and the durum wheat (Dw, ■) - black medick (B, □) intercrop. Growth was simulated 28 days after sowing as a function of the level of mineral nutrition (low, C1 and high, C4), seed mass (small seed, SS; large seed, LS), and sowing depth (shallow depth, SD; deep depth, DD).

In the durum wheat-pea intercrop, increasing the level of mineral nutrition considerably increased total biomass from 9.4 to 14.3 g/m² (+ 51%) and with almost no effect on the proportion of each species (Fig. 18B). With the high level of mineral nutrition, a higher seed mass of one of the two species increased the proportion of this species in the intercrop

but had less impact on total biomass than mineral nutrition (+ 1.4 g/m² for large pea seeds and + 2.3 for wheat). The large seed mass in both species showed a 3.7 g/m² (+ 26%) increase in total biomass compared to small seed masses. Moreover, a deep sowing depth led to a supplementary increase of 2.1 g/m² (+ 12%) with an increase in the proportion of pea. Finally, a deep sowing depth combined with large seeds led to an increase in total biomass of 5.8 g/m², which was the same order of magnitude as the 4.8 g/m² increase caused by the high level of mineral nutrition.

Durum wheat-black medick simulations revealed similar trends in total biomass as those in the durum wheat-pea intercrop: an 4.7 g/m² increase with the high level of mineral nutrition (+ 62%) and a supplementary increase of 5 g/m² (+ 41%) with large seeds (Fig. 18B). However, in this association, the proportions of the two species were more sensitive to sowing conditions. With the low level of mineral nutrition and small seeds, the proportion of black medick was only 10%, while this proportion was 27-29% with large seeded black medick with the high level of mineral nutrition. Finally, the deeper depth decreased the proportion of black medick because its longer duration of emergence decreased DM₀ and RGR.

2.4. Discussion

2.4.1. Variations in DM₀ and RGR

Modelling DM₀ and RGR enabled the effect of seed mass, duration of emergence and mineral nutrition to be quantified for species with contrasted seed and seedling characteristics.

Seed mass had a positive impact on DM₀ in all species. Previous studies reported similar correlations within species (Black, 1956b, 1957; Tamet et al., 1996) and in some epigeal species (Gross, 1984). Lopez-Catsaneda *et al.* (1996) reported a relationship between embryo mass and seed mass leading to a higher seedling mass in several cereals. However, Bremner *et al.* (1963), concluded for wheat (*Triticum aestivum* L.) that the amount of seminal reserves was more important than embryo mass in determining seedling mass. A difference in the correlation between seed mass and DM₀ appeared between hypogeal and epigeal species mainly because, for epigeal species, cotyledon mass is included in DM₀.

The response of DM₀ to duration of emergence varied among species. In pea, the increase in DM₀ with an increase in duration of emergence was due to the development of the seedling during the pre-emergence phase thanks to sufficient seminal reserves (appearance of scales and leaves). In the epigeal species, black medick and sunflower, the emptying of the cotyledons led to a decrease in DM₀, which has also been observed in other species (Shanmuganathan et Benjamin, 1992; Tamet et al., 1996). Mineral nutrition had much less effect on DM₀ values than the other factors studied here.

Conversely, RGR was significantly increased by mineral nutrition. This increase was associated with an increase in N shoot content immediately after emergence. That means that whatever the initial seed N content, N absorption occurred very early in all species. Dürr and Mary (1998) demonstrated in sugarbeet, that N absorption started as soon as the radicle broke the seed coat. This is of importance for the establishment of RGR as N content determines photosynthetic capacity because of its involvement in the RuBisCO (Evans, 1989). However, other nutrient concentrations also changed in the nutritive solution during our experiment, and other nutrients may also have played a major role in the increase in RGR. Crosbie *et al.* (1994) reported that in lupin (*Lupinus luteus L.*), early growth depends on manganese availability in interaction with seed manganese content. In maize (*Zea mays L.*), early growth depends on available phosphorus, which is mainly provided by seminal reserves until these are exhausted (Nadeem *et al.*, 2011).

The response of RGR to duration of emergence varied considerably among species. The seminal reserves remaining at emergence are important in ensuring the transition between heterotrophic and autotrophic growth. In maize, Cooper and McDonald (1970) reported a decrease in seedling autotrophic growth when seminal reserves were partially removed. Bourdu and Gregory (1983) highlighted a critical stage when maize seminal reserves were exhausted and photosynthesis became the only source of carbon. A sufficient amount of seminal reserves at emergence could thus have facilitated the transition from heterotrophic to autotrophic growth. Interestingly, the rate of use of seminal reserves was the same in all hypogeal species whether they had small or large seeds, but their time to emergence differed even when they were sown at similar depths.

In black medick, the decrease in cotyledon specific mass led to a decrease in RGR. A similar relationship has also been found in sugarbeet (Dürr *et al.*, 1995) and carrot (Tamet *et al.*, 1996). Prolonged growth in the dark damaged the etioplasts in the cotyledons of sugarbeet (El Amrani *et al.*, 1994a). In sunflower, despite a decrease in its cotyledon specific mass, no decrease in RGR was observed. One possible hypothesis is that cotyledon specific mass was not limiting for RGR, and as in pea and durum wheat, seedlings sown at medium and deep depths were more developed at emergence, leading to a higher RGR.

2.4.2. *The model of early growth: interests and limits*

When included in a model of early growth, our predictive equations proved to be efficient in predicting growth. This means this model can be used as a tool to analyse potential triggers and to manage intercrops on the basis of more scientific than empirical knowledge on this phase.

Its parameterization is simple except for the effect of mineral nutrition which is not yet described sufficiently precisely. It would be necessary to investigate the impact of mineral nutrition in more detail especially the effect of each nutrient and its threshold

concentration. The effects of factors such as water and mechanical stresses can be taken into account through TT_{em} , but their other possible impacts on DM_0 and RGR values require further investigation. Phenomena of allelopathy were not taken into consideration either and as very little scientific information is available about these phenomena, they may need to be analyzed in some intercrops.

Further investigations on a wider range of species and cultivars should then be carried out to assess the genericity of the proposed model.

Our model showed that variations in sowing conditions and the species selected could lead to significant differences in the proportions and biomass of intercrops just before the beginning of aboveground competition.

Species with contrasted seed and seedling characteristics can be mixed in various types of legume-based intercrops depending on the different uses envisaged and under varying sowing conditions. When the legume is harvested, *e. g.* in a durum wheat-pea intercrop, a relatively high proportion of the legume is often expected in the mixture. In other cases such as durum wheat intercropped with alfalfa, the legume can be a companion crop used to provide services such as ground cover or for its effects on the N nutrition of the main crop. In this case, the legume should not be too competitive to avoid major reductions in the yield of the main crop (Vandermeer, 1989; Hauggaard-Nielsen et Jensen, 2005). Modelling of early growth provides a complementary approach to field experiments to investigate the management of these different intercrops and better control their production.

2.5. Liens avec les résultats obtenus lors de l'étude de la phase pré-levée

Les deux étapes étudiées (chapitre 1, parties 1 et 2) se succèdent dans le temps lors du début de croissance de la plantule. Il est important, d'une part, de vérifier que les résultats obtenus dans les deux séries d'expérimentations sont cohérents. D'autre part, les éléments mesurés au laboratoire sont plus faciles à obtenir que ceux mesurés dans l'expérimentation en serre. S'il est possible de paramétrer le modèle pour différentes espèces à partir de mesures faites au laboratoire, cela faciliterait son utilisation pour un nombre élargi d'espèces.

2.5.1. Cohérence des observations réalisées sur phase pré-levée et sur la croissance précoce en serre

Les gains d'allongement constatés pendant la phase pré-levée grâce à une forte nutrition minérale n'ont pas eu d'effet significatif sur la date de levée en serre sauf dans le cas des profondeurs de semis élevées pour lesquelles une date de levée plus précoce de quelques degrés jours (3 à 10 °Cj) a été constatée. Cela confirme l'effet seulement tardif de la nutrition minérale sur la date de levée qui avait été montré lors des observations faites sur

la phase pré-levée.

La vidange des cotylédons chez les espèces à levée épigée observée pendant la phase pré-levée a bien abouti à une diminution de MS_0 pour les profondeurs de semis élevées. De plus, l'augmentation de MS_0 avec la durée de levée dans le cas du pois peut s'expliquer par le fait que la plantule développe des écailles et des feuilles même à l'obscurité comme cela a été observé lors des essais sur la phase pré-levée.

Les résultats obtenus sur la phase pré-levée ont montré que l'absorption d'N pouvait commencer dès cette phase comme dans le cas de la fétuque et du blé dur ou au contraire ne pas se produire comme dans le cas du pois. Néanmoins, comme l'ont montré les résultats obtenus en serre, que l'absorption commence avant ou après la levée, elle aboutit très rapidement dans tous les cas à une stimulation forte du RGR.

La diminution des réserves à l'obscurité constatée chez les espèces à levée hypogée s'est poursuivie même après la levée, indiquant que les réserves séminales sont utilisées aussi bien pendant la phase hétérotrophe que pendant la transition vers la phase autotrophe mettant en évidence leur rôle clé pour le début de croissance de la plantule et son développement. Il est remarquable que le rythme d'utilisation observé soit le même pour toutes les espèces, qui se placent sur une seule et même courbe, à une position dépendant seulement de leur masse initiale et de leur date de levée. Cet effet est intégré dans la prédiction de la valeur du RGR.

Pour les espèces à levée épigée, l'utilisation des réserves séminales se manifeste par la diminution de la masse surfacique des cotylédons, qui observée à l'obscurité, a également été observée à la levée. Cependant, les valeurs de masse surfacique obtenues en serre sont, pour une même masse des cotylédons, plus faibles que celles observées à l'obscurité. La mesure en serre a été réalisée pour 80% de levée, ce qui a permis aux cotylédons de commencer à s'allonger à la lumière.

2.5.2. Paramétrage du modèle à l'aide des valeurs mesurées au laboratoire sur la phase pré-levée

La masse de la semence est une variable facile d'accès qui entre dans la prévision de MS_0 . L'évaluation du degré d'utilisation des réserves que ce soit via la masse du résidu ou la masse surfacique des cotylédons est assez facilement mesurable par des essais à l'obscurité en laboratoire pour une durée de croissance hétérotrophe donnée. Ces mesures d'utilisation des réserves peuvent se faire pour différentes disponibilités en éléments minéraux.

Concernant la durée de levée, les variations de la vitesse d'allongement (espèces, alimentation minérale) peuvent être mesurées assez facilement au laboratoire et être intégrées dans un modèle tel que SIMPLE (Dürr et al., 2001) pour prévoir leurs effets sur la durée de levée, puis intégrer l'effet de la durée de levée sur le taux d'utilisation des réserves (mono- et dicotylédones) et donc sur les variations de RGR.

Les effets de l'alimentation minérale sur la vitesse d'allongement, MS_0 et RGR selon les

espèces restent à approfondir. Il faudrait mener des expérimentations avec une gamme de doses apportées, en dissociant l'effet des différents éléments minéraux pour pouvoir intégrer cela plus précisément au modèle proposé.

3. Etude de la croissance précoce au champ

3.1. Introduction

Les observations sur la croissance précoce en serre ont été comparées avec des données obtenues au champ. Il s'agit de vérifier si les variations de MS_0 et du RGR en fonction des caractéristiques des semences et plantules et de la conduite du semis (profondeur de semis, nutrition minérale) constatées en serre se retrouvent en conditions moins contrôlées qui sont celles du champ. Cette étape au champ a été menée dans un objectif de test et d'amélioration du modèle pour l'utiliser et simuler le fonctionnement et les performances des cultures associées.

Les espèces étudiées en serre ont donc été étudiées au champ. Les effets de la durée de levée et de la fertilisation en azote (N) sur la croissance précoce ont été analysés en ajustant les paramètres de l'équation de cette phase, MS_0 et RGR, aux données de biomasse obtenues. Les effets des facteurs étudiés sur les variations de MS_0 , du RGR et de biomasse accumulée au champ ont été comparés aux effets observés en serre.

3.2. Matériels et Méthodes

3.2.1. Matériel végétal

Les essais ont été menés sur le site de la FNAMS de Brain-sur-l'authion (47° 26' Nord, 00° 24' Ouest) et sur une parcelle du site expérimental de Terrena située à 5 km au Sud-ouest de ce site.

Les espèces et variétés étudiées sont celles qui ont été cultivées en serre, c'est à dire reprenant les traits de semences et plantules d'intérêts pour l'étude de la croissance précoce. Les observations ont été menées sur des essais d'associations de cultures (Tableau 12) conduits dans le cadre d'objectifs plus globaux d'analyse de leurs performances sur l'ensemble du cycle.

Du pois de printemps a été cultivé avec de la fétuque en rangs alternés (essais 1 et 4). En situation de production, le pois est récolté au bout de la première année alors que la fétuque est laissée une année ou deux années supplémentaires pour la production de semences et de fourrage.

De la carotte et de la minette ont également été semées en association en rangs alternés (essai 2). Cette association est testée dans un objectif de production de semences de carotte tout en utilisant la minette comme plante de service pour, notamment, la restitution d'N à la carotte pendant le remplissage des grains.

En sus des espèces étudiées en serre, des mesures ont également été réalisées sur une association blé tendre-pois d'hiver (essai 3). Les deux espèces ont été semées en mélange dans le rang. Ce type d'association est souvent utilisé pour la récolte des grains des deux

espèces.

Enfin, le blé dur a été étudié seul puisque cet essai n'a servi qu'à l'étude de la croissance précoce. Il est souvent utilisé en association avec du pois d'hiver dans le sud de la France (essai 5).

3.2.2. Dispositifs expérimentaux

Pour les essais 1, 2 et 3 seul l'impact de la durée de levée sur la croissance précoce a été étudié avec deux niveaux de traitement (Tableau 12). Les différences de durées de levée ont été provoquées soit par les obstacles naturels du sol, i.e. mottes, soit par un semis effectué à des profondeurs différentes. Pour les essais 4 et 5, l'effet de la fertilisation azotée a également été pris en compte avec deux niveaux de teneur en N minéral de l'horizon de surface.

Un dispositif en split-plot avec deux à quatre répétitions (ou placette) par prélèvement et par traitement a été utilisé. Pour les essais 1 et 4 le dispositif a été doublé avec l'utilisation de deux blocs.

Pour les deux essais pois-fétuque (essais 1 et 4), les rangs alternés de chaque espèce ont été semés avec un écartement de 18 cm avec 25 graines m linéaire⁻¹ pour le pois et 70 graines m linéaire⁻¹ pour la fétuque. Le pois a été semé à 3 cm de profondeur et la fétuque à 0,5 cm.

Pour l'essai minette-carotte (essai 2), l'écartement entre rangs était identique à celui de l'essai pois-fétuque. Le semis a été réalisé à une densité de 40 graines m linéaire⁻¹ pour les deux espèces. La carotte a été semée en surface tandis que la minette a été semée en surface et à 0,5 cm.

Concernant l'essai pois d'hiver-blé tendre (essai 3), les deux espèces ont été semées à 2,5 cm de profondeur en mélange dans le rang avec un écartement de 17 cm. Le pois a été semé à une densité de 40 graines m⁻² et le blé à une densité de 125 graines m⁻², c'est à dire à 50% de leur densité en culture pure.

Enfin, pour l'essai sur le blé dur (essai 5), le semis a été réalisé soit à 2,5 cm soit à 4,5 cm de profondeur à une densité de 250 graines m⁻² et 17 cm d'écartement entre rangs.

Pour l'étude de l'effet de la nutrition azotée sur la croissance précoce, un apport de 40 kg d'N ha⁻¹ sous forme d'ammonitrate a été effectué 10 jours avant le semis pour les modalités enrichies.

Tableau 12 : Essais au champ pour l'étude de la croissance précoce.

Essais	Période	Espèce	Variété	Masse semence sèche (mg)	Pluviométrie cumulée durant l'essai (mm)	Température moyenne journalière durant l'essai (°C)	Temps thermique pour lever (TT _{em} , °Cj depuis 50% de germination) ⁽¹⁾	Apport ammonitrate avant semis (kg N ha ⁻¹) ⁽²⁾	Reliquats au semis (horizon 0-20 cm, mg kg ⁻¹ terre sèche) ³	
									N-NO ₃ ⁻	N-NH ₄ ⁺
1	Mars – Avril 2009	Fétuque	Tomahawk	2,4	85	9,3	100	0	8,1	2,3
		Pois de printemps	Hardy	222,7			Bloc 1 : 54 / 87 Bloc 2 : 45 / 60			
2	Septembre – Octobre 2009	Carotte	Nantais améliorée	0,7	90	14,8	110 / 166	0	11,7	0,7
		Minette	Virgo Pajberg	1,2			26 / 83			
3	Novembre 2009 – Janvier 2010	Blé tendre	Cézanne	40	214	6,1	76 / 125	0	20,6	0,9
		Pois d'hiver	Lucy	171			65 / 86			
4	Mars – Avril 2010	Fétuque	Tomahawk	2,4	88	10,3	80 / 108	0 / 40	8,2 / 20,2	2 / 11,6
		Pois de printemps	Hardy	222,7			52 / 80			
5	Octobre - Novembre 2011	Blé dur	Dakter	57,4	50	11,8	56 / 77	0 / 40	6,3 / 14,7	1,1 / 9,4

3.2.3. Mesures

Les reliquats azotés ont été mesurés par prélèvement de sol sur l'horizon 0 – 20 cm le jour du semis (Tableau 12). Les prélèvements ont été envoyés à un laboratoire d'analyse de sol (SAS Laboratoire, Ardon, France). Des profils hydriques du lit de semence ont été effectués du semis à la germination sur l'horizon 0 – 5 cm avec un pas de 1 cm pour contrôler les conditions de germination.

Dans chaque placette, un suivi de levée tous les deux jours a été réalisé pour finalement identifier deux cohortes de levées. Chaque cohorte a été repérée en disposant des bagues ou des étiquettes de couleur à côté de chaque plante. Sur chaque placette, une cohorte comprenait entre 15 et 40 plantes environs. La distinction de cohortes n'a pas été possible pour la fétuque cultivée en 2009 (essai 1).

Quatre prélèvements des parties aériennes ont été réalisés de 50 °Cj après la levée jusqu'à 250 – 350 °Cj selon les espèces en se basant sur l'échelle BBCH pour la notation des stades (Lancashire et al., 1991). Le dernier prélèvement correspondait au stade 5 feuilles pour le pois (BBCH 15), début tallage pour le blé et la fétuque (BBCH 21), 15 feuilles pour la minette (BBCH 115) et 5 feuilles pour la carotte (BBCH 15). Les températures de bases sont identiques à celles utilisées pour l'étude de la croissance précoce en serre (Tableau 8, p. 47). Pour le blé tendre cv. Cézanne et le pois d'hiver cv. Lucy, les températures de bases retenues sont respectivement 1,4 °C et 3,5 °C. Le temps thermique a été calculé comme précédemment :

$$TT_j = \sum_{i=0}^{i=j} (T_i - T_b) \quad (7)$$

où TT_j est le temps thermique cumulé (°Cj) à la date j , T_i est la température moyenne du jour i (°C) et T_b est la température de base (°C).

A chaque prélèvement et pour chaque placette, la partie aérienne de toutes les plantes d'une cohorte a été prélevée. Les échantillons ont été ensuite placés à 80 °C pendant 48 heures puis la biomasse sèche a été pesée.

A la première date de prélèvement, la profondeur de semis a été contrôlée en prélevant dix plantes par placette et par cohorte. Ainsi, il était possible de déterminer si les décalages de levée étaient bien dus à des différences de distances parcourues par les plantules.

Les données de température et de pluviométrie ont été acquises quotidiennement via une station météorologique CR10X (Campbell Scientific, Logan, Etats-Unis) placée sur le lieu des essais. Pendant la phase germination-levée, la température a été enregistrée grâce à des thermocouples placés à plusieurs profondeurs dans le lit de semence.

3.2.4. Ajustements des données

Pour rappel, l'équation décrivant la croissance précoce est la suivante :

$$MS_{TT} = MS_0 \times \exp^{(RGR \times TT)} \quad (8)$$

où TT est le temps thermique depuis la levée ($^{\circ}\text{Cj}$), MS_{TT} : la matière sèche aérienne à l'instant TT (mg plante^{-1}), MS_0 : la matière sèche aérienne à la levée et RGR : le taux de croissance relatif de la partie aérienne ($\text{mg mg}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{Cj}^{-1}$).

L'équation de la croissance précoce a été ajustée aux valeurs de biomasse mesurées au champ et la significativité des modalités (durée de levée et/ou nutrition azotée) a été évaluée en utilisant la même méthode que pour les ajustements réalisés en serre (Equation 5, p. 48). Ainsi, pour chaque essai et chaque espèce, les AIC (Akaike Information Criteria) des ajustements prenant en compte toutes les combinaisons d'effets des facteurs sur MS_0 et le RGR ont été comparés. L'ajustement ayant le plus faible AIC a été retenu.

Pour évaluer la précision des ajustements retenus, le RMSDP (Root Mean Square Deviation of the Predictions) a été calculé:

$$RMSDP = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (Y_{obs} - Y_{sim})^2}{n}} \quad (9)$$

où Y_{obs} sont les valeurs observées, Y_{sim} les valeurs simulées et n le nombre de mesures.

3.2.5. Comparaison champ-serre

Les variations de croissance précoce en fonction de la disponibilité en N et de la durée de levée obtenues au champ ont été comparées à celles obtenues en serre. Les variations au champ de MS_0 , de RGR et de biomasse totale ont donc été analysées.

Tableau 13 : Ajustements de l'équation de la croissance précoce pour les essais au champ. MS_0 : $mg\ plante^{-1}$; RGR : $mg\ mg\ ^{\circ}Cj^{-1}$. SD : écart-type. RMSDP: Root Mean Square Error of the Predictions ($mg\ plante^{-1}$).

Essais	Espèce	Variété	Paramètre	Sans fertilisation azotée (SD)		Avec fertilisation azotée (SD)		RMSDP	
				Durée de levée la plus courte	Durée de levée la plus longue	Durée de levée la plus courte	Durée de levée la plus longue		
1 (2009)	Fétuque	Tomahawk	MS ₀	0,95 (0,32)	-			2,3	
			RGR	0,0079 (0,0010)	-				
	Pois de printemps	Hardy	Bloc 1	MS ₀	21,5 (4,6)				17,5
			RGR	0,0172 (0,0010)	0,0189 (0,0017)	-			
		Bloc 2	MS ₀	12,5 (2,7)	16,6 (3,6)			34,6	
			RGR	0,0192 (0,0016)	0,0184 (0,0018)				
2	Carotte	Nantaise améliorée	MS ₀	2,72 (0,43)	1,35 (0,19)			34,4	
			RGR	0,0115 (0,0035)	0,0141 (0,0044)	-			
	Minette	Virgo Pajberg	MS ₀	1,03 (0,26)	3,31 (0,83)			8,6	
			RGR	0,0119 (0,0006)	0,0074 (0,0004)				
3	Blé tendre	Cézanne	MS ₀	5,9 (0,6)				5,9	
			RGR	0,0078 (0,0007)	0,0082 (0,0008)	-			
	Pois d'hiver	Lucy	MS ₀	13,3 (1,8)	18,0 (2,1)			6,3	
			RGR	0,0115 (0,0003)					
4 (2010)	Fétuque	Tomahawk	MS ₀	1,01 (0,16)				1,4	
			RGR	0,0095 (0,0046)	0,0089 (0,0053)	0,0103 (0,0048)	0,0097 (0,0055)		
	Pois de printemps	Hardy	Bloc 1	MS ₀	30,0 (1,6)				24,0
			RGR	0,0118 (0,0003)	0,0126 (0,0004)				
		Bloc 2	MS ₀	8,1 (0,5)				3,7	
			RGR	0,0083 (0,0008)	0,0085 (0,0009)	0,0089 (0,0009)	0,0091 (0,0010)		

3.3. Résultats

3.3.1. Résultats obtenus au champ et comparaison avec la serre

Les croissances observées présentent une allure exponentielle, comme prévu et déjà observé en serre (Figures 19 et 20). Les valeurs des paramètres MS_0 et RGR calculés sont indiquées au tableau 13.

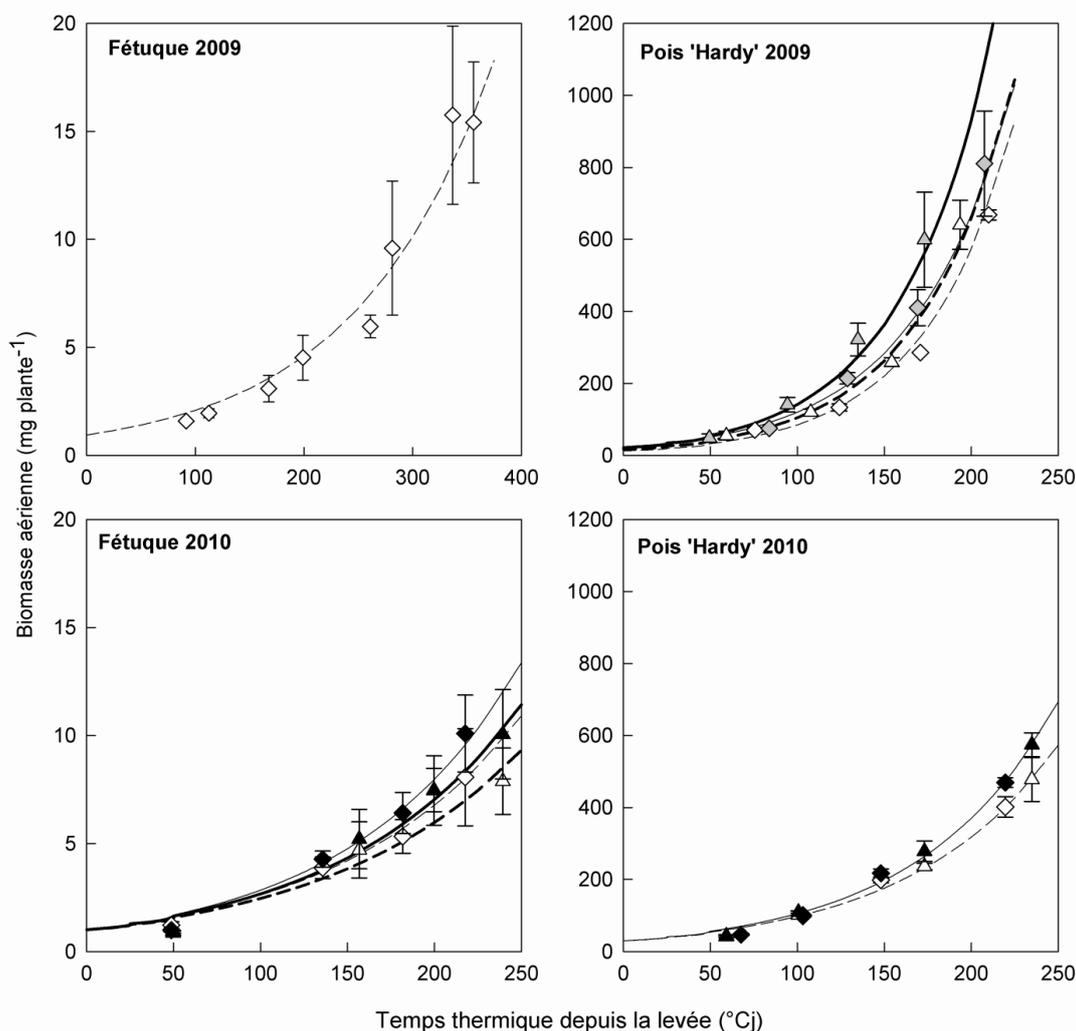


Figure 19 : Ajustements de l'équation de la croissance précoce sur la biomasse aérienne sèche en fonction du temps thermique depuis la levée pour la fétuque et le pois. Durée de levée la plus courte (\diamond - - - -) et durée de levée la plus longue (\triangle - - -). Les symboles vides et les pointillés représentent l'absence de fertilisation azotée, les symboles noirs et les traits pleins représentent la présence de fertilisation azotée. Pour l'essai « Pois Hardy 2009 » : les symboles vides représentent le bloc 1, les symboles gris le bloc 2. Les barres verticales représentent l'écart-type.

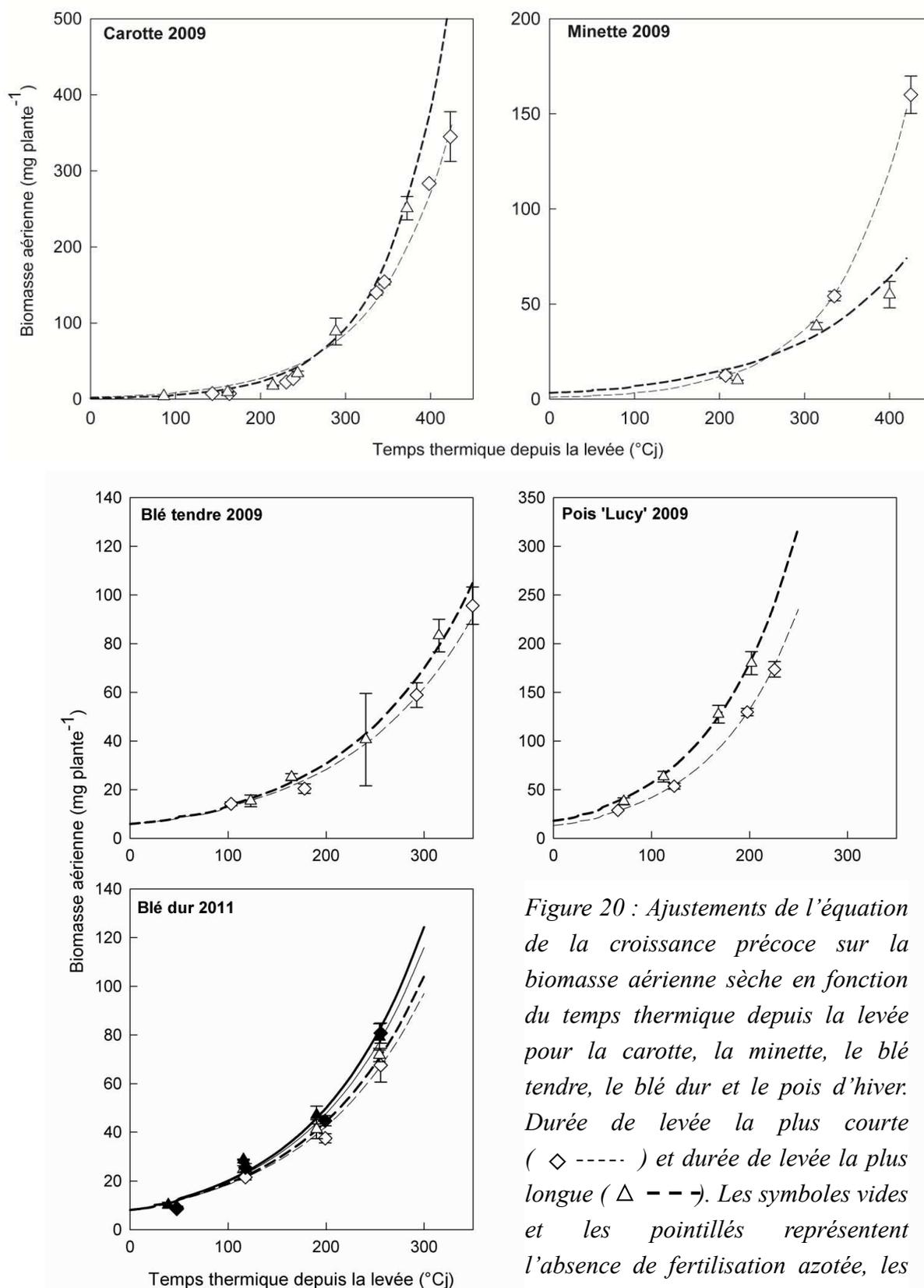


Figure 20 : Ajustements de l'équation de la croissance précoce sur la biomasse aérienne sèche en fonction du temps thermique depuis la levée pour la carotte, la minette, le blé tendre, le blé dur et le pois d'hiver. Durée de levée la plus courte (\diamond - - - -) et durée de levée la plus longue (Δ - - -). Les symboles vides et les pointillés représentent l'absence de fertilisation azotée, les symboles noirs et les traits pleins représentent la présence de fertilisation azotée. Les barres verticales représentent l'écart-type.

Une première observation est que les biomasses obtenues au champ, en particulier en fin de croissance précoce, sont nettement supérieures à celles observées en serre. La plus forte croissance observée au champ est certainement due en large partie aux conditions de lumière, la quantité de lumière reçue dans la serre par les plantes étant nettement moins importante qu'au champ.

Les biomasses obtenues en fin d'expérimentation sont très différentes selon les espèces, classées selon la masse initiale des semences des différentes espèces comme cela pouvait être attendu après les observations en serre.

Par ailleurs, l'apport d'azote accroît toujours la biomasse obtenue, comme cela a aussi été observé en serre.

La durée de levée a un effet sur la biomasse obtenue variable selon les espèces. Dans la plupart des cas, ces variations sont cohérentes avec ce qui avait été obtenu en serre: la biomasse est augmentée dans le cas de pois (sauf Hardy 2010) et du blé; elle est diminuée dans le cas de la fétuque et la minette. On constate que pour la carotte, cette biomasse est augmentée (pas de résultat net en serre).

Si l'on s'intéresse aux valeurs des deux paramètres MS_0 et RGR, leurs variations sont aussi le plus souvent comparables à celles obtenues en serre.

En ce qui concerne les valeurs de MS_0 , on obtient une corrélation forte entre la masse de la semence et les valeurs de MS_0 ajustées (Figure 21).

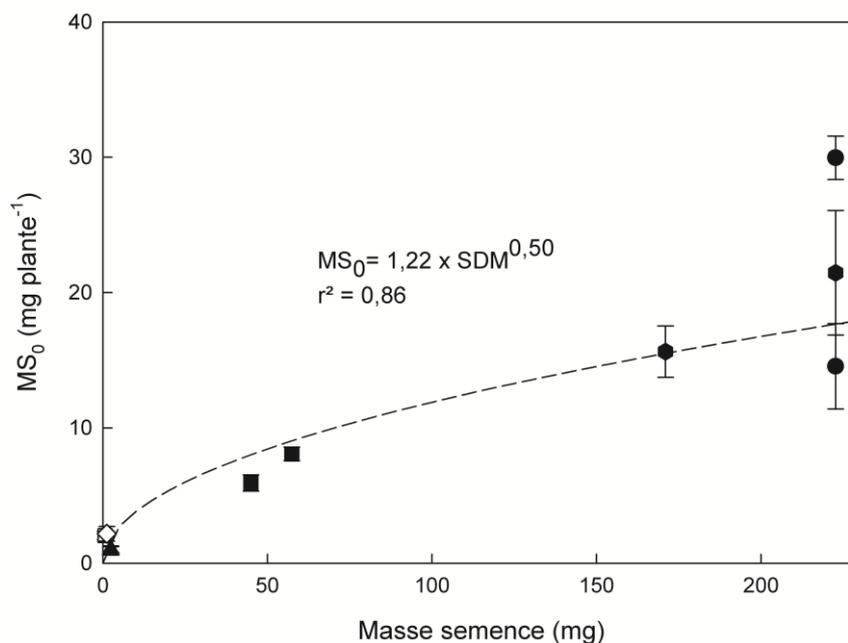


Figure 21 : Corrélation entre MS_0 et la masse sèche initiale de la semence (SDM) toutes durées de levée moyennées. Carotte (□), minette (◇), fétuque (▲), blés dur et tendre (■), pois (●). Les barres verticales représentent l'écart-type.

Par ailleurs, comme attendu, on n'observe pas d'effet de la durée de levée dans le cas du blé et de la fêtuque sur la valeur de MS_0 obtenue au champ. Dans le cas du pois, on obtient un MS_0 plus élevé pour les durées de levées plus longues comme cela était le cas dans les résultats en serre (cas du pois Lucy et Hardy 2009 bloc 2). Par contre pour les essais Hardy 2010 et 2009 bloc 1, il n'y a pas d'effet de la durée de levée. MS_0 diminue dans le cas de la carotte (pas d'effet en serre) et augmente de façon inattendue pour la minette.

En ce qui concerne le RGR, dans le cas de l'apport d'une fertilisation azotée on retrouve pour les situations où cela a été étudié, une augmentation plus ou moins marquée de celui-ci. On doit noter que dans les essais au champ, c'est seulement la quantité d'N qui a été modifiée alors qu'en serre c'était l'ensemble des éléments apportés. Par ailleurs, le niveau de disponibilité des éléments minéraux au champ peut être moindre que dans le cas d'une solution nutritive apportée dans du sable.

La durée de levée a dans la plupart des cas les mêmes effets sur le RGR que ceux attendus après les essais en serre, sauf dans le cas du pois où le plus souvent il n'y a pas d'effet (ou une réduction du RGR, pois 2009 bloc 2).

3.3.2. Calibration du modèle

Les résultats obtenus mettent en évidence que la croissance au champ a été plus importante que celle en serre. Nous avons utilisé les résultats au champ pour calibrer le modèle de la croissance précoce obtenu en serre, afin d'obtenir lors des simulations des valeurs plus proches de résultats qui seraient obtenus au champ.

Concernant MS_0 , nous avons utilisé les corrélations établies entre la masse initiale de la semence et MS_0 aussi bien en serre qu'au champ, pour calculer le rapport entre les deux corrélations (Figure 22), qui constitue l'indice de calibration par lequel doit être multiplié la valeur obtenue en serre.

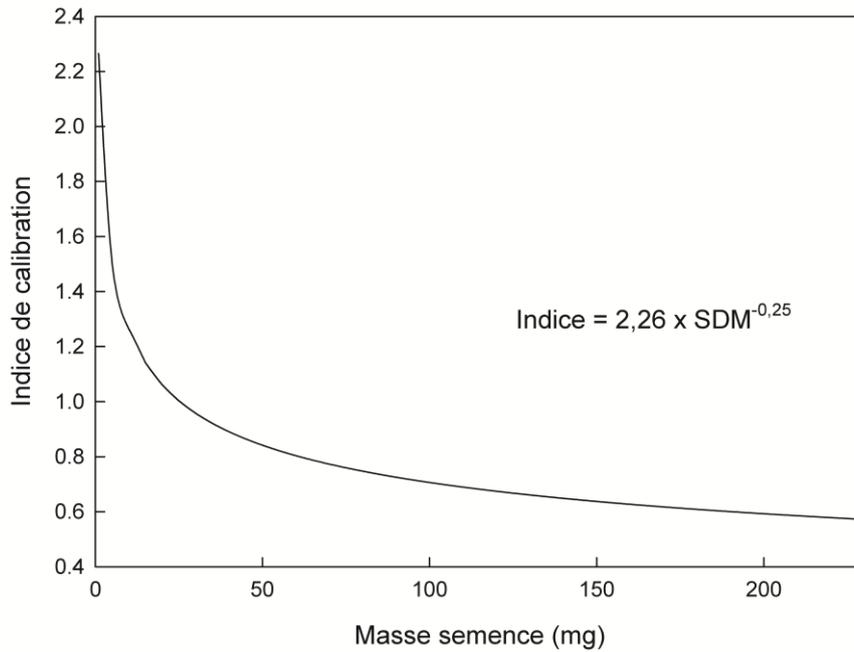


Figure 22 : Indice de calibration pour le paramétrage au champ de MS_0 pour les espèces à levée hypogée en fonction de la masse sèche initiale de la semence (SDM).

Concernant le RGR, les indices de calibration ont été calculés en faisant le rapport entre le RGR obtenu au champ et le RGR calculé par le modèle (Tableau 14). Pour calibrer la valeur du RGR, il faut multiplier sa valeur simulée avec le modèle obtenu en serre par l'indice de calibration correspondant.

Tableau 14 : Indices de calibration pour le paramétrage au champ du RGR.

Espèce	Variété	RGR _{champ} /RGR _{simulé}
Fétuque	Tomahawk	1,40
Blé dur	Dakter	1,33
Pois de printemps	Hardy	2,46
Pois d'hiver	Lucy	1,71
Minette	Virgo Pajberg	1,13
Carotte	Nantaise améliorée	1,08

4. Simulations d'impact de la variation de la croissance précoce sur la mise en place d'un couvert pour différentes associations de cultures

4.1. Introduction

Ce travail complète en l'élargissant les premiers travaux de simulation présentés précédemment (chapitre 1, partie 2). Il doit permettre de faire ressortir des leviers agronomiques, e.g. choix des espèces, des variétés et des profondeurs de semis, en fonction des variations de biomasse constatées à la fin de la croissance précoce pour différentes combinaisons d'espèces.

Cinq combinaisons d'espèces ont été étudiées pour deux niveaux de nutrition minérale, différentes masses de semence et profondeurs de semis. Des analyses de sensibilité ont été réalisées pour hiérarchiser les effets de la masse de la semence et de la profondeur de semis sur la biomasse et la proportion des espèces à la fin de la croissance précoce. Les effets de ces facteurs ont été pris en compte non seulement sur MS_0 et le RGR, mais ils ont été également pris en compte quant à leur effet sur la durée de levée pour intégrer l'impact du décalage des dates de levée. Enfin, les résultats obtenus ont été analysés dans le but de hiérarchiser les leviers agronomiques utiles pour la conduite de l'implantation des associations de cultures à base de légumineuses.

4.2. Matériels et Méthodes

4.2.1. Combinaisons d'espèces et modalités de traitement

Les combinaisons d'espèces retenues sont des associations utilisées en situation de production. Ainsi, cinq associations à base de légumineuses ont été sélectionnées (Tableau 15). Pour chaque association et chaque espèce, trois niveaux de masse de semence et de profondeurs de semis ont été retenus. Toutes les combinaisons de masse de semence et de profondeur de semis ont été simulées. Les niveaux inférieur et supérieur de masse de semence correspondent à $\pm 20\%$ de la masse moyenne des lots utilisés dans nos travaux expérimentaux. Deux gradients de profondeur de semis ont été utilisés selon que l'espèce était considérée comme ayant une petite ou une grosse semence. Chaque simulation a également été effectuée à un niveau faible de nutrition minérale (équivalent au niveau C1 en serre) et à un niveau élevé (équivalent au niveau C4).

Tableau 15 : Associations d'espèces étudiées et leurs différentes conditions de semis retenues pour les simulations de la croissance précoce.

Asso- ciation	Espèces	Masse semence sèche (mg)			Profondeur de semis (cm)			Densité (plantes m ⁻²)
		Niv -	Moy	Niv +	Niv -	Moy	Niv +	
1	Blé dur	45,9	57,4	68,9	1,5	3	4,5	125
	Pois d'hiver	136,8	171,0	205,2	1,5	3	4,5	40
2	Blé dur	45,9	57,4	68,9	1,5	3	4,5	125
	Minette	0,96	1,20	1,44	0,5	1	2	200
3	Fétuque	1,9	2,4	2,9	0,5	1	2	250
	Pois de printemps	178,2	222,7	267,2	1,5	3	4,5	80
4	Fétuque	1,9	2,4	2,9	0,5	1	2	250
	Minette	0,96	1,20	1,44	0,5	1	2	200
5	Carotte	0,56	0,70	0,84	0,5	1	2	60
	Minette	0,96	1,20	1,44	0,5	1	2	120

4.2.2. Paramètres du modèle

Les simulations ont été effectuées avec le modèle de la croissance précoce établi en serre et calibré avec les données au champ. Les dates de semis ont été considérées comme simultanées pour chaque espèce associée. Les densités utilisées (Tableau 15) correspondent à un dispositif substitutif pour les associations 1 et 2 où chaque espèce est semée à 50% de sa densité en culture pure. Les densités des associations 3, 4 et 5 sont basées sur des pratiques utilisées pour les cultures porte-graines de carotte et de fétuque. Les valeurs des paramètres utilisées pour les simulations sont répertoriées dans le tableau 16 avec les températures de base de germination et de croissance précoce ainsi que le temps thermique nécessaire pour atteindre 50% de germination. Ces valeurs ont été obtenues lors d'expérimentations antérieures effectuées au LEVA (Delmas, 2009; Gouzy, 2009). Le temps thermique nécessaire pour atteindre 80% de levée (TT_{em}) a été calculé en utilisant des régressions non-linéaires établies entre la profondeur de semis et la durée de levée obtenues lors d'expérimentations en serre pour chaque espèce (ces régressions ont été réalisées sous Excel 2010). Une température de 15°C constante a été choisie et la biomasse aérienne à 25 jours après le semis a été calculée correspondant à la fin de la croissance précoce telle que définie dans les précédents travaux expérimentaux.

Tableau 16 : Paramètres et variables du modèle ($Tb_{germination}$: température de base de germination, $Tb_{cr_préc}$: température de base de croissance précoce, $TT_{50_germination}$: temps thermique pour 50% de germination depuis le semis, TT_{em} : temps thermique pour 80% de levée depuis 50% de germination). $prof$: profondeur de semis (cm), MS_{TT} : matière sèche aérienne au temps thermique TT, C1 : niveau faible de nutrition minérale, C4 : niveau élevé de nutrition minérale.

Paramètres	Féтуque	Blé dur	Pois de printemps	Pois d'hiver	Minette	Carotte
$Tb_{germination}$ (°C)	3,7	1,4	-1,0	-1,0	2,4	2,2
$Tb_{cr_préc}$ (°C)	2,8	1,4	3,8	3,5	2,7	4,4
$TT_{50_germination}$ (°Cj)	42	24	35	24	26	47
TT_{em} (°Cj)	$= 81,9 \times prof^{0,25}$ ($r^2 = 0,99$)	$= 45,7 \times prof^{0,34}$ ($r^2 = 0,99$)	$= 46,7 \times prof^{0,31}$ ($r^2 = 0,97$)	$= 46,7 \times prof^{0,31}$ ($r^2 = 0,97$)	$= 25,5 \times e^{0,25}$ ($r^2 = 0,99$)	C1 : $= 17,3 \times prof + 40,2$ ($r^2 = 0,99$) C4 : $= 14,8 \times prof + 39,8$ ($r^2 = 0,99$)
Surface foliaire (cm ² plante ⁻¹)	$= 0,01 + 0,12 MS_{TT}$ ($r^2 = 0,98$) ; (P < 2.10 ⁻¹⁶)	$= 0,69 + 0,19 MS_{TT}$ ($r^2 = 0,97$) ; (P < 2.10 ⁻¹⁶)	$= -1,67 + 0,15 MS_{TT}$ ($r^2 = 0,98$) ; (P < 2.10 ⁻¹⁶)	$= 0,29 + 0,17 MS_{TT}$ ($r^2 = 0,97$) ; (P = 4,6.10 ⁻¹⁴)	$= -0,35 + 0,20 MS_{TT}$ ($r^2 = 1$) ; (P < 2.10 ⁻¹⁶)	$= 0,08 + 0,22 MS_{TT}$ ($r^2 = 0,95$) ; (P < 2.10 ⁻¹⁶)

Le LAI (Leaf Area Index) a également été calculé à l'aide des régressions linéaires entre la biomasse et la surface foliaire obtenues lors des essais au champ (Tableau 16). Ces régressions linéaires ont été ajustées sous R (R Development Core Team, 2012). Ces valeurs de LAI doivent permettre de connaître l'état simulé du couvert à 25 jours après le semis et donc d'évaluer la situation de la compétition pour la lumière entre plantes.

4.2.3. Analyses de sensibilité

Pour chaque association et chaque niveau de nutrition minérale, une analyse de sensibilité a été réalisée en prenant en compte les paramètres masse de la semence et profondeur de semis. Ainsi, les analyses de sensibilité ont été réalisées séparément pour chaque niveau de nutrition minérale de chaque association.

Les analyses de sensibilité ont porté sur la biomasse aérienne calculée à 25 jours après le semis et la proportion de chaque espèce en utilisant une méthode systématique.

La méthode systématique consiste à définir le nombre de paramètres à faire varier (s) et leur nombre de niveaux (m). Cela aboutit à un plan factoriel complet avec m^s scénarii (Monod et al., 2006). Cette méthode permet la prise en compte totale des interactions entre les paramètres. Elle repose sur la décomposition de la variation de la réponse du modèle entre la contribution de chaque paramètre et leurs interactions.

Considérons un modèle avec deux paramètres a et b et $Y_{11} = f(1,1)$ la réponse du modèle lorsque $a = 1$ (premier niveau du paramètre) et $b = 1$. Si m niveaux sont définis il y a ainsi m^2 scénarii. Notons μ la moyenne des réponses des m^2 scénarii, $\hat{Y}_{1\cdot}$ la moyenne des réponses lorsque $a = 1$ et $\hat{Y}_{\cdot 1}$ la moyenne des réponses lorsque $b = 1$.

Le modèle peut être décomposé ainsi :

$$Y_{11} = \mu + \alpha_1 + \beta_1 + \gamma_{11} \quad (10)$$

où, μ est la moyenne générale des réponses du modèle, $\alpha_1 = \hat{Y}_{1\cdot} - \mu$ est l'effet principal du facteur a lorsque $a = 1$, $\beta_1 = \hat{Y}_{\cdot 1} - \mu$ est l'effet principal du facteur b lorsque $b = 1$ et $\gamma_{11} = Y_{11} - (\mu + \alpha_1 + \beta_1)$ est l'interaction entre les paramètres a et b .

Ensuite, la variabilité de la réponse du modèle peut être décomposée de la façon suivante :

$$\underbrace{\sum_{1,1}^{m,m} (Y_{11} - \mu)}_{SS_T} = \underbrace{m \sum_1^m \alpha_1^2}_{SS_a} + \underbrace{m \sum_1^m \beta_1^2}_{SS_b} + \underbrace{\sum_{1,1}^{m,m} \gamma_{11}^2}_{SS_{ab}} \quad (11)$$

ainsi SS_T mesure la variabilité totale des réponses du modèle, SS_a et SS_b sont la somme

des carrés correspondant aux effets principaux des paramètres a et b et SS_{ab} la somme des carrés associée avec l'interaction entre a et b.

Il est possible de calculer des indices de sensibilité d'une variable à des variations de paramètres comme suit :

$$\text{Indice de sensibilité principale au paramètre a : } S_a = \frac{SS_a}{SS_T} \quad (12)$$

$$\text{Indice de sensibilité totale au paramètre a : } ST_a = \frac{SS_a + SS_{ab}}{SS_T} \quad (13)$$

Ces indices sont compris entre 0 et 1. Plus la valeur obtenue est proche de 1, plus la réponse du modèle est sensible au paramètre considéré.

Pour notre analyse de sensibilité, trois niveaux de variation des quatre paramètres de la croissance précoce (masse de semence de l'espèce 1, masse de semence de l'espèce 2, profondeur de semis de l'espèce 1 et profondeur de semis de l'espèce 2) ont été utilisés (Tableau 15) aboutissant à $3^4 = 81$ scénarii pour chaque association et chaque niveau de nutrition minérale. Un script a été réalisé sous R (R Development Core Team, 2012) pour effectuer les calculs d'indices de sensibilité.

4.3. Résultats

4.3.1. Indices de sensibilité

La figure 23 présente un exemple des indices de sensibilité pour l'association blé dur-pois d'hiver. Ainsi, la biomasse aérienne de blé dur à 25 jours après le semis est très sensible à la masse de la semence au niveau faible de nutrition avec un indice de sensibilité principale de 0,94. Il y a peu d'interaction avec les autres paramètres puisque l'indice de sensibilité totale est de 0,95. Au niveau élevé de nutrition, l'indice de sensibilité à la masse de la semence est plus faible avec 0,58 de sensibilité totale. Au même niveau de nutrition, la sensibilité à la profondeur de semis est de 0,51. Elle est beaucoup plus faible au niveau faible de nutrition minérale. Puisque la compétition n'est pas encore en place entre les deux espèces cultivées dans l'association, la biomasse de blé dur n'est pas sensible aux paramètres du pois.

La biomasse du pois d'hiver est également sensible à la masse de la semence de pois avec 0,71 de sensibilité totale au niveau faible de nutrition et 0,41 au niveau élevé. Le pois est aussi sensible à la profondeur de semis notamment au niveau élevé de nutrition avec 0,71 de sensibilité totale.

La biomasse totale du couvert affiche des indices de sensibilité modérés (compris pour la plupart entre 0,2 et 0,5). Au niveau élevé de nutrition, la sensibilité totale varie de 0,26 à 0,42 expliquée en grande partie par la sensibilité principale. Au niveau de nutrition faible, la biomasse des deux espèces associées est plus sensible à la masse de la semence des deux espèces (indice de sensibilité principale de 0,34 pour le pois et 0,51 pour le blé) qu'à la

profondeur de semis (0,17 pour le pois et 0,05 pour le blé).

Enfin, la proportion de chaque espèce montre les mêmes tendances que la biomasse totale: une sensibilité totale faible à moyenne mais très influencée par chacune des variables.

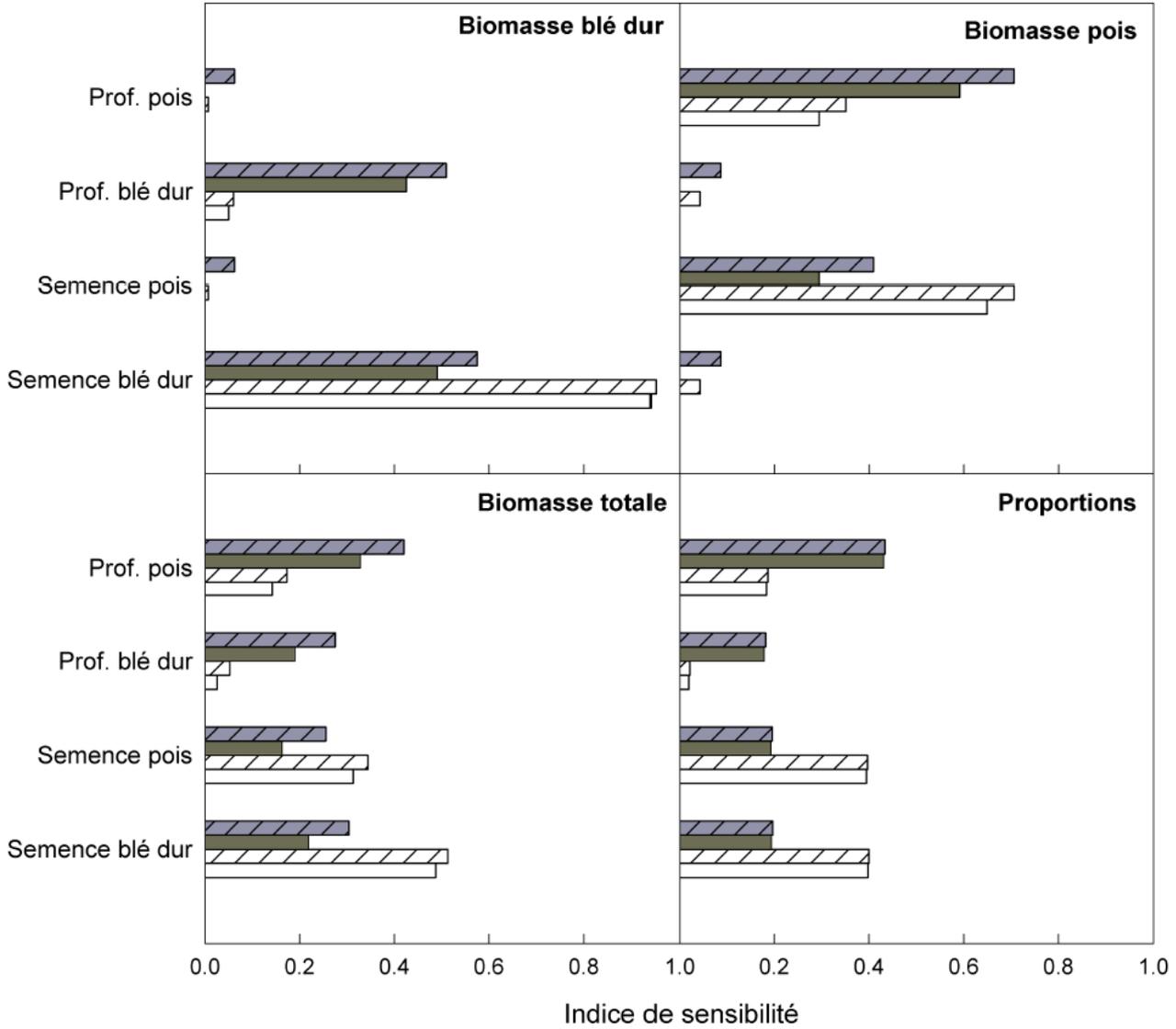


Figure 23 : Indices de sensibilité de la biomasse aérienne sèche (à 25 jours après le semis) à la masse de semence et à la profondeur de semis pour l'association blé dur-pois d'hiver. Niveau de nutrition limitant : sensibilité principale (□) et totale (▨). Niveau de nutrition non limitant : sensibilité principale (■) et totale (▩).

Le tableau 17 récapitule les effets principaux de la masse de la semence et de la profondeur de semis en se basant sur les indices de sensibilité les plus forts. Pour l'association blé dur-pois d'hiver, il y a donc un effet prépondérant de la masse de la semence des deux espèces sur la biomasse totale et les proportions au niveau faible de nutrition minérale. Au niveau élevé, la profondeur de semis a un effet qui augmente notamment concernant celle du pois.

Concernant l'association blé dur-minette, il y a un effet prépondérant de la masse de semence du blé dur notamment sur la biomasse totale mais également un effet de sa profondeur de semis au niveau élevé de nutrition. En revanche, la masse de la semence de minette a l'effet le plus fort sur les proportions.

Pour les trois dernières associations, les effets sur la biomasse totale et les proportions sont liés à l'espèce ayant la plus forte croissance, i.e. la masse de semence et/ou la densité de semis la plus élevée. Dans l'association fétuque-pois de printemps, l'effet de la masse de semence du pois est important au niveau faible de nutrition alors que c'est sa profondeur de semis qui a un fort effet au niveau élevé de nutrition. Pour les deux autres associations avec de la minette, la masse de semence de minette a toujours un effet prépondérant alors que sa profondeur de semis a également un fort effet au niveau élevé de nutrition lorsqu'elle est associée avec la carotte.

Tableau 17 : Récapitulatif des effets principaux de la masse de la semence (M) et de la profondeur de semis (P) en fonction des indices de sensibilité les plus forts au niveau faible de nutrition minérale (C1) et au niveau élevé (C4). Effets sur la biomasse de chaque espèce, la biomasse totale et les proportions de biomasse simulées à 25 jours après le semis.

	Espèce	Biomasse espèce 1		Biomasse espèce 2		Biomasse totale		Proportions	
		C1	C4	C1	C4	C1	C4	C1	C4
1	Blé dur	<i>M</i>	<i>MP</i>	/	/	<i>M</i>	<i>M</i>	<i>M</i>	/
2	Pois d'hiver	/	/	<i>M</i>	<i>P</i>	<i>M</i>	<i>P</i>	<i>M</i>	<i>P</i>
1	Blé dur	<i>M</i>	<i>MP</i>	/	/	<i>M</i>	<i>MP</i>	/	/
2	Minette	/	/	<i>M</i>	<i>P</i>	/	/	<i>M</i>	<i>M</i>
1	Fétuque	<i>MP</i>	<i>MP</i>	/	/	/	/	/	/
2	Pois de printemps	/	/	<i>M</i>	<i>P</i>	<i>M</i>	<i>P</i>	/	<i>P</i>
1	Fétuque	<i>MP</i>	<i>MP</i>	/	/	/	/	/	/
2	Minette	/	/	<i>M</i>	<i>M</i>	<i>M</i>	<i>M</i>	<i>M</i>	<i>M</i>
1	Carotte	<i>MP</i>	<i>MP</i>	/	/	/	/	/	/
2	Minette	/	/	<i>M</i>	<i>M</i>	<i>MP</i>	<i>MP</i>	<i>MP</i>	<i>MP</i>

4.3.2. Valeurs de biomasse

Les indices de sensibilité ont montré que les différentes espèces étudiées sont assez sensibles aux conditions de semis selon leur masse de semence, densité de semis et type de levée. Ainsi, il apparaît nécessaire de regarder plus en détail comment les valeurs de

biomasse et de proportions ont varié en fonction des conditions de semis et des espèces.

La figure 24 montre en exemple la variation de la biomasse pour l'association blé dur-pois d'hiver en fonction de la masse de semence et de la profondeur de semis. Concernant la biomasse de blé dur, elle est positivement impactée par la masse de la semence. En revanche, l'effet de la profondeur de semis montre qu'un maximum est atteint aux environs de 3,5 cm. Ensuite, l'effet devient négatif.

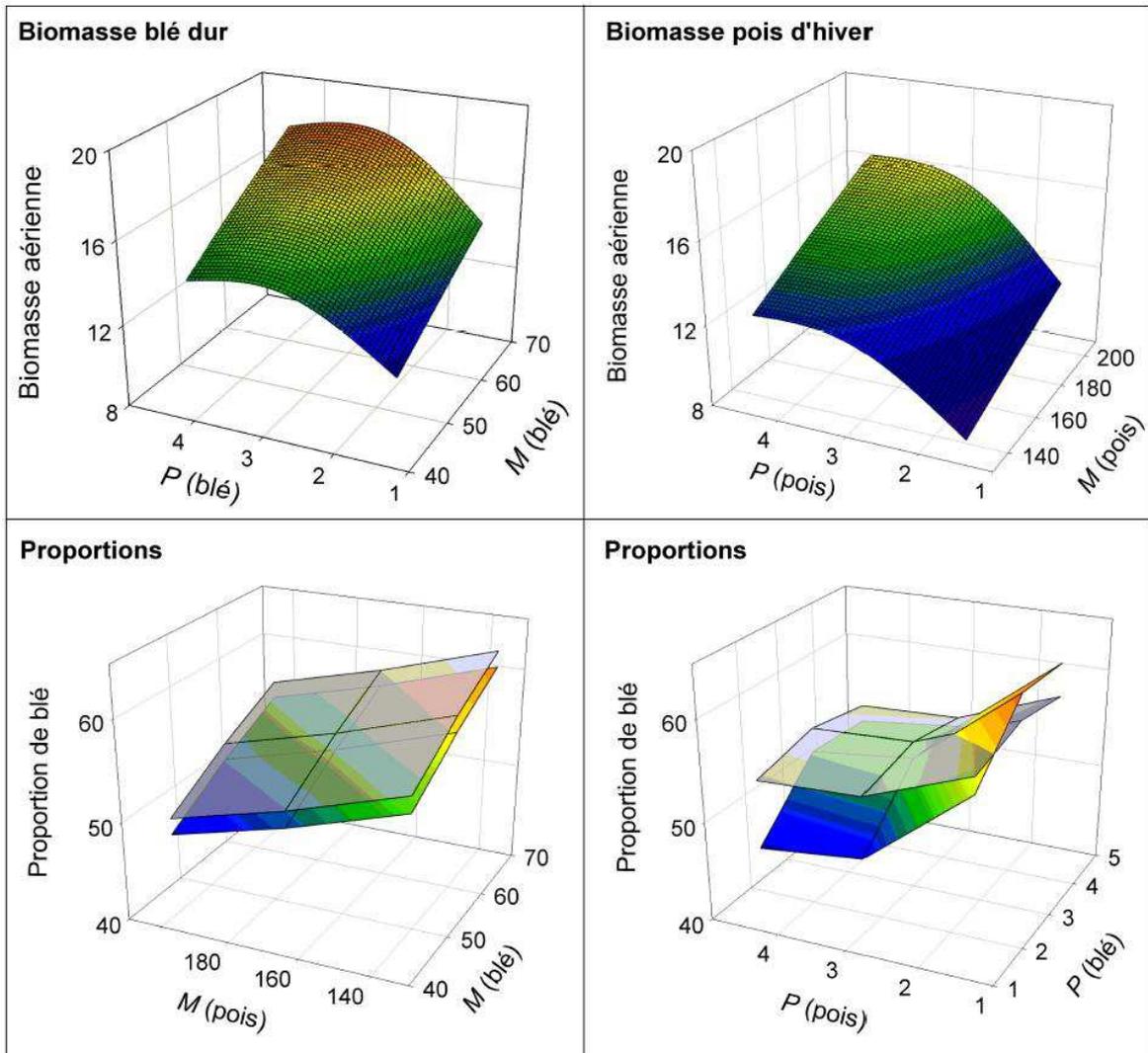


Figure 24 : Variations des biomasses aériennes ($g\ m^{-2}$) et des proportions de chaque espèce dans la biomasse totale (%) simulées pour l'association blé dur - pois d'hiver en fonction de la profondeur de semis (P , cm) et de la masse de semence (M , mg). Surfaces en couleur : niveau élevé de nutrition minérale, surfaces grisées : niveau faible. Les valeurs de proportions de blé dur sont indiquées respectivement aux profondeurs de semis et masses de semence intermédiaires lorsque ces paramètres sont fixes.

La biomasse de pois montre la même tendance que celle de blé excepté que l'effet positif maximal de la profondeur de semis est atteint pour une valeur plus élevée soit aux environs de 4,5 cm.

En outre, la biomasse totale des deux espèces à 25 jours après le semis correspond à un LAI variant de 0,22 à 0,31 au niveau faible de nutrition et de 0,35 à 0,51 au niveau élevé.

La proportion de blé dur en fonction de la masse de semence des deux espèces (pour la profondeur de semis moyenne) montre logiquement une corrélation positive entre la masse de semence d'une espèce et sa proportion d'autant plus que la masse de semence de l'autre espèce diminue. Au niveau élevé de nutrition, la proportion de blé dur diminue légèrement du fait d'une augmentation moins forte de son RGR par rapport au pois grâce à la nutrition minérale.

La proportion de blé dur en fonction de la profondeur de semis des deux espèces indique, au niveau élevé de nutrition, une forte augmentation lorsque la profondeur du semis du blé dur augmente et que celle du pois diminue. Mais cette augmentation n'est pas constante selon les valeurs de profondeur de semis des deux espèces. Les mêmes tendances s'observent au niveau faible de nutrition mais de façon plus atténuée.

Tableau 18 : Valeurs des paramètres de masse de semence (M) et de profondeur de semis (P) nécessaires pour atteindre les biomasses maximale et minimale simulées à 25 jours après le semis au niveau élevé de nutrition minérale.

	Biomasse maximale		Biomasse minimale	
	M	P	M	P
Blé dur	M élevée: 68,9 mg P moyenne : 3 cm	17,9 g m ⁻²	M faible: 45,9 mg P faible: 1,5 cm	10,8 g m ⁻²
Pois d'hiver	M élevée: 205,2 mg P élevée: 4,5 cm	16,2 g m ⁻²	M faible: 136,8 mg P faible: 1,5 cm	8,5 g m ⁻²
Pois de printemps	M élevée: 267,2 mg P élevée: 4,5 cm	65,2 g m ⁻²	M faible: 178,2 mg P faible: 1,5 cm	34,0 g m ⁻²
Fétuque	M élevée: 2,9 mg P faible: 0,5 cm	2,6 g m ⁻²	M faible: 1,9 mg P élevée: 2 cm	1,3 g m ⁻²
Minette	M élevée: 1,44 mg P faible: 0,5 cm	4,5 g m ⁻²	M faible: 0,96 mg P élevée: 2 cm	2,0 g m ⁻²
Carotte	M élevée: 0,84 mg P faible: 0,5 cm	0,7 g m ⁻²	M faible: 0,56 mg P élevée: 2 cm	0,3 g m ⁻²

Pour chaque espèce, la biomasse a fortement varié en fonction des conditions de semis comme présenté pour le blé dur et le pois d'hiver (Figure 25). Ainsi, les biomasses spécifiques ont varié du simple au double mais pour des conditions de semis différentes selon les espèces. Le tableau 18 récapitule pour chaque espèce les valeurs de masse de semence et de profondeur de semis qui permettent d'atteindre les biomasses maximales et minimales au niveau élevé de nutrition minérale. Ainsi, les espèces à petite semence, fétuque, minette et carotte ont une biomasse maximale pour une masse de semence élevée et une profondeur de semis faible tandis qu'elles ont une biomasse minimale pour une masse de semence faible et une profondeur de semis élevée.

Les espèces à grosse semence ont une biomasse maximale pour une masse de semence élevée et pour une profondeur de semis moyenne dans le cas du blé et une profondeur de semis élevée dans le cas du pois. La biomasse minimale est obtenue pour la masse et la profondeur de semis faibles à la fois pour le blé et le pois.

En outre, les mêmes résultats ont été obtenus pour le niveau faible de nutrition minérale (données non montrées).

Tableau 19 : Gammes de variation des proportions de biomasses et des LAI simulés à 25 jours après le semis en fonction des conditions de semis au niveau faible de nutrition minérale (C1) et au niveau élevé (C4).

Espèce	Proportion espèce 1 (%)		LAI total (m ² de feuilles m ⁻² de sol)	
	C1	C4	C1	C4
1 Blé dur	46,6 – 65,4	39,9 – 67,8	0,21 – 0,31	0,35 – 0,62
2 Pois d'hiver				
1 Blé dur	78,5 – 91,6	70,5 – 89,9	0,15 – 0,22	0,25 – 0,43
2 Minette				
1 Fétuque	1,8 – 4,8	2,0 – 7,0	0,44 – 0,68	0,5 – 1,0
2 Pois de printemps				
1 Fétuque	31,6 – 63,5	22,9 – 55,9	0,02- 0,05	0,05 – 0,11
2 Minette				
1 Carotte	12,7 – 40,9	9,9 – 36,0	0,01 – 0,03	0,03 – 0,06
2 Minette				

Le tableau 19 présente les gammes de variations des proportions de biomasse et des LAI à 25 jours après le semis pour chaque association. Ainsi, les variations de biomasses constatées dans le tableau 18 aboutissent à des variations de proportion importantes en fonction des conditions de semis. La gamme de variation est d'autant plus importante

lorsque les deux espèces associées sont dans des proportions assez équilibrées, e.g. blé dur-pois d'hiver, fétuque-minette et carotte-minette.

Concernant les valeurs de LAI, elles indiquent une forte hétérogénéité selon les conditions de semis ce qui aura un impact sur le moment du début de la compétition aérienne entre les espèces associées. Ces variations sont à mettre en relation avec les variations de biomasse. Les valeurs de LAI sont ainsi plus élevées au niveau C4 de nutrition par rapport au niveau C1 signifiant que la compétition pourrait commencer plus tôt au niveau C4. De plus, les LAI sont d'autant plus élevés que les espèces qui composent les associations ont une masse de semence élevée.

4.4. Discussion

4.4.1. Retour sur la sensibilité des associations à la croissance précoce

Les ordres de grandeurs de valeurs de biomasse modélisées sont comparables à des valeurs observées au champ dans d'autres études. C'est notamment le cas pour l'association blé dur-pois d'hiver pour laquelle la biomasse totale du couvert est proche des valeurs observées par Naudin et al. (2010) en sortie d'hiver. Thiébeau et al. (2011) ont mesuré des biomasses précoces de luzerne (*Medicago sativa* L.) comparables à celles modélisées pour la minette si on prend en compte la densité de semis.

Les résultats d'indices de sensibilité, de biomasses et de proportions de biomasse ont mis en évidence les impacts des différentes conditions de semis, i. e. masse de semence et profondeur de semis, et de choix des espèces sur l'implantation d'un couvert de cultures associées. Selon les espèces associées, la sensibilité aux paramètres tels que la masse de la semence et la profondeur de semis a été variable d'une association à l'autre comme l'indiquent les fortes différences d'indices de sensibilité. L'intérêt du modèle et des simulations réalisées a donc été de pouvoir combiner les niveaux des facteurs de variation de la croissance précoce pour obtenir des valeurs de biomasse, de proportion et de LAI en situation de couverts mixtes.

Sur l'association blé dur-pois d'hiver, les résultats ont mis en évidence l'importance de la masse de semence mais aussi l'importance croissante de la profondeur de semis lorsque la nutrition minérale est élevée. Cela peut s'expliquer par les valeurs du RGR qui ont un effet exponentiel sur la biomasse. En effet, bien que le RGR augmente en fonction de la profondeur de semis de la même manière aux deux niveaux de nutrition et pour les deux espèces, son augmentation a un effet démultiplié sur la biomasse au niveau élevé de nutrition du fait de sa valeur plus élevée. Si on compare le blé dur et le pois d'hiver, l'effet stimulant plus important de la profondeur de semis sur la biomasse du pois par rapport à celle de blé dur peut s'expliquer d'une part par l'effet positif qu'elle a à la fois sur MS_0 et le RGR du pois, et d'autre part par la pénalisation de la biomasse de blé aux profondeurs

de semis trop importantes qui aboutissent à une durée de levée plus longue non compensée par l'augmentation du RGR.

Les résultats obtenus pour les autres associations mettent également en évidence l'importance de la masse de la semence et l'importance croissante de la profondeur de semis pour le niveau de nutrition élevé. En outre, si pour des associations telles que fétuque-minette, blé dur-minette et carotte-minette les conditions de semis ont un impact significatif sur la proportion de chaque espèce, les proportions de l'association fétuque-pois de printemps ont été moins sensibles. Cela peut s'expliquer par la faible proportion de fétuque au départ.

Ainsi, un bon niveau de précision est nécessaire pour les paramètres du modèle de la croissance précoce dans la mesure où aussi bien la masse de la semence que la profondeur de semis ont effet significatif et de façon variable selon les conditions de semis et les espèces associées. En outre, étant donné son impact toujours très significatif sur la biomasse, il est nécessaire de bien prendre en compte la nutrition minérale.

Les résultats des simulations sont cohérents avec ceux obtenus en serre et au champ. Ils sont complémentaires car ces simulations permettent à la fois d'analyser la croissance précoce à l'échelle d'un couvert mixte, et aussi de prendre en compte les effets cumulés et les interactions de différentes variables sur les valeurs des paramètres MS_0 et RGR.

Les valeurs modérées des indices de sensibilité sur les biomasses totales et sur les proportions indiquent que les conditions de semis ont un effet significatif mais limité. Les analyses ont été effectuées sur la biomasse à 25 jours après le semis et les variations créées par les conditions de semis pourraient tendre à s'amplifier avec le temps et avec la mise en place de la compétition.

Les valeurs de LAI total du couvert calculées à partir de la biomasse à 25 jours après le semis ont montré une forte disparité selon les espèces associées. Ainsi, dans l'ensemble le LAI total était deux fois plus élevé au niveau élevé de nutrition qu'au niveau faible du fait de l'augmentation de la biomasse. Le LAI total a davantage varié selon les combinaisons d'espèces. Par exemple, l'association carotte-minette a montré un LAI total environ 50 fois moins élevé par rapport à l'association fétuque-pois de printemps. Selon les combinaisons d'espèces et l'itinéraire technique, la compétition des parties aériennes ne va pas commencer au même moment. Plus le couvert se refermera de façon tardive et plus les variations de croissance précoce entraînées par les variations de conditions de semis seront amplifiées au moment de la mise en place de la compétition.

4.4.2. *Conséquences pour l'implantation des associations de cultures*

Des leviers agronomiques pour la gestion de l'implantation des cultures associées peuvent être dégagés des simulations réalisées sur la variation de la croissance précoce.

Ainsi, l'apport d'éléments minéraux au semis va pouvoir jouer sur la vitesse de croissance

du couvert au départ tout en ayant un impact modéré sur la proportion de chaque espèce à la fin de la phase précoce. Par ailleurs, le modèle de la croissance précoce a été établi à partir d'essais réalisés dans du sable fin et en conditions hydriques non limitantes. Les éléments minéraux sont facilement accessibles à la plante (Dodd et Lauenroth, 1997), peut-être plus qu'en conditions de sol cultivé.

Outre la fertilisation, la disponibilité en éléments minéraux pendant la phase précoce sera également déterminante. Selon les sols et les cultures précédentes, cette disponibilité pourra varier. Par exemple, la disponibilité en N peut fortement diminuer dans les horizons de surface au cours de l'hiver à cause du lessivage et avoir un effet sur un semis de printemps.

De par la diversité des associations existantes (Tableau 2, p. 6), l'implantation des cultures pourra être raisonnée en fonction des caractéristiques des semences et des plantules des espèces et des variétés associées. La combinaison d'espèces ayant des caractéristiques de semences et plantules contrastées, e.g. hypogée et épigée, petite et grosse semence, aura ainsi des conséquences sur le raisonnement des conditions de semis (profondeur de semis, disponibilité en éléments minéraux). Le choix peut être de maîtriser le début de croissance d'une des deux espèces pour qu'elle ne soit pas trop compétitive par rapport à l'autre ou au contraire de mettre les deux espèces dans des conditions optimales en faisant par exemple augmenter ou diminuer la durée de levée et le RGR. Le choix de profondeurs de semis décalées ou identiques va conditionner la croissance précoce de chaque espèce. Le choix des masses de semences est également important à prendre en compte à des fins de maîtrise de la proportion de chaque espèce à la fin de la phase précoce. On peut, par exemple, réduire la compétitivité ou la proportion d'une espèce en choisissant une variété avec une faible masse de semence. On peut également, si c'est une espèce à petite semence, augmenter sa profondeur de semis. On peut aussi augmenter la compétitivité d'une espèce à grosse semence en augmentant sa profondeur de semis tout en faisant attention à ne pas trop retarder sa date de levée par rapport à l'espèce associée.

Les choix des conditions de semis sont d'autant plus importants pour les associations où les deux espèces sont semées en même temps et pour lesquelles les profondeurs de semis optimales sont différentes. Un compromis est alors souvent utilisé et peut pénaliser plus ou moins l'implantation d'une des deux espèces. Deux passages de semis peuvent être nécessaires dans le cas où les conditions semis pour une croissance maximale sont très différentes entre les espèces associées et qu'une bonne compétitivité des deux espèces est souhaitée.

Comme le montrent les indices de sensibilité qui sont parfois faibles, d'autres facteurs que la masse de la semence et la profondeur de semis doivent être pris en compte pour raisonner l'implantation d'une culture associée. Ainsi, des leviers comme les densités de semis sont également à considérer. Néanmoins, le modèle de la croissance précoce peut

être utilisé pour mieux adapter les densités de semis pour compenser des écarts de croissance précoce prévisibles en fonction des conditions de semis et des espèces.

Il convient également de prendre en compte les processus intervenant en amont de la croissance précoce, à savoir la germination et la levée. En effet, en fonction de facteurs biotiques, tels que les maladies telluriques, ou abiotiques, tels que la disponibilité en eau et la structure du sol, les vitesses et le taux de germination et de levée peuvent être variables (Dürr et Aubertot, 2000; Finch-Savage et al., 2001).

Chapitre 2
**Conséquences de variations de la croissance
précoce sur la suite du cycle des associations
de cultures**

Dans ce second chapitre, nous avons étudié l'impact de variations de la croissance précoce sur la suite du cycle de la culture. Les sources de variations de la croissance précoce étudiées sont la masse des semences, la durée de levée et l'alimentation minérale car elles ont été identifiées au chapitre précédent comme modifiant l'état du peuplement au moment où la compétition s'instaurait entre plantes.

Cette étude d'impact a été réalisée expérimentalement, puis par simulation en utilisant le modèle AZODYN-IC.

Chapitre 2 - Conséquences de variations de la croissance précoce sur la suite du cycle des associations de cultures

1. Impacts de la croissance précoce sur la compétition dans deux associations: blé dur-luzerne et blé dur-pois

Article soumis le 19/09/2012 à *Annals of Applied Biology* – Under review

Impact of early growth on subsequent competition in two intercrops: durum wheat- alfalfa and durum wheat- pea

Benoit FAYAUD¹, Elana DAYOUB¹, Françoise COSTE¹, Carolyne DÜRR and Guénaëlle CORRE-HELLOU^{1*}

¹L'UNAM Université, Groupe ESA, SFR 4207 Quasav, UR LEVA, 55 rue Rabelais, 49007 Angers, France.

²INRA, UMR 1345, IRHS, 42 rue Georges Morel, 49071 Beaucouzé, France.

*Corresponding author: Guénaëlle CORRE-HELLOU: g.hellou@groupe-esa.com,
Tel.: 033 2 41 23 55 55

Keywords: competition, early growth, intercrops, *Medicago sativa* L., nitrogen, *Pisum sativum* L., *Triticum turgidum* L.

Note au lecteur

Cet article a été soumis indépendamment du premier présenté au chapitre 1 et n'en mentionne pas les résultats. La discussion ne tient pas compte des résultats obtenus sur la croissance précoce. Les facteurs de variation de la croissance précoce évoqués dans cet article (masse de la semence, durée de la levée et nutrition) ont été étudiés dans le chapitre 1. Leurs effets ont été chiffrés et modélisés.

Summary

Competition between component species is important to consider in intercrops as it can have an impact on their performance. Early growth, i.e. from emergence to the beginning of competition between plants, is a key step in determining the initial competitive ability of each species. This phase depends on sowing conditions such as seed mass, duration of emergence and soil nitrogen availability. We investigated the impact of variations in early growth on subsequent aboveground competition in two legume-based intercrops: durum wheat-alfalfa and durum wheat-pea in a greenhouse. Variations were created by the two intercrops and by using two different pea genotypes (small and large seeds) and two sowing depths for alfalfa. Impacts on aboveground biomass, proportions, and the relative competitive ability of each species were measured at the end of early growth and during subsequent growth under two levels of nitrogen availability. Consequences for nitrogen absorption and N₂ fixation were also analysed at the end of the experiment. Variations in seed mass for pea and sowing depth for alfalfa led to significant differences in biomass and in the proportions of each species at the end of early growth and had a significant impact on their competitive ability during subsequent growth. Early differences in the proportion of each species persisted throughout the vegetative phase. Nitrogen fertilization increased the competitive ability of durum wheat. Additional factors, namely the phenology and aboveground architecture, influenced the competitive ability of each species after the end of early growth. Soil nitrogen accumulation and N₂ fixation were also impacted by sowing conditions through their effect on aboveground biomass. This study highlighted the importance of taking the early growth of intercrops into consideration to better manage the interactions and to predict their performance.

1.1. Introduction

Interest in increasing the biodiversity and sustainability of agro-ecosystems through the use of legume-based intercrops has grown in Europe in the past decade (Altieri, 1999; Malézieux, 2012). Different types of intercrops can be designed depending on the objective and outlet. For example, associating a cereal and a grain legume allows wheat (*Triticum aestivum* L.) to be grown with a smaller supply of nitrogen (N) than wheat grown as a sole crop (Naudin et al., 2010; Pelzer et al., 2012) or to produce grain legumes without the limiting factors usually observed in sole crops such as lodging and weeds (Corre-Hellou et al., 2011). In other types of non legume-legume intercrops, the legume is not harvested but provides services (e.g. increasing the amount of available resources, reducing pests and diseases) for the main crop as for example in wheat-forage legume intercrops (Hiltbrunner et al., 2007), oil crop-legume intercrops (Schröder et Köpke, 2012) and carrot (*Daucus carota* L.)-legume intercrops (Ramërt et Ekbom, 1996). In the first type of intercrops, e. g. wheat-pea (*Pisum sativum* L.), in which both species are harvested, an equivalent competitive ability of the two species can be expected in order to obtain a significant amount of biomass of both species at harvest. In contrast, in the second type of intercrops, e. g. wheat-alfalfa (*Medicago sativa* L.), in which alfalfa can be used as a non-harvested species, moderate competitive ability of alfalfa is needed to combine a high biomass production by wheat and significant services of alfalfa. Nevertheless, intercrop performances often vary and are difficult to predict. Intercrop performance often depends on the ability of each species to differentiate in the use of available resources such as nutrients, light and water (Willey, 1979). The degree of complementarity and competition between component species have to be well understood and managed to reach different production objectives. Indeed, intercropping involves complex dynamic interactions between the component species that vary depending on environmental conditions and crop management practices (Vandermeer, 1989). For example, in non legume-legume intercrops, N availability has been shown to be a determining factor in the proportion of each species in the final mixture (Hauggaard-Nielsen et Jensen, 2001; Bedoussac et Justes, 2010; Naudin et al., 2010).

Recent studies on barley (*Hordeum vulgare* L.)-pea intercrops underlined the potential impact of early growth of each component species on the establishment of competition (Bellostas et al., 2003; Andersen et al., 2007). In these studies, the authors attributed the higher competitive ability of barley to its higher initial aboveground biomass. Early growth could have a significant impact on the relative competitive ability of the associated species, but few studies have analysed early growth in intercrops. By influencing the biomass of each species during the vegetative phase, early growth could also influence subsequent sharing of soil N and N₂ fixation.

Several studies highlighted the impact of sowing conditions on early growth in sole crops. A number of authors reported a positive correlation between seed mass and seedling mass at emergence (Black, 1956b; Gross, 1984; Dürr et Boiffin, 1995; Tamet et al., 1996) within

or among species. Moreover, studies on several epigeal species revealed a negative impact of the duration of emergence on the relative growth rate during early growth because of a decrease in cotyledon specific mass at emergence (Shanmuganathan et Benjamin, 1992; Tamet et al., 1996). In hypogeal species, some studies highlighted the importance of sufficient seminal reserves remaining at emergence to ensure growth during the first stages of development (Cooper et MacDonald, 1970; Hanley et al., 2004). Moreover, mineral nutrition and especially N availability at sowing could have an impact on the early growth of associated species depending on their capacity to absorb nutrients. Indeed, differences in the beginning of N absorption have been observed between some species (Dürr et Mary, 1998).

The aim of the present study was to investigate the effects of variations in early growth caused by different sowing conditions (N availability, seed size and duration of emergence) on subsequent growth and competition in two intercrops: durum wheat (*Triticum turgidum* L.)-alfalfa and durum wheat-pea. Aboveground biomass, N accumulation and N₂ fixation at the beginning of competition and afterwards, were investigated throughout the vegetative phase under controlled conditions.

1.2. Materials and Methods

1.2.1. Greenhouse experiment

The experiment was conducted in a greenhouse in spring 2012 in Angers, France (47.5 °N, 0.6 °W). The durum wheat-alfalfa and durum wheat-pea intercrops were grown in 32 x 32 x 26 cm containers (l x w x h). Durum wheat cv. Dakter, alfalfa cv. Vermont and pea cv. Champagne and cv. Standal were used. All seeds were calibrated at $\pm 10\%$ of the mean seed mass of the lots used which were 57.4 mg for durum wheat, 2.1 mg for alfalfa, 102.6 mg for pea cv. Champagne and 271.6 mg for pea cv. Standal. Durum wheat and pea corresponded to hypogeal species while alfalfa was an epigeal species, i. e. with emerging cotyledons. Containers were filled with a sandy clay loam soil (17.8% clay, 39.2% loam and 41.2% sand). Organic content was 1.2% and N mineral content was 19.4 mg kg⁻¹ of dry soil corresponding to 60 kg ha⁻¹. P and K contents were respectively 94 and 135 mg kg⁻¹ of dry soil.

For the first intercrop, durum wheat-alfalfa, four different treatments were used: two levels of N supply (low and high) and two sowing depths for alfalfa (Table 20). With the low level of N supply, no N was added to the soil. With the high level of N supply, a nutritive solution containing 2.8 mM KNO₃, 2.6 mM Ca(NO₃)₂ and 3 mM NH₄NO₃ with a pH adjusted to 6.5 was incorporated in the soil before sowing to reach an equivalent of 180 kg ha⁻¹ of N mineral content. Alfalfa was sown at a depth of 0.3 and of 3 cm to obtain a significant difference in the duration of emergence, as previous studies highlighted the negative impact of this factor on the early growth of epigeal species.

Table 20 : Experimental treatments and durations of emergence.

Code	Species common name	Genotype	Nitrogen content (kg ha ⁻¹)	Sowing depth (cm)	Duration of emergence (°Cd after sowing)	Duration of emergence (days after sowing)
N60_Dw_A0.3	Durum wheat	Dakter	60	2	101	5.5
	Alfalfa	Vermont		0.3	71	4.8
N60_Dw_A3	Durum wheat	Dakter	60	2	101	5.5
	Alfalfa	Vermont		3	93	6.3
N180_Dw_A0.3	Durum wheat	Dakter	180	2	101	5.5
	Alfalfa	Vermont		0.3	79	5.4
N180_Dw_A3	Durum wheat	Dakter	180	2	100	5.5
	Alfalfa	Vermont		3	98	6.6
N60_Dw_Pc	Durum wheat	Dakter	60	2	99	5.4
	Pea	Champagne			121	7.5
N60_Dw_Ps	Durum wheat	Dakter	60	2	109	5.9
	Pea	Standal			124	7.8
N180_Dw_Pc	Durum wheat	Dakter	180	2	104	5.7
	Pea	Champagne			132	8.1

For the durum wheat-pea intercrop, three treatments were used: two levels of N supply (low and high) and two seed masses of pea for the low level of N supply (Table 20). The N supply was similar to the first intercrop. Pea cv. Champagne corresponded to a small seeded genotype while pea cv. Standal corresponded to a large seeded genotype.

Rhizobium leguminosarum strain P221 (for pea) and *Sinorhizobium meliloti* (for alfalfa) were added in all containers at an estimated rate of 10^8 cells per plant to allow N₂ fixation (Naudin *et al.*, 2011). Sowing densities were chosen so that the density of the associated small seeded species was twice that of the associated large seeded species. For the durum wheat-alfalfa intercrop, sowing density corresponded to 6 seeds of durum wheat and 12 seeds of alfalfa per container, this corresponded to 117 seeds m⁻² of alfalfa and 58 seeds m⁻² of durum wheat. For the durum wheat-pea intercrop, 6 seeds of pea and 12 seeds of durum wheat were sown per container, corresponding to 117 seed m⁻² of durum wheat and 58 seeds m⁻² of pea. The species were mixed within rows for both intercrops.

The temperature was recorded hourly by thermocouples linked to a weather station (CR10X, Campbell scientific, Logan, USA). The mean air temperature in the greenhouse during the experiment was $20.5 \pm 1.8^\circ\text{C}$.

Emergence was checked daily and defined as 80% of observable plants in each container. Three samples of aboveground biomass were taken at the following phenological stages of durum wheat: at the three leaf stage (BBCH 13, Lancashire et al., 1991) corresponding to the end of early growth (just before plants began to overlap and compete for light), at tillering (BBCH 23) and at the beginning of ear emergence (BBCH 51). Four replicates (or containers) per treatment and sampling date were used for the durum wheat-alfalfa intercrop and three replicates for the durum wheat-pea intercrop. At each sampling date, the aboveground biomass of all plants was dried at 80°C for 48 hours and weighed. At the last sampling date, samples were ground to analyse total N content and ¹⁵N content using a CHN analyser (EA3000, Euro Vector, Milan, Italy) and a mass spectrometer (IsoPrime, Elementar, Hanau, Germany). These analyses were conducted by UMR EVA, INRA, Caen, France.

2.1.1. Calculations

Using the appropriate base temperature for each species, thermal time from sowing was calculated at each sampling date as follows:

$$TT_d = \sum_{i=0}^{i=d} (T_i - T_b) \quad (14)$$

where TT_d is cumulated thermal time (°Cd) at sampling date d , T_i is daily mean temperature (°C) and T_b is base temperature (°C). Base temperatures during early growth (from sowing to the first sampling date) and during subsequent growth were chosen according to the results of previous studies at our laboratory for durum wheat (1.4°C and 0°C) and for pea (3.7°C and 0°C). Base temperature for alfalfa was chosen according to Thiébeau et al. (2011) and considered constant throughout the experiment (5°C).

To analyse growth and competition between associated species, growth rate and comparative absolute growth rate (CGR; Bedoussac et Justes, 2011) were calculated for each sampling date:

$$CGR = \frac{((DM_{wt2} - DM_{wt1}) / (t_{w2} - t_{w1}))}{((DM_{leg2} - DM_{leg1}) / (t_{leg2} - t_{leg1}))} \quad (15)$$

where DM_{wt1} and DM_{wt2} are durum wheat aboveground biomass ($g\ m^{-2}$) at time t_{w1} and t_{w2} (°Cd from emergence) and DM_{leg1} and DM_{leg2} are alfalfa or pea aboveground biomass ($g\ m^{-2}$) at time t_{leg1} and t_{leg2} . The numerator corresponds to the growth rate of durum wheat and the denominator corresponds to the growth rate of the associated legume. A CGR higher than 1 means that the growth rate of durum wheat was higher than the growth rate of the associated legume.

The percentage of accumulated N derived from the air (%Ndfa) was determined at the third sampling date using the ^{15}N natural abundance method (Amarger et al., 1979). Durum wheat was used as a reference crop to calculate N_2 fixation in alfalfa and pea:

$$\%Ndfa = 100 \times ((\delta^{15}N_{legume} - \delta^{15}N_{wheat}) / (\beta fix - \delta^{15}N_{wheat})) \quad (16)$$

where $\delta^{15}N_{legume}$ and $\delta^{15}N_{wheat}$ are ^{15}N enrichment of the aboveground part of the legume and of durum wheat, respectively. βfix is the isotopic fractionation factor and considered equal to 1.00 for pea and to 1.01 for alfalfa (Mariotti et al., 1980; Roscher et al., 2011).

2.1.2. Statistical analyses

Differences in aboveground biomass, proportions of aboveground biomass, growth rates, CGR values, N_2 fixation and N accumulation among treatments were tested at each sampling date and in each species. Thus, for the durum wheat-alfalfa intercrop, a two-way ANOVA was performed (N supply x sowing depth) at a probability level of 5%. For the durum wheat-pea intercrop, a one-way ANOVA was used to separately test the effect of N supply and the effect of seed mass at a probability level of 5%. Normality of residues and homoscedasticity were tested using a Shapiro-Wilk test and a Bartlett test respectively. All statistical analyses were performed using R software, version 2.15.0 (R Development Core Team, 2012).

2.2. Results

2.2.1. Emergence

Durum wheat emerged on average at 102 °Cd after sowing, which corresponded to 5.6 days with no differences among treatments (Table 20). Pea emerged on average 23.3 °Cd (2.2 days) later than wheat. No differences were observed between pea cultivars. Alfalfa emerged at the same time (5.1 days after sowing) as durum wheat when it was sown at a depth of 0.3 cm. Sowing alfalfa deeper resulted in delay of 20.2 °Cd, which corresponded to 1.4 days.

2.2.2. Biomass at the end of early growth

The first sampling of both intercrops was performed at the same time under all treatments just before plants overlapped and competed for light. It corresponded to 381 °Cd after sowing for durum wheat, to 314 °Cd for alfalfa and to about 320 °Cd for the two pea cultivars.

In the durum wheat-alfalfa intercrop, alfalfa biomass was very low compared to that of durum wheat (Table 21). Durum wheat biomass contributed more than 80% of the total biomass of the mixture. Moreover, alfalfa biomass was significantly lower (-25%) when it was sown deeper ($P = 0.002$). Thus, sowing alfalfa deeper led to a significant decrease in its proportion in the total biomass of the mixture ($P = 0.0005$). In the durum wheat-pea intercrop, the proportion of wheat in the total biomass was lower than in the durum wheat-alfalfa intercrop. There was a significant increase (+47%) in aboveground biomass ($P = 0.02$) and in the proportion ($P = 0.01$) of pea with the increase in seed mass.

The aboveground biomass of durum wheat was not impacted by any of the factors studied in any of the intercrops ($P > 0.05$; Table 21). In the durum wheat-alfalfa intercrop, total biomass was not significantly impacted by any of the factors tested ($P > 0.05$), while in the durum wheat-pea intercrop, total biomass was nearly significantly impacted by the seed mass of pea ($P = 0.06$).

At the end of early growth, no significant effect of N fertilization was observed in any of the intercrops ($P > 0.05$; Table 21). Finally the total biomass of the durum wheat-pea intercrop was much higher than that of the durum wheat-alfalfa intercrop.

Table 21 : Aboveground biomass and proportions at the end of early growth for the two intercrops durum wheat – alfalfa and durum wheat – pea. SE: standard error ($n = 3$ or 4). N60, low nitrogen supply; N180 high nitrogen supply; Dw, durum wheat; A0.3, alfalfa sown at 0.3 cm; A3, alfalfa sown at 3 cm; Pc, small seeded pea cv. Champagne; Ps, large seeded pea cv. Standal.

Code	Aboveground biomass (g m^{-2}) SE			Proportion (%)	
	Durum wheat	Alfalfa	Total	Durum wheat	Alfalfa
N60_Dw_A0.3	5.0 (0.8)	1.2 (0.1)	6.2 (0.8)	81.1	18.9
N60_Dw_A3	5.2 (0.7)	0.9 (0.1)	6.1 (0.7)	85.8	14.2
N180_Dw_A0.3	5.1 (0.6)	1.2 (0.1)	6.3 (0.6)	81.4	18.6
N180_Dw_A3	6.0 (0.5)	0.9 (0.2)	6.9 (0.6)	87.0	13.0
Code	Aboveground biomass (g m^{-2}) SE			Proportion (%)	
	Durum wheat	Pea	Total	Durum wheat	Pea
N60_Dw_Pc	7.6 (0.2)	5.1 (0.2)	12.7 (0.4)	59.8	40.2
N60_Dw_Ps	7.2 (0.6)	7.5 (1.1)	14.7 (1.3)	48.9	51.1
N180_Dw_Pc	8.0 (0.4)	5.0 (0.5)	13.0 (0.8)	61.8	38.2

2.2.3. *Subsequent competition*

Aboveground biomass was investigated in the two intercrops throughout the experiment. The second sampling date was 643 °Cd after sowing for durum wheat, 513 °Cd for alfalfa and about 605 °Cd for pea. The third sampling date was 1 100 °Cd, 917 °Cd and 1 049 °Cd respectively.

Table 22 : Growth rate for the two intercrops durum wheat – alfalfa and durum wheat – pea. D1, D2, D3: first, second and third sampling dates. N60, low nitrogen supply; N180 high nitrogen supply; Dw, durum wheat; A0.3, alfalfa sown at 0.3 cm; A3, alfalfa sown at 3 cm; Pc, small seeded pea cv. Champagne; Ps, large seeded pea cv. Standal. SE: standard error (n = 3 or 4).

Species	Code	Growth rate (g m ⁻² °Cd ⁻¹) (SE)		
		Emergence – D1	D1 - D2	D2 - D3
Durum wheat	N60_Dw_A0.3	0.018 (0.003)	0.087 (0.015)	0.139 (0.042)
	N60_Dw_A3	0.019 (0.002)	0.069 (0.024)	0.148 (0.036)
	N180_Dw_A0.3	0.018 (0.002)	0.089 (0.016)	0.256 (0.018)
	N180_Dw_A3	0.022 (0.002)	0.087 (0.011)	0.166 (0.028)
Alfalfa	N60_Dw_A0.3	0.005 (0.001)	0.026 (0.006)	0.168 (0.034)
	N60_Dw_A3	0.004 (0.001)	0.021 (0.004)	0.127 (0.027)
	N180_Dw_A0.3	0.005 (0.000)	0.028 (0.004)	0.152 (0.041)
	N180_Dw_A3	0.004 (0.000)	0.025 (0.003)	0.144 (0.036)
Durum wheat	N60_Dw_Pc	0.032 (0.001)	0.089 (0.015)	0.116 (0.009)
	N60_Dw_Ps	0.032 (0.003)	0.072 (0.015)	0.145 (0.014)
	N180_Dw_Pc	0.035 (0.002)	0.101 (0.019)	0.156 (0.003)
Pea	N60_Dw_Pc	0.025 (0.001)	0.053 (0.013)	0.224 (0.022)
	N60_Dw_Ps	0.038 (0.006)	0.065 (0.020)	0.267 (0.018)
	N180_Dw_Pc	0.026 (0.003)	0.054 (0.010)	0.210 (0.027)

In the durum wheat-alfalfa intercrop, the growth rate of alfalfa between emergence and D1 decreased significantly (-20%) when alfalfa was sown deeper ($P = 0.004$; Table 22). This decrease remained constant and was still observed at later stages even if it was not significant ($P > 0.05$). In the durum wheat-pea intercrop, the growth rate of pea between emergence and D1 was higher (+50%) in the large seeded genotype than in the small seeded one ($P = 0.01$). These differences were also observed at later stages but to a lesser extent ($P > 0.05$).

In both intercrops, after D2, the growth rate of durum wheat increased significantly (+44%) with N fertilization, whereas alfalfa and pea were not affected (Table 22).

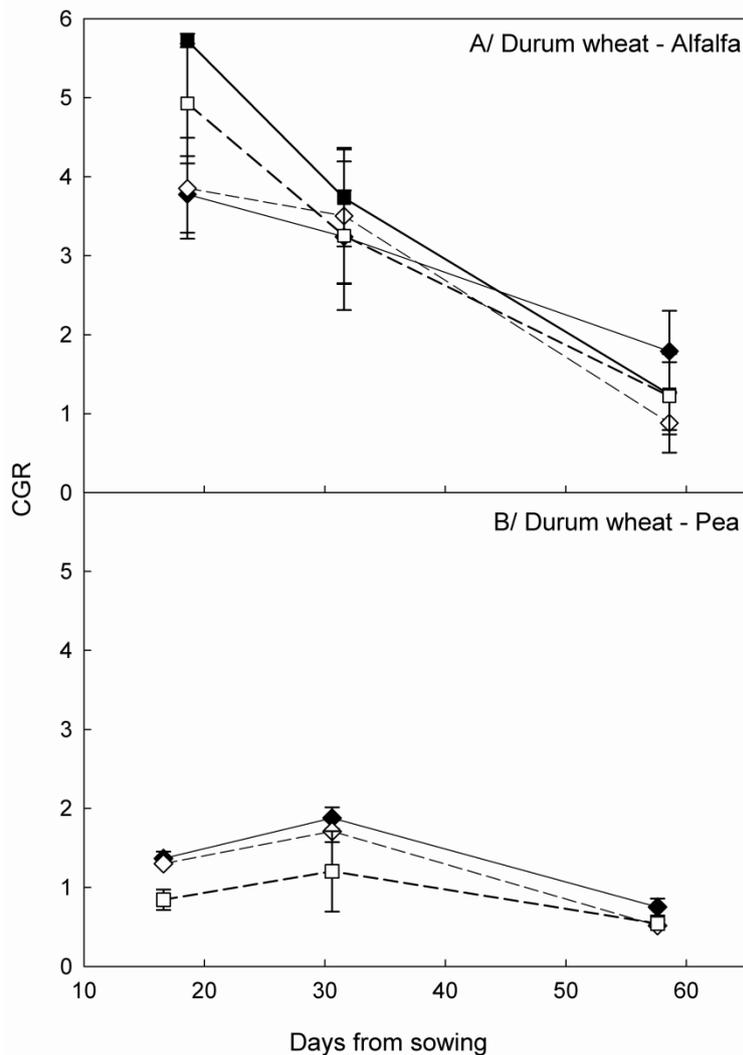


Figure 25 : Comparative growth rate values (CGR) as a function of days from sowing for the durum wheat – alfalfa intercrop (A) and the durum wheat – pea intercrop (B). Durum wheat – alfalfa: \diamond treatment with alfalfa sown at 0.3 cm, \square treatment with alfalfa sown at 3 cm. Durum wheat – pea: \diamond treatment with the small seeded pea cv. Champagne, \square treatment with the large seeded pea cv. Standal. Open symbols and dotted lines denote the low level of N supply (N60). Closed symbols and solid lines denote the high level of N supply (N180). Vertical bars are standard errors ($n = 3$ or 4).

Durum wheat was more competitive than the associated legume crop as shown by CGR values which were mostly greater than 1 (Fig. 25). However, the dominance of durum wheat decreased over the crop cycle in both intercrops. In addition, its dominance was higher in the durum wheat-alfalfa intercrop than in the durum wheat-pea intercrop. Sowing

alfalfa deeper resulted in a significant increase in CGR at the beginning of the cycle ($P = 0.0004$; Fig. 25A) not only due to the delay in emergence of alfalfa but also to the decrease in the growth rate of alfalfa between emergence and the first sampling date (Table 22). At later stages, significant differences in CGR between the two sowing depths decreased and disappeared. At the third sampling date, durum wheat was more competitive with the high supply of N, i.e. higher CGR values ($P = 0.03$; Fig. 25A). In addition, the effect of N supply on CGR interacted with the sowing depth of alfalfa ($P = 0.03$) with a greater effect on the growth rate of durum wheat when alfalfa was sown at 0.3 cm than at 3 cm (Table 22).

In the durum wheat-pea intercrop, the competitive ability of durum wheat decreased when it was associated with the large seeded pea cv. Standal, a significant effect being observed at the first sampling date ($P = 0.004$; Fig. 25B). The differences decreased and disappeared at later stages. At the end of the experiment and under the low N treatment, equivalent CGR values were obtained with the small seeded pea cv. Champagne and the large seeded pea cv. Standal ($P > 0.05$; Fig. 25B) because pea cv. Champagne created a lot of branches which competed with durum wheat. Finally, durum wheat was more competitive under the high N treatment ($P = 0.02$).

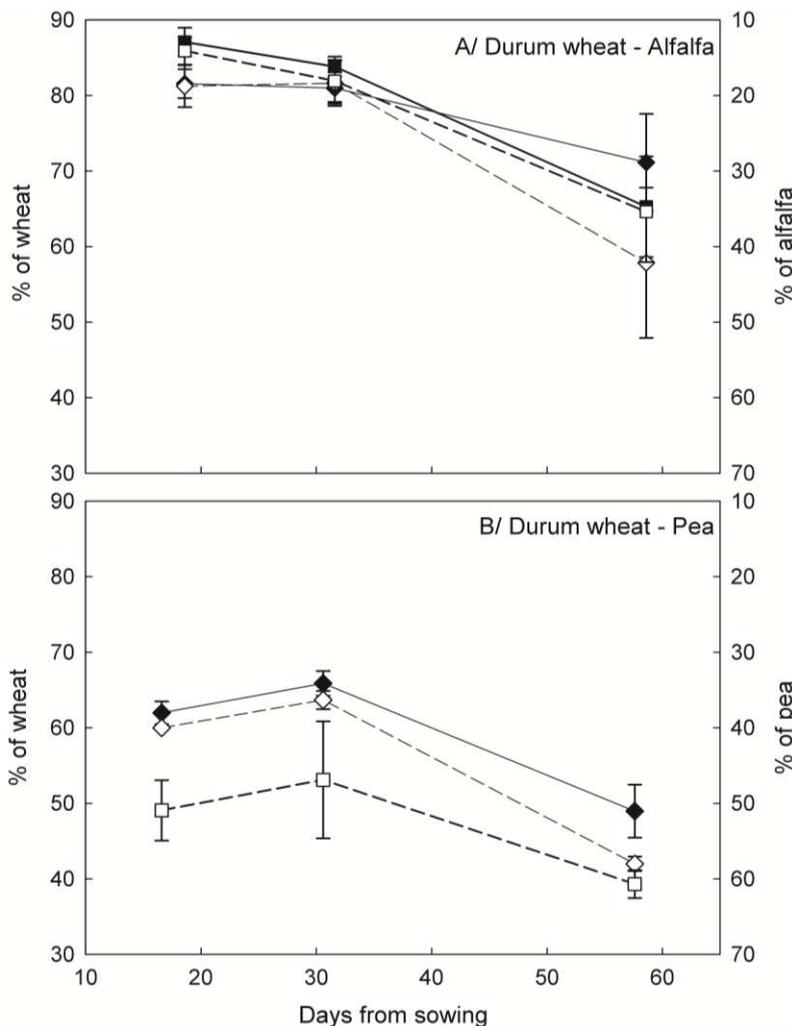


Figure 26: Proportion of aboveground biomass as a function of days from sowing for the durum wheat – alfalfa intercrop (A) and the durum wheat – pea intercrop (B). Durum wheat – alfalfa: \diamond treatment with alfalfa sown at 0.3 cm, \square treatment with alfalfa sown at 3 cm. Durum wheat – pea: \diamond treatment with the small seeded pea cv. Champagne, \square treatment with the large seeded pea cv. Standal. Open symbols and dotted lines denote the low level of N supply (N60). Closed symbols and solid lines denote the high level of N supply (N180). Vertical bars are

In both intercrops, the proportion of durum wheat decreased dramatically between the second and the last sampling dates (Fig. 26). Although the proportion of durum wheat was much higher at the first sampling date when it was associated with alfalfa than with pea, the difference between the two intercrops was lower at the last sampling date.

In the durum wheat-alfalfa intercrop, at both first and last sampling dates, the lowest proportion of durum wheat was obtained when alfalfa was sown at a depth of 0.3 cm with the low N treatment (Fig. 26A).

In the durum wheat-pea intercrop, the final proportion of durum wheat was highest when it was sown with the small seeded pea cv. Champagne with the high N treatment ($P = 0.02$; Fig. 26B). Conversely, the final proportion was lowest when it was sown with the large seeded pea cv. Standal with the low N treatment. However, the proportion of the small seeded pea cv. Champagne increased remarkably between the second and the third sampling dates.

2.2.4. N accumulation and N_2 fixation

N accumulation in the shoot at the end of the experiment differed among treatments and species (Fig. 27). Durum wheat accumulated much more N from the soil than the associated legume. It also accumulated significantly more N with the high N treatment in both the durum wheat-alfalfa intercrop ($P < 0.0001$) and in the durum wheat-pea intercrop ($P = 0.0008$). In addition, when all sources of N (from the soil and from the air) were taken into consideration, the contribution of durum wheat to total N accumulated by the intercrop was higher in the durum wheat-alfalfa intercrop than in the durum wheat-pea intercrop. Alfalfa and pea mainly took up N from N_2 fixation and the proportion of N derived from the air (%Ndfa) was always more than 60%. There was no difference in N accumulation by alfalfa among treatments (Fig. 27A). However, %Ndfa was significantly lower with the high N treatment ($P = 0.0002$) and also when alfalfa was sown at a depth of 3 cm ($P = 0.003$). N supply had no effect on the amount of N accumulated by pea (Fig. 27B). %Ndfa was also not impacted by any of the factors studied in pea even if it tended to be lower with the high N treatment.

Differences in %Ndfa among treatments were mainly correlated with the level of soil N depletion represented by the amount of N in the soil at the third sampling date ($R = -0.73$; $P < 0.0001$; Fig. 28A). The higher the amount of N available in the soil, the lower the rate of N_2 fixation. No significant differences were found between alfalfa and pea. In addition, N accumulation from N_2 fixation was correlated with aboveground biomass ($r = 0.88$; $P < 0.0001$; Fig. 28B), which explains the larger amount of N accumulated via N_2 fixation by pea than by alfalfa, and also explains the trend for alfalfa sown at a depth of 0.3 cm to accumulate more N from N_2 fixation than alfalfa sown at 3 cm.

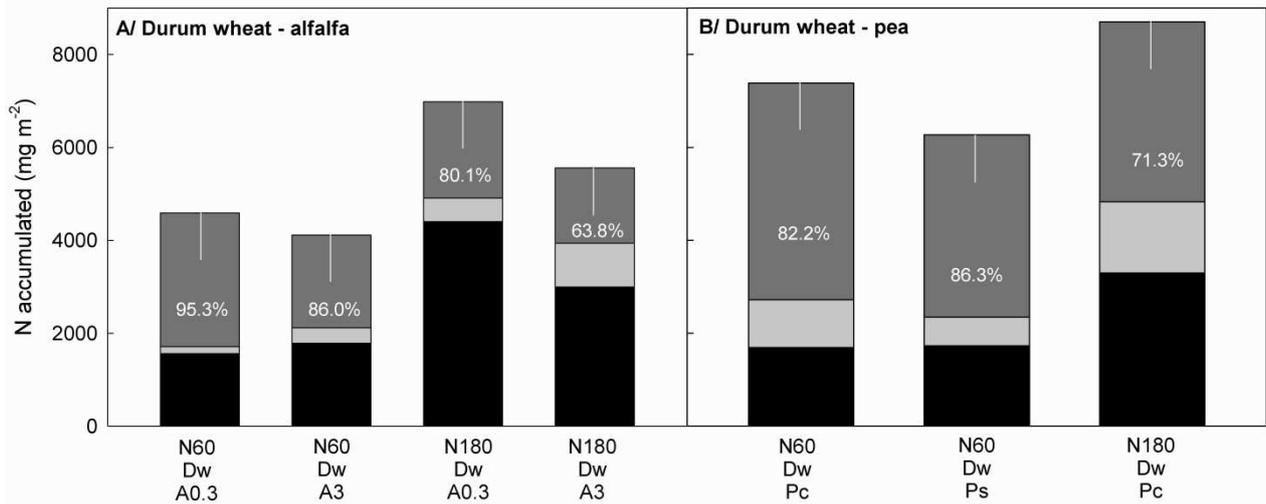


Figure 27 : N accumulated at the last sampling date in the durum wheat-alfalfa intercrop (A) and in the durum wheat-pea intercrop (B). ■ N accumulated by durum wheat, ■ N accumulated from N₂ fixation by the legume and ▒ N accumulated from N soil absorption by the legume. Percentages are proportions of N derived from the air (Ndfa) by the legume. N60: low level of N supply, N180: high level of N supply, Dw: durum wheat, A0.3: alfalfa sown at 0.3 cm, A3: alfalfa sown at 3 cm, Pc: small seeded pea cv. Champagne, Ps: large seeded pea cv. Standal. Vertical bars are standard errors for total N accumulated by the intercrop (n = 3 or 4).

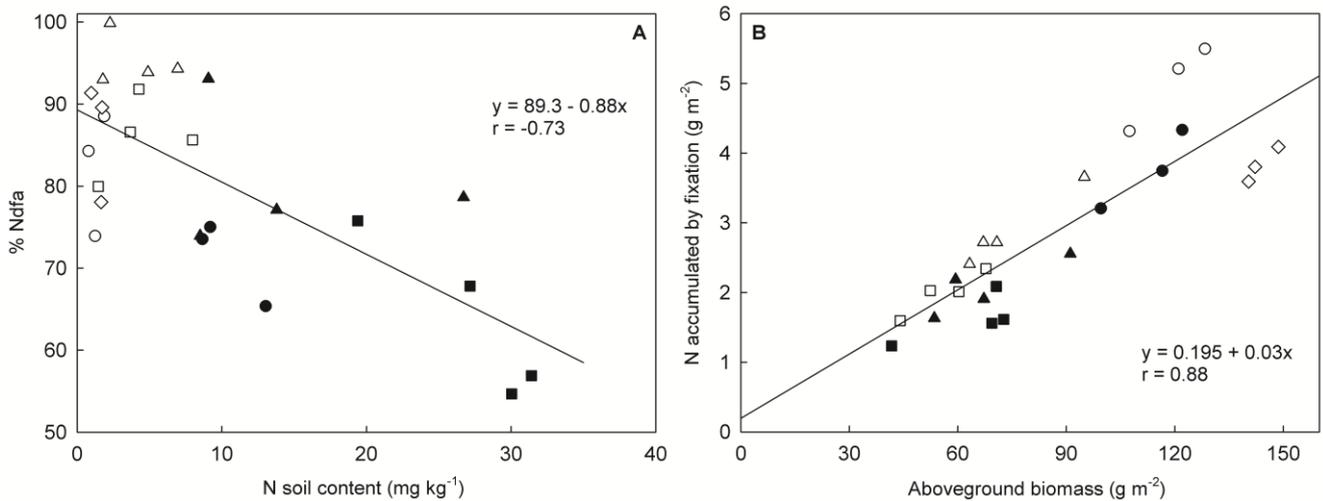


Figure 28 : Percentage of N derived from the air (%Ndfa) as a function of inorganic N soil content at the last sampling date (A) and N accumulated by N₂ fixation as a function of aboveground biomass at the last sampling date (B) for alfalfa and pea. Δ alfalfa sown at 0.3 cm, □ alfalfa sown at 3 cm, ○ small seeded pea cv. Champagne, ◇ large seeded pea cv. Standal. Open symbols denote the low level of N supply (N60). Closed symbols denote the high level of N supply (N180).

2.3. Discussion

2.3.1. Impact of early growth on aboveground biomass

The present study showed that differences in aboveground biomass at the end of early growth continued to have an effect until the end of the vegetative phase, especially on the proportion of each species in the total biomass. Sowing conditions such as sowing depth and seed size had a significant impact on the early growth of each component species and on subsequent competition between them.

Initial seed mass was a determining factor for early growth. Increase in seed mass of pea increased its biomass at the end of early growth and had continued to have an effect until the end of the experiment. A positive impact of seed mass on seedling mass was expected according to several studies (Black, 1956b; Gross, 1984; Tamet et al., 1996). However, the effect in intercrops was not referenced in the literature. The effect of seed mass was also highly observable when comparing pea with alfalfa. Indeed, at the beginning of the cycle, the biomass and proportion of pea was higher than that of alfalfa even if sowing density of alfalfa was higher. However, the high competitive ability of alfalfa at the end of the cycle increased its final proportion.

The longer duration of emergence of alfalfa decreased its ability to compete, not only due to the later emergence of alfalfa compared to durum wheat but also to the decrease in the growth rate from emergence of alfalfa when it was sown deeper. Some authors reported a negative impact of the duration of emergence on growth in several epigeal species including cabbage (*Brassica oleracea* L.) and carrot (Shanmuganathan et Benjamin, 1992; Tamet et al., 1996). The authors explained the negative impact of the duration of emergence by the decrease in cotyledon specific mass during heterotrophic growth. El Amrani et al. (1994a; 1994b) found in sugarbeet (*Beta vulgaris* L.) that a prolonged duration of emergence led to the use of the etioplasts as a source of carbon when reserves were exhausted causing a loss of greening capacity of the cotyledons at emergence.

N supply had no impact on aboveground biomass during early growth in any of the intercrops. That means that N nutrition was not limiting for early growth even in low N treatment (no added N). The high supply of N at sowing increased the competitiveness of durum wheat but only after early growth. This effect was observed earlier in the durum wheat-pea intercrop because of the higher biomass of durum wheat in this intercrop compared to the durum wheat-alfalfa intercrop. Thus, early growth influences the subsequent response of each species to N availability, as suggested by Bedoussac and Justes (2010) and Naudin et al. (2010).

Even if early growth had a significant impact on the two intercrops, complex interactions occurred throughout the cycle. Indeed, differences in phenology between durum wheat and the two legumes resulted in a higher competitive ability of the legumes at the end of the cycle while durum wheat largely dominated at the beginning of the crop cycle. This was

also observed by Naudin et al. (2010) in a winter pea-wheat intercrop. In addition, at the end of the cycle in our study, the small seeded pea cv. Champagne had many more branches than the large seeded pea cv. Standal, thereby increasing its competitiveness. Thus, canopy structure can have an additional major effect on light partitioning between component species which, in turn, can have an impact on the dynamics of the interactions (Sinoquet et Bonhomme, 1992). Root competition should also be taken into account as it affects the ability of each species to absorb water and nutrients (Tofinga et al., 1993). In a barley-winter pea intercrop, Corre-Hellou et al. (2007) found that under low N availability, the faster root growth of barley gave it access to more N during the vegetative phase. However, in the case of higher N supplies, the authors reported that the higher N requirements of barley compared to pea had a significant effect on its dominance in the sharing of soil N due to its faster growth at the beginning of the crop cycle.

In our experiment, competition appeared to begin before the plants started to overlap in the durum wheat-pea intercrop. At the first harvest, a two-fold higher biomass of durum wheat was expected in the durum wheat-pea intercrop compared to the durum wheat-alfalfa intercrop because of the different sowing densities. However, the biomass of durum wheat was lower than expected in the durum wheat-pea intercrop, meaning that competition could have already begun. Further investigations are needed to define the onset of competition between associated species more precisely.

2.3.2. *N accumulation and N₂ fixation*

N accumulation was highly correlated with aboveground biomass. The contribution of durum wheat to total N accumulation was higher in the durum wheat-alfalfa intercrop than in the durum wheat-pea intercrop. In the durum wheat-alfalfa intercrop, durum wheat was more competitive and accumulated as much N as in the durum wheat-pea intercrop even though the sowing density of durum wheat was lower in the durum wheat-alfalfa intercrop. In addition, N accumulation in durum wheat was stimulated by N supply in relation with the increase in aboveground biomass.

N₂ fixation at the end of growth also varied with the sowing conditions. First, the contribution of N₂ fixation to N accumulation (% Ndfa) was significantly lower with a high supply of N as also found for example by Voisin et al. (2002b) with pea as a sole crop. We demonstrated that %Ndfa of the legumes (pea and alfalfa) was correlated with depletion of soil N in intercrops. %Ndfa values are usually high in intercrops due to the competition of the non-legume species for soil N (Corre-Hellou *et al.*, 2006). N₂ fixation also depended on aboveground biomass. N₂ fixation by alfalfa was reduced when it was sown at a depth of 3 cm because of the decrease in aboveground biomass. This decrease in N₂ fixation could be due to the impact of the duration of emergence on the growth of alfalfa but also to the domination of durum wheat in the canopy, which had a negative impact on the quantity of radiation intercepted by the legume which reduced its photosynthetic capacity and its

ability to allocate carbon for nodule growth. In pea, Naudin et al. (2011) found that nodule growth was negatively affected by a carbon shortage caused by shade.

Further investigations on the establishment of N_2 fixation during the early stages of growth are needed. Sprent and Thomas (1984) reported that in epigeal legumes such as common bean (*Phaseolus vulgaris* L.), N absorbed by the seedling is first allocated to the shoot to increase its photosynthetic capacity rather than to the roots for nodule growth. In hypogeal legumes such as pea, Sprent and Thomas (1984) reported that seminal N and carbon are sufficient and partly allocated to the root and to nodules but less to the shoot than in epigeal legumes. Thus, epigeal legumes have a higher probability of suffering from N starvation than hypogeal legumes until N_2 fixation is established. These authors also suggest that in pea, N_2 fixation starts when seminal reserves are exhausted. Voisin et al. (2010) investigated the establishment of N_2 fixation in pea seedlings under hydroponic conditions. They found that nodule growth started as soon as cotyledon reserves were exhausted. They suggest that nodulation was repressed by a signal from the seed as long as seminal reserves were available and until the shoot developed enough. They also observed that nodule growth did not occur under a high N supply. We now need to deepen our knowledge of the consequences of using legume species with different onsets of N_2 fixation and contrasted responses to sowing conditions such as initial N availability and sowing depth to better understand their impacts on subsequent competition between species.

2.3.3. *The need to consider early growth in intercrops*

The importance of early growth in intercrops highlighted in this study underlines the need to take into account factors that have an impact on this initial phase. Factors such as seed mass, duration of emergence and mineral nutrition should be taken into consideration when mixing species together.

Species with contrasted seed mass or contrasted emergence (epigeal or hypogeal) could be mixed and could respond differently to sowing conditions i.e., duration of emergence and mineral nutrition. Duration of emergence can vary depending on the sowing depth but also on the structure of the seedbed, as shown in sugarbeet (Dürr et Aubertot, 2000). We need to know the effect of different durations of emergence on the early growth of species with contrasted seed and seedling characteristics. Although some authors reported a negative impact of the duration of emergence on the growth of small epigeal species (Shanmuganathan et Benjamin, 1992; Tamet et al., 1996) other studies on hypogeal species showed a negative effect of the partial removal of seminal reserves on subsequent growth in maize (*Zea mays* L.) and pea (Cooper et MacDonald, 1970; Hanley et al., 2004), which simulated the use of seminal reserves in the case of long emergence durations.

Mineral nutrition at sowing also needs to be taken into account. Mixed species can respond differently to nutrient availability. Dürr and Mary (1998) observed that sugarbeet absorbed

N as soon as germination occurred resulting in a marked increase in hypocotyl elongation during pre-emergence growth. They also observed in wheat that N absorption started later and had less impact on elongation of the first leaf after it broke the coleoptile. Other nutrients may also be involved. In maize, Nadeem et al. (2011) found that phosphorus is critical for seedling growth and concluded that it was mainly supplied by seminal reserves during the first stages of growth.

2. Analyse de sensibilité d’AZODYN-IC à des variations de la croissance précoce

2.1. Introduction

Les modèles de cultures sont des outils permettant d’explorer différents scénarios et d’obtenir des éléments d’analyse du fonctionnement des cultures (par exemple, Barbottin et al., 2006; Corre-Hellou et al., 2007; Shili-Touzi et al., 2010).

Dans notre travail, il s’agit via l’utilisation d’un modèle de cultures associées simulant le fonctionnement sur l’ensemble du cycle, de (i) tester l’impact de la prise en compte d’une phase de croissance précoce exponentielle avant le début de la compétition entre plantes et de voir l’influence de la durée de cette phase sur les sorties du modèle et (ii) de confirmer et quantifier les impacts de variations de la croissance précoce sur les performances finales des associations via une analyse de sensibilité.

A notre connaissance, aucun modèle de cultures associées ne simule la croissance précoce en intégrant les paramètres MS_0 et RGR étudiés précédemment. En outre, il reste également à définir à quel moment intervient la fin de la phase de croissance exponentielle. Le modèle SUCROS (Guérif et Duke, 1998), qui est un des rares modèles de culture (pure) à intégrer cette équation, maintient son utilisation jusqu’à un indice foliaire (LAI) de 0,75.

Nous avons étudié l’effet de l’insertion de l’équation de la croissance précoce dans le modèle AZODYN-IC (Malagoli, 2009) qui simule le fonctionnement d’une association blé tendre-pois. Cette intégration a été testée en donnant aussi différentes valeurs de LAI de fin de la phase précoce pour mesurer les effets de variations de la durée de cette phase sur les sorties du modèle. Les résultats obtenus au champ pour différentes conduites d’association ont été comparés à ceux simulés par AZODYN-IC une fois l’équation permettant de décrire les variations de croissance précoce intégrée.

Ensuite, une analyse de sensibilité du modèle à des variations des paramètres MS_0 et RGR a été effectuée pour quantifier plus largement les impacts de variations de la croissance précoce sur la croissance de chaque espèce et les performances de l’association.

L’analyse de sensibilité a été basée sur la méthode proposée par Monod et al. (2006) déjà utilisée et présentée au chapitre précédent (chapitre 1, partie 4, p. 81). Les analyses de sensibilité sur des modèles de cultures permettent d’identifier et de quantifier la sensibilité des sorties d’un modèle à des variations des valeurs des paramètres (Monod et al., 2006). Par exemple, Makowski et al. (2006) ont utilisé une méthode d’analyse de sensibilité globale pour évaluer la contribution de paramètres génétiques du blé à des variations du rendement et du taux de protéines des grains.

2.2. Description synthétique d’AZODYN-IC

AZODYN-IC est un modèle de fonctionnement de l’association blé tendre-pois d’hiver sur l’ensemble du cycle de culture avec un pas de temps journalier (Malagoli, 2009; Naudin, 2009). Il est issu des modèles AZODYN pour le blé (Jeuffroy et Recous, 1999) et AFISOL pour le pois (Munier-Jolain et al., 2010). AZODYN a été conçu pour simuler la déficience en azote (N) et ses conséquences sur le rendement et la teneur en protéines du blé tendre via la prise en compte de la disponibilité en N, des processus de croissance du blé et des prélèvements d’N. En outre, AZODYN a été évalué avec des données acquises au champ dans différentes expérimentations et pour différents génotypes, conditions climatiques et itinéraires techniques (David et al., 2004; Barbottin et al., 2006). AFISOL a un principe de fonctionnement proche d’AZODYN (Munier-Jolain et al., 2010). Il permet la prise en compte des deux voies d’acquisition de l’N par le pois : absorption d’N minéral du sol et fixation d’N₂ de l’air.

AZODYN-IC a été conçu à partir de la jonction des deux modèles cités ci-dessus. Pour les deux espèces, la croissance repose sur l’équation de Monteith qui prend en compte l’interception et la conversion du rayonnement intercepté en biomasse (Monteith et Moss, 1977).

La jonction des deux modèles se fait principalement au niveau du partage du rayonnement. Il est réalisé en fonction de la surface foliaire de chaque espèce pondérée par le coefficient d’extinction du rayonnement. L’interception du rayonnement est décrite par l’équation suivante :

$$I = 1 - e^{-(k_w \times LAI_w + k_p \times LAI_p)} \quad (17)$$

où I est le rayonnement intercepté k_w et k_p sont les coefficients d’extinction (sans unité) du blé et du pois, LAI_w et LAI_p sont les LAI (Lea Area Index; m² de feuille m⁻² de sol) du blé et du pois.

Le partage du rayonnement est exprimé comme suit :

$$P = \frac{k_w/p \times LAI_w/p}{k_w \times LAI_w + k_p \times LAI_p} \quad (18)$$

où P est la part du rayonnement pour le blé ou le pois, k_w/p est le coefficient d’extinction (sans unité) soit du blé soit du pois et LAI_w/p est le LAI (m² de feuille m⁻² de sol) soit du blé soit du pois.

Le LAI de chacune des espèces est dépendant de la quantité d’N critique. L’indice de nutrition azotée (INN) tel que défini par Lemaire et al. (2007) réduit la surface foliaire quand il est inférieur à 1. En association, la teneur en N critique pour chaque espèce est

déterminée en prenant en compte à la fois la biomasse de blé et celle de pois :

$$\%Nc = a \times (DM_w + DM_p)^{-b} \quad (19)$$

où $\%Nc$ est le pourcentage d’N critique contenu dans le blé ou le pois, DM_w et DM_p sont les biomasses de blé et de pois (kg ha^{-1}), a et b sont les paramètres de la courbe de dilution du blé ou du pois.

Le modèle ne prend pas en compte la répartition horizontale et verticale de la surface foliaire dans le couvert.

La compétition pour l’acquisition de l’N est également prise en compte. AZODYN-IC simule la vitesse de l’extension du système racinaire des deux espèces. La profondeur d’enracinement de chaque espèce conditionne l’offre disponible. Le partage de l’N du sol se fait en fonction de la demande en N de chaque espèce et l’accès à l’offre. La disponibilité en N est alimentée par les reliquats, la minéralisation de la matière organique et l’apport d’N via des engrais de synthèse.

La fixation de N_2 par le pois est également prise en compte. La fixation de N_2 potentielle est déterminée par le stade de développement et la vitesse de croissance aérienne. Le $\%Ndfa$ (Nitrogen derived from the air) est limité par la disponibilité en N minéral et un déficit hydrique dans la profondeur de présence des nodosités (Voisin et al., 2002a; Corre-Hellou et al., 2006).

La figure 29 présente le fonctionnement global d’AZODYN-IC avec l’acquisition des ressources par les deux espèces, les effets de compétition et des conditions pédoclimatiques.

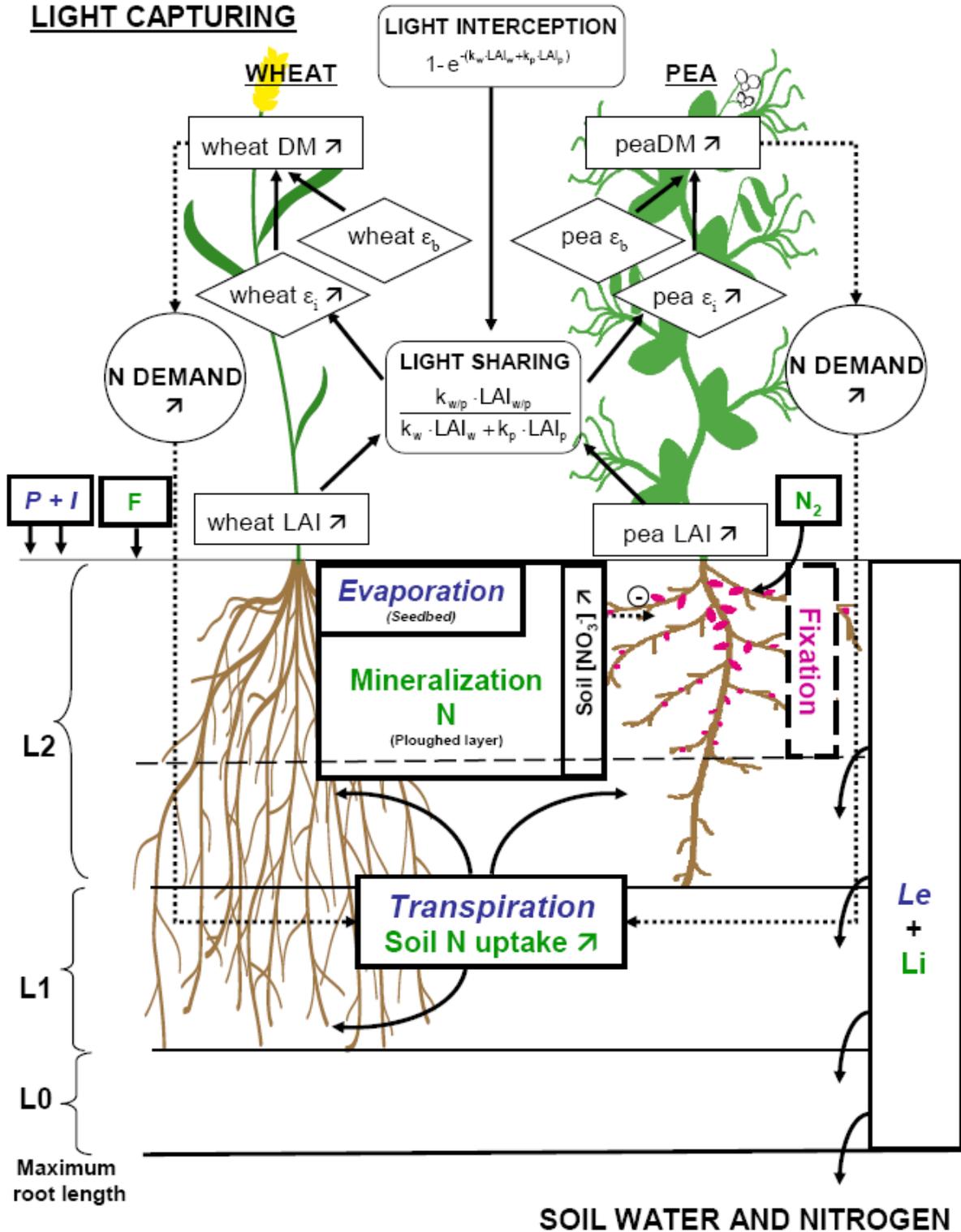


Figure 29 : Schéma du fonctionnement d'AZODYN-IC. DM : matière sèche ($kg\ ha^{-1}$), LAI ; Leaf Area Index ($m^2\ feuille\ m^{-2}\ sol$), k_w : coefficient d'extinction du blé, k_p : coefficient d'extinction du pois, ϵ_i : efficacité d'interception de la lumière, ϵ_b : efficacité biologique ou de conversion du rayonnement en matière sèche, L0, L1, L2 : strates du sol, Le : lessivage, Li : lixiviation de N, P : précipitations (mm), I : irrigation (mm), F : apport d'N minéral ($kg\ N\ ha^{-1}$), (d'après Naudin, 2009).

2.3. Matériels et Méthodes

2.3.1. Intégration de la croissance précoce

La croissance précoce a été intégrée dans le modèle sous la forme suivante et telle que décrite précédemment:

$$MS_{TT} = MS_0 \times \exp^{(RGR \times TT)} \quad (20)$$

où TT est le temps thermique depuis la levée ($^{\circ}\text{Cj}$), MS_{TT} : la matière sèche aérienne à l’instant TT (mg plante^{-1}), MS_0 : la matière sèche aérienne à la levée et RGR : le taux de croissance relatif de la partie aérienne ($\text{mg mg}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{Cj}^{-1}$).

2.3.2. Acquisition de données au champ

Trois expérimentations au champ réparties sur deux années ont été réalisées près d’Angers, France (47.5°Nord , 0.6°Ouest) sur la période Novembre - Juillet. Le sol était de type argileux (51% d’argile et 26% de limons) avec 2,4% de teneur en matière organique. La teneur en N minéral en sortie d’hiver était de 75 kg ha^{-1} en 2009-10 et 60 kg ha^{-1} en 2010-11. Aucune fertilisation n’a été effectuée. Les pailles du précédent ont été enfouies avant le semis. Deux traitements ont été mis en place faisant varier la proportion au semis de pois et de blé. Ainsi, dans la modalité P50B50, pois et blé ont été semés à 50% de leur densité en culture pure soit 40 grains m^{-2} pour le pois et $125 \text{ grains m}^{-2}$ pour le blé (Tableau 23). Les variétés pois cv. Lucy et blé cv. Cézanne ont été utilisées.

Tableau 23 : Traitements expérimentaux au champ. P: pois, B: blé. P50B50 : chaque espèce semée à 50% de sa densité en culture pure.

Année	Traitement	Densité pois (grains m^{-2})	Densité blé (grains m^{-2})
2009-10	P50B50	40	125
	P30B70	24	175
2010-11	P50B50	40	125

Des placettes de $0,8 \text{ m}^2$ pour chaque prélèvement ont été utilisées avec 4 répétitions réparties sur 4 blocs. La date de levée a été déterminée par des observations régulières. La croissance précoce a été suivie, en se basant sur les stades BBCH (Lancashire et al., 1991), par 3 à 4 prélèvements de la partie aérienne de la levée (BBCH 09), jusqu’au stade début tallage du blé (BBCH 21) et 5 feuilles du pois (BBCH 15). Le reste du cycle a été suivi avec 3 prélèvements du couvert aux stades suivants : épis 1 cm du blé (BBCH 30),

floraison du blé (BBCH 65) et à la récolte (BBCH 89). Les données météorologiques ont été acquises quotidiennement via une station CR10X (Campbell Scientific, Logan, Etats-Unis). Ainsi, la pluviométrie et la température moyenne sur l’ensemble du cycle étaient de 558 mm et 9,5 °C en 2009-10 et de 389 mm et 10,0 °C en 2010-11.

Les valeurs de MS_0 et du RGR pour le pois et le blé ont été obtenues pour chaque essai en ajustant l’équation (20) de la croissance précoce aux prélèvements de biomasse. La méthode d’ajustement non linéaire *nls* sous R 2.15.0 (R Development Core Team, 2012) a été utilisée.

2.3.3. Evaluation de l’intégration de la croissance précoce

Les simulations ont d’abord été effectuées avec la version du modèle non modifiée (sans l’équation 20). Cette version démarre directement avec l’équation de Monteith sans phase précoce exponentielle. Le coefficient de conversion du rayonnement pour la biomasse aérienne est plus faible pendant une première partie du cycle, allant jusqu’au stade épi 1 cm pour le blé et floraison pour le pois, du fait que les assimilats sont considérés comme allant de façon plus importante vers le système racinaire avant ces stades.

Ensuite, les simulations ont été réalisées avec la version du modèle comportant l’Equation (20) de la croissance précoce. Pour chaque essai, les valeurs de MS_0 et RGR ajustées au champ ont été imposées au modèle. La fin de l’utilisation de l’équation (20) par le modèle a été testée pour différentes valeurs de LAI total allant de 0,2 à 1.

Les sorties du modèle qui ont été analysées sont le rendement en grain et l’évolution de la biomasse sèche du couvert au cours du temps. Pour chaque essai et année climatique, les données observées au champ au cours du cycle ont été confrontées à celles simulées par AZODYN-IC.

Les RMSDP (Root Mean Square Deviation of the Predictions) ont été calculés comme suit à partir des 3 prélèvements de biomasse effectués après la phase de croissance précoce:

$$RMSDP = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (Y_{obs} - Y_{sim})^2}{n}} \quad (21)$$

où Y_{obs} sont les valeurs observées, Y_{sim} les valeurs simulées et n le nombre de mesures.

2.3.4. Analyse de sensibilité

L’analyse de sensibilité a été réalisée sur l’association pour laquelle la comparaison des résultats observés et simulés a donné les meilleurs résultats : ce sont les valeurs des paramètres MS_0 et RGR de cette situation qui ont été retenus et autour desquelles une gamme de variation a été créée.

Une méthode systématique a d’abord été réalisée pour prendre en compte la sensibilité

totale des sorties du modèle analysées puis une approche « one factor at a time » a également été effectuée.

La méthode systématique utilisée est identique à celle décrite à la page 81 de ce travail (Monod et al., 2006). Dans le cas des simulations réalisées avec AZODYN-IC, trois niveaux de variation des valeurs des quatre paramètres $MS_{0\text{blé}}$, $MS_{0\text{pois}}$, $RGR_{\text{blé}}$ et RGR_{pois} ont été retenus aboutissant à $3^4 = 81$ scénarii. Les valeurs des paramètres ont été variées dans des gammes vraisemblables par rapport aux valeurs observées durant les différentes expérimentations. Un script a été réalisé sous R (R Development Core Team, 2012) pour effectuer les calculs d’indices de sensibilité.

Une approche “one factor at a time” a été réalisée en faisant varier à tour de rôle les paramètres de la croissance précoce selon une gamme de $\pm 40\%$ autour de la valeur mesurée au champ. Les impacts sur la biomasse, le rendement et le LER (Land Equivalent Ratio, Willey, 1979) ont été étudiés. Les LER ont été calculé comme suit:

$$LER_B = \frac{Y_{Bic}}{Y_{Bsc}} \text{ et } LER_P = \frac{Y_{Pic}}{Y_{Psc}} \quad (22)$$

$$LER_{total} = LER_B + LER_P \quad (23)$$

où LER_B et LER_P sont les LER partiels en blé et pois. Y_{Bic} and Y_{Pic} sont les rendements en grains ($q \text{ ha}^{-1}$) du blé et du pois en situation de cultures associées (ic) et Y_{Bsc} et Y_{Psc} sont les rendements en grains en situation de culture pure (sc). Chaque scénario a donc été simulé en culture pure dans les mêmes conditions d’itinéraire technique que la culture associée.

2.4. Résultats

2.4.1. Evaluation de l’intégration de la croissance précoce et choix d’une situation pour l’analyse de sensibilité

Les données acquises au champ ont permis d’obtenir les valeurs de MS_0 et RGR pour chaque essai et chaque espèce (Tableau 24).

Tableau 24 : Valeurs de MS_0 et RGR obtenues au champ. Entre parenthèses: écart-type.

Année	Traitement	MS_0 (mg plante^{-1})		RGR ($\text{mg mg}^{-1} \text{ } ^\circ\text{Cj}^{-1}$)		R^2	
		pois	blé	pois	blé	pois	blé
2009-10	P50B50 (n=16)			0,0115	0,0080	0,95	0,97
	P30B70 (n=16)	15,6 (1,9)	5,9 (0,6)	(0,0003)	(0,0007)		
2010-11	P50B50 (n=12)			0,0094 (0,0004)	0,0062 (0,0001)	0,99	0,99

L’ancienne version du modèle (sans l’équation de la croissance précoce) a sous-estimé la production finale pour le blé dans le cas de l’essai P50B50 2009-10 (Figure 30) et de l’essai P50B50 2010-11, et surestimé cette biomasse en fin de cycle pour l’essai P30B70 2009-10. Les simulations avec l’ancienne version ont eu tendance à plutôt surestimer la production finale du pois, surtout dans le cas de l’essai P50B50 2010-11. Cela peut être dû aux conditions plus sèches qui ont pénalisé la croissance du pois et dont l’impact a été mal pris en compte par le modèle.

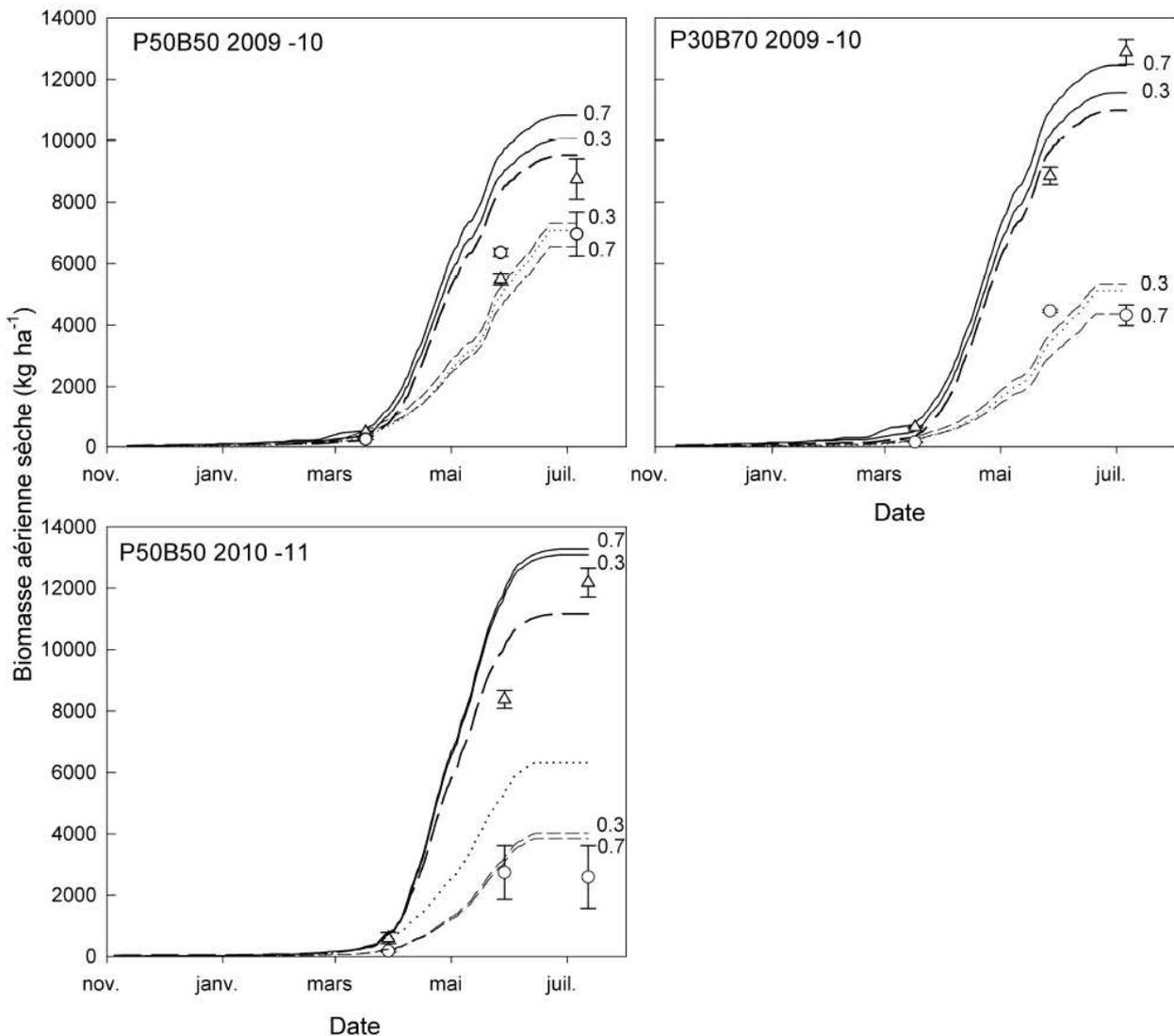


Figure 30 : Evolution de la biomasse aérienne sèche. Données observées du pois (O) et du blé (Δ). Données simulées par le modèle sans intégration de la croissance précoce pour le pois (.....) et le blé (---) et avec intégration de la croissance précoce pour un LAI total de fin d'utilisation de l'équation de la croissance précoce de 0,3 et 0,7 pour le pois (---) et le blé (—). Les barres verticales représentent l'écart-type des valeurs observées.

L’intégration de la croissance précoce jusqu’à différentes valeurs de LAI total (0,3 et 0,7 présentées, Figure 30) tend globalement à augmenter la production du blé, et à diminuer celle du pois. Cela a permis une meilleure approximation des valeurs observées dans le cas de l’essai P30B70 2009-10 et de l’essai P50B50 2010-11 malgré une surestimation modérée. Il y a toujours cependant une surestimation de la biomasse finale du blé pour l’essai P50B50 2009-10.

Les valeurs de RMSDP sur l’ensemble des 3 prélèvements de biomasse aérienne permettent d’évaluer la performance des différentes simulations (Figure 31).

On retrouve que les prévisions sont améliorées pour le pois et globalement pour la production totale dans deux des trois essais, et cela en intégrant la prise en compte de l’équation de la croissance précoce jusqu’à un LAI inférieur à 0,7-0,8.

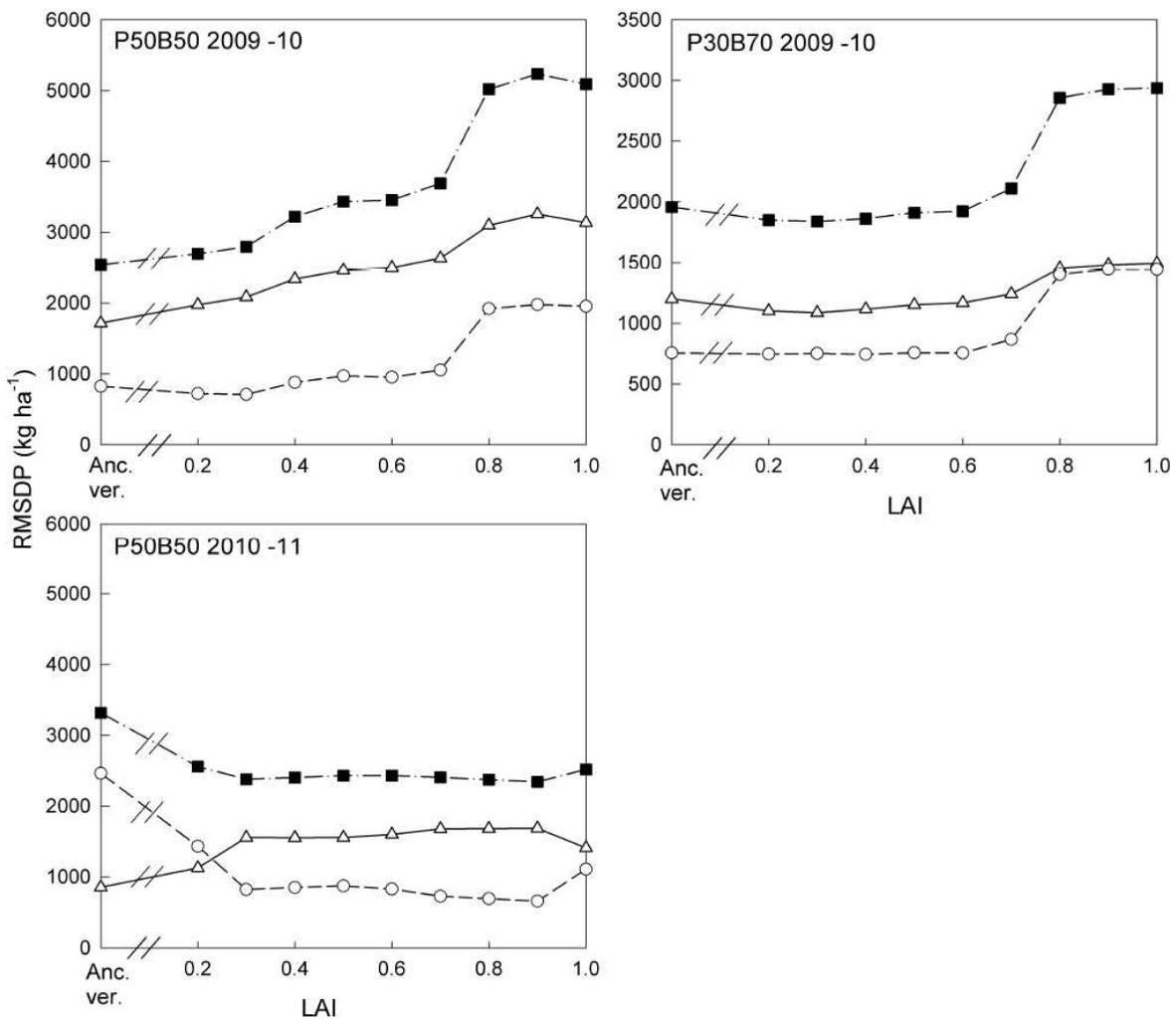


Figure 31 : Valeurs des RMSDP sur l’ensemble des 3 prélèvements de biomasse effectués après la croissance précoce en fonction du LAI total déterminant la fin de la croissance précoce. Pois (○), blé (△) et total (■). Anc. ver. : ancienne version du modèle ne prenant pas en compte l’équation de la croissance précoce.

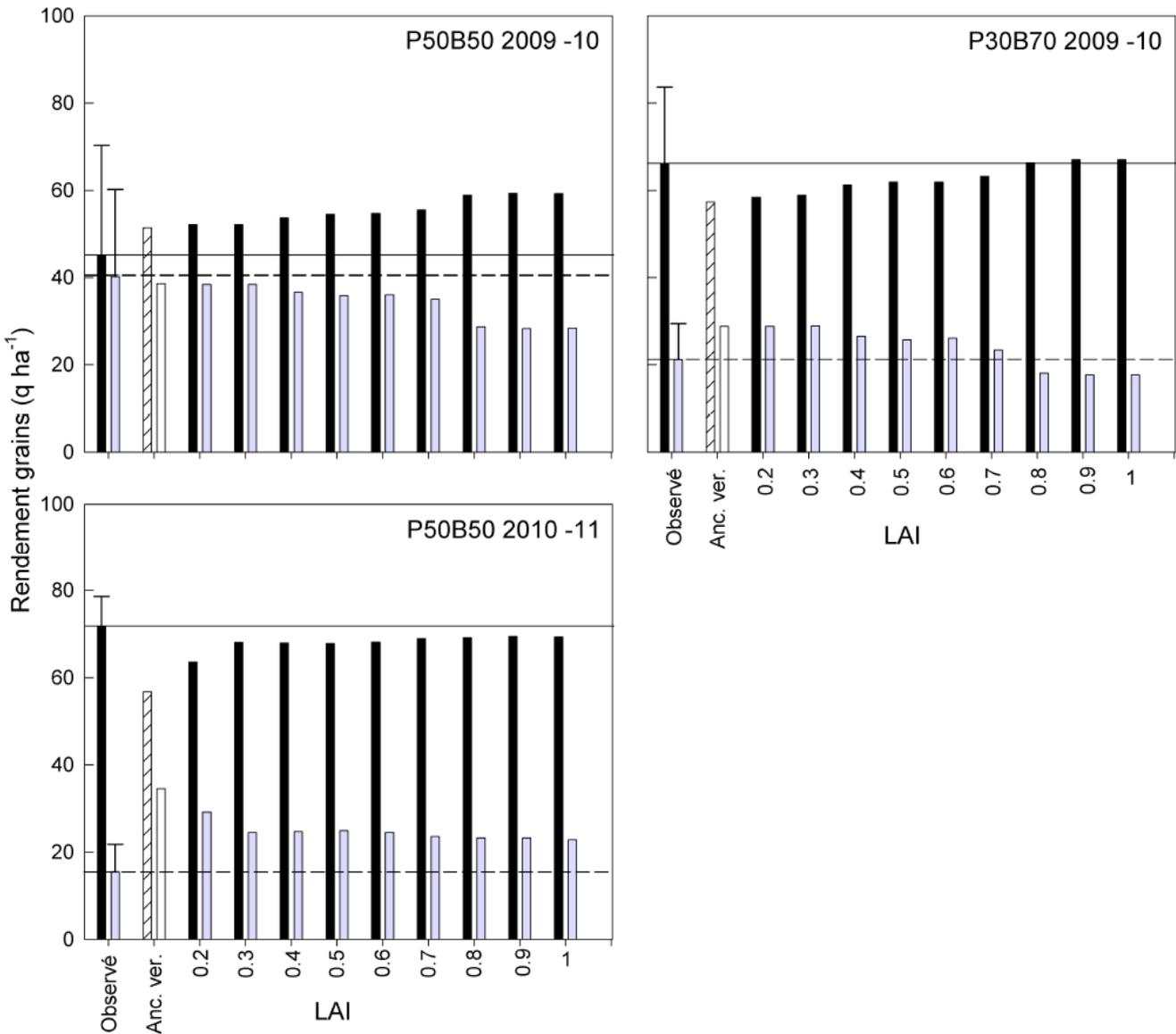


Figure 32 : Rendements en grains observés et simulés en fonction du LAI total en fin de phase précoce. Pois (□) et blé (■). Anc. ver. : ancienne version du modèle sans prise en compte de l'équation de la croissance précoce pour le blé (▨) et le pois (□). Les barres verticales représentent l'écart-type des rendements observés.

On peut également regarder les résultats de simulations des rendements en grains (Figure 32). D'une manière générale, on observe que par rapport à l'ancienne version du modèle, et jusqu'à un LAI compris entre 0,4 et 1, l'intégration de l'équation de la croissance précoce améliore la simulation en établissant une meilleure prévision des rendements relatifs en grain des deux espèces

Pour l'essai P50B50 2009-10, l'ancienne version du modèle a légèrement surestimé le rendement en blé et bien simulé le rendement en pois. L'intégration de la croissance précoce jusqu'à un LAI de 0,3 simule mieux l'écart entre les rendements des deux espèces. Au-delà d'un LAI de 0,8 les valeurs simulées se sont plus fortement éloignées des rendements observés avec une surestimation pour le blé et une sous-estimation pour le pois.

Pour l'essai P30B70 2009-10, l'ancienne version du modèle a sous-estimé le rendement en blé et surestimé celui en pois. L'intégration de la phase précoce a permis l'amélioration des prédictions de rendement en grains notamment à partir d'un LAI de 0,4.

Enfin, pour l'essai P50B50 2010-11, l'ancienne version du modèle a largement sous-estimé le rendement en blé et surestimé celui en pois. L'intégration de la croissance précoce a permis l'amélioration des prédictions de rendements mais toujours avec une sous-estimation du rendement en blé et une surestimation de celui en pois. Les meilleures prévisions ont été obtenues pour un au-delà de LAI de 0,3.

Ainsi, sur l'ensemble des simulations et des sorties évaluées, l'intégration de l'équation de la croissance précoce a permis une amélioration des prévisions notamment en termes de rendements en grains relatifs pour les deux espèces. Le modèle initial intégrait déjà une prise en charge d'une première phase du fonctionnement des plantes différent. L'intérêt de l'intégration de la croissance précoce par le biais de l'équation (20) est de permettre de faire varier les valeurs des deux paramètres caractérisant cette étape, variant selon les espèces, et pour lesquels nous avons établi un modèle de prévision des valeurs. Par ailleurs, les meilleurs résultats ont été obtenus en donnant pour fin de phase précoce des valeurs de LAI comprises de 0,4 à 0,7 ce qui est différent des stades auxquels le modèle dans sa version actuelle change les valeurs d'efficacité de conversion du rayonnement

Nous avons poursuivi l'évaluation de l'impact de cette étape précoce sur la production des deux cultures associées en faisant varier les valeurs données aux paramètres MS_0 et RGR. Pour cela, il a été choisi de faire varier les valeurs de MS_0 et RGR autour de celles retenues pour le paramétrage de l'essai P30B70 2009-10, qui donnaient un bon ajustement aux données observées, avec un LAI de fin de croissance précoce à 0,5.

2.4.2. Analyse de sensibilité

Les trois niveaux des paramètres utilisés pour l'analyse de sensibilité systématique correspondent à 0% et $\pm 20\%$ des valeurs mesurées au champ sur l'année 2009-10 (Tableau 25).

Tableau 25 : Gammes de variation des paramètres de la croissance précoce utilisées pour l’analyse de sensibilité.

		Méthode systématique	Méthode “one factor at a time”
MS ₀ (mg)	Blé	4,7 / 5,9 / 7,1	-
	Pois	12,5 / 15,6 / 18,7	-
RGR (mg mg °Cj ⁻¹)	Blé	0,0064 / 0,0080 / 0,0096	de 0,0048 à 0,0112
	Pois	0,0092 / 0,0115 / 0,0138	de 0,0069 à 0,0161

Les indices de sensibilité obtenus (Figure 33) indiquent une sensibilité élevée et de fortes interactions entre les paramètres de la croissance précoce sur les sorties du modèle analysées. En effet, les indices de sensibilité principale sont faibles comparés aux indices de sensibilité totale qui sont toujours supérieurs à 0,6.

La biomasse aérienne du pois en fin de phase végétative (remplissage des grains) est la plus sensible au RGR du pois avec un indice de sensibilité totale de 0,96. La biomasse du pois est légèrement moins sensible au RGR du blé et aux variations de la biomasse à la levée (MS₀ du pois et du blé) des deux espèces. La biomasse de blé est moins sensible à la croissance précoce que celle de pois avec tout de même une prédominance du RGR du blé (0,82) et du pois (0,78). La biomasse de blé est également assez sensible à MS₀ du blé et du pois avec des indices principaux de 0,60 et 0,61. Comme pour les deux autres sorties du modèle, la biomasse aérienne totale est la plus sensible au RGR du pois (0,90) et du blé (0,84). Néanmoins, les sensibilités à MS₀ du blé et du pois (0,71 et 0,72 respectivement) sont non négligeables.

Les indices de sensibilité des rendements en grains (Figure 33) montrent les mêmes tendances que pour les biomasses aériennes. Le RGR du pois a les indices de sensibilité les plus forts suivi par le RGR du blé. Les effets des MS₀ sont tout de même significatifs. Sur les trois sorties de rendement en grains étudiées, celui en blé est le moins sensible aux variations des paramètres de la croissance précoce même s’il affiche une sensibilité élevée.

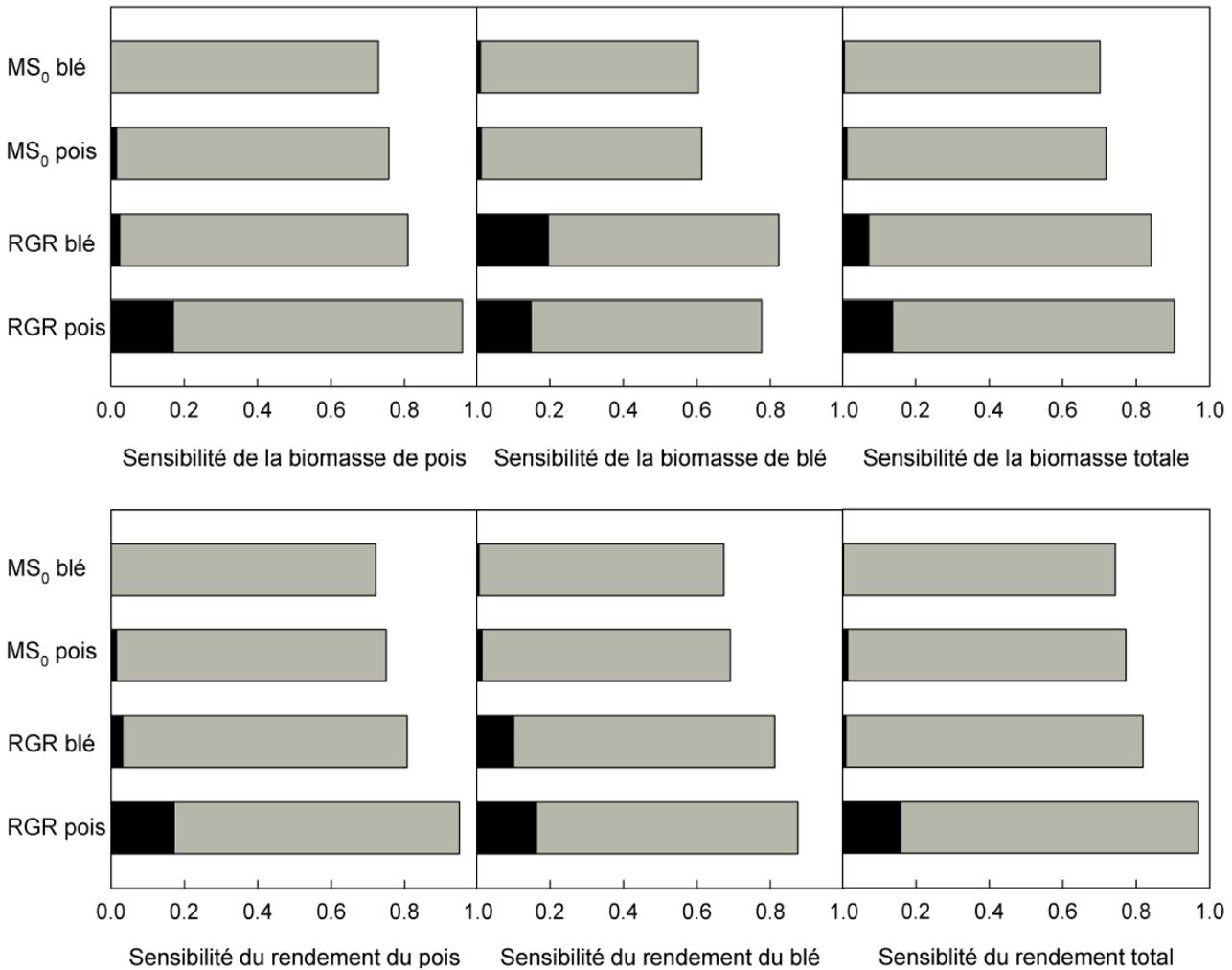


Figure 33 : Indice de sensibilité de la biomasse en fin de phase végétative (kg ha^{-1}) et du rendement en grains (q ha^{-1}) aux deux paramètres de la croissance précoce, MS_0 (masse aérienne à la levée) et RGR (taux de croissance relatif). Indice de sensibilité principale (■) et totale, i. e. avec prise en compte des interactions (▒).

La méthode « one factor at-a-time » n’a été réalisée que sur les RGR du blé et du pois du fait de leurs indices de sensibilités élevés, MS_0 du blé et du pois restant fixées à leur valeur initiale.

La proportion de pois dans la biomasse totale en fin de phase végétative est fortement dépendante du RGR des deux espèces avec une amplitude allant de 10 à 52% (Figure 34). Une diminution du RGR du pois ou une augmentation du RGR du blé diminue la proportion de pois dans le couvert. Néanmoins, pour des faibles valeurs du RGR du pois, les variations du RGR du blé ont peu d’impact.

L'évolution de la biomasse totale en fin de phase végétative montre une augmentation lorsque le RGR des deux espèces augmente avec une amplitude allant de 14 450 à 18 260 kg ha⁻¹ de matière sèche. La biomasse totale augmente fortement en réponse à l'augmentation du RGR d'autant plus lorsque le RGR de l'autre espèce est faible montrant ainsi l'interaction entre les deux paramètres. En outre, pour des valeurs de RGR du blé élevées, la biomasse totale atteint un plateau sauf si le RGR du pois augmente.

Les valeurs de rendement total en grains varient de 78 à 92 q ha⁻¹. Elles montrent la prédominance de l'influence du RGR du pois sur celui du blé. En effet, l'augmentation du RGR du pois aboutit à une augmentation du rendement en grains alors que le RGR du blé n'a d'impact que pour de faibles valeurs de RGR du pois. Néanmoins, il semble qu'un plateau soit atteint, voir une baisse du rendement lorsque le RGR des deux espèces est très élevé.

Les valeurs de LERs total et partiels montrent une sensibilité aux variations du RGR du blé et du pois ce qui est à mettre en relation avec la sensibilité du rendement en grains (Figure 35). Lorsque le RGR du blé augmente, le LER partiel du pois diminue fortement de 0,41 à 0,15 et celui du blé augmente de 0,63 à 0,83. En outre, l'augmentation du LER du blé ne compense pas la diminution du LER du pois aboutissant à une baisse du LER total de 1,04 à 0,97.

Les changements de valeurs du RGR du pois aboutissent à de plus fortes variations des LERs. L'augmentation du RGR du pois fait varier le LER partiel du blé de 0,92 à 0,67 et celui du pois de 0,09 à 0,45. De plus, cela aboutit à une augmentation du LER total de l'association avec une amplitude allant de 1,01 à 1,12.

Ainsi, le LER total le plus élevé est obtenu pour un RGR du pois élevé.

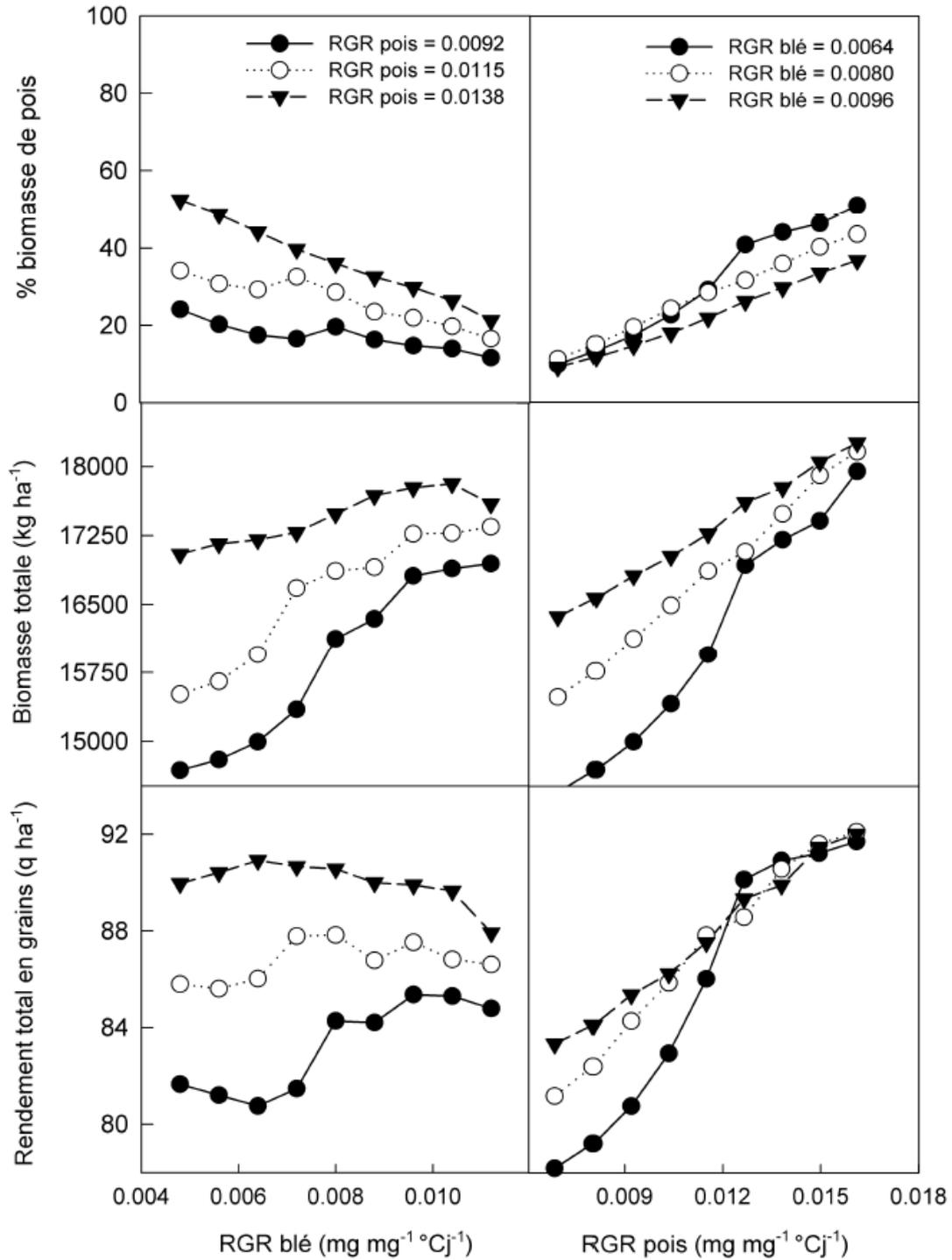


Figure 34 : Sensibilité de la proportion de pois en fin de phase végétative (dans la biomasse totale), de la biomasse totale en fin de phase végétative et du rendement total en grains à des variations du RGR du pois et du blé. $MS_{0blé}$ fixé à 5,9 mg et MS_{0pois} à 15,6 mg.

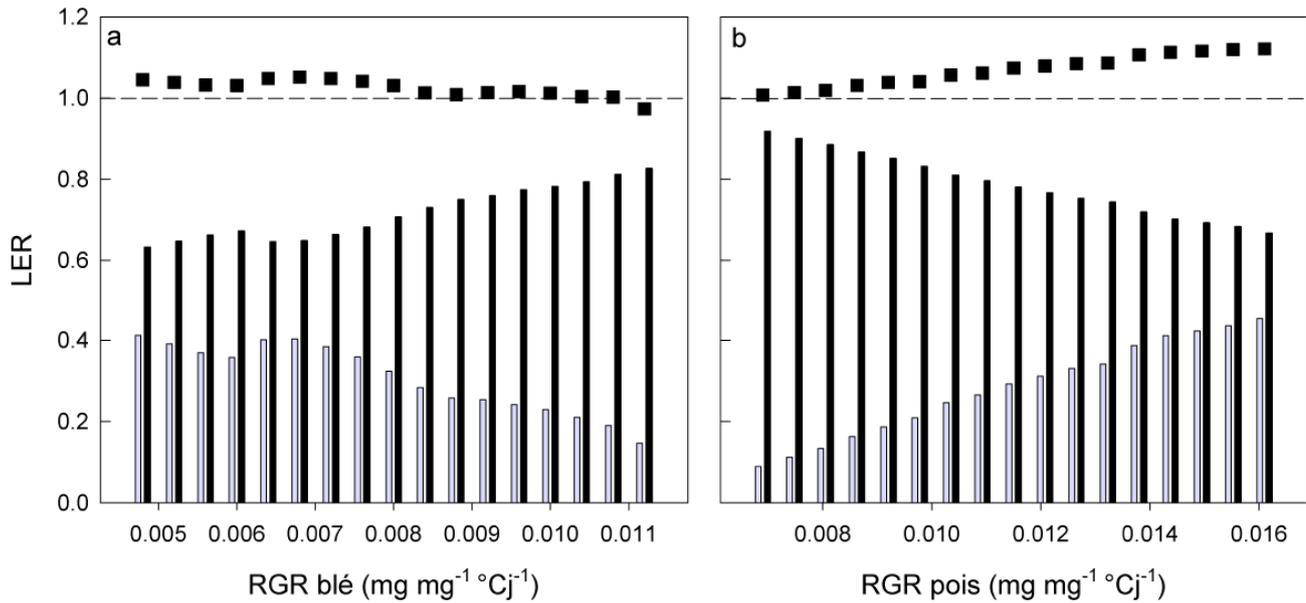


Figure 35 : Sensibilité aux variations de RGR des LERs totaux (■) et partiels des rendements en grains ($q \text{ ha}^{-1}$) du blé (■) et du pois (□). a : variation du RGR du blé, avec $MS_{0\text{blé}}$, $MS_{0\text{pois}}$ et RGR_{pois} fixés à 5,9 mg ; 15,6 mg et 0,0115 $\text{mg mg}^{-1} \text{ °Cj}^{-1}$. b : variation du RGR du pois, avec $MS_{0\text{blé}}$, $MS_{0\text{pois}}$ et $RGR_{\text{blé}}$ fixés à 5,9 mg ; 15,6 mg et 0,0080 $\text{mg mg}^{-1} \text{ °Cj}^{-1}$.

2.5. Discussion

2.5.1. Intégration de la croissance précoce

Les résultats d'intégration de l'équation de la croissance précoce montrent l'intérêt de la prise en compte de cette phase dans les modèles de cultures associées. Le modèle initial intégrait déjà une prise en charge de la première partie du cycle mais seulement via une efficacité de conversion du rayonnement en matière sèche plus faible. L'intérêt de l'intégration de la croissance précoce par le biais de l'équation (20), outre l'amélioration signalée dans plusieurs situations, est de permettre de faire varier les valeurs de deux paramètres caractérisant cette étape, variant selon les espèces, et pour lesquels nous avons établi un modèle de prévision (chapitre 1, partie 2).

La phase exponentielle de croissance se termine lorsque la compétition entre plantes se met en place mais cette date de fin de croissance précoce est difficile à caractériser. Dans notre cas, les meilleurs résultats ont été obtenus pour un LAI de fin de phase précoce situé entre 0,4 et 0,8. Ainsi, la compétition se mettrait en place entre ces deux valeurs de LAI. Un modèle de fonctionnement en culture pure, SUCROS, intègre déjà l'équation de la croissance précoce. Dans ce modèle, la croissance précoce dure jusqu'à un LAI de 0,75 (Guérif et Duke, 1998) ce qui concorde avec nos résultats.

Néanmoins, le LAI optimal de fin de phase précoce a pu dépendre fortement de la valeur du RGR. Cette valeur est notamment dépendante de la durée sur laquelle est ajustée

l'équation (20) de la croissance précoce. De plus, le LAI optimal peut également être dépendant de l'architecture des plantes associées, du type d'arrangement spatial et de la conduite du semis (Tofinga et al., 1993; Andersen et al., 2007).

2.5.2. *Analyse de sensibilité*

L'analyse de sensibilité systématique a mis en lumière l'influence de la masse à la levée et du RGR des deux espèces et des interactions entre ces paramètres sur les performances de l'association. Ainsi, la croissance précoce est bien une phase déterminante du cycle d'une association comme cela avait été suggéré par quelques études sur les associations céréale-légumineuse (Bellostas et al., 2003; Andersen et al., 2007). Elle influence non seulement la proportion des deux espèces pendant le cycle mais aussi la production de biomasse et de grains.

Cette analyse a notamment mis en évidence l'importance du RGR dans ce type d'association pois d'hiver-blé tendre et plus particulièrement du RGR du pois sur les sorties analysées. Ainsi, si l'augmentation du RGR des deux espèces permet une augmentation du rendement total, le RGR du pois a un fort impact sur le LER total. Plus le pois est compétitif à l'issue de la phase précoce plus le LER est élevé. Ainsi, si la biomasse de pois devient trop faible cela diminue la complémentarité entre les deux espèces aboutissant à un LER plus faible. Cela confirme à nouveau l'intérêt des associations céréales-légumineuses dans les systèmes à bas niveaux d'intrants azotés, des situations qui permettent de réduire l'écart de compétitivité de la légumineuse par rapport à la céréale et favoriser leur complémentarité pour l'utilisation de l'azote (Bedoussac et Justes, 2010; Naudin et al., 2010).

Cette analyse de sensibilité souligne également les fortes interactions qui surviennent entre les deux espèces ; l'augmentation de la compétitivité d'une espèce via l'augmentation de MS_0 ou du RGR a des impacts sur l'ensemble du cycle aussi bien sur cette même espèce que sur l'espèce qui lui est associée.

2.5.3. *Conclusion*

Au vu des résultats obtenus, il apparaît important de prendre en compte les variations de croissance précoce dans les systèmes des cultures associées. L'intégration d'une modélisation de cette phase dans un modèle de cultures associées permet une prise en compte des variations de croissance précoce et ouvre la possibilité d'améliorer la prévision des performances des cultures associées via des simulations.

Dans le cas étudié, l'association était pois d'hiver-blé tendre. Les parties précédentes ont montré que, sur d'autres associations, les proportions entre espèces pouvaient également être fortement influencées par les différences initiales des masses de semences ainsi que par les profondeurs de semis des deux espèces.

**Discussion générale
et
perspectives**

Discussion générale et perspectives

1. Synthèse et discussion générale des résultats de thèse

1.1. Réponses aux hypothèses de travail

Les expérimentations et les travaux réalisés dans le cadre de cette thèse ont permis de répondre aux hypothèses de travail émises. Les résultats obtenus recourent et complètent ceux listés à partir de l'étude bibliographique. Ils permettent d'établir les éléments génériques inter-spécifiques qui nous ont permis de construire le modèle de la croissance précoce.

Les essais réalisés ont permis de confirmer l'impact positif de la masse de la semence sur MS_0 . En outre, ils ont permis d'établir une relation inter-spécifique pour une gamme d'espèces ayant des morphologies de plantule variées et de montrer la différence entre les espèces à levée hypogée et celles à levée épigée.

La durée de levée a bien eu un impact négatif sur MS_0 des espèces à levée épigée en lien avec la vidange des cotylédons. De plus, les travaux réalisés ont permis de montrer que la durée de levée n'avait pas d'impact sur MS_0 des monocotylédones et un impact positif sur les dicotylédones à levée hypogée comme le pois du fait du développement de la plantule pendant la phase pré-levée.

L'étude de l'effet de la nutrition minérale sur MS_0 a mis en évidence un impact positif chez la minette, espèce à levée épigée. Néanmoins, l'origine de cet effet reste difficile à élucider et doit être probablement en lien avec une modification de l'utilisation des réserves des cotylédons lorsque le niveau de nutrition minérale est élevé. Chez les espèces à levée hypogée (monocotylédone ou dicotylédone), la nutrition minérale n'a eu aucun effet sur MS_0 .

La nutrition minérale a en revanche fortement stimulé le RGR pour toutes les espèces étudiées. Les expérimentations sur la phase pré-levée ont mis en évidence que l'absorption d'éléments minéraux et notamment d'azote (N) pouvait commencer plus ou moins tôt. Cependant, que cette absorption commence avant ou après la levée, cela a abouti au même résultat : une augmentation nette du RGR. Cet impact n'était pas bien documenté dans la littérature et est à rapprocher de nombreux essais de fertilisation localisée à proximité de la semence et des premières racines montrant un effet stimulant sur le début de croissance des plantes (Duval, 1997; Legrand et Vanstallen, 2000).

La durée de levée a eu un effet sur le RGR aussi bien pour les espèces à levée hypogée que pour celles à levée épigée. Les travaux réalisés ont permis de montrer un effet stimulant de

la durée de levée jusqu'à un certain seuil d'utilisation des réserves séminales, qui une fois dépassé, aboutit à un effet dépréciatif de la durée de levée sur le RGR. Cet effet seuil a pu être mis en évidence pour les espèces à levée hypogée. Cependant, cet effet doit être encore étudié chez les espèces à levée épigée pour lesquelles une gamme plus importante de valeurs de masse spécifique des cotylédons doit être prise en compte.

Les expérimentations réalisées en serre sur les associations blé dur-luzerne et blé dur-pois ainsi que l'analyse de sensibilité effectuée sur AZODYN-IC ont permis de conforter l'hypothèse d'un impact important des premières étapes de la croissance sur la suite du cycle et la production des associations. En effet, les expérimentations en serre ont montré que des écarts de croissance précoce pouvaient se maintenir dans la suite du cycle avec un impact sur la biomasse, la proportion de chaque espèce et l'N accumulé par absorption ou fixation symbiotique. Bellostas et al. (2003) avaient mis en évidence une forte compétitivité de l'orge par rapport au pois dès deux semaines après la levée. Nos résultats sur blé dur indiquent qu'en effet la céréale est compétitive dès le début du cycle mais cette compétitivité a diminué vers la fin du cycle en raison d'une phénologie différente entre la céréale et la légumineuse. Andersen et al. (2007) avaient quant à eux conclu que la plus forte compétitivité de l'orge par rapport au pois était due à sa plus grande biomasse initiale. Nos résultats indiquent que ce n'est pas à l'échelle de la plante individuelle que la céréale a une plus forte masse initiale mais bien à l'échelle du peuplement en lien avec la densité de semis et une croissance en début de cycle plus rapide que le pois.

L'analyse de sensibilité a montré quant à elle un effet significatif des variations de la croissance précoce sur la biomasse aérienne et le rendement en grains des espèces associées.

1.2. Le modèle de la croissance précoce

La figure 36 présente un schéma du modèle de la croissance précoce en lien avec la phase pré-levée (hétérotrophe) et les conséquences à la récolte. Ce schéma vient en particulier compléter les éléments de modélisation proposés par le modèle SIMPLE (Dürr et al., 2001). Dans ce modèle différents aspects étaient déjà pris en compte, y compris relatifs au début de croissance après levée. Nos travaux sont venus compléter et renforcer certains formalismes. Ainsi, la vitesse d'allongement de la plantule et la distance qu'elle a à parcourir (profondeur de semis, obstacles à la levée) conditionnent la durée de levée (TT_{em}). De plus, la nutrition minérale peut avoir un effet positif sur la vitesse d'allongement comme cela avait été montré sur betterave (Dürr et Mary, 1998). Cependant, comme l'ont montré les essais sur la croissance pré-levée, l'effet de la nutrition minérale ne serait significatif que dans le cas de distances à parcourir longues.

La masse de la semence a un effet positif direct sur MS_0 quelle que soit l'espèce. Si plusieurs travaux avaient bien mis en évidence cet effet (Black, 1956b; Gross, 1984; Tamet

et al., 1996) aucune relation inter-spécifique n'avait, à notre connaissance, été établie entre MS_0 et la masse de la semence. Cet effet est en interaction avec la durée de levée sauf pour les monocotylédones. Le développement de la plantule chez les dicotylédones hypogées, e. g. pois, aboutit à un effet positif de la durée de la levée sur MS_0 tandis que la vidange des cotylédons chez les espèces à levée épigée aboutit à un effet négatif. Si les effets de la durée de levée sur MS_0 avaient été mis en évidence dans la bibliographie pour les espèces à levée épigée (Black, 1956b; Shanmuganathan et Benjamin, 1992; Dürr et Boiffin, 1995; Tamet et al., 1996), les résultats sont nouveaux pour les espèces à levée hypogée. En outre, la nutrition minérale pendant la phase pré-levée a un effet positif sur MS_0 pour les espèces à levée épigée.

La phase hétérotrophe est une phase d'utilisation des réserves séminales qui détermine donc la masse spécifique des cotylédons à la levée (CSM_{em} , pour les épigées) et la quantité de réserves séminales restantes à la levée (Rsr_{em} , pour les hypogées). Ces deux paramètres ont un effet positif sur le RGR jusqu'à une valeur seuil, mais elle reste à déterminer pour les espèces à levée épigée. De plus, nos résultats ont montré que la nutrition minérale stimule le RGR.

Le modèle de la croissance précoce proposé permet une quantification de l'impact des conditions de semis pour différentes associations d'espèces. Etant basé sur les traits d'espèces, le modèle a pour but d'être générique et donc adaptable à différentes espèces. Il faudrait le tester et évaluer sa capacité à prévoir la croissance précoce sur une plus large gamme d'espèces. Cependant le travail présenté permet d'ors et déjà de souligner l'intérêt de disposer d'un tel outil pour envisager *a priori*, dans différentes conditions climatiques, les effets des différentes associations et conditions de semis sur l'évolution du couvert associé.

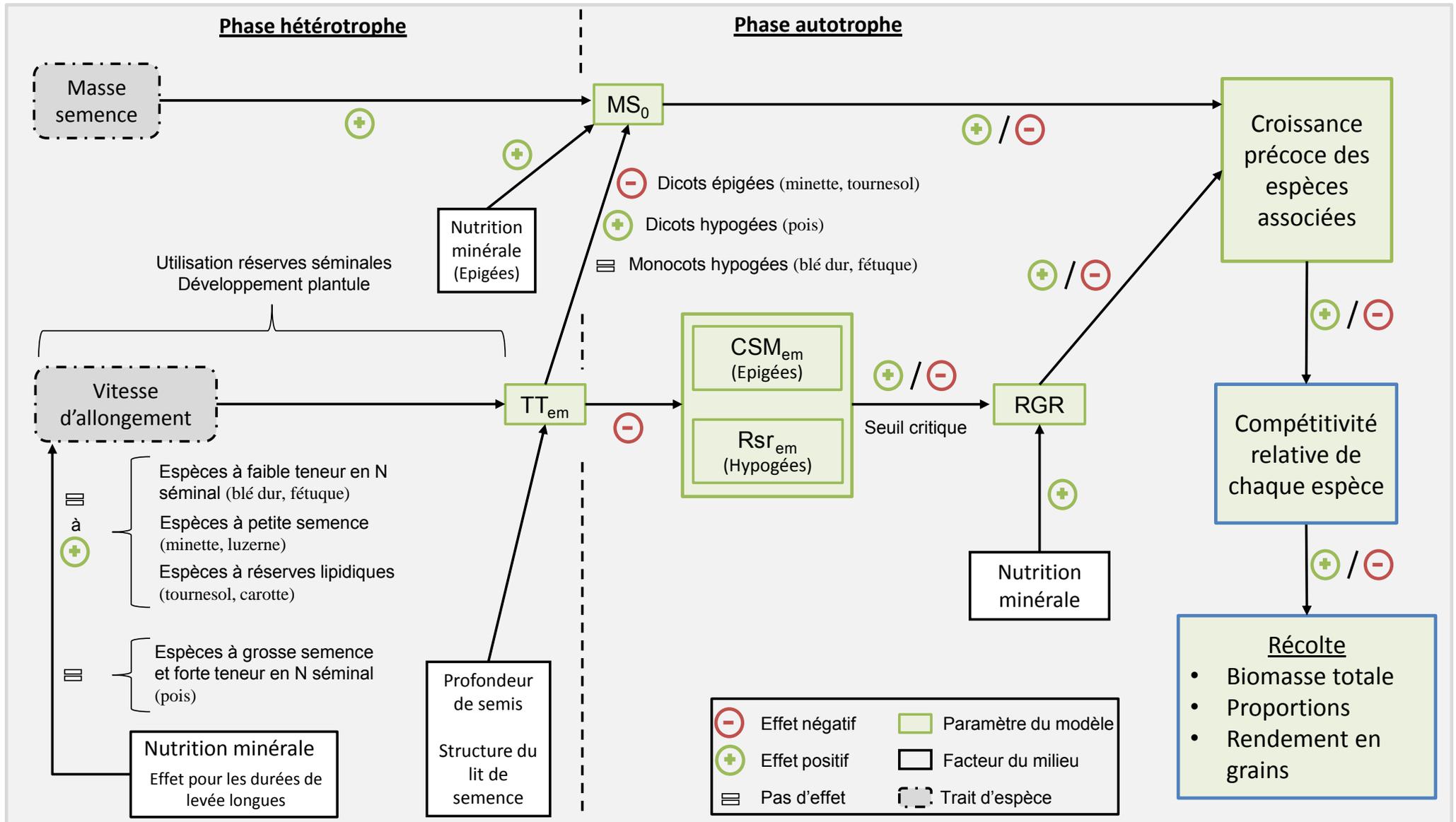


Figure 36 : Schéma de synthèse du modèle de la croissance précoce en lien avec la phase pré-levée (hétérotrophe) et les conséquences à la récolte. TT_{em} , temps thermique pour lever ($^{\circ}Cj$ depuis 50% de germination); CSM_{em} , masse spécifique des cotylédons à la levée ($mg\ mm^{-2}$); Rsr_{em} , quantité de réserves séminales restantes à la levée (% de réserves initiales); MS_0 , matière sèche aérienne à la levée (mg); RGR , taux de croissance relatif ($mg\ mg^{-1}\ ^{\circ}Cj^{-1}$).

2. Conséquences pour le raisonnement des cultures associées

2.1. Des conséquences de la croissance précoce sur la conduite du semis...

La diversité des cultures associées peut être très importante selon les pratiques et les objectifs de production (Malezieux et al., 2009 ; Tableau 2, p. 6). Dans le cas des associations de cultures annuelles, les caractéristiques des semences et des plantules peuvent être très contrastées: pois-orge (Hauggaard-Nielsen et al., 2006), maïs-colza (Carruthers et al., 2000), fétuque-luzerne (Barillot et al., 2011). En outre, les conditions de semis peuvent également être très variables : reliquats en éléments minéraux, structure du lit de semence (Dürr et Aubertot, 2000), profondeur de semis. Les variations constatées de croissance précoce selon les espèces et les conditions initiales de croissance permettent d'apporter des éléments pour la conduite du semis dans les associations de cultures et mettent également en évidence la nécessité de prendre en compte cette phase.

La figure 37 illustre les effets de la conduite du semis sur la croissance précoce en fonction d'objectifs de récolte des différentes cultures associées en ne prenant en compte que les facteurs liés aux variations de MS_0 et du RGR mis en évidence dans ce travail. Le premier scénario présente une association où les deux espèces sont récoltées avec des proportions équivalentes et où l'espèce 1 (épigée) est nettement moins compétitive que l'espèce 2 (hypogée). En partant de conditions de semis conventionnelles pour les deux espèces (et à densité de semis constante), il s'agit de faire varier MS_0 et le RGR pour atteindre les objectifs de récolte. Pour augmenter la compétitivité de l'espèce 1, une variété à grosse semence est choisie. L'itinéraire technique étant composé de 2 passages de semoirs, la compétitivité de l'espèce 2 est réduite en diminuant MS_0 avec une variété à petite semence et en retardant la levée. Le RGR est aussi diminué avec une profondeur de semis plus importante par rapport à une profondeur habituelle. La structure fine du lit de semence doit tout de même permettre une bonne levée de l'espèce 2. Les reliquats élevés vont favoriser la croissance précoce des deux espèces.

Dans le deuxième scénario, l'espèce 1 (hypogée) est un peu moins compétitive que l'espèce 2 (épigée) mais une plus forte proportion de l'espèce 1 est attendue à la récolte. L'itinéraire technique ne comporte qu'un seul passage de semoir. L'espèce 1, à grosse semence, est donc semée à une profondeur moyenne pour augmenter le RGR tandis qu'une variété avec une masse de semence assez élevée est choisie pour augmenter MS_0 . La compétitivité de l'espèce 2 est réduite. MS_0 est diminué en choisissant une variété à petite semence et une profondeur de semis élevée pour augmenter la durée de levée et donc la vidange des cotylédons. Le RGR est également diminué avec la durée de levée longue. La structure fine du lit de semence doit permettre une bonne levée des deux espèces. A noter que la profondeur de semis moyenne pour l'espèce 1 correspond à une profondeur de semis élevée pour l'espèce 2 qui a une petite semence.

Scénario	Objectifs de production Choix espèces Récolte	Conditions de semis Reliquats Structure lit de semence	Itinéraire technique Choix variétaux Nombre de passages semis	Durée de levée	Croissance précoce	Compétition
1	Espèce 1 Récoltée (50%) Epigée Petite semence Peu compétitive	- Reliquats élevés - Structure fine	- 2 passages de semoir	TT _{em} =	MS ₀ ↑ RGR =	Compétitivité ↑
	Espèce 2 Récoltée (50%) Monocot hypogée Petite semence Très compétitive		- Variété à petite semence - Profondeur de semis moyenne à élevée			
2	Espèce 1 Récoltée (70%) Monocot hypogée Grosse semence Compétitive	- Reliquats élevés - Structure fine	- 1 passage de semoir	TT _{em} ↑	MS ₀ ↑ RGR ↑	Compétitivité ↑
	Espèce 2 Récoltée (30%) Epigée Petite semence Très compétitive		- Variété de moyenne à grosse semence - Profondeur de semis moyenne			

Figure 37 : Scénarios de conduite de semis dans les associations de culture en lien avec les paramètres de la croissance précoce. TT_{em}, durée de levée (°Cj depuis 50% de germination); MS₀, matière sèche aérienne à la levée (mg); RGR, taux de croissance relatif (mg mg⁻¹ °Cj⁻¹). =, équivalent; ↑, augmentation; ↓, diminution par rapport à une pratique de semis conventionnelle.

Le meilleur compromis pour la conduite du semis doit donc être trouvé en fonction des profondeurs de semis optimales de chaque espèce, du nombre de passages de semoir, de la structure du lit de semence, de la compétitivité des espèces associées et des objectifs de récolte. Par exemple, dans le cas d'un lit de semence avec une structure grossière, une espèce à petite semence n'aura pas besoin d'être semée trop profondément pour augmenter sa durée de levée.

2.2. ...à la nécessité de prendre en compte d'autres facteurs

Même si les expérimentations réalisées ont mis en évidence que des écarts de croissance précoce pouvaient se retrouver jusqu'à la fin du cycle, d'autres facteurs sont à prendre en compte pour déterminer plus finement la compétitivité des espèces associées.

Ainsi, le modèle de la croissance précoce a mis en évidence que la nutrition minérale augmentait le RGR de toutes les espèces. Cependant, il convient de relativiser cet effet au regard de chaque élément minéral et des quantités disponibles. En effet, Hauggaard-Nielsen et Jensen (2001) ont mis en évidence qu'un apport élevé d'N minéral au semis (50 kg ha⁻¹) favorisait à la fin du cycle le rendement en orge au détriment de celui du pois. Cependant, ils avaient également apporté 30 kg ha⁻¹ de P et 50 kg ha⁻¹ de K. Ainsi, si ces apports ont pu favoriser la croissance précoce des deux espèces, l'orge a été finalement favorisée à la fin du cycle. Des apports d'N plus tard dans le cycle peuvent également avoir un effet significatif sur la compétitivité de la céréale au détriment de celle de la légumineuse (Naudin et al., 2010) mais également un effet sur la fixation symbiotique (Naudin et al., 2011).

Pour bien maîtriser la compétition entre les espèces associées, il est également nécessaire de prendre en compte la compétition pour la lumière via l'architecture aérienne des espèces et géotypes cultivés. En effet, la hauteur et la surface foliaire des espèces associées déterminent le partage de la lumière entre elles (Sinoquet et al., 2000). L'architecture des parties aériennes peut être très variable selon les espèces et les géotypes (Tofinga et al., 1993; Barillot et al., 2011) mais aussi selon la quantité et la qualité de la lumière qui peuvent jouer sur l'élongation des entre-nœuds et les ramifications (Stuefer et Huber, 1998; Kahlen et Stützel, 2011). Un facteur tel que la densité de semis peut également jouer sur la mise en place de la compétition et avoir un effet sur le partage et la qualité de la lumière au sein de la canopée.

La compétition racinaire est également un élément à prendre en compte via son impact sur le partage des ressources du sol (éléments minéraux et eau) notamment dans le cas de faibles disponibilités. Ainsi, Tofinga et al. (1993) ont trouvé que la compétition racinaire entre le pois et le blé augmentait significativement la part d'N du pois provenant de la fixation symbiotique indiquant ainsi que la compétition pour l'N minéral était déterminante. Mais ils n'ont pas étudié les effets de la compétition pour l'eau. Dans leur travail sur l'association pois-orge, Corre-Hellou et al. (2007) ont trouvé que l'orge avait un

système racinaire avec une croissance plus rapide et plus profonde que le pois mais que cela lui donnait un avantage compétitif pour l'acquisition d'N seulement dans le cas de faibles disponibilités. Ce serait en fait la plus forte demande en N de l'orge par rapport au pois qui serait à l'origine de sa plus grande compétitivité pour l'absorption d'N.

3. Perspectives de recherche

3.1. De plus amples recherches sur la croissance précoce nécessaire

3.1.1. La prise en compte des traits d'espèces

Le modèle de la croissance précoce montre l'intérêt de se baser sur les traits d'espèces pour la modélisation en agronomie. Pour évaluer sa généralité, il serait utile de le tester avec d'autres espèces et génotypes, sachant que la gamme étudiée a permis de balayer une gamme de possible, choisie de telle manière que les autres espèces doivent pouvoir y être remplacées.

Les traits masse de semence et type de levée se sont avérés indispensables pour l'étude de la croissance précoce. Il faudrait approfondir l'effet du type des réserves séminales et mieux évaluer si cela a un impact sur la croissance différentielle des espèces en début de cycle. Un complément d'étude sur la croissance précoce d'espèces à levée épigée mais ayant des cotylédons avec une faible activité photosynthétique, e. g. haricot (*Phaseolus vulgaris* L.), soja (*Glycine max* L.), pourrait aussi être intéressant. En outre, l'étude d'un plus grand nombre d'espèces permettrait également de définir quels sont les traits qui déterminent la valeur spécifique du RGR chez les plantes cultivées. Par exemple, plusieurs études ont établi une corrélation négative entre le RGR et le SLA (Specific Leaf Area) chez des espèces sauvages provenant de différents écosystèmes (Reich et al., 1997; Ryser et Wahl, 2001; Poorter et Garnier, 2007). Néanmoins, un nombre important d'espèces est nécessaire pour établir une telle corrélation.

Enfin, il faudrait étudier la mise en place de la fixation symbiotique chez les légumineuses en lien avec des traits comme le type de levée (Sprent et Thomas, 1984), la masse de la semence ainsi que la teneur en N séminal en interaction avec les conditions de semis, i. e. la durée de levée et la nutrition minérale.

3.1.2. La prise en compte des conditions de semis

En plus des traits, des recherches supplémentaires sur l'impact des conditions physico-chimiques du lit de semence sont nécessaires, comme par exemple, l'effet de la nutrition minérale. Pour l'élaboration du modèle de la croissance précoce, la nutrition minérale a été prise en compte avec seulement deux niveaux et en faisant varier tous les éléments à la

fois. Pour mieux prendre en compte cet impact, il est nécessaire de regarder l'effet de chaque élément minéral sur la croissance précoce notamment en étant capable d'établir des courbes de réponse à des quantités en différents éléments minéraux en lien avec les teneurs des réserves séminales.

Il serait également utile d'étudier les effets de la nutrition hydrique sur la croissance précoce. En effet, les stress hydriques peuvent aboutir à une réduction de la croissance via leurs effets sur la turgescence des cellules, le métabolisme et la nutrition minérale (Shangguan et al., 2000; Munns, 2002) avec différentes réponses selon les espèces.

Le pH peut avoir un impact sur la disponibilité en certains éléments minéraux comme le phosphore, le cuivre et le zinc (Smith, 1994; George et al., 2002; Hinsinger et al., 2011) ou sur la fixation symbiotique (Vargas et Graham, 1988).

La rencontre de différents obstacles (mottes, croûtes de surface) peut aussi altérer la croissance précoce, soit en retardant la levée (cet effet est alors pris en compte dans le modèle proposé), mais aussi en altérant directement MS_0 et RGR (Dürr et al., 1992; Dürr et al., 2001). Ces effets ne sont pas actuellement évalués et pris en compte dans la prévision des valeurs des deux paramètres étudiés.

Les phénomènes d'allélopathie (Rizvi et Rizvi, 1992) sont également à prendre en considération dans certains cas. Cependant, peu de données sont disponibles sur ces phénomènes dans les associations de cultures même si c'est un sujet qui mériterait d'être sérieusement étudié.

3.2. Des liens à faire avec des modèles de simulation de la levée et des cultures associées

Même s'il reste des améliorations à apporter au modèle de la croissance précoce, il serait intéressant, à terme, de le relier avec d'autres modèles notamment des modèles de levée et des modèles de simulation du fonctionnement des cultures associées.

SIMPLE est un modèle de simulation de la levée qui permet de prendre en compte les effets des conditions de semis, des conditions climatiques et des caractéristiques biologiques de chaque espèce sur la vitesse de germination et sur le taux et la vitesse de levée (Dürr et al., 2001). Le lien avec le modèle de la croissance précoce permettrait de bien estimer la durée de levée pour ensuite l'injecter dans le modèle (Figure 38). SIMPLE ne prend pas en compte l'effet de la nutrition minérale sur la vitesse de la levée et les résultats obtenus permettraient d'améliorer ce modèle sur ce point.

En outre, le modèle de la croissance précoce pourrait également être intégré dans des modèles de fonctionnement des cultures associées (Figure 38) comme STICS (Corre-Hellou et al., 2009) ou AZODYN-IC (Malagoli, 2009; Naudin, 2009). Cela permettrait de prendre en compte les effets de la variation de la croissance précoce sur la suite du cycle.

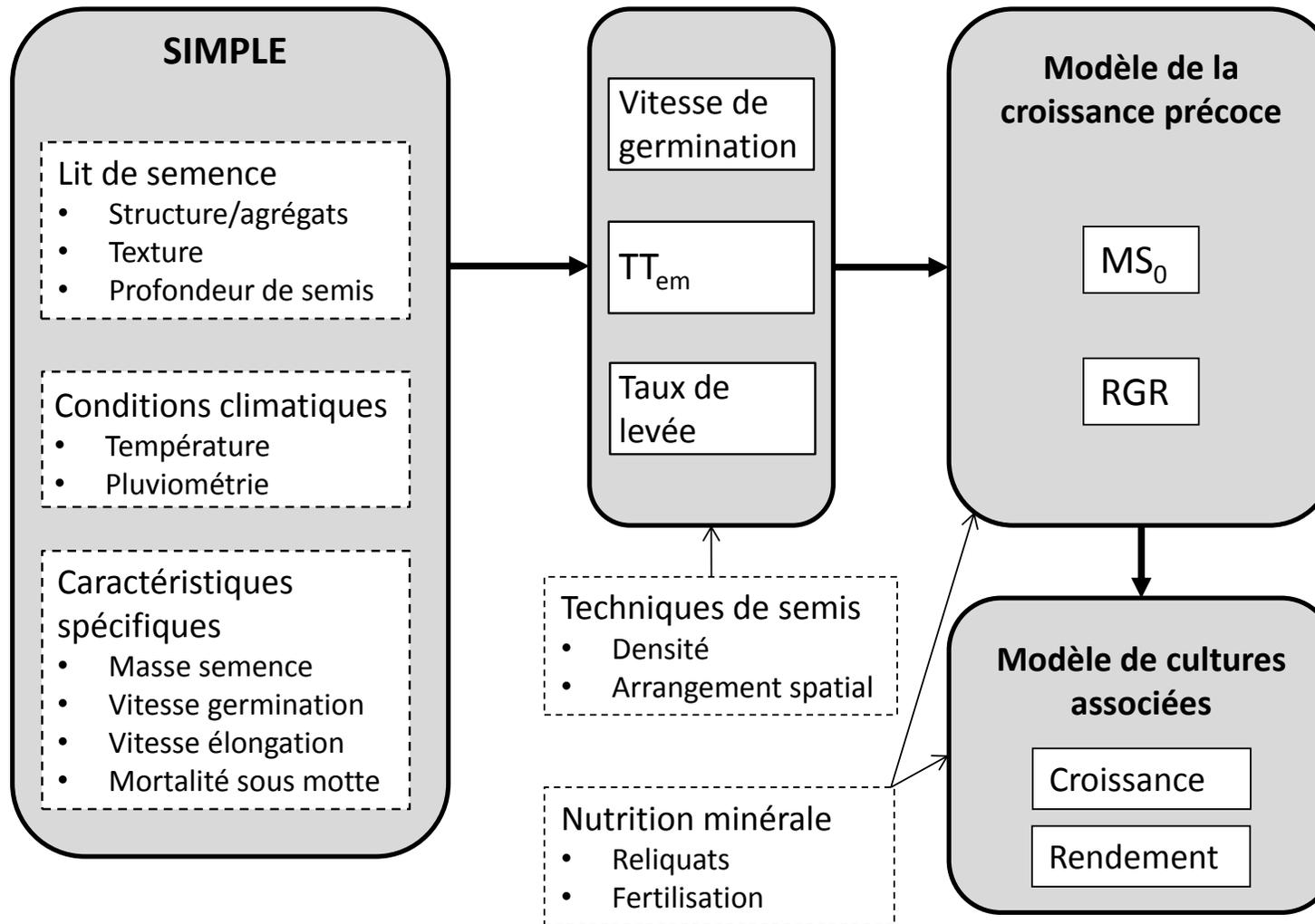


Figure 38 : Intégration possible du modèle de la croissance précoce avec des modèles de simulation de la levée (SIMPLE; Dürr et al., 2001) et de simulation des cultures associées. TT_{em} : durée de levée ($^{\circ}Cj$ depuis 50% de germination). MS_0 : masse aérienne sèche à la levée (mg), RGR: taux de croissance relatif ($mg\ mg^{-1}\ ^{\circ}Cj^{-1}$).

Références bibliographiques

Références bibliographiques

- Abirached-Darmency, M., Abdel-gawwad, M.R., Conejero, G., Verdeil, J.L., Thompson, R., 2005.** In situ expression of two storage protein genes in relation to histo-differentiation at mid-embryogenesis in *Medicago truncatula* and *Pisum sativum* seeds. *J. Exp. Bot.* 56, 2019-2028.
- Abrol, Y.P., Sawhney, S.K., Naik, M.S., 1983.** Light and dark assimilation of nitrate in plants. *Plant, Cell and Environment* 6, 595-599.
- Addae, P.C., Pearson, C.J., 1992a.** Thermal requirements for germination and seedling growth of wheat. *Australian Journal of Agricultural Research* 43, 585-594.
- Addae, P.C., Pearson, C.J., 1992b.** Variability in seedling elongation of wheat, and some factors associated with it. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 32, 377-382.
- Afa, 2012.** Agriculture et Ecologie, tensions, synergies et enjeux pour l'agronomie, Agronomie, Environnement et Société, Association française d'agronomie (Afa) ed.
- Allen Jr, L., Sinclair, T., Lemon, E., 1976.** Radiation and microclimate relationships in multiple cropping systems. *American Society of Agronomy*, pp. 171-200.
- Altieri, M.A., 1983.** Agroecology: the scientific basis of alternative agriculture. *Agroecology: the scientific basis of alternative agriculture*.
- Altieri, M.A., 1999.** The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74, 19-31.
- Amarger, N., Mariotti, A., Mariotti, F., Durr, J., Bourguignon, C., Lagacherie, B., 1979.** Estimate of symbiotically fixed nitrogen in field grown soybeans using variations in ^{15}N Natural abundance. *Plant and Soil* 52, 269-280.
- Andersen, M.K., Hauggaard-Nielsen, H., Ambus, P., Jensen, E.S., 2005.** Biomass production, symbiotic nitrogen fixation and inorganic N use in dual and tri-component annual intercrops. *Plant and Soil* 266, 273-287.
- Andersen, M.K., Hauggaard-Nielsen, H., Weiner, J., Jensen, E.S., 2007.** Competitive dynamics in two- and three-component intercrops. *Journal of Applied Ecology* 44, 545-551.
- Aparicio, N., Villegas, D., Araus, J.L., Blanco, R., Royo, C., 2002.** Seedling development and biomass as affected by seed size and morphology in durum wheat. *The Journal of Agricultural Science* 139, 143-150.
- Aslam, M., Huffaker, R.C., 1982.** In vivo nitrate reduction in roots and shoots of barley (*Hordeum vulgare* L.) seedlings in light and darkness. *Plant Physiology* 70, 1009.
- Ball, D.A., Shaffer, M.J., 1993.** Simulating resource competition in multispecies

- agricultural plant communities. *Weed Research* 33, 299-310.
- Barbottin, A., Le Bail, M., Jeuffroy, M., 2006.** The Azodyn crop model as a decision support tool for choosing cultivars. *Agronomy for Sustainable Development* 26, 107-115.
- Barillot, R., Louarn, G., Escobar-Gutiérrez, A.J., Huynh, P., Combes, D., 2011.** How good is the turbid medium-based approach for accounting for light partitioning in contrasted grass–legume intercropping systems? *Annals of Botany*.
- Barry, D.A.J., Miller, M.H., 1989.** Phosphorus Nutritional Requirement of Maize Seedlings for Maximum Yield. *Agronomy Journal* 81, 95-99.
- Bedoussac, L., Justes, E., 2010.** The efficiency of a durum wheat-winter pea intercrop to improve yield and wheat grain protein concentration depends on N availability during early growth. *Plant and Soil* 330, 19-35.
- Bedoussac, L., Justes, E., 2011.** A comparison of commonly used indices for evaluating species interactions and intercrop efficiency: Application to durum wheat–winter pea intercrops. *Field Crops Research* 124, 25-36.
- Bellostas, N., Hauggaard-Nielsen, H., Andersen, M.K., Jensen, E.S., 2003.** Early interference dynamics in intercrops of pea, barley and oilseed rape. *Biological agriculture & horticulture* 21, 337-348.
- Benincasa, P., Pace, R., Tosti, G., Tei, F., 2012.** Early interspecific interference in the wheat/faba bean (*Triticum aestivum*/*Vicia faba* ssp. *minor*) and rapeseed/squarrosus clover (*Brassica napus* var. *oleifera*/*Trifolium squarrosus*) intercrops. *Italian Journal of Agronomy* 7, e24.
- Benjamin, L.R., 1990.** Variation in time of seedling emergence within populations: a feature that determines individual growth and development. *Advances in Agronomy* 44, 1-25.
- Bensin, B., 1928.** Agroecological characteristics description and classification of the local corn varieties chorotypes.
- Bergersen, F.J., 1969.** Nitrogen Fixation in Legume Root Nodules: Biochemical Studies with Soybean. *Proceeding of the Royal Society* 172, 401-416.
- Bergez, J., Colbach, N., Crespo, O., Garcia, F., Jeuffroy, M., Justes, E., Loyce, C., Munier-Jolain, N., Sadok, W., 2010.** Designing crop management systems by simulation. *European Journal of Agronomy* 32, 3-9.
- Berntsen, J., Hauggaard-Nielsen, H., Olesen, J.E., Petersen, B.M., Jensen, E.S., Thomsen, A., 2004.** Modelling dry matter production and resource use in intercrops of pea and barley. *Field Crops Research* 88, 69-83.
- Bewley, J.D., Black, M., 1994.** *Seeds: physiology of development and germination.* Springer Us.
- Black, J.N., 1956a.** The early vegetative growth of three strains of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) in relation to size of seed. *Australian Journal of Agricultural Research* 8.

- Black, J.N., 1956b.** The influence of seed size and depth of sowing on pre-emergence and early vegetative growth of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.). Australian Journal of Agricultural Research 7, 98-109.
- Black, J.N., 1957.** Seed size as a factor in the growth of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) under spaced and sward conditions. Australian Journal of Agricultural Research 8, 335-351.
- Blackman, V.H., 1919.** The Compound Interest Law and Plant Growth. Annals of Botany 33, 353-360.
- Boiffin, J., Durr, C., Fleury, A., Marinlafleche, A., Maillet, I., 1992.** Analysis of the variability of sugar-beet (*Beta vulgaris* L.) growth during the early stages. I. Influence of various conditions on crop establishment. Agronomie 12, 515-525.
- Bouaziz, A., 1987.** Implantation d'un peuplement de blé tendre en conditions sèches. Analyse physique et modélisation. Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, Rabat, Maroc, p. 100.
- Bourdu, R., Gregory, N., 1983.** Etude comparée du début de la croissance chez divers génotypes de maïs. Agronomie 3, 761-770.
- Bremner, P.M., Eckersall, R.N., Scott, R.K., 1963.** The relative importance of embryo size and endosperm size in causing the effects associated with seed size in wheat. The Journal of Agricultural Science 61, 139-145.
- Brisson, N., Bussièrre, F., Ozier-Lafontaine, H., Tournebize, R., Sinoquet, H., 2004.** Adaptation of the crop model STICS to intercropping. Theoretical basis and parameterisation. Agronomie 24, 409-421.
- Brisson, N., Gary, C., Justes, E., Roche, R., Mary, B., Ripoche, D., Zimmer, D., Sierra, J., Bertuzzi, P., Burger, P., Bussièrre, F., Cabidoche, Y.M., Cellier, P., Debaeke, P., Gaudillère, J.P., Hénault, C., Maraux, F., Seguin, B., Sinoquet, H., 2003.** An overview of the crop model stics. European Journal of Agronomy 18, 309-332.
- Brisson, N., Mary, B., Ripoche, D., Jeuffroy, M.H., Ruget, F., Nicoullaud, B., Gate, P., Devienne-Barret, F., Antonioletti, R., Durr, C., 1998.** STICS: a generic model for the simulation of crops and their water and nitrogen balances. I. Theory and parameterization applied to wheat and corn. Agronomie 18, 311-346.
- Bruckler, L., 1983.** Role of physical properties of the seed in imbibition and germination, 1: A model of the "seed-soil system" [maize, soil moisture, matrix potential, structure, porosity]. Agronomie 3.
- Burris, J.S., Wahab, A.H., Edje, O.T., 1971.** Effects of Seed Size on Seedling Performance in Soybeans. I. Seedling Growth and Respiration in the Dark. Crop Science 11, 492-496.
- Caldwell, M., Schulze, E., Zwölfer, H., 1987.** Plant architecture and resource competition. Potentials and limitations of ecosystem analysis. Ecological studies 61, 164-179.
- Carruthers, K., Prithiviraj, B., Fe, Q., Cloutier, D., Martin, R.C., Smith, D.L., 2000.**

- Intercropping corn with soybean, lupin and forages: yield component responses. *European Journal of Agronomy* 12, 103-115.
- Charles, G.W., Blair, G.J., Andrews, A.C., 1991.** The effect of soil temperature, sowing depth and soil bulk density on the seedling emergence of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) and white clover (*Trifolium repens* L.). *Australian Journal of Agricultural Research* 42, 1261-1269.
- Chaussat, R., Deunff, Y.L., 1975.** Seed germination, La germination des semences. Paris: Gauthier-Villars.
- Cooper, C.S., Fransen, S.C., 1974.** Contribution of cotyledons to growth of the sainfoin seedling. *Crop Science* 14, 732-735.
- Cooper, C.S., MacDonald, P.W., 1970.** Energetics of early seedling growth in corn (*Zea mays* L.). *Crop Science* 10, 136-139.
- Corre-Hellou, G., Brisson, N., Launay, M., Fustec, J., Crozat, Y., 2007.** Effect of root depth penetration on soil nitrogen competitive interactions and dry matter production in pea-barley intercrops given different soil nitrogen supplies. *Field Crops Research* 103, 76-85.
- Corre-Hellou, G., Dibet, A., Hauggaard-Nielsen, H., Crozat, Y., Gooding, M., Ambus, P., Dahlmann, C., von Fragstein, P., Pristeri, A., Monti, M., Jensen, E.S., 2011.** The competitive ability of pea-barley intercrops against weeds and the interactions with crop productivity and soil N availability. *Field Crops Research* 122, 264-272.
- Corre-Hellou, G., Faure, M., Launay, M., Brisson, N., Crozat, Y., 2009.** Adaptation of the STICS intercrop model to simulate crop growth and N accumulation in pea-barley intercrops. *Field Crops Research* 113, 72-81.
- Corre-Hellou, G., Fustec, J., Crozat, Y., 2006.** Interspecific competition for soil N and its interaction with N₂ fixation, leaf expansion and crop growth in pea-barley intercrops. *Plant and Soil* 282, 195-208.
- Crews, T.E., Peoples, M.B., 2004.** Legume versus fertilizer sources of nitrogen: ecological tradeoffs and human needs. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 102, 279-297.
- Crosbie, J., Longnecker, N.E., Robson, A.D., 1994.** Seed manganese affects the early growth of lupins in manganese-deficient conditions. *Australian Journal of Agricultural Research* 45, 1469-1482.
- David, C., Jeuffroy, M.-H., Recous, S., Dorsainvil, F., 2004.** Adaptation and assessment of the Azodyn model for managing the nitrogen fertilization of organic winter wheat. *European Journal of Agronomy* 21, 249-266.
- De Wit, C.T., Van den Bergh, J.P., 1965.** Competition between herbage plants. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 13, 212 - 221.
- Deleens, E., Gregory, N., Bourdu, R., 1984.** Transition between seed reserve use and photosynthetic supply during development of maize seedlings. *Plant science*

- letters 37, 35-39.
- Delmas, M., 2009.** Caractérisation de la germination et de la levée du blé dur, de la carotte et de la minette et comparaison au regard des traits d'espèces. UR Laboratoire d'Ecophysiologie Végétale et Agroécologie.
- Dodd, M.B., Lauenroth, W.K., 1997.** The influence of soil texture on the soil water dynamics and vegetation structure of a shortgrass steppe ecosystem. *Plant Ecology* 133, 13-28.
- Doman, D.C., Walker, J.C., Trelease, R.N., Moore, B.d., 1982.** Metabolism of carbohydrate and lipid reserves in germinated cotton seeds. *Planta* 155, 502-510.
- Drinkwater, L.E., Wagoner, P., Sarrantonio, M., 1998.** Legume-based cropping systems have reduced carbon and nitrogen losses. *Nature* 396, 262-265.
- Dürr, C., Aubertot, J.-N., 2000.** Emergence of seedlings of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) as affected by the size, roughness and position of aggregates in the seedbed. *Plant and Soil* 219, 211-220.
- Dürr, C., Aubertot, J.N., Richard, G., Dubrulle, P., Duval, Y., Boiffin, J., 2001.** SIMPLE: A model for SIMulation of PLant Emergence predicting the effects of soil tillage and sowing operations. *Soil Science Society of America Journal* 65, 414-423.
- Dürr, C., Boiffin, J., 1995.** Sugarbeet seedling growth from germination to first leaf stage. *The Journal of Agricultural Science* 124, 427-435.
- Dürr, C., Boiffin, J., Fleury, A., Coulomb, I., 1992.** Analysis of the variability of sugar-beet (*Beta vulgaris* L.) growth during the early stages. II. Factors influencing seedling size in field conditions. *Agronomie* 12, 527-535.
- Dürr, C., Mary, B., 1998.** Effects of nutrient supply on pre-emergence growth and nutrient absorption in wheat (*Triticum aestivum* L.) and sugarbeet (*Beta vulgaris* L.). *Annals of Botany* 81, 665-672.
- Durrant, M.J., Mash, S.J., 1989.** Stimulation of sugar-beet hypocotyl extension with potassium nitrate. *Annals of Applied Biology* 115, 361-314.
- Duval, R., 1997.** L'enfouissement localisé de l'azote au semis. *Industries alimentaires et agricoles* 114, 468-475.
- El Amrani, A., Couée, I., Carde, J.-P., Gaudillère, J.-P., Raymond, P., 1994a.** Modifications of Etioplasts in Cotyledons during Prolonged Dark Growth of Sugar Beet Seedlings. *Plant Physiology* 106, 1555-1565.
- El Amrani, A., Gaudillere, J.P., Raymond, P., 1994b.** Carbohydrate starvation is a major determinant of the loss of greening capacity in cotyledons of dark-grown sugar-beet seedlings. *Physiologia Plantarum* 91, 56-64.
- Evans, J.R., 1989.** Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* 78, 9-19.
- Fenner, M., 1987.** Seedlings. *New Phytol.* 106, 35-47.
- Finch-Savage, W.E., Phelps, K., Steckel, J.R.A., Whalley, W.R., Rowse, H.R., 2001.**

- Seed reserve-dependent growth responses to temperature and water potential in carrot (*Daucus carota* L.). *J. Exp. Bot.* 52, 2187-2197.
- Finch-Savage, W.E., Steckel, J.R.A., Phelps, K., 1998.** Germination and post-germination growth to carrot seedling emergence: predictive threshold models and sources of variation between sowing occasions. *New Phytol.* 139, 505-516.
- Fleury, A., Caneill, J., 1984.** Croissance et développement de la betterave sucrière. Analyse de l'hétérogénéité du peuplement. INRA Département d'Agronomie (Ed) *Ecophysiologie de la plante entière*, 201-212.
- Gardarin, A., Dürr, C., Colbach, N., 2010.** Effects of seed depth and soil aggregates on the emergence of weeds with contrasting seed traits. *Weed Research* 50, 91-101.
- Gardarin, A., Dürr, C., Colbach, N., 2012.** Modeling the dynamics and emergence of a multispecies weed seed bank with species traits. *Ecological Modelling* 240, 123-138.
- George, T.S., Gregory, P.J., Robinson, J.S., Buresh, R.J., 2002.** Changes in phosphorus concentrations and pH in the rhizosphere of some agroforestry and crop species. *Plant and Soil* 246, 65-73.
- Gerhard Leubner Lab, 2012.** The seed Biology Place. Freiburg University , <http://www.seedbiology.de>, Freiburg.
- Gliessman, S.R., 2007.** Agroecology: The ecology of sustainable food systems. CRC Press, Taylor and Francis, New York, USA.
- Godfray, H.C.J., Beddington, J.R., Crute, I.R., Haddad, L., Lawrence, D., Muir, J.F., Pretty, J., Robinson, S., Thomas, S.M., Toulmin, C., 2010.** Food Security: The Challenge of Feeding 9 Billion People. *Science* 327, 812-818.
- Goudriaan, J., Van Laar, H., 1994.** Modelling potential crop growth processes: textbook with exercises. Springer.
- Gouzy, D., 2009.** Contribution à l'optimisation de l'association entre deux espèces, le pois et la fêtuque porte-graines: caractérisation de la levée et de la croissance précoce. UR Laboratoire d'Ecophysiologie Végétale et Agroécologie.
- Graham, I.A., 2008.** Seed storage oil mobilization. *Annual Review of Plant Biology* 59, 115-142.
- Griffon, M., 2002.** Révolution Verte, Révolution Doublement Verte Quelles technologies, institutions et recherche pour les agricultures de l'avenir? *Mondes en développement*, 39-44.
- Griffon, M., 2006.** Nourrir la planète: pour une révolution doublement verte. Odile Jacob.
- Gross, K.L., 1984.** Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *The Journal of Ecology* 72, 369-387.
- Guérif, M., Duke, C., 1998.** Calibration of the SUCROS emergence and early growth module for sugar beet using optical remote sensing data assimilation. *European Journal of Agronomy* 9, 127-136.
- Haba, P., Agüera, E., Maldonado, J.M., 1988.** Development of nitrogen-assimilating

- enzymes in sunflower cotyledons during germination as affected by the exogenous nitrogen source. *Planta* 173, 52-57.
- Hallam, A., Anderson, I.C., Buxton, D.R., 2001.** Comparative economic analysis of perennial, annual, and intercrops for biomass production. *Biomass and Bioenergy* 21, 407-424.
- Hanley, M.E., Fenner, M., Whibley, H., Darvill, B., 2004.** Early plant growth: identifying the end point of the seedling phase. *New Phytol.* 164, 61-66.
- Harris, D., Natarajan, M., Willey, R.W., 1987.** Physiological basis for yield advantage in a sorghum/groundnut intercrop exposed to drought. 1. Dry-matter production, yield, and light interception. *Field Crops Research* 17, 259-272.
- Haskins, F.A., Gorz, H.J., 1975.** Influence of seed size, planting depth, and companion crop on emergence and vigor of seedlings in sweetclover. *Agronomy Journal* 67, 652-654.
- Hauggaard-Nielsen, H., Andersen, M.K., Jørnsgaard, B., Jensen, E.S., 2006.** Density and relative frequency effects on competitive interactions and resource use in pea–barley intercrops. *Field Crops Research* 95, 256-267.
- Hauggaard-Nielsen, H., Gooding, M., Ambus, P., Corre-Hellou, G., Crozat, Y., Dahlmann, C., Dibet, A., von Fragstein, P., Pristeri, A., Monti, M., Jensen, E.S., 2009.** Pea–barley intercropping for efficient symbiotic N₂-fixation, soil N acquisition and use of other nutrients in European organic cropping systems. *Field Crops Research* 113, 64-71.
- Hauggaard-Nielsen, H., Jensen, E.S., 2001.** Evaluating pea and barley cultivars for complementarity in intercropping at different levels of soil N availability. *Field Crops Research* 72, 185-196.
- Hauggaard-Nielsen, H., Jensen, E.S., 2005.** Facilitative Root Interactions in Intercrops. *Plant and Soil* 274, 237-250.
- Hendrix, S.D., Nielsen, E., Nielsen, T., Schutt, M., 1991.** Are seedlings from small seeds always inferior to seedlings from large seeds? Effects of seed biomass on seedling growth in *Pastinaca sativa* L. *New Phytol.* 119, 299-305.
- Hikosaka, K., 2010.** Mechanisms underlying interspecific variation in photosynthetic capacity across wild plant species. *Plant Biotechnology* 27, 223-229.
- Hiltbrunner, J., Jeanneret, P., Liedgens, M., Stamp, P., Streit, B., 2007.** Response of Weed Communities to Legume Living Mulches in Winter Wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science* 193, 93-102.
- Hinsinger, P., Betencourt, E., Bernard, L., Brauman, A., Plassard, C., Shen, J., Tang, X., Zhang, F., 2011.** P for Two, Sharing a Scarce Resource: Soil Phosphorus Acquisition in the Rhizosphere of Intercropped Species. *Plant Physiology* 156, 1078-1086.
- Hunt, L., Pararajasingham, S., 1995.** CROPSIM-WHEAT: a model describing the growth and development of wheat. *Canadian Journal of Plant Science* 75, 619-

632.

- Huyghe, C., 1993.** Growth of white lupin seedlings during the rosette stage as affected by seed size. *Agronomie* 13, 145-153.
- Jensen, E.S., 1996.** Grain yield, symbiotic N₂ fixation and interspecific competition for inorganic N in pea-barley intercrops. *Plant and Soil* 182, 25-38.
- Jeuffroy, M.H., Recous, S., 1999.** Azodyn: a simple model simulating the date of nitrogen deficiency for decision support in wheat fertilization. *European Journal of Agronomy* 10, 129-144.
- Kahlen, K., Stützel, H., 2011.** Modelling photo-modulated internode elongation in growing glasshouse cucumber canopies. *New Phytol.* 190, 697-708.
- Keddy, P., 1992.** A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology* 6, 621-626.
- Kennedy, P.G., Hausmann, N.J., Wenk, E.H., Dawson, T.E., 2004.** The importance of seed reserves for seedling performance: an integrated approach using morphological, physiological, and stable isotope techniques. *Oecologia* 141, 547-554.
- Kuo, T.M., VanMiddlesworth, J.F., Wolf, W.J., 1988.** Content of raffinose oligosaccharides and sucrose in various plant seeds. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 36, 32-36.
- Lancashire, P.D., Bleiholder, H., Boom, T.V.D., Langelüddeke, P., Stauss, R., Weber, E., Witzengerger, A., 1991.** A uniform decimal code for growth stages of crops and weeds. *Annals of Applied Biology* 119, 561-601.
- Lawrence, D.M., P., H., J., B.D., 1990.** Mobilisation of storage reserves during germination and early seedling growth of sugar beet. *Physiologia Plantarum* 78.
- Legrand, G., Vanstallen, M., 2000.** Fumure azotée en betterave sucrière. IRBAB et KBIVB 53.
- Lemaire, G., Oosterom, E.v., Sheehy, J., Jeuffroy, M.H., Massignam, A., Rossato, L., 2007.** Is crop N demand more closely related to dry matter accumulation or leaf area expansion during vegetative growth? *Field Crops Research* 100, 91-106.
- Liebman, M., Dyck, E., 1993.** Crop rotation and intercropping strategies for weed management. *Ecological Applications*, 92-122.
- Lopez-Castaneda, C., Richards, R.A., Farquhar, G.D., Williamson, R.E., 1996.** Seed and Seedling Characteristics Contributing to Variation in Early Vigor among Temperate Cereals. *Crop Science* 36, 1257-1266.
- Louarn, G., Corre-Hellou, G., Fustec, J., LO-Pelzer, E., Julier, B., Litrico, I., 2010.** Déterminants écologiques et physiologiques de la productivité et de la stabilité des associations graminées-légumineuses. *Innovations Agronomiques* 11, 79-99.
- Makowski, D., Naud, C., Jeuffroy, M.-H., Barbottin, A., Monod, H., 2006.** Global sensitivity analysis for calculating the contribution of genetic parameters to the variance of crop model prediction. *Reliability Engineering & System Safety*

91, 1142-1147.

- Malagoli, P., Naudin, C., Goulevant, G., Sester, M., Corre-Hellou, G., Jeuffroy, M.H., 2009.** Modeling competition for below-ground resources and light within pea (*Pisum sativum* L.) - wheat (*Triticum aestivum* L.) intercrop (Azodyn-InterCrop): towards a decision making oriented-tool, Van Henten, E.J., Goense, D., Lokhorst, C. (Eds.). Wageningen Academic publishers, Wageningen, The Netherlands, 7th European Conference on Precision Agriculture, Joint International Agriculture Conference (JIAC), pp. 659-666.
- Malézieux, E., 2012.** Designing cropping systems from nature. *Agronomy for Sustainable Development* 32, 15-29.
- Malezieux, E., Crozat, Y., Laurans, M., Ozier-Lafontaine, H., Rapidel, B., De Tourdonnet, S., Valantin-Morison, M., 2009.** Mixing plant species in cropping systems : concepts, tools and models. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 29, 43-62.
- Maranon, T., Grubb, P.J., 1993.** Physiological basis and ecological significance of the seed size and relative growth rate relationship in Mediterranean annuals. *Functional Ecology* 7, 591-599.
- Mariotti, A., Mariotti, F., Amarger, N., 1980.** Fractionnements isotopiques de l'azote lors des processus d'absorption des nitrates et de fixation de l'azote atmosphérique par les plantes. *Physiologie végétale* 18, 163-181.
- Matson, P.A., Parton, W.J., Power, A.G., Swift, M.J., 1997.** Agricultural Intensification and Ecosystem Properties. *Science* 277, 504-509.
- McWilliam, J.R., Clements, R.J., Dowling, P.M., 1970.** Some factors influencing the germination and early seedling development of pasture plants. *Australian Journal for Agricultural Research* 21, 19-32.
- Meynard, J.M., Doré, T., Habib, R., 2001.** L'évaluation et la conception de systèmes de culture pour une agriculture durable. *Comptes rendus de l'Académie d'agriculture de France* 87, 223-236.
- Mohler, C., Liebman, M., 1987.** Weed productivity and composition in sole crops and intercrops of barley and field pea. *Journal of Applied Ecology*, 685-699.
- Moles, A.T., Ackerly, D.D., Webb, C.O., Tweddle, J.C., Dickie, J.B., Pitman, A.J., Westoby, M., 2005.** Factors that shape seed mass evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102, 10540-10544.
- Monod, H., Naud, C., Makowski, D., 2006.** Uncertainty and sensitivity analysis for crop models. D. WALLACH, D. MAKOWSKI et J. JONES, éditeurs: *Working with Dynamic Crop Models*, 55-100.
- Monteith, J.L., Moss, C.J., 1977.** Climate and the Efficiency of Crop Production in Britain [and Discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* 281, 277-294.
- Munier-Jolain, N., Biarnes, V., Chaillet, I., 2010.** Physiology of the Pea Crop. *Science*

Publishers.

- Munns, R., 2002.** Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell & Environment* 25, 239-250.
- Nadeem, M., Mollier, A., Morel, C., Vives, A., Prud'homme, L., Pellerin, S., 2011.** Relative contribution of seed phosphorus reserves and exogenous phosphorus uptake to maize (*Zea mays* L.) nutrition during early growth stages. *Plant and Soil* 346, 231-244.
- Naudin, C., 2009.** Nutrition azotée des associations pois/blé d'hiver. Analyse, modélisation et propositions de stratégies de gestion., Groupe ESA, LEVA. Université d'Angers, Angers, p. 176.
- Naudin, C., Corre-Hellou, G., Pineau, S., Crozat, Y., Jeuffroy, M.-H., 2010.** The effect of various dynamics of N availability on winter pea-wheat intercrops: Crop growth, N partitioning and symbiotic N₂ fixation. *Field Crops Research* 119, 2-11.
- Naudin, C., Corre-Hellou, G., Voisin, A.-S., Oury, V., Salon, C., Crozat, Y., Jeuffroy, M.-H., 2011.** Inhibition and recovery of symbiotic N₂ fixation by peas (*Pisum sativum* L.) in response to short-term nitrate exposure. *Plant and Soil* 346, 275-287.
- Nemecek, T., Baumgartner, D., 2006.** Environmental impacts of introducing grain legumes into European crop rotations and pig feed formulas (final report). Agroscope Reckenholz-Tänikon Research Station ART, Zurich, Switzerland.
- Odum, E.P., 1966.** The Strategy of Ecosystem Development. *America* 262.
- Ofori, F., Stern, W.R., 1987.** Cereal-legume intercropping systems. *Advances in Agronomy* 41, 41-90.
- Ozier-Lafontaine, H., Lafolie, F., Bruckler, L., Tournebize, R., Mollier, A., 1998.** Modelling competition for water in intercrops: theory and comparison with field experiments. *Plant and Soil* 204, 183-201.
- Pelzer, E., Bazot, M., Makowski, D., Corre-Hellou, G., Naudin, C., Al Rifaï, M., Baranger, E., Bedoussac, L., Biarnès, V., Boucheny, P., Carrouée, B., Dorvillez, D., Foissy, D., Gaillard, B., Guichard, L., Mansard, M.-C., Omon, B., Prieur, L., Yvergniaux, M., Justes, E., Jeuffroy, M.-H., 2012.** Pea-wheat intercrops in low-input conditions combine high economic performances and low environmental impacts. *European Journal of Agronomy* 40, 39-53.
- Peterbauer, T., Richter, A., 2001.** Biochemistry and physiology of raffinose family oligosaccharides and galactosyl cyclitols in seeds. *Seed Science Research* 11, 185-197.
- Pommel, B., Bouchard, C., 1990.** Influence du poids de la semence et de la profondeur de semis sur la croissance et le développement de la plantule de maïs. *Agronomie* 10, 699-706.
- Poorter, H., Garnier, E., 2007.** Ecological Significance of inherent variation in relative growth rate and its components.

- R Development Core Team, 2012.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.
- Ramërt, B., Ekbom, B., 1996.** Intercropping as a management strategy against carrot rust fly (Diptera Psilidae): a test of enemies and resource concentration hypotheses. *Environmental entomology* 25, 1092-1100.
- Reau, R., Doré, T., 2008.** Systèmes de culture innovants et durables: quelles méthodes pour les mettre au point et les évaluer? Educagri Editions.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S., 1997.** From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94, 13730-13734.
- Rizvi, S., Rizvi, V., 1992.** Allelopathy: basic and applied aspects. Chapman & Hall, London.
- Roggatz, U., McDonald, A.J.S., Stadenberg, I., Schurr, U., 1999.** Effects of nitrogen deprivation on cell division and expansion in leaves of *Ricinus communis* L. *Plant, Cell & Environment* 22, 81-89.
- Roscher, C., Thein, S., Weigelt, A., Temperton, V.M., Buchmann, N., Schulze, E.D., 2011.** N₂ fixation and performance of 12 legume species in a 6-year grassland biodiversity experiment. *Plant and Soil*, 1-16.
- Royal Botanic Gardens Kew Seed Information Database (SID), 2008.**
- Russell, H.L., 1894.** The Fixation of Free Nitrogen by Plants. *Botanical Gazette* 19, 284-293.
- Ryser, P., Wahl, S., 2001.** Interspecific Variation in RGR and the Underlying Traits among 24 Grass Species Grown in Full Daylight. *Plant Biology* 3, 426-436.
- Saglio, P.H., Pradet, A., 1980.** Soluble Sugars, Respiration, and Energy Charge during Aging of Excised Maize Root Tips. *Plant Physiology* 66, 516-519.
- Schröder, D., Köpke, U., 2012.** Faba bean (*Vicia faba* L.) intercropped with oil crops – a strategy to enhance rooting density and to optimize nitrogen use and grain production? *Field Crops Research* 135, 74-81.
- Schwinning, S., Weiner, J., 1998.** Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* 113, 447-455.
- Scott, R.K., Harper, F., Wood, D.W., Jaggard, K.W., 1974.** Effects of seed size on growth, development and yield of monogerm sugar beet. *Journal of Agricultural Science* 82, 517-530.
- Shangguan, Z.P., Shao, M.A., Dyckmans, J., 2000.** Nitrogen nutrition and water stress effects on leaf photosynthetic gas exchange and water use efficiency in winter wheat. *Environmental and Experimental Botany* 44, 141-149.
- Shanmuganathan, V., Benjamin, L.R., 1992.** The influence of sowing depth and seed size on seedling emergence time and relative growth-rate in spring cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.). *Annals of Botany* 69, 273-276.

- Shili-Touzi, I., De Tourdonnet, S., Launay, M., Dore, T., 2010.** Does intercropping winter wheat (*Triticum aestivum*) with red fescue (*Festuca rubra*) as a cover crop improve agronomic and environmental performance? A modeling approach. *Field Crops Research* 116, 218-229.
- Sinoquet, H., Bonhomme, R., 1992.** Modeling radiative transfer in mixed and row intercropping systems. *Agricultural and Forest Meteorology* 62, 219-240.
- Sinoquet, H., Rakocevic, M., Varlet-Grancher, C., 2000.** Comparison of models for daily light partitioning in multispecies canopies. *Agricultural and Forest Meteorology* 101, 251-263.
- Smith, S.R., 1994.** Effect of soil pH on availability to crops of metals in sewage sludge-treated soils. I. Nickel, copper and zinc uptake and toxicity to ryegrass. *Environmental Pollution* 85, 321-327.
- Souty, N., Rode, C., 1994.** La levée des plantules au champ: un problème de mécanique? *Science et changements planétaires/Sécheresse* 5, 13-22.
- Sprent, J.I., Thomas, R.J., 1984.** Nitrogen nutrition of seedling grain legumes: some taxonomic, morphological and physiological constraints. *Plant, cell and environment* 7, 637-645.
- Stuefer, J.F., Huber, H., 1998.** Differential effects of light quantity and spectral light quality on growth, morphology and development of two stoloniferous *Potentilla* species. *Oecologia* 117, 1-8.
- Tamet, V., 1992.** Etude de la croissance hétéroptrophe des plantules de carotte (*Daucus carota* L.). Conséquences sur l'implantation de la culture. INA Paris-Grignon.
- Tamet, V., Boiffin, J., Dürr, C., Souty, N., 1996.** Emergence and early growth of an epigeal seedling (*Daucus carota* L.): influence of soil temperature, sowing depth, soil crusting and seed weight. *Soil and Tillage Research* 40, 25-38.
- Thiébeau, P., Beaudoin, N., Justes, E., Allirand, J.-M., Lemaire, G., 2011.** Radiation use efficiency and shoot:root dry matter partitioning in seedling growths and regrowth crops of lucerne (*Medicago sativa* L.) after spring and autumn sowings. *European Journal of Agronomy* 35, 255-268.
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., Polasky, S., 2002.** Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418, 671-677.
- Tofinga, M.P., Paolini, R., Snaydon, R.W., 1993.** A study of root and shoot interactions between cereals and peas in mixtures. *The Journal of Agricultural Science* 120, 13-24.
- UNIP, 2010.** Rapport d'activité, Interprofession des protéagineux.
- Vandermeer, J., van Noordwijk, M., Anderson, J., Ong, C., Perfecto, I., 1998.** Global change and multi-species agroecosystems: Concepts and issues. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 67, 1-22.
- Vandermeer, J.H., 1989.** The ecology of intercropping. Cambridge University Press, Cambridge.

- Vargas, A.A.T., Graham, P.H., 1988.** Phaseolus vulgaris cultivar and Rhizobium strain variation in acid-pH tolerance and nodulation under acid conditions. *Field Crops Research* 19, 91-101.
- Varner, J.E., Balce, L.V., Huang, R.C., 1963.** Senescence of Cotyledons of Germinating Peas. Influence of Axis Tissue. *Plant Physiology* 38, 89-92.
- Villalobos, F.J., Ritchie, J.T., 1992.** The effect of temperature on leaf emergence rates of sunflower genotypes. *Field Crops Research* 29, 37-46.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007.** Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882-892.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M., 1997.** Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277, 494-499.
- Voisin, A.-S., Munier-Jolain, N., Salon, C., 2010.** The nodulation process is tightly adjusted to plant growth. An analysis using environmentally and genetically induced variation of nodule number and biomass in pea. *Plant and Soil* 337, 399-412.
- Voisin, A.-S., Salon, C., Munier-Jolain, N.G., Ney, B., 2002a.** Quantitative effects of soil nitrate, growth potential and phenology on symbiotic nitrogen fixation of pea (*Pisum sativum* L.). *Plant and Soil* 243, 31-42.
- Voisin, A.S., Salon, C., Munier-Jolain, N.G., Ney, B., 2002b.** Effect of mineral nitrogen on nitrogen nutrition and biomass partitioning between the shoot and roots of pea (*Pisum sativum* L.). *Plant and Soil* 242, 251-262.
- Watson, D.J., 1952.** The physiological basis of variation in yield. *Advances in Agronomy* 4, 101-145.
- Weih, M., Asplund, L., Bergkvist, G., 2011.** Assessment of nutrient use in annual and perennial crops: A functional concept for analyzing nitrogen use efficiency. *Plant and Soil* 339, 513-520.
- Wezel, A., Bellon, S., Doré, T., Francis, C., Vallod, D., David, C., 2009.** Agroecology as a science, a movement and a practice. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 29, 503-515.
- Whalley, W.R., Clark, L.J., Finch-Savage, W.E., Cope, R.E., 2004.** The impact of mechanical impedance on the emergence of carrot and onion seedlings. *Plant and Soil* 265, 315-323.
- Willey, R.W., 1979.** Intercropping: Its Importance and research needs. Part 1. Competition and yield advantages. *Field Crops Abstracts* 32, 2-10.

Table des illustrations

- Figure 1 :** Types d'arrangements spatiaux en association de cultures. a et b: cultures pures ; c: arrangement additif en rangs alternés; d: arrangement substitutif en rangs alternés; e: arrangement substitutif avec mélange dans le rang (De Wit et Van den Bergh, 1965; Malezieux et al., 2009). - 7 -
- Figure 2 :** Schéma décrivant l'implantation du pois de printemps. - 11 -
- Figure 3 :** Structure de différents types de semences d'espèces cultivées. (a), dicotylédone albuminée (e.g. *Daucus carota*); (b), dicotylédone exalbuminée (e.g. *Pisum sativum*); (c), dicotylédone à périsperme (e.g. *Beta vulgaris*); (d), monocotylédone, (e.g. Poaceae). (Dessins d'après Gerhard Leubner Lab, 2012). - 12 -
- Figure 4 :** Les différents types de levée chez les espèces cultivées..... - 13 -
- Figure 5 :** Hypothèses de travail sur MS₀ et le RGR. - 25 -
- Figure 6 :** Allongement de la tige (□) et de la racine (◇). Les symboles vides indiquent le traitement C0. Les symboles pleins indiquent le traitement C4. Test C0 vs C4, ns: non significatif ; *: P < 0,05; **: P < 0,001; ***: P < 0,0001. Les barres verticales représentent l'écart-type. Les flèches indiquent le début d'une différence significative pour la tige. C0, pas d'apport d'éléments minéraux ; C4, apport élevé d'éléments minéraux. - 33 -
- Figure 7 :** Biomasse de la partie au-dessus de la racine (□), des organes de stockage des réserves (○; résidu de semence pour hypogées et cotylédons pour épigées) et des racines (◇). Les symboles vides indiquent le traitement C0. Les symboles pleins indiquent le traitement C4. Test C0 vs C4, ns: non significatif ; *: P < 0,05; **: P < 0,001; ***: P < 0,0001. Les barres verticales représentent l'écart-type..... - 35 -
- Figure 8 :** Masse surfacique des cotylédons des espèces à levée épigée pour le traitement C4. Tournesol (◆), minette (■), luzerne (▲) et carotte (●). Les barres verticales représentent l'écart-type. - 36 -

Figure 9 : Balance azotée correspondant au ratio (x 100) entre la quantité d'azote total au sein de la plantule à un instant t et la quantité d'azote total contenu initialement dans la semence. Les symboles vides indiquent le traitement C0. Les symboles pleins indiquent le traitement C4. Test C0 vs C4, ns: non significatif ; *: P < 0,05; **: P < 0,001; ***: P < 0,0001. Les barres verticales représentent l'écart-type..... - 37 -

Figure 10 : Teneur en azote des futurs organes photosynthétiques (cotylédons pour minette, luzerne, carotte et tournesol; premières feuilles et tige pour pois, blé dur et fétuque). a: luzerne (Δ), minette (\square) et pois (\circ). b: blé dur (\diamond) et fétuque (Δ). c: carotte (\circ) et tournesol (\diamond). Les symboles vides indiquent le traitement C0. Les symboles pleins indiquent le traitement C4. Test C0 vs C4, ns: non significatif ; *: P < 0,05; **: P < 0,001; ***: P < 0,0001. Les barres verticales représentent l'écart-type. ... - 38 -

Figure 11 : a : Balance azotée (%) à 100°Cj depuis 50% de germination dans le cas du traitement C4 en fonction de la teneur initiale en N séminal (%). b : Gain de teneur en N du futur organe photosynthétique (%) à 100°Cj au traitement C4 par rapport au traitement C0 en fonction de la teneur initiale en N séminal (%). c : Gain d'allongement de la tige (%) à 100°Cj, traitement C4 par rapport au traitement C0, en fonction de la teneur initiale en N séminal (%). Fétuque (\blacktriangle), blé dur (\blacksquare), pois (\bullet), carotte (\blacktriangledown), tournesol (\blacklozenge), minette (\circ) et luzerne (\square). Les barres verticales représentent l'écart-type. - 39 -

Figure 12 : Aboveground biomass as a function of thermal time from 80% emergence. Shallow sowing depth \diamond , medium depth \square , deep depth Δ . Open symbols and dashed lines are for the low level of mineral nutrition (C1). Closed symbols and solid lines are for the high level of mineral nutrition (C4). Lines are fitted exponential functions. Vertical bars are standard errors. - 51 -

Figure 13 : Aboveground biomass at emergence (DM_0) as a function of initial seed dry mass (SDM). Pea (\bullet), durum wheat (\blacksquare), tall fescue (\blacktriangle), sunflower (Δ), black medick (\diamond) and carrot (\square). Lines are fitted power function (solid line is for hypogeal species, dashed line is for epigeal species). Vertical and horizontal bars are standard errors.- 53 -

Figure 14 : Effect of duration of emergence on DM_0 . A: pea (C4 \bullet , C1 \circ), solid line is fitted to a linear function. B: black medick (C4 \blacklozenge , C1 \diamond) and sunflower (C1 Δ). Lines are fitted to a power function, solid line is for the high level of mineral nutrition (C4) and dashed lines are for the low level of mineral nutrition (C1). Vertical bars are

standard errors. - 54 -

Figure 15 : Changes in the use of seminal reserves with thermal time from 50% germination. A – Hypogeal species: Percentage of remaining useable reserves in the seed as a function of thermal time for the three sowing depths and the two mineral nutrition treatments for pea (○), durum wheat (■) and tall fescue (△). Durations of emergence are indicated for each species. Solid line is fitted to an exponential function. B – Epigeal species: Cotyledon specific mass at emergence as a function of duration of emergence for sunflower (C1 △), black medick (C4 ◆, C1 ◇) and carrot (C4 ■, C1 □). Solid lines are fitted to a power function. Vertical bars are standard errors. - 55 -

Figure 16 : Relationships between the use of seminal reserves and relative growth rate (RGR). A – Hypogeal species: RGR as a function of the percentage of remaining useable reserves at emergence in pea (C4 ●, C1 ○), durum wheat (C4 ■, C1 □), and tall fescue (C4 ▲, C1 △). Lines are fitted to a Gaussian function, the dashed line is for the low level of mineral nutrition (C1) and solid line is for the high level of mineral nutrition (C4). B – Epigeal species: RGR as a function of cotyledon specific mass at emergence for black medick (C4 ◆, C1 ◇), sunflower (C1 △) and carrot (C4 ■, C1 □). Lines are fitted to a power function, dashed lines are for the low level of mineral nutrition (C1) and solid lines are for the high level of mineral nutrition (C4). Vertical bars are standard errors. - 56 -

Figure 17 : Observed (Obs) and simulated (Sim) values of aboveground biomass at the end of early growth for the durum wheat (Dw, ■, ▨) – alfalfa (A, ▩, □) intercrop and the durum wheat (Dw, ■, ▨) – pea (P, ▨, □) intercrop. Alfalfa sown at 0.3 cm (A0.3) and 3 cm (A3). Small seeded pea Champagne (Pc) and large seeded pea Standal (Ps). Percentages are proportions of total aboveground biomass. Vertical bars are standard errors. - 60 -

Figure 18 : Simulated sowing conditions (A) and simulations of aboveground biomass (B) for the durum wheat (Dw, ■) - pea (P, ▨) intercrop and the durum wheat (Dw, ■) - black medick (B, □) intercrop. Growth was simulated 28 days after sowing as a function of the level of mineral nutrition (low, C1 and high, C4), seed mass (small seed, SS; large seed, LS), and sowing depth (shallow depth, SD; deep depth, DD).- 61 -

Figure 19 : Ajustements de l'équation de la croissance précoce sur la biomasse aérienne sèche en fonction du temps thermique depuis la levée pour la fétuque et le pois. Durée de levée la plus courte (\diamond -----) et durée de levée la plus longue (Δ ---). Les symboles vides et les pointillés représentent l'absence de fertilisation azotée, les symboles noirs et les traits pleins représentent la présence de fertilisation azotée. Pour l'essai « Pois Hardy 2009 » : les symboles vident représentent le bloc 1, les symboles gris le bloc 2. Les barres verticales représentent l'écart-type..... - 73 -

Figure 20 : Ajustements de l'équation de la croissance précoce sur la biomasse aérienne sèche en fonction du temps thermique depuis la levée pour la carotte, la minette, le blé tendre, le blé dur et le pois d'hiver. Durée de levée la plus courte (\diamond -----) et durée de levée la plus longue (Δ ---). Les symboles vides et les pointillés représentent l'absence de fertilisation azotée, les symboles noirs et les traits pleins représentent la présence de fertilisation azotée. Les barres verticales représentent l'écart-type.... - 74 -

Figure 21 : Corrélation entre MS_0 et la masse sèche initiale de la semence (SDM) toutes durées de levée moyennées. Carotte (\square), minette (\diamond), fétuque (\blacktriangle), blés dur et tendre (\blacksquare), pois (\bullet). Les barres verticales représentent l'écart-type..... - 75 -

Figure 22 : Indice de calibration pour le paramétrage au champ de MS_0 pour les espèces à levée hypogée en fonction de la masse sèche initiale de la semence (SDM)..... - 77 -

Figure 23 : Indices de sensibilité de la biomasse aérienne sèche (à 25 jours après le semis) à la masse de semence et à la profondeur de semis pour l'association blé dur-pois d'hiver. Niveau de nutrition limitant : sensibilité principale (\square) et totale (▨). Niveau de nutrition non limitant : sensibilité principale (\blacksquare) et totale (▩). - 83 -

Figure 24 : Variations des biomasses aériennes (g m^{-2}) et des proportions de chaque espèce dans la biomasse totale (%) simulées pour l'association blé dur - pois d'hiver en fonction de la profondeur de semis (P, cm) et de la masse de semence (M, mg). Surfaces en couleur : niveau élevé de nutrition minérale, surfaces grisées : niveau faible. Les valeurs de proportions de blé dur sont indiquées respectivement aux profondeurs de semis et masses de semence intermédiaires lorsque ces paramètres sont fixes..... - 85 -

Figure 25 : Comparative growth rate values (CGR) as a function of days from sowing for the durum wheat – alfalfa intercrop (A) and the durum wheat – pea intercrop (B). Durum wheat – alfalfa: \diamond treatment with alfalfa sown at 0.3 cm, \square treatment with alfalfa sown at 3 cm. Durum wheat – pea: \diamond treatment with the small seeded pea cv.

Champagne, \square treatment with the large seeded pea cv. Standal. Open symbols and dotted lines denote the low level of N supply (N60). Closed symbols and solid lines denote the high level of N supply (N180). Vertical bars are standard errors (n = 3 or 4)..... - 102 -

Figure 26 : Proportion of aboveground biomass as a function of days from sowing for the durum wheat – alfalfa intercrop (A) and the durum wheat – pea intercrop (B). Durum wheat – alfalfa: \diamond treatment with alfalfa sown at 0.3 cm, \square treatment with alfalfa sown at 3 cm. Durum wheat – pea: \diamond treatment with the small seeded pea cv. Champagne, \square treatment with the large seeded pea cv. Standal. Open symbols and dotted lines denote the low level of N supply (N60). Closed symbols and solid lines denote the high level of N supply (N180). Vertical bars are standard errors (n = 3 or 4)..... - 103 -

Figure 27 : N accumulated at the last sampling date in the durum wheat-alfalfa intercrop (A) and in the durum wheat-pea intercrop (B). \blacksquare N accumulated by durum wheat, \blacksquare N accumulated from N_2 fixation by the legume and \square N accumulated from N soil absorption by the legume. Percentages are proportions of N derived from the air (Ndfa) by the legume. N60: low level of N supply, N180: high level of N supply, Dw: durum wheat, A0.3: alfalfa sown at 0.3 cm, A3: alfalfa sown at 3 cm, Pc: small seeded pea cv. Champagne, Ps: large seeded pea cv. Standal. Vertical bars are standard errors for total N accumulated by the intercrop (n = 3 or 4)..... - 105 -

Figure 28 : Percentage of N derived from the air (%Ndfa) as a function of inorganic N soil content at the last sampling date (A) and N accumulated by N_2 fixation as a function of aboveground biomass at the last sampling date (B) for alfalfa and pea. Δ alfalfa sown at 0.3 cm, \square alfalfa sown at 3 cm, \circ small seeded pea cv. Champagne, \diamond large seeded pea cv. Standal. Open symbols denote the low level of N supply (N60). Closed symbols denote the high level of N supply (N180)...... - 105 -

Figure 29 : Schéma du fonctionnement d'AZODYN-IC. DM : matière sèche ($kg\ ha^{-1}$), LAI ; Leaf Area Index ($m^2\ feuille\ m^{-2}\ sol$), k_w : coefficient d'extinction du blé, k_p : coefficient d'extinction du pois, ϵ_i : efficacité d'interception de la lumière, ϵ_b : efficacité biologique ou de conversion du rayonnement en matière sèche, L0, L1, L2 : strates du sol, Le : lessivage, Li : lixiviation de N, P : précipitations (mm), I : irrigation (mm), F : apport d'N minéral ($kg\ N\ ha^{-1}$), (d'après Naudin, 2009).....- 113 -

Figure 30 : Evolution de la biomasse aérienne sèche. Données observées du pois (○) et du blé (△). Données simulées par le modèle sans intégration de la croissance précoce pour le pois (-----) et le blé (- - -) et avec intégration de la croissance précoce pour un LAI total de fin d'utilisation de l'équation de la croissance précoce de 0,3 et 0,7 pour le pois (- - - - -) et le blé (———). Les barres verticales représentent l'écart-type des valeurs observées.....- 117 -

Figure 31 : Valeurs des RMSDP sur l'ensemble des 3 prélèvements de biomasse effectués après la croissance précoce en fonction du LAI total déterminant la fin de la croissance précoce. Pois (○), blé (△) et total (■). Anc. ver. : ancienne version du modèle ne prenant pas en compte l'équation de la croissance précoce.- 118 -

Figure 32 : Rendements en grains observés et simulés en fonction du LAI total en fin de phase précoce. Pois (□) et blé (■). Anc. ver. : ancienne version du modèle sans prise en compte de l'équation de la croissance précoce pour le blé (▨) et le pois (□). Les barres verticales représentent l'écart-type des rendements observés.- 119 -

Figure 33 : Indice de sensibilité de la biomasse en fin de phase végétative (kg ha^{-1}) et du rendement en grains (q ha^{-1}) aux deux paramètres de la croissance précoce, MS_0 (masse aérienne à la levée) et RGR (taux de croissance relatif). Indice de sensibilité principale (■) et totale, i. e. avec prise en compte des interactions (▨)..... - 122 -

Figure 34 : Sensibilité de la proportion de pois en fin de phase végétative (dans la biomasse totale), de la biomasse totale en fin de phase végétative et du rendement total en grains à des variations du RGR du pois et du blé. $MS_{0\text{blé}}$ fixé à 5,9 mg et $MS_{0\text{pois}}$ à 15,6 mg..... - 124 -

Figure 35 : Sensibilité aux variations de RGR des LERs totaux et partiels des rendements en grains (q ha^{-1}) du blé (■) et du pois (▨). a : variation du RGR du blé, avec $MS_{0\text{blé}}$, $MS_{0\text{pois}}$ et RGR_{pois} fixés à 5,9 mg ; 15,6 mg et $0,0115 \text{ mg mg}^{-1} \text{ }^\circ\text{Cj}^{-1}$. b : variation du RGR du pois, avec $MS_{0\text{blé}}$, $MS_{0\text{pois}}$ et $RGR_{\text{blé}}$ fixés à 5,9 mg ; 15,6 mg et $0,0080 \text{ mg mg}^{-1} \text{ }^\circ\text{Cj}^{-1}$ - 125 -

Figure 36 : Schéma de synthèse du modèle de la croissance précoce en lien avec la phase pré-levée (hétérotrophe) et les conséquences à la récolte. TT_{em} , temps thermique pour lever ($^\circ\text{Cj}$ depuis 50% de germination); CSM_{em} , masse spécifique des cotylédons à la levée (mg mm^{-2}); Rsr_{em} , quantité de réserves séminales restantes à la levée (% de réserves initiales); MS_0 , matière sèche aérienne à la levée (mg); RGR, taux de croissance relatif ($\text{mg mg}^{-1} \text{ }^\circ\text{Cj}^{-1}$). - 130 -

Figure 37 : Scénarios de conduite de semis dans les associations de culture en lien avec les paramètres de la croissance précoce. TT_{em} , durée de levée ($^{\circ}Cj$ depuis 50% de germination); MS_0 , matière sèche aérienne à la levée (mg); RGR, taux de croissance relatif ($mg\ mg^{-1}\ ^{\circ}Cj^{-1}$). =, équivalent; \nearrow , augmentation; \searrow , diminution par rapport à une pratique de semis conventionnelle. - 132 -

Figure 38 : Intégration possible du modèle de la croissance précoce avec des modèles de simulation de la levée (SIMPLE; Dürr et al., 2001) et de simulation des cultures associées. TT_{em} : durée de levée ($^{\circ}Cj$ depuis 50% de germination). MS_0 : masse aérienne sèche à la levée (mg), RGR: taux de croissance relatif ($mg\ mg^{-1}\ ^{\circ}Cj^{-1}$).- 136 -

Table des Tableaux

Tableau 1 : Liste non exhaustive d'associations de cultures à base de légumineuses (d'après Vandermeer 1989). - 5 -

Tableau 2 : Types d'associations rencontrés en Europe et objectifs de production. - 6 -

Tableau 3 : Composition des réserves séminales chez quelques cultures (D'après Bewley and Black, 1994; Royal Botanic Gardens Kew Seed Information Database (SID), 2008). - 15 -

Tableau 4 : Synthèse non exhaustive de travaux menés sur la croissance précoce et effet de l'augmentation du facteur étudié. - 21 -

Tableau 5 : Traits étudiés et espèces qui y sont associées. L'entrée verticale du tableau intègre les traits suivants : classe, masse sèche de la semence et type de levée. L'entrée horizontale du tableau intègre les légumineuses. - 27 -

Tableau 6 : Description des réserves séminales des espèces et variétés étudiées (D'après Abirached-Darmency et al., 2005; Gerhard Leubner Lab, 2012; Royal Botanic Gardens Kew Seed Information Database (SID), 2008). - 28 -

Tableau 7 : Caractéristiques des espèces pour l'étude de la phase pré-levée. - 31 -

Table 8 : Species and treatments used in Experiment 1 - 47 -

Table 9 : Estimated values of DM_0 and RGR (Experiment 1). RMSDP: root mean square deviation of the predictions, DM_{0m} : $DM_{0measured}$, DM_{0a} : $DM_{0adjusted}$, SE: standard error. For each treatment, DM_0 and RGR have different values when the effects of factors were significant. - 52 -

Table 10 : Equations used to predict values of DM_0 and RGR parameters. - 58 -

Table 11 : Sowing conditions in Experiment 2 and simulated DM_0 and RGR values for the durum wheat–alfalfa (Dw–A) and the durum wheat–pea (Dw–P) intercrops. Durations of emergence are calculated in °Cd from 50% germination. SE: standard error. Alfalfa sown at 0.3 cm (A0.3) and 3 cm (A3). Small seeded pea Champagne (Pc) and large seeded pea Standal (Ps). - 59 -

Tableau 12 : Essais au champ pour l'étude de la croissance précoce..... - 66 -

Tableau 13 : Ajustements de l'équation de la croissance précoce pour les essais au champ. MS_0 : $mg\ plante^{-1}$; RGR : $mg\ mg\ ^\circ Cj^{-1}$. SD : écart-type. RMSDP: Root Mean Square Error of the Predictions ($mg\ plante^{-1}$)..... - 72 -

Tableau 14 : Indices de calibration pour le paramétrage au champ du RGR. - 77 -

Tableau 15 : Associations d'espèces étudiées et leurs différentes conditions de semis retenues pour les simulations de la croissance précoce..... - 79 -

Tableau 16 : Paramètres et variables du modèle ($Tb_{germination}$: température de base de germination, $Tb_{cr_préc}$: température de base de croissance précoce, $TT_{50_germination}$: temps thermique pour 50% de germination depuis le semis, TT_{em} : temps thermique pour 80% de levée depuis 50% de germination). prof : profondeur de semis (cm), MS_{TT} : matière sèche aérienne au temps thermique TT, C1 : niveau faible de nutrition minérale, C4 : niveau élevé de nutrition minérale..... - 80 -

Tableau 17 : Récapitulatif des effets principaux de la masse de la semence (M) et de la profondeur de semis (P) en fonction des indices de sensibilité les plus forts au niveau faible de nutrition minérale (C1) et au niveau élevé (C4). Effets sur la biomasse de chaque espèce, la biomasse totale et les proportions de biomasse simulées à 25 jours après le semis..... - 84 -

Tableau 18 : Valeurs des paramètres de masse de semence (M) et de profondeur de semis (P) nécessaires pour atteindre les biomasses maximale et minimale simulées à 25 jours après le semis au niveau élevé de nutrition minérale. - 86 -

Tableau 19 : Gammes de variation des proportions de biomasses et des LAI simulés à 25 jours après le semis en fonction des conditions de semis au niveau faible de nutrition minérale (C1) et au niveau élevé (C4)..... - 87 -

Table 20 : Experimental treatments and durations of emergence. - 97 -

Table 21 : Aboveground biomass and proportions at the end of early growth for the two intercrops durum wheat – alfalfa and durum wheat – pea. SE: standard error (n = 3 or 4). N60, low nitrogen supply; N180 high nitrogen supply; Dw, durum wheat; A0.3, alfalfa sown at 0.3 cm; A3, alfalfa sown at 3 cm; Pc, small seeded pea cv. Champagne; Ps, large seeded pea cv. Standal. - 100 -

Table 22 : Growth rate for the two intercrops durum wheat – alfalfa and durum wheat – pea. D1, D2, D3: first, second and third sampling dates. N60, low nitrogen supply; N180 high nitrogen supply; Dw, durum wheat; A0.3, alfalfa sown at 0.3 cm; A3, alfalfa sown at 3 cm; Pc, small seeded pea cv. Champagne; Ps, large seeded pea cv. Standal. SE: standard error (n = 3 or 4). - 101 -

Tableau 23 : Traitements expérimentaux au champ. P: pois, B: blé. P50B50 : chaque espèce semée à 50% de sa densité en culture pure. - 114 -

Tableau 24 : Valeurs de MS₀ et RGR obtenues au champ. Entre parenthèses: écart-type. ... - 116 -

Tableau 25 : Gammes de variation des paramètres de la croissance précoce utilisées pour l'analyse de sensibilité. - 121 -

Thèse de Doctorat

Benoit Fayaud

Déterminants de la croissance précoce et impact sur les interactions entre espèces dans les associations de cultures à base de légumineuses

Résumé

Dans l'optique d'une meilleure prévision des performances des cultures associées à base de légumineuses, il est nécessaire d'accroître nos connaissances sur la mise en place de la compétition entre les espèces associées. Ainsi, la croissance précoce, de la levée jusqu'au début de la compétition, est une phase déterminante de la compétitivité initiale de chaque espèce. La croissance précoce serait fonction des traits de semence et de plantule, i. e. masse de la semence, type de levée (épigée ou hypogée) en relation avec les conditions de semis, i. e. durée de levée, disponibilité en éléments minéraux. Les objectifs de la thèse étaient (i) d'identifier et de modéliser les effets des facteurs déterminants de la croissance précoce en lien avec les traits de semence et plantule et les conditions de semis (ii) et d'évaluer les impacts de variations de la croissance précoce sur la suite du cycle. Les expérimentations réalisées ont permis de mettre en évidence et de modéliser les effets de la masse de la semence et du degré d'utilisation des réserves séminales (en fonction de la durée de levée) sur la croissance précoce. La nutrition minérale a eu un effet stimulant chez toutes les espèces étudiées. L'intégration de la croissance précoce dans un modèle de fonctionnement de l'association pois-blé (AZODYN-IC) a montré que des variations de la croissance précoce avaient des conséquences sur la biomasse et sur la proportion de chaque espèce en fin cycle. Ces impacts ont aussi été observés expérimentalement. Les résultats obtenus apportent des éléments pour prédire le fonctionnement des cultures associées et pour proposer des leviers afin d'orienter les performances de ces couverts.

Mots clés

Azote, croissance précoce, cultures associées, légumineuses, semis.

Abstract

In order to better predict the performances of legume-based intercrops, it is necessary to increase our knowledge on the onset of the competition between mixed species. Thus, early growth, from emergence to the beginning of competition, is a key step in determining initial competitive ability of each species. Early growth would depend on seed and seedling traits, i. e. seed mass, emergence (epigeal or hypogeal) in relation with sowing conditions, i. e. duration of emergence, nutrient availability. The objectives of this thesis were (i) to identify and model the effects of key factors impacting on early growth in relation with seed and seedling traits and sowing conditions (ii) and to assess the impacts of early growth variations on subsequent growth. Carried out experiments enabled analysing and modelling the effects of seed mass and of the degree of the emptying of seminal reserves (in relation with the duration of emergence) on early growth. Mineral nutrition had a stimulating effect for all studied species. The integration of early growth in a model simulating the functioning of a pea-wheat intercrop (AZODYN-IC) showed that variations in early growth impacted on the biomass and the proportion of each species at the end of the cycle. These impacts were also observed experimentally. Obtained results provide evidence to predict the functioning of intercrops and to propose technics to manage the performances of such systems.

Key Words

Nitrogen, early growth, intercrops, legume species, sowing.