



Analyse et modélisation du rôle de la compétition pour l'azote dans la régulation des adventices.

Laurène Perthame

► To cite this version:

Laurène Perthame. Analyse et modélisation du rôle de la compétition pour l'azote dans la régulation des adventices.. Agronomie. Université Bourgogne Franche-Comté, 2020. Français. NNT : 2020UBFCK049 . tel-03134045

HAL Id: tel-03134045

<https://theses.hal.science/tel-03134045>

Submitted on 8 Feb 2021

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.



THESE DE DOCTORAT DE L'ETABLISSEMENT UNIVERSITE BOURGOGNE FRANCHE-COMTE
PREPAREE A l'Institut National de Recherche pour l'Agriculture et l'Environnement
UMR 1347 Agroécologie

Ecole doctorale n°554
Ecole doctorale Environnements-Santé

Doctorat de Sciences agronomiques

Par

Mme Perthame Laurène

**Analyse et modélisation du rôle de la compétition pour l'azote dans
la régulation des adventices**

Thèse présentée et soutenue à Dijon, le 15 Décembre 2020

Composition du Jury :

M., Debaeke, Philippe	Directeur de recherche, INRAE, Toulouse	Rapporteur
Mme., Jullien, Alexandra	Professeure, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, Thiverval-Grignon	Rapporteur
M., Celette, Florian	Enseignant-chercheur, ISARA, Lyon	Examineur
Mme., Leborgne-Castel, Nathalie	Professeure, Université Bourgogne Franche-Comté, Dijon	Présidente du jury
M., Pinochet, Xavier	Docteur, Expert à la direction des opérations de recherche, Terres Inovia, Thiverval-Grignon	Examineur
Mme., Moreau, Delphine	Chargée de recherche, INRAE, Dijon	Directrice de thèse
Mme., Colbach, Nathalie	Directrice de recherche, INRAE, Dijon	Codirectrice de thèse

Cette thèse a bénéficié d'un financement sur contrat doctoral *via* l'école doctorale Environnements-Santé. Ce travail a été financé par l'Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement (INRAE), le projet CoSAC (ANR- 15-CE18-0007), le projet Casdar RAID (Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, avec la contribution financière du compte d'affectation spéciale 'Développement agricole et rural') et le projet Horizon 2020 ReMIX (N. 727217).

Remerciements

Tout d'abord, je tiens à remercier vivement mes deux encadrantes, Delphine Moreau et Nathalie Colbach, pour tout ce qu'elles m'ont apporté ces dernières années. J'ai beaucoup appris grâce à vous et je vous en remercie. Merci pour tous vos conseils prodigués toujours avec pédagogie et bienveillance, votre rigueur, votre disponibilité qui ont contribué à me soutenir et m'orienter pendant toute la réalisation de cette thèse. Je suis vraiment contente d'avoir vécu cette expérience à vos côtés. Delphine, je te remercie tout particulièrement pour ton enthousiasme et pour la confiance que tu m'as accordée, me laissant libre de gérer mes projets comme je le souhaitais.

Je remercie Philippe Debaeke et Alexandra Jullien d'avoir accepté d'être les rapporteurs de cette thèse ainsi que Julien Celette, Nathalie Leborgne-Castel et Xavier Pinochet d'en être les examinateurs. Merci de consacrer de votre temps pour évaluer ce travail.

Je remercie tous les membres de mon comité de pilotage pour leur expertise, leur disponibilité et pour leurs conseils : Philippe Gate, Guenaëlle Hellou, Marie-Hélène Jeuffroy, Gaëtan Louarn et Thibault Maillot. Vos remarques constructives m'ont permis de clarifier mon approche et de prendre du recul sur ce travail.

Un grand merci à toutes les personnes avec qui j'ai collaboré. En particulier, je remercie chaleureusement Annick Matejcek et Hugues Busset qui m'ont accompagnée pour mener à bien l'expérimentation en serre, une découverte pour moi. Merci pour vos conseils, votre implication, votre gentillesse et pour les Papadopoulos. Je remercie aussi l'équipe de la plateforme des serres pour leur assistance technique quotidienne durant l'expérimentation et Mickaël Lamboeuf pour les analyses d'image.

Merci à Sophie Brunel-Muguet pour le partage de données et les analyses d'échantillons, et plus généralement pour les échanges constructifs et bienveillants que l'on a pu avoir.

Merci à Thibault Maillot, pour son expertise en informatique et en algorithmique. Merci pour ta disponibilité, ta bonne humeur et tes scripts qui m'ont grandement simplifié la vie et qui ont permis d'aller au bout de ce travail.

Merci à Bertrand Omon pour les fructueux échanges que nous avons eus, sa disponibilité et l'intérêt qu'il a porté à ce travail qui a été une source de motivation pour moi.

Je tiens à remercier Marion Prudent qui a pris du temps pour m'aider à appréhender ce sujet de thèse au moment du concours et Emmanuelle Vennin qui a été ma référente à l'Université.

Enfin, je remercie chaleureusement Wilfried Queyrel, qui m'a initiée au monde des modèles de culture au détour d'un projet d'ingénieur. Ça a été un plaisir de travailler avec toi, et finalement, c'est de là que tout a commencé !

Je tiens ensuite à remercier les étudiants avec qui j'ai travaillé. Estelle Genottin, avec qui j'ai été initiée à l'encadrement de stage. Merci pour ton implication et ton excellent travail. Eva Austruy, Thomas Fayet, Quentin Girard et Alexandre Voillaume pour leur investissement et leur efficacité pour les enquêtes menées pour leur projet de dernière année d'école d'ingénieur. Dans ce cadre, je remercie Sylvie Granger et Jean-Philippe Guillemain de m'avoir permis de proposer ce projet et m'avoir accompagnée dans l'encadrement.

Un grand merci à l'équipe dijonnaise de l'Expérimentarium : Coralie, Robin, Sophie, Lionel. Merci de m'avoir initiée, toujours dans la bonne humeur, à la médiation scientifique sous toutes ses coutures et d'avoir permis toutes ces belles rencontres.

Je remercie également tous mes collègues du bâtiment Coste et de l'INRAE qui ont contribué à rendre le quotidien agréable. Merci pour les discussions dans le bureau, à la cantine ou au beer-time, pour les galettes, les repas de Noël, les tournages de films 4 étoiles et tous les autres bons moments. Merci à vous Emilien, Thomas, Mathieu, Mélinda, Julie, Kevin, Marthe, Alice, Auxence, Gwladys, Lucile, Séverin, Inès, Iheb, Ingild, Damien, Claude, et tous les autres. La liste serait trop longue pour tous vous citer mais cela ne diminue en rien la valeur que j'accorde à nos échanges.

Je tiens à remercier tout particulièrement Emeline, Jérémy, Benjamin, Romain, Olivia et Floriane avec qui j'ai passé le plus de temps, au travail et en dehors. Merci pour les soirées jeux, les fous rires, les « petits thés », les partages de plantes, les discussions artistiques, les anecdotes sur Sushi, Nimbus, Albus et Diabliesse sans oublier Poppy et Courgi... Merci pour tout.

Je tenais à glisser un mot pour Didier Dessus que je remercie pour ses cours de dessin de qualité au Conservatoire, et à tous les dessinateurs avec qui nous avons partagé notre passion pendant trois ans. Ces deux heures hebdomadaires étaient une véritable bouffée d'oxygène.

Merci à mes amies d'école, Domitille, Solenn et Amélie pour les escapades diverses et les madeleines. Merci à Chloé, mon amie de toujours.

Je remercie enfin ma famille pour m'avoir épaulée pendant ces trois années. Merci à mes parents, Catherine et Benoît, pour m'avoir donné le goût de la science, de l'art et de la lecture. Merci à ma grande sœur, Emeline, pour m'avoir donné le goût des bubble tea. Plus sérieusement, merci d'être présente et de me rassurer dès que j'en ai besoin. Merci à ma belle-famille pour leur soutien et leurs ravitaillements en mets divers et variés. Merci à Akli d'être toujours là pour moi. Merci pour ton soutien sans faille, tes conseils, ton écoute, ton sens de l'humour, et tout ce que nous partageons avec bonheur au quotidien depuis maintenant onze ans.

Table des matières

Remerciements	2
Liste des communications	10
Liste des tableaux	14
Liste des figures	17
Liste des annexes.....	20
Glossaire.....	21
Introduction générale. Pourquoi s'intéresser au rôle de l'azote dans la régulation biologique des adventices par compétition ?.....	23
Problématique.....	25
Chapitre 1. Problématique.....	27
1. Les adventices et leur gestion	27
1.1. Les adventices, bioagresseur et source de biodiversité	27
1.2. La gestion intégrée des adventices	27
2. Piloter les rapports compétitifs culture-adventice via l'azote.....	31
2.1. Les études au champ	31
2.2. Raisonner la quantité d'azote apportée	31
2.3. Raisonner le calendrier des apports.....	34
2.4. Raisonner la localisation des apports	34
2.5. Raisonner la forme d'azote apportée.....	35
2.6. Des conclusions contrastées	36
3. Pourquoi les modèles mécanistes sont-ils adaptés à l'étude du rôle de l'azote sur les rapports compétitifs culture-adventice ?	37
3.1. Les études factorielles	37
3.2. Les réseaux de parcelles agricoles et les essais systèmes	37
3.3. Les modèles mécanistes	38
4. Quels modèles pour étudier le rôle de l'azote dans les rapports compétitifs culture-adventice ?.....	40
4.1. Le modèle idéal	40
4.2. Les modèles qui peuvent remplir nos critères	41
5. Le modèle mécaniste FLORSYS.....	43
5.1. Les variables d'entrée.....	43
5.2. Le cycle de vie des plantes cultivées et adventices	43
5.3. Effet des techniques culturales	45

5.4. Des indicateurs de production, de nuisibilité et bénéfices apportés par les adventices.....	45
5.5. Domaine de validité	45
6. Les processus liés à la compétition pour l’azote à l’échelle de la plante.....	46
7. Objectifs et étapes de la thèse	47
Volet 1. Formalisation et paramétrage des processus clés liés à la nutrition azotée des plantes	51
Objectifs et démarches	53
Chapitre 2. Quantifying the nitrogen demand of individual plants in heterogeneous canopies: A case study with crop and weed species	57
1. Abstract.....	59
2. Introduction.....	59
3. Materials and methods	61
3.1. Controlled-environment experiments.....	61
3.2. Data analysis	63
4. Results.....	67
4.1. Is shoot nitrogen amount proportional to leaf biomass at optimal nitrogen nutrition?	67
4.2. Does light affect the relationship between shoot nitrogen amount versus leaf biomass at optimal nitrogen nutrition?.....	69
4.3. How does the relationship between shoot nitrogen amount and leaf biomass at optimal nitrogen nutrition vary among species?	69
4.4. Do other environmental conditions affect the relationship between shoot nitrogen amount and leaf biomass at optimal nitrogen nutrition?	71
4.5. Is leaf biomass a better variable than leaf area to estimate optimal plant shoot nitrogen amount independently of light environment?	72
5. Discussion	73
5.1. Shoot nitrogen amount is proportional to leaf biomass at optimal nitrogen nutrition	73
5.2. The relationship between shoot nitrogen amount and leaf biomass is relatively stable across growth environments	74
5.3. Shoot nitrogen amount per unit of leaf area at optimal nitrogen nutrition is more sensitive to light conditions.....	75
5.4. The relationship between shoot nitrogen amount and leaf biomass varies among species	75
5.5. Implications for crop modelling and management of heterogeneous canopies .	76

6. Conclusions.....	77
Chapitre 3. Morphological response of weed and crop species to nitrogen stress in interaction with shading	79
1. Abstract.....	79
2. Introduction.....	79
3. Materials and methods	80
3.1. Principle	80
3.2. Greenhouse experiments	81
3.3. Plant measurements.....	81
3.4. Nitrogen stress index.....	82
3.5. The species parameters of response to nitrogen stress.....	83
3.6. Linking response to nitrogen stress to species features.....	84
4. Results.....	84
4.1. Response of plant morphology to nitrogen stress	84
4.2. Did the response of plant morphology to nitrogen stress vary with shading? ...	85
4.3. Relations between species nitrogen responses and species features	88
5. Discussion.....	89
5.1. An original approach to quantify intrinsic species response to nitrogen stress..	89
5.2. Are our results consistent with literature?.....	90
5.3. Practical application: impact on field competition.....	91
6. Conclusions.....	92
Chapitre 4. Intégration de la compétition pour l'azote dans le modèle individu-centré FLORSYS.....	93
1. Principes d'intégration du module de compétition pour l'azote dans FLORSYS....	93
2. Détermination de trois paramètres manquants du module azote de FLORSYS (cRootN _s , SNUmax _s , Dminfix _s)	96
2.1. cRootN _s and SNUmax _s	97
2.2. Determination of parameter Dminfix _s for legume species	100
3. Synthesis of nitrogen-parameter values for experimented species and default values for non-experimented species.....	101
4. Discussion.....	102
4.1. Des processus simplifiés	102
4.2. Des simulations cohérentes avec la littérature	103
4.3. Un outil pour étudier les relations de compétition entre plantes.....	103

Conclusion du Volet 1	104
Volet 2. Expérimentations virtuelles pour analyser les effets de la fertilisation azotée et des paramètres des espèces cultivées et adventices	105
Objectifs et démarches	107
Chapitre 5. Which nitrogen fertilization techniques and crop traits promote biological weed regulation by competition?	109
1. Abstract	109
2. Introduction	109
3. Materials and methods	110
3.1. Description of the “virtual-field” FLORSYS model	110
3.2. Simulation plan	113
3.3. Statistics	116
4. Results	117
4.1. Sensitivity to nitrogen fertilization, initial soil organic nitrogen and maize variety	117
4.2. Sensitivity to maize parameters	121
4.3. Which weed species and parameters drove weed impacts in maize monocultures?	123
5. Discussion	125
5.1. A model-based approach to study the effects of nitrogen related factors on weeds	125
5.2. Are our results consistent with field observations?	126
5.3. Can nitrogen fertilization and maize traits contribute to weed management?	127
6. Conclusions	128
Conclusion du Volet 2	130
Volet 3. Optimiser les valeurs de techniques de fertilisation azotée et de paramètres liés à la nutrition azotée de la culture	131
Chapitre 6. Quelles valeurs optimales de techniques de fertilisation azotée et de traits liés à la nutrition azotée de la culture pour réguler les adventices par compétition pour l’azote ? Une étude de simulations.	133
1. Objectifs et démarches	133
2. Matériel et méthodes	135
2.1. Principe	135
2.2. Etape 1. Optimisation sur la date et la dose de l’apport d’azote	136
2.3. Etape 2. Optimisation sur les paramètres de culture	137

2.4. Algorithme d'optimisation itératif des lucioles.....	138
3. Résultats.....	140
3.1. Des doses d'azote élevées apportées précocement ou tardivement réduisent la perte de rendement due aux adventices.....	140
3.2. Les variétés de maïs les plus performantes combinent faible demande en azote, forte capacité de prélèvement et stabilité du SLA en réponse au stress azoté	142
3.3. Toutes les combinaisons optimales favorisent peu l'offre trophique pour les abeilles.....	143
4. Discussion.....	143
4.1. Nouveauté de la démarche	143
4.2. Les résultats sont-ils cohérents avec la littérature ?	144
4.3. Perspectives.....	145
Conclusion du Volet 3.....	146
Discussion générale	147
Chapitre 7. Discussion générale.....	149
1. Apports et originalités du travail : une approche pluridisciplinaire et multi-échelle	149
2. De nouvelles connaissances.....	151
2.1. Un formalisme générique pour caractériser la demande en azote à l'échelle de la plante quel que soit son environnement lumineux	151
2.2. Caractérisation de la diversité des comportements entre espèces vis-à-vis de l'azote.....	152
2.3. Le rôle de l'azote dans les rapports compétitifs culture-adventice	152
3. Contribution à la gestion durable des adventices au champ	154
3.1. Des outils pour améliorer les systèmes de culture	154
3.2. Quelles variétés et modalités de fertilisation azotée pour la gestion des adventices ?	157
4. Limites et perspectives.....	159
4.1. Evaluer le modèle.....	160
4.2. Inclure des règles de décisions	160
4.3. Tester davantage de scénarios	161
4.4. Intégrer des critères environnementaux, économiques et de faisabilité.....	161
4.5. Modéliser la compétition pour l'eau	162
5. Conclusion générale.....	163
Annexes	165

Annexe 1. Supplementary material Volet 1 - Chapitre 2	167
Annexe 2. Supplementary material Volet 1 - Chapitre 3	173
Annexe 3. Supplementary material Volet 2 – Chapitre 5	177
Annexe 4. Matériel supplémentaire Volet 3 – Chapitre 6.....	183
Annexe 5. Integrating plant-plant competition for nitrogen into a 3D individual-based model simulating the effects of cropping systems on weed dynamics	185
1. Introduction.....	187
2. Material and methods.....	188
2.1. The current FLORSYS structure.....	188
2.2. The principles of introducing plant nitrogen nutrition and competition into FLORSYS	189
2.3. Simulation plan	190
3. Results.....	191
3.1. Integrating nitrogen nutrition into FLORSYS	191
3.2. The particular case of legume species.....	196
3.3. Occasional processes.....	197
3.4. Integrating the effects of pedoclimate and management practices	197
3.5. Parameterizing a range of crop and weed species.....	197
3.6. Output variables	198
3.7. Examples of simulation.....	198
4. Discussion	202
4.1. The first mechanistic cropping system model focusing on weeds that simulates plant-plant competition for nitrogen	202
4.2. Several simplifying assumptions in accordance with the domain of use of FLORSYS	202
4.3. Predictions are consistent with literature	203
4.4. A valuable tool to assess nitrogen competition effects	203
5. Conclusions.....	204
6. Acknowledgments.....	205
7. References.....	205
8. Supplementary material	229
Annexe 6. Fiche Expérimentarium.....	231
Références bibliographiques	233
Références bibliographiques	235

Liste des communications

Articles

→ Revues internationales à comité de lecture

Perthame L., Moreau D., Maillot T., Colbach N. (in preparation). Which nitrogen fertilization techniques and crop traits promote biological weed regulation by competition? *Field Crops Research*.

Perthame L., Colbach N., Busset H., Matejcek A., Moreau D. (in preparation). Morphological response of weed and crop species to nitrogen stress in interaction with shading. *Weed Research*.

Moreau D., Pointurier O., **Perthame L.**, Beaudoin N., Villerd J., Colbach N. (in revision). Integrating plant-plant competition for nitrogen into a 3D individual-based model simulating the effects of cropping systems on weed dynamics. *Field Crops Research*.

Perthame L., Colbach C., Brunel-Muguet S., Busset H., Lilley J.M., Matejcek A., Moreau D. (2020). Quantifying the nitrogen demand of individual plants in heterogenous canopies: A case study with crop and weed species. *European Journal of Agronomy*, 119.

→ Revues nationales sans comité de lecture

Moreau D., **Perthame L.**, Colbach N. (sous presse). La compétition pour les ressources entre plantes : des clés pour choisir les cultures et variétés pour contrôler les adventices. *Innovations Agronomiques*.

Da Cunha Lobo M., Dusacre C., Foussard L., Graillat M., **Perthame L.**, Petit M.-A., Pitrois L., Thiret B., Guillemain J.-P. (2017). Trois jours au cœur du COLUMA 2016. *Phytoma*. 703:8-10.

Da Cunha Lobo M., Dusacre C., Foussard L., Graillat M., **Perthame L.**, Petit M.-A., Pitrois L., Thiret B., Guillemain J.-P. (2017). Débat : quel désherbage des cultures dans dix ans ? *Phytoma*. 703:11-12.

Présentations à des congrès

→ Congrès internationaux

Perthame L., Moreau D., Maillot T., Colbach N. 1-4 septembre 2020. Which nitrogen fertilization techniques and crop traits promote weed biological regulation by competition? *Proceedings XVIe ESA*, Séville, Espagne, 110. (Oral)

Moreau D., Pointurier O., **Perthame L.**, Beaudoin N., Villerd J., Colbach N. 1-4 septembre 2020. Integrating plant-plant competition for nitrogen into a 3D individual-based model simulating the effects of cropping systems on weed dynamics. *Proceedings XVIe ESA*, Séville, Espagne, 36-37. (Oral)

Perthame L., Moreau D., Maillot T., Colbach N. 3-5 février 2020. Which nitrogen fertilization techniques and crop traits to promote biological weed regulation by competition? *Second International Crop Modelling Symposium iCropM 2020*, Montpellier, France, 87-88. (Oral)

Perthame L., Petit S., Colbach N. 27-31 août 2018. Cropping Systems for Driving Biological Regulation of Weeds. A Simulation Study of Seed Predation by Carabids. *XV^e European Society for Agronomy Congress*, Genève, Suisse, 154. (Poster)

Perthame L., Petit S., Colbach N. 17-21 juin 2018. Does seed predation by carabids contribute to biological weed control? A simulation study. *18th European Weed Research Society Symposium*, Ljubljana, Slovénie, 282. (Poster)

→ Autres conférences

Perthame L., Colbach N., Maillot T., Moreau D. 29-30 janvier 2020. La régulation des adventices dans les systèmes de culture moins dépendants des herbicides : quels rôles de la fertilisation azotée et des caractéristiques variétales ? *Phloème 2020. ARVALIS Institut du Végétal*, Paris, France, 213-214. (Oral).

Moreau D., Basset A., Colbach N., Cordeau S., Harzic N., Labreuche J., Maillot T., **Perthame L.**, Pointurier O., Queyrel W., Vioix J.-B., Voisin A.-S. 3-5 décembre 2019. Valoriser la diversité cultivée pour réguler les adventices : le projet CASDAR RAID. In *"24^{eme} conférence du COLUMA - journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes"*, Orléans, France, 9p. (Poster)

Perthame L., Colbach N., Moreau D. 30 avril 2019. Comment estimer la demande en azote à l'échelle de la plante dans des couverts hétérogènes. *8^{ème} Journée des doctorants de l'UMR Agroécologie*, Dijon, France. (Oral)

Perthame L., Colbach N., Moreau D. 31 janvier-1^{er} février 2019. Enfin une méthode pour estimer le statut azoté à l'échelle de la plante dans des couverts hétérogènes ! In: N. Colbach, F. Angevin, C. Bockstaller, B. Chauvel, C. Denieul, D. Moreau, B. Omon, D. Pellet, A. Rodriguez, L. Trannoy, S. Volan & F. Vuillemin, editors. *Gestion des adventices dans un contexte de changement – Séminaire CoSAC*, Paris, France, 57-59. (Oral)

Perthame L., Moreau D., Colbach N. 14-15 juin 2018. Effets de la fertilisation azotée et du choix des espèces/variétés semées sur l'assemblage des communautés. Comment les optimiser pour favoriser la régulation biologique des adventices dans des systèmes de culture durables ? *Forum des Jeunes Chercheurs*, Besançon, France. (Poster)

Perthame L., Moreau D., Colbach N. 15 mai 2018. Effets de la fertilisation azotée et du choix des espèces/variétés semées sur l'assemblage des communautés. Comment les optimiser pour favoriser la régulation biologique des adventices dans des systèmes de culture durables ? *7^{ème} Journée des doctorants de l'UMR Agroécologie*, Dijon, France. (Poster)

Perthame L., Petit S., Colbach N. 26 janvier 2018. Modélisation de la prédation des graines adventices par les carabes dans les systèmes agroécologiques. In: N. Colbach, F. Angevin, C. Bockstaller, B. Chauvel, C. Denieul, D. Moreau, B. Omon, D. Pellet, A. Rodriguez, L. Trannoy, S. Volan & F. Vuillemin, editors. *Gestion des adventices dans un contexte de changement – Assemblée générale projet de recherche ANR CoSAC*, Paris, France. (Oral)

Médiation scientifique

→ Ateliers

Perthame L., Colbach N., Moreau D. Expérimentarium – de jeunes chercheurs à la rencontre d’élèves du primaire au lycée et du grand public. L’azote pour contrôler la croissance des mauvaises herbes. (59 heures) (Annexe 6).

- 8^{ème} édition de la Nuit des Etudiants. 28 novembre 2019. Musée des Beaux-Arts, Dijon, France.
- Expérimentarium en vadrouille. 26 novembre 2019. Lycée professionnel des Métiers François Mitterrand, Château-Chinon, France.
- Expérimentarium en vadrouille. 7-8 octobre 2019. Lycée agricole La Barotte, Châtillon-sur-Seine, France.
- Nuit européenne des chercheur.e.s, « Vous aussi, entrez dans l’enquête ! ». 27 septembre 2019. Campus Universitaire, Dijon, France.
- Festival des Expérimentariums. 16-18 mai 2019. Collège de l’Arc, Maison des Jeunes et de la Culture, Musée des Beaux-Arts, Maison natale de Pasteur, Dole, France.
- Finale du concours « Faites de la science ». 10 avril 2019. Campus Universitaire, Dijon, France.
- Rencontres scolaires du CM2 au BTS. Novembre 2018- novembre 2019. Centre des Sciences du Goût et de l’Alimentation, Dijon, France.

→ Vidéo

Dahalani Z., Gallibour M., Pham-Van Cloé, Philips M. (réalisation). Laurène Perthame, chercheuse en agronomie, présente ses travaux de recherche. Université de Bourgogne, 2019-2020. Vidéo YouTube, 3’31’’. https://www.youtube.com/watch?v=7mvw_zEN1JE
Travail réalisé dans le cadre d’un module encadré par Guy Dubreuil, en Master 1 « Sciences de l’Information et de la Communication » option Médias.

→ Podcast radio

Made in Franche-Comté, émission de radio. Moins d’engrais pour les mauvaises herbes. Animée par Jérémy Querenet. Diffusée le 12 février 2019. France Bleu Besançon, 2’33’’. <https://www.francebleu.fr/emissions/made-franche-comte/besancon/moins-d-engrais-pour-les-mauvaises-herbes>

Enseignement

TD-cours intégrés *Analyse de données* : L1 SVTE Université de Bourgogne (octobre 2018-janvier 2019) (30h).

- Statistiques descriptives
- Probabilités
- Variable aléatoire, lois de distribution
- Principe d'un test statistique

TP *Biodiversité et Histoire Naturelle* L1 SVTE Université de Bourgogne (mars-avril 2019) (34h).

- Identification d'escargots et caractérisation de leur habitat (sur le terrain)
- Identification de micro mammifères et caractérisation de leur habitat (en laboratoire)

Encadrement

Austruy E., Fayet T., Girard Q., Voillaume A. (2020). Impacts de la disponibilité en azote du sol sur les communautés végétales : la fertilization azotée comme levier de gestion des cortèges adventices. Enquêtes de terrain, Projet ingénieur ayant donné lieu à la rédaction d'un rapport, AgroSup Dijon. Commanditaire, taux d'encadrement 50%.

Genottin E. (2018) Analyse comparative de deux espèces végétales : cultivée et adventice, à une limitation en azote, stage de fin d'étude IUT ayant donné lieu à la rédaction d'un rapport, Université de Bordeaux, Site de Périgueux. Co-encadrante (avec D. Moreau), taux d'encadrement 75%.

Liste des tableaux

Chapitre 1. Problématique

Table 1: Leviers techniques relevant de la protection intégrée des cultures et leurs effets pour la gestion des adventices, en lien avec leur cycle de vie.....	30
Table 2 : Impact de modifications des quantités d'azote apportées au champ sur les relations de compétition entre culture et adventices....	32
Table 3 : Modifications du calendrier des apports d'azote (N) au champ et impact sur les relations de compétition entre culture et adventices.	34
Table 4 : Modifications de la localisation des apports d'azote (N) au champ et impact sur les relations de compétition entre culture et adventices.	35
Table 5 : Modifications de la forme d'azote (N) apporté au champ et impact sur les relations de compétition entre culture et adventices..	36
Table 6 : Brève synthèse des avantages et inconvénients des différentes approches expérimentales permettant d'étudier le rôle de l'azote sur les rapports compétitifs culture-adventice (d'après Colbach <i>et al.</i> (2020c)).	38
Table 7 : Critères de sélection du modèle pour comprendre et piloter les rapports de compétition entre cultures et adventices via l'azote (section 4.1 de ce chapitre).	42

Chapitre 2. Quantifying the nitrogen demand of individual plants in heterogeneous canopies: A case study with crop and weed species

Table 8: Details of the experiments performed in greenhouse in Dijon (France). Plants were grown under four or five nitrogen (N) treatments. <i>Triticum aestivum</i> and <i>Polygonum aviculare</i> were grown under two light treatments (unshaded or shaded).....	62
Table 9: Description of the experiments from literature or prior experiments used to study the stability to environmental conditions of the relationship between shoot nitrogen amount and leaf biomass at optimal nitrogen nutrition.....	67
Table 10: Analysis of variance of shoot nitrogen amount to leaf biomass ratio as a function of species, light treatment and their interaction.....	69
Table 11: Slope of the linear relationship linking shoot nitrogen amount to leaf biomass at optimal nitrogen nutrition.....	71
Table 12: Analysis of variance of shoot nitrogen amount to leaf area ratio as a function of species, light treatment and their interaction.....	73

Chapitre 3. Morphological response of weed and crop species to nitrogen stress in interaction with shading

Table 13: Details of the experiments performed in greenhouse in Dijon (France). Plants were grown under four or five nitrogen treatments and two light treatments: unshaded (100% of incident light available to plants) or shaded. Grey cases indicate species that were grown only in unshaded treatment.....	82
Table 14: $\log_n$ -transformed values of specific leaf area fitted versus the nitrogen stress index and light treatment, except for <i>F. arundinacea</i> analysed only in unshaded treatment.	85
Table 15: $\log_n$ -transformed values of leaf biomass ratio fitted versus the nitrogen stress index and light treatment, except for <i>F. arundinacea</i> analysed only in unshaded treatment.	86

Table 16: log _n -transformed values of height fitted versus the nitrogen stress index, log _n -transformed values of shoot biomass (Bsh in g) and light treatment.	86
Table 17: Response of two parameters (response of specific leaf area to nitrogen stress and response of leaf biomass to nitrogen stress) to species features (Ellenberg-N number and species type).....	89

Chapitre 4. Intégration de la compétition pour l'azote dans le modèle individu-centré FLORSYS

Table 18 : Les sept paramètres ajoutés au module de croissance de FLORSYS lors de l'introduction de la compétition pour l'azote entre plantes.....	96
Table 19: Overview of the experiments used to calculate cRootNs and SNUmaxs.....	98
Table 20: Values per species of the parameter cRootNs reflecting the response of root nitrogen concentration to plant nitrogen stress ($R^2=0.95$).	99
Table 21: Values per species of the parameter SNUmaxs, reflecting the maximum amount of nitrogen that 1 g of root biomass can take up per day.....	100
Table 22: Values of the parameter Dminfix _s , the minimal date to start N ₂ fixation, for seven legume species.....	101
Table 23: Values for the six species-specific nitrogen parameters for experimented species..	102
Table 24: Method to estimate nitrogen parameter values for non-experimented species.	102

Chapitre 5. Which nitrogen fertilization techniques and crop traits promote biological weed regulation by competition?

Table 25: Key species parameters for nitrogen nutrition..	114
Table 26: Range of variation of nitrogen fertilization techniques, initial soil organic nitrogen and maize variety that were used to evaluate their influence on weed-impact indicators.	115
Table 27: Percentage of total variance of yield and weed-impact indicators explained by simulation factors.....	119
Table 28: Variation of potential yield and weed-impact indicators in response to nitrogen fertilization techniques, initial soil organic nitrogen and maize variety..	121
Table 29: Percentage of total variance of yield, species richness and weed harmfulness indicators explained by simulation factors.....	122
Table 30: Variation of potential yield, species richness and weed harmfulness indicators in response to modification of maize parameters related to nitrogen nutrition.	123

Chapitre 6. Quelles valeurs optimales de techniques de fertilisation azotée et de traits liés à la nutrition azotée de la culture pour réguler les adventices par compétition pour l'azote ? Une étude de simulations.

Table 31 : Les trois paramètres liés à la nutrition azotée du maïs influençant le plus sa productivité et les indicateurs d'impacts des adventices (identifiés par analyse de sensibilité au Volet 2).....	138
Table 32 : Classes de combinaisons optimales de dose et date de l'apport azoté pour le profil « productiviste ».....	141

Table 33 : Classes de combinaisons optimales de paramètres pour le profil « productiviste »..	
.....	143

Chapitre 7. Discussion générale

Table 34 : Conseils issus des simulations de monoculture de maïs en Aquitaine pour adapter le système de culture, en adaptant la fertilisation azotée (N) et le choix de variété de maïs, pour atteindre les objectifs de gestion des adventices selon deux profils d'agriculteurs.	157
---	-----

Liste des figures

Chapitre 1. Problématique

Figure 1 : Cycle de vie des adventices annuelles en interaction avec le milieu : ressources (lumière, eau et nutriments azote N, phosphore P et potassium K), température (T°), humidité (H), structure du sol.....	29
Figure 2 : Schéma de la structure d'un modèle de simulation mécaniste (vert clair), outil qui permet de répondre à des objectifs (vert foncé). Des analyses qui peuvent être réalisées avec le modèle sont indiquées en bleu.	39
Figure 3 : Présentation générale du modèle FLORSYS qui simule le développement et la croissance des cultures et des adventices à partir du système de culture, de la météo et du sol, avec une représentation mécaniste des processus biophysiques en 3D individu-centré et avec un pas de temps journalier (Colbach <i>et al.</i> , 2019b).....	43
Figure 4 : Représentation simplifiée des stades et processus spatio-temporels dans le modèle FLORSYS.....	44
Figure 5 : Représentation des processus, résultantes et paramètres (encadrés) caractérisant la nutrition azotée d'une plante cultivée (en vert) et adventice (en rouge) et la compétition pour l'azote lorsque la quantité d'azote du sol (N sol) est limitante.	46
Figure 6 : Représentation de l'objectif final de la thèse (en orange) et des étapes pour l'atteindre. Les questions de recherche (en vert clair) sont décomposées en trois volets qui font appel à plusieurs méthodologies (en vert foncé) à différentes échelles.	49
Figure 7 : Positionnement du volet 1, qui regroupe trois chapitres, parmi les trois volets de la thèse qui permettent d'atteindre l'objectif final de la thèse (en orange).	54
Figure 8 : Représentation des processus, résultantes et paramètres (encadrés) qui entrent en jeu lors de la compétition pour l'azote (N) entre plantes (adventice en rouge et culture en vert) et qui dépendent des traits des espèces et de la quantité d'azote du sol (N sol).	54

Chapitre 2. Quantifying the nitrogen demand of individual plants in heterogeneous canopies: A case study with crop and weed species

Figure 9 : Method to identify the critical soil nitrogen concentration at each sampling date for <i>Geranium molle</i> in unshaded treatment..	65
Figure 10 : Relationship between shoot nitrogen amount (N_{sh}) and leaf biomass (B_L) at optimal nitrogen nutrition for different species grown in unshaded (●) and shaded treatment (▲).....	68
Figure 11 : (A) (B) Shoot nitrogen amount to leaf biomass ratio, (C) (D) shoot nitrogen amount to leaf area ratio, (E) (F) specific leaf area, (G) (H) leaf area and (I) (J) leaf biomass for plants at optimal nitrogen nutrition for two species grown in unshaded and shaded treatment..	70
Figure 12 : Relationship between shoot nitrogen amount (N_{sh}) and leaf biomass (B_L) at optimal nitrogen nutrition for three crop species at vegetative stage grown in unshaded (●) and shaded treatment (▲) in our experiments..	72
Figure 13 : Leaf to shoot biomass ratio per species..	76

Chapitre 3. Morphological response of weed and crop species to nitrogen stress in interaction with shading

Figure 14: Relationship between $\log_n$ -transformed values of specific leaf area and nitrogen stress index for different species grown in unshaded (red) and shaded treatment (blue).. 87

Figure 15: Relationship between $\log_n$ -transformed values of leaf biomass ratio and nitrogen stress index for different species grown in unshaded (red) and shaded treatment (blue). 88

Chapitre 4. Intégration de la compétition pour l'azote dans le modèle individu-centré FLORSYS

Figure 16 : Représentation des interactions souterraines entre plantes dans FLORSYS..... 93

Figure 17 : Aperçu du nouveau module de croissance des plantes de FLORSYS, intégrant la compétition pour la lumière et pour l'azote (N)..... 95

Chapitre 5. Which nitrogen fertilization techniques and crop traits promote biological weed regulation by competition?

Figure 18 : Positionnement du volet 2 parmi les trois volets de la thèse qui permettent d'atteindre l'objectif final de la thèse (en orange) avec une approche modélisation. 107

Figure 19: Correlation circles of Principal Component Analysis (PCA) of indicators of crop yield (actual and potential), weed harmfulness (field infestation, weed seed production, crop yield loss due to weeds) and weed benefits (bee food offer, weed species richness) varying with fertilization techniques, initial soil nitrogen content and maize variety.. 118

Figure 20: (A) (B) Weed harmfulness, (C) (D) weed benefits and (E) potential yield indicators for the three maize varieties. 120

Figure 21: Weed species (in EPPO codes) and species parameters that explain weed harmfulness and biodiversity, irrespective of cropping system.. 125

Figure 22: Schematic representation of the effect of nitrogen (N) stress on crop aboveground morphology of two maize varieties (blue and green, which differs only for this trait value) and how it affects maize competitive ability for light then weed harmfulness..... 127

Chapitre 6. Quelles valeurs optimales de techniques de fertilisation azotée et de traits liés à la nutrition azotée de la culture pour réguler les adventices par compétition pour l'azote ? Une étude de simulations.

Figure 23 : Positionnement du volet 3 parmi les trois volets de la thèse qui permettent d'atteindre l'objectif final de la thèse (en orange) avec une approche modélisation. 134

Figure 24 : Schéma des étapes de la procédure itérative d'optimisation qui consiste en des allers-retours entre FLORSYS et l'algorithme d'optimisation. 135

Figure 25 : Exemple d'un front de Pareto des solutions optimales qui maximisent les variables de sortie 1 et 2. 136

Figure 26 : Représentation schématique d'une série d'optimisation (en orange) pour un profil d'agriculteur dans laquelle sont effectuées x itérations.. 140

Figure 27 : Front de Pareto constitué des doses et dates d'apport azoté optimales pour le profil « productiviste »..... 141

Figure 28 : Front de Pareto constitué des paramètres optimaux pour le profil « productiviste ».	142
--	-----

Chapitre 7. Discussion générale

Figure 29 : Liens entre les disciplines mobilisées au cours de la thèse en suivant une approche de modélisation mécaniste pour mieux comprendre les effets de la fertilisation azotée (N) et des traits liés à la nutrition azotée de la culture sur la régulation des adventices.	149
Figure 30 : Représentation des interactions entre plantes en réponse à des modifications de fertilisation azotée et de traits liés à la nutrition azotée de la culture dans le cas de la monoculture de maïs en Aquitaine.	153
Figure 31 : Trois méthodes d'utilisation de FLORSYS pour concevoir des systèmes de culture innovants via une amélioration pas-à-pas d'un système de culture initial.	156
Figure 32 : Perspectives de travail avec le modèle FLORSYS complété avec la compétition pour l'azote (en italique).	159

Liste des annexes

Annexe 1	Supplementary material Volet 1 - Chapitre 2.....	167
Annexe 2	Supplementary material Volet 1 - Chapitre 3.....	173
Annexe 3	Supplementary material Volet 2 – Chapitre 5.....	177
Annexe 4	Matériel supplémentaire Volet 3 – Chapitre 6.....	183
Annexe 5	Integrating plant-plant competition for nitrogen into a 3D individual-based model simulating the effects of cropping systems on weed dynamics.....	185
Annexe 6	Fiche Expérimentarium.....	231

Glossaire

Adventices	Plantes qui poussent dans un champ cultivé sans y avoir été semées intentionnellement cette année-là (Schabol, 1767).
Agroécologie	« Application des concepts et principes de l'écologie pour l'étude, la conception et la gestion d'agroécosystèmes durables » (Altieri, 2000).
Agroécosystème	« Ensemble des rapports entre le milieu ambiant et entre les cultures et les techniques de production agricole » (Encyclopédie Universalis).
Agronomie	« L'agronomie a pour objet d'étude premier le champ cultivé, considéré à la fois comme objet physique et comme objet d'application d'un raisonnement : celui des techniques par un agriculteur. » (Doré, 2006).
Agronomie systémique	« Manière de faire l'agronomie » qui « vise à prendre en charge la question de la gestion des champs cultivés dans leur globalité » (Doré and Meynard, 2006).
Algorithme d'optimisation	Cherche les combinaisons optimales parmi un ensemble admissible de valeurs d'entrée (paramètres et/ou variables) pour atteindre un objectif (maximiser ou minimiser une ou plusieurs variables de sortie) (Blanco, 2020).
Analyse de sensibilité globale	Permet d'établir un classement des variables ou paramètres d'entrées du modèle en fonction de leur impact sur les sorties du modèle en prenant en compte les interactions entre variables d'entrées (Saltelli <i>et al.</i> , 2008).
Aptitude à la compétition	Caractérisée par l'effet compétitif (capacité de la plante à capter les ressources disponibles et ainsi entraver la croissance des autres plantes) et la réponse à la compétition (capacité de la plante à croître en réponse à une baisse de la disponibilité en ressources liée à la captation par les plantes voisines) (Goldberg, 1990).
DECIFLORSYS	Outil d'aide à la décision développé à partir du modèle FLORSYS (Colas <i>et al.</i> , 2020).
Ecologie	« Science qui étudie les rapports entre les organismes et le milieu où ils vivent » (Encyclopédie Universalis).
Ecophysiologie	« Branche de l'écologie qui a pour objet d'analyser le fonctionnement de l'organisme individuel dans le cadre des contraintes que lui impose son milieu, afin de comprendre son adaptation à ces contraintes et de déterminer sa capacité à survivre lorsqu'elles changent » (Encyclopédie Universalis).

FLORSYS	Modèle mécaniste individu-centré qui simule l'effet des systèmes de culture, du pédoclimat et des traits des espèces sur la dynamique des adventices (Colbach <i>et al.</i> , 2020a; Moreau <i>et al.</i> , in revision).
Itinéraire technique	“Combinaison logique et ordonnée de techniques qui permettent de contrôler le milieu et d'en tirer une production donnée” (Sebillotte, 1974).
Modèle	« Représentation simplifiée, relativement abstraite, d'un processus, d'un système, en vue de le décrire, de l'expliquer ou de le prévoir » Dictionnaire de l'environnement.
Modèle mécaniste	Fondé sur des sous-modèles qui sont des propositions d'explication des processus biologiques ou physiques (Colbach, 2006; Colbach, 2010).
Nitrophile	Espèces trouvées préférentiellement dans les habitats riches en azote (Ellenberg, 1974)
Oligotrophe	Espèces trouvées préférentiellement dans les habitats pauvres en azote (Ellenberg, 1974)
Protection intégrée des cultures	« La protection intégrée est la prise en considération attentive de toutes les méthodes de protection des plantes disponibles et, par conséquent, l'intégration des mesures appropriées qui découragent le développement des populations d'organismes nuisibles et maintiennent le recours aux produits phytopharmaceutiques et à d'autres types d'interventions à des niveaux justifiés des points de vue économique et environnemental, et réduisent ou limitent au maximum les risques pour la santé humaine et l'environnement. » Extrait de l'article 3 de la Directive 2009/128/CE.
Stock semencier	Ensemble des semences viables dans le sol et à la surface du sol (Saatkamp <i>et al.</i> , 2014).
Système de culture	“L'ensemble des modalités techniques mises en oeuvre sur des parcelles cultivées de manière identique”. Il est caractérisé par : - La nature des cultures - Leur ordre de succession - Les itinéraires techniques appliqués à celles-ci. » (Sebillotte, 1990).
Trait	Caractéristique biologique mesurable à l'échelle de la plante (Violle <i>et al.</i> , 2009).

Introduction générale. Pourquoi s'intéresser au rôle de l'azote dans la régulation biologique des adventices par compétition ?

Les adventices, plantes qui poussent dans un champ cultivé sans y avoir été semées intentionnellement cette année-là (Schabol, 1767), sont les bioagresseurs qui impactent le plus les cultures (Oerke, 2006). Notamment en raison de la compétition pour les ressources (lumière, azote, eau) qu'elles exercent vis-à-vis de la culture, elles sont à l'origine d'importantes baisses de rendement et de la qualité des récoltes. Les adventices sont cependant importantes pour la biodiversité dans les milieux cultivés car elles sont la principale source de biodiversité végétale sauvage et elles constituent un habitat et une source de nourriture pour de nombreuses composantes biotiques (pollinisateurs, vers de terre, arthropodes, fourmis, oiseaux) (Petit *et al.*, 2011). Cette dualité des adventices doit être prise en considération pour leur gestion.

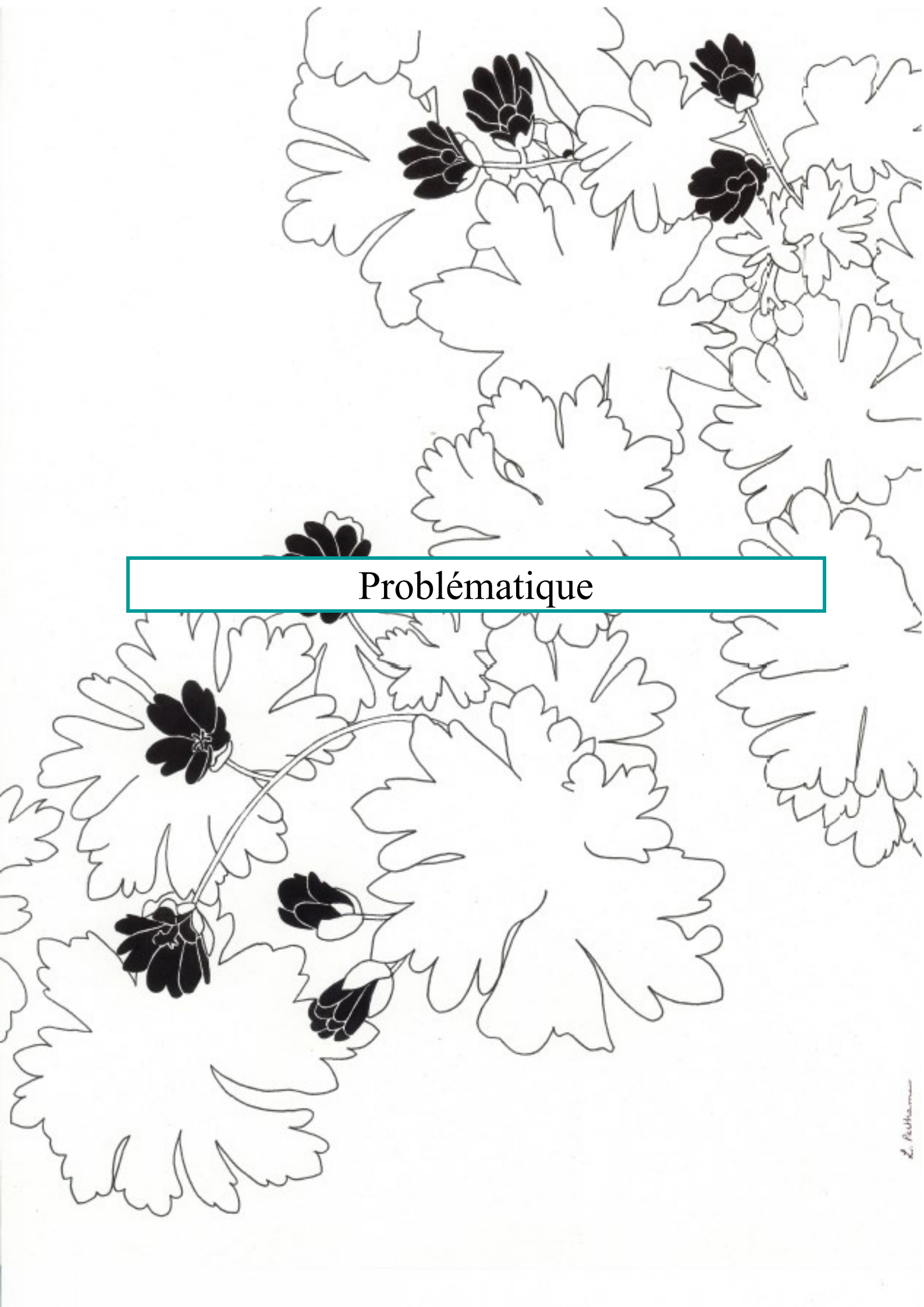
La lutte chimique contre les adventices est la technique curative la plus efficace et la plus utilisée aujourd'hui dans l'agriculture européenne (Munier-Jolain *et al.*, 2008). Cependant, le secteur de l'agriculture doit diminuer ses impacts environnementaux. Il s'agit notamment de réduire l'utilisation des herbicides (Plan Ecophyto, 2018), d'une part pour des raisons sanitaires (Waggoner *et al.*, 2013) et environnementales, les herbicides étant les principaux polluants des eaux de surface et souterraines en Europe (Croll, 1991; Haarstad and Ludvigsen, 2007) et en France (<https://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/>). D'autre part, les phénomènes de résistance des adventices aux herbicides sont de plus en plus fréquents (Davis and Frisvold, 2017), conduisant à des impasses techniques en matière de gestion des adventices. Cette réduction de l'utilisation d'herbicides pourrait entraîner le développement d'une flore adventice résiduelle dans les parcelles agricoles. Parallèlement, l'azote constitue un élément essentiel à la croissance des plantes car il est un des constituants des protéines et prend part à la photosynthèse. Cependant, il est devenu indispensable de réduire l'utilisation des engrais azotés minéraux qui sont à l'origine de pollutions de l'air, des eaux et des sols et d'une diminution de la biodiversité (Sutton *et al.*, 2011; Plan Energie Méthanisation Autonomie Azote, 2012). Ainsi, alors que la lumière est souvent considérée comme la principale ressource pour laquelle plantes cultivées et adventices sont en compétition (Wilson and Tilman, 1993; Perry *et al.*, 2003) dans les systèmes de culture intensifs tempérés, la compétition pour l'azote pourrait jouer un rôle accru.

Dans ce contexte de moindre dépendance aux intrants chimiques, il est intéressant d'analyser le bénéfice qui serait obtenu par des modifications de fertilisation azotée, comme levier pour moduler les rapports compétitifs entre plantes, et en particulier favoriser la croissance des cultures au détriment des adventices. Les expérimentations mises en place pour tester l'effet de modalités de fertilisation azotée (date, dose, emplacement de l'apport, forme de l'azote) sur les adventices donnent parfois des conclusions contradictoires. Par exemple, une augmentation de la quantité d'azote apporté favorise parfois la culture (Iqbal and Wright, 1997; Berger *et al.*, 2007; Wang *et al.*, 2019), parfois les adventices (Ditomaso, 1995; Iqbal and Wright, 1997; Singh *et al.*, 2017). En plus, ces études sont souvent limitées à quelques années d'expérimentations et à un contexte pédoclimatique et floristique particulier (Pennings *et al.*, 2005). Or, le stock de graines adventices dans le sol peut entraîner des nuisibilités sur le long terme, les graines pouvant être dormantes pendant plusieurs années (Lewis, 1973). En outre, les effets des techniques sur la dynamique des adventices peuvent être très variables selon la situation de production (Aubertot and Robin, 2013). Il est donc difficile d'en tirer des recommandations à destination de la profession agricole, adaptées à la situation de production et aux contraintes et objectifs de l'agriculteur.

Par ailleurs, les traits des plantes liés à la nutrition azotée affectent leur capacité à prélever l'azote et à le valoriser pour leur croissance (Violle *et al.*, 2009). Ainsi, choisir les variétés cultivées en fonction de ces traits pourrait également offrir un levier pour piloter les rapports compétitifs culture-adventice. Or, peu de connaissances sont disponibles sur la diversité des traits liés à la nutrition azotée des adventices et leurs effets sur l'issue de la compétition culture-adventice (Iqbal and Wright, 1997).

Les modèles mécanistes de simulation peuvent aider à mieux comprendre les effets des systèmes de culture sur la dynamique des communautés végétales et à concevoir des systèmes de culture durables qui prennent en compte les interactions entre plantes (Gaudio *et al.*, 2019; Colbach *et al.*, 2014a). Ils pourraient donc constituer un outil adapté pour étudier, sur le long terme et selon différents contextes pédoclimatiques et floristiques, les effets d'une modulation de la fertilisation azotée et des traits des espèces sur la compétition culture-adventice.

Les objectifs de cette thèse sont (1) de caractériser la diversité des traits liés à la nutrition azotée pour des espèces adventices par une approche expérimentale, (2) d'analyser l'impact des variétés cultivées (en fonction de leurs traits liés à la nutrition azotée) et de la fertilisation azotée sur la dynamique des adventices et (3) d'étudier comment optimiser le choix des variétés semées et la fertilisation azotée peut contribuer à favoriser la régulation biologique des adventices par compétition dans des systèmes de culture durables.



Problématique

Chapitre 1. Problématique

1. Les adventices et leur gestion

1.1. Les adventices, bioagresseur et source de biodiversité

Les adventices sont nuisibles pour la production agricole. En diminuant les ressources disponibles pour la culture, elles peuvent entraîner une perte de rendement et/ou une baisse de la qualité des récoltes (diminution des éléments à valeur marchande, par exemple la teneur en protéines, ou contamination des récoltes) (Caussanel, 1989). Elles peuvent aussi affecter la production ultérieure, par le biais des graines qui vont alimenter le stock semencier du sol et impacter les cultures suivantes sur plusieurs années (Caussanel, 1989). Les adventices peuvent être relais de maladies (Mantle et al., 1977; Gutteridge et al., 2006). Par les mesures de gestion qu'elles impliquent et les problèmes techniques au moment de la récolte, les adventices peuvent générer des coûts économiques et une augmentation du temps de travail de l'agriculteur (Oerke, 2006).

Bien que cet aspect soit moins valorisé, les adventices constituent aussi la principale source de biodiversité végétale sauvage dans les champs cultivés et offrent un habitat et une source de nourriture pour de nombreuses composantes biotiques comme les rongeurs, les oiseaux, les insectes (Robinson and Sutherland, 1999; Mauchline *et al.*, 2005; Petit *et al.*, 2011). De cette façon, elles peuvent apporter des bénéfices pour les cultures en favorisant par exemple la pollinisation (Nicholls and Altieri, 2012; Requier *et al.*, 2015) ou la régulation d'autres bioagresseurs des cultures (insectes ravageurs) (Dassou and Tixier, 2016; DiTommaso *et al.*, 2016).

La dualité des adventices doit être prise en compte pour leur gestion afin de limiter les nuisibilités qu'elles occasionnent tout en maintenant les bénéfices qu'elles apportent.

1.2. La gestion intégrée des adventices

Les herbicides constituent la technique curative la plus efficace contre les adventices, mais il est nécessaire de réduire leur utilisation pour des raisons sanitaires, environnementales et d'apparition de résistances des adventices aux herbicides.

Une façon de concilier respect de l'environnement et production est de mettre en place une protection intégrée, définie comme un « système de lutte aménagée qui, compte tenu du milieu particulier et de la dynamique des populations des espèces considérées, utilise les techniques et méthodes appropriées de façon aussi compatible que possible en vue de maintenir les populations d'organismes nuisibles à des niveaux où ils ne causent pas de dommages économiques » (Milaire, 1995). La protection intégrée contre les adventices utilise une combinaison de leviers agronomiques partiellement efficaces afin de limiter l'usage du levier chimique (Liebman and Gallandt, 1997). La production intégrée est définie comme « un ensemble de principes et de raisonnements agronomiques visant à remplacer autant que possible l'utilisation des intrants de synthèse par d'autres interventions » (Bertrand and Doré, 2008).

Les systèmes en protection intégrée font appel à des perturbations du système fréquentes et diverses qui interviennent à différents moments du cycle de vie des adventices (Figure 1). Les graines d'adventices pouvant survivre plusieurs années dans le sol (Lewis, 1973), il est nécessaire de raisonner ces perturbations à l'échelle pluriannuelle (Liebman and Gallandt,

1997). Celles-ci visent à réduire la densité d'adventices qui vont lever dans les cultures, favoriser la compétitivité de la culture au détriment des adventices, et gérer directement les adventices levées (Deytieux *et al.*, 2012). Les principales techniques de protection intégrée (Table 1) sont (Deytieux *et al.*, 2012; Munier-Jolain, 2018; Colbach *et al.*, 2019a) :

- la diversification des rotations et des périodes de semis
- le semis d'automne plus tardif, qui décale le cycle des cultures par rapport à celui des adventices et laisse plus de temps au faux semis (stimulation des germinations adventices en interculture pour réduire le stock semencier au semis de la culture de rente)
- le travail du sol, visant à vider le stock semencier (faux semis), à détruire les adventices avant le semis de la culture de rente, et à réduire les levées en culture en enfouissant les semences (labour)
- le désherbage mécanique, intervention curative en culture
- la réduction de la croissance des adventices par différents leviers pouvant être combinés. Les leviers sont le choix de variétés/d'espèces cultivées compétitives pour les ressources, la densité de semis, l'arrangement spatial du semis, la modulation de la disponibilité en ressources (notamment l'azote), l'association de variétés/d'espèces sur une même parcelle.

En particulier, les mélanges graminées-légumineuses peuvent réduire considérablement la concurrence exercée par les adventices par rapport aux légumineuses cultivées seules du fait de leur complémentarité (Corre-Hellou *et al.*, 2011). En effet, les légumineuses sont souvent peu compétitives par rapport aux adventices. Cela est lié à la capacité des légumineuses à prélever l'azote atmosphérique (par symbiose avec des bactéries du sol), phénomène représentant un coût énergétique pour la plante (Voisin *et al.*, 2003). L'association avec une autre espèce non légumineuse, comme les céréales, permet d'accroître la compétitivité des légumineuses.

Manipuler les rapports compétitifs entre plantes pour favoriser la culture est un levier important pour la régulation biologique des adventices. Ce levier répond aux principes de l'agroécologie, qui consiste à valoriser les processus écologiques et les interactions biologiques pour réduire l'utilisation d'intrants chimiques. La compétition pour la lumière, qui est la ressource principale pour laquelle les plantes sont en compétition dans les systèmes intensifs en milieu tempéré, est déjà bien étudiée (Wilson and Tilman, 1993; Perry *et al.*, 2003). La compétition pour les ressources du sol, en particulier pour l'azote, pourrait s'accroître du fait de la nécessaire réduction de l'utilisation à la fois d'engrais chimiques et d'herbicides qui pourrait entraîner le développement d'une flore adventice résiduelle.

Dans ce contexte, le **choix des espèces ou des variétés cultivées compétitives dans des conditions de disponibilité en azote limitantes** en lien avec le **raisonnement des modalités d'apport de la fertilisation azotée** apparaissent comme de nouveaux **leviers d'action** pour la gestion des adventices.

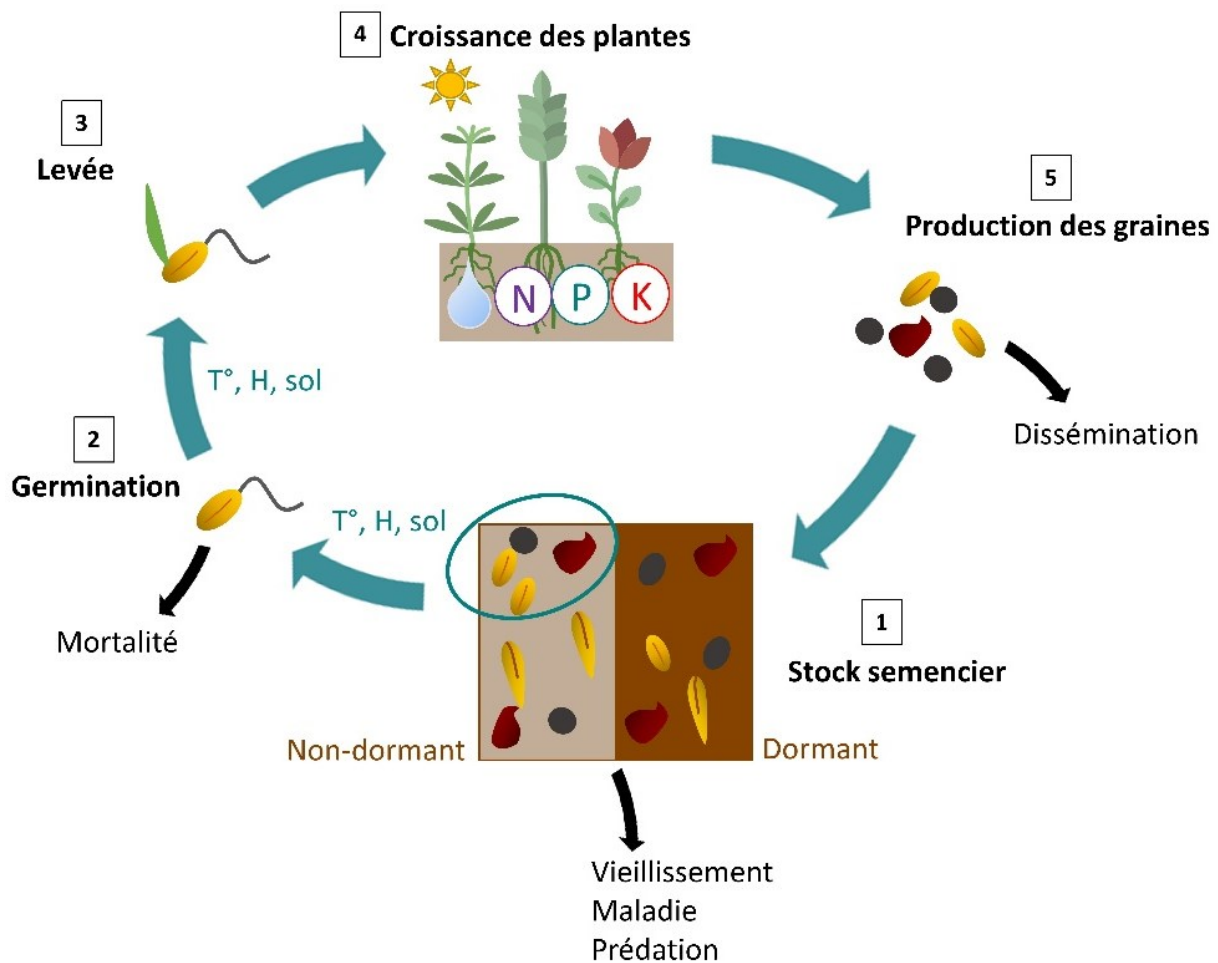


Figure 1 : Cycle de vie des adventices annuelles en interaction avec le milieu : ressources (lumière, eau et nutriments azote N, phosphore P et potassium K), température (T°), humidité (H), structure du sol. Les étapes du cycle de vie sont indiquées en gras. Les flèches noires indiquent la mortalité. Dans le sol (1), les graines adventices non dormantes et proches de la surface germent puis lèvent si les conditions environnementales (température, humidité, structure du sol) le permettent. Les autres graines (dormantes ou enfouies), constituent le stock semencier. Le stock semencier diminue du fait du vieillissement des graines, des maladies ou de la prédation. Après la germination (2) puis la levée (3), influencées par des conditions de température, d'humidité et de structure du sol de manière différente selon l'espèce, les plantes adventices croissent (4). Elles entrent alors en compétition pour les ressources (lumière, eau, éléments nutritifs) avec les autres plantes. Enfin, les graines produites par les adventices (5), qui sont essentiellement dormantes, alimentent le stock semencier. Une partie de ces graines peut être disséminée dans l'habitat adjacent (Colbach and Moreau, 2018).

Table 1: Leviers techniques relevant de la protection intégrée des cultures et leurs effets pour la gestion des adventices, en lien avec leur cycle de vie. Les leviers d'action et leurs objectifs pour la gestion des adventices sont indiqués en gras. D'après (Munier-Jolain, 2018) et (Colbach *et al.*, 2019a).

Leviers techniques	Effets
Leviers préventifs : réduire la densité des adventices de surface	
Diversification des rotations (alternance de cultures de printemps et d'hiver, alternance de familles botaniques)	Décaler les cycles des cultures et des adventices, diversifier les pratiques culturales
Diversification des périodes de semis	Décaler les cycles des cultures et des adventices
Travail du sol en interculture (faux semis, déchaumage, rouleau)	Stimuler les germinations, détruire les plantules levées
Labour	Enfouir les semences adventices, détruire les adventices levées
Récupération des menues pailles à la récolte	Réduire l'alimentation du stock semencier
Levier d'évitement : esquiver les levées d'adventices	
Semis d'automne plus tardif	Semer après la période de germination des adventices principales (en combinaison du faux semis)
Leviers d'atténuation : réduire la croissance des adventices	
Choix de variétés/cultures compétitives	Améliorer la compétitivité de la culture pour les ressources (lumière, eau, nutriments) au détriment des adventices
Augmentation de la densité de semis	Limiter la lumière disponible pour les adventices avec un faible interrang et un placement régulier sur le rang
Semis précoce pour les espèces compétitives	Favoriser le développement de la culture avant la levée des adventices, limiter la lumière disponible pour les adventices
Association de variétés/espèces cultivées, couvert d'interculture	Améliorer la compétitivité de la culture pour les ressources (lumière, eau, nutriments notamment l'absorption de l'azote) au détriment des adventices
Modification de la disponibilité en azote du sol	Dans certaines cultures, défavoriser la croissance des adventices en améliorant la compétitivité de la culture
Levier curatif : détruire les plantes adventices dans la culture	
Désherbage mécanique	Détruire les adventices, alternative au désherbage chimique

2. Piloter les rapports compétitifs culture-adventice via l'azote

2.1. Les études au champ

Au champ, les rapports compétitifs entre plantes cultivées et adventices peuvent être modifiés par la disponibilité des ressources (Tilman *et al.*, 1999). Ainsi, l'utilisation conséquente d'engrais azotés dans les années 1970 à 2000, augmentant la disponibilité en azote du sol, pourrait expliquer les changements de composition de la flore observés sur cette période dans les parcelles agricoles (Pakeman *et al.* (2016); Fried *et al.* (2009)). En effet, on observe dans les champs un déclin des espèces adventices oligotrophes (trouvées préférentiellement dans les milieux pauvres en azote), alors que les espèces nitrophiles (trouvées préférentiellement dans les habitats riches en azote), se sont maintenues et causent aujourd'hui des problèmes de gestion. Raisonner la fertilisation azotée afin de favoriser les cultures au détriment des adventices nitrophiles est ainsi fréquemment proposé comme outil de gestion biologique des adventices (Ditomaso, 1995; Liebman and Davis, 2000; Bàrberi, 2002; Rathke *et al.*, 2006; Shekhawat *et al.*, 2017). Cette possibilité est d'autant plus intéressante que (1) les adventices les plus nitrophiles sont souvent les plus problématiques dans les agroécosystèmes et (2) certaines cultures, comme le blé, pourraient tolérer des périodes de carences en azote temporaires sans conséquence sur leur rendement (Jeuffroy and Bouchard, 1999; Ravier *et al.*, 2017).

2.2. Raisonner la quantité d'azote apportée

Beaucoup d'études se sont intéressées à modifier les quantités d'azote apportées afin de déterminer l'impact sur les rapports compétitifs entre plantes cultivées et adventices (Table 2). Plusieurs études ont suggéré que réduire la fertilisation azotée pouvait pénaliser les adventices davantage que les cultures (Ditomaso, 1995; Santos *et al.*, 1998; Singh *et al.*, 2017; Fracchiolla *et al.*, 2018). Cependant, la plupart des études montrent l'inverse, la culture étant plus défavorisée par une diminution d'azote disponible que les adventices (Wilson and Tilman, 1993; Jorngard *et al.*, 1996; Tollenaar *et al.*, 1997; Kirkland and Beckie, 1998; Evans *et al.*, 2003a; Evans *et al.*, 2003b; Kristensen *et al.*, 2008; Tang *et al.*, 2014; Jiang *et al.*, 2018; Wang *et al.*, 2019) ou ne montrent pas d'effet de la quantité d'azote sur la compétition culture-adventice (Wells, 1979; Andersson and Milberg, 1998; Swanton *et al.*, 1999).

L'efficacité de cette technique pourrait être liée au contexte floristique des parcelles. Par exemple, en cas de forte densité d'adventices, le rendement en blé était plus élevé en diminuant la fertilisation azotée alors que c'était l'inverse en situation de faible densité d'adventices (Carlson and Hill, 1985). Les espèces, qu'elles soient cultivées ou adventices, ne réagissent pas toutes de la même façon à une diminution de l'azote disponible (Dhima and Eleftherohorinos, 2001; Van Delden *et al.*, 2002; Abouziena *et al.*, 2007; Fracchiolla *et al.*, 2018; Travlos *et al.*, 2019). La quantité d'azote initiale dans les parcelles ainsi que les conditions pédoclimatiques, affectant la disponibilité de l'azote pour les plantes et leur croissance, peuvent aussi expliquer ces résultats contrastés.

Table 2 : Impact de modifications des quantités d'azote apportées au champ sur les relations de compétition entre culture et adventices. La couleur verte indique l'issue de la compétition culture-adventice suite à une diminution de la dose d'azote apporté.

Modalités de fertilisation	Espèce cultivée	Espèces adventices	Effet d'une diminution de la dose d'azote			Référence
			Culture favorisée	Adventices favorisées	Pas d'effet	
0-90 kg.ha ⁻¹ 4 niveaux	Blé d'hiver	<i>Stellaria media</i> , <i>Lamium</i> spp, <i>Veronica</i> spp.		☒		(Jornsgard <i>et al.</i> , 1996)
	Orge de printemps	<i>Chenopodium album</i> , <i>Urtica urens</i> , <i>Lamium</i> spp.				
0-134 kg.ha ⁻¹ 3 niveaux	Blé de printemps	<i>Avena fatua</i>	☒ (si densité adventice élevée)	☒ (si densité adventice faible)		(Carlson and Hill, 1985)
70-225 kg.ha ⁻¹ 2 niveaux	Maïs	<i>Amaranthus retroflexus</i> , <i>Chenopodium album</i> , <i>Setaria viridis</i>		☒		(Tollenaar <i>et al.</i> , 1997)
0-90 kg.ha ⁻¹ 2 niveaux	Blé de printemps	<i>Setaria viridis</i>		☒		(Kirkland and Beckie, 1998)
300-375 kg.ha ⁻¹ 3 niveaux	Maïs	Communauté adventice dominée par : <i>Sida alba</i> , <i>Echinochloa crus-galli</i> , <i>Digitaria sanguinalis</i>		☒		(Abouzienna <i>et al.</i> , 2007)
		<i>Portulaca oleracea</i>	☒			
0-240 kg.ha ⁻¹ 5 niveaux	Colza	Communauté adventice dominée par : <i>Alopecurus myosuroides</i> , <i>Malachium aquaticum</i> , <i>Semiaquilegia adoxoised</i> , <i>Vicia sativa</i>		☒		(Wang <i>et al.</i> , 2019)
4 niveaux par culture	Rotation sur 6 ans	Communauté adventice composée de 39 espèces			☒	(Andersson and Milberg, 1998)
0-80 kg.ha ⁻¹ 2 niveaux	Blé de printemps	<i>Sinapis alba</i> , <i>Sinapis arvensis</i> , <i>Chenopodium album</i> , <i>Lolium multiflorum</i> , <i>Trifolium pratense</i>		☒		(Kristensen <i>et al.</i> , 2008)
0-120 kg.ha ⁻¹ 3 niveaux	Riz	<i>Caesulia axillaris</i> , <i>Cyperus iria</i> , <i>Echinochloa colona</i> , <i>Echinochloa crus-galli</i> , <i>Fimbristylis miliacea</i>	☒			(Singh <i>et al.</i> , 2017)
30-90 kg.ha ⁻¹ 2 niveaux	Rotation sur 7 ans (blé dur/féverole)	Adventices nitrophiles dont <i>Solanum nigrum</i> , <i>Fumaria officinalis</i> , <i>Sinapis arvensis</i>	☒			(Fracchiolla <i>et al.</i> , 2018)
		<i>Conyza canadensis</i>		☒		

		Anagallis arvensis			☒	
0-120 kg.ha ⁻¹ 3 niveaux	Maïs	Communauté adventice dominée par : <i>Abutilon theophrasti</i> , <i>Amaranthus rudis</i> , <i>Setaria viridis</i> , <i>Polygonum pensylvanicum</i>		☒		(Evans <i>et al.</i> , 2003a; Evans <i>et al.</i> , 2003b)
0-170 kg.ha ⁻¹ 2 niveaux	Prairie permanente	Communauté adventice dominée par : <i>Mollugo verticillata</i> , <i>Panicum capillare</i> , <i>Setaria viridis</i>		☒		(Wilson and Tilman, 1993)
0-50 kg.ha ⁻¹ 3 niveaux	Blé	<i>Lithospermum arvense</i> , <i>Brassica tourneforti</i> , <i>Lamium amplexicaule</i> , <i>Amsinckia hispida</i> , <i>Fumaria parviflora</i>			☒	(Wells, 1979)
0-200 kg.ha ⁻¹ 2 niveaux	Maïs	<i>Chenopodium album</i> , <i>Amaranthus retroflexus</i> , <i>Digitaria sanguinalis</i>			☒	(Swanton <i>et al.</i> , 1999)
0-200 kg.ha ⁻¹ 5 niveaux	Radis	<i>Cyperus rotundus</i>	☒			(Santos <i>et al.</i> , 1998)
0-300 kg.ha ⁻¹ 3 niveaux	Tournesol	<i>Amaranthus retroflexus</i> , <i>Abutilon theophrasti</i> , <i>Xanthium strumarium</i> , <i>Echinochloa crus- galli</i>	☒			(Travlos <i>et al.</i> , 2019)
		<i>Datura stramonium</i> , <i>Convolvulus arvensis</i>			☒	
0 kg.ha ⁻¹ vs fertilisation N	Rotation riz-blé	Communauté adventice dominée par : <i>Vicia sativa</i> , <i>Lapsana apogonoides</i> , <i>Conyza canadensis</i>		☒		(Jiang <i>et al.</i> , 2018)
0-150 kg.ha ⁻¹ 2 niveaux	Blé	<i>Avena sterilis</i>	☒			(Dhima and Eleftherohorinos, 2001)
	Triticale				☒	
0 kg.ha ⁻¹ et 2 niveaux N par culture	Orge					
	Blé de printemps	<i>Stellaria media</i>	☒			(Van Delden <i>et al.</i> , 2002)
0 kg.ha ⁻¹ vs fertilisation N	Pomme de terre			☒		
	Blé d'hiver	<i>Galium aparine</i> , <i>Veronica persica</i> , <i>Vicia sativa</i> , <i>Geranium carolinianum</i>		☒		(Tang <i>et al.</i> , 2014)
Synthèse			8	13	6	

2.3. Raisonner le calendrier des apports

La dynamique des besoins en azote varie en fonction des espèces (notamment de leur phénologie, de leur croissance potentielle et de leur capacité à valoriser l'azote pour leur croissance) en interaction avec les conditions environnementales. Modifier le calendrier des apports pourrait moduler les rapports compétitifs entre plantes cultivées et adventices (Table 3). En particulier, les adventices auraient un véritable avantage compétitif sur les cultures dans les cas de fertilisation précoce si la densité initiale d'adventices est élevée du fait du décalage de phénologie entre culture et adventices rendant les adventices plus efficaces à prélever l'azote (Ditomaso, 1995). Au contraire, d'autres études ont montré qu'une fertilisation précoce favorise la culture plutôt que les adventices dans les cas où les adventices émergent après la culture (Dhima and Eleftherohorinos, 2001; Harbur and Owen, 2004). Les résultats dépendent du contexte floristique, pédoclimatique, du type de culture et de la disponibilité en azote du sol initiale de chaque étude (Harbur and Owen, 2004).

Table 3 : Modifications du calendrier des apports d'azote (N) au champ et impact sur les relations de compétition entre culture et adventices. La couleur verte indique l'issue de la compétition culture-adventice suite à une avancée de la date d'apport azoté

Modalités de fertilisation	Espèce cultivée	Espèces adventices	Effet d'une avancée de la date d'apport azoté			Référence
			Culture favorisée	Adventices favorisées	Pas d'effet	
Tallage (vs élongation)	Blé d'hiver	<i>Veronica hederifolia</i>		☒		(Angonin <i>et al.</i> , 1996)
Au semis (vs fin juin)	Maïs	<i>Setaria faberi</i>	☒			(Harbur and Owen, 2004)
Au semis (vs fractionné au semis et début mars)	Blé Triticale	<i>Avena sterilis</i>	☒			(Dhima and Eleftherohorinos, 2001)
Synthèse			2	1	0	

2.4. Raisonner la localisation des apports

L'azote peut être apporté localement, sur la ligne de semis plutôt que de manière homogène sur la surface de la parcelle. L'azote est alors plus disponible pour les plantes qui poussent sur la ligne de semis, majoritairement des cultures car les adventices poussent davantage dans l'inter-rang, là où la compétition avec la culture est la plus faible. Cette méthode de fertilisation a montré son efficacité pour défavoriser la croissance des adventices en maintenant le rendement de la culture dans diverses cultures et contextes floristiques, comme le montre la Table 4, où les effets sont très clairs et univoques. En particulier, cette technique peut contribuer à gérer les adventices dans les cultures à fort écartement comme le maïs ou le tournesol (Rasmussen, 2002).

Table 4 : Modifications de la localisation des apports d'azote (N) au champ et impact sur les relations de compétition entre culture et adventices. La couleur verte indique l'issue de la compétition culture-adventice suite à une fertilisation sur la ligne de semis plutôt que de manière homogène sur la surface de la parcelle.

Espèce cultivée	Espèces adventices	Effet d'un apport sur la ligne de semis plutôt qu'homogène sur la surface de la parcelle			Référence
		Culture favorisée	Adventices favorisées	Pas d'effet	
Haricot, soja, cacahuète, blé, luzerne, brome inerme, alpiste mineur	Adventices non caractérisées	☒			Voir la synthèse de (Ditomaso, 1995)
Blé de printemps	<i>Avena fatua</i>	☒			(Kirkland and Beckie, 1998)
Blé de printemps	<i>Setaria viridis</i> **, <i>Avena fatua</i> *, <i>Chenopodium album</i> *, <i>Sinapis arvensis</i> **	☒			(Blackshaw <i>et al.</i> , 2002) **, (Blackshaw <i>et al.</i> , 2004) *, **, (Blackshaw, 2005) *, **
Arachide, soja, sorgho	Communauté adventice non caractérisée	☒			(Everaarts, 1992)
Synthèse		4	0	0	

2.5. Raisonner la forme d'azote apportée

L'azote peut être apporté sous différentes formes minérales et organiques qui induisent des différences de dynamique spatio-temporelle de la disponibilité en nitrate et en ammonium des sols (principales formes prélevées par les plantes). De plus, certaines espèces ne prélèvent qu'une seule forme d'azote tandis que d'autres ont plus de plasticité sur la forme d'azote prélevée (Moreau *et al.*, 2019).

Ainsi, l'azote minéral, qui est plus rapidement accessible aux plantes en comparaison à l'azote organique qui doit être transformé en azote minéral (forme préférentielle pour les plantes) sous l'action des micro-organismes du sol, favorise parfois les adventices plutôt que la culture lorsqu'elles ont un avantage compétitif lié au décalage de phénologie (Bàrberi, 2002; Jiang *et al.*, 2014). Cependant, dans d'autres cultures et contextes floristiques, l'azote organique a favorisé la croissance des adventices autant ou davantage qu'avec une fertilisation minérale (Table 5). Par ailleurs, l'urée semble favoriser de façon moins importante la croissance des adventices en comparaison à d'autres formes d'azote minérales (Pysek and Leps, 1991; Talebbeigi *et al.*, 2018). Peu d'informations concordantes sont donc disponibles concernant l'intérêt de la forme d'azote pour moduler les rapports compétitifs entre plantes cultivées et adventices.

Table 5 : Modifications de la forme d'azote (N) apporté au champ et impact sur les relations de compétition entre culture et adventices. La couleur verte indique l'issue de la compétition culture-adventice suite à une fertilisation organique plutôt qu'une fertilisation minérale.

Espèce cultivée	Espèces adventices	Effet d'une fertilisation organique plutôt que minérale			Référence
		Culture favorisée	Adventices favorisées	Pas d'effet	
Blé d'hiver	<i>Stellaria media</i> , <i>Sinapis arvensis</i>	☒			(McCloskey <i>et al.</i> , 1996)
	<i>Galium aparine</i>		☒		
Orge de printemps	Communauté adventice dominée par : <i>Polygonum aviculare</i> , <i>Spergula arvensis</i> , <i>Stellaria media</i> , <i>Stellaria graminea</i> , <i>Taraxacum officinale</i> , <i>Trifolium repens</i> , <i>Vicia cracca</i> , <i>Poa</i> spp, <i>Phleum pratense</i>			☒	(Stevenson <i>et al.</i> , 1998)
Blé de printemps	<i>Setaria viridis</i> , <i>Avena fatua</i> , <i>Chenopodium album</i> , <i>Sinapis arvensis</i>		☒		(Blackshaw, 2005)
Rotation riz-blé	Communauté adventice dominée par : <i>Monochoria vaginalis</i> , <i>Lindernia procumbens</i> , <i>Ammannia baccifera</i>	☒			(Jiang <i>et al.</i> , 2014)
Synthèse		2	2	1	

2.6. Des conclusions contrastées

Les conclusions a priori divergentes de ces études s'expliquent d'une part par les traits, (caractéristiques biologiques mesurables à l'échelle de la plante d'après Violle *et al.* (2009)) relatives des adventices et des cultures qui ne sont pas, ou peu, documentées dans les études au champ. Par exemple, les modulations de disponibilité en azote du sol impactent la surface foliaire des espèces adventices ou cultivées. Ainsi, lorsque la disponibilité en azote du sol est forte, certaines espèces produisent une surface foliaire importante, ce qui leur permet de maximiser la photosynthèse et d'ombrer les plantes voisines. Ces espèces, qui ont une forte capacité à prélever l'azote, sont généralement les plus nitrophiles (trouvées préférentiellement dans les milieux riches en azote) (Moreau *et al.*, 2014). Lorsque la disponibilité en azote du sol est faible, ces espèces ne parviennent pas à couvrir leur besoin en azote et subissent un stress azoté. Les espèces présentant ces caractéristiques pourraient ainsi être défavorisées par la diminution de l'azote disponible.

D'autre part, de nombreux facteurs doivent être pris en compte car ils influent sur la dynamique de l'azote du sol et sur la dynamique des besoins des plantes : la quantité d'azote initiale dans le champ, les techniques culturales qui impactent les adventices (Table 1), le pédoclimat... Il est donc nécessaire de prendre en compte le système de culture dans sa globalité pour mieux comprendre l'issue de la compétition culture-adventice.

Pour comprendre le **rôle de l'azote** dans le **pilotage des relations de compétition** entre culture et adventices, l'expérimentation au champ ne suffit donc pas. Il est en effet nécessaire de prendre en compte les **traits relatifs à la compétition pour l'azote** des plantes cultivées par rapport à celles des adventices mais aussi le **système de culture** et le **pédoclimat** pour que les résultats gagnent en généralité.

3. Pourquoi les modèles mécanistes sont-ils adaptés à l'étude du rôle de l'azote sur les rapports compétitifs culture-adventice ?

Afin d'étudier le rôle de l'azote sur les rapports compétitifs culture-adventice, il est possible de mettre en place différents types d'approches expérimentales qui ont chacune des avantages et des inconvénients (Table 6) décrits brièvement dans cette section.

3.1. Les études factorielles

Beaucoup d'expérimentations factorielles ont été mises en place en serre ou au champ afin de quantifier les effets de la fertilisation azotée (quantité, période, localisation ou forme) sur la croissance relative des cultures et des adventices (Table 2, Table 3, Table 4, Table 5). Pour les expérimentations au champ, cette approche permet de caractériser un certain nombre de systèmes de culture et de pédoclimats, ainsi qu'une flore adventice plurispécifique et parfois spontanée (non semée). Les expérimentations en serre permettent de mieux caractériser les déterminants des réponses des espèces adventices par des variables telles que la hauteur, la biomasse ou la surface foliaire.

Cependant, cette approche ne permet d'étudier qu'un nombre limité de combinaisons de facteurs, sur une ou quelques années, ce qui néglige la nuisibilité à long terme des adventices. Seul un nombre restreint d'espèces cultivées et adventices est étudié ce qui rend les résultats difficilement applicables aux flores plurispécifiques des champs. Au champ, les résultats sont propres au contexte local et il existe un fort risque de confusion d'effets avec les différents facteurs environnementaux et leurs interactions avec les techniques culturales (Colbach *et al.*, 2020c). Du fait de la multitude des effets et interactions dans les agroécosystèmes et la nécessité de prendre en compte la nuisibilité des adventices sur le long terme, cette approche n'est pas suffisante pour étudier le rôle de l'azote dans les rapports compétitifs culture-adventice

3.2. Les réseaux de parcelles agricoles et les essais systèmes

Suivre des réseaux de parcelles d'agriculteurs permet d'étudier les pratiques et la flore adventice réelle dans de nombreux systèmes de culture et contextes de production, sur une large échelle (pouvant s'étendre à l'échelle nationale, Fried *et al.* (2008b)). Cette approche présente l'avantage d'identifier les déterminants environnementaux, agronomiques et écologiques de la flore adventice (Colbach *et al.*, 2020c).

Par ailleurs, il est possible de mettre en place des essais « système » qui permettent une évaluation multicritère et pluriannuelle de systèmes de culture innovants (Lechenet *et al.*, 2017; Deytieux *et al.*, 2016). Ils sont mis en place pour évaluer la faisabilité de ces systèmes et la flore adventice est rarement suivie. De plus, ils se limitent à seulement quelques systèmes et pédoclimats, ce qui rend difficile leur extrapolation (Colbach *et al.*, 2020c).

Ces deux approches présentent l'inconvénient de ne pas pouvoir démêler les effets des techniques culturales qui sont liées entre elles et en interactions avec le pédoclimat, ce qui peut entraîner une confusion d'effets (Colbach *et al.*, 2020c). De plus, ces approches sont complexes, chronophages et coûteuses à réaliser.

Table 6 : Brève synthèse des avantages et inconvénients des différentes approches expérimentales permettant d'étudier le rôle de l'azote sur les rapports compétitifs culture-adventice (d'après Colbach *et al.* (2020c)).

Approche	Avantages	Limites
Etudes factorielles (champ ou serre)	Nombreux systèmes de culture et pédoclimats	Combinaisons de facteurs limitées
	Flore adventice plurispécifique et spontanée (au champ)	Etudes annuelles ou sur quelques années
	Caractérisation précise de la croissance des espèces	Contexte local
		Risque de confusions d'effets (environnement en interaction avec les techniques culturales)
Réseaux de parcelles agricoles	Nombreux systèmes de culture et contextes de production	Confusion des effets des techniques culturales intrinsèquement liées dans les systèmes de culture
	Large échelle d'étude	
	Identification des déterminants environnementaux, agronomiques et écologiques de la flore adventice	
Essais système	Evaluation multicritère et pluriannuelle de systèmes de culture innovants	Flore adventice rarement suivie
		Quelques systèmes de culture et pédoclimats
Modèles de simulation mécanistes	Nombreux scénarios (systèmes de culture et pédoclimats)	Dépend de la qualité du modèle
	Etude d'effets complexes et d'interaction (permet de discriminer l'effet d'une technique d'autres facteurs)	

3.3. Les modèles mécanistes

3.3.1. Définition

Les modèles sont une « représentation simplifiée, relativement abstraite, d'un processus, d'un système, en vue de le décrire, de l'expliquer ou de le prévoir » (<http://www.dictionnaire-environnement.com/>). En particulier, les modèles de simulation mécanistes sont fondés sur des sous-modèles qui sont des propositions d'explication des processus biologiques ou physiques (Colbach, 2010). Les processus sont simulés à partir de variables d'entrées, renseignées par l'utilisateur, qui sont utilisées dans des équations qui font intervenir des paramètres (Figure 2). Ces paramètres sont souvent mesurés dans des expérimentations et ne sont pas modifiables par l'utilisateur. Ces équations permettent d'obtenir des variables de sortie d'intérêt pour connaître les effets du processus modélisé.

Modèle de simulation mécaniste

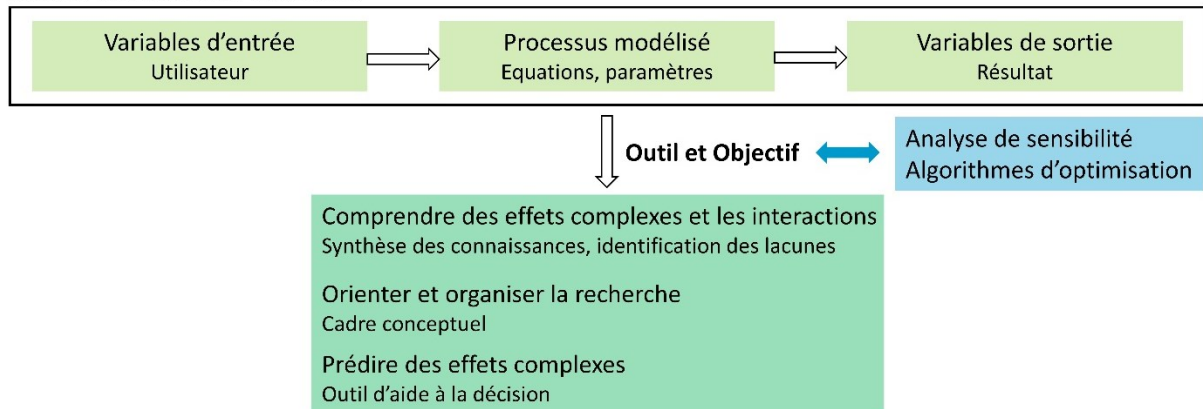


Figure 2 : Schéma de la structure d'un modèle de simulation mécaniste (vert clair), outil qui permet de répondre à des objectifs (vert foncé). Des analyses qui peuvent être réalisées avec le modèle sont indiquées en bleu.

3.3.2. Avantages et inconvénients

Les modèles mécanistes permettent de répondre à trois principaux objectifs : **comprendre** (notamment en permettant l'étude des interactions), **orienter** les recherches et **prédire**. Ils constituent des outils qui permettent de synthétiser les connaissances, identifier des lacunes dans les connaissances et organiser la recherche en fournissant un cadre conceptuel. Ils peuvent constituer des outils d'aide à la décision car ils permettent la synthèse et la quantification d'effets complexes, y compris en quantifiant des variables difficilement mesurables en expérimentations (Colbach, 2006; Renton and Chauhan, 2017; Colbach *et al.*, 2020a) (Figure 2). Ils s'adressent à un large public (chercheurs, agriculteurs, décideurs publics, acteurs du développement agricole) et, par leur rôle d'outils d'aide à la décision et de démonstration, ils peuvent faciliter les interactions entre acteurs en suscitant la réflexion (Colbach, 2006; Colbach *et al.*, 2020a). Ils permettent de tester rapidement, à faible coût, une large gamme de scénarios et requièrent des compétences particulières car ils constituent une discipline à part entière.

Cependant, par définition, ils constituent une simplification de la réalité et peuvent donc générer des erreurs de prédiction. Les conclusions tirées des simulations sont donc dépendantes de la qualité du modèle. Il est important de déterminer leur domaine de validité pour les utiliser au mieux.

3.3.3. Comment les mobiliser pour mieux comprendre des processus ?

L'un des objectifs des modèles de simulation est d'analyser des processus pour mieux les comprendre. En effet, ils permettent de simuler de nombreux scénarios pour prédire et tester des hypothèses. Pour cela, plusieurs analyses peuvent être réalisées à partir de ces outils (Figure 2).

L'**analyse de sensibilité globale** permet d'établir un **classement des variables ou paramètres d'entrées** du modèle en fonction de leur impact sur les sorties du modèle en prenant en compte les interactions entre variables d'entrées (Saltelli *et al.*, 2008). Quand il n'y a pas de fortes corrélations entre les variables d'entrée, l'analyse de sensibilité globale permet aussi de **caractériser l'effet** (valeur, sens) des variables d'entrée et de leurs interactions sur les sorties. Ce type d'analyse vise à identifier les paramètres/variables qu'il faut estimer avec le plus de

précision car elles impactent fortement les sorties du modèle. En plus de cet objectif de modélisation, l'analyse de sensibilité peut avoir un objectif d'application en décelant les éléments clés qui expliquent un processus et comment ils l'expliquent.

Les **algorithmes d'optimisation** cherchent les **combinaisons optimales** parmi un ensemble admissible de valeurs d'entrée (paramètres et/ou variables) pour atteindre un objectif (maximiser ou minimiser une ou plusieurs variables de sortie) (Blanco, 2020). Ils peuvent être couplés à des modèles de simulation pour mieux comprendre comment optimiser un processus (Bergez *et al.*, 2010). Les algorithmes d'optimisation sont rarement utilisés pour traiter des questions relatives à la régulation biologique des adventices (Chalak-Haghighi *et al.*, 2008).

Les **modèles de simulations mécanistes** constituent donc à la fois des outils et un objectif particulièrement **adaptés** pour l'étude du **rôle de l'azote sur les rapports compétitifs culture-adventice**. En particulier, les utilisations possibles de ces modèles (section 3.3.3 de ce chapitre) permettent d'**analyser** dans quelle mesure la fertilisation azotée et le choix de la variété semée participent à la régulation des adventices et comment les **optimiser**.

4. Quels modèles pour étudier le rôle de l'azote dans les rapports compétitifs culture-adventice ?

4.1. Le modèle idéal

Pour étudier le rôle de l'azote sur les relations de compétition culture-adventice, le modèle de simulation doit être :

- **mécaniste**, c'est-à-dire basé sur des processus biologiques ou physiques des phénomènes étudiés. Ce type de modèle permet notamment de synthétiser des résultats expérimentaux, comprendre des processus en les analysant et en les optimisant (section 3.3.3 de ce chapitre).
- **plurispécifique**, en simulant une diversité d'espèces **adventices et cultivées**, car plus de 1200 espèces adventices ont été répertoriées dans les champs cultivés en France (Jauzein, 1995).
- **individu-centré** (simuler chaque plante individuellement) et **3D** du fait que chaque plante d'un couvert pousse dans un environnement qui lui est propre dans les couverts hétérogènes tels que les couverts culture-adventice ou les mélange de cultures. De plus, ces couverts présentent aussi une hétérogénéité spatiale car les plantes adventices poussent sur le rang ou entre les rangs et apparaissent souvent sous forme de tâches dans la parcelle (Van Groenendael, 1988). La méthode et la direction du semis de la culture peut aussi augmenter l'hétérogénéité du couvert (Bajwa *et al.*, 2017).

Notre modèle idéal doit aussi prendre en compte :

- la **réponse des espèces aux facteurs environnementaux**, qui peuvent être affectés par les **techniques culturales** (section 1.2 de ce chapitre), le **pédoclimat**, la présence de **plantes voisines** et les **interactions** de ces éléments entre eux.
- la **compétition pour l'azote**, en simulant notamment la **plante entière** (le système racinaire et la partie aérienne doivent être représentés ainsi que leur réponse à l'azote).
- la **compétition pour la lumière** car la compétition pour la lumière et pour l'azote sont intrinsèquement liées. En effet, la nutrition carbonée (via la photosynthèse) affecte le développement racinaire et donc la capture des ressources du sol. De même, la nutrition azotée impacte le développement aérien et donc la capture du rayonnement.
- la **phénologie** pour tenir compte de la diversité des périodes d'émergence et de durées de cycles des différentes espèces adventices et cultivées. De plus, dans une culture donnée, les espèces adventices peuvent avoir des périodes d'émergence étalées dans le temps ou même avoir plusieurs vagues de levée (Vleeshouwers and Kropff, 2000).
- La dynamique du **stock semencier** au fil des années pour prendre en compte la nuisibilité des adventices sur le long terme (section 1.1 de ce chapitre).

Le modèle doit enfin pouvoir effectuer des simulations :

- avec un **pas de temps de simulation journalier** pour suivre la dynamique de l'azote en maintenant un temps de calcul compatible avec des simulations pluriannuelles (en comparaison avec un pas de temps de simulation horaire).
- sur le **long terme** (dizaine d'années) en prenant en compte la nuisibilité des adventices liée au stock semencier.

4.2. Les modèles qui peuvent remplir nos critères

Parmi les modèles identifiés dans la littérature (Table 7), aucun ne remplit complètement nos critères. La plupart d'entre eux sont centrés sur la communauté d'espèces et ne simulent donc pas la variabilité entre plantes au sein d'une même espèce. Parmi les modèles individu-centrés, le modèle Virtual Grassland (Louarn and Faverjon, 2018) coche de nombreux critères recherchés mais il ne simule que des espèces prairiales qui poussent dans des milieux peu perturbés et la gamme de techniques culturales modélisée est restreinte (seulement fauche et fertilisation azotée). De plus, la dynamique pluriannuelle du stock semencier n'est pas modélisée. Ce modèle n'est donc pas facilement transposable aux couverts culture/adventice car certaines techniques culturales qui ont un effet majeur sur la dynamique des adventices (travail du sol, désherbage) ne sont pas modélisées. Le modèle COMPETE (Berger *et al.*, 2013) remplit également de nombreux critères. Cependant, il ne simule qu'une espèce adventice et une seule espèce cultivée et ne prend pas en compte l'effet des techniques culturales. De plus, il ne simule pas le stock semencier ce qui ne permet pas d'étudier la dynamique des adventices sur le long terme.

Même si à ce jour le **modèle FLORSYS** (Gardarin *et al.*, 2012; Munier-Jolain *et al.*, 2013; Colbach *et al.*, 2014a; Mézière *et al.*, 2015; Pointurier *et al.*, in revision) **ne simule pas la compétition pour l'azote** (Table 7), ce qui ne permet pas d'étudier le rôle de l'azote dans les rapports compétitifs culture-adventice, il s'agit du modèle qui **intègre le plus de critères**. FLORSYS est présenté dans la section suivante.

Table 7 : Critères de sélection du modèle pour comprendre et piloter les rapports de compétition entre cultures et adventices via l'azote (section 4.1 de ce chapitre). Une case verte indique que le critère est rempli, une case orange que le critère est partiellement rempli, une case rouge indique que le critère n'est pas rempli, une case blanche indique que le critère n'est pas pertinent pour le modèle. N signifie azote.

Nom du modèle et référence	Mécaniste	Individu-centré	3D	Adventices	Cultures	Techniques culturales	Plante entière	Azote du sol	Compétition		Pédoclimat	Stock semencier	Pas de temps
									pour l'N	Pour la lumière			
(Graf <i>et al.</i> , 1990)	Oui	Population-centré	Oui	6 groupes d'adventices	Riz	Partiel ¹	Oui	Oui	Partiel ²	Oui	Non	Non	Journalier
(Spitters, 1989; Kropff and Van Laar, 1993) linked to INTERCOM (Kropff and Spitters, 1992)	Non	Population-centré	Non	<i>Avena fatua</i>	Orge	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Journalier
ALMANAC (Debaeke <i>et al.</i> , 1997)	Oui	Population-centré	Non	Jusqu'à 9 espèces en compétition		Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Non	Journalier
APSIM (Keating <i>et al.</i> , 2003)	Oui	Population-centré	Non	4 groupes d'adventices	Trentaine d'espèces	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Journalier
GEMINI (Soussana <i>et al.</i> , 2012)	Oui	Population-centré	Non	Non	13 espèces prairiales	Oui	Oui	Oui	Non	Oui	Oui		Journalier
Virtual Grassland (Louarn and Faverjon, 2018)	Oui	Oui	Oui	Non	Espèces prairiales	Partiel ³	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui		Journalier
COMPETE (Berger <i>et al.</i> , 2013)	Oui	Oui	Oui	<i>Abutilon theophrasti</i>	Maïs	Non	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Non	Horaire, Journalier
FLORSYS (Colbach <i>et al.</i> , 2014a) (Colbach <i>et al.</i> , 2020a)	Oui	Oui	Oui	Trentaine d'espèces	Trentaine d'espèces	Oui	Oui	Oui	Non	Oui	Oui	Oui	Journalier

¹ Uniquement fertilisation azotée ; ² Pas d'allocation de biomasse en réponse à la nutrition azotée ; ⁴fauche, fertilisation azotée

5. Le modèle mécaniste FLORSYS

Le modèle mécaniste individu-centré FLORSYS (Gardarin *et al.*, 2012; Munier-Jolain *et al.*, 2013; Colbach *et al.*, 2014a; Mézière *et al.*, 2015; Pointurier *et al.*, in revision) permet de quantifier les effets des systèmes de culture sur la dynamique de la flore adventice plurispécifique en interaction avec le pédoclimat à l'échelle pluriannuelle.

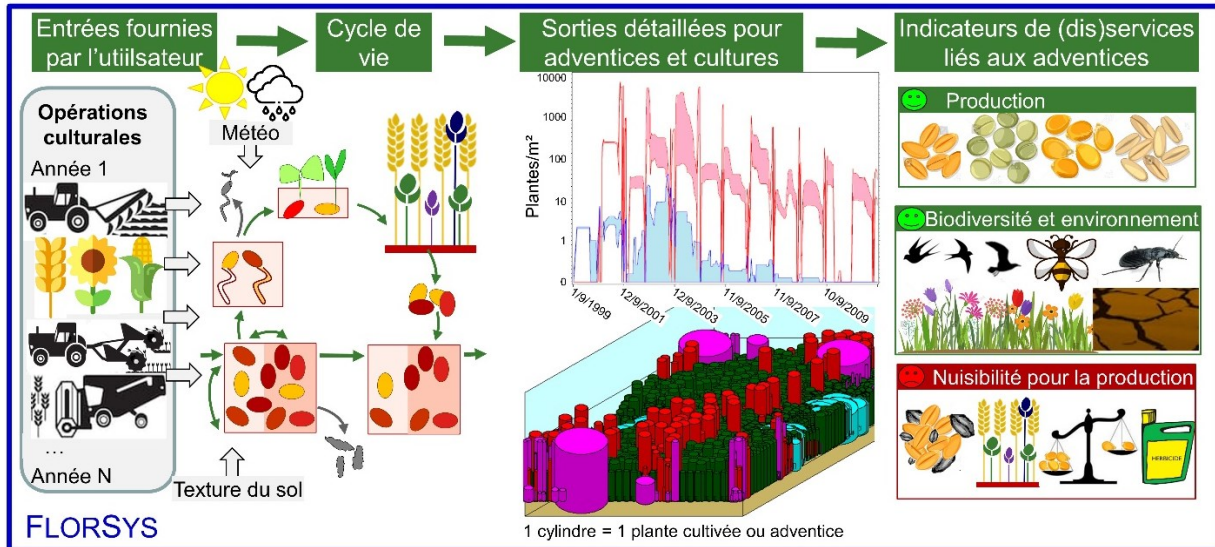


Figure 3 : Présentation générale du modèle FLORSYS qui simule le développement et la croissance des cultures et des adventices à partir du système de culture, de la météo et du sol, avec une représentation mécaniste des processus biophysiques en 3D individu-centré et avec un pas de temps journalier (Colbach *et al.*, 2019b).

5.1. Les variables d'entrée

Les entrées du modèle sont le système de culture opéré sur la parcelle, les caractéristiques du sol, le climat et le stock semencier initial (Figure 3). Ainsi, la liste de toutes les opérations culturales (travail du sol, semis, désherbage mécanique, fertilisation, pesticides, fauche, récolte) sur plusieurs années sont décrites précisément en termes de dates et d'options. La latitude et des relevés météo journaliers doivent être renseignés.

5.2. Le cycle de vie des plantes cultivées et adventices

Ces entrées influent sur le cycle de vie des adventices et des cultures au pas de temps journalier (Figure 4). Le cycle de vie des plantes cultivées et adventices est décomposé en processus qui dépendent de la météo, des états du milieu (ex. température, humidité et structure du sol, lumière pénétrant dans le couvert) et des états des adventices et cultures (par exemple, stade phénologique, taille de la plante, dormance des semences).

Le couvert plurispécifique culture-adventice est représenté en 3D. Dans ce couvert, la partie aérienne de chaque plante, qu'elle soit adventice ou cultivée, est modélisée individuellement par un cylindre délimité par la hauteur et l'envergure de la plante qui évoluent au cours de la simulation. La surface foliaire est répartie sur la hauteur du cylindre. La surface foliaire permet de prédire la photosynthèse selon la quantité de rayonnement interceptée puis la biomasse produite est allouée aux différents compartiments de la plante (feuilles, tiges, racines, reproduction). Depuis peu (Pointurier *et al.*, in revision), l'architecture racinaire est intégrée à

FLORSYS sur le principe de la partie aérienne. La partie racinaire est représentée par un cylindre terminé par un cône dans lequel la densité de racines est répartie. Cette représentation simplifiée des plantes permet de limiter le temps de simulation et le nombre de paramètres nécessaires pour décrire chaque espèce. A maturité, les semences adventices sont retournées au stock semencier tandis que les graines des cultures sont récoltées.

Les processus du cycle de vie sont génériques (valables pour toutes les espèces) mais ils sont modulés par les traits de chaque espèce et l'environnement de chaque plante qui dépend lui-même du pédoclimat, des techniques cultures et des plantes voisines. Ainsi, chaque espèce est caractérisée par des traits qui correspondent à des paramètres du modèle. A l'heure actuelle, FLORSYS est paramétré pour 30 espèces adventices et 33 espèces cultivées.

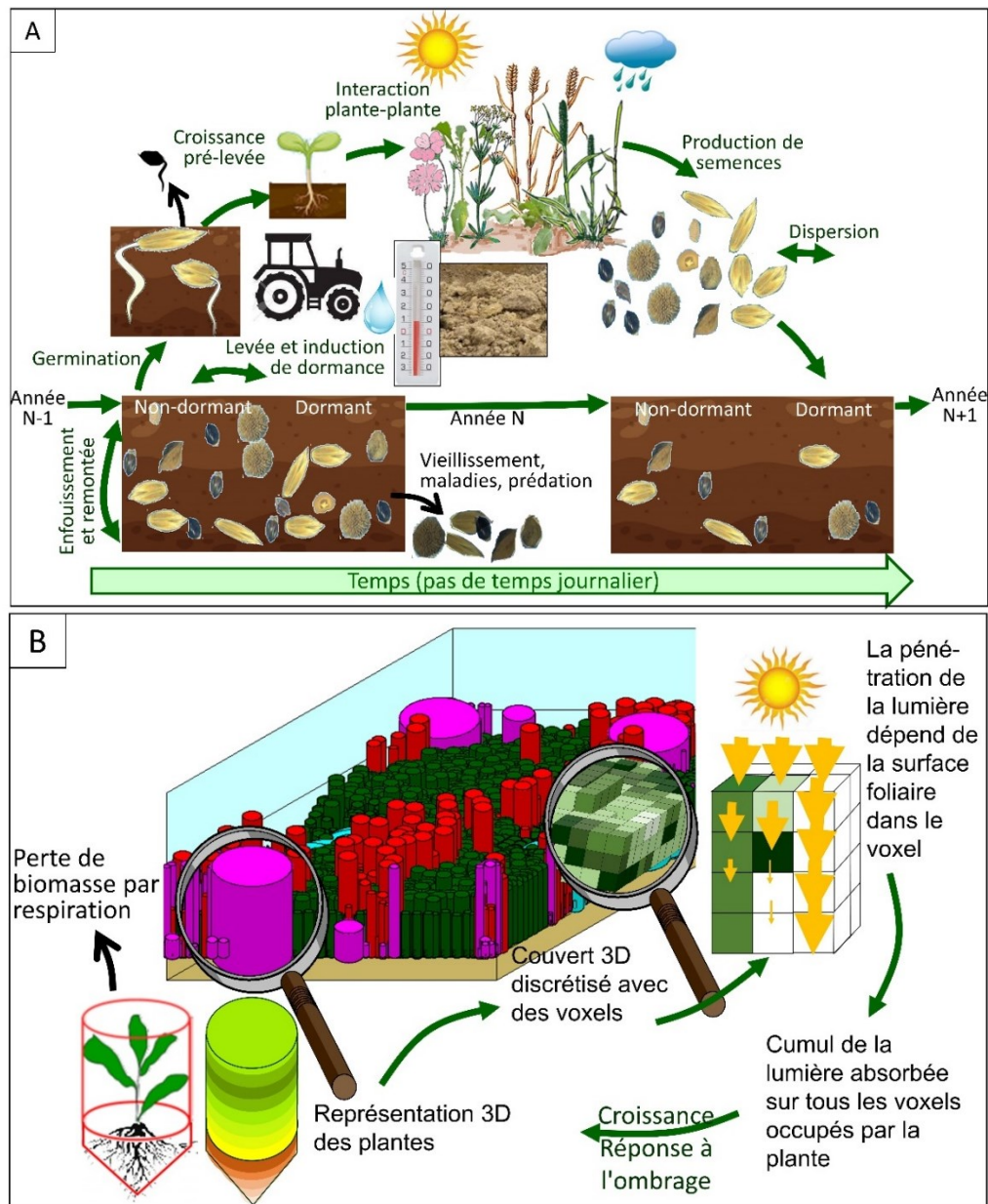


Figure 4 : Représentation simplifiée des stades et processus spatio-temporels dans le modèle FLORSYS. (A) Représentation temporelle du cycle de vie annuel des cultures et adventices, montrant la représentation 1D du stock semencier. (B) Représentation 3D individu-centrée du couvert culture-adventice, avec un focus sur la compétition plante-plante pour la lumière (Colbach *et al.*, 2019b).

5.3. Effet des techniques culturales

Les processus du cycle de vie sont modulés par les techniques culturales. Par exemple, le travail du sol déplace les semences adventices dans le sol, lève des dormances et stimule des germinations. Il peut aussi arracher et enfouir des plantes et affecte l'environnement des semences et des plantes (température, humidité et structure du sol, pénétration de la lumière dans le sol). Ces effets dépendent des options renseignées (outil utilisé, profondeur et vitesse de travail), de l'humidité du sol, de l'espèce et du stade des plantes.

5.4. Des indicateurs de production, de nuisibilité et bénéfices apportés par les adventices

En sortie, le modèle fournit des informations détaillées au jour le jour et en 3D sur les états des cultures, adventices et du sol. Ces informations sont aussi agrégées de manière synthétique, avec des indicateurs de production mais aussi de bénéfices et nuisibilité apportés par les adventices (nuisibilité pour la production, contribution à la biodiversité...) (Figure 3) (Mézière *et al.*, 2015).

Les indicateurs de nuisibilité des adventices ont été développés avec des conseillers et agriculteurs en enquête et dans des ateliers. Ils intègrent la nuisibilité directe (par exemple, la perte de rendement) et indirecte (par exemple, l'augmentation du risque de maladies) des adventices pour la production agricole, les problèmes techniques liés aux adventices (par exemple, bourrage de la moissonneuse) ainsi que des blocages sociologiques (par exemple, infestation du champ par les adventices, indépendamment de l'impact sur le rendement).

Les indicateurs de bénéfices des adventices ont été développés avec des écologues et des agronomes. Ils concernent la biodiversité végétale sauvage et le rôle des adventices pour nourrir les organismes bénéfiques (par exemple, les pollinisateurs).

5.5. Domaine de validité

Le modèle FLORSYS a été évalué en comparant les résultats de simulation à des données de terrain indépendantes (Colbach *et al.*, 2016; Pointurier *et al.*, in revision). L'évaluation a montré que le modèle prédit et classe correctement les densités adventices, le stock semencier et les rendements des cultures. Certains processus manquants ont pu être identifiés, notamment la compétition pour l'azote entre cultures et adventices (le rendement des cultures les plus nitrophiles comme le colza étant systématiquement surestimé).

Ainsi, pour **utiliser FLORSYS pour comprendre et piloter les rapports de compétition entre cultures et adventices via l'azote**, il est nécessaire de compléter le modèle. Certains processus sont déjà simulés dans FLORSYS. En particulier, le modèle fait l'objet d'un couplage avec le modèle STICS (Brisson *et al.*, 1998) afin de simuler la disponibilité en azote du sol, notamment en fonction de la fertilisation azotée, de la température et de l'humidité du sol et avec le modèle Déciblé (Chatelin *et al.*, 2005) pour prédire la structure du sol. Le modèle doit être **complété avec des formalismes liés à la compétition pour l'azote entre plantes**.

6. Les processus liés à la compétition pour l'azote à l'échelle de la plante

L'aptitude à la compétition pour les ressources d'une plante est caractérisée par deux composantes. L'effet compétitif, qui est la composante principale, correspond à la capacité de la plante à capter les ressources disponibles et ainsi entraver la croissance des autres plantes. La réponse à la compétition est la capacité de la plante à croître en réponse à une baisse de la disponibilité en ressources liée à la captation par les plantes voisines (Goldberg, 1990).

L'aptitude à la compétition pour l'azote à l'échelle de la plante peut être décomposée en processus qui sont propres à chaque espèce et qui peuvent être caractérisés par des traits. Ces processus sont schématisés en Figure 5.

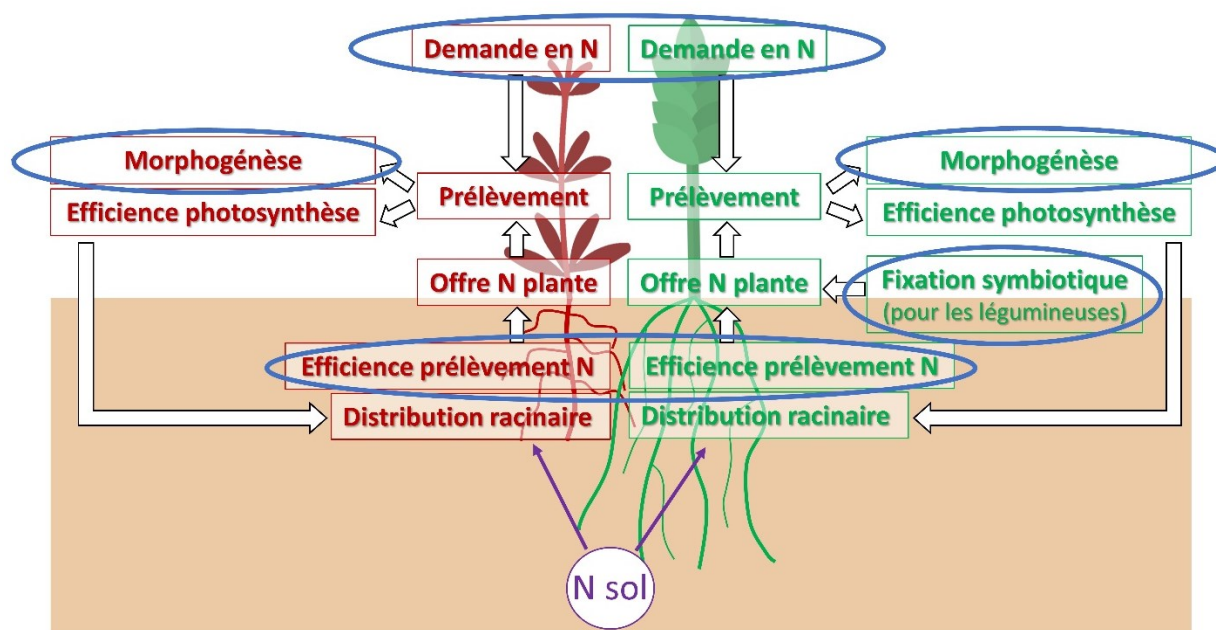


Figure 5 : Représentation des processus, résultantes et paramètres (encadrés) caractérisant la nutrition azotée d'une plante cultivée (en vert) et adventice (en rouge) et la compétition pour l'azote lorsque la quantité d'azote du sol (N sol) est limitante. Les flèches indiquent les interactions. Les processus/paramètres qui doivent être formalisés dans FLORSYS pour prendre en compte la compétition pour l'azote sont entourés en bleu. N sol correspond à la quantité d'azote du sol.

On considère généralement que le prélèvement d'azote par la plante résulte de la confrontation de la demande en azote de la plante et de l'offre en azote du sol disponible pour la plante (Jeuffroy and Recous, 1999).

La demande en azote est classiquement mesurée dans les couverts homogènes à partir de la courbe critique de dilution de l'azote (Lemaire and Salette, 1984b). Cette courbe indique, pour une biomasse donnée, la teneur en azote optimale du couvert pour maximiser sa croissance. La demande en azote du couvert correspond alors au produit de la biomasse du couvert et de la teneur en azote optimale. A l'échelle de la plante individuelle, cette courbe varie en fonction de l'environnement lumineux de la plante (Seginer, 2004). Or, les plantes de couvert hétérogène n'ont pas toutes le même accès à la lumière en fonction de leur position dominante ou dominée. Ce formalisme doit donc être revisité pour être valable à l'échelle de la plante quel que soit son environnement lumineux.

L'offre en azote du sol disponible pour la plante dépend de (1) la disponibilité en azote du sol, variable dans le temps et dans l'espace et modulable par la fertilisation azotée, (2) la prospection du sol par le système racinaire de la plante (architecture racinaire) (Hodge *et al.*, 2009) et (3) la capacité de prélèvement des racines (Moreau *et al.*, 2014).

Suite au prélèvement d'azote, l'état de nutrition azotée de la plante (en carence azotée, à nutrition azotée optimale ou en surconsommation d'azote) impacte la valorisation de l'azote au sein de la plante. La production de biomasse (via l'efficacité de la photosynthèse), la morphologie aérienne, et son allocation entre les compartiments aériens et racinaires dépendent de l'état de nutrition azotée de la plante (Van der Werf *et al.*, 1993; Berger *et al.*, 2007; Graf *et al.*, 1990).

Par ailleurs, les légumineuses sont capables de fixer l'azote atmosphérique par symbiose avec des bactéries du sol. La fixation symbiotique intervient lorsque la disponibilité en azote du sol est trop faible pour subvenir aux besoins azotés de la plante (Voisin *et al.*, 2002).

Les processus qui régissent l'aptitude à la compétition pour l'azote à l'échelle de la plante sont difficiles à formaliser pour les couverts culture/adventice. En particulier, les **connaissances concernant les adventices sont rares**. La **formalisation de la demande en azote** de la plante doit être **repensée** pour être valable pour les plantes de couvert hétérogène.

7. Objectifs et étapes de la thèse

Dans les sections précédentes, nous avons montré que pour comprendre le rôle de l'azote dans le pilotage des relations de compétition entre culture et adventices, il est nécessaire de prendre en compte les traits relatifs à la compétition pour l'azote des plantes cultivées et adventices mais aussi le système de culture et le pédoclimat. Nous avons déterminé que la modélisation mécaniste est un outil approprié et constitue un cadre conceptuel pour synthétiser les connaissances disponibles et analyser, par simulation, ce système complexe (en particulier, classer, caractériser les effets complexes de ce système et les optimiser). Dans ce cadre, nous avons identifié le modèle FLORSYS comme étant le plus proche des caractéristiques du modèle recherché. Il présente néanmoins l'inconvénient de ne pas intégrer la compétition pour l'azote (seule la compétition pour la lumière est modélisée). Dans l'optique de le compléter, nous avons identifié des lacunes dans les connaissances pour modéliser la compétition pour l'azote. Une fois ces connaissances acquises par expérimentation et formalisées dans le modèle, FLORSYS deviendra utilisable pour comprendre les rapports de compétition entre cultures et adventices via l'azote, déterminer s'il est possible de les piloter et comment.

L'objectif de cette thèse est d'analyser et modéliser (au sein du modèle mécaniste FLORSYS) les processus clés sous-jacents à la compétition pour l'azote, afin de déterminer dans quelle mesure le raisonnement de la fertilisation azotée et le choix des variétés cultivées peuvent aider à favoriser la régulation biologique des adventices.

Pour atteindre cet objectif, nous avons fait le choix de la modélisation comme schéma conceptuel pour formaliser les connaissances et comme outil pour faire des expérimentations virtuelles. Nous avons identifié des questions de recherche organisées en trois volets (Figure 6):

(1) Modéliser et synthétiser les connaissances. Quelle diversité des traits liés à la nutrition azotée au sein d'une gamme d'espèces cultivées et adventices ?

Ce premier volet (Chapitre 2, Chapitre 3, Chapitre 4) consiste à formaliser et paramétrer différents processus clés liés à la nutrition azotée à l'échelle de la plante dans le but d'intégrer la compétition pour l'azote dans FLORSYS. Les paramètres constituent des critères pour analyser la diversité des comportements entre espèces. Ce travail s'appuie sur la mise en place d'expérimentations et la valorisation de données antérieures.

(2) Classer et caractériser des effets complexes par simulations. Est-ce que les traits liés à la nutrition azotée de la culture et des modifications de la fertilisation azotée peuvent avoir un effet sur les rapports compétitifs entre plantes cultivées et adventices ?

Ce second volet (Chapitre 5) consiste, par simulation avec le modèle FLORSYS complété au Volet 1, à classer et caractériser (valeur, sens) les effets des traits liés à la nutrition azotée de la culture et des modifications de fertilisation azotée sur les rapports de compétition. Pour cela, nous avons réalisé une analyse de sensibilité pour analyser les réponses du rendement de la culture et des indicateurs d'impacts des adventices à des modifications de fertilisation azotée et à des traits liés à la nutrition azotée de la culture.

(3) Optimiser des leviers complexes. Comment optimiser la fertilisation azotée et les traits liés à la nutrition azotée de la culture pour défavoriser les adventices sans impacter le rendement des cultures, tout en favorisant la biodiversité ?

Ce dernier volet (Chapitre 6) de simulation consiste, dans la continuité du précédent, à chercher les combinaisons optimales de modalités de fertilisation azotée et de valeurs de traits pour maximiser le rendement et les bénéfices liés aux adventices et minimiser la nuisibilité des adventices, sur la base des résultats de l'analyse de sensibilité. Cette dernière étape fait appel à des algorithmes d'optimisation.

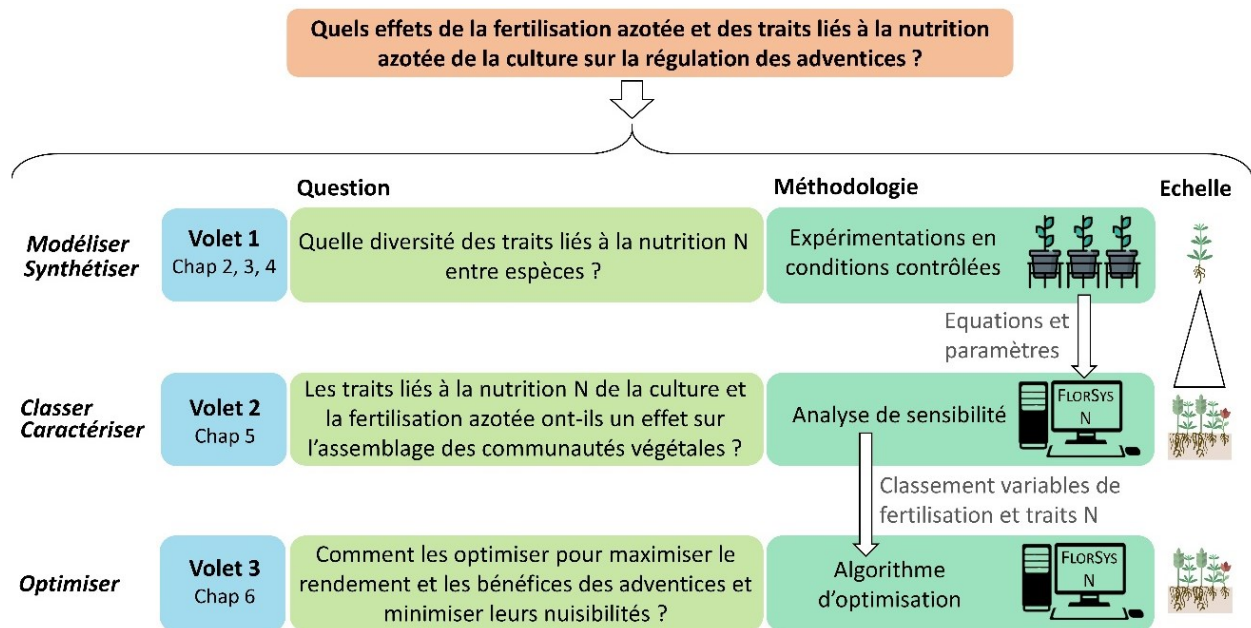


Figure 6 : Représentation de l'objectif final de la thèse (en orange) et des étapes pour l'atteindre. Les questions de recherche (en vert clair) sont décomposées en trois volets qui font appel à plusieurs méthodologies (en vert foncé) à différentes échelles. La modélisation est utilisée comme cadre conceptuel et outil dans ce travail et répond à différents objectifs (en italique) : synthétiser les connaissances, classer et caractériser des effets complexes puis les optimiser. Les apports de chaque étape sur la suivante sont indiqués en gris et représentés par une flèche.

Volet 1. Formalisation et paramétrage des
processus clés liés à la nutrition azotée
des plantes

Objectifs et démarches

Différents processus entrent en jeu lors de la compétition pour l'azote entre plantes (détaillés dans la problématique section 6, Figure 5). Ils dépendent de traits liés à la nutrition azotée des plantes dont les valeurs sont spécifiques à chaque espèce. Ces processus et traits sont particulièrement peu caractérisés pour les espèces adventices et certains formalismes doivent être repensés afin d'être valables pour les couverts hétérogènes (demande en azote de la plante). L'**objectif** de ce volet est de **formaliser et paramétrer les processus clés liés à la nutrition azotée des plantes** afin de **caractériser la diversité des valeurs de traits liés à la nutrition azotée** au sein d'un panel d'espèces adventices et cultivées. Ces formalismes et paramètres permettront de **compléter FLORSYS** avec la compétition pour l'azote (Figure 7).

Notre approche a consisté à formaliser différents processus impliqués dans la nutrition azotée des plantes (sous forme d'**équations mathématiques**) et à utiliser les paramètres de ces formalismes comme critères pour analyser la diversité interspécifique. Nous nous sommes efforcés d'identifier des paramètres reflétant le plus possible les propriétés intrinsèques des espèces de façon à ce qu'ils soient stables quel que soit l'environnement de croissance de la plante. Cet aspect est crucial lors de l'étude des couverts hétérogènes où chaque plante pousse dans un environnement qui lui est propre. Pour cela, des **expérimentations en conditions contrôlées** ont été mises en place et des données issues d'expérimentations antérieures ont été utilisées. Le principe de ces expérimentations était d'exposer des plantes individuelles, pour une gamme d'espèces adventices et cultivées, à plusieurs niveaux d'azote (pour mimer différents niveaux d'accès à l'azote) et plusieurs niveaux de rayonnement lumineux (pour simuler la position dominante ou dominée des plantes dans un couvert).

Ce volet est découpé en trois chapitres qui traitent chacun d'un ou plusieurs processus impliqués dans la nutrition azotée des plantes (Figure 8). Ainsi, ont été formalisées et paramétrées à l'échelle de la plante la demande en azote de la partie aérienne dans le Chapitre 2, la réponse morphologique au stress azotée dans le Chapitre 3, la demande en azote de la partie racinaire, l'efficacité des racines à prélever l'azote du sol et la fixation symbiotique dans le Chapitre 4. La version de FLORSYS complétée avec le module de compétition azotée est décrite dans le Chapitre 4. Les chapitres 2 et 3 correspondent à des articles respectivement publié et bientôt soumis, le Chapitre 4 correspond au matériel supplémentaire d'un article en révision.

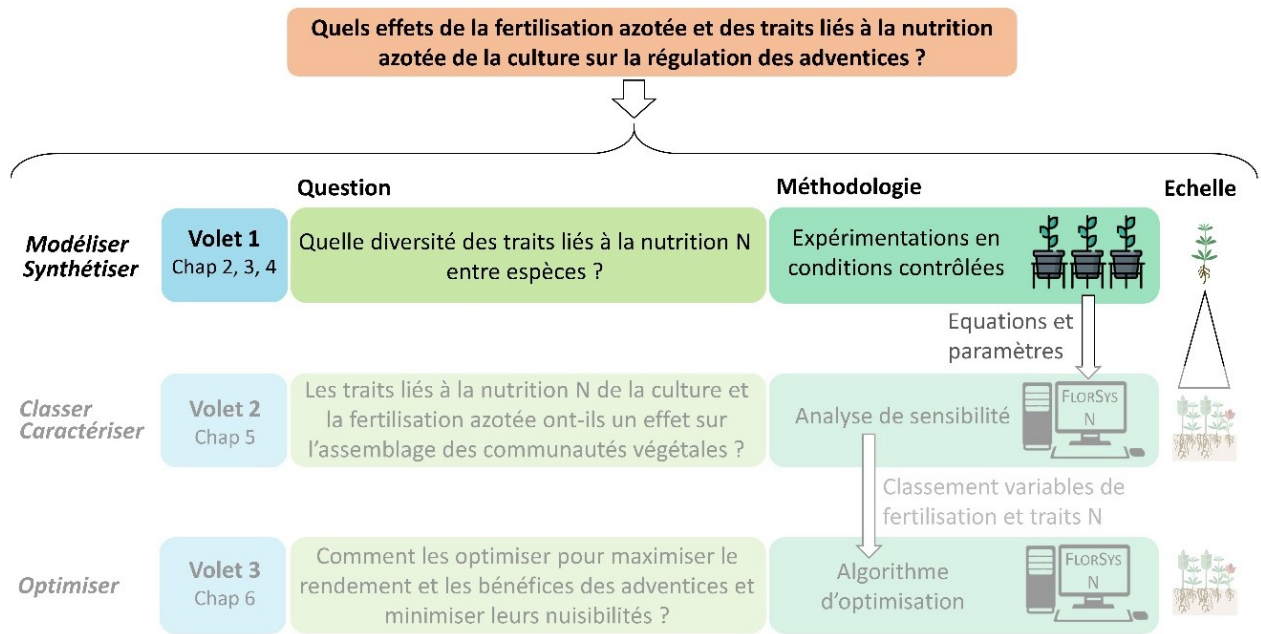


Figure 7 : Positionnement du Volet 1, qui regroupe trois chapitres, parmi les trois volets de la thèse qui permettent d'atteindre l'objectif final de la thèse (en orange). La modélisation est utilisée comme cadre conceptuel dans ce volet avec l'objectif (en italique) de modéliser et synthétiser les connaissances. Ce volet vise en effet à formaliser et paramétrer les processus liés à la nutrition azotée de la plante et à caractériser la diversité des valeurs de traits liés à la nutrition azotée par des expérimentations en conditions contrôlées. Les connaissances obtenues, à l'échelle de la plante, sont synthétisées dans le modèle FLORSYS sous la forme d'équations et de paramètres.

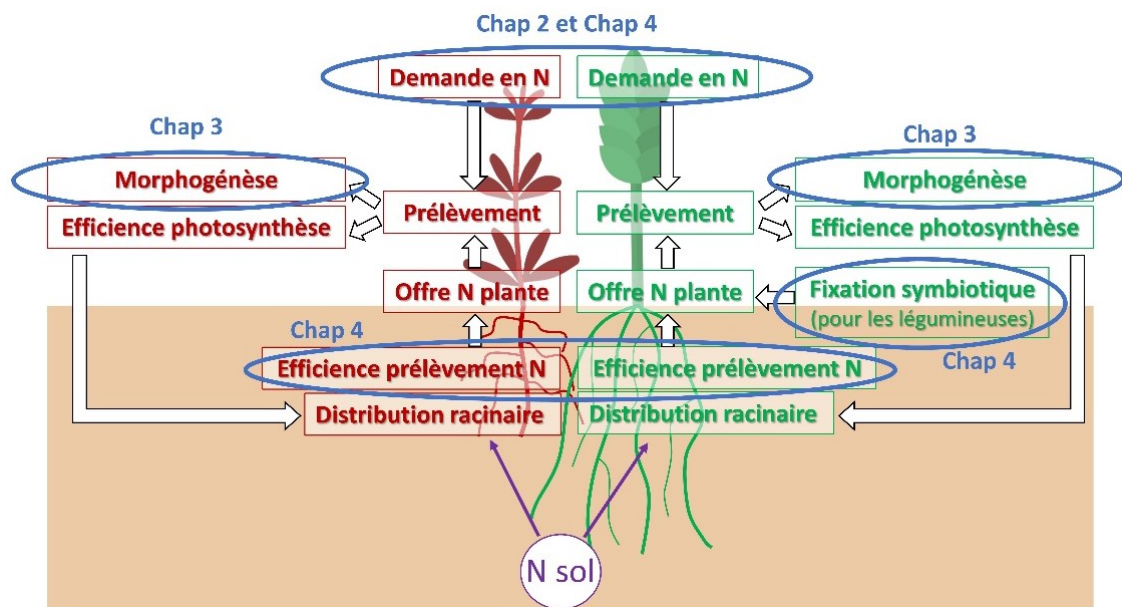


Figure 8 : Représentation des processus, résultantes et paramètres (encadrés) qui entrent en jeu lors de la compétition pour l'azote (N) entre plantes (adventice en rouge et culture en vert) et qui dépendent des traits des espèces et de la quantité d'azote du sol (N sol). Les flèches illustrent les interactions. Les trois chapitres dans lesquels les traits relatifs à la nutrition azotée sont caractérisés sont en bleu.

Productions issues du Volet 1

Articles scientifiques

Publié : Perthame L., Colbach C., Brunel-Muguet S., Busset H., Lilley J.M., Matejcek A., Moreau D. (2020). Quantifying the nitrogen demand of individual plants in heterogenous canopies: A case study with crop and weed species. *European Journal of Agronomy*, 119.

(Chapitre 2)

En révision : Moreau D., Pointurier O., **Perthame L.**, Beaudoin N., Villerd J., Colbach N. (in revision). Integrating plant-plant competition for nitrogen into a 3D individual-based model simulating the effects of cropping systems on weed dynamics. *Field Crops Research*.

(Chapitre 4)

En préparation : Perthame L., Colbach N., Busset H., Matejcek A., Moreau D. Morphological response of weed and crop species to nitrogen stress in interaction with shading. *Weed Research*.

(Chapitre 3)

Communications dans des congrès

Moreau D., Pointurier O., **Perthame L.**, Beaudoin N., Villerd J., Colbach N. 31 août-4 septembre 2020. Integrating plant-plant competition for nitrogen into a 3D individual-based model simulating the effects of cropping systems on weed dynamics. *Proceedings XVIe ESA*, Séville, Espagne, 36-37. (Oral)

Perthame L., Colbach N., Maillot T., Moreau D. 29-30 janvier 2020. La régulation des adventices dans les systèmes de culture moins dépendants des herbicides : quels rôles de la fertilisation azotée et des caractéristiques variétales ? *Phloème 2020. ARVALIS Institut du Végétal*, Paris, France, 213-214. (Oral)

Perthame L., Colbach N., Moreau D. 30 avril 2019. Comment estimer la demande en azote à l'échelle de la plante dans des couverts hétérogènes. *8^{ème} Journée des doctorants de l'UMR Agroécologie*, Dijon, France. (Oral)

Perthame L., Colbach N., Moreau D. 31 janvier-1er février 2019. Enfin une méthode pour estimer le statut azoté à l'échelle de la plante dans des couverts hétérogènes ! In: N. Colbach, F. Angevin, C. Bockstaller, B. Chauvel, C. Denieul, D. Moreau, B. Omon, D. Pellet, A. Rodriguez, L. Trannoy, S. Volan & F. Vuillemin, editors. *Gestion des adventices dans un contexte de changement – Séminaire CoSAC*, Paris, France, 57-59. (Oral)

Autres communications

Moreau D., **Perthame L.**, Colbach N. (sous presse). La compétition pour les ressources entre plantes : des clés pour choisir les cultures et variétés pour contrôler les adventices. *Innovations Agronomiques*.

Chapitre 2. Quantifying the nitrogen demand of individual plants in heterogeneous canopies: A case study with crop and weed species

Laurène Perthame^a, Nathalie Colbach^a, Sophie Brunel-Muguet^b, Hugues Busset^a, Julianne M. Lilley^c, Annick Matejcek^a, Delphine Moreau^a

^a Agroécologie, AgroSup Dijon, INRAE, Univ. Bourgogne Franche-Comté, F-21000, Dijon, France

^b EVA, Normandie Univ, UNICAEN, INRAE, F-14000, Caen, France

^c CSIRO Agriculture and Food, GPO Box 1700, ACT; 2601, Australia

Received 20 September 2019

Received in revised form 18 May 2020; Accepted 18 May 2020

<https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126102>

Corresponding author. E-mail address: delphine.moreau@inrae.fr (D. Moreau).



Original research paper

Quantifying the nitrogen demand of individual plants in heterogeneous canopies: A case study with crop and weed species

Laurène Perthame^a, Nathalie Colbach^a, Sophie Brunel-Muguet^b, Hugues Busset^a,
Julianne M. Lilley^c, Annick Matejcek^a, Delphine Moreau^{a,*}

^a Agroécologie, AgroSup Dijon, INRAE, Univ. Bourgogne, Univ. Bourgogne Franche-Comté, F-21000, Dijon, France

^b EVA, Normandie Univ, UNICAEN, INRAE, F-14000, Caen, France

^c CSIRO Agriculture and Food, GPO Box 1700, Canberra, ACT, 2601, Australia



ARTICLE INFO

Keywords:

Nitrogen demand
Individual plant
Heterogeneous canopy
Crop
Weed
Individual-based model

ABSTRACT

Crop mixtures may decrease reliance on pesticides but reducing herbicide use might increase weeds. Individual-based crop models can provide management guidelines. In heterogeneous canopies, light availability of individual plants depends on their dominant or dominated position. Estimating nitrogen demand at the plant scale, independently of light environment, is a challenge for modelling. A relationship linking shoot nitrogen amount to leaf biomass (or leaf area) at optimal nitrogen nutrition was investigated to establish if it could allow estimating nitrogen demand at the plant scale independently of its light environment. Crop and weed species were grown in greenhouse under various nitrogen treatments and, for two species, under two light levels. At the plant scale, shoot nitrogen amount was proportional to leaf biomass (or leaf area) at optimal nitrogen nutrition at vegetative stage. At reproductive stage, the relationship was allometric. The effect of light on shoot nitrogen amount per leaf biomass was minor and greater when using leaf area. Using data from previous experiments showed that the relationship using leaf biomass was stable across diverse growing conditions. The relationship linking shoot nitrogen amount to leaf biomass at optimal nitrogen nutrition can be used to model nitrogen demand of individual plants in heterogeneous canopies.

1. Introduction

With the advent of more environmentally friendly cropping systems, multispecies canopies will become more frequent. Indeed, crop mixtures are recommended to reduce the use of chemical inputs (Malezieux et al., 2009; Altieri et al., 2015; Duchene et al., 2017; Barot et al., 2017). Moreover, as herbicides constitute the most effective weed management technique (Munier-Jolain et al., 2008), the decrease in herbicide use may result in a residual weed flora in arable fields.

Tools are needed to design and manage more sustainable agricultural systems including multispecies heterogeneous canopies (Gaudio et al., 2019). Indeed, designing and managing such canopies is challenging because they are constituted of several species and show genetic, spatial (sowing patterns, weed patches) and temporal (multiple emergence flushes) heterogeneities which affect the environment experienced by individual plants (Colbach et al., 2014). Most existing crop models and diagnosis tools have been developed for homogeneous canopies and are not adapted to heterogeneous situations.

Mechanistic individual-based crop models can provide management

guidelines for multispecies canopies because they allow evaluating various cropping systems scenarios under multiple environments (Gaudio et al., 2019). Indeed, they describe the processes underlying plant development and growth, and their response to environment factors make them applicable in a large range of situations (Colbach et al., 2019). They simulate each plant individually, thus taking into account both the intra-specific and inter-specific variability existing in heterogeneous canopies.

Light is the main resource for which plants compete in intensive cropping systems (Wilson and Tilman, 1993; Perry et al., 2003; Munier-Jolain et al., 2013). Yet, competition for belowground resources, particularly nitrogen, will become more and more frequent, as the use of mineral fertilizers must be reduced due to environmental concerns (Sutton et al., 2011). Competition for nitrogen among plants in the field, whether crop or weed, might increase. It is thus important to model this process but most individual-based models take into account competition for light and rarely for nitrogen (Gaudio et al., 2019) or need to be improved to accurately predict plant nitrogen demand, particularly for isolated plants (Faverjon et al., 2019).

* Corresponding author.

E-mail address: delphine.moreau@inrae.fr (D. Moreau).

<https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126102>

Received 20 September 2019; Received in revised form 18 May 2020; Accepted 18 May 2020
1161-0301/ © 2020 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Abstract

Crop mixtures may decrease reliance on pesticides but reducing herbicide use might increase weeds. Individual-based crop models can provide management guidelines. In heterogeneous canopies, light availability of individual plants depends on their dominant or dominated position. Estimating nitrogen demand at the plant scale, independently of light environment, is a challenge for modelling. A relationship linking shoot nitrogen amount to leaf biomass (or leaf area) at optimal nitrogen nutrition was investigated to establish if it could allow estimating nitrogen demand at the plant scale independently of its light environment. Crop and weed species were grown in greenhouse under various nitrogen treatments and, for two species, under two light levels. At the plant scale, shoot nitrogen amount was proportional to leaf biomass (or leaf area) at optimal nitrogen nutrition at vegetative stage. At reproductive stage, the relationship was allometric. The effect of light on shoot nitrogen amount per leaf biomass was minor and greater when using leaf area. Using data from previous experiments showed that the relationship using leaf biomass was stable across diverse growing conditions. The relationship linking shoot nitrogen amount to leaf biomass at optimal nitrogen nutrition can be used to model nitrogen demand of individual plants in heterogeneous canopies.

Key words: Nitrogen demand; Individual plant; Heterogeneous canopy; Crop; Weed; Individual-based model

2. Introduction

With the advent of more environmentally friendly cropping systems, multispecies canopies will become more frequent. Indeed, crop mixtures are recommended to reduce the use of chemical inputs (Malezieux *et al.*, 2009; Altieri *et al.*, 2015; Duchene *et al.*, 2017; Barot *et al.*, 2017). Moreover, as herbicides constitute the most effective weed management technique (Munier-Jolain *et al.*, 2008), the decrease in herbicide use may result in a residual weed flora in arable fields.

Tools are needed to design and manage more sustainable agricultural systems including multispecies heterogeneous canopies (Gaudio *et al.*, 2019). Indeed, designing and managing such canopies is challenging because they are constituted of several species and show genetic, spatial (sowing patterns, weed patches) and temporal (multiple emergence flushes) heterogeneities which affect the environment experienced by individual plants (Colbach *et al.*, 2014b). Most existing crop models and diagnosis tools have been developed for homogeneous canopies and are not adapted to heterogeneous situations.

Mechanistic individual-based crop models can provide management guidelines for multispecies canopies because they allow evaluating various cropping systems scenarios under multiple environments (Gaudio *et al.*, 2019). Indeed, they describe the processes underlying plant development and growth, and their response to environment factors make them applicable in a large range of situations (Colbach *et al.*, 2019c). They simulate each plant individually, thus taking into account both the intra-specific and inter-specific variability existing in heterogeneous canopies.

Light is the main resource for which plants compete in intensive cropping systems (Munier-Jolain *et al.*, 2013; Wilson and Tilman, 1993; Perry *et al.*, 2003). Yet, competition for belowground resources, particularly nitrogen, will become more and more frequent, as the use of mineral fertilizers must be reduced due to environmental concerns (Sutton *et al.*, 2011).

Competition for nitrogen among plants in the field, whether crop or weed, might increase. It is thus important to model this process but most individual-based models take into account competition for light and rarely for nitrogen (Gaudio *et al.*, 2019) or need to be improved to accurately predict plant nitrogen demand, particularly for isolated plants (Faverjon *et al.*, 2019).

Modelling nitrogen competition in individual-based models requires representing two processes at the plant scale (1) the soil nitrogen supply and (2) the plant nitrogen demand. Soil nitrogen supply depends on the quantity of nitrogen in the soil available to the root system and on the root nitrogen uptake efficiency (Hodge *et al.*, 2009). These two aspects are already well modelled, e.g., in soil nitrogen models (Brisson *et al.*, 1998; Brisson *et al.*, 2002; Brisson *et al.*, 2003; Holzworth *et al.*, 2014) and in root architecture models (Dunbabin *et al.*, 2013; Pages *et al.*, 2014). Plant nitrogen demand is defined as the quantity of nitrogen that a plant needs to maximize its growth (Ulrich, 1952).

In homogeneous canopies, nitrogen demand is classically estimated from the critical nitrogen dilution curve developed by Lemaire and Salette (1984b). The critical nitrogen dilution curve defines the minimum shoot nitrogen concentration (pN_{sh} in g nitrogen.g biomass⁻¹) required to maximize shoot biomass (B_{sh} in g):

$$pN_{sh} = a \cdot B_{sh}^b$$

With a (in g⁻¹) the intrinsic ability of the crop to take up nitrogen during early growth (Lemaire *et al.*, 2007b) and b (dimensionless) the allometric coefficient between the nitrogen concentration and the shoot biomass accumulation (Lemaire and Salette, 1984b). The critical nitrogen dilution curve is applicable at the individual scale. As shoot biomass increases, nitrogen is diluted in response to self-shading and to a higher proportion of stem than leaf biomass. Both processes decrease shoot nitrogen concentration (Lemaire and Gastal, 1997). Parameters a and b of the critical nitrogen dilution curves vary with the amount of light intercepted by plants and its impact on plant organ composition (Lemaire and Gastal, 1997; Seginer, 2004; Lemaire *et al.*, 2019). Thus, the nitrogen dilution curve, as represented by Lemaire and Salette (1984b), cannot be used to estimate nitrogen demand at the plant scale in heterogeneous canopies.

To estimate nitrogen demand at the plant level, some models use biochemical processes linked to photosynthesis (Soussana *et al.*, 2012; Barillot *et al.*, 2016). These models are functional-structural models that explicitly represent plant architecture: they are adapted to investigate interactions among a small number of plant species (one for Barillot *et al.* (2016) and two plant functional types for Soussana *et al.* (2012)) on a relatively short time scale (several weeks or months). These models are not adapted to crop-weed modelling because (1) the numerous parameters required per species cannot be assessed for the several dozens (or more) contrasting weed species coexisting in arable fields (Fried *et al.*, 2008a), and (2) plant representation is too detailed to run simulations over several years or decades, as required for analysing the effect of cropping systems on weed dynamics (Gardarin *et al.*, 2010a).

Other models use empirical approaches to estimate plant nitrogen demand. The COMPETE model (Berger *et al.*, 2013; Berger, 2009) uses thresholds based on empirical data used to establish maximum and minimum nitrogen amount observed in leaves and stems at several development stage for two species only. Similar empirical approaches to estimate plant nitrogen demand using observed nitrogen concentrations are used in some root architecture models (Lynch *et al.*, 1997; Postma *et al.*, 2017; Wu and McGeachan, 1998; Wu *et al.*, 2007). This approach is not generic which makes difficult its application to other species.

A third approach, used for instance in an individual-based model simulating grasslands with forage legumes (Louarn and Faverjon, 2018), estimates shoot nitrogen concentration of the plant species at the canopy level with the critical dilution curve using shoot biomass of all plants in the mixture. Nitrogen demand of each plant then depends on its potential dry matter production determined from the amount of intercepted light by the shoot. Using the shoot biomass of the mixture (grass+legumes) allows estimating shoot nitrogen concentration with the same dilution curve coefficients as for a homogeneous grass canopy (Soussana and Arregui, 1995). But this relationship assumes that the species in the mixture have similar height and neighbour shading capacity (Gastal *et al.*, 2015). This does not apply to weed-crop canopy or many annual crop mixtures where plant height can greatly differ between species, and individual plants receive different amounts of light, depending on their position in the canopy (dominant or dominated plant).

Thus, it is necessary to find a new approach that allows the estimation of plant nitrogen demand for many species and for plants that have different access to light depending on their dominant or dominated position in the canopy.

At optimal plant nitrogen nutrition, Lemaire *et al.* (2005) found a linear relationship between shoot nitrogen amount and leaf biomass of individual plants of *Medicago sativa* grown in a dense stand in the field. The relationship was relatively stable regardless of the plant position in the canopy, and thus the amount of light received by the plant (Lemaire *et al.*, 2005). In a modelling perspective, this result could be used to simply simulate plant nitrogen demand from leaf biomass, independently of light environment (by multiplying the simulated leaf biomass by the slope of the relationship). Instead of leaf biomass, Lemaire *et al.* (2005) also used leaf area. They identified a similar relationship between shoot nitrogen amount and leaf area at plant optimal nitrogen nutrition for *M. sativa*, stable across environments (greenhouse experiment at low density and field experiment at high density). At the homogeneous canopy level, this relationship varied between environments for several crop species (Lemaire *et al.*, 2007a), this relationship might thus vary across environments at the plant scale.

The objective of this study was to identify a method to estimate nitrogen demand at the plant scale, independently of light environment. The linear relationship found by Lemaire *et al.* (2005) linking shoot nitrogen amount to leaf biomass at optimal nitrogen nutrition was analysed in order to determine whether (1) it was valid for other species, (2) its slope was stable irrespective of light environment, (3) its slope varied among a range of species, including both crops and weeds, (4) it was robust to growth conditions (particularly field versus greenhouse) and (5) leaf biomass was a more relevant variable than leaf area to estimate plant nitrogen demand independently of light environment.

3. Materials and methods

3.1. Controlled-environment experiments

3.1.1. Principle

Three greenhouse experiments were conducted in Dijon (France) in 2015, 2016 and 2018. Six annual species were chosen to include monocotyledonous and dicotyledonous as well as crop and weed species, and to cover the range of the N-number of Ellenberg (1974) (Table 8). This gradient ranks species from 1 (most oligotrophic species, mostly found in nitrogen-poor soils) to 9 (most nitrophilic species, mostly found in nitrogen-rich soils).

To obtain plants at optimal nitrogen nutrition, plants of all species were grown under different concentrations of nitrogen solution. For two species used as references (*Triticum aestivum* and *Polygonum aviculare*), plants were grown under two light treatments in order to test the stability of the relationship between shoot nitrogen amount and leaf biomass across light conditions. All the other species were grown in unshaded conditions only.

Table 8: Details of the experiments performed in greenhouse in Dijon (France). Plants were grown under four or five nitrogen (N) treatments. *Triticum aestivum* and *Polygonum aviculare* were grown under two light treatments (unshaded or shaded).

Year	Species (cultivar for crops)	Monocotyledonous or dicotyledonous species	Ellenberg N- number ^a	Nitrogen treatments (mM)		Percentage of incident light available to plants	
				Unshaded treatment	Shaded treatment	Unshaded treatment	Shaded treatment
2015	<i>Festuca arundinacea</i> (Soni)	Monocotyledon	5	0.4, 1, 5 and 10		100%	
	<i>Medicago sativa</i> (Agathe NF ^b)	Dicotyledon	NA				
2016	<i>Brassica napus</i> (Kadore)	Dicotyledon	12.4	1, 5, 10 and 14		100%	
	<i>Geranium molle</i>	Dicotyledon	4				
2018	<i>Triticum aestivum</i> (Caphorn)	Monocotyledon	4.4	1, 5, 10 and 14	0.4, 1, 5, 10 and 14	100%	40%
	<i>Polygonum aviculare</i>	Dicotyledon	6				

^a Ellenberg N-number estimated from Ellenberg (1974) for all species except *B. napus* and *T. aestivum* (Moreau *et al.*, 2013).

^b Non-N₂-fixing

3.1.2. Experimental design

Plants from all six species were grown under four or five nutrient solutions, varying in their nitrate concentration from 0.2 to 14 mM. For two species the different nutrient solutions were applied under two contrasted light treatments: 100% (unshaded) and 40% (shaded) of incident light (Table 8). Twenty-four plants were grown per species × nitrogen treatment × light treatment combination, except for *T. aestivum* and *P. aviculare* in the shaded treatment at the highest nitrogen concentration of the solution where twenty plants were grown. Plants were grouped by nitrogen treatments in the greenhouse because each nitrogen treatment required its own watering network. Within each nitrogen treatment, plant species were placed randomly and spaced homogeneously. At the beginning of the experiment, the distance between pots was 12cm in the unshaded treatment and 9cm in the shaded treatment (13pots/m² in the unshaded treatment and 21pots/m² in the shaded treatment). Each sampling decreased the stand density by 3pots/m² in the unshaded treatment and 5pots/m² in the shaded treatment.

3.1.3. Growing conditions

Seeds were germinated in an incubator with photoperiod (from 16 hours of light per day to total obscurity) and temperature (from 10 to 25°C) adapted to each species. When the radicle protruded, germinated seeds were sown into 2-L pots, with one seedling per pot, and placed into the greenhouse (under natural light and cooled with cooling pads). Pots were filled with a solid, inert and draining substrate (60% attapulgit and 40% expanded clay, with clay balls added at the bottom of the pots except in 2018). For *T. aestivum* and *P. aviculare* in the shaded treatment, plants were grown under a shading net that transmitted 40% of incident light. Each nutrient solution was made up of nitrate, phosphorous, potassium, and oligo-elements (Table S1 Annexe 1 section A) and was provided by automatic watering several times a day at a frequency allowing the pots to drain, avoiding the accumulation of ions in the substrate and ensuring non-limiting irrigation. Air temperature (PT100 sensors in ventilated shelter in unshaded treatment; Pyro-Contrôle, Vaulx-en-Velin, France) and incident photosynthetically active radiation (PAR; silicon sensors; Solems, Palaiseau, France) were measured at 300-s (2015) or 600-s (2016, 2018) intervals and stored in a data logger (DL2e; Delta-T Devices, Cambridge, UK). Mean temperature and incident photosynthetically active radiation for each year of experiment are provided in Table S2 Annexe 1 section A. In 2018, the mean air temperature was 0.9°C (e.g. 4.2%) higher in the unshaded than in the shaded treatment while the mean incident photosynthetically active radiation in the shaded treatment was worth 41% of the value in the unshaded treatment. The main effect affecting plants growth between unshaded and shaded treatments was thus the incident light.

3.1.4. Plant measurements

For each species × nitrogen treatment × light treatment combination, four to six plants were sampled randomly at four dates, from 5 to 18-weeks after sowing for unshaded treatment and from 8 to 18-weeks after sowing for shaded treatment (Table S3 Annexe 1 section A). Samplings were carried out during the vegetative stage for all species, except for *M. sativa* (for two dates) and *P. aviculare* (for all dates) that were at reproductive stage. Plants of *M. sativa* that were at vegetative stage (reproductive to shoot biomass ratio < 1%) were considered separately from the plants at reproductive stage. For each plant, leaf area as well as leaf, stem (i.e. lamina and sheath biomass for grass species) and reproductive (for *M. sativa*) biomass were measured after drying during 48h at 80°C. The nitrogen concentration in the aboveground plant part (Dumas method, ThermoScientific™ FLASH 2000 CHNS/O Analyzer) was measured. Shoot nitrogen amount was calculated for the vegetative parts of the plants, except for *P. aviculare* where reproductive parts were included.

3.2. Data analysis

3.2.1. Principle

The objective was to analyse the relationship between shoot nitrogen amount and leaf biomass at optimal nitrogen nutrition level, in order to determine whether this relationship was (1) linear for a given species as showed for *M. sativa* by Lemaire *et al.* (2005), (2) stable independently of light treatment (as individual plants differ in light access depending on their position in the canopy), (3) different among species, (4) stable across a wide range of environments (evaluate the stability of the relationship with independent data) and (5) more independent on light conditions in comparison with using leaf area (instead of leaf biomass). Indeed, in modelling

perspective, if this relationship was proven stable across environments, multiplying the simulated leaf biomass by the slope of the linear relationship could be used to estimate plant nitrogen demand.

The approach consisted of four steps. The preliminary step (step 0) was to identify plants at optimal nitrogen nutrition. The nitrogen nutrition index was calculated to quantify to which extent plant nitrogen nutrition was suboptimal (nitrogen deficiency), optimal or supraoptimal (nitrogen is not used by the plant to increase shoot biomass). It was determined, using the method of the critical nitrogen dilution curve. In step 1, only plants at optimal nitrogen nutrition were used in order to study the relationship between shoot nitrogen amount and leaf biomass at optimal plant nitrogen nutrition level (objective (1) in section 3.1.1). For *T. aestivum* and *P. aviculare*, the significance of light treatment on the ratio between shoot nitrogen amount and leaf biomass was analysed to assess if the relationship was independent of light environment (objective (2)). Then, the species effect on the slope of the relationship was studied (objective (3)). Step 2 consisted in evaluating the stability of the relationship across environments using field data (objective (4)). In step 3, a similar relationship linking shoot nitrogen amount to leaf area instead of leaf biomass at optimal plant nitrogen nutrition level was studied (objective (5)).

3.2.2. Step 0. Identification of plants at optimal nitrogen nutrition

The critical nitrogen dilution curve was determined for each species $\times$ light treatment combination as the critical nitrogen dilution curve depends on the species and on the light environment (Seginer, 2004; Lemaire *et al.*, 2007b). We used a method derived from the reference method from Justes *et al.* (1994). This simplified method is illustrated in Figure 9 for *G. molle* in the unshaded treatment. For each sampling date, the nitrogen treatment retained to compute the critical dilution curve (i.e. black points in Figure 9) corresponded to the nitrogen treatment from which increasing solution nitrogen concentration did not result in a significant increase in shoot biomass, while shoot nitrogen concentration may differ (the nitrogen treatments used for the analysis are given in Table S4 Annexe 1 section B). To identify this nitrogen treatment at each sampling date, shoot biomass was compared between the four or five nitrogen treatments using analysis of variance and least significant difference test (aov and LSD.test functions of R (RCoreTeam, 2019)). After a $\log_n$ transformation for both variables, dilution curves were determined by fitting a linear regression (lm function of R) to shoot nitrogen concentration versus shoot biomass using the points corresponding to individual plants at the critical solution nitrogen concentration. The equations of the dilution curves obtained for each species $\times$ light treatment combination are given in Table S4 Annexe 1 section B.

Then, these critical dilution curves were used to calculate the nitrogen nutrition index of each plant, which characterized to which extent plant nitrogen nutrition is suboptimal (nitrogen stress), optimal or supraoptimal (nitrogen excess) (Justes *et al.*, 1994). Nitrogen nutrition index (NNI) corresponded, for each plant, to the ratio between the measured shoot nitrogen concentration (pN_m) and the critical shoot nitrogen concentration (pN_c) read on the dilution curve at the corresponding shoot biomass:

$$NNI = pN_m / pN_c$$

If the nitrogen nutrition index was lower than 1, the plant was nitrogen deficient; if the ratio was equal to 1, the plant was at optimal nitrogen nutrition level; if the ratio exceeded 1, the plant nitrogen nutrition level was supraoptimal.

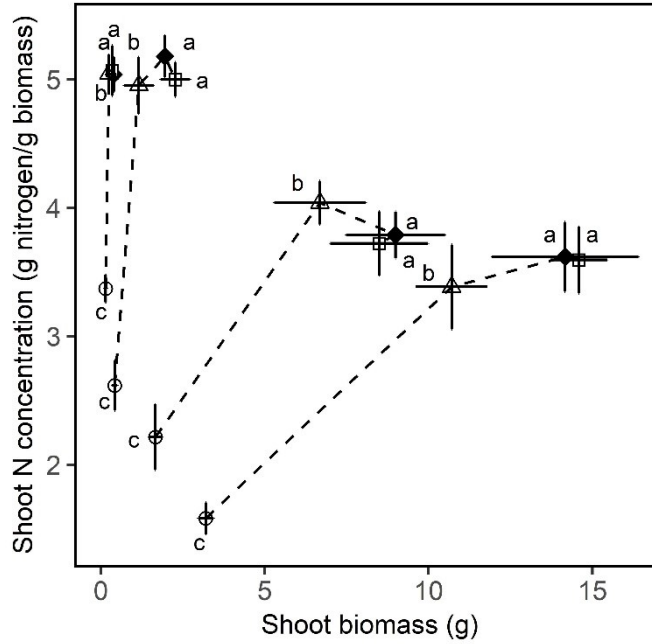


Figure 9: Method to identify the critical soil nitrogen concentration at each sampling date for *Geranium molle* in unshaded treatment. Symbol shapes indicate nitrogen treatment (○ 0.4mM, △ 1mM, ◇ 5mM and □ 10mM). Each point is the mean value of four to six plants corresponding to a nitrogen treatment × sampling date combination, error bars are standard-deviation. Nitrogen treatments of a given sampling date are linked by a dashed line. At each sampling date, the critical soil nitrogen concentration (allowing to reach the minimum plant nitrogen concentration required to maximize shoot biomass) is filled in black. The shoot biomass of points sharing the same letter are not significantly different.

3.2.3. Step 1. Analysing the relationship between shoot nitrogen amount and leaf biomass

Objective 1. In order to analyse the relationship at optimal plant nitrogen nutrition level between the shoot nitrogen amount and leaf biomass, only plants with a nitrogen nutrition index close to optimum (between 0.9 and 1.1) were selected. Linear regressions between quantity of nitrogen in shoot (N_{sh} in g) and leaf biomass B_L (in g) were fitted through the origin, discriminating plants from shaded and unshaded conditions by species (GLM procedure of SAS (version 9.4, SAS Institute, Cary, NC) was used):

$$N_{sh} = B_L + B_L \times \text{Species} + B_L \times \text{Light} + B_L \times \text{Species} \times \text{Light} + \text{error} \quad (1)$$

Plot of residuals against fitted values was used to assess if a linear model was appropriate for the data.

Objective 2. To quantify the effect of species and light treatment independently of the correlation between shoot nitrogen amount and leaf biomass, an analysis of variance of the ratio between shoot nitrogen amount and leaf biomass was performed. Partial R^2 were calculated to quantify the effect of both factors on the variation of the ratio (Anova function of R):

$$N_{sh} / B_L = \text{constant} + \text{Species} + \text{Light} + \text{Species} \times \text{Light} + \text{error} \quad (2)$$

Mean of the ratios in unshaded and shaded treatment were compared with a Student test (t.test function of R).

Objective 3. As the effect of light was revealed to be minor (see 3.2.), model (1) was simplified to compare the slope value between species independently of light environment (lm function of R):

$$N_{sh} = B_L + B_L \times \text{Species} + \text{error} \quad (3)$$

3.2.4. Step 2. Evaluation with field data

Objective 4. To assess if the relationship between shoot nitrogen amount and leaf biomass at optimal nitrogen nutrition was stable not only across light treatments in our experiments, but also across a wider range of environments, our data were compared with data from literature or prior experiments. For *M. sativa*, data from greenhouse experiments where three light treatments were applied to *Medicago truncatula* (Moreau *et al.*, 2008) were used (Table 9 first line). Our data were also compared to values obtained in high-density lucerne (*M. sativa*) stands where three hierarchical positions (dominant, intermediate or suppressed by neighbouring plants) in the overall plant population were studied (and thus three different light conditions, Table 2 second line) (Lemaire *et al.*, 2005). For *T. aestivum*, data from a field experiment with a homogeneous wheat canopy were used (Moreau *et al.*, 2012) (Table 9 third line). In these data, nitrogen nutrition status was assessed at the canopy level for homogeneous canopies while, for heterogeneous canopies, it should be assessed at the plant level. We thus tested the indicator of the present study in the particular conditions of homogeneous canopies, in which we assumed that all plants were identical. If the relationship between shoot nitrogen amount and leaf biomass at optimal nitrogen nutrition was proven stable across light treatments at the plant level with our data, this relationship should remain stable for plants grown at optimal nitrogen nutrition in any light environment (including homogeneous canopy in the field, in which all plants were considered at optimal nitrogen nutrition). For *B. napus*, data from a field experiment in a homogeneous canopy and from a simulation study with APSIM-Canola model were used (Table 9 two last lines, see Annexe 1 sections C.1 and C.2 for more details). In all situations, individual plants (or the average plant over the canopy for homogeneous canopies) were at optimal nitrogen nutrition level (nitrogen nutrition index between 0.9 and 1.1). To compare data from our experiments to data from literature or prior experiments, a linear regression of shoot nitrogen amount (N_{sh}) versus leaf biomass (B_L) was fitted, discriminating data by species and origin using lm function of R:

$$N_{sh} = B_L + B_L \times \text{Species} \times \text{Data Origin} + \text{error} \quad (4)$$

3.2.5. Step 3. Analysing the relationship between shoot nitrogen amount and leaf area

Objective 5. Linear models (1) were fitted to our data (only for plants with a nitrogen nutrition index close to optimum) using leaf area (in cm²) instead of leaf biomass B_L (GLM procedure of SAS). Plot of residuals against fitted values was used to assess if a linear model was appropriate for the data. To quantify the effect of species and light treatment, an analysis of variance was performed on the ratio between shoot nitrogen amount and leaf area. Partial R^2 were calculated to quantify the effect of both factors on the variation of the ratio (Anova function of R). Means of the ratios were compared between unshaded and shaded treatment for *T. aestivum* and *P. aviculare* (t.test function of R).

Table 9: Description of the experiments from literature or prior experiments used to study the stability to environmental conditions of the relationship between shoot nitrogen amount and leaf biomass at optimal nitrogen nutrition.

Source	Crop species	Type of experiment	Measurement scale	Light environment
Moreau <i>et al.</i> (2008)	<i>Medicago truncatula</i>	Greenhouse	Individual plant	Three light treatments (no-shade, low-shade and high-shade)
Lemaire <i>et al.</i> (2005)	<i>Medicago sativa</i>	Field	Individual plant	Dense canopy with three hierarchical positions (dominant, intermediate and suppressed)
Moreau <i>et al.</i> (2012)	<i>Triticum aestivum</i>	Field	Average plant over the canopy	Homogeneous canopy
Section C.1 Annexe 1	<i>Brassica napus</i>	Field	Average plant over the canopy	Homogeneous canopy
Section C.2 Annexe 1	<i>Brassica napus</i>	Simulations (APSIM-Canola model)	Average plant over the canopy	Homogeneous canopy

4. Results

4.1. Is shoot nitrogen amount proportional to leaf biomass at optimal nitrogen nutrition?

Linear regressions through the origin were fitted to the shoot nitrogen amount versus leaf biomass for plants at optimal nitrogen nutrition, for each species (for *M. sativa* at vegetative and reproductive stage, *B. napus*, *F. arundinacea* and *G. molle*) or each species × light treatment combination (for *T. aestivum* and *P. aviculare*) (Figure 10). For all species or species × light treatment except *M. sativa* at reproductive stage and *P. aviculare*, the residual plots showed randomly distributed points, indicating the linear regressions were appropriate for the data. Thus, the quantity of nitrogen in the shoot was strictly proportional to leaf biomass at optimal plant nitrogen nutrition for the species at vegetative stage grown under unshaded or shaded treatment. For two species at reproductive stage (*P. aviculare* and *M. sativa*), a $\log_n$ transformation of shoot nitrogen amount and leaf biomass was necessary to satisfactorily fit the data (Figure 10B and D).

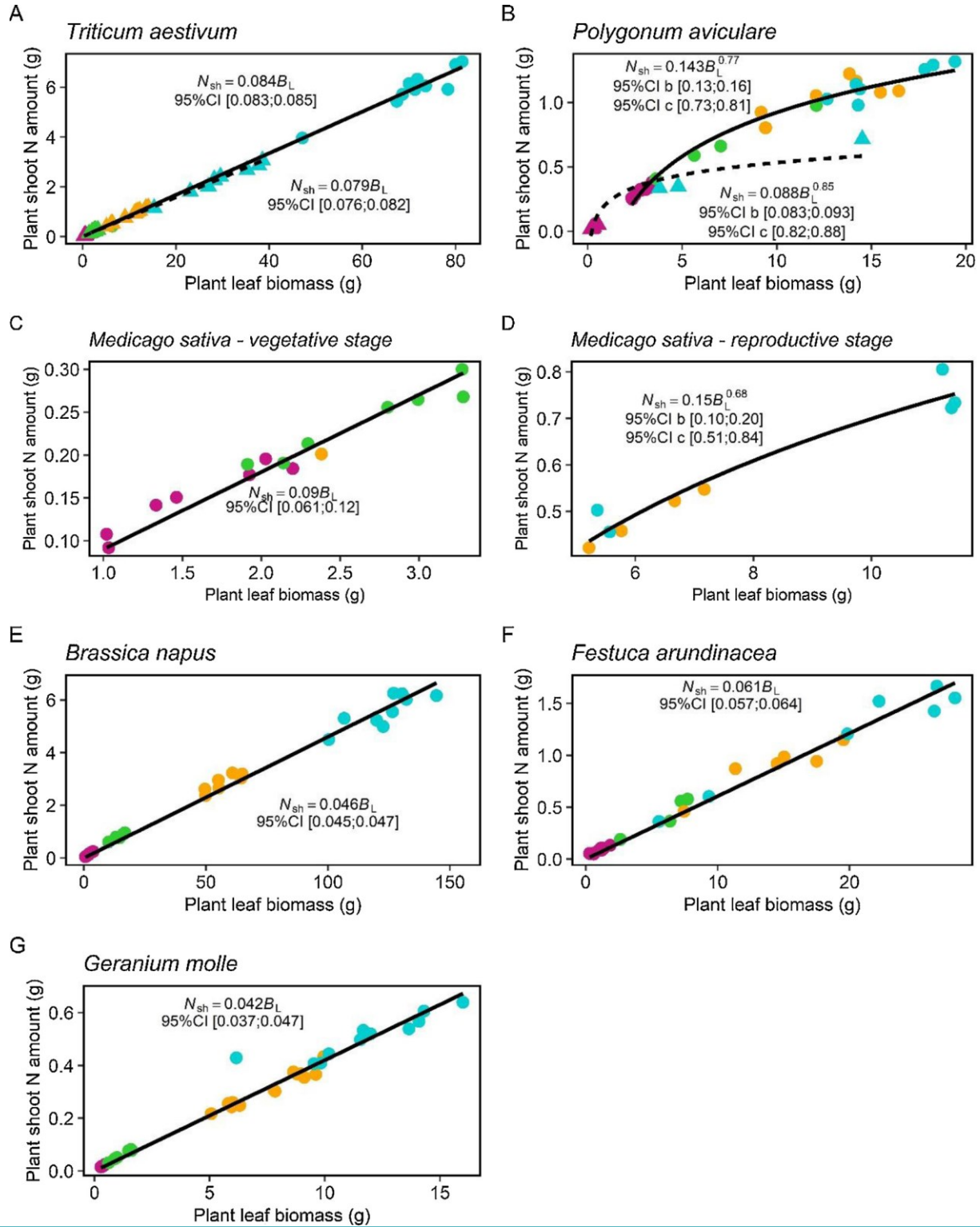


Figure 10: Relationship between shoot nitrogen amount (N_{sh}) and leaf biomass (B_L) at optimal nitrogen nutrition for different species grown in unshaded (●) and shaded treatment (▲). Each point represents a plant. Colours indicate plants sampled at different dates: first sampling (red), second sampling (green), third sampling (orange) and fourth sampling (blue). (A) (C) (E) (F) (G) Species at vegetative stage. Equations and black lines result from fitting linear model (1) to our data (with the 95% confidence interval of the slopes) ($R^2=0.994$). (B) (D) Species at reproductive stage. Equations and black lines result from fitting $N_{sh}=b \times B_L^c$ to our data after a log-n transformation (with the 95% confidence intervals) ($R^2=0.996$).

4.2. Does light affect the relationship between shoot nitrogen amount versus leaf biomass at optimal nitrogen nutrition?

For *T. aestivum* light treatment had a significant effect on the shoot nitrogen amount to leaf biomass ratio, but not for *P. aviculare* (Figure 11A and B). The value of the ratio increased by 9.2% from unshaded to shaded treatment for *T. aestivum* (Figure 11A). However, light treatment as a single factor explained less than 1% of the variability of the shoot nitrogen amount per unit of leaf biomass (Table 10). Species was the main factor explaining 63.2% of the variation of the ratio. Thus, shoot nitrogen amount per unit of leaf biomass allowed discriminating the species effect on the ratio, with a minor impact of light treatment.

Table 10: Analysis of variance of shoot nitrogen amount to leaf biomass ratio as a function of species, light treatment and their interaction (model (2)). Partial R² (calculated from the type III sum of square of Anova function in R) indicate the proportion of variance of ratio explained by each factor. NS indicate non-significant factor.

Factors	Shoot N amount to leaf biomass ratio	
	Partial R ²	p-value
Species	0.632	< 0.0001
Light	0.009	0.0451
Species × Light	0.000	NS
Total	0.641	< 0.0001

4.3. How does the relationship between shoot nitrogen amount and leaf biomass at optimal nitrogen nutrition vary among species?

Four groups of species could be discriminated (Table 11A and B). The two first groups comprised *T. aestivum*, *M. sativa* at vegetative stage and *F. arundinacea* with high values of shoot nitrogen amount at 1g of leaf biomass (0.06-0.09 g nitrogen.g biomass⁻¹). The third group included *B. napus* and *G. molle*, with lower shoot nitrogen amount values at 1g of leaf biomass (0.04-0.05 g nitrogen.g biomass⁻¹). Finally, the fourth group comprised *P. aviculare* and *M. sativa* plants that were at reproductive stage, and for which the values of shoot nitrogen amount at 1g of leaf biomass were the highest (0.10-0.15g). At optimal nitrogen nutrition, plants of the species from the two first groups accumulated more nitrogen for a given leaf biomass than plants of the species from the third group. For the first three groups, the slope between shoot nitrogen amount and leaf biomass was independent of leaf biomass, but not for the fourth group because of the allometric relationship between the two variables. We could not link these groups to clade (monocotyledonous/dicotyledonous species), crop versus weed species or preferential habitat nitrogen requirements (N Ellenberg) but the number of experimented species was small.

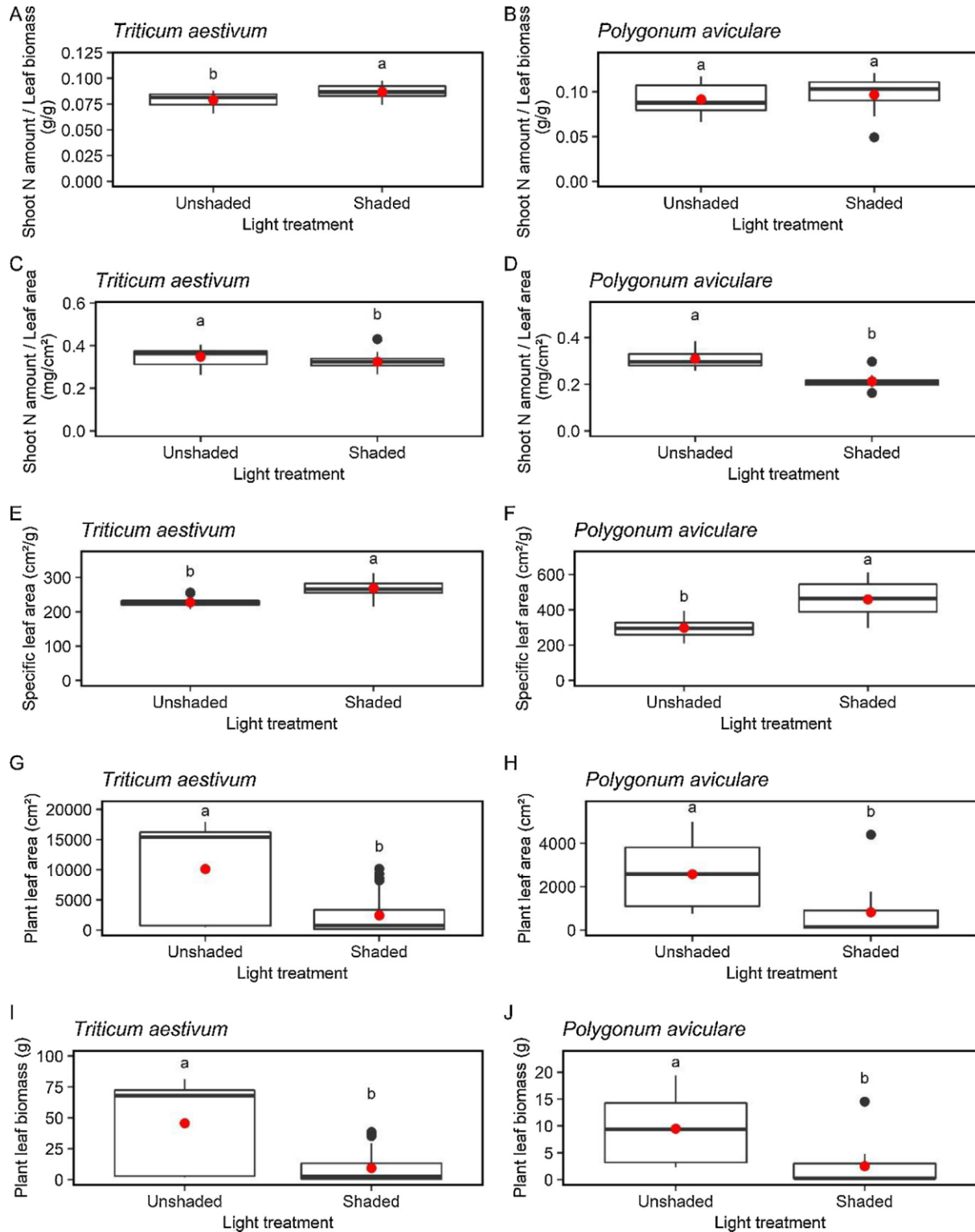


Figure 11: (A) (B) Shoot nitrogen amount to leaf biomass ratio, (C) (D) shoot nitrogen amount to leaf area ratio, (E) (F) specific leaf area, (G) (H) leaf area and (I) (J) leaf biomass for plants at optimal nitrogen nutrition for two species grown in unshaded and shaded treatment. Boxplots showing minimum, third quartile, median, first quartile and maximum ratio values (with outliers outside four times the interquartile range). Red points show means. Same letters indicate that means are not significantly different.

Table 11: (A) Slope of the linear relationship linking shoot nitrogen amount to leaf biomass at optimal nitrogen nutrition for five species fitted with model (3) (i.e. the effect of light treatment is neglected) ($R^2=0.996$). Two slope values followed by the same letter (a, b or c) are not significantly different.

Species	Slope value (g nitrogen/g biomass) and 95%CI		
<i>Triticum aestivum</i>	0.083	[0.082;0.084]	a
<i>Medicago sativa</i> – vegetative stage	0.090	[0.061;0.12]	ab
<i>Festuca arundinacea</i>	0.061	[0.057;0.064]	b
<i>Brassica napus</i>	0.046	[0.045;0.047]	c
<i>Geranium molle</i>	0.042	[0.037;0.047]	c

(B) Parameters of the allometric relationship linking shoot nitrogen amount (N_{sh}) to leaf biomass (B_L) at optimal nitrogen nutrition for two species at reproductive stage fitted with the model $N_{sh}=b \times B_L^c$ neglecting light effect ($R^2=0.988$). Two parameter values followed by the same letter are not significantly different.

Species	Shape parameter (c) and 95%CI			Shoot nitrogen amount at 1g of leaf biomass (b) and 95%CI		
<i>Polygonum aviculare</i>	0.90	[0.87;0.93]	a	0.10	[0.097;0.11]	a
<i>Medicago sativa</i> – reproductive stage	0.68	[0.51;0.84]	b	0.15	[0.10;0.20]	a

4.4. Do other environmental conditions affect the relationship between shoot nitrogen amount and leaf biomass at optimal nitrogen nutrition?

Our results could be compared to literature data or prior experiments for three crop species at vegetative stage, linking shoot nitrogen amount to leaf biomass at optimal nitrogen nutrition in different environments (Figure 12). For *B. napus*, the slope of the regression fitted to our data was not significantly different from the slope estimated in the field or estimated using the APSIM-Canola model at optimal nitrogen nutrition (Figure 12C). Similarly, the slope for *M. sativa* based on our data was not significantly different from the slopes estimated from field data from a dense stand or in greenhouse experiments with different light treatments at optimal nitrogen nutrition (Figure 12B). For *T. aestivum*, the slope in our study was significantly greater than the one obtained from field data at optimal nitrogen nutrition (Figure 12A) though, the difference between the two values was small ($\pm 7.2\%$) considering the various environments in which the data were obtained (greenhouse versus field, homogeneous versus heterogeneous canopy, different light conditions). Thus, the slope of shoot nitrogen amount versus leaf biomass at optimal nitrogen nutrition was globally stable across various environmental conditions for the three studied crop species.

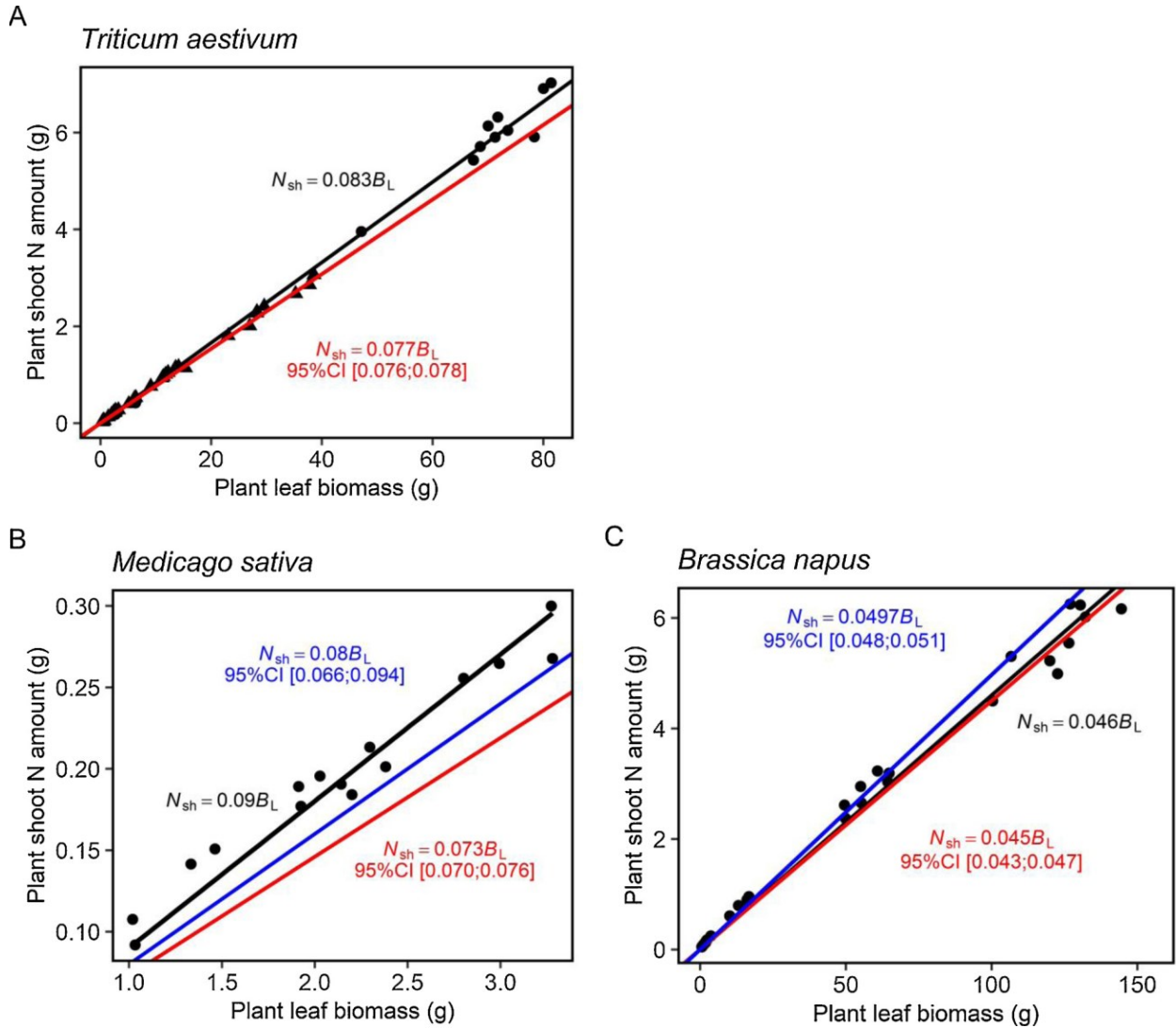


Figure 12: Relationship between shoot nitrogen amount (N_{sh}) and leaf biomass (B_L) at optimal nitrogen nutrition for three crop species at vegetative stage grown in unshaded (●) and shaded treatment (▲) in our experiments. Equations and lines result from fitting linear model (4) for our experimental data (in black) and for field or simulated data obtained from the literature or prior experiments (in red or blue): (A) field data obtained in a homogeneous wheat canopy at vegetative stage (Moreau *et al.*, 2012), (B) field data obtained in a dense *Medicago sativa* stand at vegetative stage (in blue) (Lemaire *et al.*, 2005) and data of *Medicago truncatula* at vegetative stage obtained in greenhouse experiments under three light treatments (in red) (Moreau *et al.*, 2008), (C) field data obtained in a homogeneous oilseed rape field at vegetative stage (in red) and simulated data obtained with APSIM-Canola at vegetative stage (in blue) (Sections C.1 and C.2 [Supplementary Information] Annexe 1).

4.5. Is leaf biomass a better variable than leaf area to estimate optimal plant shoot nitrogen amount independently of light environment?

Similarly to leaf biomass, linear regressions through the origin were fitted to the shoot nitrogen amount versus leaf area for plants at optimal nitrogen nutrition, for each species or each species $\times$ light treatment combination (Figure S1 Annexe 1 section D). According to the residual plot, the quantity of nitrogen accumulated in the shoot was strictly proportional to leaf area at optimal plant nitrogen nutrition for each species $\times$ light treatment combination (except for *P. aviculare* and *M. sativa* at reproductive stage). For these two species at reproductive stage, a $\log_n$ transformation on shoot nitrogen amount and leaf area was necessary (Figure S1B and D).

Annexe 1 section D). For *T. aestivum* and *P. aviculare*, the ratio between shoot nitrogen amount and leaf area significantly decreased from unshaded to shaded treatment (8.6% and 32.3% respectively, Figure 11C and D). Light treatment, in interaction with species, was significant and explained 1.9% of the variation of the shoot quantity of nitrogen per unit of leaf area (Table 12) instead of 0.9% when using leaf biomass (Table 10).

The increase of specific leaf area with shading resulted from a higher decrease of leaf biomass than leaf area for *T. aestivum* and *P. aviculare*. From unshaded to shaded treatment, plants of *T. aestivum* primarily decreased leaf biomass (by 80%, Figure 11I) and, to a lesser extent, leaf area (by 76%, Figure 11G) in order to increase specific leaf area (Figure 11E). Interestingly, the shoot nitrogen amount per unit of leaf biomass or area was more stable (respectively 9.2% and 8.6% from unshaded to shaded treatment) (Figure 11A and C). The conclusions were similar for *P. aviculare* concerning leaf biomass: shading decreased leaf biomass (by 74%, Figure 11J) while the shoot nitrogen amount per unit of leaf biomass remained stable. However, specific leaf area reacted much more to shading (Figure 11F). In this situation, the shoot nitrogen amount per unit of leaf area was more sensitive to shading (Figure 11D). Leaf biomass was thus the most relevant variable to estimate optimal shoot nitrogen amount independently of light environment for the studied species, as plant response to shading was mainly driven by the leaf compartment size.

Table 12: Analysis of variance of shoot nitrogen amount to leaf area ratio as a function of species, light treatment and their interaction (model (2) using leaf area instead of leaf biomass). Partial R² (calculated from the type III sum of square of Anova function in R) indicate the proportion of variance of ratio explained by each factor. NS indicate non-significant factor.

Factors	Shoot N amount to leaf area ratio	
	Partial R ²	p-value
Species	0.647	< 0.0001
Light	0.004	NS
Species × Light	0.015	0.0036
Total	0.666	< 0.0001

5. Discussion

5.1. Shoot nitrogen amount is proportional to leaf biomass at optimal nitrogen nutrition

On the studied species, the present study showed an overall linear relationship linking shoot nitrogen amount to leaf biomass at optimal nitrogen nutrition for plants at vegetative stage. Lemaire *et al.* (2005) explained the proportionality of this relationship by the feedback regulation of nitrogen uptake by plant leaf growth. As the plant leaf biomass increased, the photosynthetic activity of the plant increased, requiring more nitrogen uptake. Larger quantities of carbon were allocated to roots to satisfy the increased nitrogen demand. Also, the expansion of plant leaf biomass increased the accumulation of nitrogen within leaves. This relationship was valid for monocotyledonous and dicotyledonous crop and weed species, covering a range of N- Ellenberg (from moderately oligotrophic to highly nitrophilic, see Table 8). For each species, the relationship was established with plants sampled at different dates, thus with different morphologies, showing the robustness of this relationship across vegetative development stage.

Two species (*P. aviculare* and *M. sativa*) started flowering during the experiment. Interestingly, for these two species at reproductive stage, the relationship linking shoot nitrogen amount to leaf biomass at optimal nitrogen nutrition was allometric. As the slope of the log-log regression was less than 1, this means that, with increasing leaf biomass, the ratio of shoot nitrogen amount to leaf biomass progressively decreased, pointing to a progressive reduction of nitrogen uptake by roots. This phenomenon may arise from modifications in the source-sinks relationships for carbon during the reproductive phase. Indeed, the reproductive compartment may have become a priority sink, at the expense of the root compartment, thereby reducing root (and nodule for *M. sativa*) activity (Rossato, 2001).

5.2. The relationship between shoot nitrogen amount and leaf biomass is relatively stable across growth environments

In our experiments, the effect of light environment on the ratio between shoot nitrogen amount and leaf biomass was significant but minor compared to the species effect. Light treatment explained 0.9% of the variability of the ratio for a shading treatment of 60%. Beyond our experiments, comparison with literature data or data from prior experiments for three species showed that the relationship between shoot nitrogen amount and leaf biomass at vegetative stage was remarkably constant across very different environmental conditions at optimal nitrogen nutrition. Indeed, literature data and data from prior experiments differed greatly from our data on many levels related to environmental conditions: soil characteristics (texture, structure, composition), climate (temperature, humidity, incident light), nutrient form (solution versus soil), cultural techniques, canopy versus individual plant, field versus pots in greenhouse. Despite these major differences of environmental conditions, the relationship between shoot nitrogen amount and leaf biomass at optimal nitrogen nutrition during vegetative stage remained stable for a given species.

Our results show that, in response to shading, the size of the leaf compartment was strongly affected, while the amount of shoot nitrogen per unit of leaf biomass was little affected even though leaves have higher nitrogen concentration than stems (Greenwood *et al.*, 1990). Consequently, at optimal nitrogen nutrition, when the light conditions or the growth stage varied, the decrease (resp. increase) of the proportion of leaf biomass (rich in nitrogen) was compensated by an increase (resp. decrease) of the proportion of stem biomass (poor in nitrogen). The quantity of shoot nitrogen that would be accumulated per unit of leaf biomass to reach optimal plant nitrogen nutrition for a given species could be an intrinsic property of the plant.

Further studies will be necessary in the future as our greenhouse experiment did not evaluate the effects of very strong shading as those reported from field studies (up to 90% including self-shading) (Munier-Jolain *et al.*, 2014). Thus higher shading treatments should be experimented. However highly shaded plants often die early during their growth cycle or remain dwarfed, and thus little participate in competition with neighbouring plants. Finally, we also need to compare greenhouse data to field data for more than the three species tested here (and for *M. sativa*, few data points were available at vegetative stage in the present study, affecting the precision of the relationship).

5.3. Shoot nitrogen amount per unit of leaf area at optimal nitrogen nutrition is more sensitive to light conditions

Light treatment had a greater effect on the shoot nitrogen amount that is accumulated at optimal nitrogen nutrition per unit of leaf area than per unit of leaf biomass. When shaded, plants of *P. aviculare* and *T. aestivum* decreased their metabolic compartments (leaf area and biomass). The specific leaf area (leaf area per unit of leaf biomass) varied with light environment at the plant scale: it increased when going from unshaded to shaded conditions in accordance with McLachlan *et al.* (1993), Sims and Percy (1994), Harley and Bertness (1996), Gunn *et al.* (1999), Evans and Poorter (2001), Brainard *et al.* (2005). Specific leaf area reacted more to shading for *P. aviculare* than for *T. aestivum* in accordance with (Colbach *et al.*, 2020b). This reaction to shading induced that shoot nitrogen amount per unit of leaf area varied more with shading conditions than shoot nitrogen amount per unit of leaf biomass for *P. aviculare*. For the six studied species in the present study as well as other crop and weed species, specific leaf area is much more sensitive to shading than leaf biomass ratio (Colbach *et al.*, 2020b). Thus, leaf area varies more than leaf biomass in response to shading. Leaf biomass seems a more relevant variable than leaf area to express nitrogen demand independently of light environment for a wide range of species. Note that only two species could be tested for light effect in the present study. So, more species with various morphological response to shading should be tested in the future to confirm this conclusion.

5.4. The relationship between shoot nitrogen amount and leaf biomass varies among species

Four species groups were discriminated in terms of shoot nitrogen amount needed per unit of leaf biomass to reach optimal plant nitrogen nutrition. We could not discriminate the groups by clade, weeds versus crops or preferential habitat nitrogen requirements, but we only had one or two species per group. Interestingly, species with a low shoot nitrogen accumulation per unit of leaf biomass at optimal nitrogen nutrition were those with a high leaf to shoot biomass ratio (*B. napus* and *G. molle* in Figure 13). At the opposite, species at reproductive stage with the highest shoot nitrogen amount for 1g of leaf biomass were those with the lowest leaf to shoot biomass ratio (*M. sativa* and *P. aviculare* in Figure 13). Finally, plants characterized by a high shoot nitrogen accumulation per unit of leaf biomass at optimal nitrogen nutrition had intermediate values of leaf to shoot biomass ratio (*T. aestivum*, *F. arundinacea* and *M. sativa* at vegetative stage). In the future, it will be necessary to study for more species the link between leaf to shoot biomass ratio and shoot nitrogen amount per unit of leaf biomass at optimal nitrogen nutrition.

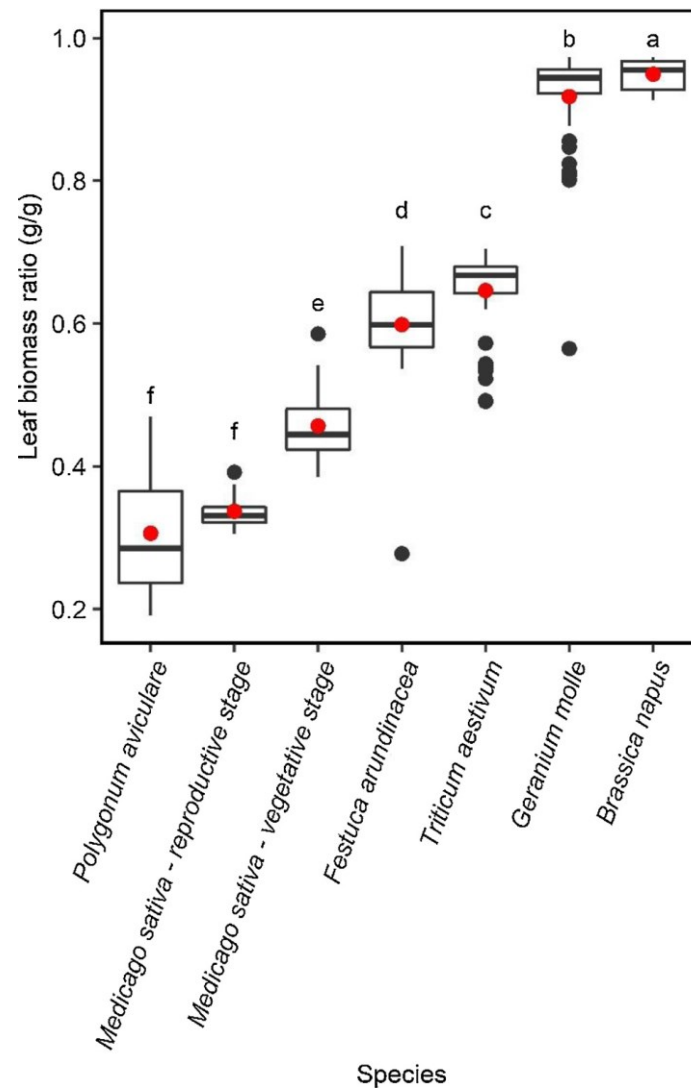


Figure 13: Leaf to shoot biomass ratio per species. Boxplots showing minimum, third quartile, median, first quartile and maximum leaf biomass ratio values (with outliers outside four times the interquartile range). Red points show mean leaf biomass ratio. Same letters indicate no significantly different means.

5.5. Implications for crop modelling and management of heterogeneous canopies

Estimating nitrogen demand in heterogeneous canopies is challenging because plants have different access to light depending on their position in the canopy. The linear relationship linking shoot nitrogen amount to leaf biomass at optimal nitrogen nutrition could thus be widely used in individual-based model to estimate plant nitrogen demand in heterogeneous canopies. For each simulated plant, once leaf biomass is predicted, the slope of the relationship multiplied by this leaf biomass gives the optimal shoot nitrogen amount of the plant, i.e. the shoot nitrogen amount needed to maximize the plant growth. However, this approach requires that leaf biomass is well simulated by the model, otherwise it will induce a bias in the estimation of shoot nitrogen demand that will impact the shoot biomass, increasing the error as the plant grows. Biomass partitioning between the different plant parts was reported to be a weak point in several models aiming at very precise yield predictions (Rotter *et al.*, 2012; Asseng *et al.*, 2013; Coucheney *et al.*, 2015). Yet, the much rougher partitioning used in some crop-weed models was sufficient to adequately predict multiannual weed dynamics and impacts on crop

yield (Colbach *et al.*, 2016). Depending on the aim of the model and the precision required to estimate plant nitrogen demand, our formalism might be sufficient. A sensitivity analysis of nitrogen demand to light conditions would allow to evaluate more precisely the effect of light for individual plants as well as for the canopy.

Beyond the modelling approaches, the relationship linking shoot nitrogen amount to leaf biomass at optimal nitrogen nutrition could be used to estimate nitrogen nutrition level of any plant or species in a canopy (virtual or not). For a given leaf biomass, the shoot nitrogen amount observed can be compared to the optimal shoot nitrogen amount indicated by the relationship. On the same principle as Justes *et al.* (1994), a nitrogen nutrition index at the plant scale could be calculated as the ratio between the measured shoot nitrogen amount and the optimal shoot nitrogen amount read on the relationship highlighted in this study. This plant nitrogen nutrition index could help understand better heterogeneous canopies regarding how the nitrogen resource is shared among individual plants or among species. With further research, this index could improve nitrogen diagnostic and management in heterogeneous canopies.

6. Conclusions

The linear relationship linking shoot nitrogen amount to leaf biomass at optimal nitrogen nutrition allowed to estimate nitrogen demand of individual plants of a given species in heterogeneous canopies at vegetative stage. This relationship became allometric when plants were at reproductive stage. Our study revealed that this relationship was remarkably constant across varying environmental conditions at optimal nitrogen nutrition. Using leaf area instead of leaf biomass in the relationship made it more dependent on light environment, confirming previous findings in homogeneous canopies.

Supplementary data

Supplementary data are available online (Annexe 1) and consist of the following. Section A. Table S1: Composition of the five nutrient solutions varying for their nitrate concentrations. Table S2: Air temperature and incident photosynthetically active radiation in the experiments. Table S3: Number of days since sowing date of all four sampling dates for each species $\times$ light treatment. Section B. Table S4: Equations of the critical nitrogen dilution curves for each species $\times$ light treatment. Section C.1 and C.2. Details about the oilseed rape experiments. Table S5: Phenological parameters used for the virtual oilseed rape experiment. Section D. Figure S1: Relationship between shoot nitrogen amount and leaf area.

Declaration of interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

CRedit authorship contribution statement

Laurène Perthame: Formal analysis, Investigation, Writing – original draft, Writing - review & editing, Visualization, Project administration. **Nathalie Colbach:** Formal analysis, Writing - review & editing, Supervision, Funding acquisition, Project administration. **Sophie Brunel-**

Muguet: Investigation, Writing - review & editing. **Hugues Busset:** Methodology, Investigation. **Julianne M. Lilley:** Investigation, Writing - review & editing. **Annick Matejcek:** Methodology, Investigation. **Delphine Moreau:** Conceptualization, Methodology, Investigation, Writing - review & editing, Supervision, Project administration, Funding acquisition.

Acknowledgements

This work was supported by the French National Institute for Agricultural Research (INRA), the Environment & Agronomy Department of INRA, the French project CoSAC (ANR- 15-CE18-0007), the Casdar RAID project funded by the French Ministry in charge of Agriculture and Food (Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, avec la contribution financière du compte d'affectation spéciale 'Développement agricole et rural') and the European Union's Horizon 2020 Research and innovation programme under grant agreement N. 727217 (ReMIX project). Laurène Perthame benefited from a PhD studentship funded by the French Ministry of Research. The authors are grateful to Gaëtan Louarn for helpful discussions about experimental design and for providing some seed lots, as well as Danilo dos Reis Cardoso Passos, Estelle Genottin, Laura Ponticelli and the greenhouse staff for their technical assistance. The authors also thank Xavier Pinochet, Guillaume Jolly and Jérôme Pacquetet from Terres Inovia for their involvement in the setting up of the field experiments in Bretenières and for helping in sampling rapeseed plants.

Chapitre 3. Morphological response of weed and crop species to nitrogen stress in interaction with shading

Laurène Perthame, Nathalie Colbach, Hugues Busset, Annick Matejcek, Delphine Moreau

Agroécologie, AgroSup Dijon, INRAE, Univ. Bourgogne Franche-Comté, F-21000, Dijon, France

1. Abstract

Reducing herbicide use may result in a residual weed flora in arable fields, increasing crop-weed competition for resources. Light is generally the main resource for which plants compete in intensive temperate systems. But, soil mineral nitrogen might become less abundant as the use of mineral fertilizer may be reduced for environmental reasons. Better understanding crop and weed species competitive abilities for nitrogen and light might thus help to manage weeds and to promote weed biological regulation. The objective was to (1) quantify the diversity in species morphological response to nitrogen stress, in interaction with shading, and (2) analyse relationships between species responses and species features (clade, crop vs weed, Ellenberg indexes). Response of three aboveground variables (specific leaf area SLA, leaf biomass ratio LBR and height per unit biomass HM) to nitrogen stress was measured on four crop and four weed species grown in greenhouse under various nitrogen treatments and two light levels. SLA decreased in response to nitrogen stress for all species, with a higher decrease for nitrophilic species. LBR response to nitrogen stress varied among species, with weed species decreasing LBR while crops tended to increase it. HM was independent of nitrogen stress for most species. Shading had a minor effect on the morphological response to nitrogen stress. These results suggest that the investigated parameters characterize species intrinsic response of morphological variables to nitrogen stress.

2. Introduction

Weeds are the most harmful pest in arable fields (Oerke, 2006), because they compete with the crops for resources (light, nutrients, water). Herbicides are the most effective curative weed management technique, but their use needs to be reduced because of health (Waggoner *et al.*, 2013) and environmental reasons (Croll, 1991; Haarstad and Ludvigsen, 2007) as well as more frequent herbicide resistance conducting to technical lock-ins (Davis and Frisvold, 2017). Reducing herbicide use may result in a residual weed flora, thus increasing crop-weed competition. Choosing crop species/varieties that are competitive for resources might constitute an option for managing weeds while reducing herbicide use.

In intensive temperate cropping systems, light is generally the main resource for which plants compete (Wilson and Tilman, 1993; Perry *et al.*, 2003). However, reducing mineral fertilizers to reduce their environmental impacts (Sutton *et al.*, 2011) may limit soil-nitrogen availability, and result in periods of nitrogen stress for plants. Thus, it is crucial to identify crop plants that are competitive for both light and nitrogen. To address this issue, it is necessary to better understand the diversity of species morphological response to nitrogen in interaction with light. Experiments have shown that interactions between the two forms of competition can occur (Ditomaso, 1995; Liebman and Davis, 2000; Corre-Hellou *et al.*, 2006). These interactions vary

with resource supply (Casper and Jackson, 1997; Cahill, 1999) and are difficult to predict (McPhee, 2001; Mariotti *et al.*, 2009).

Specific leaf area, leaf biomass ratio or height per unit shoot biomass are three key morphological variables that responds to shading and are thus crucial to determine plant success in crop-weed competition for light. Specific plant height, or plant height per unit of shoot biomass (HM, $\text{cm}\cdot\text{g}^{-1}$) illustrates the plant's effort in occupying vertical space. The leaf biomass ratio (LBR in $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, plant leaf biomass / total above-ground plant biomass) reflects how much effort the plant invests into light-intercepting organs. Finally, the specific leaf area (SLA in $\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$, ratio of plant leaf area to plant leaf biomass) illustrates how efficiently the plant translates this effort into light-intercepting area. Studies have characterised the diversity of species morphological response to shading (Colbach *et al.*, 2020b) which is useful to determine traits that make crop competitive against weeds (Colbach *et al.*, 2019c).

Previous studies have investigated the effect of soil-nitrogen or -nutrients gradients on these three morphological variables (Vanderwerf *et al.*, 1993; Poorter *et al.*, 1995; VanArendonk *et al.*, 1997; Knops and Reinhart, 2000; Evans *et al.*, 2003a; Singh *et al.*, 2017; Berger *et al.*, 2007) sometimes in interaction with shading (Meziane and Shipley, 1999; de Groot *et al.*, 2002; Shipley and Almeida-Cortez, 2003; An and Shangguan, 2008). Yet, nitrogen actually available to plants vary with environmental factors (water, light, cropping techniques...). Thus, no studies have documented, at the plant scale, the effect of plant nitrogen stress on aboveground morphology in interaction with shading.

The objective of this study was to characterize the response of three aboveground morphological variables (specific leaf area, leaf biomass ratio and height per unit biomass), crucial regarding plant-plant competition for light, to plant nitrogen stress in interaction with shading on a range of crop and weed species. We (1) quantified the interspecies diversity in response of plant morphological variables to nitrogen stress, (2) investigated to which extent these responses varied with shading, and (3) analysed the determinants of the interspecific variability.

3. Materials and methods

3.1. Principle

To characterize the response of aboveground morphology to nitrogen stress, we used the calculatory approach derived from (Munier-Jolain *et al.*, 2013) and (Colbach *et al.*, 2020b) based on experimental measurements on individual plants. In our study, individual plants of different crop and weed species were grown in optimal and stressed conditions regarding light and nitrogen (details in section 3.2). We investigated the impact of nitrogen stress on three morphological variables which were chosen for their importance in plant-plant competition for light: specific leaf area (SLA in $\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$, ratio of plant leaf area to plant leaf biomass), leaf biomass ratio (LBR in $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, plant leaf biomass / total above-ground plant biomass) and height per unit of shoot biomass (HM, $\text{cm}\cdot\text{g}^{-1}$) (details in section 3.3 and 3.4). Equations linking morphological variables to stress indices were established (details in section 3.5). Finally, the species morphological response to nitrogen stress was linked to species features easier to measure or referenced in existing database that can be used to characterise a large number of species (without requiring dedicated experiments) (details in section 3.6).

3.2. Greenhouse experiments

Greenhouse experiments were conducted in Dijon (France), growing four crop and four weed species (Table 13) common in French arable fields. They included monocotyledonous and dicotyledonous, and covered the range of the N-number of Ellenberg (1974). This index ranks species from 1 (oligotrophic species mostly found in nitrogen-poor soils) to 9 (nitrophilic species mostly found in nitrogen-rich soils).

Plants were grown under different concentrations of nitrogen solution and two contrasted light treatments (except *F. arundinacea*) (Table 13). The set-up of experiments 1, 2 and 3 of Table 13 is fully described in (Perthame *et al.*, 2020)¹. Additional experiments 4 and 5 were conducted similarly. Briefly, in all experiments, plants were grown in individual 2-L pots filled with a solid, inert and draining substrate (60% attapulgite and 40% expanded clay). Plants were grown under four or five nutrient solutions, varying in their nitrate concentration from 0.2 to 14 mM. The different nutrient solutions were applied under two contrasted light treatments: 100% (unshaded) and 40% or 10% (shaded with a shading net) of incident light. Each nutrient solution was provided by automatic watering several times a day at a frequency allowing the pots to drain, avoiding the accumulation of ions in the substrate and ensuring non-limiting irrigation. Twenty-four plants were grown per species × nitrogen treatment × light treatment combination, except for *T. aestivum* and *P. aviculare* in the shaded treatment at the highest nitrogen concentration of the solution where twenty plants were grown.

3.3. Plant measurements

For each species × nitrogen treatment × light treatment combination, four to six plants were sampled randomly at four dates (from 5 to 18-weeks after sowing). Samplings were carried out during the vegetative stage for all species, except for *M. sativa* (for two dates) and *P. aviculare* (for all dates) that were at reproductive stage. For each plant and at each sampling, plant height was measured (except for *B. napus*, *G. molle* and *A. myosuroides* in the shaded treatment). Plant height was measured with a ruler as the shortest distance between the upper boundary of the main photosynthetic tissues on a plant and the ground level (i.e. the substrate level in our experiments) as described in Cornelissen *et al.* (2003). In addition, plant leaf area was determined with a leaf area meter (LI-3100 Area Meter; Li-Cor, Lincoln, NE, USA), and leaf and stem biomass were measured after drying during 48h at 80°C. Finally, the nitrogen concentration in the aboveground plant part (leaves and stems) was measured (using Dumas procedure after plant grinding, ThermoScientific™ FLASH 2000 CHNS/O Analyzer) in order to calculate shoot nitrogen amount.

¹ Chapitre 2

Table 13: Details of the experiments performed in greenhouse in Dijon (France). Plants were grown under four or five nitrogen treatments and two light treatments: unshaded (100% of incident light available to plants) or shaded. Grey cases indicate species that were grown only in unshaded treatment.

Expe- riment	Species (cultivar for crops)	Mono- or di- cotyledonous	Ellenberg N- number ^b	Ellenberg L- number ^b	Nitrogen treatments (mM)		% of incident light available to plants in shaded treatment
					Unshaded treatment	Shaded treatment	
#1	<i>Medicago sativa</i> (Agathe NF ^a)	D	NA	8	0.4, 1, 5 and 10	0.2, 0.4, 1 and 5	10%
	<i>Festuca arundinacea</i> (Soni)	M	5	8			
#2	<i>Brassica napus</i> (Kadore)	D	12.4	NA	1, 5, 10 and 14	0.4, 1, 5 and 10	10%
	<i>Geranium molle</i>	D	4	7			
#3	<i>Triticum aestivum</i> (Caphorn)	M	4.4	NA	1, 5, 10 and 14	0.4, 1, 5, 10 and 14	40%
	<i>Polygonum aviculare</i>	D	6	7			
#4	<i>Alopecurus myosuroides</i>	M	6	6	1, 5, 10 and 14	0.4, 1, 5 and 10	10%
#5	<i>Galium aparine</i>	D	8	7	1, 5, 10 and 14	0.4, 1, 5, 10 and 14	40%

^a Non-N₂-fixing

^b Ellenberg N- and Ellenberg L-number estimated from Ellenberg (1974) for all species except the N-number of *B. napus* and *T. aestivum* (Moreau *et al.*, 2013). NA for non-available data.

3.4. Nitrogen stress index

To estimate the nitrogen nutrition level of a plant independently of its light environment, the linear relationship between shoot nitrogen amount (N_{sh} in g) and leaf biomass (B_L in g) was used, as demonstrated in (Perthame *et al.*, 2020). In Perthame *et al.* (2020) the relationship between shoot nitrogen amount and leaf biomass at optimal nitrogen nutrition was calculated for a range of crop and weed species (Table S6 Annexe 2 section A). For a given leaf biomass, the shoot nitrogen amount measured can be compared to the optimal shoot nitrogen amount indicated by the relationship. At the plant scale, the ratio between the measured shoot nitrogen amount and the optimal shoot nitrogen amount given by the relationship corresponds to the nitrogen nutrition status of a plant. In the present study, this ratio was calculated for each plant to estimate the nitrogen nutrition stress of the plant.

The nitrogen stress index (N_{stress} in g·g⁻¹) was calculated as the mean of the four to six plants of each species × light treatment × nitrogen treatment × sampling date combination as:

$$[1] \quad N_{\text{stress}} = 1 - N_{\text{sh measured}} / N_{\text{sh at optimal nitrogen nutrition}}$$

This index varies (i.e. increases or decreases) with the nitrogen nutrition status of a plant. When the nitrogen stress index is equal to 0, the plant is at optimal nitrogen nutrition level. The more

the nitrogen stress index exceeds 0, the more nitrogen-deficient the plant is. Conversely, the more negative the index is, the more supra-optimal the plant nitrogen level is.

3.5. The species parameters of response to nitrogen stress

The principle to determine the species parameters for all three morphological variables was derived from (Munier-Jolain *et al.*, 2013) and (Colbach *et al.*, 2020b). It consists in fitting a two-parameter non-linear equation to the morphological variable vs the nitrogen stress index values for each species. This equation was fitted to the mean of the four to six plants of each species $\times$ light treatment $\times$ nitrogen treatment $\times$ sampling date combination. The first parameter of the equation represents the value of the morphological variable in the absence of nitrogen stress: it quantifies potential morphology. The second quantifies the species response to nitrogen stress. To account for the effect of light treatment on potential morphology and response to nitrogen stress, two further parameters were included.

Applied to Specific Leaf Area (SLA, $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$), the first parameter assesses the species potential SLA at optimal nitrogen nutrition (SLA0_s , $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$) and the species SLA response to nitrogen stress (SLA_muN_s , no unit). Negative values of the latter parameter indicate that nitrogen-deficient plants decrease their specific leaf area. The parameters were estimated by fitting the following equation for each species and light treatment (schematic representation in Figure S3 Annexe 2 section B):

$$[2] \quad \text{SLA}_{\text{psl}} = \text{SLA0}_{\text{sl}} \cdot \exp(\text{SLA_muN}_{\text{sl}} \cdot \text{Nstress}_{\text{psl}}) + \text{error}_{\text{psl}}$$

which was $\log_n$ -transformed into:

$$[3] \quad \log_n(\text{SLA}_{\text{psl}}) = \log_n(\text{SLA0}_s) + \text{L_SLA0}_l + \text{SLA_muN}_s \cdot \text{Nstress}_{\text{psl}} + \text{L_SLA_muN}_l \cdot \text{Nstress}_{\text{psl}} + \text{error}_{\text{psl}}$$

where SLA_{psl} ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$) and $\text{Nstress}_{\text{psl}}$ ($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$) are respectively the specific leaf area and nitrogen stress index measured on plant p of species s in light condition l . L_SLA0_l ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$) and L_SLA_muN_l (no unit) are the effect of light treatment on respectively SLA at optimal nitrogen nutrition and SLA response to nitrogen stress. Equation [3] was fitted with the `lm` function of R and weighting sum of squares by the inverse of the relative standard deviation of SLA for each species $\times$ light treatment $\times$ nitrogen treatment $\times$ sampling date (RCoreTeam, 2019). To quantify the relative effect of each factor (light treatment, Nstress and interaction between light treatment and Nstress) on the variation of SLA, partial R^2 were calculated (Anova function of R, type III).

The same approach was used for the Leaf Biomass Ratio (LBR, $\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$) to estimate the species potential LBR (LBR0_s , $\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$) and the species LBR response to nitrogen stress (LBR_muN_s , no unit) as well as the shading effect (L_LBR0_l and L_LBR_muN_l). Negative values of LBR_muN_s indicate that nitrogen-deficient plants decrease their leaf biomass ratio.

The approach for the Height Biomass Ratio (HM, $\text{cm} \cdot \text{g}^{-1}$) included a third parameter (b_HM_s) to illustrate the sensitivity of plant height to plant shoot biomass (Bsh in g):

$$[4] \quad H_{\text{psl}} = \text{HM0}_{\text{sl}} \cdot \text{Bsh}_{\text{psl}}^{\text{b_HM}_s} \exp(\text{HM_muN}_{\text{sl}} \cdot \text{Nstress}_{\text{psl}}) + \text{error}_{\text{psl}}$$

Which was $\log_n$ -transformed into:

$$[5] \quad \log_n(H_{\text{psl}}) = \log_n(\text{HM0}_s) + \text{L_HM0}_l + \text{b_HM}_s \cdot \log_n(\text{Bsh}_{\text{psl}}) + \text{HM_muN}_s \cdot \text{Nstress}_{\text{psl}} + \text{L_HM_muN}_l \cdot \text{Nstress}_{\text{psl}} + \text{error}_{\text{psl}}$$

where H_{psl} (cm) is the height measured on plant p of species s in light condition l . Similarly to SLA and LBR, parameter $HM0_s$ ($cm \cdot g^{-1}$) assesses species potential HM at optimal nitrogen nutrition, HM_muN_s (no unit) the species HM response to nitrogen stress, L_HM0_l ($cm \cdot g^{-1}$) and $L_HM_muN_l$ (no unit) the light effect on respectively potential HM and HM response to nitrogen stress. For *B. napus*, *A. myosuroides* and *G. molle*, L_HM0_l and $L_HM_muN_l$ were removed from the model as height was measured only in unshaded treatment (see 3.3). Negative HM_muN_s values indicate that nitrogen-deficient plants decrease their height per unit biomass. The third parameter b_HM_s (no unit) estimate whether heavy and light plants at optimal nitrogen nutrition level of a given species produce the same height for a given biomass ($b_HM_s = 1$) or whether light plants produced more height for a given biomass than heavy plants at optimal nitrogen nutrition ($b_HM_s < 1$). As before, equation [5] was fitted with the `lm` function of R and weighting observations by the inverse of the relative standard deviation of height for each species $\times$ light treatment $\times$ nitrogen treatment $\times$ sampling date, and partial R^2 were calculated.

In the results section, for each morphological variable, we focused on the two parameters characterizing response to nitrogen stress and the effect of light treatment (for example, applied to SLA, it corresponds to SLA_muN_s and $L_SLA_muN_l$). Indeed, response to shading in unstressed conditions for nitrogen was extensively studied in Colbach *et al.* (2020b) and was analysed in supplementary material (Annexe 2 section C).

3.6. Linking response to nitrogen stress to species features

The determinants underlying the interspecific differences in morphological responses to nitrogen stress (i.e. parameters SLA_muN_s , LBR_muN_s and HM_muN_s) were analysed. To achieve this, we studied the effects of clade (monocotyledonous versus dicotyledonous species), species types (crop versus weed species) and habitat requirement (for nitrogen and light with respectively the N-number and the L-number of Ellenberg; Table 13), in interaction with shading. The effect of these species features on parameter values was analysed with linear models (`lm` function of R). Only factors significant at $p=0.1$ were kept.

4. Results

4.1. Response of plant morphology to nitrogen stress

For all eight species, the effect of nitrogen stress on specific leaf area (SLA) was significant (Table 14): plants produced smaller thicker leaves (i.e. SLA decreased) when nitrogen deficiency increased ($SLA_muN_s < 0$) (Figure 14). When looking at unshaded treatment only, the response to nitrogen stress varied among species, with the slope decreasing by a three-fold factor between *A. myosuroides*, the least plastic species, and *P. aviculare*, the most plastic species.

For four out of eight species, the leaf biomass ratio (LBR) was independent of nitrogen stress index (Table 15). For the others, the response of leaf biomass to nitrogen stress varied from species investing relatively more biomass in stems than leaves (i.e. LBR decreased) when nitrogen deficiency increased ($LBR_muN_s < 0$ for *T. aestivum* in unshaded treatment, *P. aviculare*, and *A. myosuroides*), to species increasing their leaf biomass ratio in case of nitrogen deficiency ($LBR_muN_s > 0$ for *M. sativa*) (Figure 15).

Finally, height was independent of nitrogen stress index (Table 16), except for two species. Plants of *T. aestivum* decreased their height for a given biomass in situation of nitrogen deficiency ($HM_muN_s = -0.17$) while plants of *F. arundinacea* etiolated (i.e. increased their height for a given biomass) in situation of nitrogen deficiency ($HM_muN_s = 0.13$).

4.2. Did the response of plant morphology to nitrogen stress vary with shading?

The response of specific leaf area to nitrogen stress depended on light treatment for only two out of seven species (Table 14). For *G. aparine*, the decrease of specific leaf area when nitrogen stress increased was stronger in shaded treatment than in unshaded treatment (Figure 14G). It was the opposite for *P. aviculare* (Figure 14F). It should be noted that, for these two species, light treatment in interaction with nitrogen stress index explained little variability of specific leaf area, particularly compared to nitrogen stress index and light treatment as a single factor (Table 14).

Among the four species for which leaf biomass ratio varied with nitrogen stress index, only the response of *T. aestivum* depended on light treatment (Table 15). For this species, unshaded plants were leafier when nitrogen nutrition was supraoptimal ($LBR_muN_s < 0$), whereas for shaded plants leaf biomass ratio was independent of nitrogen stress index (Figure 15D).

Finally, height response to nitrogen stress was independent of light treatment for all species (Table 16).

Table 14: $\log_n$ -transformed values of specific leaf area fitted versus the nitrogen stress index and light treatment, except for *F. arundinacea* analysed only in unshaded treatment (equation [3]). Partial R^2 (calculated from the type III sum of square of Anova function of R) indicate the proportion of variance of the specific leaf area explained by each factor. Only factors significant at $p=0.05$ were kept. Dark grey cases indicate non-significant factors that were removed from the model. Light grey cases indicate species grown only under unshaded treatment (thus light treatment was not included in the model).

Factor	Partial R^2							
	Crop species				Weed species			
	<i>Brassica napus</i>	<i>Festuca arundinacea</i>	<i>Medicago sativa</i>	<i>Triticum aestivum</i>	<i>Alopecurus myosuroides</i>	<i>Galium aparine</i>	<i>Geranium molle</i>	<i>Polygonum aviculare</i>
Light Treatment	0.571		0.904	0.246	0.576	0.361	0.479	0.279
Nstress	0.305	0.843	0.058	0.520	0.190	0.361	0.066	0.486
Nstress × Light Treatment						0.125		0.084
Total variance	0.876	0.843	0.962	0.766	0.767	0.847	0.545	0.849

Table 15: $\log_n$ -transformed values of leaf biomass ratio fitted versus the nitrogen stress index and light treatment, except for *F. arundinacea* analysed only in unshaded treatment (equation [3] applied to leaf biomass ratio instead of specific leaf area). Partial R^2 (calculated from the type III sum of square of Anova function of R) indicate the proportion of variance of the leaf biomass ratio explained by each factor. Only factors significant at $p=0.05$ were kept. Dark grey cases indicate non-significant factors that were removed from the model. Light grey cases indicate species grown only under unshaded treatment (thus light treatment was not included in the model).

Factor	Partial R^2							
	Crop species				Weed species			
	<i>Brassica napus</i>	<i>Festuca arundinacea</i>	<i>Medicago sativa</i>	<i>Triticum aestivum</i>	<i>Alopecurus myosuroides</i>	<i>Galium aparine</i>	<i>Geranium molle</i>	<i>Polygonum aviculare</i>
Light Treatment	0.670		0.437		0.552	0.330	0.690	0.142
Nstress			0.248	0.307	0.052			0.559
Nstress $\times$ Light Treatment				0.181				
Total variance	0.670	0.0122	0.685	0.488	0.604	0.330	0.690	0.701

Table 16: $\log_n$ -transformed values of height fitted versus the nitrogen stress index, $\log_n$ -transformed values of shoot biomass (Bsh in g) and light treatment (equation [5]). Partial R^2 (calculated from the type II sum of square of Anova function of R) indicate the proportion of variance of height explained by each factor. Only factors significant at $p=0.05$ were kept. Dark grey cases indicate non-significant factors that were removed from the model. Light grey cases indicate species grown or measured only under unshaded treatment (thus light treatment was not included in the model).

Factor	Partial R^2							
	Crop species				Weed species			
	<i>Brassica napus</i>	<i>Festuca arundinacea</i>	<i>Medicago sativa</i>	<i>Triticum aestivum</i>	<i>Alopecurus myosuroides</i>	<i>Galium aparine</i>	<i>Geranium molle</i>	<i>Polygonum aviculare</i>
Light Treatment			0.269	0.144		0.044		0.027
Nstress		0.343		0.103				
$\log_n$ (Bsh)	0.986		0.662	0.572	0.936	0.875		0.572
Nstress $\times$ Light Treatment								
Total variance	0.986	0.343	0.931	0.819	0.936	0.919	0.176	0.599

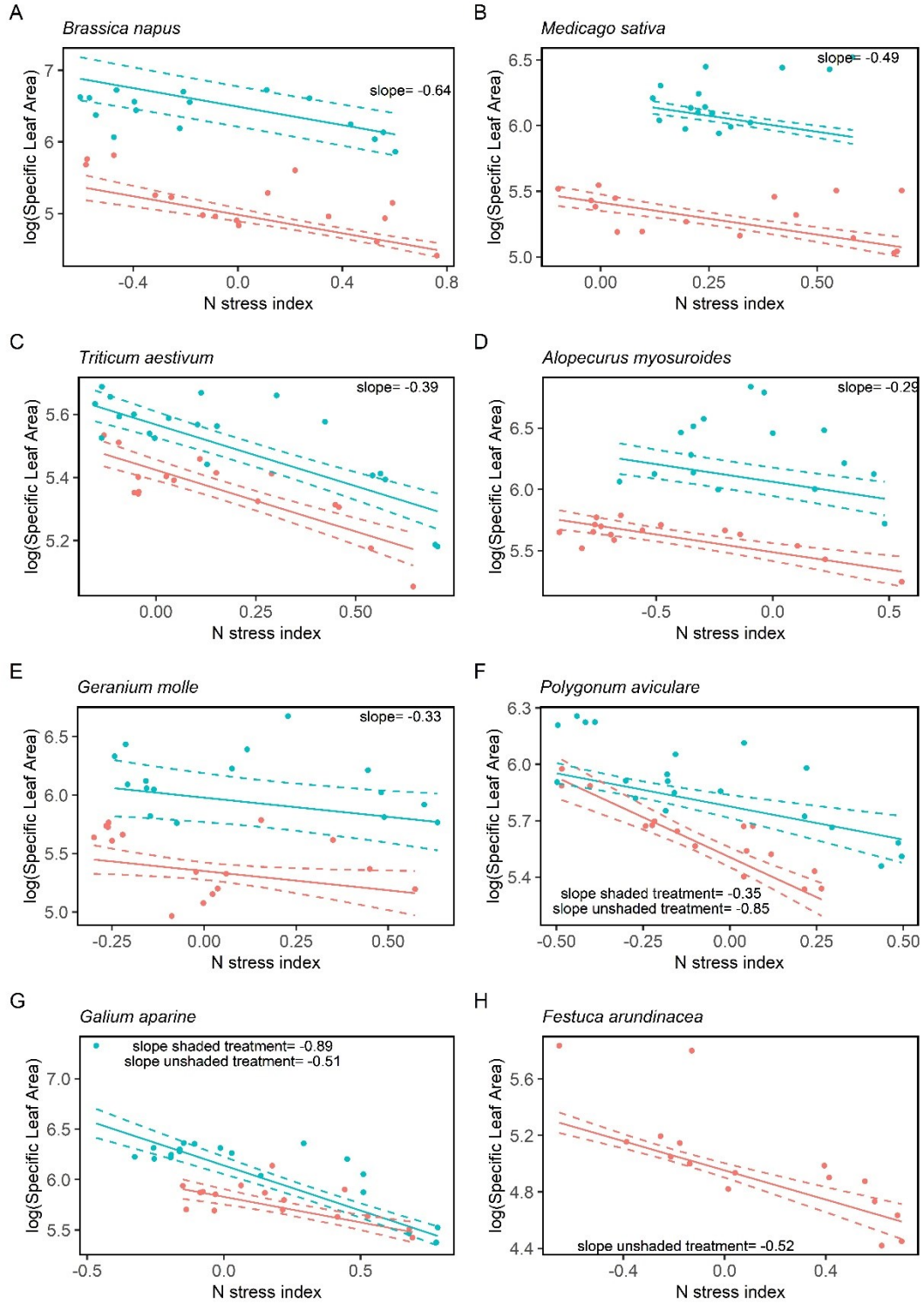


Figure 14: Relationship between $\log_n$ -transformed values of specific leaf area and nitrogen stress index for different species grown in unshaded (red) and shaded treatment (blue). Points correspond to the mean of the four to six plants for a species $\times$ light treatment $\times$ nitrogen treatment $\times$ sampling date. Lines result from fitting to our data linear model [3] without the interaction between nitrogen stress index and light treatment (A-E), complete linear model [3] (F-G) and linear model [3] without light treatment effect (H) (choices depending on Table 14). Dashed lines indicate 95% confidence interval. Slopes correspond to SLA_{mun} .

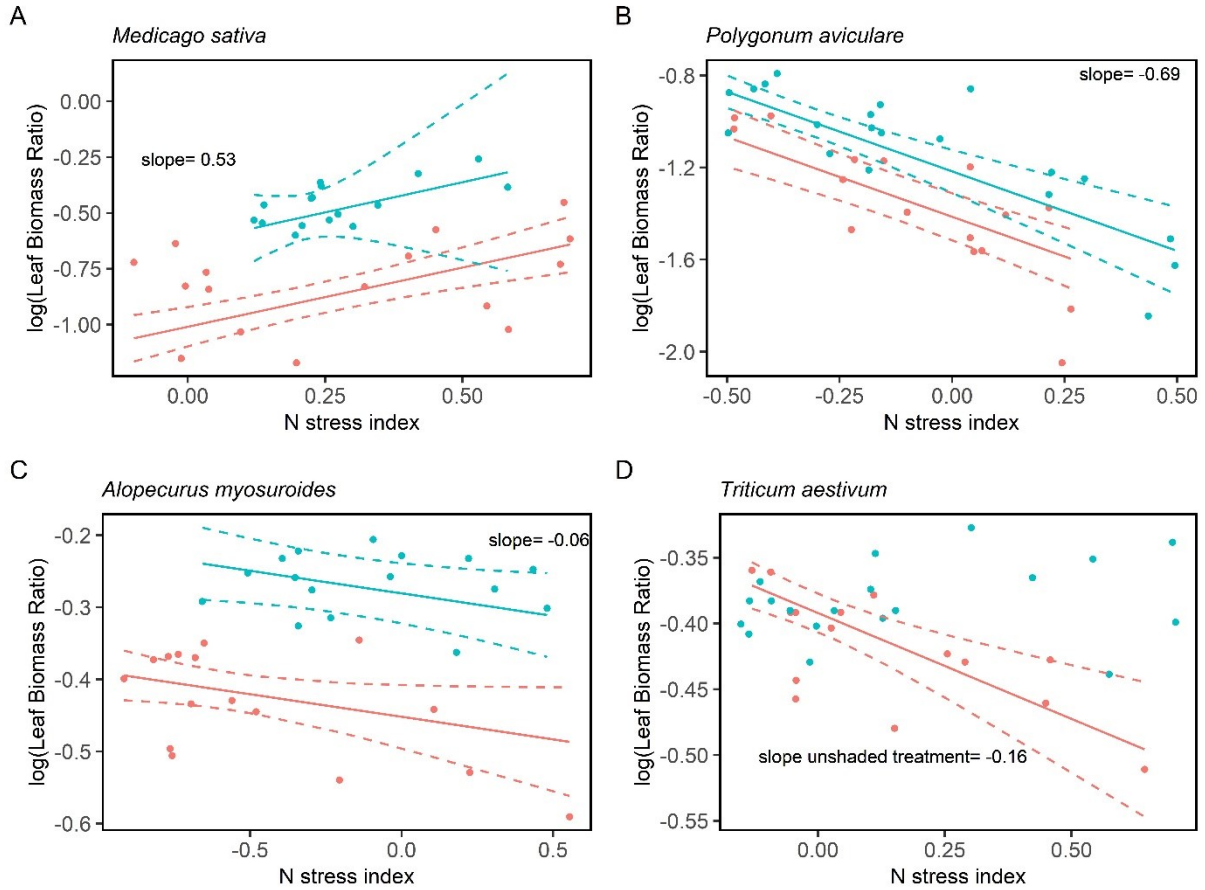


Figure 15: Relationship between $\log_n$ -transformed values of leaf biomass ratio and nitrogen stress index for different species grown in unshaded (red) and shaded treatment (blue). Points correspond to the mean of the four to six plants for a species $\times$ light treatment $\times$ nitrogen treatment $\times$ sampling date. Lines result from fitting to our data linear model [3] (applied to leaf biomass ratio instead of specific leaf area) without the interaction between nitrogen stress index and light treatment (A-C) and complete linear model [3] (D) (choices depending on Table 15). Dashed lines indicate 95% confidence interval. Slopes correspond to LBR_mu_N .

4.3. Relations between species nitrogen responses and species features

Ellenberg-N number as a sole factor was the only significant factor at $p=0.1$ explaining the response of specific leaf area to nitrogen stress (SLA_muN_s). The decrease of specific leaf area with increasing nitrogen stress tended to be stronger for nitrophilic species (high Ellenberg-N values) (Table 17).

Similarly, the species type (crop/weed) as a sole factor was the only significant factor at $p=0.1$ explaining the response of leaf biomass ratio to nitrogen stress (LBR_muN_s). Weed species tended to invest more biomass into stems than leaves when nitrogen deficiency increased ($LBR_muN_s < 0$) while it was the opposite for crop species ($LBR_muN_s > 0$) (Table 17).

We did not investigate the effect of species type, clade or habitat requirement on height response to nitrogen stress as height was independent of nitrogen stress for most species.

Table 17: Response of two parameters (response of specific leaf area to nitrogen stress and response of leaf biomass to nitrogen stress) to species features (Ellenberg-N number and species type) (obtained with lm function of R, see section 3.6). Grey cases indicate non-significant factors (at $p=0.1$) that were removed from the model.

Factor		SLA μmN	LBR μmN
Ellenberg-N number	Slope	-0.037	
	Intercept	-0.246	
	R ²	0.269	
	p-value	0.07	
Species type	Weed		-0.375
	Crop		0.233
	R ²		0.490
	p-value		0.05

5. Discussion

5.1. An original approach to quantify intrinsic species response to nitrogen stress

The present study was the first to quantify the response of three aboveground morphological variables, crucial for light competition, to plant nitrogen stress in interaction with shading for both crop and weed species, at the plant scale. The originality of the approach consisted in using a plant nitrogen stress index (Perthame *et al.*, 2020) as explanatory variable. In contrast, previous studies investigated the effect of environmental variables such as nitrogen input rate (in field conditions) (Poorter *et al.*, 1995; Knops and Reinhart, 2000; Evans *et al.*, 2003a; Singh *et al.*, 2017) or nitrogen solution concentration (in controlled conditions) (VanArendonk *et al.*, 1997; Meziane and Shipley, 1999; de Groot *et al.*, 2002; Shipley and Almeida-Cortez, 2003; Berger *et al.*, 2007; An and Shangguan, 2008) on morphological variables which might explain the contrasted results of these previous studies. Indeed, in field conditions, a nitrogen input rate provided in different fields does not necessarily result in similar nitrogen availability to plants, depending on cropping techniques, pedoclimate and biophysical processes. Similarly, in controlled conditions experiments, a solution nitrogen concentration can result in different plant nitrogen availability, depending on other environmental variables (pot size, substrate, watering...) strongly affecting plant nitrogen nutrition.

The present study allowed to separate the effects of nitrogen availability from those of plant nitrogen nutrition. Moreover, we showed that shading only had a small to no effect on the response of the three morphological variables to nitrogen stress. Consequently, our results are more generic than those from previous studies, valid in a larger range of plant growth environments, thus reflecting species intrinsic properties regarding their morphological response to nitrogen stress (see the benefits of using a plant variable instead of an environmental variable in Figure S4 Annexe 2 section D).

5.2. Are our results consistent with literature?

Due to the originality of our approach (section 5.1), it was difficult to directly compare our results with previous studies. We thus focused on confronting the direction of variation of morphological variables, by considering that plant nitrogen stress decreases with increasing nitrogen inputs (either in field conditions or controlled conditions).

It is well-known that specific leaf area (SLA) decreases with lower nitrogen supply (thus higher nitrogen stress) (Poorter *et al.*, 1995; VanArendonk *et al.*, 1997; Knops and Reinhart, 2000; Freschet *et al.*, 2015; Singh *et al.*, 2017), as we found in the present study. Leaf biomass ratio (LBR) was independent of nitrogen supply in Berger *et al.* (2007) or increased with lower nitrogen supply in Freschet *et al.* (2015). In agreement with previous studies, LBR in response to nitrogen stress varied between species. It decreased for three species and increased for one species. Also, Berger *et al.* (2007) found that plant height per unit biomass (HM) increased with higher nitrogen supply for five species, while we did not observe such changes with nitrogen stress for all the eight tested weed and crop species in our study.

An interaction between nitrogen and light availability on SLA was often reported, SLA decreasing more importantly with lower nitrogen supply in low light environments (Meziane and Shipley, 1999; de Groot *et al.*, 2002; Shipley and Almeida-Cortez, 2003; Freschet *et al.*, 2015). In contrast, in our results, interaction between light treatment and nitrogen stress on SLA had a (small) significant effect only for two out of seven species and the direction of the interaction depended on the species. Similarly, a significant interaction between nitrogen and light availability on LBR was reported, LBR increasing more in response to lower nitrogen supply in low light environments (Freschet *et al.*, 2015). In our study, there was no significant interaction between light treatment and nitrogen stress on LBR. These contrasted results can be explained by the use, in our study, of a plant nitrogen stress index instead of an environmental variable (i.e. nitrogen supply) (Perthame *et al.*, 2020), light availability strongly affecting plant nitrogen nutrition (Seginer, 2004). The use of a plant variable instead of an environmental variable allows to better disentangle the effect of nitrogen availability from the effect of light availability on plant morphological response.

We observed interspecific variations of plasticity. In particular, our approach allowed to explain partly ecological integrative features (such as Ellenberg-N number). Nitrophilic species tended to be more plastic than oligotrophic species. In particular, contrary to Freschet *et al.* (2015), nitrophilic species showed a stronger decrease in their efficiency to produce leaf area per unit leaf biomass (SLA) in response to nitrogen stress. This finding lines up knowledge on nitrophilic species growth (mostly found in nitrogen-rich soils) which strongly decreases in response to lower nitrogen supply (Moreau *et al.*, 2013; Moreau *et al.*, 2014). But this result should be confirmed with more species as we tested only eight species in the present study and the effect was significant at $p=0.1$.

Our results showed that the response of leaf biomass ratio (LBR) to nitrogen stress was highly plastic and we were able to detect a novel trend, i.e. weed species tended to increase their leaf biomass ratio in response to decreasing nitrogen stress while it was the opposite for crop species. Similar differences between weed and crop species were observed in Colbach *et al.* (2020b) regarding species morphological response to shading. As explained in Colbach *et al.* (2020b), these differences between crop and weed species are consistent with hypotheses on domestication: main characteristics selected for crops in non-limiting nutrient conditions are a fast establishment, homogeneous populations and a large seed production to the detriment of other abilities (for instance, the ability to maintain high proportion of leaf biomass in situation

of nitrogen stress). As weeds usually grow below the crop canopy, we can assume that an increase in LBR in such situations allows them to increase their tolerance to shade (in contrast to crops) by better exploiting aboveground space and thus increasing their light capture ability. Again, given the limited number of species tested in our study, this conclusion should be confirmed in the future with more weed and crop species.

It is important to note that our results were obtained regardless of the plant vegetative growth stages. However, in previous studies, the interaction of plant stages (or harvest dates) with light and/or nitrogen treatments on morphological variables were significant (Shipley and Almeida-Cortez, 2003; Colbach *et al.*, 2020b). As the response of morphological variables to nitrogen stress might vary between plant stages, this aspect should be investigated via experiments with sampling dates made at key growth stages.

5.3. Practical application: impact on field competition

Specific leaf area (SLA) and leaf biomass ratio (LBR) are crucial for light competition and the differential species responses of these morphological variables to nitrogen stress might affect crop-weed competition. For example, *P. aviculare* was the species that decreased the most its SLA (in unshaded conditions) and its LBR in response to nitrogen stress. In the case of nitrogen stress, this species might grow less than the other species, as it decreased the area and proportion of its photosynthetically active tissues the most as well as its capacity to shade neighbouring plants. At the opposite, *A. myosuroides*, which decreased its SLA and LBR the least, might be more competitive for light than the other species in the case of nitrogen stress.

Height is also important for light competition and for the establishment of plant hierarchies (Nagashima, 1999; Colbach *et al.*, 2019c), so differential responses of plant height per unit biomass to plant nitrogen stress could affect the outcome of crop-weed competition. For example, at a given biomass, *T. aestivum* growth could be more disfavoured by nitrogen stress than weed growth because weed height per unit biomass remains unchanged (for the species experimented here) whereas *T. aestivum* decreases height per biomass. Conversely, *F. arundinacea* (whose height per unit biomass increases with nitrogen stress) would be advantaged relatively to weeds in the case of nitrogen stress.

However, the outcome of crop-weed competition regarding light and nitrogen depends on many other factors. For instance, the competitive advantage of a species depends on its efficiency to produce specific leaf area, leaf biomass ratio or height per unit biomass at optimal nitrogen nutrition (parameters **SLA0**, **LBR0** and **HM0**). These parameters values change with light environment of the plants. For example, shaded plants are more efficient to produce leaf area per unit leaf biomass at optimal nitrogen nutrition than unshaded plants (Colbach *et al.*, 2020b).

Many other processes can affect the outcome of crop-weed competition, such as plant germination and growth dynamics, phenology, access to water... Moreover, the outcome of competition also depends on pedoclimate and cropping techniques, such as fertilisation (which affects timing of nutrient availability), soil management, sowing date and density, herbicide use... All these factors must be taken into account to predict the outcome of crop-weed competition. Mechanistic crop models (i.e. based on biological or physical processes) allow to synthesize existing knowledge, explore diverse prospective scenarios and design cropping systems (Renton and Chauhan, 2017; Gaudio *et al.*, 2019). Thus, integrating the parameters outlined in the present study into a mechanistic model simulating weed dynamics and crop yield over the years from cropping system, pedoclimate and species traits such as FLORSYS (Colbach

et al., 2020a; Moreau *et al.*, in revision) helps to identify which traits are the most influent on plant-plant competition and how they impact it. It provides guidelines on competitive crop species/cultivars to sow and on cropping systems promoting biological weed regulation by competition.

6. Conclusions

By using a plant nitrogen stress index instead of an environmental variable (i.e. nutrient supply), we characterized species morphological intrinsic response to nitrogen stress. Specific leaf area decreased in response to nitrogen stress for all species, while leaf biomass ratio varied more between species, weed species increasing their light capture ability to better tolerate shade in contrast to crop species. Height per unit biomass was mostly independent of nitrogen stress. The use of a novel plant nitrogen stress index allowed us to better disentangle the effects of light from those of nitrogen availability. Light had only a small effect on species morphological responses to nitrogen stress. Our approach also allowed to explain partly species ecological requirements (characterised by ecological integrative indices). All these results could be integrated in mechanistic crop models (such as FLORSYS (Colbach *et al.*, 2020a; Moreau *et al.*, in revision)) to determine the most competitive species for light and nitrogen in a given context and provide guidelines to promote weed regulation by competition for resources.

Acknowledgements

This project was supported by INRAE, the European Union's Horizon 2020 Research and innovation programme under grant agreement N 727217 (ReMIX project), the Casdar RAID project funded by the French Ministry in charge of Agriculture and Food (Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, avec la contribution financière du compte d'affectation spéciale 'Développement agricole et rural'). Laurene Perthame benefited from a PhD studentship funded by the French Ministry of Research.

Chapitre 4. Intégration de la compétition pour l'azote dans le modèle individu-centré FLORSYS

Les formalismes et paramètres développés dans les deux chapitres précédents ont été intégrés à FLORSYS pour modéliser à l'échelle de la plante la demande en azote et les réponses morphologiques au stress azoté. Ces travaux ont contribué à compléter FLORSYS pour prendre en compte la compétition pour l'azote comme décrit ci-après.

1. Principes d'intégration du module de compétition pour l'azote dans FLORSYS

Le modèle FLORSYS, dans sa version originale intégrant uniquement la compétition pour la lumière, a été décrit dans la problématique (Chapitre 1 section 5). Dans cette partie, nous nous attacherons à décrire succinctement l'intégration du module de compétition pour l'azote dans FLORSYS. Il s'agit d'un travail collaboratif au sein de l'équipe qui a donné lieu à une publication décrivant en détail ce module (Moreau *et al.*, in revision)². De ce travail de thèse sont issus les formalismes et paramètres décrits dans le Chapitre 2 et le Chapitre 3, ainsi que trois paramètres décrits en section 2 de ce chapitre.

Tout d'abord, le sol dans FLORSYS est discrétisé en voxels (pixel 3D) et les racines sont représentées par un cylindre terminé par un cône dans lesquels la biomasse racinaire est distribuée par couches successives de voxels (Pointurier *et al.*, in revision) (Figure 16). Parallèlement, la concentration en azote du sol est déterminée par voxel et est simulée par STICS (Brisson *et al.*, 1998) (module sol connecté à FLORSYS). La compétition pour l'azote a lieu lorsque les racines de plantes voisines partagent le même voxel et que la quantité d'azote accessible aux plantes n'est pas suffisante pour couvrir la demande en azote de toutes les plantes avec des racines dans le voxel.

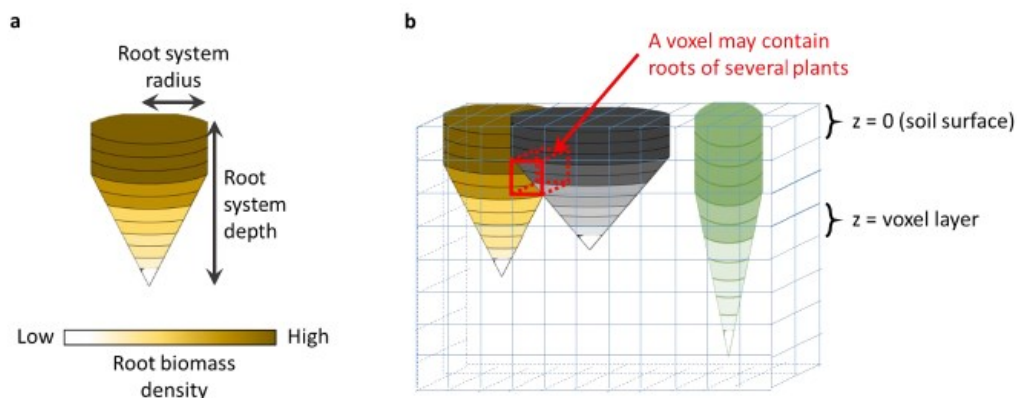


Figure 16 : Représentation des interactions souterraines entre plantes dans FLORSYS. (a) Le système racinaire de chaque plante est représenté en 3D par un cylindre terminé par un cône dans lesquels la biomasse racinaire est distribuée par couches successives de voxels. (b) Le sol est représenté en 3D et discrétisé en voxels. Les racines de plusieurs plantes voisines peuvent partager le même voxel. La compétition pour l'azote est représentée à l'échelle du voxel, quand la quantité d'azote accessible n'est pas suffisante pour couvrir la demande en azote de toutes les plantes avec des racines dans le voxel. (Moreau *et al.*, in revision)

² Annexe 5

Pour introduire la nutrition azotée des plantes dans FLORSYS, seul le module simulant la production et l'allocation de biomasse (aux feuilles, tiges, racines et organes reproducteurs) a été modifié (Figure 17). Le prélèvement d'azote par la plante et les effets du niveau de nutrition azotée de la plante sur la production de biomasse et son allocation ont été ajoutés à ce module.

En bref, la simulation du prélèvement d'azote à l'échelle du voxel résulte de la confrontation entre la demande et l'offre. La demande en azote de la plante est déterminée par la demande de la partie aérienne (qui dépend de la biomasse foliaire et de la quantité d'azote optimale dans la partie aérienne de la plante par unité de biomasse foliaire, voir Chapitre 2) et la demande de la partie racinaire (qui dépend de la biomasse racinaire et de la réponse de la concentration en azote des racines au stress azoté ; voir Chapitre 4, section 2.1.2). La demande en azote de la plante est distribuée, pour chaque plante, entre les voxels occupés par des racines de façon proportionnelle à la quantité d'azote accessible à la plante dans chaque voxel.

L'offre en azote accessible à la plante, définie à l'échelle du voxel dans lequel se trouvent des racines, dépend de l'efficacité des racines de la plante à prélever l'azote (voir Chapitre 4, section 2.1.3) et de la quantité d'azote accessible dans le sol, qui varie avec la fertilisation azotée, les processus biophysiques (minéralisation de la matière organique du sol, lixiviation, volatilisation, dénitrification) et la présence de plantes voisines.

La capacité des légumineuses à fixer l'azote de l'air (via une symbiose avec des bactéries du sol) est prise en compte indirectement dans le modèle en considérant qu'à partir d'un certain âge qui correspond au temps nécessaire à l'établissement de la fixation symbiotique (Moreau *et al.*, 2008), les espèces légumineuses couvrent toujours leurs besoins en azote, quelle que soit la quantité d'azote du sol prélevé (voir Chapitre 4, section 2.2). La faible compétitivité des légumineuses (Corre-Hellou *et al.*, 2006; Corre-Hellou *et al.*, 2007) est prise en compte indirectement du fait que les légumineuses arrêtent de prélever l'azote dans un voxel du sol si elles y sont en compétition avec d'autres plantes.

L'efficacité de la photosynthèse, la morphologie aérienne et l'allocation de biomasse aux racines d'une plante varient chaque jour avec l'indice de stress azoté. Cet indicateur est calculé, pour une plante donnée, à partir du ratio entre la quantité d'azote aérienne simulée et la biomasse foliaire simulée (voir Chapitre 2). Cet indice vaut 0 lorsque la plante est à nutrition azotée optimale. Sa valeur augmente lorsque l'intensité du stress azoté augmente (jusqu'à atteindre la valeur 1) et diminue en situation de surconsommation d'azote (valeurs négatives). Ainsi, les plantes en situation de stress azoté :

- Diminuent linéairement l'efficacité de la photosynthèse (selon une relation identique pour toutes les espèces ; formalisme repris de STICS).
- Réduisent leur surface foliaire par unité de biomasse foliaire et augmentent (ou diminuent selon l'espèce) leur biomasse de feuilles par rapport à leur biomasse de tiges (voir Chapitre 3). Aussi, les plantes stressées allouent davantage de biomasse dans leur partie racinaire que dans leur partie aérienne, grâce à un paramètre qui ne varie pas avec l'espèce (Pointurier *et al.*, in revision).

Au total, sept paramètres liés à la nutrition azotée ont été ajoutés à FLORSYS, dont six varient en fonction de l'espèce (Table 18). Parmi les 63 espèces adventices et cultivées paramétrées dans FLORSYS, seulement sept d'entre elles ont été paramétrées pour la nutrition azotée. Des valeurs par défaut ont été attribuées aux espèces non expérimentées (voir Chapitre 4, section 3).

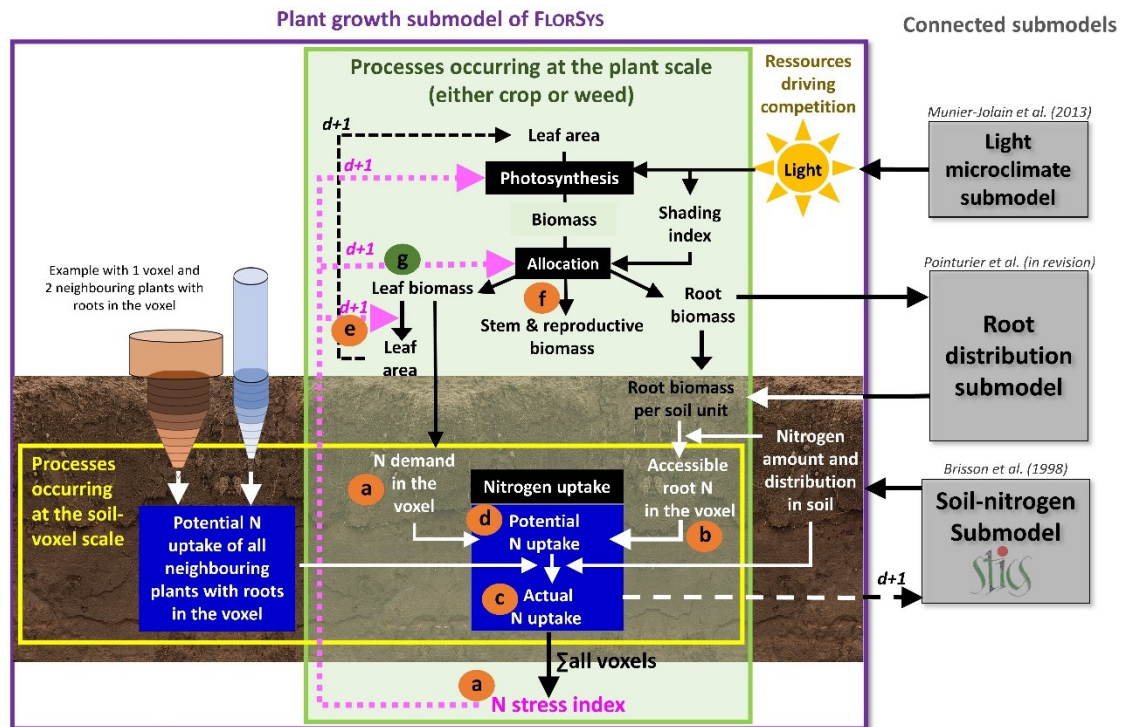


Figure 17 : Aperçu du nouveau module de croissance des plantes de FLORSYS, intégrant la compétition pour la lumière et pour l'azote (N). Seules les variables clés sont indiquées. Les processus sont simulés à l'échelle de la plante (pour les cultures et les adventices). Les processus simulés à l'échelle du voxel de sol (pour chaque voxel occupé par la plante) sont indiqués par un rectangle jaune. Les variables de nutrition azotée (en blanc et rose) sont connectées au module original de croissance de FLORSYS (en noir). Les lignes en pointillés indiquent que les processus sont simulés de façon journalière. Les lignes roses renvoient aux effets du stress azoté sur les processus clés. Les autres modules nécessaires sont dans un rectangle gris. La compétition pour l'azote entre plantes voisines a lieu à l'échelle du voxel. Elle résulte de la confrontation entre la disponibilité en azote dans le voxel et le prélèvement potentiel d'azote de toutes les plantes présentes dans le voxel. Les lettres sur fond orange ou vert indiquent les sept paramètres liés à la nutrition azotée intégrés dans FLORSYS (voir Table 18) et avec quel processus/variable ils rentrent en jeu. Les paramètres développés dans cette thèse sont sur fond orange. (Moreau *et al.*, in revision)

Table 18 : Les sept paramètres ajoutés au module de croissance de FLORSYS lors de l'introduction de la compétition pour l'azote entre plantes. Tous les paramètres varient avec l'espèce sauf rN. La case grise indique le paramètre dont la méthode de calcul n'a pas été développée dans cette thèse. Les lettres correspondent à celles de la Figure 17. Les équations dans lesquelles ces paramètres sont utilisés sont en Annexe 5.

ID	Paramètre	Définition	Unité	Méthode de calcul	
				Référence	Référence dans la thèse
a	cNreq _s	Quantité d'azote optimale dans la partie aérienne de la plante (feuilles et tiges) par unité de biomasse de feuilles. Cela correspond à la valeur minimale pour assurer le taux de croissance maximal.	$g_N \text{ aérien} \cdot g_{\text{biomasse feuille}}^{-1}$	(Perthame <i>et al.</i> , 2020)	Volet 1, Chapitre 2
b	cRootN _s	Variation de la concentration en azote des racines par unité de stress azoté additionnelle.	$g_N \text{ racinaire} \cdot g_{\text{biomasse racine}}^{-1}$	(Moreau <i>et al.</i> , in revision)	Volet 1, Chapitre 4 section 2.1.2
c	SNUmax _s	Quantité d'azote maximale qu'un gramme de biomasse de racines peut prélever par jour.	$g_N \text{ sol} \cdot g_{\text{biomasse racine}}^{-1} \cdot \text{jour}^{-1}$		Volet 1, Chapitre 4 section 2.1.3
d	Dminfix _s	Age minimal à partir duquel les légumineuses commencent à prélever l'azote de l'air.	°C·jour depuis la levée de la plante		Volet 1, Chapitre 4 section 2.2
e	SLA_muN _s	Réponse de la surface foliaire spécifique (surface foliaire par unité de biomasse foliaire) au stress azoté	Sans dimension	(Perthame <i>et al.</i> , in preparation)	Volet 1, Chapitre 3
f	LBR_muN _s	Réponse du ratio biomasse de feuilles sur aérien (feuilles et tiges) en réponse au stress azoté.	Sans dimension		
g	rN	Réponse du ratio biomasse racinaire sur totale (aérienne et racinaire) en réponse au stress azoté.	Sans dimension	(Pointurier <i>et al.</i> , in revision)	

2. Détermination de trois paramètres manquants du module azote de FLORSYS (cRootN_s, SNUmax_s, Dminfix_s)

Dans cette partie, nous modélisons trois paramètres du module azote de FLORSYS qui concernent la demande en azote de la partie racinaire (cRootN_s en g·g⁻¹), l'efficacité des racines à prélever l'azote (SNUmax_s en g·g⁻¹·jour⁻¹) et la fixation symbiotique des légumineuses (Dminfix_s en °C·jour). Ils sont issus ou inspirés de formalismes développés dans d'autres études mais ils n'avaient jamais été calculés pour une gamme d'espèces adventices et cultivées comme le requière l'aspect plurispécifique de FLORSYS.

La détermination de ces paramètres a fait l'objet d'un matériel supplémentaire dans l'article Moreau *et al.* (in revision) qui est présenté dans la section 2 et la section 3 ci-dessous.

2.1. cRootN_s and SNU_{max}

2.1.1. Used dataset

The dataset used to calculate these parameters originated from six greenhouse experiments conducted in Dijon (France) (Table 19). Experiments 1 to 5 were fully described in (Perthame *et al.*, 2020) and (Perthame *et al.*, in preparation). Experiment 6 was described in (Moreau *et al.*, 2013).

Briefly, in all experiments, plants were grown in individual pots. Nutrients were provided by nutrient solutions made up of nitrate, phosphorous, potassium and oligo-elements. Pots were filled with a solid, inert and draining substrate.

In experiments 1 to 5, eight annual species (Table 19) were grown under different levels of nitrogen concentration (from 0.4 to 14 mM of nitrate). For three species, plants were grown under two light treatments: unshaded and shaded (using a shading net transmitting only 40 % of incident light). For each species × nitrogen treatment × light treatment combination, four to six plants were sampled randomly at four dates during the vegetative stage.

In experiment 6, two weed species were grown in unshaded conditions, at two contrasted levels of nitrogen concentration (from 0.625 to 14 mM of nitrate). For each species × nitrogen treatment combination, seven plants were sampled at one date during the vegetative stage.

In all the experiments, aboveground and belowground biomass were measured after drying during 48h at 80°C. Nitrogen concentration in aboveground and belowground biomass were measured separately (Dumas method, ThermoScientificTM FLASH 2000 CHNS/O Analyzer).

Table 19: Overview of the experiments used to calculate cRootNs and SNUmaxs. D for dicotyledon and M for monocotyledon species. Unshaded and shaded treatments correspond respectively to 100 and 40 % of incident light available to plants. Grey cells show non-experimented situations.

Experiment	Species (cultivar for crops)	Clade	Nitrogen treatments (mM of nitrate)		Data source
			Unshaded treatment	Shaded treatment	
#1	<i>Medicago sativa</i> (Agathe; non-N ₂ -fixing)	D	0.4, 1, 5 and 10		(Perthame <i>et al.</i> , 2020)
	<i>Festuca arundinacea</i> (Soni)	M			
#2	<i>Brassica napus</i> (Kadore)	D	1, 5, 10 and 14		
	<i>Geranium molle</i>				
#3	<i>Triticum aestivum</i> (Caphorn)	M	1, 5, 10 and 14	0.4, 1, 5, 10 and 14	
	<i>Polygonum aviculare</i>	D			
#4	<i>Alopecurus myosuroides</i>	M	1, 5, 10 and 14		(Perthame <i>et al.</i> , in preparation)
#5	<i>Galium aparine</i>	D	1, 5, 10 and 14	0.4, 1, 5, 10 and 14	
#6	<i>Echinochloa crus-galli</i>	M	0.625 and 10.5		(Moreau <i>et al.</i> , 2013)
	<i>Matricaria perforata</i>	D			

2.1.2. Determination of cRootNs

The parameter cRootNs ($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$) is a species parameter reflecting the response rate of root nitrogen concentration to nitrogen stress index. It is used in the FLORSYS model to estimate plant belowground nitrogen demand (see Equation 20 in Table 2 in Moreau *et al.* (in revision), Annexe 5). We considered, in accordance with other models (Strullu *et al.*, 2014), that plant belowground nitrogen demand depends on root biomass on a given day and the plant nitrogen stress index on this day (which impacts root nitrogen concentration).

Method of calculation

For each species $\times$ light treatment $\times$ nitrogen treatment $\times$ sampling date, mean root nitrogen concentration (RNC in g of nitrogen per g of root biomass) was calculated as well as its standard deviation. In addition, mean nitrogen stress index was calculated (Nstress, dimensionless; Equations 46 and 47 in Table 2 in manuscript, Annexe 5). cRootNs corresponded to the slope of the linear relationship between RNC and Nstress (dimensionless). It was obtained by fitting linear regressions through the origin between these two variables (averaged for each species $\times$ light treatment $\times$ nitrogen treatment $\times$ sampling date), discriminating plants from shaded and unshaded conditions by species (equation [1]) (lm function of R weighted by the inverse of the relative standard deviation of root nitrogen concentration for each species $\times$ light treatment $\times$ nitrogen treatment $\times$ sampling date; RCoreTeam (2019)). To quantify the effect of each factor on the variation of RNC, partial R² were calculated (Anova sum of square, type 3).

$$[1] \text{ RNC} = (1 - \text{Nstress}) + (1 - \text{Nstress}) \cdot \text{Light} + (1 - \text{Nstress}) \cdot \text{Species} + (1 - \text{Nstress}) \cdot \text{Light} \cdot \text{Species}$$

Inter-species variability

For all species, cRootN_s had positive values, meaning that RNC increased with increasing [1-Nstress] (Table 20). For *P. aviculare* and *T. aestivum*, the slope of the relationship (cRootN_s) was significantly lower in unshaded treatment than in shaded treatment (by 0.00378 g.g⁻¹). For a given nitrogen stress, the more shaded a plant is, the higher is RNC. For *G. aparine*, it was the opposite: the slope was significantly greater in unshaded treatment than in shaded treatment (by 0.00477 g.g⁻¹), meaning that the more shaded a plant is, the lower is RNC. But, the light treatment explained only a small part of variation of RNC (partial R² at 0.007 while total R² was at 0.952). We thus considered that the effect of light was negligible and that species was the main factor explaining differences in cRootN_s. cRootN_s varied among species with about a twofold factor (Table 20), from *E. crus-galli* (lowest response rate) to *B. napus* (highest response rate).

Table 20: Values per species of the parameter cRootN_s reflecting the response of root nitrogen concentration to plant nitrogen stress (R²=0.95) (result of linear model [1]). Two slope values followed by the same letter (a, b, c, d or e) are not significantly different (slopes were compared using the lm function of R).

Species	cRootN _s (g.g ⁻¹)		Groups of species with non-different values
	Value	95% confidence interval	
<i>Brassica napus</i>	0.0344	[0.0314, 0.0374]	a
<i>Geranium molle</i>	0.0319	[0.0297, 0.0340]	a b
<i>Medicago sativa</i>	0.0317	[0.0273, 0.0361]	a b
<i>Matricaria perforata</i>	0.0317	[0.0239, 0.0395]	a b
<i>Galium aparine</i>	0.0301	[0.0281, 0.0320]	b
<i>Triticum aestivum</i>	0.0208	[0.0193, 0.0224]	c e
<i>Festuca arundinacea</i>	0.0191	[0.0165, 0.0217]	c d e
<i>Polygonum aviculare</i>	0.0188	[0.0175, 0.0201]	c
<i>Alopecurus myosuroides</i>	0.0163	[0.0145, 0.0181]	d
<i>Echinochloa crus-galli</i>	0.0159	[0.0112, 0.0206]	c d e

2.1.3. Determination of SNUmax_s

SNUmax_s (g.g⁻¹.day⁻¹) is a species parameter that expresses the maximum amount of nitrogen that 1 g of root biomass can take up per day. It is used in the FLORSYS model to estimate the amount of nitrogen available to plant roots (see Equation 27 in Table 2 in Moreau *et al.* (in revision), Annexe 5). Indeed, each plant's nitrogen uptake is proportional to its root nitrogen uptake efficiency in accordance with other studies (Soussana *et al.*, 2012; Moreau *et al.*, 2014).

Method of calculation

The method to calculate SNUmax_s was described in (Moreau *et al.*, 2014). The dataset from the experiments described above was used to calculate this parameter with two steps:

- *Step 1:* For each species × light treatment × nitrogen treatment × sampling date, mean root biomass and mean plant nitrogen amount (including above- and belowground plant parts) were calculated. For each species × light treatment × nitrogen treatment combination, SNU was calculated between two successive sampling dates (and between sowing and first sampling date) as:

$$[2] \text{ SNU} = \frac{N_{\text{plant}_{S+1}} - N_{\text{plant}_S}}{\sum \text{DRBM}}$$

With N_{plant} (g) the mean total plant nitrogen amount at two sampling dates (S and S+1). Note that at sowing, N_{plant} was considered negligible, i.e. 0 g. $\sum \text{DRBM}$ was the daily root biomass cumulated over the same period of time ($\text{g} \cdot \text{day}^{-1}$), which was calculated, considering a constant daily increase rate between two sampling dates, as:

$$[3] \text{ Daily rate} = \frac{RBM_S - RBM_{S+1}}{ND}$$

With RBM the mean root biomass (g) at two sampling dates (S and S+1), and ND the number of days between the two sampling dates. Note that at sowing, the plant root biomass was considered negligible, i.e. 0 g.

- *Step 2:* For each species, the parameter $\text{SNU}_{\text{max}_s}$ corresponded to the SNU value on the third quartile calculated over the SNU values obtained for all light treatment $\times$ nitrogen treatment combinations.

Inter-species variability

$\text{SNU}_{\text{max}_s}$ varied among species with about a fivefold factor, from *E. crus-galli* (low daily root nitrogen uptake capacity) to *F. arundinacea* (high daily root nitrogen uptake capacity) (Table 21).

Table 21: Values per species of the parameter $\text{SNU}_{\text{max}_s}$, reflecting the maximum amount of nitrogen that 1 g of root biomass can take up per day.

Species	$\text{SNU}_{\text{max}_s} (\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{day}^{-1})$
<i>Festuca arundinacea</i>	0.0460
<i>Medicago sativa</i>	0.0440
<i>Alopecurus myosuroides</i>	0.0310
<i>Geranium molle</i>	0.0296
<i>Brassica napus</i>	0.0295
<i>Galium aparine</i>	0.0210
<i>Matricaria perforata</i>	0.0130
<i>Polygonum aviculare</i>	0.0120
<i>Triticum aestivum</i>	0.0100
<i>Echinochloa crus-galli</i>	0.0087

2.2. Determination of parameter Dminfix_s for legume species

Dminfix_s ($^{\circ}\text{C} \cdot \text{day}$) is a parameter that expressed the minimal date to start N_2 fixation for legume species. It is used in the FLORSYS model to estimate when legume plants start to symbiotically fix nitrogen (see Equation 29 in Table 2 in Moreau *et al.* (in revision), Annexe 5). Before this date, nitrogen nutrition of legume species and non-legume species is modelled identically. After this date, legume species stop their soil nitrogen uptake if they are in competition for nitrogen with non-legume plants and they are always considered at optimal nitrogen nutrition.

2.2.1. Used dataset

It was determined for seven legume species (Table 22). For one of them, the value was taken from (Moreau *et al.*, 2008). For the six other species, Dminfix_s was calculated using data from (Guinet *et al.*, 2018) based on a greenhouse experiment. Briefly, in this experiment, plants were grown in RhizoTubes (Jeudy *et al.*, 2016) without nitrogen input. Every day to every two days, the level of nodulation was visually evaluated according to the level of nodulation was visually evaluated according to the method described in Moreau *et al.* (2008). The notation scale took into account the intensity of nodulation, the size and color of the nodules (only pink nodules can fix atmospheric nitrogen). It included five scores from 0 (absence of nodules) to 4 (many large pink nodules). Score 2 indicated nodules starting to fix nitrogen.

2.2.2. Method of calculation

For each species, if the nodulation scored at 2 on a notation day, the date in degree-day corresponded to Dminfix_s. If the nodulation score did not reach 2 on a notation day (i.e. went from 1 to 3 between two dates), a linear equation was fitted between the two dates. The date at score 2 of nodulation was determined from this equation.

2.2.3. Inter-species variability

Dminfix_s varied among species with a 1.5-fold factor (Table 22), from *Lens culinaris* (early minimal date) to *Medicago truncatula* (late minimal date).

Table 22: Values of the parameter Dminfix_s, the minimal date to start N₂ fixation, for seven legume species. This parameter was calculated from notation of the level of nodulation. The base temperature value to calculate thermal time is indicated.

Legume species	Dminfix _s (°C·day)	Base temperature (°C) for calculating thermal time	Data source
<i>Medicago truncatula</i>	242	5	(Moreau <i>et al.</i> , 2008)
<i>Pisum sativum</i>	235	0	Calculated from Guinet <i>et al.</i> (2018)
<i>Glycine max</i>	215	5.8	
<i>Vicia sativa</i>	195	0	
<i>Vicia faba</i>	187	0	
<i>Trigolia foenum-graecum</i>	182	0	
<i>Lens culinaris</i>	167	2.5	

3. Synthesis of nitrogen-parameter values for experimented species and default values for non-experimented species

The nitrogen parameter values were calculated from experimental data for only a small number of crop and weed species, among the 63 crop and weed species already parameterized in FLORSYS (Table 23). Only seven species were parameterized for all six nitrogen parameters that depended on species. To perform simulations, default parameter values were attributed to non-experimented species using the method described in Table 24.

Table 23: Values for the six species-specific nitrogen parameters for experimented species. Species parameterized for all the six parameters are in bold. NA for non-available data.

Species	cNreq _s (g.g ⁻¹)	cRootN _s (g.g ⁻¹)	SNUmax _s (g.g ⁻¹ .day ⁻¹)	Dminfix _s (°C.day)	SLA_muN _s (dimensionless)	LBR_muN _s (dimensionless)
	Chapitre 2	Chapitre 4 section 2.1.2	Chapitre 4 section 2.1.3	Chapitre 4 section 2.2	Chapitre 3	Chapitre 3
<i>Alopecurus myosuroides</i>	0.051	0.0163	0.0310	Non-legume	-0.36	-0.13
<i>Brassica napus</i>	0.046	0.0344	0.0295	Non-legume	-0.74	0
<i>Echinochloa crus-galli</i>	NA	0.0159	0.0087	Non-legume	NA	NA
<i>Festuca arundinacea</i>	0.061	0.0191	0.0460	Non-legume	-0.56	0
<i>Galium aparine</i>	0.051*	0.0301	0.0210	Non-legume	-0.83	0
<i>Glycine max</i>	NA	NA	NA	215	NA	NA
<i>Geranium molle</i>	0.042	0.0319	0.0296	Non-legume	-0.38	0
<i>Lens culinaris</i>	NA	NA	NA	167	NA	NA
<i>Matricaria perforata</i>	NA	0.0317	0.0130	Non-legume	NA	NA
<i>Medicago sativa</i>	0.090	0.0317	0.0440	NA	-0.44	0.46
<i>Medicago truncatula</i>	NA	NA	NA	242	NA	NA
<i>Polygonum aviculare</i>	0.076*	0.0188	0.0120	Non-legume	-0.91	-1.02
<i>Pisum sativum</i>	0.066**	NA	NA	235	NA	NA
<i>Triticum aestivum</i>	0.083	0.0208	0.0100	Non-legume	-0.37	-0.12
<i>Trigolia foenum-graecum</i>	NA	NA	NA	182	NA	NA
<i>Vicia faba</i>	NA	NA	NA	187	NA	NA
<i>Vicia sativa</i>	NA	NA	NA	195	NA	NA

*Chapitre 2; **unpublished data

Table 24: Method to estimate nitrogen parameter values for non-experimented species.

Nitrogen parameters	Method	Default values
cNreq _s	Regression slope of the linear regression Naboveground=f(LBM) overaged over all experimented species	0.0056 g.g ⁻¹
cRootN _s	Mean value calculated over all experimented species per clade*	- Monocotyledons: 0.0184 g.g⁻¹ - Dicotyledons: 0.0258 g.g⁻¹
SNUmax _s	Mean value calculated over all experimented species	0.0245 g.g ⁻¹ .day ⁻¹
Dminfix _s		203 °C.day
SLA_muN _s		-0.58
LBR_muN _s		-0.10

* Monocotyledonous and dicotyledonous species differed in the response of root nitrogen concentration to nitrogen stress index. The root nitrogen concentration increased more in response to increasing nitrogen nutrition for dicotyledonous than for monocotyledonous species.

4. Discussion

4.1. Des processus simplifiés

La plupart des formalismes du module azote sont issus ou inspirés de formalismes développés dans d'autres études (Soussana *et al.*, 2012; Moreau *et al.*, 2014; Louarn and Faverjon, 2018; Strullu *et al.*, 2014), à l'exception de la demande en azote à l'échelle de la partie aérienne de la plante, qui a nécessité d'être repensée pour être stable quel que soit l'environnement lumineux de croissance des plantes (Chapitre 2). Dans leur formalisation ou leur paramétrage, la représentation de certains processus a été simplifiée du fait de l'objectif principal de FLORSYS (i.e. étude des effets cumulatifs des systèmes de culture sur les adventices à l'échelle

pluriannuelle en interaction avec le pédoclimat et les traits des espèces) qui nécessite une structure générique des plantes et de la volonté de limiter le temps de simulation et le risque d'erreurs en ajoutant des détails à l'échelle de la plante. En particulier, parmi les formalismes présentés et paramétrés dans ce chapitre, la capacité des légumineuses à prélever l'azote atmosphérique est celui qui a été représenté le plus approximativement. Espèces incontournables dans les systèmes de culture plus respectueux de l'environnement, il était essentiel d'introduire les légumineuses dans le modèle. Nous avons considéré qu'à partir d'un certain âge, les plantes légumineuses couvraient systématiquement leurs besoins en azote. Des expérimentations au champ ont montré que des espèces de légumineuses pouvaient subir des périodes de carence azotée (Guinet *et al.*, 2018). Cette simplification dans la représentation du fonctionnement des légumineuses peut entraîner une surestimation de la croissance des légumineuses dans les simulations. Cependant, l'impact sur les simulations pourrait être limité car le stress azoté observé chez les légumineuses dans l'étude de Guinet *et al.* (2018) était possiblement dû à une limitation en eau en début de croissance, or l'eau est considérée non limitante après la levée des plantes dans les simulations avec FLORSYS. D'autre part, le stress azoté n'impacte pas systématiquement le rendement : cela a été montré pour le blé (Jeuffroy and Bouchard, 1999; Ravier *et al.*, 2017) et pourrait s'appliquer aussi aux légumineuses.

4.2. Des simulations cohérentes avec la littérature

Une première évaluation du modèle incluant le module azote a été effectuée (Moreau *et al.*, in revision). Cette évaluation a montré que, malgré des simplifications dans les processus liés à la compétition pour l'azote, les simulations étaient cohérentes avec les connaissances actuelles sur le fonctionnement des couverts. En particulier, les courbes critiques de dilution de l'azote de plusieurs espèces cultivées ont pu être reconstituées de façon relativement précise (voir Figure 3 dans Moreau *et al.* (in revision), Annexe 5 section 3.7.1). Ce phénomène connu observé dans les champs à l'échelle du couvert cultivé homogène (Lemaire and Salette, 1984a) n'a pas été intégré dans les équations de FLORSYS, pourtant les paramètres de la courbe critique simulée étaient proches de ceux de la courbe critique mesurée au champ. Ainsi, le module de compétition pour l'azote prend en compte suffisamment bien les processus de nutrition azotée et carbonée à l'échelle du voxel et de la plante et les interactions entre plantes (par la disponibilité de la lumière et de l'azote) pour simuler une propriété émergente des couverts.

4.3. Un outil pour étudier les relations de compétition entre plantes

L'introduction du module azote dans le modèle FLORSYS a abouti au premier modèle mécaniste qui permet de simuler les effets des systèmes de culture sur la dynamique des adventices en prenant en compte la compétition entre plantes pour l'azote et la lumière. Ce modèle permet de mieux comprendre et quantifier des processus en les démêlant des interactions avec d'autres processus. Les simulations avec FLORSYS permettront notamment de déterminer comment manipuler les rapports compétitifs culture-adventice pour favoriser la croissance des cultures au détriment des adventices, aspect essentiel pour la régulation biologique des adventices mais encore mal connu (Renton and Chauhan, 2017; Sardana *et al.*, 2017). En particulier, dans cette thèse, les simulations ont permis de déterminer les techniques clés (modalités de fertilisation azotée et choix de variété cultivée en fonction de leurs traits liés à la nutrition azotée) et les combinaisons de techniques optimales à privilégier pour favoriser la régulation biologique des adventices dans un cas d'étude.

Conclusion du Volet 1

Dans ce volet, nous avons réussi à caractériser la diversité des traits liés à la nutrition azotée d'une gamme d'espèces adventices et cultivées, comblant des lacunes dans les connaissances identifiées dans la problématique (Chapitre 1) :

- dans le Chapitre 2, nous avons développé une méthode permettant, pour la première fois, de quantifier les besoins en azote à l'échelle de la plante indépendamment de l'environnement lumineux de celle-ci. Cette méthode nous a permis d'estimer l'indice de stress azoté des plantes, quel que soit leur environnement de croissance.
- Dans le Chapitre 3, nous avons caractérisé la réponse morphologique des espèces au stress azoté en utilisant cet indicateur. Ces réponses reflètent des propriétés intrinsèques des espèces, valables quel que soit l'environnement de croissance des plantes.
- Dans le Chapitre 4, nous avons synthétisé ces nouvelles connaissances pour contribuer à proposer, pour la première fois, un outil permettant de mieux comprendre les relations de compétition pour la lumière et pour l'azote entre plantes cultivées et adventices en interaction avec le système de culture, le pédoclimat et le contexte floristique. En s'inspirant de formalismes issus d'autres modèles, nous avons terminé le paramétrage du modèle.

Dans le volet suivant, nous utilisons le modèle pour étudier les effets de la fertilisation azotée et des traits des espèces sur les impacts de la dynamique des adventices sur la culture.

Volet 2. Expérimentations virtuelles pour
analyser les effets de la fertilisation
azotée et des paramètres des espèces
cultivées et adventices

Objectifs et démarches

Dans la problématique (0), nous avons vu que pour manipuler les rapports compétitifs entre plantes dans le but de réguler les adventices, il est essentiel de mieux connaître les effets de la fertilisation azotée sur la croissance relative des adventices et des cultures ainsi que les traits qui rendent les espèces/variétés compétitives pour l'azote. Pour analyser et quantifier ces effets, la version de FLORSYS complétée dans le Volet 1 avec le module de compétition azotée est un outil approprié. Cet outil permet notamment de réaliser une analyse de sensibilité globale pour établir un classement des entrées du modèle (dans notre cas, la fertilisation azotée et les traits liés à la nutrition azotée des plantes) qui influencent le plus les sorties du modèle (dans notre cas, les impacts de la dynamique des adventices sur la culture) en prenant en compte les interactions entre variables d'entrées (Saltelli *et al.*, 2008). Lorsque les entrées ne sont pas trop corrélées entre elles, l'analyse de sensibilité globale permet aussi de caractériser l'effet (valeur et sens) des variables d'entrée et de leurs interactions sur les sorties.

L'objectif de ce volet était de réaliser une **analyse de sensibilité globale** de FLORSYS pour (1) **classer les modalités de fertilisation azotée et les traits** liés à la nutrition azotée des plantes en fonction de leur **effet sur les impacts de la dynamique des adventices sur la culture** et (2) **identifier** les modalités et les traits qui permettaient de **réduire la nuisibilité des adventices en augmentant (ou maintenant) la production agricole et les bénéfices** apportés par les adventices (Figure 18).

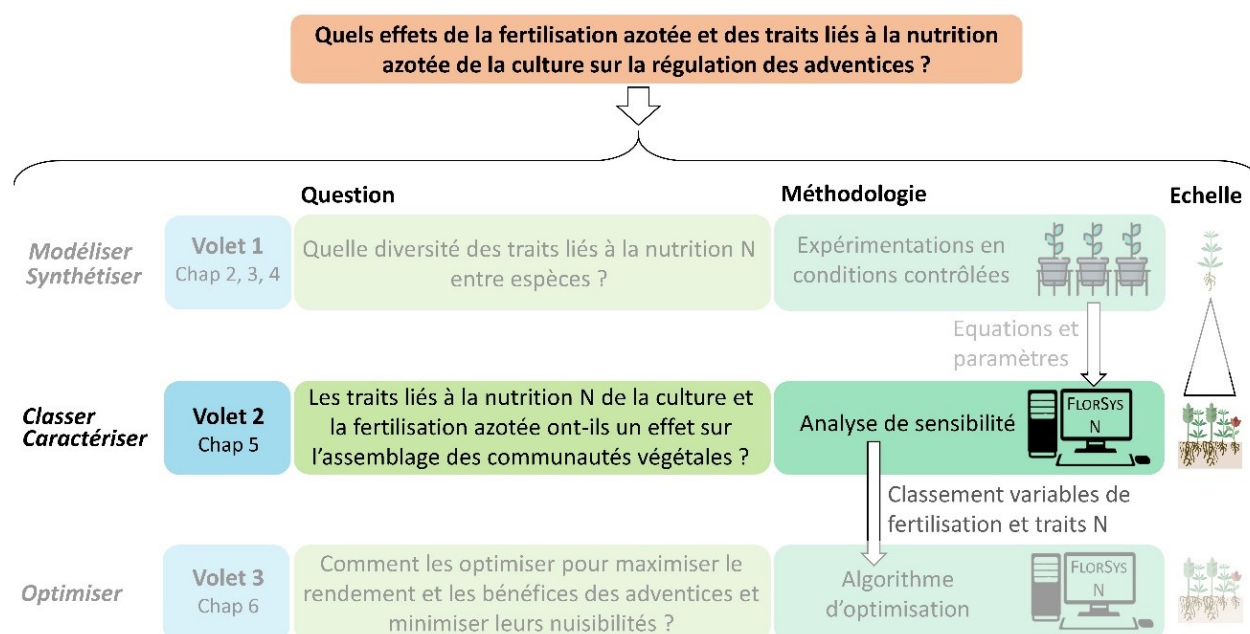


Figure 18 : Positionnement du Volet 2 parmi les trois volets de la thèse qui permettent d'atteindre l'objectif final de la thèse (en orange) avec une approche modélisation. La modélisation répond à plusieurs objectifs (en italique). Dans ce volet, l'objectif est de classer et caractériser (valeur, sens) les effets de la fertilisation azotée et des traits liés à la nutrition azotée des plantes sur les impacts de la dynamique des adventices sur la culture par analyse de sensibilité à partir de simulations avec FLORSYS.

Productions issues du Volet 2

Articles scientifiques

En préparation : Perthame L., Moreau D., Maillot T., Colbach N. Which nitrogen fertilization techniques and crop traits promote biological weed regulation by competition? *Field Crops Research*. (Chapitre 5)

Communications dans des congrès

Perthame L., Moreau D., Maillot T., Colbach N. 1-4 septembre 2020. Which nitrogen fertilization techniques and crop traits promote weed biological regulation by competition? *Proceedings XVIe ESA*, Séville, Espagne, 110. (Oral)

Perthame L., Moreau D., Maillot T., Colbach N. 3-5 février 2020. Which nitrogen fertilization techniques and crop traits to promote biological weed regulation by competition? *Second International Crop Modelling Symposium iCropM 2020*, Montpellier, France, 87-88. (Oral)

Perthame L., Colbach N., Maillot T., Moreau D. 29-30 janvier 2020. La régulation des adventices dans les systèmes de culture moins dépendants des herbicides : quels rôles de la fertilisation azotée et des caractéristiques variétales ? *Phloème 2020. ARVALIS Institut du Végétal*, Paris, France, 213-214. (Oral)

Chapitre 5. Which nitrogen fertilization techniques and crop traits promote biological weed regulation by competition?

Laurène Perthame, Delphine Moreau, Thibault Maillot, Nathalie Colbach

Agroécologie, AgroSup Dijon, INRAE, Univ. Bourgogne, Univ. Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France.

1. Abstract

With the reduction of herbicide and mineral fertilizer use for environmental reasons, crop-weed competition for nitrogen might increase in arable field. Adapting the nitrogen fertilization techniques and the choice of crop species/varieties according to their nitrogen nutrition traits could provide options to drive competitive relationships among plants. This study aimed to identify which crop and weed traits and which nitrogen fertilization options have the most influence on the impacts of weed dynamics and can reduce weed harmfulness while maintaining crop production in the long term. We performed sensitivity analyses using FLORSYS. This process-based model simulates crop and weed growth and dynamics over the years from cropping system, pedoclimate and species traits. A maize monoculture from a French region was used as a case study. Different maize varieties (differing by their trait values related to nitrogen nutrition) were simulated in different situations of nitrogen input date and rate, crop residue management, and initial soil organic nitrogen. The analyses showed that nitrogen input rate and maize variety were the most influential factors on the impacts of weed dynamics. Decreasing nitrogen rate increased weed harmfulness and decreased maize potential yield. The maize traits that the most influenced the impacts of weed dynamics were a low nitrogen demand, a high root nitrogen uptake efficiency and a low plasticity to nitrogen stress increased maize competitive ability the most. Weed traits that drove weed benefits and harmfulness were related to weed seed survival and morphological changes, but not to nitrogen nutrition. These results are useful to better understand the role of nitrogen in crop-weed competition and identify management strategies promoting biological weed regulation.

2. Introduction

The foreseen reduction in herbicide and nitrogen fertilizer inputs for environmental reasons may result in major changes in crop-weed interactions. On the one hand, it may result in a residual weed flora in arable fields. On the other hand, nitrogen may play a greater role in crop-weed competition, whereas, in the past, light was generally the main resource for which crops and weeds competed in intensive temperate agroecosystems (Wilson and Tilman, 1993; Perry *et al.*, 2003).

Studies have shown that weed flora evolved from 1970 to 2000, with a drop of oligotrophic species (typically found in nitrogen-poor environments) while nitrophilic species (typically found in nitrogen-rich environment) remained (Fried *et al.*, 2009). The abundant use of mineral fertilizer during these decades partly explain these changes. In this context, a reduction in nitrogen fertiliser should disfavour the nitrophilic (more than the oligotrophic) weed species which are the most harmful to crop production. Reducing nitrogen inputs could thus help to promote weed regulation by competition.

Many studies have promoted nitrogen fertilization management (in terms of input rate and/or date) as a tool to manage crop-weed competition (Ditomaso, 1995; Liebman and Davis, 2000; Bàrberi, 2002; Rathke *et al.*, 2006; Shekhawat *et al.*, 2017). Some studies showed that reducing nitrogen fertilizer rates reduced weed growth more than crop growth (Ditomaso, 1995; Santos *et al.*, 1998; Singh *et al.*, 2017; Fracchiolla *et al.*, 2018). Other studies reported the opposite, i.e. low nitrogen rates affected crop growth more than weed growth (Wilson and Tilman, 1993; Jørgensen *et al.*, 1996; Tollenaar *et al.*, 1997; Kirkland and Beckie, 1998; Evans *et al.*, 2003a; Evans *et al.*, 2003b; Kristensen *et al.*, 2008; Tang *et al.*, 2014; Jiang *et al.*, 2018; Wang *et al.*, 2019) or no effect at all (Wells, 1979; Andersson and Milberg, 1998; Swanton *et al.*, 1999). The timing of fertilization inputs is also an important factor for managing weeds. Indeed, plant nitrogen requirements vary over time depending on the species, in interaction with their environment. Similarly to nitrogen input rate, an early fertilization either benefitted weed or crop growth depending on the studies (Angonin *et al.*, 1996; Liebman and Davis, 2000; Dhima and Eleftherohorinos, 2001; Harbur and Owen, 2004). The influence of weed flora composition, pedoclimate (particularly the initial soil organic nitrogen) and cropping system probably explain the different outcomes of crop-weed competition in response to modifications of nitrogen management.

Investigating the effects of nitrogen fertilization management and crop traits on weed regulation thus requires to take into account many variables. Mechanistic models (i.e. based on biological or physical processes) synthesize existing knowledge. They are powerful tools to explore diverse prospective scenarios on the long term and to design cropping systems. Thus, they constitute appropriate tools to study weed dynamics (Renton and Chauhan, 2017; Colbach *et al.*, 2010). FLORSYS (Gardarin *et al.*, 2012; Munier-Jolain *et al.*, 2013; Colbach *et al.*, 2014a; Munier-Jolain *et al.*, 2014; Mézière *et al.*, 2015; Pointurier, 2019; Moreau *et al.*, in revision) is, to our knowledge, the most complete process-based model to simulate weed dynamics and crop yield over the years with a daily time step from cropping system, pedoclimate and species traits. In particular, this model takes into account processes related to competition for light and nitrogen. By performing sensitivity analyses (Saltelli *et al.*, 2008), it can be used to evaluate the sensitivity of weed dynamics to nitrogen fertilization management as well as to crop and weed traits related to nitrogen nutrition.

The objective of this paper was to identify which nitrogen fertilization techniques and crop traits related to nitrogen nutrition, had the most influence on weed dynamics, pinpointing those inputs that decreased weed harmfulness for crop production while increasing (or maintaining) crop productivity and biodiversity. To this end, multiannual and weed multi-species simulations were run using the FLORSYS model. The case study was maize monoculture in Aquitaine (South-West of France). This type of cropping system is actually practiced by farmers and its simplicity is compatible with FLORSYS' long simulation times.

3. Materials and methods

3.1. Description of the “virtual-field” FLORSYS model

3.1.1. A process-based model simulating weed-crop dynamics over time

FLORSYS (Gardarin *et al.*, 2012; Munier-Jolain *et al.*, 2013; Colbach *et al.*, 2014a; Munier-Jolain *et al.*, 2014; Mézière *et al.*, 2015; Pointurier, 2019; Moreau *et al.*, in revision) is a process-based model simulating weed-crop dynamics over the years in a virtual field, with a daily time step. The model simulates a large range of cropping systems, crop and weed traits as

well as environmental conditions. Input variables are (1) a description of the simulated field (daily weather, latitude and soil characteristics), (2) all the management operations in the field (dates, tools and options) and (3) the initial weed seed bank (species, density, age and position in the soil layers). Submodels from STICS (Brisson *et al.*, 2003) and DéciBlé (Chatelin *et al.*, 2005) were included to predict soil state variables (temperature, water potential, structure, soil-nitrogen) from weather and cropping operations.

These inputs and soil variables affect the annual life cycle of crops and weeds at a daily time-step. Plant phenology is described by successive life stages (cotyledon, plantlet, vegetative, flowering onset, maturity onset and death) and depends on temperature and emergence season. Soil structure, temperature and water potential drive the pre-emergence stages (surviving, dormant and germinating seeds, emerging seedlings). Each individual weed and crop plant is simulated in 3D. Emerging crop plants are placed into the field according to the sowing pattern whereas weeds are placed randomly in patches. Air temperature as well as soil nitrogen and light availability calculated for each individual plant drive post-emergence processes (photosynthesis, respiration, growth). Neighbouring plants compete for light and nitrogen (water is considered to be non-limiting after emergence). Each individual plant is described (1) aboveground by a cylinder in which leaf area is distributed according to plant height and (2) belowground by a cylinder on top of a reverted cone in which root biomass is distributed. Aboveground canopy is discretized with voxels (3D pixels) in which light availability depends on the leaf area inside the successive voxel layers above. The light intercepted by the plant is converted by ecophysiological functions into newly accumulated biomass which is allocated to aboveground part of the plant (making the plant cylinder grow in height and diameter) and to the belowground part of the plant (similarly increasing root cones). Soil is discretized with voxels containing nitrogen and potentially roots of several plants. Competition for nitrogen occurs when the amount of nitrogen available in a voxel is lower than the requirements of all the plants with roots inside the voxel. In this case, individual plants may suffer from nitrogen stress affecting biomass production and allocation among plant compartments (leaf, stem, roots). At plant maturity, weed seeds are added to the soil seed bank while crop seeds are harvested to compute yield.

Life-cycle processes are affected by dates, options and tools of management techniques (tillage, sowing, herbicides, fertilization, mechanical weeding, mowing, harvesting, irrigation) in interaction with pedoclimate on the day of the operation. For instance, weed plant survival probability depends on management operations, biophysical environment, weed stage and weed morphology. The actual weed plant survival is determined stochastically by comparing the weed plant survival probability to a random one.

All the processes underlying the plant life-cycle are described by parameters corresponding to plant traits. Each crop and weed species is described by a combination of parameter values (31 of which are presented in Table S9, Annexe 3 section A) characterizing pre- and post-emergent growth, nitrogen uptake, potential plant morphology, response to shading and nitrogen limitation. The model is currently parametrized for 30 frequent and contrasting weed species and 33 crops (except for the nitrogen competition, see section 3.1.2).

3.1.2. Species parameters underlying nitrogen competition

The integration of plant nitrogen nutrition and competition is fully described in Moreau *et al.* (in revision). Briefly, plant nitrogen uptake is simulated by confronting plant nitrogen demand to plant nitrogen supply. Plant nitrogen demand is determined by the demand of the aboveground part (driven by leaf biomass and the optimal nitrogen amount in plant

aboveground part per unit of leaf biomass, parameter cN_{req_s} in $g \cdot g^{-1}$) and the belowground part of the plant (driven by root biomass and root nitrogen content in response to nitrogen stress). Plants decrease their root nitrogen content in response to nitrogen stress (driven by root biomass and the variation of root nitrogen concentration per additional nitrogen stress unit, parameter $cRootN_s$ in $g \cdot g^{-1}$). Plant nitrogen supply depends on root nitrogen uptake efficiency (maximum amount of nitrogen that 1 g of root biomass can take up per day, parameter SNU_{max_s} in $g \cdot g^{-1} \cdot day^{-1}$) and soil-nitrogen availability (which varies with fertilization input, mineralisation of soil organic matter and presence of neighbouring plants). Soil-nitrogen availability is simulated by the STICS soil submodel connected to FLORSYS. The capacity of legume species to capture atmospheric nitrogen is indirectly taken into account in the model. At some point of their growth (minimal age at which legume plants start fixing atmospheric nitrogen, parameter $Dminfix_s$ in $^{\circ}C \cdot day$ since emergence), legume plants start fixing atmospheric nitrogen; from this date, they can take up soil nitrogen only if no other non-legume plants compete for it.

Plant photosynthesis, aboveground plant morphology and biomass allocation to roots vary daily with the nitrogen nutrition stress index of the plant. Thus, nitrogen-stressed plants reduce their specific leaf area (parameter SLA_muN_s , dimensionless) and reduce (or increase, depending on the species) their leaf biomass at the expense of stem biomass (parameter LBR_muN_s , dimensionless) (Perthame *et al.*, in preparation)³. Also, nitrogen-stressed plant allocate more biomass to root than shoot parts (parameter rN , dimensionless), but this parameter is not species-specific (Pointurier *et al.*, in revision).

In total, there are seven parameters related to nitrogen nutrition in FLORSYS. Among the 63 crop and weed species parameterized in FLORSYS for the different submodels (phenology, germination, emergence, light competition...), only seven species were parameterized for these six species-specific nitrogen parameters. Default parameter values were attributed to non-experimented species (Moreau *et al.*, in revision)⁴.

3.1.3. Indicators of crop yield, weed harmfulness and biodiversity

FLORSYS computes crop yield and potential yield (i.e. yield in weed-free simulations), as well as a set of weed-impact indicators (Mézière *et al.*, 2015). These indicators include weed harmfulness indicators (1) crop grain yield loss due to weeds, which is the yield difference between weed-free versus weed-including simulations relative to yield in weed-free simulations, (2) mean field infestation by weed biomass during crop cycle, (3) annual weed seed production, a proxy for the risk of future weed infestations; as well as weed benefits indicators (4) weed species richness, which is the number of weed species with at least one plant present during the cropping seasons, and (5) bee food offer depending on the appetence and on the density of flowering weed species during the pollination period.

3.1.4. Domain of validity

The FLORSYS version integrating only light competition, which considers nutrient conditions to be non-limiting, was previously evaluated with independent field data at French national scale, over a large range of existing arable cropping systems. It showed that crop yields, daily weed species densities and, particularly, densities averaged over the years were generally well predicted and ranked (Colbach *et al.*, 2016). However, the yield of the most nitrophilic crop

³ Chapitre 3

⁴ Chapitre 4 section 3

species, i.e. oilseed rape (Moreau *et al.*, 2014) was systematically overestimated in simulations, indicating that crop-weed competition for nitrogen might have had an effect.

Simulations run with the FLORSYS version integrating nitrogen nutrition and competition showed that, despite simplifying hypotheses in formalisms, predictions were in good agreement with knowledge on canopy functioning and crop-weed interactions (Moreau *et al.*, in revision). Particularly, the simulations were consistent with dilution of shoot nitrogen with increasing shoot biomass at the canopy level.

3.2. Simulation plan

3.2.1. Principle

We ran multiannual and weed multi-species simulations using FLORSYS model. Aim#1 was to (1a) evaluate the sensitivity of yield and weed-impact indicators to nitrogen fertilization techniques (date and rate, crop residue management), initial soil organic nitrogen and crop variety (differing by their parameters related to nitrogen nutrition) and (1b) identify which situations decreased weed harmfulness while increasing (or preserving) crop yield and weed benefits. Aim#2 was to (2a) quantify the sensitivity of yield and weed-impact indicators to crop parameters related to nitrogen nutrition, and (2b) identify which parameters decreased weed harmfulness while increasing (or maintaining) crop yield and weed benefits. Aim#3 aimed at identifying which weed species and weed parameters drove weed harmfulness and benefits.

To fulfil these aims, we performed two global sensitivity analyses (one for aims#1 and 3, another one for aim#2). A global sensitivity analysis analyses the variability of model outputs (here, yield and weed-impact indicators) in response to the simultaneous variation of model inputs (here, fertilization techniques, initial soil organic nitrogen, crop nitrogen nutrition parameters) throughout their entire range of variation (Saltelli *et al.*, 2008). By making inputs vary simultaneously (instead of successively), the global sensitivity analysis takes into account the interactions between inputs.

A simple cropping system (i.e. one crop species) was chosen as a case study: a maize monoculture in Aquitaine (South-West of France).

3.2.2. First sensitivity analysis: all factors related to nitrogen

This first sensitivity analysis was performed to answer Aim#1 (i.e. classify and quantify the effects of nitrogen fertilization techniques and crop variety on crop yield and weed-impact indicators) and Aim#3 (i.e. identify which weed species and parameters drove weed harmfulness and benefits) further described in section 3.2.1.

A virtual field network of maize monoculture was simulated with FLORSYS combining different (1) nitrogen input rate and date, crop residue management, (2) initial soil organic nitrogen and (3) maize varieties differing by their value of five of the seven nitrogen nutrition parameters (presented in section 3.1.2). Indeed, we focused in this study on species-specific parameters (either crop or weed) and our study did not involve legume species. The five remaining nitrogen nutrition parameters used in this study varied on a range that corresponded to the species parameterized in the model (eight to ten species parameterized per parameter) (Table 25).

Table 25: Key species parameters for nitrogen nutrition. Ranges of variation correspond to the species parameterized for nitrogen nutrition (between 8 and 10 species per parameter) (Perthame *et al.*, 2020; Moreau *et al.*, in revision; Perthame *et al.*, in preparation).

Parameter name	Meaning of the parameter	Unit	Range
cNreq _s	Optimal amount of nitrogen in the vegetative aboveground part of the plant (leaf+stem) per unit of leaf biomass. It corresponds to the minimal value required to ensure maximal crop growth rate.	$\frac{\text{g}_{\text{shoot nitrogen}}}{\text{g}_{\text{leaf biomass}}}$	[0.030, 0.111]
cRootN _s	Additional root nitrogen concentration to additional nitrogen stress (Figure S5 C Annexe 3 section A).	$\frac{\text{g}_{\text{root nitrogen}}}{\text{g}_{\text{root biomass}}}$	[0.0107, 0.0400]
SNUmax _s	Root nitrogen uptake efficiency (maximum amount of nitrogen that 1 gram of root biomass can take up per day).	$\frac{\text{g}_{\text{soil nitrogen}}}{\text{g}_{\text{root biomass}}} \cdot \text{day}^{-1}$	[0.0011, 0.087]
SLA_muN _s	Response of specific leaf area (SLA) to nitrogen stress (Figure S5 A Annexe 3 section A). <0: SLA decreases with N stress.	none	[-1.54, 0]
LBR_muN _s	Response of leaf biomass ratio (LBR) to nitrogen stress (Figure S5 B Annexe 3 section A). >0, LBR increases with N stress, <0: LBR decreases.	none	[-1.21, 0.68]

The chosen cropping system was recorded during farm-field surveys used in a previous simulation study (Bürger *et al.*, 2015). Maize was sown on May 15 and harvested on October 14 (list of operations in Table S10, Annexe 3 section B). The field was tilled three times (including ploughing) before sowing. Herbicides were applied the day after sowing and the crop was irrigated. The nitrogen fertilization was mineral (ammonitrate) applied at a single date. There was no cover crop during summer fallow.

The fertilization techniques that varied were nitrogen input rate and date as well as crop residue management (either buried or exported) (Table 26A). Input rate varied from 0 to 400 kgN·ha⁻¹. Nitrogen rates were chosen to enclose largely the mean rate applied on maize in France (220 kgN·ha⁻¹ in 2011) (Agreste, 2013). Date varied from the day after sowing to 33 days after sowing. This time span is crucial for maize nitrogen absorption (Arvalis-infos, 2017). Later in the season, nitrogen absorption strongly decreases (Arvalis-infos, 2017) and plant height hampers field access. Initial soil organic nitrogen was made to vary within a range reported from fields (Brisson *et al.*, 2003) (Table 26B). Three maize varieties were simulated, a mean one (V1 in Table 26C which has mean values for nitrogen nutrition parameters⁵) and two virtual ones. The latter two varieties were defined using either the minimum or maximum values observed for nitrogen nutrition parameters over all species (V2 and V3 in Table 26C), respecting correlations among parameters (see Principal Component Analysis in Figure S6, Annexe 3 section C.1). A total of 132 scenarios was created by combining these five factors based on Latin Hypercube Sampling (LHS) (McKay *et al.*, 1979) (using randomLHS function of R (RCoreTeam, 2019)).

Each scenario was simulated over 10 years and repeated 5 times with 5 randomly chosen weather series (identical for each scenario) from Aquitaine (INRAE Climatik platform). A typical regional weed seed bank from Aquitaine was chosen, consisting of 25 annual weed

⁵ Chapitre 4 section 3

species currently included in FLORSYS. To identify which weed species and weed parameters drove weed-impact indicators we added two virtual weed variants per species, using either the minimum or maximum values for nitrogen nutrition parameters, respecting correlations among parameters (according to PCA in Figure S6, Annexe 3 section C.1). The values of all the other parameters (phenology, germination, emergence, competition for light...) were unchanged and corresponded to the values measured for each species. Thus, simulations of each situation (i.e. cropping system $\times$ weather repetition $\times$ year) started with a weed seed bank including $3 \times 25 = 75$ weed species.

Using the same situations, a second simulation series ran without an initial weed seed bank to estimate potential yield. Crop yield loss due to weeds was calculated as the yield difference between the two series relatively to potential yield.

Table 26: Range of variation of nitrogen fertilization techniques, initial soil organic nitrogen and maize variety that were used to evaluate their influence on weed-impact indicators. The meaning of nitrogen nutrition parameters is available in Table 25. The value of the 5 nitrogen nutrition parameters of virtual maize varieties were chosen to respect the correlations among parameters. For the three maize varieties, all the other parameters (phenology, germination, emergence, competition for light...) were unchanged and corresponded to actual maize.

Variable		Unit	Range (Value for maize variety parameters)
A. Nitrogen fertilization techniques			
Nitrogen input rate		kgN·ha ⁻¹	[0, 400]
Nitrogen input date		Days after sowing	[1, 33]
Crop residue management		none	Burial or Export
B. Onset parameter			
Initial soil organic nitrogen		kgN _{org} ·ha ⁻¹	[48.9, 293.4]
C. Maize variety			
V1 (mean variety)	cNreq _s	gshoot nitrogen·gleaf biomass ⁻¹	0.0966
	cRootN _s	groot nitrogen·groot biomass ⁻¹	0.0234
	SNUmax _s	gsoil nitrogen·groot biomass ⁻¹ ·day ⁻¹	0.0491
	SLA muN _s	none	-0.13
	LBR muN _s	none	-0.85
V2 (virtual variety)	cNreq _s	gshoot nitrogen·gleaf biomass ⁻¹	0.111
	cRootN _s	groot nitrogen·groot biomass ⁻¹	0.0107
	SNUmax _s	gsoil nitrogen·groot biomass ⁻¹ ·day ⁻¹	0.0011
	SLA muN _s	none	-1.54
	LBR muN _s	none	-1.21
V3 (virtual variety)	cNreq _s	gshoot nitrogen·gleaf biomass ⁻¹	0.030
	cRootN _s	groot nitrogen·groot biomass ⁻¹	0.0400
	SNUmax _s	gsoil nitrogen·groot biomass ⁻¹ ·day ⁻¹	0.087
	SLA muN _s	none	0
	LBR muN _s	none	0.68

3.2.3. Second sensitivity analysis: maize parameters

This second sensitivity analysis was performed to answer Aim#2 (i.e. classify and quantify the effects of crop nitrogen nutrition parameters on crop yield and weed-impact indicators) further described in section 3.2.1.

A second virtual network of maize monoculture was simulated with FLORSYS combining different maize parameters regarding nitrogen nutrition. The chosen cropping system was the same as described above but nitrogen fertilization input variables were fixed. Ammonitrate was applied at a rate of $220 \text{ kgN} \cdot \text{ha}^{-1}$ (Agreste, 2013) one month after sowing (June 15). Crop residues were buried. Initial soil organic nitrogen ($48.9 \text{ kgN}_{\text{org}} \cdot \text{ha}^{-1}$) was based on typical soil from the region (Bürger *et al.*, 2015).

Only maize nitrogen nutrition parameters varied (Table 25) within the ranges observed in the species parameterized for nitrogen nutrition (between 8 and 10 crop and weed species per parameter) (Perthame *et al.*, 2020; Moreau *et al.*, in revision; Perthame *et al.*, in preparation)⁶. A simulation plan of 100 combinations of nitrogen nutrition parameters, respecting correlations among parameters (according to PCA in Figure S6, Annexe 3 section C.1), based on Latin Hypercube Sampling (LHS) was carried out (using LHSorcorr function of R).

As before, each scenario was simulated over 10 years and 5 weather series (identical for each scenario). Again, two simulation series were run, one starting with the same initial weed seed bank as in section 3.2.2 and the other without weeds in order to calculate crop yield loss due to weeds.

3.3. Statistics

3.3.1. Aim#1: Sensitivity to factors related to nitrogen techniques

First, trade-offs between weed harmfulness, yield and weed benefits were studied using a Principal Component Analysis (PCA) and Pearson correlations.

The relative contribution of simulation factors on indicators (yield and weed-impact indicators) was quantified. We used linear models of indicators as a function of nitrogen input rate, date, crop residue management, initial soil organic nitrogen, maize variety, weather repetition, time since simulation onset as well as interactions between factors (lm function of R). Initial soil nitrogen content and nitrogen input date were discretised for interactions with continuous variables. Only factors/variables significant at $p=0.05$ were kept in the final model. Transformation of variables were made to satisfactorily fit the data: a $\log_{10}$ -transformation was applied on crop yield loss and weed seed production indicators. In addition, nitrogen rate was $\log_{10}$ -transformed in the models explaining potential yield (yield does not increase linearly with increasing nitrogen rate (Simonin, 2017)) and weed seed production. Mean indicators were compared per maize variety and per crop residue management option with a least-significant difference test (lsd.test function of R).

3.3.2. Aim#2: Sensitivity to maize parameters

As above, we investigated the trade-offs among indicators with a PCA and Pearson correlations.

We quantified the sensitivity of yield and weed-impact indicators to maize parameters related to nitrogen nutrition. Linear models were used to analyse the indicators as a function of nitrogen nutrition parameters (aboveground nitrogen demand per unit leaf biomass, root nitrogen content in response to nitrogen stress, root nitrogen uptake efficiency, response of specific leaf area and leaf to shoot biomass ratio to nitrogen stress), weather repetition and time since simulation onset (lm function of R). Only factors/variables significant at $p=0.05$ were kept in the final model. A

⁶ Chapitre 2, Chapitre 3 et Chapitre 4

log₁₀-transformation was applied on root nitrogen uptake efficiency parameter in the model explaining potential yield to satisfactorily fit the data.

3.3.3. Aim#3: Effects of weed species and parameters

To identify which weed species and weed parameters drove weed harmfulness and benefits, two RLQ analysis were carried out, using library *ade4* (Chessel *et al.*, 2004) of R. The method used here was based on Colbach *et al.* (2017) to identify significant relationships between weed-impact indicators (R matrix) and weed species (Q matrix) parameters via weed species densities (L matrix). The R matrix consisted in the averaged over 10 years (for the first RLQ analysis) or the annual (for the second RLQ analyses) indicator values simulated in the first sensitivity analysis for 132 scenarios x 5 weather series. The Q matrix consisted of the 31 parameters of Table S9 as well as the 5 nitrogen nutrition parameters of Table 25 for the 25 actual and 50 virtual weed species. The L matrix comprised the average plant density of each of the 75 weed species over 10 years (for the first RLQ analysis) or the annual density for each weed species (for the second RLQ analyses) and 5 weather series, using the maxima of the daily weed species densities between crop sowing and harvest. Only relationships between indicator and parameter significant at $p=0.05$ when permutating lines and columns were considered, using the *fourthcorner* function of R. To aggregate, if possible, weed species into functional groups in terms of impacts (as a function of their parameter values), species were grouped based on a Ward ascendant hierarchy classification using *hclust* function of R according to the Euclidian distances separating coordinates of species in the RLQ multidimensional scape.

4. Results

4.1. Sensitivity to nitrogen fertilization, initial soil organic nitrogen and maize variety

4.1.1. Trade-offs among indicators

Situations (i.e. cropping system × weather repetition × year) in which crop yield was high, were also those with a low weed harmfulness (Figure 19). Situations that achieved high bee food offer were those with high species richness, but not those with a high crop yield or a low weed harmfulness. Situations in which potential crop yield was high were mostly different from situations affecting crop yield, weed harmfulness or weed benefits. Pearson correlations were in agreement with these observations (details are available in Table S11 Annexe 3 section C.2).

As harmfulness indicators and crop yield were highly (negatively) correlated, we selected two weed harmfulness indicators (crop yield loss and weed seed production) to compute the sensitivity analysis in the following sections. We also kept potential crop yield and the two weed benefit indicators (species richness, bee food offer).

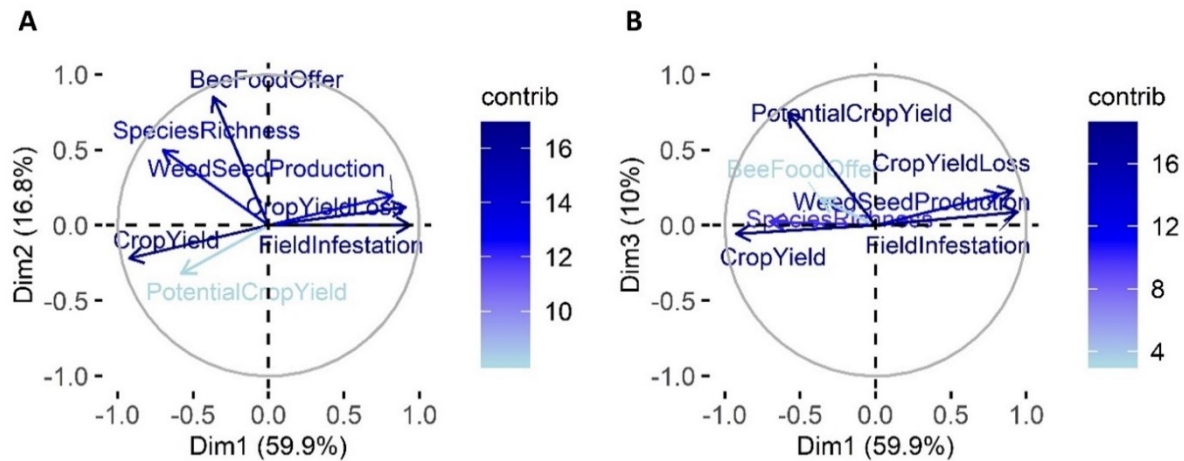


Figure 19: Correlation circles of Principal Component Analysis (PCA) of indicators of crop yield (actual and potential), weed harmfulness (field infestation, weed seed production, crop yield loss due to weeds) and weed benefits (bee food offer, weed species richness) varying with fertilization techniques, initial soil nitrogen content and maize variety (A) axis 1 and 2 and (B) axis 1 and 3. The darker the colour of the arrow, the higher the indicator contributed to the axis. Long arrows indicated indicators that were well represented.

4.1.2. Did nitrogen-related factors affect indicators?

Simulation factors (weather repetition, nitrogen fertilization, initial soil organic nitrogen and maize variety) and time since simulation onset explained most of the variability of potential yield and species richness (R^2 total in Table 27). There remained more unexplained variability in crop yield loss, weed seed production and bee food offer. This is due to interactions between factors beyond the second order (which were not included in the analysis of variance) and to stochastic effects in FLORSYS.

For all indicators (except potential crop yield), weather repetition and time since simulation onset had the strongest influence (% of total R^2 for the analysed indicator in Table 27). For potential crop yield, which was taken from weed-free simulation, time since simulation onset had a minor effect, pointing to minor carry-over effect.

For all indicators, maize variety and nitrogen input rate (as sole factors or in interaction, depending on the indicator) were the factors related to nitrogen that had the strongest effect. All the other factors had a negligible influence on these three indicators. Weed benefits indicators (species richness and bee food offer) were not strongly influenced by the factors related to nitrogen but the interaction between maize variety and input rate had the largest effect. Potential yield was the only indicator for which nitrogen input date had a noticeable influence (as a single factor or in interaction with other factors).

Table 27: Percentage of total variance of yield and weed-impact indicators explained by simulation factors. Only factors significant at $p=0.05$ were kept (except for single factor if the interaction with other factors was significant). Cells were colored from white (zero % of total variance) to dark yellow (highest % of variance). Grey cases indicate non-significant factors that were removed from the model. N refers to nitrogen. Purple numbers correspond to total R^2 while black numbers are expressed in % of total R^2 .

Factor	% of total R^2				
	Potential yield (dryT·ha ⁻¹)	Crop yield loss (%)	Weed seed production (seeds·m ⁻²)	Species richness (number of species)	Bee food offer (no unit)
Weather Repetition	59.9	32.0	50.0	8.5	39.0
Time since simulation onset	1.2	40.4	43.1	89.7	56.3
Maize variety	1.5	5.5	1.2	0.6	0.2
Crop residue management	2.9				
N input rate	0.3	12.3	0.1	0.0	0.2
Initial soil organic N	1.3	2.4	0.4	0.3	0.3
N input date	4.4		0.2	0.1	0.5
Maize variety × N input rate	12.1	5.9	3.5	0.6	1.8
Maize variety × initial soil organic N	1.1	0.9	0.4	0.1	0.9
Maize variety × N input date	3.4		0.4		0.4
Residue management × N input rate	1.9				
Residue management × initial soil organic N					
Residue management × N input date	1.4				
N input rate × initial soil organic N	3.2	0.5	0.4		0.3
N input rate × N input date	0.9				
Initial soil organic N × N input date	4.6		0.0		
Total R^2 (dimensionless)	0.88	0.39	0.51	0.76	0.36

4.1.3. How did nitrogen-related factors affect indicators?

For variety V3, mean potential yield, species richness and bee food offer were the highest (Figure 20 C, D and E), while mean crop yield loss and weed seed production were the lowest (Figure 20 A and B). Variety V2 showed the opposite features. Varieties V3 and V2 were thus respectively the most and the least productive, competitive and biodiversity-promoting maize varieties.

Decreasing nitrogen input rate by 50 kgN·ha⁻¹ decreased potential yield (by 0.16 dryT·ha⁻¹) for the most competitive variety V1, whereas the effect was negligible for the other varieties (Table 28, line 3). Crop yield loss was increased for V1 and V3 (by 10 to 12%) whereas the effect was again not significant for variety V2. Effect on weed seed production was contrasted for the two varieties V2 and V3 (-16% and +10%) and was not significant for the variety V1. Species richness was decreased much for V1 than V3 and increased for V2. Effect on bee food offer was negligible for the three varieties.

An early nitrogen input (the day after sowing instead of 33 days after sowing) decreased potential yield and increased weed seed production for the three varieties (Table 28, line 5). Effects were stronger for V1 and V3 than for V2.

Decreasing initial soil organic nitrogen reduced species richness and future weed harmfulness (i.e. weed seed production) for the three maize varieties (Table 28, line 4), particularly when nitrogen was applied late in the season for the latter indicator (Table 28, line 10).

To conclude, variety V1 and V3 were the most productive without weeds (highest potential yield) and the most competitive in presence of weeds (lowest crop yield loss and weed seed production). A decrease of nitrogen rate, as well as an early input, disfavoured more crop growth than weed growth, particularly for the competitive varieties.

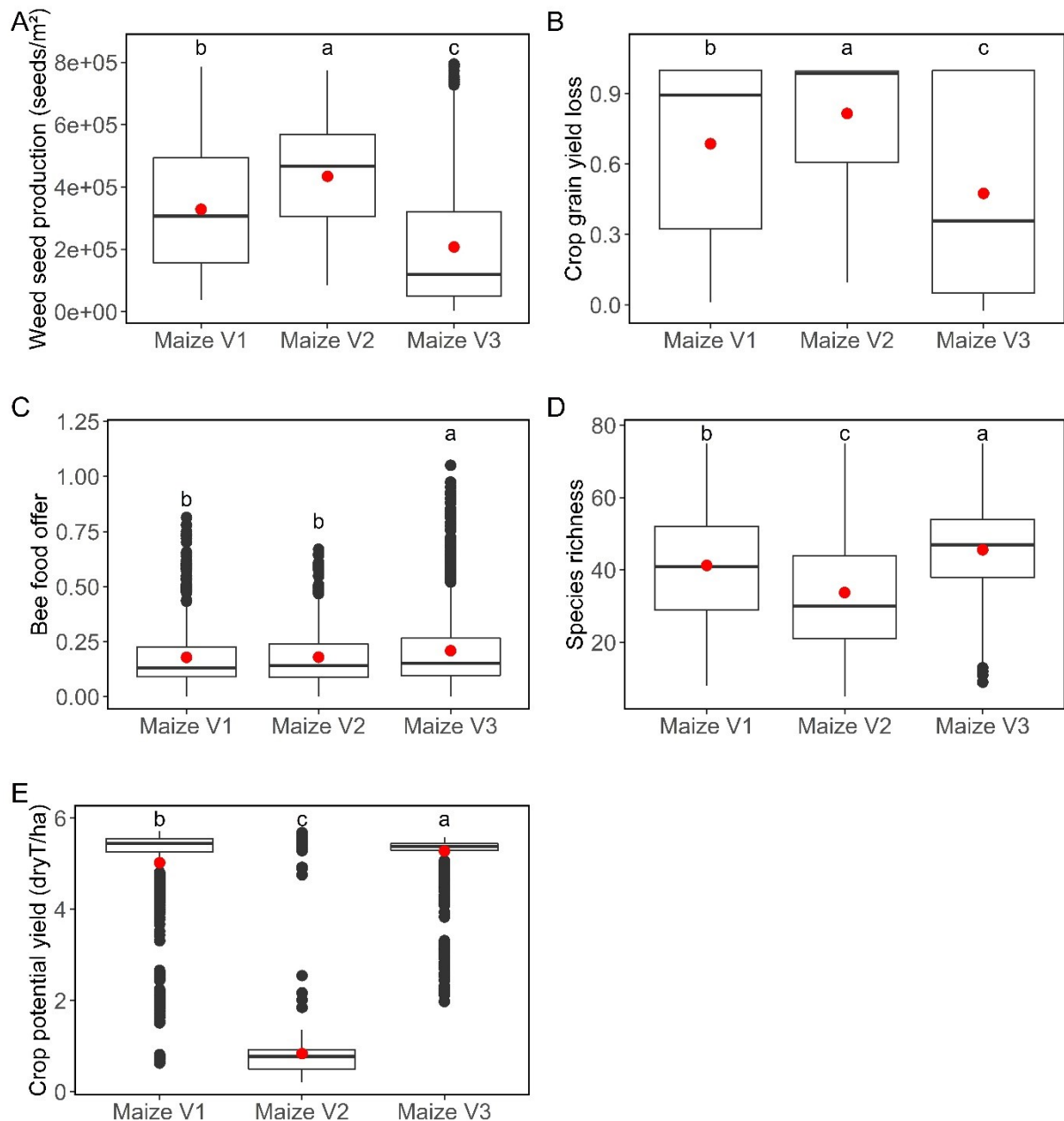


Figure 20: (A) (B) Weed harmfulness, (C) (D) weed benefits and (E) potential yield indicators for the three maize varieties. Boxplots showing minimum, third quartile, median, first quartile and maximum values for each indicator (with outlier outside four times the interquartile range). Red points show means. Same letters indicate that means are not significantly different.

Table 28: Variation of potential yield and weed-impact indicators in response to nitrogen fertilization techniques, initial soil organic nitrogen and maize variety. Due to the $\log_{10}$ -transformation, variation of harmfulness indicators is expressed as a ratio ($\times$) while it is expressed as a difference for the other indicators ($\pm$). For a given factor, two variations followed by the same letter are not significantly different and slopes that are not significantly different from 0 (or 1 for ratios) are indicated (slopes were compared using the lm function of R). Dark grey cases indicate non-significant factors that were removed from the model.

N°	Factor		Factor variation	Effect of factor variation on indicators									
				Potential yield (dryT·ha ⁻¹)		Crop yield loss (%)		Weed seed production (seeds·m ⁻²)		Species richness (number of species)		Bee food offer (dimension less)	
Theoretical range of variation of indicators				[0, +∞]		[-100, 100]		[0, +∞]		[0, 75]		[0, 10]	
1	Time since simulation onset		+ 10 years	+ 0.094		× 2.61		×2.75		- 43.2		- 0.203	
2	N input date		⌵ 32 days							+ 1.6			
3	Maize variety × N input rate	V1	⌵ 50 kgN·ha ⁻¹	- 0.16 c		× 1.12 a		× 1 b		- 0.60 c		0 b	
		V2		0 a		× 1 c		× 0.84 c		+ 0.50 a		- 0.006 c	
		V3		- 0.007 b		× 1.10 b		× 1.10 a		- 0.15 b		+ 0.007 a	
4	Maize variety × initial soil organic N	V1	⌵ 50 kgN _{org} ·ha ⁻¹	0 c		× 1.11 a		× 0.95 a		- 0.84 b		0 a	
		V2		+ 0.051 b		× 1.03 b		× 0.92 b		- 0.28 a		0 a	
		V3		+ 0.086 a		× 1.11 a		× 0.96 a		- 0.51 a		- 0.013 b	
5	Maize variety × N input date	V1	⌵ 32 days	- 0.62 a				× 1.21 a				+ 0.041 b	
		V2		- 0.37 b				× 1 b				0 a	
		V3		- 0.77 a				× 1.28 a				+ 0.025 b	
6	Residue management × N input rate	Burial	⌵ 50 kgN·ha ⁻¹	- 0.065 b									
		Export		0 a									
7	Residue management × N input date	Burial	⌵ 32 days	- 0.70 a									
		Export		- 0.47 b									
8	N input rate × initial soil organic N	Low ¹	⌵ 50 kgN·ha ⁻¹	0 a		× 1.09 a		× 0.98 a				0 a	
		Medium ¹		0 a		× 1.07 b		× 0.97 b				- 0.003 b	
		High ¹		- 0.041 b		× 1.06 c		× 0.98 a				- 0.003 b	
9	N input rate × N input date	Early ²	⌵ 50 kgN·ha ⁻¹	- 0.017 b									
		Medium ²		0 a									
		Late ²		0 a									
10	Initial soil organic N × N input date	Early ²	⌵ 50 kgN _{org} ·ha ⁻¹	0 b				× 0.96 a					
		Medium ²		+ 0.08 a				× 0.94 b					
		Late ²		+ 0.10 a				× 0.93 b					

¹ Initial soil organic N low [48.9, 97.8], medium [107.6, 195.6], high [205.4, 293.4] kgN_{org}·ha⁻¹

² N input date early [1, 11], medium [12, 22], late [23, 33] days after sowing

4.2. Sensitivity to maize parameters

4.2.1. Trade-offs among indicators

The trade-offs among indicators in this second sensitivity analysis focusing on maize parameters (Figure S7 and Pearson correlations in Table S12 Annexe 3 section C.3) were similar to those observed in the first sensitivity analysis varying all nitrogen related factors (section 4.1.1).

Similarly to section 4.1.1, we selected two weed harmfulness indicators (crop yield loss and weed seed production) to compute the sensitivity analysis to maize parameters. We kept only species richness among weed benefits indicators. We kept potential crop yield.

4.2.2. Did maize parameters affect indicators?

Simulation factors (weather repetition and the five parameters related to nitrogen nutrition) and time since simulation onset explained most of the variability of species richness (total R^2 in Table 29). There remained more unexplained variability in crop yield loss, weed seed production and potential yield.

As above (4.1.2), for all indicators (except potential crop yield), weather repetition and time since simulation onset had the strongest influence (% of total R^2 for the analysed indicator in Table 29). For potential crop yield, time since simulation onset had a minor effect.

The three parameters related to nitrogen nutrition that drove the most potential yield and weed harmfulness indicators were aboveground nitrogen demand per unit leaf biomass ($cNreq_s$), root nitrogen uptake efficiency ($SNUmax_s$) and response of specific leaf area to nitrogen stress (SLA_muN_s). Indicators were not influenced by the same parameters. For instance, potential yield was mostly influenced by $SNUmax_s$ while $cNreq_s$ and SLA_muN_s were minor factors. It was the opposite for weed harmfulness indicators. All parameters has a weak influence on species richness.

Table 29: Percentage of total variance of yield, species richness and weed harmfulness indicators explained by simulation factors. The meaning of nitrogen nutrition parameters is available in Table 25. Only factors significant at $p=0.05$ were kept. Cells were colored from white (zero % of total variance) to dark yellow (highest % of variance). Grey cases indicate non-significant factors that were removed from the model. N refers to nitrogen. Purple numbers correspond to total R^2 while black numbers are expressed in % of total R^2 .

Factor	% of total R^2			
	Potential yield (dryT·ha ⁻¹)	Crop yield loss (%)	Weed seed production (seeds·m ⁻²)	Species richness (number of species)
Weather Repetition	21.1	17.5	39.7	3.3
Time since simulation onset	0.8	36.1	31.2	94.0
Aboveground N demand per unit leaf biomass ($cNreq_s$)	4.0	27.2	10.0	0.6
Root N content in response to N stress ($cRootN_s$)	0.4		0.2	0.02
Root N uptake efficiency ($SNUmax_s$)	72.5	6.6	5.4	0.5
Response of specific leaf area to N stress (SLA_muN_s)		12.1	12.4	1.5
Response of leaf to shoot biomass ratio to N stress (LBR_muN_s)	1.1	0.5	1.0	0.1
Total R^2 (dimensionless)	0.40	0.34	0.50	0.87

4.2.3. How did parameters affect indicators?

The effects of maize nitrogen nutrition parameters on potential crop yield and weed-impact indicators were quantified in Table 30.

Decreasing root nitrogen uptake efficiency ($SNUmax_s$ by 0.086 g·g⁻¹·day⁻¹) and leaf area per unit leaf biomass in response to nitrogen stress (SLA_muN_s by 1.54) increased crop yield loss (by 52% and 77% respectively) and weed seed production (by 50% and 84% respectively)

(Table 30, lines 4 and 5). It also reduced species richness (by 4 and 7 species respectively). A decrease of SNU_{max_s} reduced potential yield (by 3 $\text{dryT} \cdot \text{ha}^{-1}$). In contrast, decreasing aboveground nitrogen demand per leaf biomass (cN_{req_s} by $0.081 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$) had the opposite effects on all the indicators (Table 30, line 2).

If nitrogen stress reduced leaf biomass ratio (decrease LBR_muN_s by 1.89), potential yield as well as weed harmfulness (i.e. crop yield loss and weed seed production) increased whereas weed benefits (i.e. species richness) decreased (Table 30, line 6). Thus, nitrogen-stressed maize plants that increased their leaf biomass proportion were better competitors with weeds and better biodiversity promoter but less productive.

To conclude, combining a high maize root nitrogen uptake efficiency (SNU_{max_s}) and a low nitrogen demand per unit leaf biomass (cN_{req_s}) as well as constant leaf area per unit leaf biomass whatever plant nitrogen stress (SLA_muN_s) resulted in the best performances (low weed harmfulness and high maize productivity and weed benefits).

Table 30: Variation of potential yield, species richness and weed harmfulness indicators in response to modification of maize parameters related to nitrogen nutrition. The meaning of nitrogen nutrition parameters is available in Table 25. Here, we investigate the effect of a decrease of the parameters values on their all range of variation (from maximum to minimum parameter values). Due to the $\log_{10}$ -transformation, variation of harmfulness indicators is expressed as a ratio ($\times$) while it is expressed as a difference for the other indicators ($+/-$). All the slopes are significantly different from 0 (or 1 for ratios) (slopes were compared to 0 using the lm function of R). Dark grey cases indicate non-significant factors that were removed from the model.

N°	Factor	Factor variation	Effect of factor variation on indicators			
			Potential yield (dryT·ha ⁻¹)	Crop yield loss (%)	Weed seed production (seeds·m ⁻²)	Species richness (number of species)
			Theoretical range of variation of indicators		[0, +∞]	[-100, 100]
1	Time since simulation onset	+ 10 years	+ 0.24	× 2.58	× 2.55	- 51.31
2	Aboveground N demand per unit leaf biomass (cNreq _s)	⋮ 0.081 g·g ⁻¹	+ 0.54	× 0.43	× 0.58	+ 4.28
3	Root N content in response to N stress (cRootN _s)	⋮ 0.03 g·g ⁻¹	+ 0.16		× 0.93	+ 0.69
4	Root N uptake efficiency (SNUmax _s)	⋮ 0.086 g·g ⁻¹ ·day ⁻¹	- 3.23	× 1.52	× 1.50	- 3.83
5	Response of specific leaf area to N stress (SLA muN _s)	⋮ 1.54		× 1.77	× 1.84	- 6.67
6	Response of leaf biomass ratio to N stress (LBR muN _s)	⋮ 1.89	+ 0.29	× 1.13	× 1.19	- 1.71

4.3. Which weed species and parameters drove weed impacts in maize monocultures?

4.3.1. First analysis: averaged over 10 years

Weed species could be clustered into four groups, depending on their contribution to weed harmfulness averaged over 10 years (Figure 21 A and B). The parameters driving weed harmfulness and biodiversity are shown in Figure 21 C (see Table 25 and Table S9 Annexe 3 section A for parameters meaning).

The most harmful weed species (for crop yield loss and weed seed production) was *Galium aparine* (GALAP) and its two variants (V2 and V3). *Galium aparine* was grouped with five other species as well as their two variants (group C in Figure 21 B). They were mostly dicotyledonous species (Taxa) (which emerge better in compacted soils, have a higher specific leaf area and larger leaf biomass ratio than monocots) and characterized by a low base temperature (baseTemperature) (i.e. species that emerge in autumn and grow faster) (Figure 21 C). At the opposite, the least harmful species comprised six species and their two variants (group B in Figure 21 B). They were mostly dicotyledonous species and presented high base temperature (which emerge better in summer) and/or high seed lipid content (seedLipid) (which increases germination during fallow when weeds reproduce less, thus decreasing weed seed production). Species with the lowest weed seed production included *Geranium dissectum* (GERDI) as well as six other species and their variants (group A in Figure 21 B). They were dicotyledonous species with high seed lipid content.

Weed species that produced the highest benefits (species richness and bee food offer) and also the lowest yield loss were driven by *Chenopodium album* (CHEAL) and comprised three other species and their variants (group D in Figure 21 B). They were also the species with the highest plant densities (they are far from the centre in Figure 21 B). They were mostly monocotyledonous species (except for *Chenopodium album*) and/or presented high values of relative plant height below which 50% of leaf area is located (XM0) (i.e. 50% of leaf area is positioned at the top) and/or high sensitivity of plant width to shoot plant biomass (b_WM) (i.e. width increases with biomass) (Figure 21 C).

Interestingly, weed parameters related to nitrogen nutrition were not significantly correlated to harmfulness or benefits in maize monoculture, thus they did not drive weed-impacts in this cropping system.

4.3.2. Second analysis: at the annual scale

Studying the effects of weed species and parameters on weed-impact indicators averaged over 10 years allowed to take into account the future weed harmfulness whereas, at the annual scale, important parameters were less related to weed seed survival and more to morphological changes.

Indeed, at the annual scale, other morphological parameters drove weed harmfulness and biodiversity as shown in Figure S8C (Annexe 3 section D), while conclusions regarding species groups (Figure S8 B Annexe 3 section D) were globally similar to the analysis averaged over 10 years (4.3.1). A high capacity to etiolate (μ_HM), producing taller plants per unit biomass, increased weed harmfulness (crop yield loss and weed seed production) (Figure S8 C Annexe 3 section D). An increase of stem biomass rather than leaf biomass in response to shading (μ_LBR) as well as heavy seeds (seedWeight) (which emerge better and increase specific leaf area in shaded conditions) increased weed harmfulness. Finally, an increase of plant width per unit biomass in response to shading (μ_WM) increased benefits (species richness and bee food offer).

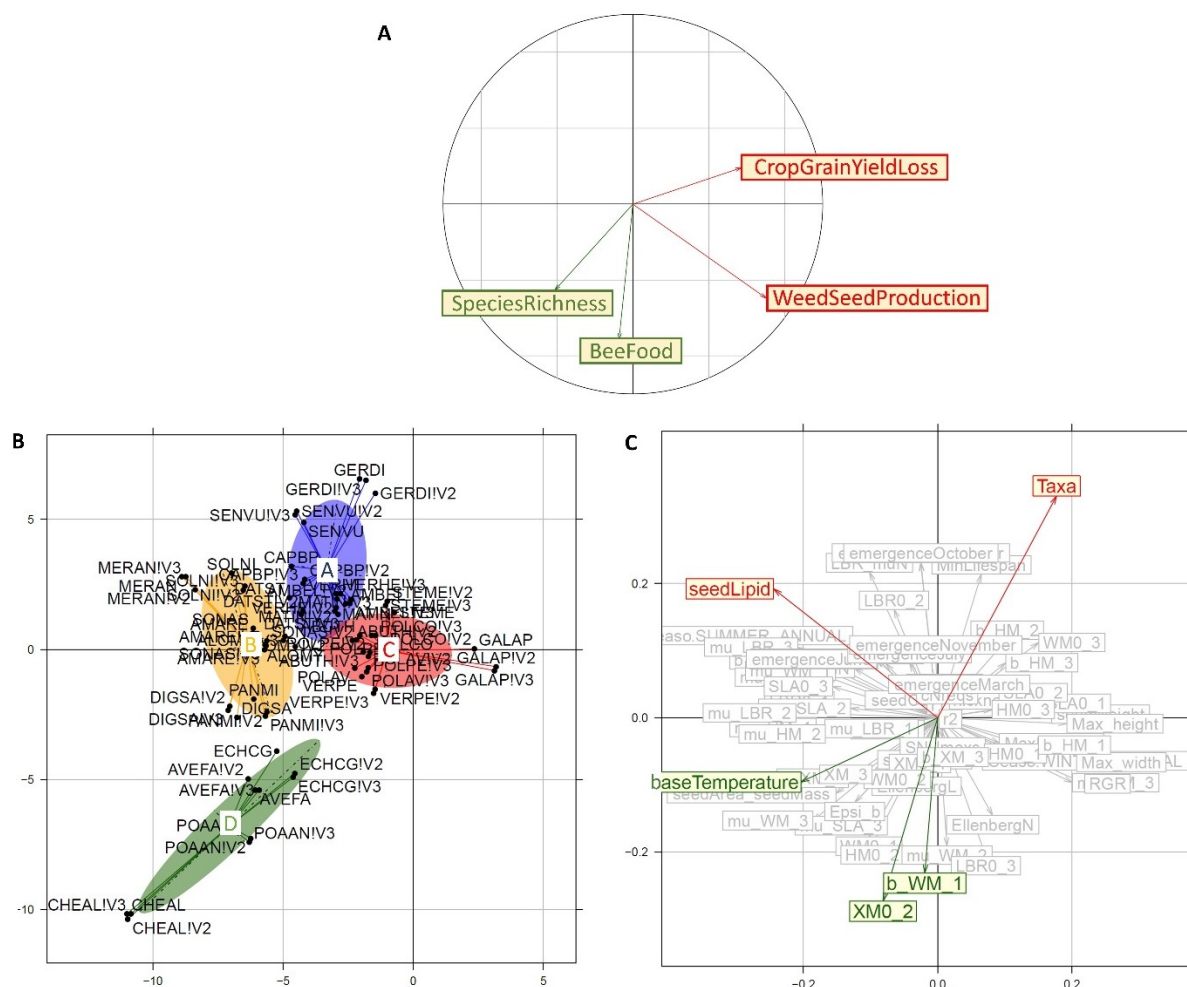


Figure 21: Weed species (in EPPO codes) and species parameters that explain weed harmfulness and biodiversity, irrespective of cropping system. Synthetic representation of the RLQ results with weed harmfulness and biodiversity indicators averaged over 10 years (matrix R), weed plant density averaged over 10 years (matrix L) in simulated fields and parameters characterizing weed species (matrix Q). (A) Weed harmfulness and biodiversity with correlation circle, (B) Weed species, clustered into groups, following a Ward ascendant hierarchy classification; species that had the highest densities in the simulations are far from the center, (C) species parameters, with those positively (in green) or negatively (in red) correlated to indicators; parameters in gray are not significantly correlated to weed harmfulness based on fourth-corner analysis. For the meaning of species parameters, see Table 25 and Table S9.

5. Discussion

5.1. A model-based approach to study the effects of nitrogen related factors on weeds

The present study developed a novel approach by using a mechanistic model simulating weed dynamics to determine the effects of fertilization techniques (input rate and date, crop residue management), initial soil organic nitrogen and maize traits related to nitrogen nutrition that influenced the most crop productivity and weed-impact and how.

Until now, the effect of nitrogen management on weeds was mainly studied under real field conditions (see introduction), making it difficult to discriminate the effects of floristic context,

pedoclimate and cropping system from the effects of nitrogen management. Here, FLORSYS was used as a virtual field to study weed dynamics in the long term under numerous combinations of nitrogen-related factors. This is, to our knowledge, the first simulation study attempting to disentangle the effect of each nitrogen-related factor on the impacts of weed dynamics. Weed dynamics was studied through indicators of crop productivity and weed-impact (which synthesize information regarding weed harmfulness and benefits) that are difficult to measure in the field on a long-time scale (Colbach *et al.*, 2020a). Moreover, it allowed us to identify weed and crop traits that drove weed-impact indicators.

5.2. Are our results consistent with field observations?

We showed that decreasing nitrogen rate disfavoured more crop growth than weed growth. This conclusion was concordant with several studies (Tollenaar *et al.*, 1997; Evans *et al.*, 2003a; Evans *et al.*, 2003b; Abouziene *et al.*, 2007) even though rare studies saw no effect of fertilization rate on weed flora (density and species composition) (Swanton *et al.*, 1999). In the latter study, the cropping systems (in maize monoculture) had a different weed management resulting in low weed pressure, which may have limited crop-weed competition. The possible more intensive crop-weed competition in our study might explain why there was an effect of a decrease of nitrogen rate on weed harmfulness and benefits. This is consistent with our simulations with the less competitive variety V2, in which a decrease of nitrogen rate were less visible on weed harmfulness and benefits.

The reduction of species richness with decreasing nitrogen input rate and initial soil organic nitrogen that we observed here disagrees with long-term field observations in sunflower (Fried *et al.*, 2009). However, the latter study compared species richness of surveys from 1970 and 2000 whereas our simulations set off with a weed seed bank based on recent observations (from 2002 to 2010, Colbach *et al.* (2016)) and thus already adapted to high nitrogen inputs. The different nature of crops and other changes in cropping practices over the 30 years in Fried *et al.*'s study is also an explanation for the discrepancies between our study and field observations.

In our study, late fertilization improved crop productivity and reduced weed harmfulness, particularly with a lower initial soil organic nitrogen. This result was in agreement with several studies (Liebman and Davis, 2000; Bàrberi, 2002). In situations with an established weed flora at crop sowing (as in our simulations), a late fertilization, especially with low initial soil organic nitrogen, might result in nitrogen stress for weeds while crop might not be affected. Indeed, some crop species, such as wheat, tolerate periods of nitrogen shortage without effect on their yield (Jeuffroy and Bouchard, 1999; Ravier *et al.*, 2017).

Our study showed that productive and competitive maize plants were characterised by low nitrogen demand per unit leaf biomass (cN_{req_s}), high root nitrogen uptake efficiency (SNU_{max_s}) and stable specific leaf area in response to nitrogen stress ($SLA_{\mu N_s}$). Those traits were those of the virtual variety V3 that was the most competitive and productive. Indeed, a low nitrogen demand per unit leaf biomass as well as a high root nitrogen uptake efficiency allow fulfilling plants need more easily, increasing plant competitive advantage (Ditomaso, 1995; Singh *et al.*, 2017). We showed an interaction between competition for light and nitrogen. Indeed, maintaining leaf area per unit of leaf biomass in response to nitrogen stress allow keeping a high photosynthetic and shading ability per unit biomass (Figure 22) (Colbach *et al.*, 2019c). Increasing proportion of leaf biomass (vs stem biomass) in response to nitrogen stress allows to shade neighbouring plants, reducing weed harmfulness (Figure 22) (Colbach *et al.*, 2019c).

Weed traits that drove weed benefits and harmfulness, regardless of cropping system and weather, were related to emergence and growth season as well as light competition. No traits related to nitrogen were influential. This finding suggest that carbon nutrition played a greater role than nitrogen nutrition in driving competition in our work, in accordance with other studies (Wilson and Tilman, 1993; Perry *et al.*, 2003). Yet, it is possible that traits related to nitrogen nutrition interact with other traits such as those related to light competition, as nitrogen and light competition interact as demonstrated above (Figure 22).

Our study showed that it is difficult to use nitrogen-related factors to improve weed benefits (species richness and bee food offer) in maize monoculture. It was particularly true for bee food offer which varied little or not at all with nitrogen-related factors and maize traits. It is known that monocultures have low floral diversity, reducing favorable habitat and food conditions for pollinators (Nicholls and Altieri, 2012).

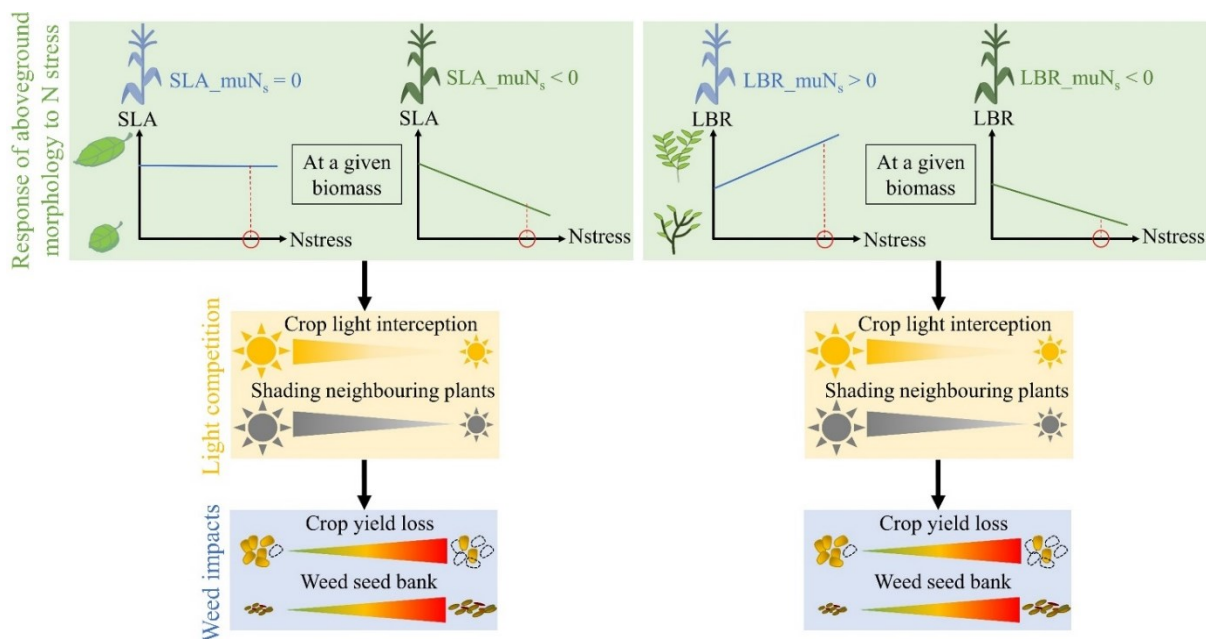


Figure 22: Schematic representation of the effect of nitrogen (N) stress on crop aboveground morphology of two maize varieties (blue and green, which differs only for this trait value) and how it affects maize competitive ability for light then weed harmfulness. SLA_muN_s refers to the response of specific leaf area to nitrogen stress and LBR_muN_s refers to the response of leaf biomass ratio to nitrogen stress.

5.3. Can nitrogen fertilization and maize traits contribute to weed management?

These results suggest that choosing crop varieties regarding their nitrogen nutrition traits and modulating nitrogen input date help driving crop-weed interactions in the field, and it is essential to take into account the cropping system. Despite being limited to a single case study focusing on maize monoculture in Aquitaine, the present results can contribute to practical application in terms of weed management. They showed, for instance, that in order to maintain crop production, reduce weed harmfulness and maintain weed species richness, nitrogen rate should not be reduced but be applied one month after sowing. The genericity of the model and the number of species parameterized allow testing other cropping systems and pedoclimates to provide guidelines for using nitrogen fertilization and crop traits to promote weed control in each context.

But even for maize monoculture, some other options could be explored. For instance, nitrogen fertilizer is usually applied in two applications in real field conditions (Arvalis-infos, 2017). As an early input increased weed harmfulness in our simulations, it is possible that an additional input date at sowing have a similar effect. Also, in our simulations, higher initial soil organic nitrogen increased future weed harmfulness, confirming the latter hypotheses. Also, site-specific nitrogen application at the roots of crop plants rather than a homogeneous broadcast over the whole the field would be interesting for a crop sown with such large interrows (Rasmussen, 2002; Blackshaw *et al.*, 2003). Indeed, such a strategy was shown to be very efficient to reduce weed growth while maintaining yields in various crops, pedoclimates and floristic contexts (Everaarts, 1992; Ditomaso, 1995; Kirkland and Beckie, 1998; Blackshaw *et al.*, 2002; Blackshaw *et al.*, 2004; Blackshaw, 2005). Introducing this effect in FLORSYS would be possible. However, nitrogen diffuses laterally in the soil (Olatuyi *et al.*, 2012) affecting plant growth in a wider area than the input localization (Xi *et al.*, 2014). Experiments are needed to quantify this phenomenon and its interaction with nitrogen form.

Indeed, it is possible to provide nitrogen under different forms, either mineral or organic. They imply diverse spatio-temporal dynamics of nitrogen available to the plants. Also, some species are specialized while others can easily take up different forms of nitrogen (nitrate, ammonium, organic) (Moreau *et al.*, 2019). There were evidence that form of fertilizer have an effect on weed growth and the outcome of crop-weed competition in response to nitrogen form varied among studies (Bàrberi, 2002; Jiang *et al.*, 2014; McCloskey *et al.*, 1996; Stevenson *et al.*, 1998; Blackshaw, 2005). Following the same approach as the present study, the effect of the form of fertilizer on weed dynamics could be investigated with FLORSYS.

Our study also provided guidelines to breed more productive and competitive maize variety. The simulated range of variation of traits used here was based on highly different species (crop and weed species, monocots and dicots, different ecological habitat requirements) and is probably outside maize trait intraspecific variability. In that case, choosing maize variety regarding nitrogen-related trait values might not be such an important lever for weed management. Experiments measuring the variability of nitrogen-related traits in different maize varieties are needed.

6. Conclusions

By using a mechanistic model simulating weed dynamics, we were able to discriminate the effects of nitrogen fertilization and crop and weed traits on the outcome of crop-weed competition from cropping system and pedoclimate. We identified how modulating nitrogen fertilization techniques affects yield, weed harmfulness and benefits as well as which crop traits related to nitrogen increase crop competitive ability against weeds. Applying the present approach to other production contexts could provide guidelines for farmers and for varietal breeding to help identifying how to modify nitrogen fertilization and which key traits to target to promote weed control.

Acknowledgements

This project was supported by INRAE, the European Union's Horizon 2020 Research and innovation programme under grant agreement N 727217 (ReMIX project), the Casdar RAID project funded by the French Ministry in charge of Agriculture and Food (Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, avec la contribution financière du compte d'affectation

spéciale ‘Développement agricole et rural’). Laurene Perthame benefited from a PhD studentship funded by the French Ministry of Research.

Conclusion du Volet 2

Ce volet a permis :

- De classer, pour la première fois, les variables liées à la fertilisation azotée et aux traits liés à la nutrition azotée de la culture en fonction de leur influence sur les impacts de la dynamique des adventices sur la culture, dans un cas d'étude (monoculture de maïs en Aquitaine). En effet, l'originalité de cette étude est qu'elle discrimine les effets de l'azote d'autres variables (système de culture, pédoclimat, espèces adventices présentes). Ainsi, la dose d'azote avait le plus d'impact parmi les techniques liées à la fertilisation azotée testées. Trois traits influençaient le plus les sorties du modèle : les besoins en azote de la culture par unité de biomasse foliaire, l'efficacité des racines à prélever l'azote et la réponse de la surface foliaire par unité de biomasse foliaire au stress azoté.
- D'apporter des résultats originaux sur la manière de modifier les techniques de fertilisation azotée et de choisir des variétés cultivées en fonction de leurs traits liés à la nutrition azotée, dans une optique de régulation des adventices dans un cas d'étude (monoculture de maïs en Aquitaine). Ainsi, une réduction de la dose d'azote défavorisait davantage la croissance de la culture que celle des adventices. Les traits de la plante cultivée qui la rendaient compétitive vis-à-vis des adventices étaient une forte efficacité des racines à prélever l'azote, de faibles besoins en azote par unité de biomasse foliaire et un maintien de la surface foliaire spécifique en réponse au stress azoté.

Cependant, ces analyses n'ont pas permis d'identifier les valeurs optimales de techniques de fertilisation azotée et de traits liés à la nutrition azotée de la culture pour permettre de répondre à une série de contraintes et d'objectifs. Dans le volet suivant, nous cherchons à identifier ces combinaisons de valeurs optimales pour maximiser la production agricole et les bénéfices liés aux adventices, ainsi que pour minimiser les nuisibilités des adventices.

A detailed botanical line drawing of a plant. The upper portion shows several thin, upright stems with clusters of small, dark, four-petaled flowers. The lower portion shows a larger stem with several large, deeply lobed leaves. The entire illustration is rendered in black lines on a white background.

Volet 3. Optimiser les valeurs de
techniques de fertilisation azotée et de
paramètres liés à la nutrition azotée de la
culture

Chapitre 6. Quelles valeurs optimales de techniques de fertilisation azotée et de traits liés à la nutrition azotée de la culture pour réguler les adventices par compétition pour l'azote ? Une étude de simulations.

1. Objectifs et démarches

Les analyses de sensibilité du Volet 2 ont identifié les techniques de fertilisation azotée et les traits liés à la nutrition azotée qui ont le plus d'influence sur la production et les dys/services liés aux adventices, avec comme cas d'étude le rendement potentiel, la nuisibilité et les bénéfices liés aux adventices, en monoculture de maïs en Aquitaine. Cependant, ces analyses n'identifient pas la ou les modalité(s) de fertilisation azotée et valeur(s) de traits de plante optimales permettant de minimiser la nuisibilité des adventices en maximisant leurs bénéfices et la productivité des cultures. Les algorithmes d'optimisation permettent de rechercher ces combinaisons de valeurs optimales parmi une gamme admissible de valeurs d'entrée (paramètres et/ou variables) pour atteindre un objectif (maximiser ou minimiser une ou plusieurs variables de sortie) (Blanco, 2020). Avec une progression pas à pas, les algorithmes d'optimisation itératifs parviennent à faire converger les combinaisons (de paramètres ou de variables) vers l'objectif fixé. A chaque itération, des combinaisons sont simulées avec un modèle (dans notre cas, FLORSYS) et le résultat des simulations est comparé à l'objectif.

Dans ce chapitre, l'optimisation est centrée, en entrée, sur les variables de fertilisation azotée et les traits (ou paramètres) liés à la nutrition azotée qui peuvent être modulés par les agriculteurs (via les modalités d'apport d'azote et le choix des variétés) et qui ont le plus d'influence sur les indicateurs de production et d'impact des adventices (voir Volet 2). L'analyse de sensibilité du Volet 2 a identifié que la dose d'apport azoté était le facteur qui avait le plus d'influence sur le rendement et les indicateurs d'impact des adventices. La date d'apport azoté était le second facteur qui influençait le plus le rendement potentiel du maïs. Les traits du maïs majeurs identifiés par l'analyse de sensibilité du Volet 2 étaient la réponse de la surface foliaire spécifique au stress azoté (SLA_{muNs}), la quantité d'azote aérienne optimale par unité de biomasse foliaire (cNreq_s) et la capacité de prélèvement d'azote par les racines (SNUmax_s). En sortie, nous nous intéressons aux indicateurs de production agricole, de nuisibilité et de bénéfices liés aux adventices.

Les **objectifs** de ce chapitre sont **d'identifier des combinaisons optimales (1) de modalités de fertilisation azotée** (dose, date de l'apport d'azote) et **(2) de valeurs de trois traits variétaux liés à la nutrition azotée pour minimiser la nuisibilité des adventices et maximiser la production agricole et les bénéfices apportés par les adventices** (Figure 23).

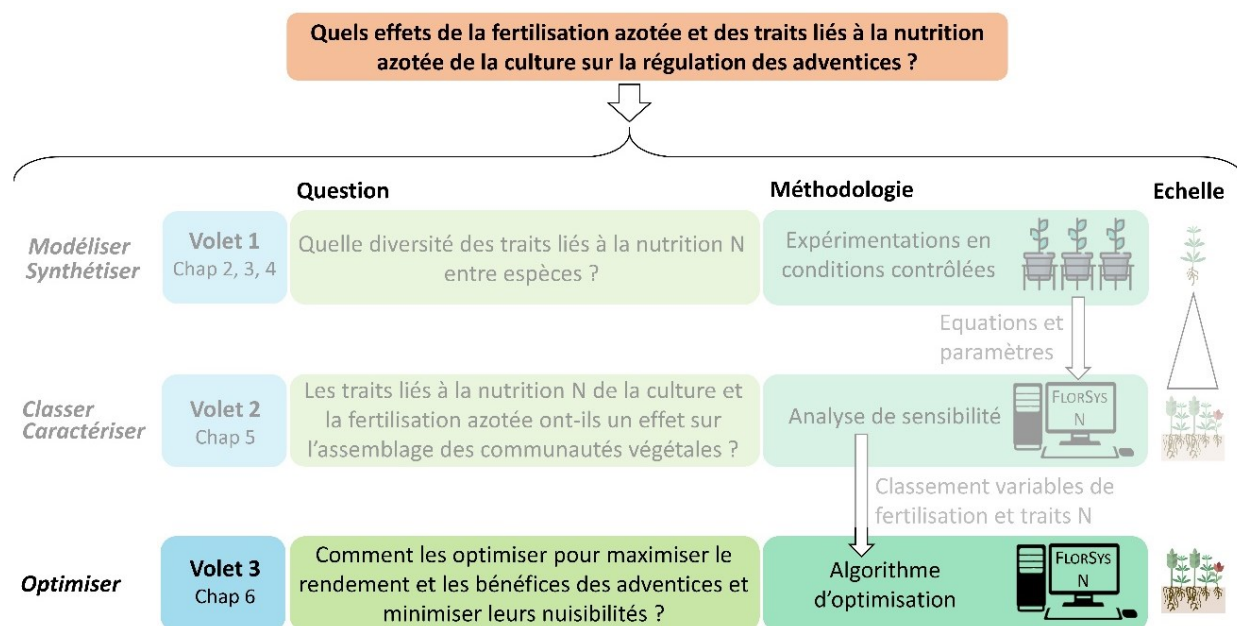


Figure 23 : Positionnement du Volet 3 parmi les trois volets de la thèse qui permettent d'atteindre l'objectif final de la thèse (en orange) avec une approche modélisation. La modélisation répond à plusieurs objectifs (en italique). Dans ce volet, l'objectif est d'optimiser des modalités de fertilisation azotée et des traits liés à la nutrition azotée de la culture pour maximiser la production agricole et la biodiversité apportée par les adventices et minimiser la nuisibilité des adventices.

2. Matériel et méthodes

2.1. Principe

Pour identifier les combinaisons optimales de variables de fertilisation et de paramètres de cultures, nous avons utilisé le même cas d'étude que dans le Volet 2 (monoculture de maïs en Aquitaine, sud-ouest de la France), et nous avons combiné des expérimentations virtuelles avec FLORSYS à des algorithmes d'optimisation.

Pour ce travail, nous avons choisi d'utiliser un algorithme d'optimisation métaheuristique car il permet de prendre en compte la complexité et la variabilité du modèle FLORSYS, qui inclut de la stochasticité (Maillot *et al.*, 2019). Parmi ces algorithmes, certains fonctionnent par itérations, en tirant des combinaisons de variables/paramètres d'entrée qui convergent vers une valeur optimale (maximale ou minimale) de la ou les variables de sortie. A chaque itération, les fichiers d'entrée de FLORSYS sont modifiés avec les nouvelles combinaisons de variables/paramètres d'entrée et les simulations sont effectuées. Les valeurs de sortie sont comparées à l'objectif (par exemple maximiser un indicateur). En fonction de ces valeurs, l'algorithme tire de nouvelles combinaisons qui convergent progressivement vers la combinaison de valeurs optimales (Figure 24).

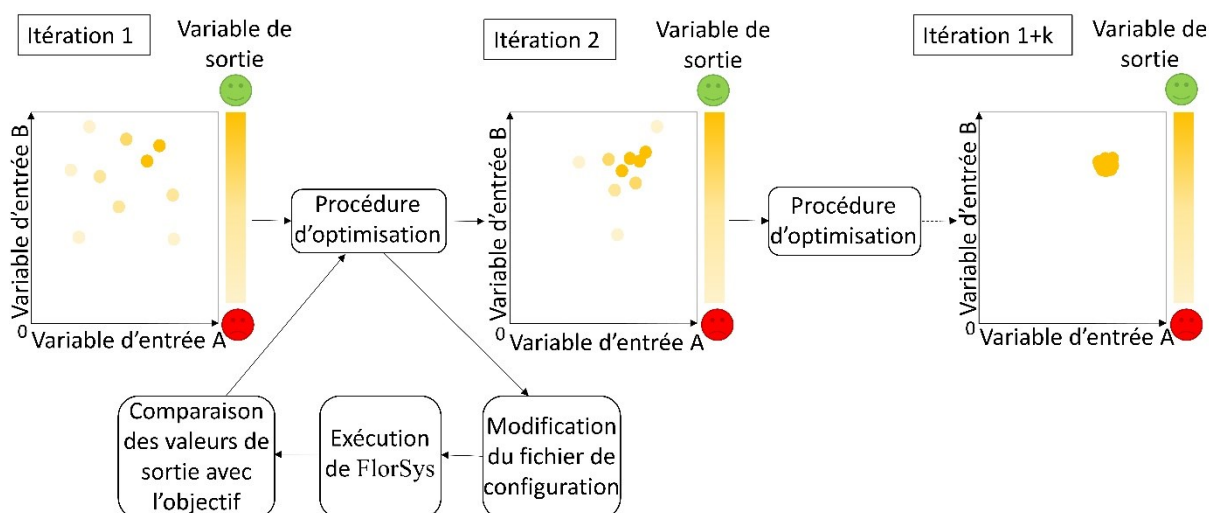


Figure 24 : Schéma des étapes de la procédure itérative d'optimisation qui consiste en des allers-retours entre FLORSYS et l'algorithme d'optimisation. Les valeurs des variables d'entrée A et B (dans le fichier de configuration) sont tirées au hasard parmi une gamme de valeurs admissibles (définies par l'utilisateur) et convergent vers la combinaison optimale (atteinte au bout de la k-ième itération) pour atteindre l'objectif fixé pour la variable de sortie.

Lorsque plusieurs variables de sortie sont optimisées simultanément, il n'est pas toujours possible d'obtenir une solution optimale unique. Cela est notamment le cas lors de l'optimisation de variables de sortie antagonistes (par exemple, le rendement et l'offre trophique pour les abeilles dans notre cas d'étude Figure 19, Volet 2). Dans ce cas, l'algorithme produit un ensemble de combinaisons de variables/paramètres d'entrée optimaux qui constituent le front de Pareto (Craven, 1986). Chacune des combinaisons de variables d'entrée du front de Pareto améliore la valeur de l'une ou l'autre des variables de sortie et aucune autre solution ne leur est supérieure en considérant tous les objectifs fixés (Figure 25). Parmi les combinaisons optimales, aucune n'est dominée par une autre : seule la décision humaine peut les discriminer.

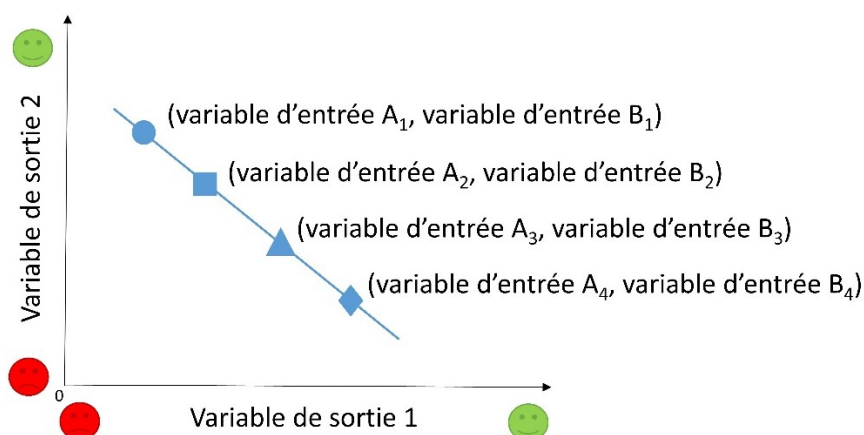


Figure 25 : Exemple d'un front de Pareto des solutions optimales qui maximisent les variables de sortie 1 et 2. Chaque point correspond à une combinaison de valeurs des variables d'entrée A et B.

Afin de garantir la convergence des solutions dans un laps de temps raisonnable (10 à 15 jours de simulation), cette étude a été divisée en deux étapes :

- **Etape 1 : Optimisation sur la dose et la date d'apport azoté.** Ces deux facteurs étaient les plus influents parmi les techniques de fertilisation azotée dans l'analyse de sensibilité du Volet 2. Pour cette première étape, les paramètres du maïs étaient fixes pour correspondre à la variété V1 du Volet 2 (variété avec des valeurs moyennes pour les paramètres liés à la nutrition azotée).
- **Etape 2 : Optimisation sur les paramètres liés à la nutrition azotée de la culture** (réponse de la surface foliaire spécifique au stress azoté (SLA_muN_s), quantité d'azote aérienne optimale par unité de biomasse foliaire ($cNreq_s$) et capacité de prélèvement d'azote par les racines ($SNUmax_s$)). Ces trois paramètres étaient les plus influents dans l'analyse de sensibilité du Volet 2. Pour cette seconde étape, l'itinéraire technique était fixe (dose et date de fertilisation azotée standards par rapport à la moyenne nationale) (Table S10 Annexe 3 section B).

A chaque étape, les variables/paramètres d'entrée prennent leur valeur dans une gamme prédéfinie et l'objectif est de minimiser la nuisibilité des adventices, maximiser la production et les bénéfices apportés par les adventices.

2.2. Etape 1. Optimisation sur la date et la dose de l'apport d'azote

Le même cas d'étude de monoculture de maïs en Aquitaine que dans le Volet 2 a été simulé avec FLORSYS. A l'exception de la date et de la dose d'apport d'azote, toutes les techniques culturales (y compris le choix de la variété) étaient fixes. Le maïs était semé le 15 mai et récolté le 14 octobre (voir itinéraire technique détaillé en Table S10 Annexe 3 section B). Plusieurs opérations de travail du sol (y compris un labour) ont été effectuées avant le semis. Les canes de maïs précédents étaient enfouies. Des herbicides étaient appliqués le lendemain du semis et le maïs était irrigué. La fertilisation azotée était minérale (ammonitrate) et appliquée en une seule fois. Il n'y avait pas de couvert d'interculture en hiver. Un sol typique d'Aquitaine basé sur des mesures de terrain a été utilisé avec une concentration initiale en azote organique de $48.9 \text{ kgN}_{org} \cdot \text{ha}^{-1}$. La variété de maïs semée correspondait à la variété V1 qui a des valeurs moyennes de paramètres liés à la nutrition azotée (Table S13 en Annexe 4).

Pour identifier les combinaisons optimales, la dose et la date d'apport azoté pouvaient être comprises dans une gamme allant de 0 à 400 kgN·ha⁻¹ et du lendemain du semis à 33 jours après le semis. Cette période est cruciale pour l'absorption de l'azote par le maïs. L'absorption diminue fortement ensuite et le gabarit des plantes empêche l'accès à la parcelle (Arvalis-infos, 2017). La gamme de dose d'azote a été choisie afin d'encadrer largement la valeur moyenne appliquée en maïs grain (220 kgN·ha⁻¹ d'après la moyenne nationale sur maïs grain en 2011) (Agreste, 2013).

Chaque combinaison de variables d'entrée (dose, date) était simulée sur 10 années consécutives et répétée 5 fois avec 5 séries météorologiques choisies aléatoirement parmi plusieurs séries climatiques enregistrées en Aquitaine (INRAE Climatik platform). Deux séries de simulations ont été effectuées pour chaque combinaison de variables d'entrée. La première série était initialisée avec un stock semencier typique d'Aquitaine, composé de 25 espèces adventices annuelles. La seconde série de simulations a été réalisée sans adventices pour prédire le rendement potentiel et ainsi calculer la perte de rendement due aux adventices (différence relative de rendement entre les deux séries).

2.3. Etape 2. Optimisation sur les paramètres de culture

Le même système de monoculture de maïs en Aquitaine qu'à l'étape 1 (section 2.2 de ce chapitre) a été simulé avec FLORSYS pour un second lot de simulations. Dans ce lot de simulations, toutes les techniques culturales étaient fixes : la fertilisation azotée minérale était appliquée en une seule fois le 15 juin (30 jours après le semis) à une dose de 220 kgN·ha⁻¹ d'après la moyenne nationale sur maïs grain en 2011 (Agreste, 2013).

Pour identifier les combinaisons optimales, les valeurs des trois paramètres liés à la nutrition azotée du maïs pouvaient être comprises dans les gammes indiquées dans la Table 31, définies par les mesures effectuées sur plusieurs espèces cultivées et adventices. Les valeurs des autres paramètres (liés à la nutrition azotée et liés à d'autres processus : phénologie, germination, levée, compétition pour la lumière...) étaient fixes et correspondaient à celles de la variété V1 du maïs.

Afin de respecter les corrélations entre les paramètres, les valeurs de deux d'entre eux (réponse de la surface foliaire spécifique au stress azoté, SLA_muN_s, sans dimension, et quantité d'azote aérienne optimale par unité de biomasse foliaire, cNreq_s en g·g⁻¹) étaient tirées aléatoirement tandis que la valeur du dernier paramètre (capacité de prélèvement d'azote par les racines, SNUmax_s en g·g⁻¹·jour⁻¹) était estimée à partir des deux autres valeurs, en respectant la gamme de valeurs possibles, selon l'équation [1]. Cette équation a été établie avec la fonction lm de R (RCoreTeam, 2019) à partir des valeurs mesurées et par défaut de 63 espèces adventices et cultivées (Chapitre 4, section 3).

$$[1] \quad SNUmax_s = 0.0275 - 0.266 \cdot cNreq_s - 0.0726 \cdot SLA_muN_s - 0.0677 \cdot SLA_muN_s^2$$

$$R^2 = 0.392$$

$$RMSE = 0.005 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{jour}^{-1}$$

Table 31 : Les trois paramètres liés à la nutrition azotée du maïs influençant le plus sa productivité et les indicateurs d'impacts des adventices (identifiés par analyse de sensibilité au Volet 2). Les gammes de variation correspondent aux gammes de valeurs mesurées expérimentalement sur une gamme d'espèces adventices et cultivées paramétrées pour la nutrition azotée (Perthame *et al.*, 2020; Moreau *et al.*, in revision; Perthame *et al.*, in preparation).

Nom du paramètre	Signification du paramètre	Unité	Gamme de variation	Nombre d'espèces sur lesquelles la plage de variation a été définie
cNreq _s	Quantité d'azote aérienne optimale par unité de biomasse foliaire	$g_{\text{azote aérien}} \cdot g_{\text{biomasse foliaire}}^{-1}$	[0.03, 0.11]	5 cultures 4 adventices
SNUmax _s	Capacité de prélèvement d'azote par les racines	$g_{\text{azote du sol}} \cdot g_{\text{biomasse racinaire}}^{-1} \cdot \text{jour}^{-1}$	[0.001, 0.09]	5 cultures 5 adventices
SLA_muN _s	Réponse de la surface foliaire spécifique (SLA) au stress azoté (si <0: SLA diminue avec le stress azoté)	Sans dimension	[-1.54, 0]	4 cultures 4 adventices

De la même façon que pour l'étape 1 (section 2.2 de ce chapitre), chaque combinaison de paramètres d'entrée (paramètres liés à la nutrition azotée) était simulée sur 10 années consécutives et répétée 5 fois avec 5 séries météorologiques. Deux séries de simulations ont été effectuées pour chaque combinaison de paramètres d'entrée : l'une initialisée avec le même stock semencier typique d'Aquitaine qu'à l'étape 1, l'autre sans adventices pour calculer la perte de rendement due aux adventices.

2.4. Algorithme d'optimisation itératif des lucioles

2.4.4. Principe

L'algorithme choisi pour la procédure d'optimisation est l'algorithme des lucioles car il est plus performant que la plupart des algorithmes d'optimisation classiquement utilisés, tels que l'optimisation par essaims particulaires ou les algorithmes génétiques (Yang, 2009; Yang and He, 2013). Il s'inspire du comportement des lucioles qui utilisent la bioluminescence pour se signaler aux autres.

A chaque itération, l'algorithme tire aléatoirement des combinaisons de valeurs de variable/paramètres d'entrée (lucioles) dans la gamme admissible. L'intensité lumineuse de chaque luciole est liée à la valeur de la variable de sortie. Par exemple, si l'on cherche à maximiser le rendement potentiel (rendement sans adventice), l'intensité lumineuse correspond à la valeur du rendement potentiel. L'intensité lumineuse d'une luciole traduit sa capacité à attirer les autres lucioles. Plus le rendement potentiel est important, plus la luciole attire ses congénères. Dans le cas où l'on considère plusieurs variables de sortie, plus la luciole est proche du front de Pareto, plus son intensité lumineuse est forte et attire ses congénères. L'attractivité est proportionnelle à la luminosité perçue par une luciole, qui dépend de la distance. Un mouvement aléatoire est ajouté à chaque déplacement des lucioles pour éviter la convergence vers des optimums locaux.

L'algorithme des lucioles permet une convergence plus rapide vers l'optimal (donc un coût de calcul plus faible), avec un taux de réussite plus élevé que les autres algorithmes. Cela s'explique par le fait que la population de lucioles peut se subdiviser automatiquement en plusieurs groupes car l'attractivité d'une luciole dépend de la distance. Chaque sous-groupe peut fourmiller autour d'optima locaux avant de trouver l'optimum global, garantissant un meilleur taux de réussite. La subdivision permet aux lucioles (si elles sont assez nombreuses), de trouver tous les optima locaux simultanément, accélérant le processus d'optimisation par rapport à d'autres algorithmes (Yang and He, 2013).

2.4.5. Application au champ virtuel FLORSYS

Différents profils contrastés d'agriculteurs ont été identifiés dans une précédente étude en fonction des performances attendues par rapport à la gestion des adventices (Colas *et al.*, 2020). Nous en avons sélectionné deux :

- Le profil « productiviste » cherche à maximiser la productivité et minimiser la nuisibilité des adventices.
- Le profil « agroécologie » inclut en plus la maximisation des bénéfices apportés par les adventices.

Pour définir les attentes de ces deux profils, les indicateurs de FLORSYS suivants ont été choisis (voir Volet 2 section 3.1.3 pour les explications des indicateurs):

- le rendement potentiel (rendement dans les simulations sans adventice) pour illustrer la productivité. D'après les résultats des analyses de sensibilité, le rendement potentiel était l'indicateur le plus sensible à la dose et la date d'apport azoté. A noter qu'il est exprimé en relatif par rapport à la meilleure valeur obtenue au cours de la dernière itération du fait que FLORSYS permet de bien classer les simulations entre elles mais pas nécessairement d'obtenir des valeurs absolues réalistes (Colbach *et al.*, 2016).
- la perte de rendement due aux adventices pour illustrer la nuisibilité des adventices (différence relative entre le rendement avec et sans adventice). Il s'agit d'un bon indicateur de la nuisibilité des adventices, difficilement mesurable sur le terrain (Colbach *et al.*, 2020c; Colbach *et al.*, 2019c).
- l'offre trophique pour les abeilles pour illustrer les bénéfices apportés par les adventices. Elle était peu sensible aux variations de paramètres liés à la nutrition azotée du maïs et aux techniques de fertilisation azotée mais l'optimisation nous permet de tester si des combinaisons de paramètres expliquent davantage cet indicateur que des paramètres individuels.

Au total, quatre séries d'optimisation ont été réalisées correspondant aux deux étapes (optimisation sur la date et la dose d'apport azoté ou sur les paramètres liés à la nutrition azotée) et aux deux profils (« productiviste » et « agroécologie ») (Figure 26). Pour chaque série d'optimisation, nous avons choisi d'effectuer 30 itérations, en cohérence avec le temps de simulation et avec la stabilisation du front de Pareto au cours du processus itératif d'optimisation. Plus le nombre de lucioles et d'itérations de l'algorithme est élevé, plus le front de Pareto est complet et le nombre de simulations élevé. Le nombre de lucioles est choisi en fonction du nombre de variables/paramètres d'entrée et d'indicateurs de sortie pris en compte dans l'optimisation. Pour le profil « productiviste » des deux étapes, 100 lucioles étaient utilisées à chaque itération. Pour le profil « agroécologie », qui prenait en compte un indicateur

supplémentaire (donc une dimension supplémentaire dans le front de Pareto), 150 lucioles étaient tirées à l'étape 1 et 200 à l'étape 2. L'intensité lumineuse de chaque luciole correspondait à la moyenne de chaque indicateur sur les 10 années de simulation et les 5 répétitions météorologiques.

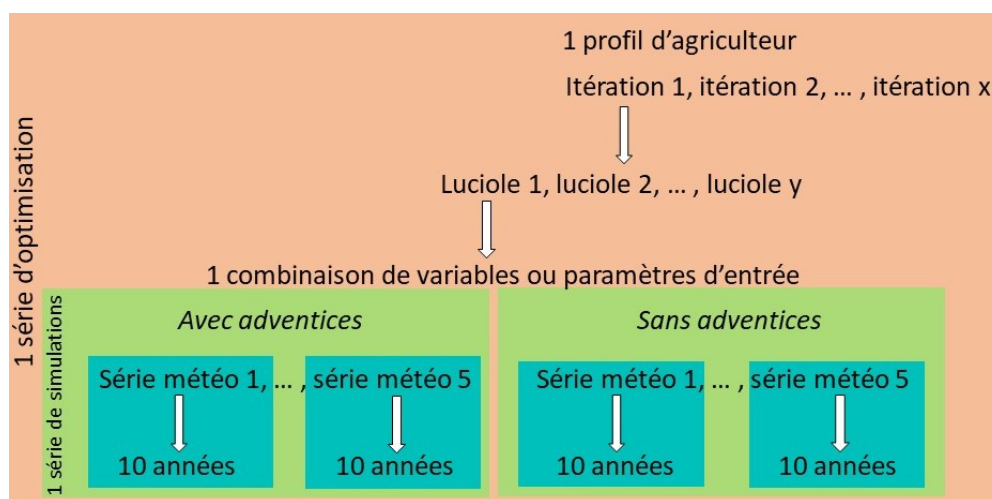


Figure 26 : Représentation schématique d'une série d'optimisation (en orange) pour un profil d'agriculteur dans laquelle sont effectuées x itérations. A chaque itération, y combinaisons de valeurs de variable/paramètres d'entrée sont tirées aléatoirement dans la gamme définie (= y lucioles). Pour chaque luciole (donc chaque combinaison de variables/paramètres d'entrée), deux séries de simulations (en vert) sont effectuées : avec ou sans adventices. Chaque combinaison de variables/paramètres d'entrée avec ou sans adventices est répétée 5 fois avec 5 séries météorologiques (en bleu) et simulée sur 10 années consécutives.

3. Résultats

3.1. Des doses d'azote élevées apportées précocement ou tardivement réduisent la perte de rendement due aux adventices

Pour le profil « productiviste », l'algorithme a identifié un front de Pareto composé de 24 combinaisons de dose et date de l'apport azoté qui maximisaient le rendement potentiel et minimisaient la perte de rendement due aux adventices (Figure 27, Table S14 en Annexe 4). Les combinaisons optimales atteignaient des valeurs de rendement potentiel qui variaient très peu entre elles (moins de 2% de variation par rapport au maximum). En revanche, la perte de rendement due aux adventices était beaucoup plus variable (25% de variation).

Ces combinaisons optimales ont été regroupées en quatre classes en fonction de la proximité des valeurs des indicateurs, de dose et de date de l'apport azoté (Table 32). Les classes C3 et C4 avaient la perte de rendement due aux adventices la plus forte. Elles étaient caractérisées par des doses d'azote moyennes ou élevées apportées en début de cycle. Les doses d'azote très élevées permettaient de réduire la perte de rendement due aux adventices. Ces apports élevés étaient réalisés soit précocement (classe C2) soit tardivement (classe C1) mais jamais à des dates intermédiaires. Des doses d'apport azoté inférieures à $179 \text{ kgN} \cdot \text{ha}^{-1}$ n'étaient jamais parmi les combinaisons optimales.

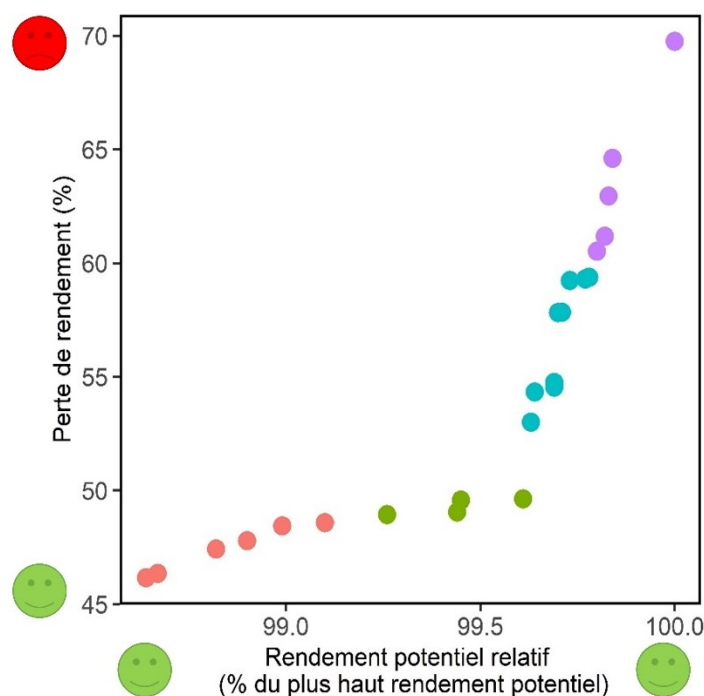


Figure 27 : Front de Pareto constitué des doses et dates d'apport azoté optimales pour le profil « productiviste ». Chaque point correspond à la moyenne, pour les deux indicateurs, sur les 5 répétitions climatiques et les 10 années de simulations pour une combinaison optimale de dose et date de l'apport azoté. Les combinaisons optimales atteignaient des valeurs de rendement potentiel qui variaient très peu entre elles et une perte de rendement beaucoup plus variable. Les combinaisons ont été regroupées en classes avec la classe C1 en rouge, la classe C2 en vert, la classe C3 en bleu et la classe C4 en violet.

Table 32 : Classes de combinaisons optimales de dose et date de l'apport azoté pour le profil « productiviste ». Les classes ont été formées en fonction des valeurs des indicateurs, de dose (élevée en rouge foncé, faible en rouge clair) et de date (précoce en rouge clair, tardif en rouge foncé) de l'apport azoté. Plus les valeurs d'indicateurs sont proches des objectifs, plus la case est vert foncé. Les points colorés font référence à ceux utilisés dans la Figure 27 pour distinguer les classes.

Classe	Perte de rendement (%)	Rendement potentiel (% du plus haut rendement)	Dose apport N (kgN·ha ⁻¹)	Date apport N (nombre de jours après le semis)
Gamme de variation	[-100, 100]	[0, 100]	[0, 400]	[1, 33]
● C1	[46, 49]	[98.64, 99.10]	[394, 400]	[23, 33]
● C2	[49, 50]	[99.26, 99.61]	[381, 400]	[1, 7]
● C3	[53, 59]	[99.63, 99.78]	[274, 362]	[4, 11]
● C4	[61, 70]	[99.80, 100]	[179, 249]	[7, 11]

3.2. Les variétés de maïs les plus performantes combinent faible demande en azote, forte capacité de prélèvement et stabilité du SLA en réponse au stress azoté

Pour le profil « productiviste », l'algorithme a identifié 15 combinaisons optimales de valeurs de paramètres (Figure 28). Les combinaisons optimales atteignaient des valeurs de rendement potentiel qui variaient très peu (1% de variation par rapport au maximum) et des valeurs de perte de rendement plus variables (12% de variation).

Ces combinaisons optimales ont été regroupées en trois classes en fonction de la proximité des valeurs des indicateurs et des paramètres (Table 33). Toutes les combinaisons optimales de valeurs de paramètres présentaient une faible quantité d'azote aérienne optimale par unité de biomasse foliaire (cNreq_s).

Pour la réponse de la surface foliaire spécifique au stress azoté (SLA_muN_s) et l'efficacité des racines à prélever l'azote (SNUmax_s), par opposition à la demande en azote (cNreq_s), il est possible d'atteindre des combinaisons optimales de rendement potentiel et de perte de rendement avec des gammes de valeurs plus larges. Malgré tout, en plus d'une faible demande en azote, maintenir une surface foliaire spécifique élevée en situation de stress azoté et avoir une bonne capacité racinaire à prélever l'azote est la combinaison la plus intéressante pour réduire la perte de rendement due aux adventices (classe C1 Figure 28 et Table 33).

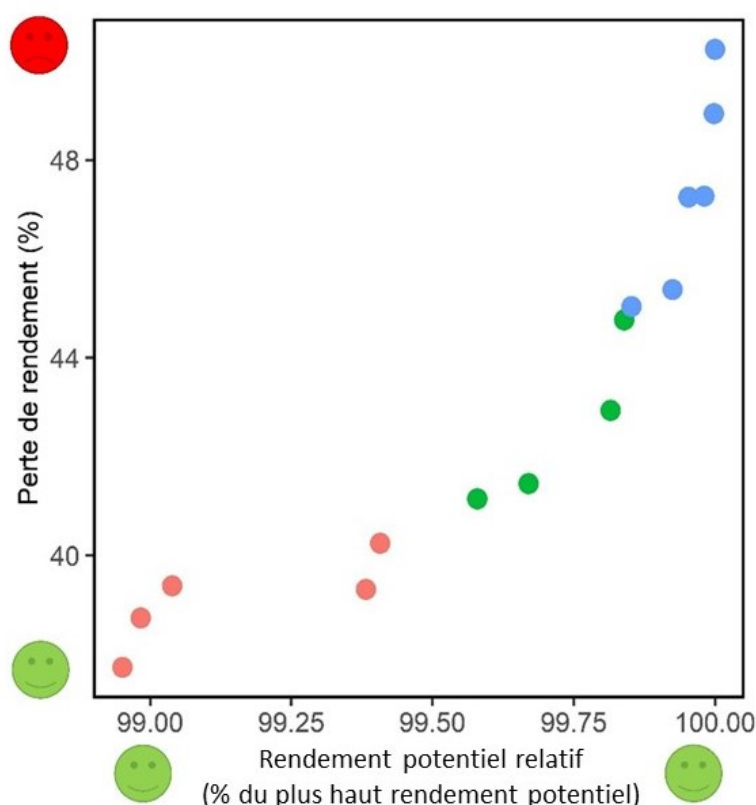


Figure 28 : Front de Pareto constitué des paramètres optimaux pour le profil « productiviste ». Chaque point correspond à la moyenne, pour les deux indicateurs, sur les 5 répétitions climatiques et les 10 années de simulations pour une combinaison optimale de paramètres. Les combinaisons optimales atteignaient des valeurs de rendement potentiel qui variaient très peu entre elles et une perte de rendement beaucoup plus variable. Les combinaisons ont été regroupées en classes avec la classe C1 en rouge, la classe C2 en vert et la classe C3 en bleu.

Table 33 : Classes de combinaisons optimales de paramètres pour le profil « productiviste ». Les classes ont été formées en fonction des valeurs des indicateurs et des valeurs de paramètres liés à la nutrition azotée (N) du maïs (élevée en rouge foncé, faible en rouge clair). Plus les valeurs d'indicateurs sont proches des objectifs, plus la case est vert foncé. Les points colorés font référence à ceux utilisés dans la Figure 28 pour distinguer les classes.

Classe	Perte de rendement (%)	Rendement potentiel (% du plus haut rendement)	Réponse du SLA au stress N SLA_muN _s (sans unité)	Demande en N du maïs cNreq _s (g·g ⁻¹)	Efficience à prélever N SNUMax _s (g·g ⁻¹ ·jour ⁻¹)
Gamme de variation	[-100, 100]	[0, 100]	[-1.54, 0]	[0.03, 0.11]	[0.001, 0.09]
● C1	[38, 40]	[98.95, 99.41]	[-0.47, -0.26]	0.03	[0.04, 0.07]
● C2	[41, 45]	[99.58, 99.84]	[-0.95, -0.61]	0.03	0.09
● C3	[45, 50]	[99.85, 100]	[-1.54, -1.01]	0.03	0.09

3.3. Toutes les combinaisons optimales favorisent peu l'offre trophique pour les abeilles

Pour le profil « agroécologie », l'algorithme a identifié 69 combinaisons optimales de dose et date d'apport azoté et 70 combinaisons optimales de paramètres. Pour l'optimisation sur les techniques de fertilisation azotée comme pour celle sur les paramètres liés à la nutrition azotée du maïs, les résultats pour la perte de rendement due aux adventices et le rendement potentiel étaient similaires à ceux du profil « productiviste » (Table S15 et Table S16 en Annexe 4).

Les combinaisons optimales atteignaient des valeurs d'offre trophique pour les abeilles qui variaient très peu et restaient basses (la valeur maximale atteinte était de 0,121 alors que cet indicateur à une valeur théorique maximale de 10). L'offre trophique pour les abeilles était donc faible et indépendante de la dose et de la date d'apport azoté (Table S15 en Annexe 4) ainsi que des paramètres liés à la nutrition azotée du maïs (Table S16 en Annexe 4).

4. Discussion

4.1. Nouveauté de la démarche

La nouveauté de cette approche consistait à utiliser un algorithme d'optimisation et le modèle FLORSYS pour déterminer (1) un programme de fertilisation azotée optimal en termes de dose et date d'apport et (2) des variétés virtuelles de maïs optimales pour favoriser la productivité, la compétitivité pour l'azote par rapport aux adventices et les bénéfices liés aux adventices. Cette étude a complété l'analyse de sensibilité du Volet 2, en identifiant des combinaisons de dose et de date d'apport azoté ou de valeurs de traits optimales pour la production et la gestion des adventices. Elle constitue une preuve de concept, en validant la faisabilité de cette méthode sur un cas d'étude pour concevoir un itinéraire technique ou orienter la sélection variétale sur les traits à sélectionner pour favoriser la régulation biologique des adventices.

Des algorithmes d'optimisation ont déjà été appliqués à des questions de gestion des adventices depuis plusieurs décennies, et concernaient principalement l'optimisation des programmes de désherbage chimique ou de la rotation (Blanco, 2020). En particulier, un algorithme d'optimisation génétique (Goldberg, 1989) a été utilisé en combinaison du modèle FLORSYS pour optimiser des rotations avec l'objectif de réconcilier production agricole et offre trophique

pour les abeilles (Colbach *et al.*, 2020a). Globalement, très peu d'études ont utilisé des algorithmes d'optimisation pour identifier comment favoriser la régulation biologique des adventices (Chalak-Haghighi *et al.*, 2008). De plus, les impacts environnementaux sont rarement pris en compte dans les précédentes études d'optimisation pour la gestion des adventices (Blanco, 2020). A notre connaissance, notre étude est la première à utiliser un algorithme d'optimisation pour optimiser des traits de plante et des techniques culturales avec l'objectif de favoriser la régulation biologique des adventices par compétition en prenant en compte les bénéfices apportés par celles-ci.

4.2. Les résultats sont-ils cohérents avec la littérature ?

La comparaison de ces résultats aux études précédentes a été difficile du fait de la nouveauté de l'approche adoptée. L'optimisation sur la dose et la date de l'apport azoté selon les profils d'agriculteurs (« productiviste » vs. « agroécologie ») a montré qu'augmenter la dose d'apport azoté réduisait la perte de rendement due aux adventices, tandis que le rendement potentiel (sans adventice) demeurait relativement stable, en adéquation avec les résultats de l'analyse de sensibilité du Volet 2. Ces résultats sont aussi en accord avec les observations d'une étude précédente (Abouziena *et al.*, 2007) où l'augmentation de la dose d'azote (de 300 à 375 kgN·ha⁻¹) favorisait davantage la croissance du maïs que celle des adventices et augmentait le rendement du maïs en présence d'adventices. Dans notre étude, les doses d'azote élevées réduisaient le plus la perte de rendement due aux adventices quand l'apport était effectué tardivement (entre 23 et 33 jours après le semis). Cette période correspond au moment où la demande en azote du maïs est maximale (Arvalis-infos, 2017). L'apport azoté était mieux valorisé par le maïs que par les adventices pendant cette période, favorisant la croissance de la culture par rapport à celle des adventices. La parcelle n'étant pas toujours indemne d'adventices à la levée de la culture (si le travail pré-semis ne nettoie pas suffisamment et/ou les adventices lèvent rapidement), un apport tardif pouvait engendrer une carence azotée chez les adventices en début de cycle ce qui défavorisait leur croissance par rapport à celle de la culture.

L'optimisation sur les paramètres selon les profils d'agriculteurs (« productiviste » ou « agroécologie ») a montré que les meilleures variétés de maïs avaient une faible demande en azote et une forte capacité de prélèvement de l'azote. Le maintien de la surface foliaire spécifique en réponse au stress azoté était préférable pour limiter la perte de rendement. Cela est cohérent avec les résultats de l'analyse de sensibilité du Volet 2, où la variété de maïs V3, qui présentait ces valeurs de paramètres, était la plus performante (pour la productivité et la gestion des adventices). En effet, en maintenant la surface de feuille par unité de biomasse foliaire, la surface d'interception de la lumière est maintenue, ce qui favorise la croissance de la culture et permet d'ombrer les plantes voisines. Les plantes qui présentent une faible demande en azote peuvent produire plus de biomasse, à une quantité d'azote aérienne donnée, que les autres et ainsi garantir un rendement plus élevé. De plus, les plantes qui avaient une forte capacité de prélèvement d'azote par les racines présentaient un avantage compétitif, en accord avec la littérature (Ditomaso, 1995; Singh *et al.*, 2017).

L'offre trophique pour les abeilles était toujours très faible et indépendante de la dose et de la date d'apport azoté ainsi que des paramètres étudiés. Cela est cohérent avec les résultats de l'analyse de sensibilité du Volet 2, où l'offre trophique pour les abeilles était indépendante des modalités de fertilisation azotée et de la variété de maïs. La monoculture de maïs n'est pas attractive pour les pollinisateurs, en comparaison à d'autres systèmes plus diversifiés. En effet, les monocultures ont tendance à avoir une flore peu diversifiée avec peu de nourriture disponible, proposant un habitat défavorable aux pollinisateurs (Nicholls and Altieri, 2012).

Dans les deux étapes d'optimisation (sur la dose et la date de l'apport azoté vs. sur les paramètres), il est intéressant de noter que ce sont les valeurs extrêmes qui étaient optimales, en particulier pour minimiser la perte de rendement. Pour la première étape, il s'agissait des très fortes doses d'azote apportées soit précocement soit tardivement, mais jamais aux dates intermédiaires. Pour la seconde étape, il s'agissait d'une quantité d'azote optimale par unité de biomasse foliaire minimale, d'une forte capacité de prélèvement par les racines et d'une faible plasticité de la surface foliaire spécifique au stress azoté. Il est possible, d'un point de vue algorithmique, que les « véritables » optimaux soient en dehors de la gamme définie pour les variables d'entrées. Cependant, ces gammes ont été définies par rapport à leur signification agronomique et éco(physio)logique.

4.3. Perspectives

Nos résultats ont montré que l'approche d'optimisation permet de déterminer les combinaisons optimales de techniques culturales et de traits de plante pour maximiser la production agricole et les bénéfices liés aux adventices en minimisant la nuisibilité des adventices. Cependant, nos résultats sont propres au cas d'étude de la monoculture de maïs en Aquitaine et ne sont pas applicables à d'autres contextes. Il faudra donc étudier d'autres régions et systèmes de culture pour obtenir des conclusions propres à chaque contexte.

De plus, les apports azotés en maïs sont généralement réalisés en deux fois, le premier apport au semis et le second un mois après le semis (Arvalis-infos, 2017). Par la suite, il faudrait prendre en compte ce fractionnement pour l'optimisation. Pour aller plus loin, il est envisageable d'optimiser le nombre d'apports d'azote à réaliser, leur dose et leur date pour maximiser le rendement potentiel et minimiser la perte de rendement due aux adventices. Cette question d'optimisation est d'autant plus intéressante que certaines cultures peuvent tolérer des périodes de carences azotées sans impact sur leur rendement (Jeuffroy and Bouchard, 1999; Ravier *et al.*, 2017). Ces périodes de carence azotée pourraient défavoriser les adventices, en particulier les plus nitrophiles qui sont généralement les plus problématiques dans les systèmes intensifs. Par ailleurs, il faudrait prendre en compte des variables de sortie environnementales en plus des indicateurs de production et de nuisibilité des adventices. Par exemple, les très fortes doses d'azote qui maximisent le rendement potentiel et minimisent la perte de rendement dans notre cas d'étude peuvent entraîner des risques de pollution par lixiviation des nitrates (Sutton *et al.*, 2011).

L'optimisation sur les traits du maïs peut orienter la sélection variétale pour identifier les traits importants et les valeurs à cibler afin de sélectionner des variétés qui sont productives en l'absence d'adventices et qui défavorisent la croissance des adventices. Cependant, dans cette étude, la gamme de valeurs de traits liés à la nutrition azotée était très large et définie à partir de valeurs obtenues sur des espèces très différentes (à la fois cultivées et adventices). La variabilité intraspécifique chez le maïs ne permet peut-être pas d'atteindre de telles valeurs, d'autant plus que les valeurs optimales étaient les valeurs extrêmes. Il serait intéressant d'étudier une gamme de génotypes contrastés de maïs pour déterminer la gamme de variation réelle des traits qui sont apparus les plus importants (quantité d'azote optimale par unité de biomasse foliaire, capacité de prélèvement par les racines et réponse de la surface foliaire spécifique au stress azoté). Par ailleurs, les autres traits du maïs (autres traits liés à la nutrition azotée, phénologie, germination, levée, compétition pour la lumière...) étaient maintenus constants pour l'optimisation. Or, ces traits peuvent être corrélés entre eux, ce qui n'a pas été pris en compte dans cette étude. De plus, la réponse de la surface foliaire spécifique au stress azoté faisait varier la perte de rendement due aux adventices, ce qui suggère une interaction forte entre compétition pour l'azote et pour la lumière (Ditomaso, 1995; Liebman and Davis,

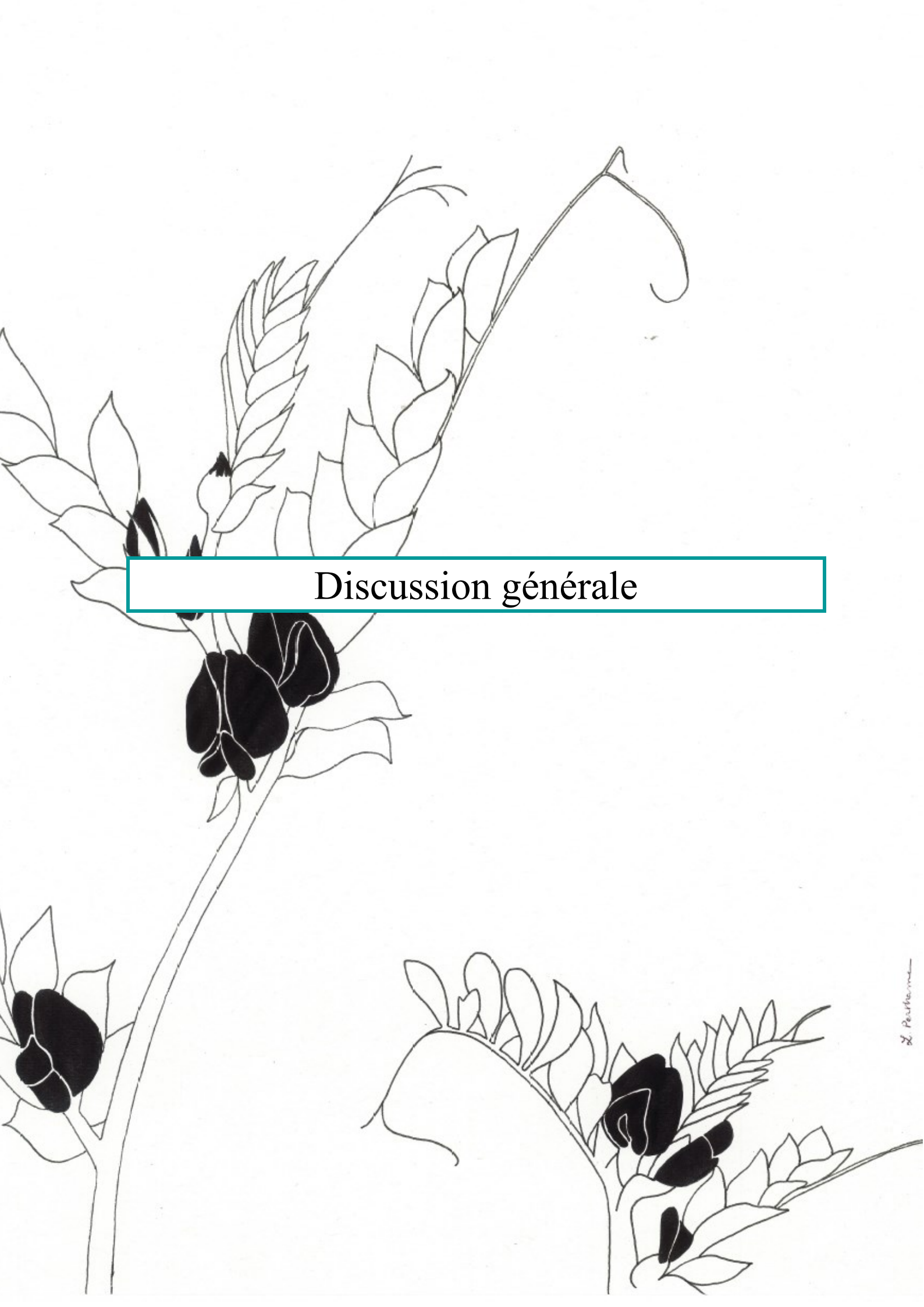
2000; Corre-Hellou *et al.*, 2006). Il faudrait donc optimiser sur d'autres traits que ceux liés à la nutrition azotée, par exemple sur les traits qui pilotent la compétition pour la lumière (Colbach *et al.*, 2019c) et qui peuvent affecter la compétitivité pour l'azote.

Conclusion du Volet 3

Ce volet a permis :

- D'apporter une réponse sur la façon de modifier la fertilisation azotée et de sélectionner les variétés sur leurs traits liés à la nutrition azotée pour gérer les adventices par compétition pour le cas de la monoculture de maïs en Aquitaine. Ainsi, les doses fortes d'azote apportées précocement ou tardivement permettaient de réduire la perte de rendement due aux adventices. Les variétés de maïs avec une faible demande en azote, une forte capacité de prélèvement par les racines et maintenant leur surface foliaire spécifique en réponse au stress azoté étaient les plus performantes selon nos critères.
- De montrer que coupler le modèle FLORSYS à un algorithme d'optimisation pour optimiser des traits de plante cultivée et des techniques culturales est possible et permet de répondre à des questions difficiles à étudier au champ (preuve de concept). Cette méthode pourrait être appliquée à d'autres systèmes de cultures et contextes pédoclimatiques.

Les perspectives d'application de la méthode dans un cadre plus large que cette thèse sont développées dans la discussion générale.



Discussion générale

Chapitre 7. Discussion générale

1. Apports et originalités du travail : une approche pluridisciplinaire et multi-échelle

Pour aborder l'objectif de la thèse qui traite **des effets de la fertilisation azotée et des traits liés à la nutrition azotée de la culture sur la régulation biologique des adventices**, jusqu'ici très mal connus, une approche pluridisciplinaire et multi-échelle a été adoptée (Figure 29). Elle s'appuie sur le couplage d'une approche **éco(physio)logique** à l'échelle de la **plante** et d'une approche d'**agronomie systémique** qui intègre l'échelle de la **communauté végétale** dans l'agroécosystème. La **modélisation mécaniste** individu-centrée a été l'approche choisie dans ce travail pour répondre à la problématique car elle sert de schéma conceptuel : elle permet de synthétiser les connaissances, identifier les lacunes, classer, caractériser et optimiser pour mieux comprendre le fonctionnement d'un système complexe et tester des scénarios prospectifs. La modélisation mécaniste constitue aussi une discipline à part entière. Des approches expérimentales en conditions contrôlées et virtuelles (simulations) ont été mobilisées et développées pour répondre à la problématique.

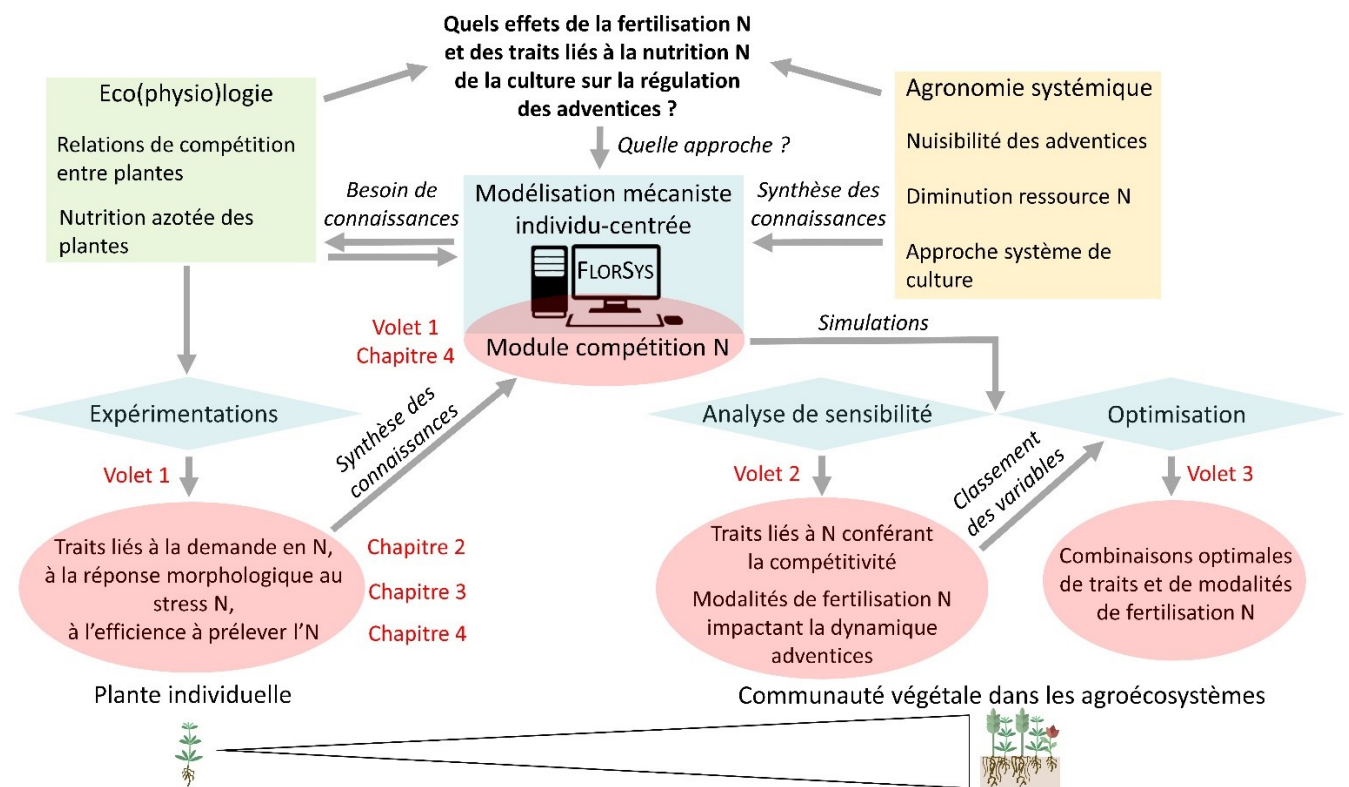


Figure 29 : Liens entre les disciplines mobilisées au cours de la thèse en suivant une approche de modélisation mécaniste pour mieux comprendre les effets de la fertilisation azotée (N) et des traits liés à la nutrition azotée de la culture sur la régulation des adventices. Les cadres indiquent les différentes disciplines et les concepts mobilisés. L'objectif de la thèse est en gras. Les flèches et les mots en italique renseignent les approches suivies pour atteindre l'objectif. La couleur bleue indique les méthodes utilisées. Les bulles rouges correspondent aux connaissances et résultats produits, à l'échelle de la plante individuelle ou de la communauté végétale. Les volets (et chapitres si nécessaire) dans lesquels sont abordés ces différents résultats sont indiqués en rouge.

L'approche modélisation nous a amenées à identifier des lacunes dans les connaissances d'écophysiologie, notamment concernant (1) la quantification des besoins en azote à l'échelle de la plante, dans un couvert hétérogène, et (2) la diversité des comportements entre espèces. Jusqu'ici, les besoins en azote étaient quantifiés uniquement à l'échelle du couvert (Lemaire and Salette, 1984b) et la diversité des traits liés à la nutrition azotée des cultures et des adventices était mal connue (Moreau, 2017). Des expérimentations en conditions contrôlées ont permis de combler ces lacunes (Volet 1). Les connaissances acquises avec les expérimentations en conditions contrôlées ont été valorisées dans le modèle mécaniste FLORSYS avec l'ajout de nouveaux formalismes et paramètres dans un module de compétition pour l'azote (Volet 1, Chapitre 4).

L'étude des effets de la fertilisation azotée et des traits liés à la nutrition azotée de la culture sur la régulation des adventices s'est effectuée à partir d'expérimentations virtuelles menées avec FLORSYS complété par le module de compétition pour l'azote. Il s'agit de la première étude s'intéressant à l'issue de la compétition culture-adventice en réponse à l'azote sur le long terme et qui prend en compte le système de culture en interaction avec le pédoclimat, la diversité des processus biophysiques qui affectent la compétition pour l'azote, les caractéristiques et la diversité de la flore adventice. Une analyse de sensibilité de la dynamique des adventices aux variations simultanées de modalités de fertilisation azotée et de traits de plante a été effectuée (Volet 2). Cette analyse a notamment montré que moduler la fertilisation azotée et le choix des variétés (en fonction de leurs traits liés à la nutrition azotée) pouvait affecter les rapports compétitifs culture-adventice. Elle a permis de classer les modalités de fertilisation azotée et des traits de plante en termes d'effet sur l'impact de la dynamique des adventices.

La recherche de systèmes de culture optimaux (en termes de fertilisation azotée et de traits de plante cultivée) pour la régulation des adventices par compétition a fait appel, à nouveau, à des expérimentations virtuelles, en se focalisant sur les modalités de fertilisation azotée et sur les traits liés à la nutrition azotée de la culture, identifiés comme influents par l'analyse de sensibilité. Des algorithmes d'optimisation ont permis de définir ces systèmes optimaux en fonction de deux profils d'agriculteurs visant des objectifs différents pour la gestion des adventices (Volet 3). Il s'agit de la première étude utilisant cette méthode avec le modèle FLORSYS pour optimiser des variables quantitatives. L'application à un système de culture (monoculture de maïs en Aquitaine) a constitué une preuve de concept sur l'intérêt d'utiliser des algorithmes d'optimisation pour aider à la conception de systèmes de culture.

Finalement, ce travail de thèse a produit des connaissances nouvelles dans les trois disciplines (éco(physio)logie, agronomie systémique, modélisation/simulation) par des expérimentations en conditions contrôlées (pour caractériser la diversité du fonctionnement des plantes) et virtuelles (pour mieux comprendre le fonctionnement des systèmes de culture) qui ont chacune contribué à produire des connaissances applicables à d'autres études.

2. De nouvelles connaissances

2.1. Un formalisme générique pour caractériser la demande en azote à l'échelle de la plante quel que soit son environnement lumineux

La formalisation de la demande en azote à l'échelle de la plante a été le formalisme le plus original développé dans cette thèse. En effet, à l'échelle du couvert homogène, la demande en azote est classiquement formalisée par la courbe critique de dilution de l'azote (Lemaire and Salette, 1984b). Cependant, l'étude des couverts hétérogènes, tels que les couverts culture-adventice où chaque plante pousse dans un environnement lumineux qui lui est propre, a nécessité de revisiter ce concept de base d'écophysiologie.

Ainsi, nos expérimentations en conditions contrôlées ont permis de formaliser, pour la première fois, la **demande en azote à l'échelle de la plante, indépendamment de l'environnement lumineux** dans lequel elle se trouve (Volet 1, Chapitre 2). Grâce à sa généricité, ce nouveau formalisme peut être mobilisé dans le cadre de la **modélisation** pour exprimer la demande en azote d'une plante quelle que soit sa position dans le couvert, comme nous l'avons fait en l'intégrant au module de compétition azotée pour les couverts culture-adventice. Ce formalisme est extrapolable à d'autres couverts hétérogènes, comme les prairies ou les systèmes agroforestiers.

Plus généralement, ce formalisme peut servir à **quantifier le statut de nutrition azotée** de n'importe quelle plante quelles que soient ses conditions de croissance. Pour cela, il est nécessaire de mesurer la quantité d'azote dans la partie aérienne et la biomasse de feuilles d'une plante. Pour une plante donnée, il est ensuite possible de comparer le ratio de ces deux variables à la valeur attendue en situation de nutrition azotée optimale. Le rapport de ces deux valeurs donne l'indice de nutrition azotée de la plante (carence en azote, nutrition azotée optimale ou surconsommation d'azote). Cet indice pourrait servir à mieux comprendre les rapports compétitifs entre plantes des couverts hétérogènes et la répartition des ressources entre plantes ou entre espèces.

La validité de ce formalisme quel que soit l'environnement lumineux de croissance d'une plante contribue à **simplifier le protocole expérimental** pour quantifier la demande en azote à l'échelle de la plante pour d'autres espèces. Dans ce travail, les expérimentations soumettaient des espèces adventices et cultivées à un gradient d'azote (pour obtenir des plantes à différents niveaux de nutrition azotée) et deux niveaux contrastés de rayonnement (pour reproduire les situations de plantes dominantes et dominées). Dorénavant, le rayonnement ayant peu d'impact sur le formalisme de demande en azote, il n'est plus nécessaire de mettre en place le traitement ombragé. Cette simplification du protocole permet, dans les expérimentations de paramétrage qui sont actuellement lancées au sein de l'équipe, de doubler le nombre d'espèces expérimentées pour une expérimentation de la même taille que celles effectuées dans ce travail de thèse.

2.2. Caractérisation de la diversité des comportements entre espèces vis-à-vis de l'azote

Cette thèse a contribué à caractériser la **diversité de traits liés à la nutrition azotée** pour une gamme d'espèces cultivées et adventices (Volet 1). Les expérimentations en conditions contrôlées ont étudié, pour la première fois, des traits caractérisant la demande en azote, les réponses intrinsèques des variables morphologiques au stress azoté et l'efficacité des racines à prélever l'azote de plusieurs espèces cultivées et adventices.

Ainsi, nous avons vu que certaines espèces **valorisent mieux l'azote** pour maximiser leur croissance que d'autres. Ces espèces ont une quantité d'azote aérienne pour 1 g de biomasse foliaire à nutrition azotée optimale plus faible que les autres (Volet 1, Chapitre 2). De même, nous avons quantifié et comparé entre plusieurs espèces l'efficacité des racines à prélever l'azote. Ainsi, certaines espèces parvenaient à **prélever une quantité maximale d'azote** par g de racines par jour plus élevée que d'autres espèces (Volet 1, Chapitre 4). Enfin, jusqu'ici, peu d'études avaient comparé la réponse morphologique des espèces cultivées et adventices à l'azote entre elles (Berger *et al.*, 2007). Nous avons montré que certaines espèces **maintenaient leur capacité photosynthétique** en réponse à un stress azoté (maintien de la surface foliaire par unité de biomasse foliaire, augmentation de la proportion de feuilles) tandis que d'autres la diminuaient drastiquement (Volet 1, Chapitre 3).

Ces informations ont aussi permis de mieux comprendre **des concepts synthétiques d'écologie** (comme l'indice d'Ellenberg) **par des processus d'écophysiologie** (Volet 1, Chapitre 3). Ce type d'approche a déjà été utilisé avec des traits écophysiologiques liés à la nutrition azotée et carbonée (pour expliquer l'indice d'Ellenberg azote) (Moreau *et al.*, 2014) ou encore avec la réponse morphologique à l'ombrage (pour expliquer l'indice d'Ellenberg lumière) (Colbach *et al.*, 2020b). Cette thèse a apporté des résultats complémentaires à ces précédents travaux en expliquant, pour la première fois, en partie le gradient d'Ellenberg azote par la réponse morphologique des espèces au stress azoté.

2.3. Le rôle de l'azote dans les rapports compétitifs culture-adventice

Ces nouvelles connaissances à l'échelle de la plante et intégrées au modèle FLORSYS ont conduit à mieux comprendre, par simulation, l'assemblage des communautés culture-adventice en réponse à des modifications de fertilisation azotée et des traits liés à la nutrition azotée de la culture dans le cas de la monoculture de maïs en Aquitaine (Figure 30).

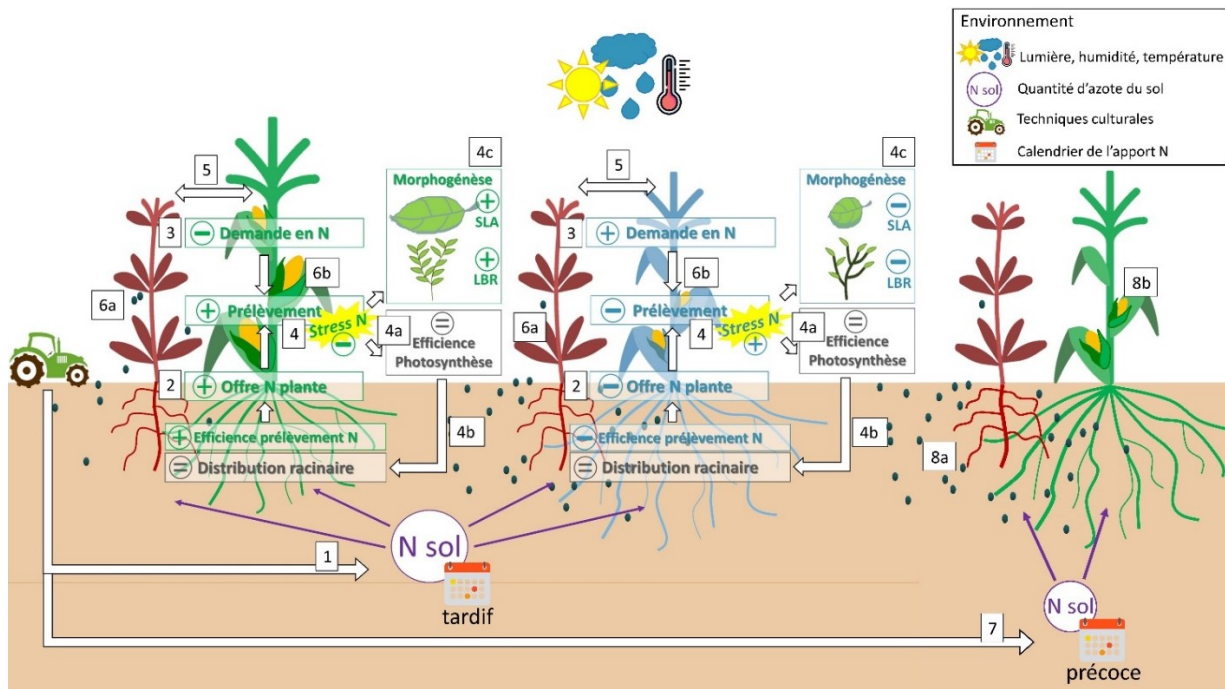


Figure 30 : Représentation des interactions entre plantes en réponse à des modifications de fertilisation azotée et de traits liés à la nutrition azotée de la culture dans le cas de la monoculture de maïs en Aquitaine. La culture est représentée en vert ou bleu et l'adventice en rouge. Les maïs de couleur verte et bleue correspondent à deux variétés qui diffèrent uniquement par leurs valeurs de traits relatifs à la nutrition azotée. Les encadrés désignent les processus et traits liés à la compétition azotée. Le signe (+) indique que la valeur du processus/trait est forte pour une variété donnée tandis qu'un signe (-) indique une valeur faible. Un signe (=) signifie qu'il n'y a pas de différence entre les variétés pour ce processus/trait. La couleur noire indique des processus/trait qui ne varient pas en réponse au stress azoté entre espèces dans FLORSYS. Les flèches blanches indiquent différentes interactions. (1) La quantité d'azote du sol disponible pour les plantes (N sol), limitante dans cet exemple, varie en fonction du type de sol, des techniques culturales et de la météo. (2) L'offre en azote effectivement accessible à la variété verte est plus importante que celle accessible à la variété bleue car la variété verte est plus efficiente pour prélever l'azote dans cet exemple, ce qui lui confère un avantage compétitif. (3) La variété verte a un besoin en azote par unité de biomasse foliaire plus faible que la variété bleue, ce qui lui confère aussi un avantage compétitif. (4) La confrontation entre l'offre et la demande en azote aboutit à une meilleure couverture des besoins en azote pour la variété verte que pour la variété bleue, qui est en situation de stress azoté plus intense. En réponse au stress azoté, les variétés de maïs (4a) réduisent leur production de biomasse (via l'efficacité de la photosynthèse), ce qui impacte (4b) leur distribution racinaire avec une allocation de biomasse proportionnellement plus importante vers les racines que la partie aérienne, et elles modifient aussi (4c) leur morphogénèse aérienne. Dans cet exemple, la variété verte maintient sa surface foliaire par unité de biomasse de feuilles (SLA) et augmente sa proportion de biomasse de feuilles dans les parties aériennes (LBR) en réponse à un stress azoté. A l'inverse, la variété bleue diminue sa surface foliaire par unité de biomasse de feuilles et sa proportion de feuilles dans les parties aériennes. (5) Ces modifications morphologiques impactent les relations de compétition pour la lumière. Dans cet exemple, la variété verte a un avantage compétitif sur l'adventice plus important que la variété bleue car elle a maintenu sa capacité à capter le rayonnement et ombre l'adventice. L'issue des relations de compétition pour l'azote et la lumière culture-adventice aboutit à ce que (6a) la production de graines adventices et (6b) la perte de rendement due aux adventices soient plus importantes pour la variété bleue que pour la variété verte. (7) La quantité d'azote du sol disponible pour les plantes dépend notamment de la dose d'azote apportée et de la date d'apport. Pour la variété verte, une dose d'azote réduite apportée précocement (du lendemain du semis à 10 jours après le semis) défavorise davantage la croissance de la culture que celle de l'adventice : (8a) la production de graines adventices et (8b) la perte de rendement due aux adventices sont plus élevées dans ces situations.

Des simulations avec FLORSYS complété par les formalismes et paramètres liés à la compétition pour l'azote ont été réalisées pour apporter des connaissances originales sur les effets de l'azote sur les relations de compétition culture-adventice. Ainsi, les effets de la fertilisation azotée et des traits des espèces cultivées sur le fonctionnement des communautés végétales dans les agroécosystèmes ont pu être discriminés des effets des autres variables du système de culture et du pédoclimat (Volet 2). De manière générale, dans les études antérieures, les relations de compétition pour l'azote entre plantes ont surtout été étudiées au champ où il était difficile de discriminer les effets de l'azote d'autres variables de l'environnement. Ces simulations nous ont permis d'identifier, dans un cas d'étude, les modalités de fertilisation et les traits liés à la nutrition azotée de la culture qui avaient le plus d'impact sur la régulation des adventices ainsi que les modalités qui amélioraient l'aptitude à la compétition de la culture vis-à-vis des adventices (Volet 2 et Volet 3). **Ces résultats ont démontré que raisonner la fertilisation azotée et valoriser la diversité intraspécifique des traits des plantes relatifs à la compétition pour l'azote vis-à-vis des adventices constituaient des leviers intéressants pour la régulation des adventices.**

Les résultats issus de ce travail et présentés dans la Figure 30 peuvent être utilisés pour adapter la fertilisation azotée et le choix des variétés cultivées afin de gérer les adventices au champ (voir discussion section 3.2).

3. Contribution à la gestion durable des adventices au champ

3.1. Des outils pour améliorer les systèmes de culture

3.1.1. *Un modèle de simulation plus complet pour le diagnostic et la conception de systèmes de culture par simulation*

En se focalisant sur un cas d'étude, la monoculture de maïs en Aquitaine, les volets 2 et 3 de cette thèse ont permis de diagnostiquer l'importance et le sens des effets de la fertilisation azotée et du choix de la variété cultivée sur le rendement et les impacts des adventices. Ce **diagnostic** était rendu possible par l'utilisation du modèle mécaniste FLORSYS complété d'un module de compétition pour l'azote.

L'avantage de ce modèle unique est qu'il décompose les effets du système de culture en processus interagissant avec le pédoclimat et intégrant les interactions entre techniques culturales, états du milieu et traits des espèces. Avec son jeu d'indicateurs de production, de nuisibilités et bénéfices apportés par les adventices, il permet d'effectuer une évaluation multicritère sur le long terme des systèmes de culture. En particulier, il est possible d'acquérir des informations difficiles à mesurer sur le terrain (par exemple l'offre trophique pour les abeilles due aux adventices ou la perte de rendement due aux adventices qui est impossible à obtenir sur le terrain en maintenant une parcelle sans adventice dans les mêmes conditions qu'une parcelle avec adventice) (Colbach *et al.*, 2020a).

Du fait de sa nature mécaniste, cet outil permet d'expliquer un résultat de simulation en identifiant les processus sous-jacents. Il permet de démêler des interactions (Volet 2), identifier les déterminants techniques de la performance (Volet 2) ou encore tester des systèmes de culture très innovants en les évaluant (Colbach *et al.*, 2020a) (Figure 31 B). Cette caractéristique est particulièrement **utile dans le cas de l'étude de la compétition pour l'azote** entre plantes car de nombreux processus difficiles à caractériser individuellement sur le terrain et à démêler les uns des autres entrent en jeu. Par exemple, la dynamique de l'azote du sol dépend de l'activité

microbienne du sol en interaction avec le système de culture et le pédoclimat. La dynamique des besoins en azote des plantes dépend de leurs traits en interaction avec l'environnement (lumière, humidité, température, techniques culturales...).

Ce modèle peut aussi être mobilisé dans le cadre d'ateliers de **co-conception** de systèmes de culture avec des agriculteurs. Ces ateliers partent de systèmes pratiqués par les agriculteurs défaillants. Des innovations sont proposées par le groupe dans l'objectif d'en améliorer les performances. Les nouveaux systèmes résultant de la discussion peuvent être évalués, grâce à FLORSYS par simulations (Colbach *et al.*, 2020a). C'est dans cette optique qu'a été développé l'outil DECIFLORSYS (Colas *et al.*, 2020), qui est plus accessible (interface graphique, moins d'entrées à renseigner) et rapide pour une utilisation en direct (Figure 31 C). Ainsi, cet outil permet aux acteurs de voir immédiatement les conséquences des changements de pratiques dans le cas particulier de leur situation de production. Cet outil a été construit par des analyses de sensibilité et de la fouille de données (arbre de régression) de façon à relier directement les variables d'entrée aux indicateurs sans passer par les processus biophysiques sous-jacents. Jusqu'ici, l'azote était considéré comme non limitant pour la croissance de chaque plante du couvert dans FLORSYS. Cette simplification était peu réaliste. Avec l'introduction du module azote, les ateliers pourront **prendre en compte des leviers supplémentaires pour la régulation biologique des adventices avec le raisonnement de la fertilisation azotée et le choix des variétés/cultures en fonction de leurs traits liés à la nutrition azotée**. Cet aspect est particulièrement important dans un contexte où les agriculteurs vont être amenés à repenser leurs systèmes de cultures pour qu'ils soient plus durables en réduisant l'utilisation d'herbicides et d'engrais azotés minéraux.

Les systèmes de culture développés dans ces ateliers sont issus de l'expérience propre des agriculteurs et de leur contexte de production ce qui peut parfois constituer un frein à développer des solutions très innovantes (Colbach *et al.*, 2020a). Une approche complémentaire pour tester une large gamme de solutions innovantes est l'utilisation d'algorithmes d'optimisation.

3.1.2. Des nouveaux algorithmes d'optimisation pour proposer des solutions innovantes

Les **algorithmes d'optimisation** couplés au modèle FLORSYS ont permis d'identifier, dans un cas d'étude, des solutions optimales de fertilisation azotée et de traits liés à la nutrition azotée de la culture pour la gestion des adventices par rapport à des objectifs fixés (Figure 31 A). Ces résultats ont montré que coupler un algorithme d'optimisation à un modèle mécaniste permettait d'identifier des options intéressantes pour la régulation biologique des adventices (Volet 3). En effet, cette thèse est la première à optimiser des **variables quantitatives** à partir du modèle FLORSYS. Jusqu'ici seules des variables qualitatives (rotations de cultures) avaient été optimisées avec des algorithmes (Colbach *et al.*, 2019b) et cette thèse a permis d'appuyer l'intérêt de ce couplage en étendant la démonstration aux variables quantitatives. De manière générale, très peu d'études ont utilisé des algorithmes d'optimisation pour identifier comment favoriser la régulation biologique des adventices (Chalak-Haghighi *et al.*, 2008). Ces algorithmes d'optimisation pourront être mobilisés par la suite avec d'autres systèmes de culture ou pour traiter d'autres questions de recherche (en lien ou non avec la régulation des adventices et/ou avec d'autres modèles).

Dans le Volet 3, nous avons montré qu'il est possible d'**optimiser les traits liés à la nutrition azotée de la culture** pour obtenir des combinaisons optimales de valeurs de traits qui rendent une culture compétitive vis-à-vis des adventices. Ces combinaisons optimales de valeurs de traits correspondent à des idéotypes, i.e. des plantes idéales théoriques qui combinent des

caractéristiques qui rendent leurs performances optimales dans un contexte de production donné (Martre *et al.*, 2015). Dans notre cas, il s'agissait de variétés de maïs virtuelles car leur paramétrage décrivait une combinaison fictive de caractéristiques.

Ces résultats peuvent servir à orienter la **sélection de variétés compétitives** pour l'azote vis-à-vis des adventices, qui sont aujourd'hui peu développées et diffusées (Sardana *et al.*, 2017). En effet, cette thèse a permis d'identifier, dans le cas de la monoculture de maïs en Aquitaine, les traits du maïs ayant le plus d'influence sur la régulation des adventices et dans quel sens les faire varier pour augmenter la productivité de la culture et diminuer la nuisibilité des adventices (l'efficacité des racines du maïs à prélever l'azote du sol doit être élevée, la demande en azote du maïs faible et il doit maintenir sa surface foliaire par unité de biomasse foliaire en réponse au stress azoté). Ces traits pourraient constituer des cibles pertinentes pour la sélection mais ils sont difficiles à mesurer par des sélectionneurs ce qui est un frein à leur utilisation concrète. Une étape intermédiaire est donc nécessaire afin d'identifier des corrélations entre ces traits et d'autres traits plus faciles à mesurer (Colbach *et al.*, 2020a). Il serait aussi possible d'utiliser la gamme de variétés de maïs existantes pour trouver celle qui possède une combinaison de traits la plus proche de l'idéotype.

Le Volet 3 a aussi montré qu'il était possible d'**optimiser les techniques culturales** dans une optique de favoriser productivité de la culture et une faible nuisibilité des adventices. Cet aspect est particulièrement intéressant dans le cas de la fertilisation azotée, qui est aujourd'hui raisonnée pour éviter au maximum les risques de carence azotée pour la culture (Ravier, 2017) mais peut dans certains cas aboutir à des pollutions environnementales importantes (Sutton *et al.*, 2011). Ainsi, l'optimisation peut contribuer à **construire des programmes de fertilisation innovants** qui correspondent davantage aux besoins de la culture tout en défavorisant la croissance des adventices. Cela s'inscrit dans le changement de paradigme en cours sur la fertilisation azotée, les carences azotées de la culture n'entraînant pas systématiquement une baisse de rendement (Jeuffroy and Bouchard, 1999; Ravier *et al.*, 2017).

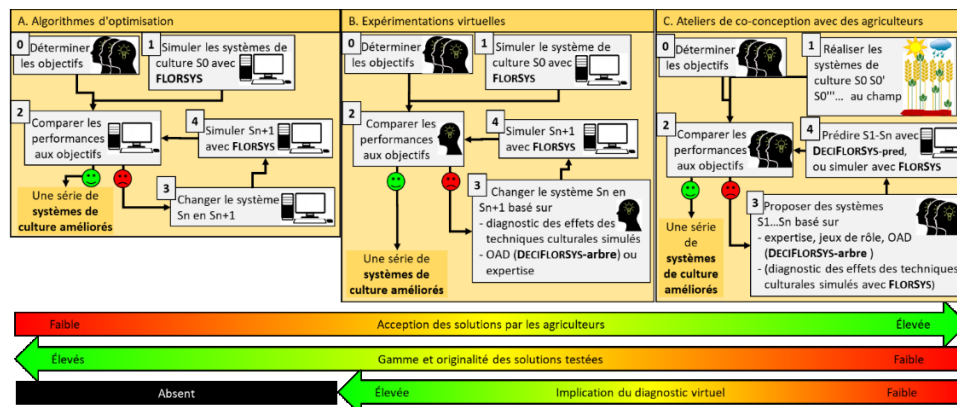


Figure 31 : Trois méthodes d'utilisation de FLORSYS pour concevoir des systèmes de culture innovants via une amélioration pas-à-pas d'un système de culture initial S0. A. Les algorithmes d'optimisation gèrent toutes les étapes en interaction avec FLORSYS, à l'exception des objectifs et contraintes des nouveaux systèmes qui sont déterminés par un groupe d'experts. B. Dans le cas d'expérimentations virtuelles, les experts fixent les objectifs et contraintes, comparent les performances simulées des systèmes à ces objectifs et proposent des innovations, suite à un diagnostic des variables d'état simulées par FLORSYS, de l'expertise et de l'arbre de décision de DECIFLORSYS. C. Les ateliers de co-conception avec les agriculteurs démarrent souvent avec un ou plusieurs systèmes défaillants sur le terrain ; des innovations sont proposées par un groupe d'agriculteurs et d'autres experts utilisant une variété d'outils (dont éventuellement du diagnostic sur base de simulations FLORSYS) et ces systèmes sont évalués en direct par le calculateur de DECIFLORSYS, ce qui peut déclencher un nouveau tour de reconception (Colbach *et al.*, 2019b)

3.2. Quelles variétés et modalités de fertilisation azotée pour la gestion des adventices ?

Les simulations avec la nouvelle version de FLORSYS incluant le module azote guident l'**adaptation de la fertilisation azotée et du choix des variétés** dans un contexte de production donné et selon des **objectifs fixés** par les agriculteurs pour la **gestion des adventices** (voir aussi discussion section 2.3).

Dans cette thèse, nous avons choisi deux profils d'agriculteurs avec des objectifs différents en termes de gestion des adventices. Le profil « productiviste » vise à maximiser le rendement et éviter les nuisibilités causées par les adventices. Le profil « agroécologie » a les mêmes objectifs que le profil productiviste et vise en plus à les concilier avec les bénéfices apportés par les adventices. Dans notre cas d'étude, la monoculture de maïs en Aquitaine, les simulations permettent de donner des conseils sur les modifications de fertilisation azotée à effectuer et les variétés de maïs à choisir en fonction de leurs traits liés à la nutrition azotée (Table 34).

Table 34 : Conseils issus des simulations de monoculture de maïs en Aquitaine pour adapter le système de culture, en adaptant la fertilisation azotée (N) et le choix de variété de maïs, pour atteindre les objectifs de gestion des adventices selon deux profils d'agriculteurs. Le profil « productiviste » vise à maximiser la production agricole et limiter les nuisibilités des adventices. Le profil « agroécologie » vise à concilier production agricole et biodiversité. Les cases grises indiquent que les simulations n'ont pas permis d'apporter de conseils concernant ces modifications du système. Pour le profil « agroécologie », les modifications testées dans les simulations ne permettant pas d'atteindre les objectifs, les conseils ont été complétés par de la bibliographie.

Modifications du système de culture	Profil « productiviste »		Profil « agroécologie »	Sources
	Modalité	Conditions		
Variété de maïs	Efficiencia à prélever l'N par les racines	Forte		Volet 2 Volet 3
	Demande en N aérien par unité de biomasse foliaire	Faible		
	Surface foliaire par unité de biomasse foliaire en réponse au stress N	Maintenir		Volet 2 Volet 3
Dose apport N	Maintenir	Au-dessus de 179 kg·ha ⁻¹		Volet 2 Volet 3
Date apport N	Précoce ¹	Maximiser le rendement potentiel (faible pression adventice)		Volet 3
	Tardif ¹	Minimiser la perte de rendement (infestation adventice au semis)		Volet 2 Volet 3
Rotation			Diversification de la rotation	Volet 2 Volet 3 Nicholls and Altieri (2012)
Habitats semi-naturels			Bandes enherbées	Colbach <i>et al.</i> (2018)

¹ date d'apport précoce [1, 11] jours après semis ou tardive [23, 33] jours après semis

Dans le cas du profil « productiviste », les Volet 2 et Volet 3 ont permis de synthétiser les modalités de fertilisation azotée et la variété de maïs qui permettaient de réguler les adventices. Pour cela, nous avons utilisé les combinaisons optimales (de dose et date d'apport ou de valeurs de traits) obtenues dans le Volet 3. Les résultats du Volet 2 nous ont permis d'affiner les modalités et conditions dans lesquelles les mettre en œuvre (i.e. diagnostic voir discussion section 3.1.1). Par exemple, le Volet 2 a montré qu'en cas de forte infestation adventices au semis, un apport tardif permettrait d'induire un stress azoté chez les adventices en début de cycle, ce qui favorise la croissance de la culture et réduit la perte de rendement due aux adventices.

Dans le cas du profil « agroécologie », les analyses des Volet 2 et Volet 3 ont confirmé que la monoculture de maïs apporte peu de bénéfices liés aux adventices (en termes de richesse spécifique et d'offre trophique pour les abeilles) et que des modifications de la fertilisation azotée ou le choix de la variété de maïs n'a pas d'impact. Ce type de système n'est pas adapté pour favoriser les bénéfices apportés par les adventices du fait d'une flore peu diversifiée (Nicholls and Altieri, 2012). Une solution possible est de diversifier la rotation ce qui affecte le stock semencier car les techniques de gestion des adventices changent entre cultures conduisant à une flore adventice réduite (en termes de densité et de biomasse) (Liebman and Dyck, 1993) et plus diversifiée (Nicholls and Altieri, 2012). Une autre solution est d'introduire des bandes enherbées, qui permettent de réconcilier production et biodiversité pour ce type de systèmes très productifs (Colbach *et al.*, 2018).

Grâce à la structure mécaniste du modèle permettant de démêler les effets de l'azote des autres facteurs et d'expliquer les résultats obtenus, il s'agit de la première étude prodiguant ce type de conseils pratiques pour la gestion des adventices par compétition pour l'azote dans un contexte de production donné et selon des objectifs visés en termes de gestion des adventices.

4. Limites et perspectives

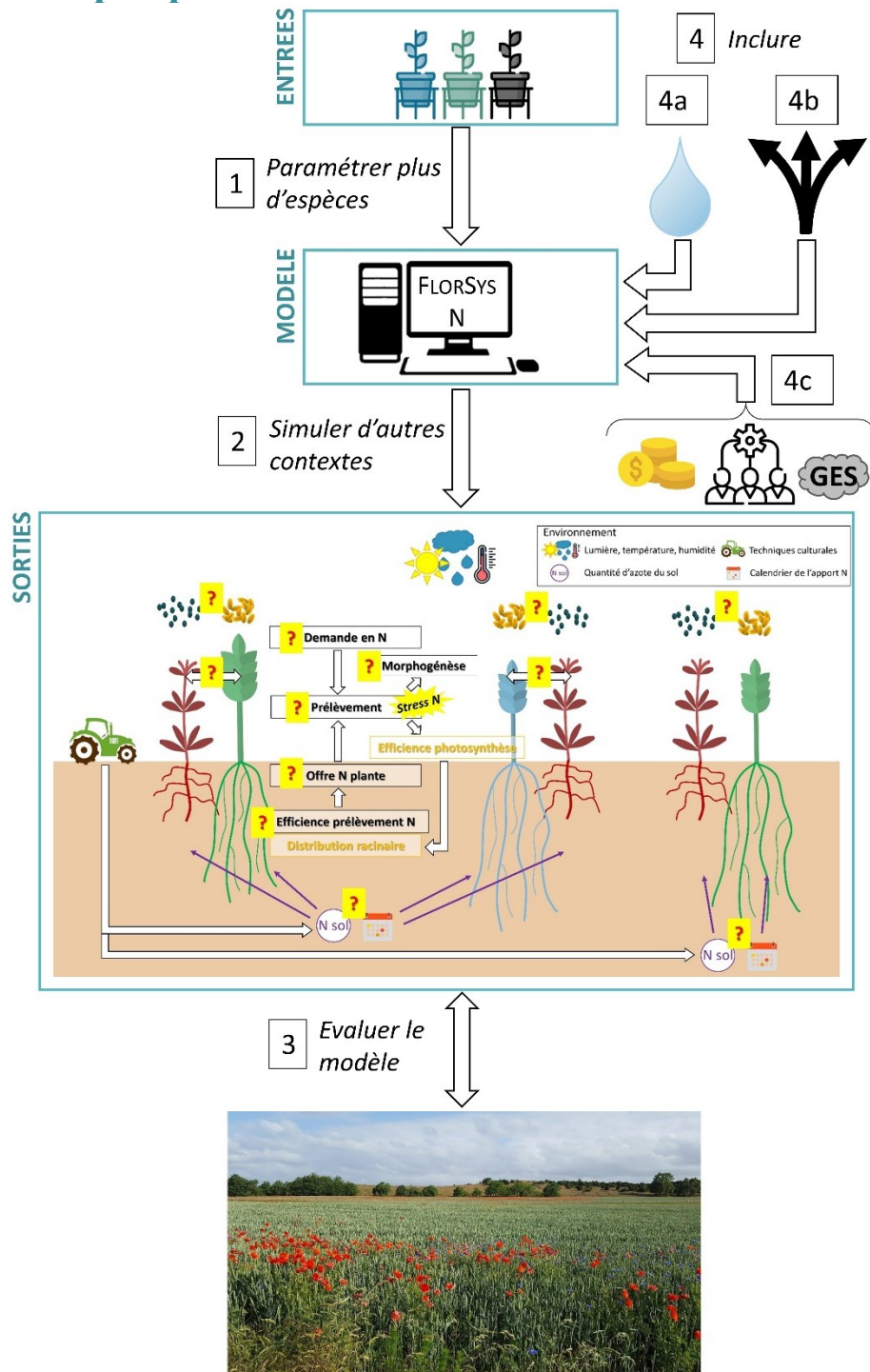


Figure 32 : Perspectives de travail avec le modèle FLORSYS complété avec la compétition pour l'azote (en italique). (1) Paramétrer la demande en azote, la réponse morphologique au stress azoté et l'efficacité des racines à prélever l'azote de plus d'espèces adventices et d'espèces/varieties cultivées grâce à des expérimentations en conditions contrôlées simplifiées (voir discussion section 2.1). (2) Simuler d'autres contextes que la monoculture de maïs en Aquitaine. Les simulations permettront d'identifier les traits des plantes et les modalités de fertilisation qui permettront une gestion efficace des adventices par compétition dans chaque situation. (3) Evaluer le modèle complété avec des données de terrain indépendantes pour déterminer son domaine de validité. (4) Inclure dans le modèle (4a) la compétition pour l'eau, (4b) des règles de décisions permettant de déclencher des techniques culturales (par exemple les apports d'azote) et (4c) des indicateurs économiques, sociaux et environnementaux.

4.1. Evaluer le modèle

Les résultats obtenus dans cette thèse sur le rôle de l'azote dans les relations de compétition culture-adventice sont issus de simulations. Ils dépendent donc de la **qualité de prédiction** de FLORSYS.

La version de FLORSYS qui n'inclut pas le module de compétition pour l'azote a déjà été évaluée en comparant les résultats de simulation à des données de terrain indépendantes (Colbach *et al.*, 2016; Pointurier *et al.*, in revision). L'évaluation a suggéré notamment qu'intégrer le processus de compétition pour l'azote entre cultures et adventices pourrait améliorer la qualité prédictive. Une évaluation du modèle complété par le module de compétition pour l'azote pourra vérifier que l'ajout de ce nouveau module améliore la qualité de prédiction, en particulier pour les cultures les plus nitrophiles (i.e. colza Moreau *et al.* (2014)) pour lesquelles les rendements étaient surestimés.

Une **évaluation** de la version complétée de FLORSYS a déjà été partiellement réalisée par Moreau *et al.* (in revision) (voir Figure 3 et 4 Annexe 5 section 3.7). Cette première évaluation a montré que les prédictions étaient en accord avec les connaissances sur le fonctionnement des couverts et les interactions entre plantes. Ainsi, le module de compétition pour l'azote prend en compte suffisamment bien les processus de nutrition azotée et carbonée à l'échelle du voxel de la plante et les interactions entre plantes (par la disponibilité de la lumière et de l'azote) pour simuler une propriété émergente des couverts (courbe critique de dilution de l'azote). Cependant, certaines lacunes existent. Par exemple, la nutrition azotée des espèces qui n'ont pas été paramétrées sur la base d'expérimentations était moins bien prédite. Une évaluation plus approfondie est donc nécessaire.

En particulier, les résultats dépendent de la manière dont la nutrition azotée des plantes a été formalisée et paramétrée. Par exemple, l'efficacité photosynthétique (efficacité de conversion du rayonnement intercepté en biomasse) en réponse au stress azoté a été formalisée de façon à diminuer linéairement lorsque le stress azoté augmente, en reprenant des formalismes de modèles préexistants (Graf *et al.*, 1990; Brisson *et al.*, 1998). Ainsi, dans nos simulations, cette réponse est la même pour toutes les espèces. Or, il est possible que, dans la réalité, cette réponse varie entre espèces et impacte fortement l'issue de la compétition culture-adventice. Pour identifier cela, il sera nécessaire d'effectuer une analyse de sensibilité complémentaire afin de quantifier l'influence de ce paramètre sur les variables de sortie.

4.2. Inclure des règles de décisions

A l'heure actuelle, FLORSYS n'intègre pas de **règles de décisions**. Les dates d'opérations sont spécifiées dans le fichier de configuration de l'itinéraire technique et ne dépendent pas de variables environnementales (par exemple, la météo). Or, la mise en œuvre des techniques culturales, y compris les apports d'azote, est réfléchie en fonction de l'environnement (météo, état du couvert...).

En incluant des règles de décisions dans FLORSYS, il serait possible de déclencher les apports d'azote en fonction de l'**état de nutrition azotée de la culture et de variables environnementales** (humidité du sol, pluviométrie). Par exemple, la méthode de fertilisation azotée APPI-N (Ravier, 2017) suit la trajectoire de nutrition azotée de la culture tout au long de son cycle en la comparant à une trajectoire de nutrition azotée minimale n'impactant pas la

production à des dates de contrôle définies par plusieurs règles. L'apport azoté est déclenché uniquement si l'état de nutrition azotée de la culture est trop bas pour parvenir à la prochaine date de contrôle sans impact sur le rendement. Il est ainsi possible de diminuer significativement la quantité d'azote apporté. En combinaison à des algorithmes d'optimisation, il serait possible d'optimiser les dates d'apport azoté en fonction des règles de décision et des objectifs visés en termes de production et de gestion des adventices.

La méthode APPI-N pourrait impacter considérablement la dynamique des adventices, notamment sur le long terme, alors qu'elle a été évaluée seulement à l'échelle annuelle au champ. Ainsi, tester une telle méthode de raisonnement de la fertilisation azotée sur le long terme avec FLORSYS pourrait apporter un argument supplémentaire pour accompagner la réduction d'utilisation d'engrais azotés, conjointement à celle des herbicides.

4.3. Tester davantage de scénarios

Nos résultats ont montré que, dans le cas d'une réduction conjointe de l'utilisation d'herbicides et d'engrais azotés, le système de **monoculture de maïs en Aquitaine** étudié pourrait se retrouver dans une impasse en termes de gestion des adventices. Ceci est cohérent avec les **limites** connues de ces systèmes monotones qui exposent les bioagresseurs aux mêmes perturbations répétées (en termes de type d'intervention, de date...). Ces systèmes favorisent les bioagresseurs en sélectionnant une flore adventice, des insectes ravageurs et des pathogènes adaptés (Weisberger *et al.*, 2019) et nuisibles à la culture (Oerke, 2006). Malgré ces limites, ce système a été choisi dans cette thèse pour sa simplicité (nous permettant de nous focaliser sur les traits d'une seule espèce cultivée) dans un objectif de preuve de concept. A noter néanmoins que Colbach et Cordeau (2018) ont montré que la monoculture de maïs pouvait réduire la nuisibilité des adventices avec peu d'herbicides grâce, notamment, à plusieurs traitements herbicides (1.3 à 3 par an) très efficaces et à dose réduite (31 à 58% de la dose pleine) et au désherbage mécanique.

Davantage de systèmes et de contextes de production doivent être simulés pour évaluer le domaine de validité des conclusions obtenues. Pour cela, un **réseau de parcelles virtuelles** peut être simulé car nous disposons de plusieurs centaines de système de culture issus de six régions françaises et d'une région d'Espagne (Colbach and Cordeau, 2018) et des données issues du réseau DEPHY (Pointurier and Colbach, 2018). Ces systèmes sont tirés d'enquêtes auprès d'agriculteurs, de réseau de suivi de parcelles, d'avis d'experts, conseillers et scientifiques ainsi que d'essais systèmes. Simuler ces systèmes permettrait d'identifier les traits des plantes (Colbach *et al.*, 2019c) liés à la nutrition azotée et les modalités de fertilisation azotée qui permettent une gestion efficace des adventices dans chaque situation de production à l'aide d'analyses de sensibilité et d'algorithme d'optimisation.

4.4. Intégrer des critères environnementaux, économiques et de faisabilité

A l'heure actuelle, les systèmes de culture innovants issus du modèle ont été construits en prenant en compte uniquement le rendement et des indicateurs d'impacts des adventices. Pour aller plus loin, il serait intéressant d'y adjoindre des critères complémentaires de façon à prendre en compte les **impacts économiques et sociaux** de tels changements. Pour cela, il faudrait

coupler les systèmes de culture issus du modèle à d'autres outils, comme DEXiPM (Pelzer *et al.*, 2012) qui permet de prendre en compte ces aspects (Cavan *et al.*, 2019).

Par ailleurs, la quantification des émissions de gaz à effet de serre pourrait constituer un critère d'évaluation supplémentaire des systèmes issus des simulations. Par exemple, le module sol de STICS (Brisson *et al.*, 1998) simule les **émissions de N₂O** et pourrait être utilisé pour analyser et estimer ces émissions dans ces systèmes de culture (Le Gall *et al.*, 2014). Une **analyse de cycle de vie** permettrait aussi d'estimer les impacts environnementaux potentiels de ces systèmes de culture (Deytieux *et al.*, 2012).

4.5. Modéliser la compétition pour l'eau

L'azote est un élément mobile dans le sol et sa disponibilité pour les plantes dépend de l'humidité du sol. Ainsi, le taux d'**humidité du sol peut impacter l'issue de la compétition culture-adventice en réponse à des modifications de fertilisation azotée**. Dans certains contextes, ajouter de l'azote permet de réduire la nuisibilité des adventices seulement dans le cas de forte disponibilité en eau (Kaur *et al.*, 2018). Or, les épisodes de sécheresse sont amenés à être plus fréquents (<http://www.ipcc.ch/>). Ainsi, il devient indispensable d'étudier les interactions adventices-eau-nutriments afin de concevoir des systèmes de culture permettant une gestion durable des adventices robuste face aux aléas climatiques.

A l'heure actuelle, peu de stratégies de gestion des adventices prennent en compte l'effet de l'augmentation de la fréquence des épisodes de sécheresse pour plusieurs raisons. D'abord, la **nutrition hydrique des adventices est mal connue** (Moreau, 2017). Par conséquent, **peu d'outils** sont disponibles pour concevoir ces stratégies de gestion. En particulier, la compétition pour l'eau est rarement prise en compte dans les modèles de dynamique des adventices (Renton and Chauhan, 2017), et c'est le cas pour FLORSYS (à l'exception des effets de la sécheresse sur la germination (Gardarin *et al.*, 2010b)).

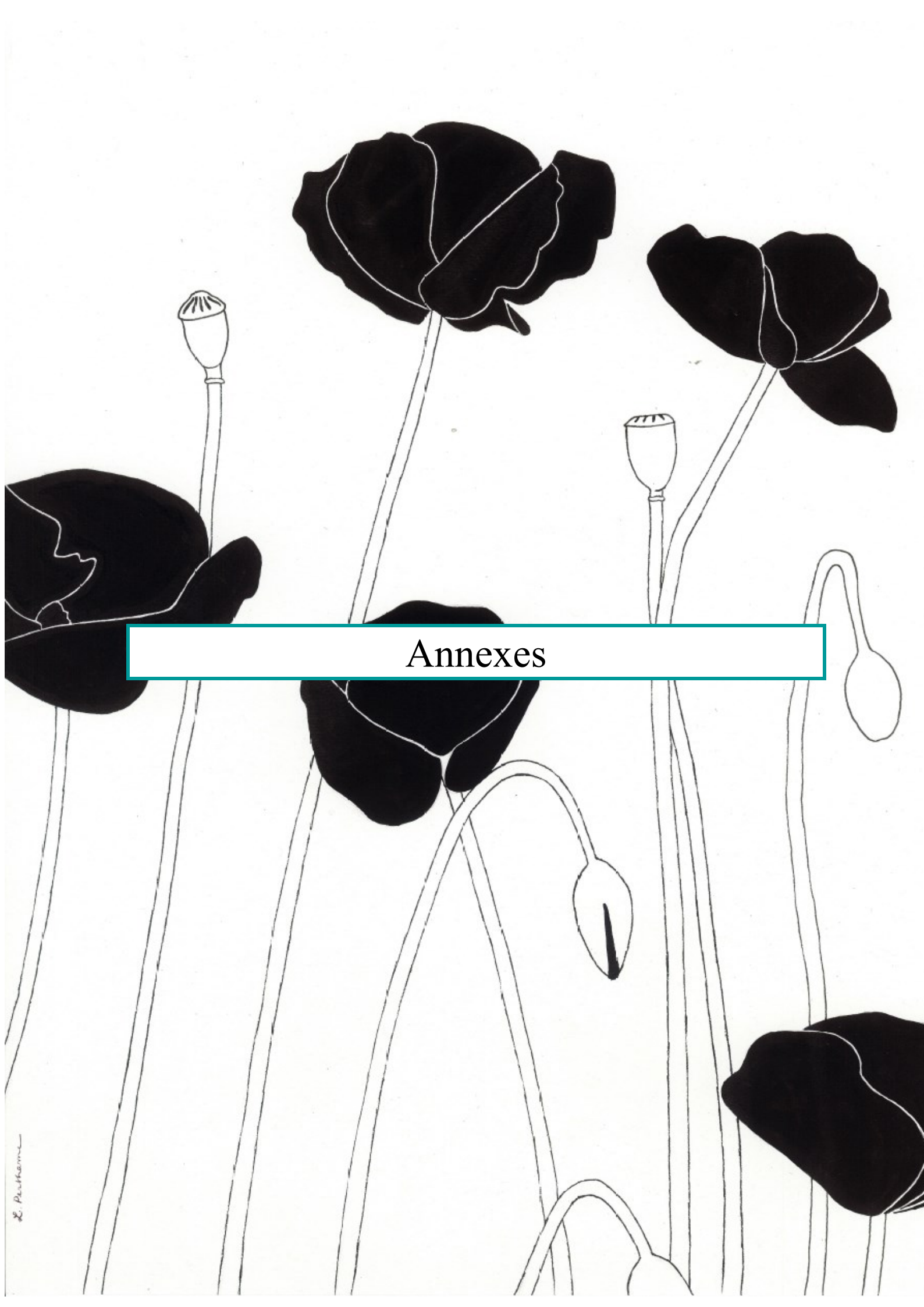
Les formalismes et paramètres développés dans cette thèse sont adaptables pour étudier la réponse des espèces adventices et cultivées au stress hydrique. Par exemple, la méthode de caractérisation des réponses morphologiques des espèces au stress hydrique pourra se faire sur le même schéma que pour le stress azoté en étant appliquée à des plantes ayant poussé à différents niveaux hydriques. Les méthodes d'analyse de simulations (analyse de sensibilité, algorithmes d'optimisation) peuvent servir à proposer des stratégies de gestion des adventices prenant en compte la compétition pour les trois principales ressources (lumière, azote et eau).

5. Conclusion générale

En combinant une approche d'agronomie systémique et d'éco(physio)logie avec un modèle de simulation, nous avons contribué au développement (1) du modèle de simulation FlorSys avec des formalismes et paramètres liés à la nutrition azotée définis à l'échelle de la plante et (2) de méthodes de simulation basées notamment sur l'optimisation. Ces travaux ont permis de (3) caractériser la diversité des comportements des espèces liés à la nutrition azotée, (4) mieux comprendre l'assemblage des communautés culture-adventice en réponse à la compétition pour l'azote et la lumière en interaction avec le système de culture et le pédoclimat et (5) proposer des stratégies optimales de fertilisation azotée et de choix de variété cultivée pour maximiser la productivité de la culture et minimiser la nuisibilité des adventices dans un cas d'étude. Ainsi, nous avons produit des connaissances nouvelles, à la fois méthodologiques et sur le fonctionnement des agroécosystèmes, à l'échelle de la plante mais aussi à l'échelle du système de culture.

Nous avons montré, dans un cas d'étude, que le choix de la variété cultivée et des modifications de fertilisation azotée pouvait contribuer à réguler les adventices en maintenant la production agricole. Nous avons pu, en effet, avec notre modèle complété, démêler les effets des traits des espèces et de techniques culturales d'intérêt des effets du système de culture et du pédoclimat, sur les impacts de la dynamique des adventices sur la culture. La possibilité de diagnostiquer avec ce modèle en fait un outil de transfert intéressant car il permet d'apporter des réponses aux préoccupations des acteurs sur l'adaptation des systèmes de culture pour gérer l'évolution des pressions adventices et garantir la production avec moins d'intrants de synthèse.

Au cours de cette thèse, nous avons fait appel à différentes méthodes qui sont utilisables dans d'autres contextes. Notamment, les connaissances produites sur la modélisation individualisée de la nutrition azotée des plantes, sont extrapolables à d'autres couverts hétérogènes (prairie, agroforesterie) et à d'autres ressources, comme la ressource en eau. Par ailleurs, l'utilisation d'algorithmes d'optimisation a constitué une preuve de concept : ces travaux ont montré qu'il était possible d'optimiser des variables quantitatives (traits d'espèces, techniques culturales) d'un modèle complexe pour atteindre des objectifs préalablement fixés (maximiser la productivité de la culture et minimiser la nuisibilité des adventices). Cette méthode est applicable à d'autres modèles complexes qui ne traitent pas nécessairement de la gestion des adventices.



Annexes

Annexe 1. Supplementary material Volet 1 - Chapitre 2

A. Experimental conditions and plant sampling

Table S1: Composition of the five nutrient solutions varying for their nitrate concentration, from 0.4 to 14 mM. Each solution also contains iron versenate and oligoelements.

Name of the nutrient solutions ^a	Concentration of the elements (mM)				
	0.4	1	5	10	14
K ₂ HPO ₄	2.4	2.4	2.4	2.4	0.6
MgSO ₄ +7H ₂ O	2	2	2	2.4	1.5
Ca(NO ₃) ₂ +4H ₂ O	0.3	0.75	3.75	6	7.8
KNO ₃	0.1	0.25	1.25	2	5.3
CaCl ₂	4.7	4.25	1.25	0	0
K ₂ SO ₄	1.3	1.15	0.15	0	0
NaNO ₃	0	0	0	2.5	0
NaCl	0	0	0	0	0.52
KH ₂ PO ₄	0	0	0	0	2.8
Mg(NO ₃) ₂ +6H ₂ O	0	0	0	0	0.9

^aThe solutions are named according to their nitrate concentration (mM).

Table S2 : Air temperature and incident photosynthetically active radiation (PAR) in unshaded and shaded treatments in each experiment (mean±1SD; average over whole experiment, from sowing date to last sample).

Year of experiment	Air temperature in °C		Incident PAR in mol.m ⁻² .day ⁻¹	
	Unshaded treatment	Shaded treatment	Unshaded treatment	Shaded treatment
2015	23.6±3.0		20.4±10.2	
2016	22.1±2.8		15.0±7.5	
2018	21.2 ±3.8	20.3°C±3.6	17.2±9.7	7.1±4.0

Table S3: Number of days (d) since sowing date of all four sampling dates (S1, S2, S3, and S4) for each species × light treatment. A species was sown at the same date for the two light treatments. At each date of sampling, four to six plants of each species × light treatment × N treatment were sampled.

Light treatment	Sampling	<i>Festuca arundinacea</i>	<i>Medicago sativa</i>	<i>Brassica napus</i>	<i>Geranium molle</i>	<i>Triticum aestivum</i>	<i>Polygonum aviculare</i>
Sowing date		09 April 2015		15 March 2016		15 February 2018	03 April 2018
Unshaded	S1	48 d	48 d	37 d		55 d	52 d
	S2	69 d	54 d	48 d		70 d	72 d
	S3	75 d	60 d	63 d		96 d	85 d
	S4	81 d	68 d	76 d		125 d	97 d
Shaded	S1					56 d	59 d
	S2					77 d	91 d
	S3					97 d	99 d
	S4					124 d	104 d

B. Equations of critical nitrogen dilution curves

Table S4: Nitrogen concentration in shoot (pN_c in g nitrogen.g biomass⁻¹) as a function of shoot biomass (B_{sh} in g) for eight species × light treatment combinations: $pN_c = a \cdot B_{sh}^b$, fitted with a linear model after a log-n transformation for both variables.

Species	Light treatment	Parameter a represents intrinsic ability of the plant to take up nitrogen during early growth (in g ⁻¹)	Shape parameter b (dimensionless)	Explained variability (R ²)	p-value	Number of data points	N treatment at which optimal nitrogen nutrition was obtained for each sampling
<i>Triticum aestivum</i>	Unshaded	5.29	-0.037	0.52	0.0185	10	S1: 5mM S4: 10mM
	Shaded	6.11	-0.043	0.92	2.32·10 ⁻⁰⁸	15	S1, S2: 5mM S4: 10mM
<i>Polygonum aviculare</i>	Unshaded	9.11	-0.40	0.75	9.00·10 ⁻⁰⁷	15	S1, S2, S3, S4: 5mM
	Shaded	3.99	-0.22	0.54	8.25·10 ⁻⁰⁴	20	S1, S3: 1mM S2, S4: 5mM
<i>Festuca arundinacea</i>	Unshaded	5.63	-0.13	0.79	1.53·10 ⁻⁰⁷	20	S1, S2, S3, S4: 5mM
<i>Medicago sativa</i>	Unshaded	6.43	-0.30	0.86	5.60·10 ⁻⁰⁹	20	S1, S2, S3, S4: 5mM
<i>Brassica napus</i>	Unshaded	7.19	-0.11	0.95	1.67·10 ⁻⁰⁶	10	S1, S4: 10mM
<i>Geranium molle</i>	Unshaded	4.87	-0.10	0.73	1.88·10 ⁻⁰⁶	20	S1, S2, S3, S4: 10mM

C. Oilseed rape experiments

C.1. Field experiments: study site, data source and plant measurements

Winter oilseed rape (WOSR) cv. DK-Extorm was sown on the 3rd of September 2014 at a density of 38 plants.m⁻². The field trials were located in Bretenières, France (47.24° N, 5.11° E) on a calcareous clay soil. The previous crop was barley which left root residues with a C:N ratio of 80.

Conventional nitrogen (N) and Sulphur (S) fertilization inputs were applied. N was applied twice i.e. at bolting (GS30, (Lancashire *et al.*, 1991)) and at inflorescence emergence (GS50), and S was applied once i.e. at the end of the vegetative rest period matching the bolting stage (GS30). Different N and S rates were applied corresponding to three experimental treatments i.e. N rates at 40 U and 60 U with 75 U SO₃; N rates at 60 U and 80 U with 75 U SO₃; N rates at 60 U and 80 U without S supply.

Irrigation was applied twice at emergence (2 x 30 mm) and weeds, pests and diseases were properly controlled throughout the crop cycle.

Plants were harvested three times from the end of the vegetative period (GS30, march 2015) until the onset of pod formation (GS70, April 2015) i.e. 185, 210 and 236 days after sowing, or 1517°Cd, 1683°Cd and 1985°Cd after sowing (using a base temperature of 5°C, see Morrison *et al.* (1992)). Biomass was removed from ca 2 cm above ground level from an area of 1 m² and the number of plants was recorded to estimate the plant related variables on a hectare basis. At all harvests, green leaves, senescing leaves, detached leaves, stem, and inflorescences were separated, dried and weighed. N content of each plant part was measured using a C/N/S analyzer (EA3000, Euro Vector, Milan, Italy) linked to a continuous flow isotope mass spectrometer (IRMS, Isoprime, GV Instrument, Manchester, UK) as described in Brunel-Muguet *et al.* (2015).

Climatic datasets were obtained from the CLIMATIK platform (https://intranet.inra.fr/climatik_v2) including daily maximum and minimum temperatures, rainfall and global radiation. Soil hydraulic properties and other soil parameters were provided by Terres Inovia who supervised the trials.

C.2. Simulations with the APSIM-Canola model

The canola module of APSIM (Agricultural Production System sIMulator; version 7.8) was used to simulate the field experiment described above. The oilseed rape module of APSIM has been widely used to simulate production of spring varieties in Australia and several other regions of the world (Robertson *et al.*, 1999; Robertson and Lilley, 2016). Winter varieties have also been simulated using APSIM in studies in Germany, China and Australia (Hoffmann *et al.*, 2015; Lilley *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2012; He *et al.*, 2017b; He *et al.*, 2017a). Soil N mineralisation rates suited to a calcareous clay soil type were based on those used by Lilley and Kirkegaard (2007). Several adjustments were made to take into account winter varieties specificities and rates of phenological development in response to temperature (unpublished results, Lilley and Brunel-Muguet). Parameters for the variety DK-Extorm are found in Table S5.

Table S5: Parameters related to phenological stages developed for the winter hybrid cv. DK-Extorm. More detailed description of the basic winter cultivar parameters is available in Robertson et al. (2002); Wang et al. (2012); Lilley et al. (2015); Robertson and Lilley (2016).

Parameter	Unit	Definition	Parameter values
cumvd_emergence	days	Days of vernalization from emergence until end of juvenile	[15, 50]
tt_emergence units	°Cd	Thermal time from emergence until end of juvenile	[685, 100]
pp_end_of_juvenile	hours	Photoperiod	[10.8, 16.3]
y_tt_end_of_juvenile	°Cd	Thermal time from the end of the juvenile to floral initiation degree days	[290, 100]

D. Relationship between shoot nitrogen amount and leaf area

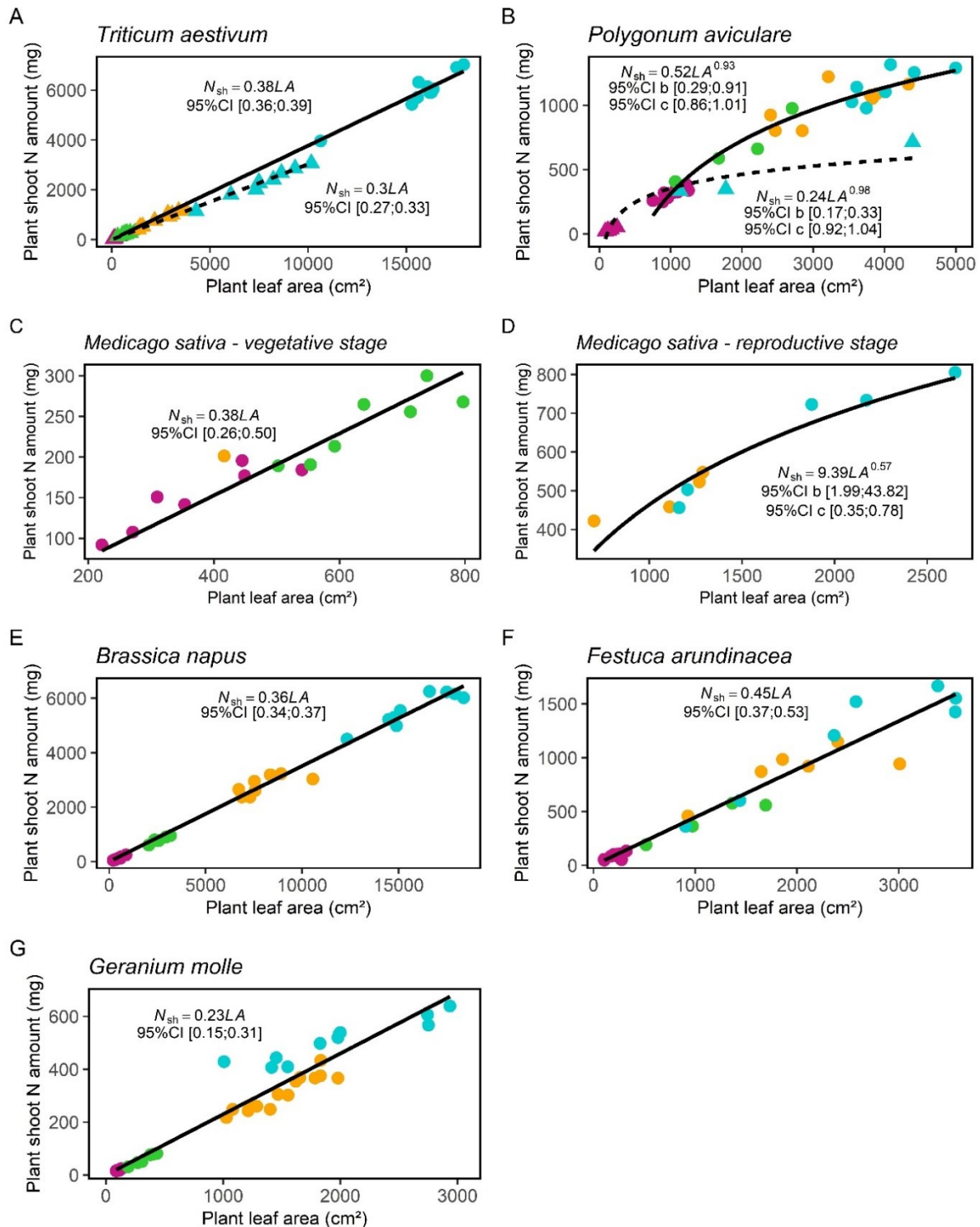


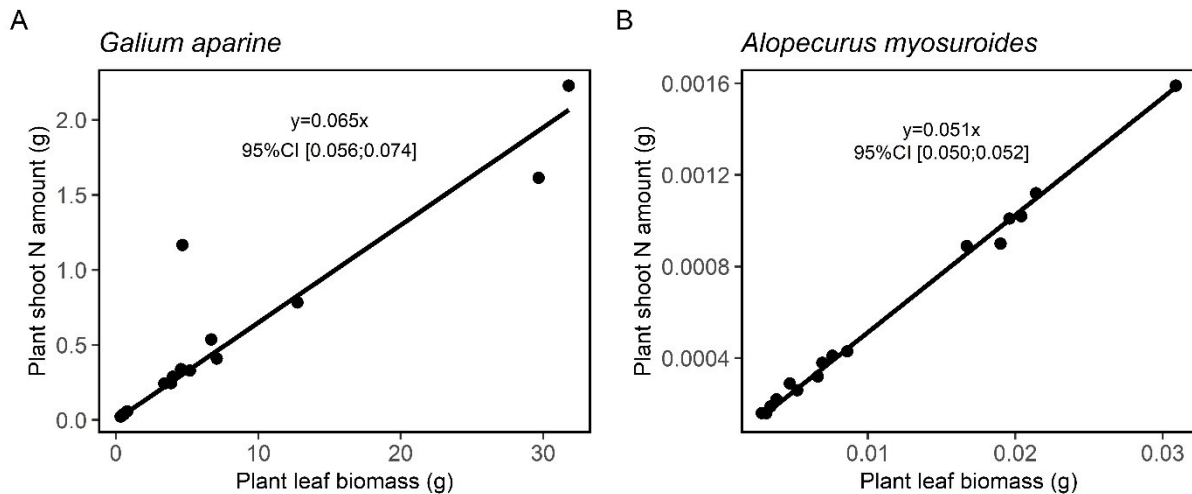
Figure S1: Relationship between shoot nitrogen amount (N_{sh}) and leaf area (LA) at optimal nitrogen nutrition for different species grown in unshaded (●) and shaded treatment (▲). Each point represents a plant. Colours indicate plants sampled at different dates: first sampling (red), second sampling (green), third sampling (orange) and fourth sampling (blue). (A) (C) (E) (F) and (G) Species at vegetative stage. Equations and black lines result from fitting linear model (1) using leaf area instead of leaf biomass to our data (with the 95% confidence interval of the slopes) ($R^2=0.949$). (B) and (D) Species at reproductive stage. Equations and black lines result from fitting $N_{sh}=b \times LA^c$ to our data after a log-n transformation (with the 95% confidence intervals) ($R^2=0.992$).

Annexe 2. Supplementary material Volet 1 - Chapitre 3

A. Slope between shoot nitrogen amount and leaf biomass at optimal nitrogen nutrition and effect on parameters*A.1. Slope between shoot nitrogen amount and leaf biomass at optimal nitrogen nutrition***Table S6: Slope values of the linear relationship between shoot nitrogen amount and leaf biomass at optimal nitrogen nutrition for each species of the experiments.** These values were used to calculate the plant nitrogen stress index.

Species	Slope between shoot nitrogen amount and leaf biomass at optimal nitrogen nutrition ($\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) ^a
<i>Medicago sativa</i>	0.090
<i>Triticum aestivum</i>	0.083
<i>Polygonum aviculare</i>	0.076
<i>Festuca arundinacea</i>	0.061
<i>Brassica napus</i>	0.046
<i>Geranium molle</i>	0.042
<i>Galium aparine</i>	0.065
<i>Alopecurus myosuroides</i>	0.051

^a Values from (Perthame *et al.*, 2020), except for *G. aparine* and *A. myosuroides* that were calculated from our data following the same method (see Figure S2).

**Figure S2: Determination of the relationship between shoot nitrogen amount and leaf biomass at optimal nitrogen nutrition** for (A) *Galium aparine* ($R^2=0.915$) and (B) *Alopecurus myosuroides* ($R^2=0.998$), based on the method from (Perthame *et al.*, 2020). Each point represents a plant. To obtain plants at optimal nitrogen nutrition, critical nitrogen dilution curves for each species was approximated following the method from Justes *et al.* (1994).

A.2. Sensitivity of morphological parameters to slope value

For *G. aparine* and *A. myosuroides*, we tested the sensitivity of parameters **SLA_muN** (response of specific leaf area to nitrogen stress) and **LBR_muN** (response of leaf biomass ratio to nitrogen stress) to the value of the slope between plant shoot nitrogen amount and plant leaf biomass as the determination of plants at optimal nitrogen nutrition was approximated. We estimated that plants were at optimal nitrogen nutrition according to three methods: critical nitrogen dilution curve, plants grown under nitrogen treatment of 5mM or 10mM (for the species experimented in Perthame *et al.* (2020), plants at optimal nitrogen nutrition were mostly grown under these two treatments) (Table S7).

Table S7: Three methods of estimation of plants at optimal nitrogen nutrition. The slope between shoot nitrogen amount and leaf biomass was calculated for plants estimated at optimal nitrogen nutrition according to each of the three methods (lm function of R).

Method of estimation of plants at optimal nitrogen nutrition	Slope between shoot nitrogen amount and leaf biomass at optimal nitrogen nutrition ($\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) ^a	
	<i>Galium aparine</i>	<i>Alopecurus myosuroides</i>
Critical nitrogen dilution curve	0.065	0.051
Plants grown under 5mM	0.057	0.065
Plants grown under 10mM	0.078	0.071

Values of parameters **SLA_muN** and **LBR_muN** did not vary (or only slightly vary) with the method of estimation of plants at optimal nitrogen nutrition (Table S8). Thus, the species *G. aparine* and *A. myosuroides* were not sensitive to the value of the slope between shoot nitrogen amount and leaf biomass at optimal nitrogen nutrition. We kept these two species in the analysis of the present article.

Table S8 : Value of the parameters SLA_muN and LBR_muN obtained by fitting to our data linear model [3] with the method of estimation of plants at optimal nitrogen nutrition as factor in interaction with the nitrogen stress index for *A. myosuroides* and in interaction with the nitrogen stress index and light treatment for *G. aparine*.

Method of estimation of plants at optimal nitrogen nutrition	SLA_muN			LBR_muN
	<i>Galium aparine</i>		<i>Alopecurus myosuroides</i>	<i>Alopecurus myosuroides</i>
	Unshaded	Shaded		
Critical nitrogen dilution curve	-0.51 a	-0.89 a	-0.29 b	-0.06 a
Plants grown under 5mM	-0.44 a	-0.78 a	-0.37 ab	-0.08 a
Plants grown under 10mM	-0.61 a	-1.07 a	-0.40 a	-0.09 a

B. Schematic representation of parameters of linear model [3]

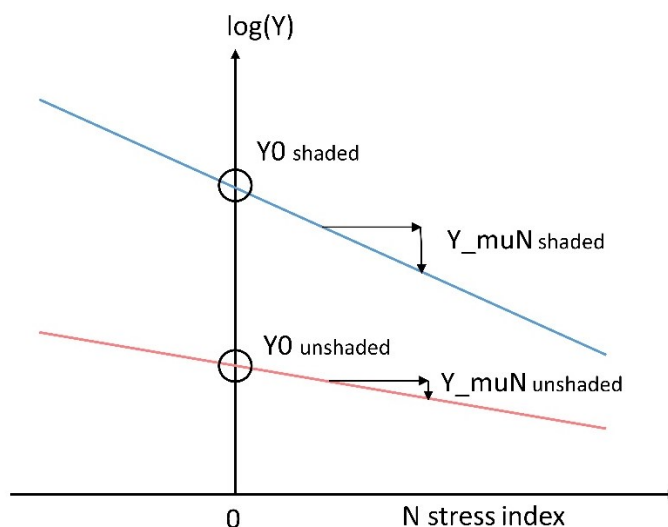


Figure S3: Schematic representation of parameters used to characterize the response of a given morphological variable Y $\log_n$ -transformed (specific leaf area, leaf biomass ratio or height per unit biomass) to nitrogen stress index (Nstress index). Y_0 (the intercept) assessed the species efficiency on producing the morphological variable Y at optimal nitrogen nutrition either in shaded or unshaded treatment and $Y_{\mu N}$ (the slope) corresponds to the species response to nitrogen stress in unshaded and shaded treatment.

C. Effect of light on plant morphology at optimal nitrogen nutrition

For all species at optimal nitrogen nutrition, shaded plants were more efficient to produce leaf area than unshaded plants ($SLA0_{\text{shaded}} > SLA0_{\text{unshaded}}$, Figure 1).

For five species out of seven, shaded plants were more efficient (or as efficient for *T. aestivum*) to produce leaf biomass at optimal nitrogen nutrition than unshaded plants ($LBR0_{\text{shaded}} > LBR0_{\text{unshaded}}$), it was the opposite for *B. napus* and *G. aparine*.

For two species out of four, shaded plants were more efficient (or as efficient for *P. aviculare*) to produce height per unit biomass at optimal nitrogen nutrition than unshaded plants ($HM0_{\text{shaded}} > HM0_{\text{unshaded}}$), it was the opposite for *M. sativa*. In addition, light plants produced more height than heavy plants at optimal nitrogen nutrition ($b_{HM} < 1$).

These results are in agreement with Colbach *et al.* (2020b) which studied the effect of shading on the response of several morphological variables (including specific leaf area, leaf biomass ratio and height per unit biomass) for 58 crop and weed species grown under non limited nutrient supply.

D. Linking morphological variables to nitrogen supply instead of nitrogen stress index

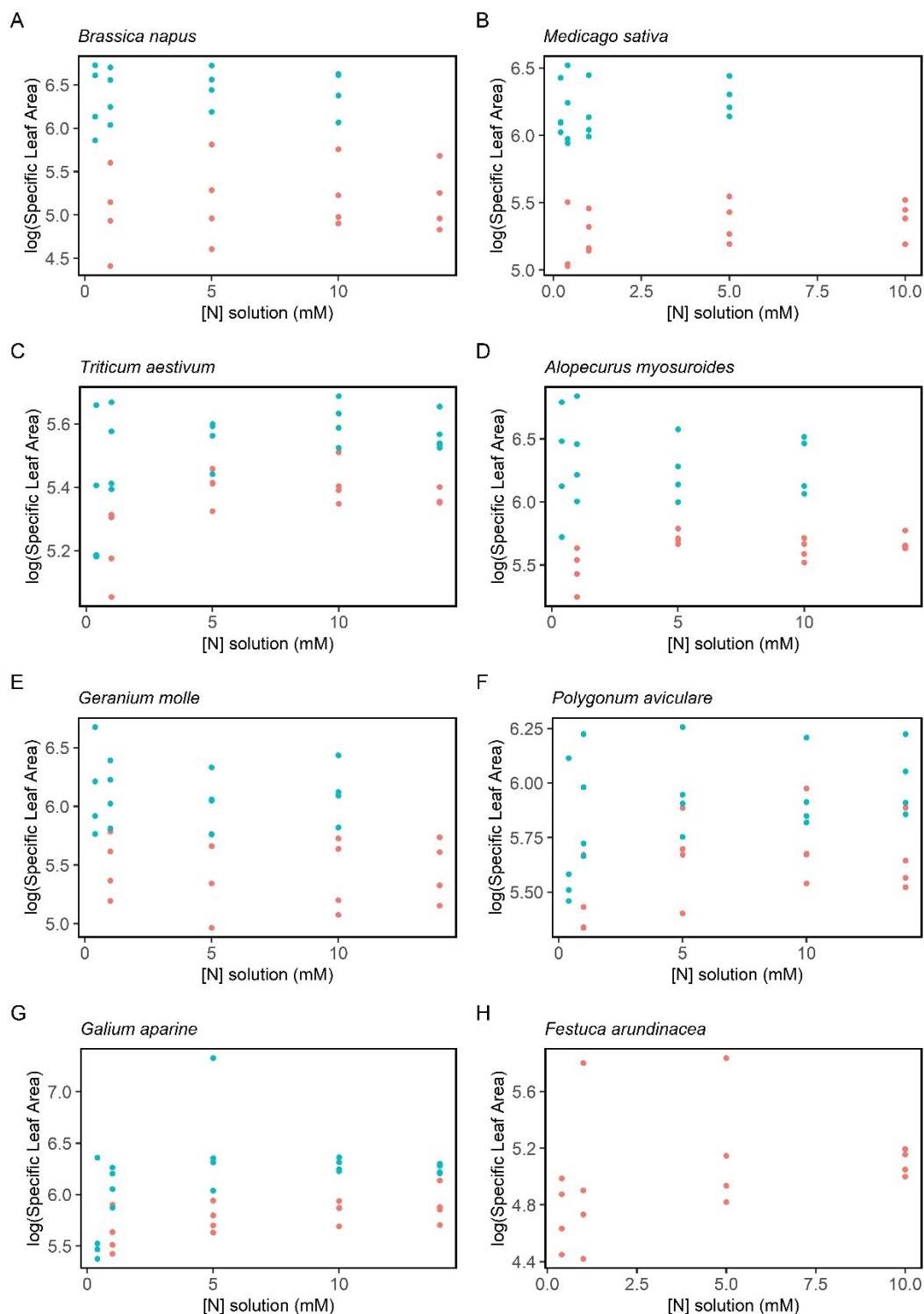


Figure S4: Relationship between $\log_n$ -transformed values of specific leaf area and solution nitrogen concentration (Table 13) instead of nitrogen stress index. Different species (A-H) grown in unshaded (red) and shaded treatment (blue). Points correspond to the mean of the four to six plants for a species $\times$ light treatment $\times$ nitrogen treatment $\times$ sampling date. This figure can be compared to Figure 14: the comparison highlights the higher variability of species morphological response when using an environmental variable (i.e. solution nitrogen concentration) instead of a plant variable (i.e. plant nitrogen stress index).

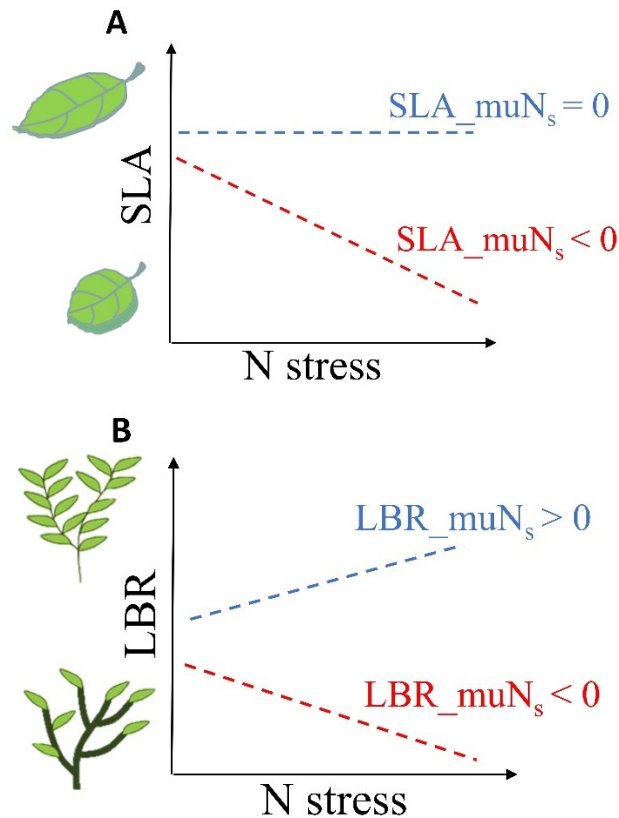
Annexe 3. Supplementary material Volet 2 – Chapitre 5

A. Species parameters in FLORSYS

Table S9: Example of species parameters for characterizing pre-emergent growth, plant growth, potential morphology, response to shading, root growth and other parameters. There are 11 values for each potential morphology (except max_height and max_width) and shading response parameter, corresponding to growth stages from emergence to death. Ranges of variation correspond to the 25 weed species and 33 crop species parameterized in the model (Munier-Jolain *et al.*, 2014; Colbach *et al.*, 2019c; Colbach *et al.*, 2020b)

Parameter name	Meaning of the parameter	Unit	Range
A. Pre-emergent growth			
Taxa	Monocotyledonous (0) or dicotyledonous species (1)	none	none
baseTemperature	Base temperature for germination	°C	[-1.75, 11.5]
Period of emergence	Period of usual emergence from January to December	n° of ten-day period since 1 st January	[2, 36]
SeedArea_seedMass	Seed area per unit of seed mass	mm ² ·mg ⁻¹	[0.0723, 76.01]
SeedCoatThickness	Seed coat thickness	µm	[10, 594]
SeedLipid	Seed lipid content	g·g ⁻¹	[0.00585, 0.4705]
SeedShape	Seed shape	mm ² ·mm ⁻²	[0, 0.53]
SeedWeight	Weight of one seed	mg	[0.00209, 426]
B. Plant growth			
Epsi_b	Radiation use efficiency	g _{biomass} ·MJ _{light} ⁻¹ intercepted	[2.5, 5.53]
RGR	Relative growth rate	cm ² ·°C ⁻¹ ·day ⁻¹	[0.00935, 0.04]
C. Potential morphology			
Max_height	Maximum plant height	cm	[30, 250]
Max_width	Maximum plant diameter	cm	[18, 200]
b_HM	Sensitivity of plant height to above-ground plant biomass (0=no effect, >1=height increases with biomass)	none	[0.0005, 0.99]
b_WM	Sensitivity of plant width to above-ground plant biomass (0=no effect, >1=width increases with biomass)	none	[0.02, 1.70]
b_XM	Unevenness of leaf area distribution along plant height. The lower this parameter, the more uniformly leaf is distributed along plant height	none	[0.24, 58]
HM0	Specific (allometric) plant height (height vs. total above-ground biomass ratio) – Height efficiency	cm ² ·g ⁻¹	[1.2, 838]
LBR0	Leaf biomass ratio (leaf biomass vs total above-ground biomass) – Leafiness	none	[0, 1]
SLA0	Specific Leaf Area (total leaf area vs total leaf biomass) – Leaf area efficiency	cm ² ·g ⁻¹	[10, 1204]

WM0	Specific (allometric) plant width (width vs. total above-ground biomass ratio) – Width efficiency	cm ² ·g ⁻¹	[0.82, 3464]
XM0	Relative plant height below which 50% of leaf area is located	cm	[0.20, 0.70]
D. Response to shading			
Mu_HM	Response of specific height to shading	none	[-0.53, 2.27]
Mu_LBR	Response of leaf biomass ratio to shading	none	[-0.66, 1.02]
Mu_SLA	Response of specific leaf area to shading	none	[-0.56, 1.72]
Mu_WM	Response of specific height to shading	none	[-1.53, 1.87]
E. Root growth			
r1	Parameters that predict the proportion of plant biomass that is allocated to roots	g·g ⁻¹	[0.11, 0.43]
r2		none	[0.63, 1.07]
F. Other parameters			
EllenbergL	Ellenberg indicator for light , 1=shade-loving, 9=light-loving	none	[1, 9]
EllenbergN	Ellenberg indicator for nitrogen, 1=oligotrophic species (like nitrogen poor environment), 9=nitrophilic species (like nitrogen rich environment)	none	[1, 9]
MaxLifesan	Maximum plant lifespan	months	[2.33, 11.5]
MinLifespan	Minimum plant lifespan	months	[2.33, 11]
SeasonalType	Emergence season of species, winter or summer	none	none



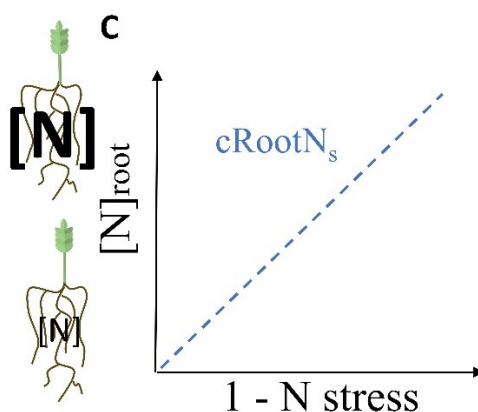


Figure S5: Schematic representation of three nitrogen nutrition parameters (A) specific leaf area in response to nitrogen stress (SLA_{muNs}), (B) leaf biomass ratio in response to nitrogen stress (LBR_{muNs}) and (C) additional root nitrogen concentration to additional nitrogen stress (cRootNs). $[N]_{\text{root}}$ refers to nitrogen concentration in roots. See Table 25 for complementary information on parameters.

B. List of cultural techniques

Table S10 : List of cultural operations for the simulated maize monoculture in Aquitaine.

Technique	Date	Option(s)
Crop residue burial		
Tillage	April 30	Disking tool, speed: 8 km/h, depth: 10 cm
Tillage	May 9	Ploughing, speed: 4 km/h, width 2 plough shares: 35 cm, depth: 25 cm, width of skim-coulter: 11 cm, depth of skim-coulter: 5 cm
Tillage	April 10	Vibra-shank cultivator, speed: 8 km/h, depth: 5 cm
Sowing	May 15	North-South orientation, mean inter-row: 50 cm, density: 70 seeds/m ² , depth: 2 cm
Herbicide	May 16	DualGold, 1.7 L/ha, applied on all field, mean herbicide efficiency for the active ingredient
Herbicide	May 16	Lagon, 0.6 L/ha, applied on all field, mean herbicide efficiency for the active ingredient
Nitrogen fertilization	June 15*	220 kgN/ha*, ammonitrate
Irrigation	July 1	30 mm
Irrigation	July 7	30 mm
Irrigation	July 14	30 mm
Irrigation	July 21	30 mm
Irrigation	July 28	30 mm
Irrigation	August 4	30 mm
Irrigation	August 11	30 mm
Harvest	October 14	

* values for the second sensitivity analysis focused on maize parameters

C. Trade-offs among parameters or indicators

C.1. Trade-offs among parameters

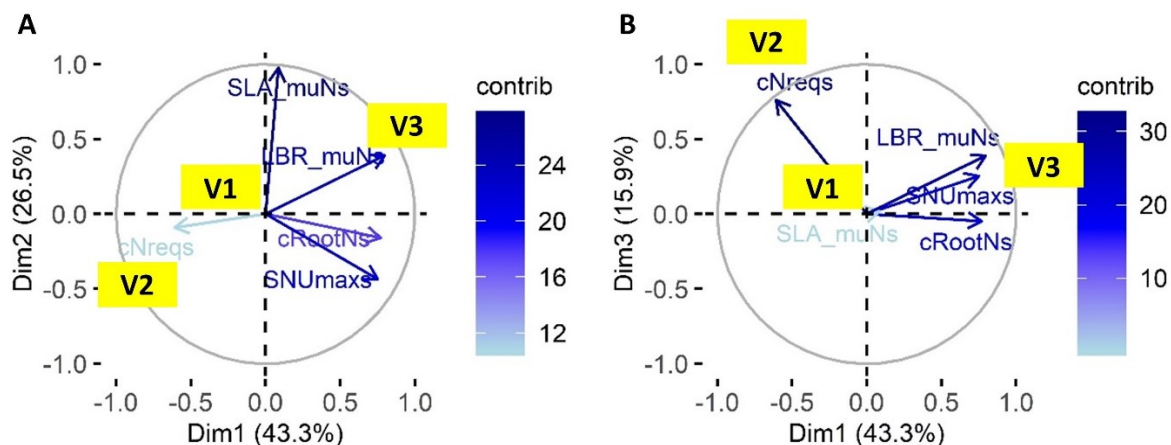


Figure S6: Correlations circles of Principal Component Analysis (PCA) results with five key parameters related to nitrogen nutrition (A) axis 1 and 2 and (B) axis 1 and 3. The darker the colour of the arrow, the higher the parameter contributed to the axis. Long arrows indicated parameters that were well represented. The three maize varieties (V1, V2 and V3) are positioned on the correlation circle to illustrate their value for the five parameters (V2 and V3 have opposite extreme parameter values and V1 has intermediate parameter values).

C.2. Trade-offs among indicators varying with nitrogen related factors

Table S11: Pearson correlations (in bold) among yield or weed-impact indicators varying with fertilization techniques, initial soil organic nitrogen and maize variety. P-value of the correlations are indicated. Cells were colored from dark blue (high negative correlations between -1 and -0.8) to dark red (high positive correlations between 0.8 and 1).

	Field infestation	Crop yield loss	Crop yield	Potential crop yield	Species richness	Bee food offer
Weed seed production	0.75 <0.0001	0.70 <0.0001	-0.70 <0.0001	-0.40 <0.0001	-0.53 <0.0001	-0.08 <0.0001
	Field infestation	0.84 <0.0001	-0.86 <0.0001	-0.47 <0.0001	-0.62 <0.0001	-0.33 <0.0001
		Crop yield loss	-0.94 <0.0001	-0.39 <0.0001	-0.50 <0.0001	-0.24 <0.0001
			Crop yield	0.55 <0.0001	0.45 <0.0001	0.19 <0.0001
				Potential crop yield	0.28 <0.0001	0.06 <0.0001
					Species richness	0.52 <0.0001

C.3. Trade-offs among indicators varying with maize parameters

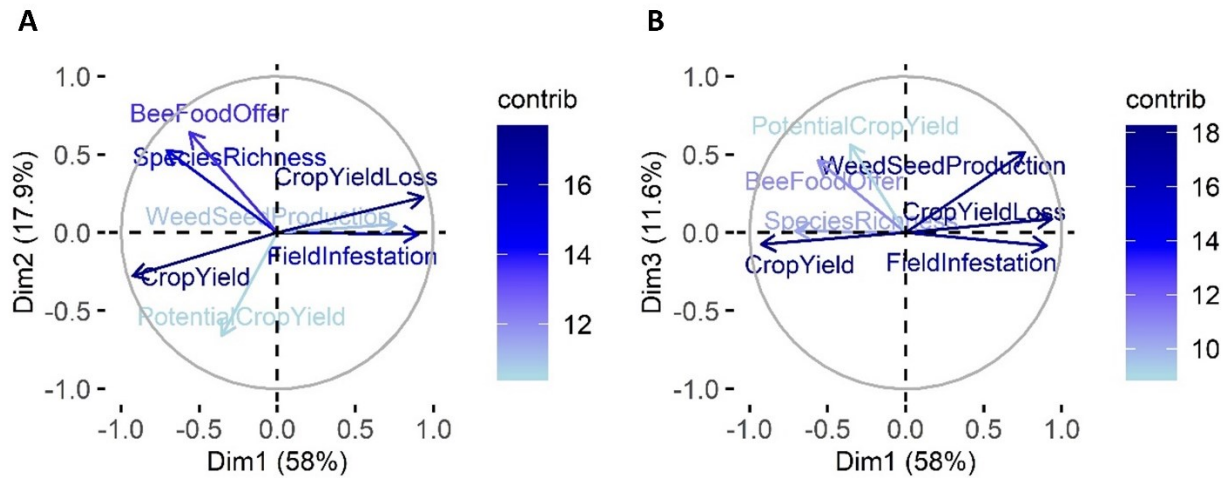


Figure S7: Correlations circles of PCA results with yield indicators (actual and potential), weed harmfulness (field infestation, weed seed production, crop yield loss due to weeds) and biodiversity indicators (bee food offer, species richness) varying with maize parameters related to nitrogen nutrition (A) axis 1 and 2 and (B) axis 1 and 3. The darker the colour of the arrow, the higher the indicator contributed to the axis. Long arrows indicated indicators that were well represented.

Table S12: Pearson correlations (in bold) among yield indicators or weed-impact indicators varying with maize parameters related to nitrogen nutrition. P-value of the correlations are indicated. Cells were colored from dark blue (high negative correlations between -1 and -0.8) to dark red (high positive correlations between 0.8 and 1).

	Field infestation	Crop yield loss	Crop yield	Potential crop yield	Species richness	Bee food offer
Weed seed production	0.56 <0.0001	0.68 <0.0001	-0.68 <0.0001	-0.14 <0.0001	-0.58 <0.0001	-0.17 <0.0001
Field infestation		0.84 <0.0001	-0.83 <0.0001	-0.27 <0.0001	-0.54 <0.0001	-0.54 <0.0001
Crop yield loss			-0.99 <0.0001	-0.36 <0.0001	-0.47 <0.0001	-0.36 <0.0001
Crop yield				0.40 <0.0001	0.45 <0.0001	0.33 <0.0001
Potential crop yield					0.05 0.0011	0.01 0.6343
Species richness						0.65 <0.0001

D. RLQ analysis at the annual scale

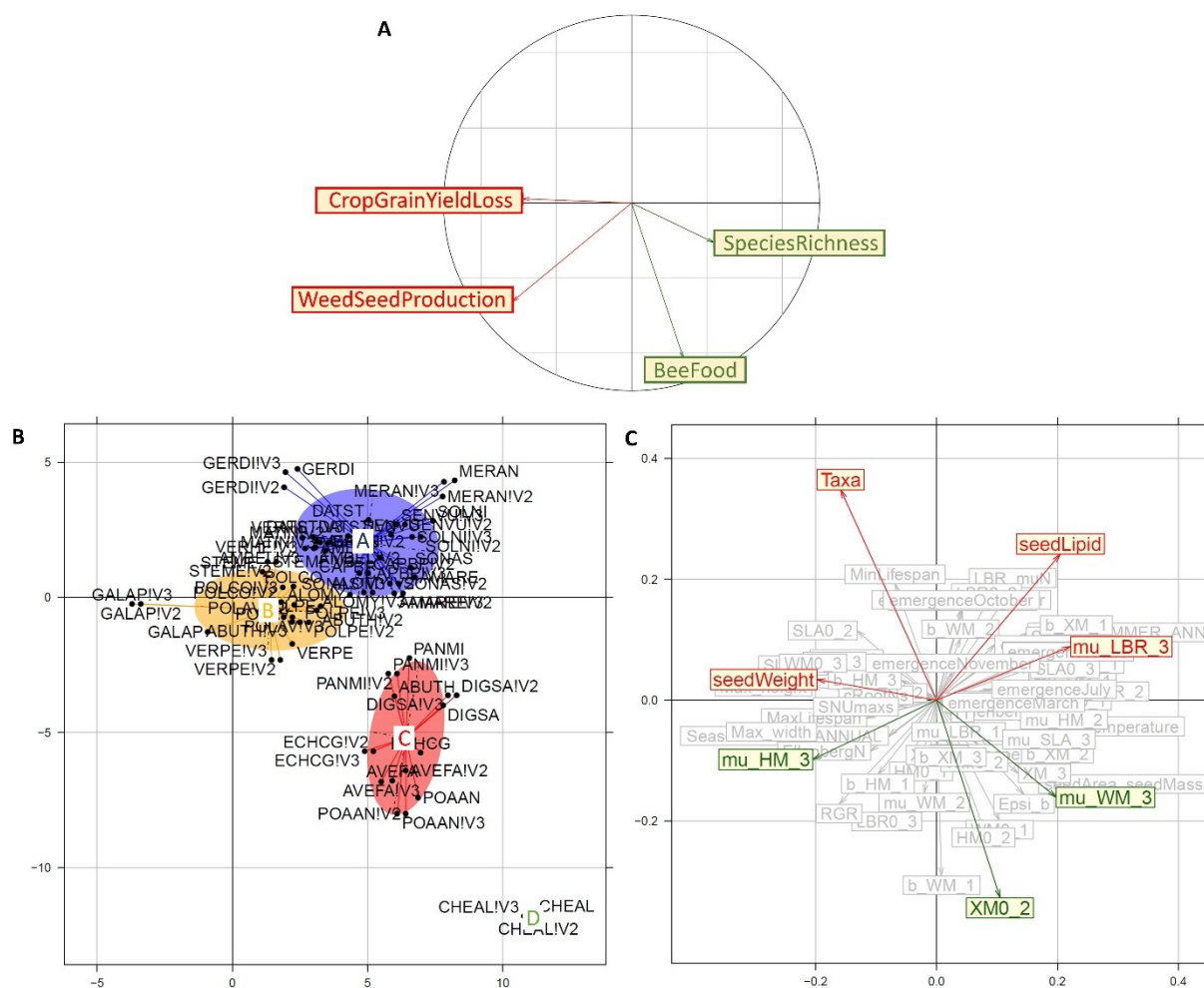


Figure S8: Weed species (in EPPO codes) and species parameters that explain weed harmfulness and biodiversity at the annual scale, irrespective of cropping systems. Synthetic representation of the RLQ results with weed annual harmfulness and biodiversity indicators (matrix R), annual weed plant density (matrix L) in simulated fields and parameters characterizing weed species (matrix Q). (A) Weed harmfulness and biodiversity with correlation circle, (B) Weed species, clustered into groups, following a Ward ascendant hierarchy classification; species that had the highest densities in the simulations are far from the center, (C) species parameters, with those positively (in green) or negatively (in red) correlated to indicators; parameters in gray are not significantly correlated to weed harmfulness based on fourth-corner analysis. For the meaning of species parameters, see Table 25 and Table S9.

Annexe 4. Matériel supplémentaire Volet 3 – Chapitre 6

Table S13 : Les trois paramètres clés liés à la nutrition azotée (N) de la variété de maïs utilisée pour l'optimisation sur la dose et la date de l'apport azoté. Cette variété correspond à la variété V1 du Volet 2 avec des valeurs de paramètres moyennes.

Paramètres-clés liés à la nutrition N	Nom	Unité	Valeur	Gamme de variation
Demande en N	cNreq _s	$g_{\text{shoot nitrogen}} \cdot g_{\text{leaf biomass}}^{-1}$	0.0966	[0.03, 0.11]
Efficiencia à prélever N du sol	SNUmax _s	$g_{\text{soil nitrogen}} \cdot g_{\text{root biomass}}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$	0.0491	[0.001, 0.09]
Réponse du SLA au stress N	SLA_muN _s	None	-0.13	[-1.54, 0]

Table S14 : Doses et dates d'apport azoté optimales pour le profil productiviste. L'algorithme des lucioles a trouvé 24 combinaisons optimales de doses et dates d'apport azoté pour maximiser le rendement potentiel et minimiser la perte de rendement (voir aussi Figure 27 et Table 32).

Classe	Perte de rendement (%)	Rendement potentiel (% du plus haut rendement)	Dose apport N (kgN·ha ⁻¹)	Date apport N (nombre de jours après le semis)
Gamme de variation	[-100, 100]	[0, 100]	[0, 400]	[1, 33]
C1	46	98,64	400	29
C1	46	98,67	398	33
C1	47	98,82	397	33
C1	48	98,90	400	33
C1	48	98,99	400	28
C1	49	99,10	394	23
C2	49	99,26	385	6
C2	49	99,44	400	1
C2	50	99,45	387	3
C2	50	99,61	381	7
C3	53	99,63	362	4
C3	54	99,64	347	11
C3	55	99,69	330	7
C3	55	99,69	327	8
C3	58	99,70	299	8
C3	58	99,71	283	8
C3	59	99,73	275	7
C3	59	99,77	274	8
C3	59	99,78	278	8
C4	61	99,80	246	11
C4	61	99,82	249	11
C4	63	99,83	245	7
C4	65	99,84	224	10
C4	70	100,00	179	7

Table S15 : Classes de combinaisons optimales de dose et date d'apport azoté pour le profil « agroécologie ». Les classes ont été formées en fonction des valeurs des indicateurs, de dose (élevée en rouge foncé, faible en rouge clair) et de date (précoce en rouge clair, tardif en rouge foncé) de l'apport azoté. Plus les valeurs d'indicateurs sont proches des objectifs, plus la case est vert foncé.

Classe	Offre trophique pour abeilles (sans unité)	Perte de rendement (%)	Rendement potentiel (% du plus haut rendement)	Dose apport N (kgN·ha ⁻¹)	Date apport N (nombre de jours après le semis)
Gamme de variation	[0, 10]	[-100, 100]	[0, 100]	[0, 400]	[1, 33]
C1	[0.094, 0.101]	[47, 49]	[98.27, 98.89]	[367, 400]	[27, 33]
C2	[0.101, 0.121]	[49, 53]	[98.90, 99.62]	[372, 392]	[1, 7]
C3	[0.104, 0.118]	[54, 60]	[99.56, 99.78]	[268, 342]	[1, 11]
C4	[0.107, 0.120]	[61, 71]	[99.49, 100]	[164, 259]	[1, 11]

Table S16 : Classes de combinaisons optimales de paramètres pour le profil « agroécologie ». Les classes ont été formées en fonction des valeurs des indicateurs et des valeurs de paramètres (élevée en rouge foncé, faible en rouge clair). Plus les valeurs d'indicateurs sont proches des objectifs, plus la case est vert foncé.

Classe	Offre trophique pour abeilles (sans unité)	Perte de rendement (%)	Rendement potentiel (% du plus haut rendement)	Réponse du SLA au stress N SLA_muN _s (sans unité)	Demande en N cNreq _s (g·g ⁻¹)	Efficiencia à prélever N SNUmax _s (g·g ⁻¹ ·jour ⁻¹)
Gamme de variation	[0, 10]	[-100, 100]	[0, 100]	[-1.54, 0]	[0.03, 0.11]	[0.001, 0.09]
C1	[0.107, 0.119]	[38, 46]	[97.39, 99.28]	[-0.49, -0.06]	0.03	[0.02, 0.07]
C2	[0.101, 0.112]	[38, 47]	[99.21, 99.86]	[-0.98, -0.51]	0.03	[0.07, 0.09]
C3	[0.096, 0.109]	[45, 51]	[99.63, 100]	[-1.54, -1.01]	0.03	0.09

Annexe 5. Integrating plant-plant competition for nitrogen into a 3D individual-based model simulating the effects of cropping systems on weed dynamics

Delphine Moreau¹, Olivia Pointurier¹, Laurene Perthame¹, Nicolas Beaudoin², Jean Villerd^{1,3}, Nathalie Colbach¹

¹ Agroécologie, AgroSup Dijon, INRAE, Univ. Bourgogne, Univ. Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon

² Agroimpact, INRAE, Laon, France

³ LAE, INRAE, Université de Lorraine, Vandoeuvre, France

Corresponding author: Delphine Moreau (delphine.moreau@inrae.fr)

INRAE, 17 rue Sully, 21065 Dijon cedex

Tel +3380693669

Fax +3380693262

In revision in Field Crops Research

Highlights

- We complemented a mechanistic cropping system model of crop-weed interactions
- We made it the first one to include competition for nitrogen, in addition to light
- With only a few new parameters, simulations were consistent with previous knowledge
- We illustrate the role of this model to analyze crop-weed interactions in the field
- We show its potential as a tool to design biological weed management strategies

Abstract

Promoting biological weed regulation via competition for resources requires better understanding the functioning of heterogeneous canopies in nitrogen-deficient situations. Mechanistic simulation models are powerful tools to reach this goal. Our objective was to integrate plant-plant competition for nitrogen into the preexisting FLORSYS model simulating the effects of cropping systems on weed dynamics and crop production. The formalisms were either created or inspired from other models and adapted to make them compatible with the individual-based representation of FLORSYS. Plant nitrogen uptake was simulated by confronting plant nitrogen demand (driven by shoot growth) to plant nitrogen supply (depending on root characteristics, soil-nitrogen availability and the presence of neighboring plants with roots in the same soil zone). A nitrogen stress index allowed accounting for the impact of plant nitrogen nutrition on plant photosynthesis, biomass allocation and morphology. The new formalisms consisted of only seven parameters. Despite simplifying hypotheses in formalisms, predictions were in good agreement with knowledge on canopy functioning and crop-weed interactions. We provide the first mechanistic cropping system model focusing on weeds that simulates plant-plant competition for nitrogen. It will be useful to understand the role of nitrogen in crop-weed interactions and identify agroecological management strategies promoting weed regulation by competition.

Keywords: weed, nitrogen, competition, model, cropping system, biological regulation

1. Introduction

Weeds can greatly reduce yields and harvest quality, mainly by competing with the crops for resources (Oerke, 2006). That is the reason (together with their high efficiency) why herbicides generally play a key role for ensuring crop production in conventional cropping systems. However, reducing the use of herbicides has become necessary in view of their harmfulness for the environment and public health (www.ifen.fr). In this context, promoting biological weed regulation by shifting resource availability and use from weed to crop may provide an option for a more sustainable weed management (Petit et al., 2018). Light is generally the main resource for which crops and weeds compete in conventional cropping systems (Wilson and Tilman, 1993; Perry et al., 2003). But, the use of mineral nitrogen fertilizers should be decreased to limit their negative environmental impacts (Swarbreck et al., 2019). Therefore, competition for nitrogen may play a greater role and better managing crop-weed competition for nitrogen may become crucial to maintain crop yield and quality.

To date, it remains largely unknown how to drive crop-weed competition for nitrogen in order to promote crop vs. weed growth in agricultural fields. Since the 2000s, several studies have suggested that decreasing mineral nitrogen fertilization disadvantages the growth of the weeds more than the growth of the crops and thus makes weed management easier (Ditomaso, 1995; Iqbal and Wright, 1997; Tilman et al., 1999; Van Delden et al., 2002; Blackshaw et al., 2003; Berger et al., 2007; Blackshaw and Brandt, 2008). However, studies supporting this hypothesis are scarce. Most of them show either that weeds become more difficult to manage when soil nitrogen availability is low (Jornsgard et al., 1996; Evans et al., 2003), or that crop-weed dynamics are little affected by nitrogen fertilization (Wells, 1979; Andersson and Milberg, 1998; Swanton et al., 1999). Other studies, such as Angonin et al. (1996), pointed out that the date of nitrogen application can affect crop-weed competition.

Managing crop-weed competition for nitrogen in order to promote biological weed regulation requires to consider the different components of the agroecosystem: the diversity of the management techniques affecting weed dynamics, the interactions among these techniques and with pedoclimate, the diversity of the biophysical processes affecting competition for nitrogen (e.g. soil nitrogen cycle, competition for light), the characteristics and diversity of the weed flora, and the long time-step resulting from the persistence of the weed seed bank in the soil. To cope with this complexity, using a simulation model quantifying the effects of cropping systems on weed and crop dynamics is essential. In particular, mechanistic (i.e. process-based) models are useful to synthesize existing knowledge, identify knowledge gaps, explore prospective scenarios in different contexts in the long term, and design new cropping systems (Colbach, 2010; Renton and Chauhan, 2017).

Simulating crop-weed competition requires an individual-based representation of the crop-weed community, i.e. each individual plant (either weed or crop) should be represented. Indeed, resource acquisition and use by individual plants in multispecies canopies greatly vary according to their local environment (which may be modified by neighboring plants) and their traits (e.g. emergence timing, plant size and growth rate) (Berger et al., 2013; Renton and Chauhan, 2017). As a consequence, a few large weed plants within the weed community are often responsible for the majority of the weed resource capture and weed seed production (e.g. Brainard and Bellinder, 2004). To our knowledge, COMPETE is the only individual-based mechanistic model representing crop-weed competition for nitrogen (Berger et al., 2013). However, this model focuses on only one weed and one crop species, while the weed floras in fields generally include dozens of interacting plant species (Fried et al., 2008). Moreover, this model does not represent the effects of cropping systems on weed dynamics, which severely

restricts its relevance as decision support to manage crop-weed competition. Among the existing models simulating weed dynamics (Holst et al., 2007; Renton and Chauhan, 2017), FLORSYS is, to our knowledge, the only individual-based model quantifying the effects of cropping systems (crop succession, cultural techniques in terms of tools, options and dates) on the dynamics of multispecies weed floras with a daily time-step, in interaction with pedoclimatic conditions (Gardarin et al., 2012; Munier-Jolain et al., 2013; Colbach *et al.* 2014b; Munier-Jolain et al., 2014; Pointurier et al., submitted). This model is already being used to evaluate and design sustainable weed management strategies (Colbach et al., 2017; Colbach and Cordeau, 2018; Van Inghelandt et al., 2019). However, it currently only considers crop-weed competition for light, assuming that nitrogen resources are sufficient to sustain both crop and weed requirements. So, as such, this model cannot be used as a tool to manage crop-weed competition for nitrogen.

To deal with this issue, the objectives of the present study were (1) to develop new formalisms to integrate plant-plant competition for nitrogen into the preexisting FLORSYS model, (2) to illustrate, with examples of simulations, the functioning of the new version of the model and (3) to discuss how to use the model for designing more sustainable cropping systems. Including crop-weed competition for nitrogen into FLORSYS will provide knowledge and tools to understand and manage heterogeneous canopies in nitrogen-deficient situations and to promote the biological regulations of weeds via competition.

2. Material and methods

2.1. The current FLORSYS structure

The input variables of FLORSYS consist of (1) a description of the simulated field (daily weather, latitude and soil characteristics); (2) all the crops and management operations in the field, with dates, tools and options; and (3) the initial weed seed bank, which is either measured on soil samples or estimated from regional flora assessments (Colbach et al., 2016). FLORSYS comprises a submodel from STICS to predict soil climate (Brisson et al., 1998) and another from DECIBLE to predict soil structure (Chatelin et al., 2005). The FLORSYS input variables as well as the soil state variables predicted by the two connected models influence the annual life cycle of annual weeds and crops, with a daily time-step. Details are available in previous papers (Gardarin et al., 2012; Colbach et al., 2014a; Colbach et al., 2014b; Pagès et al., 2020; Pointurier et al., submitted).

FLORSYS simulates the multispecies crop-weed canopy in 3D, with an individual-based representation of each crop and weed plant. The development and growth of each plant are predicted at a daily time-step, as a function of daily weather and cropping techniques. Crop and weed emergence is predicted as a function of soil temperature, water and structure as well as seasonal dormancy and seed depth. Crop plant location on the 3D field map depends on the sowing pattern whereas weeds are placed randomly in patches. Plant phenology is described by successive life-stages (cotyledon stage, plantlet, vegetative, flowering onset, maturity onset, death) and depends on temperature and emergence season. At plant maturity, the newly produced weed seeds are added to the soil seed bank and crop grain seeds are harvested. Aboveground plant part is described as a cylinder with plant leaf area distributed according to plant height. The canopy is discretized with voxels (i.e. cubic volume cells), and light trickles along successive voxel layers, depending on the leaf area inside. Plant growth is driven by the intercepted light and temperature; shading modifies plant morphology whereas frost reduces biomass and destroys plants. Part of the newly produced biomass is attributed to the

belowground plant part which is described as a cylinder sitting on top a spilled cone with root biomass distributed in the soil profile (Pagès et al., 2020; Pointurier et al., submitted).

All the processes underlying plant functioning are described in FLORSYS by a series of species parameters. These parameters correspond to plant traits, with values depending on the species. FLORSYS parameters for all these processes are currently available for 32 arable crop species and for 30 frequent weed species covering the main ecological niches of temperate European cropping systems (Fried et al., 2009).

In this model, all state variables are available as output variables. In addition, the detailed outputs are translated into indicators of crop production, weed harmfulness for production and weed benefits for biodiversity and the environment to facilitate cropping-system evaluation (Mézière et al., 2015).

2.2. The principles of introducing plant nitrogen nutrition and competition into FLORSYS

Soil-nitrogen availability is a major driver of root nitrogen uptake, with consequences on plant growth rate and allocation to aboveground vs. belowground compartments (Chapin, 1980; Radin, 1983; Poorter et al., 1995). Soil-nitrogen availability may also affect plant root architecture (Jeudy et al., 2016), but this effect is mainly mediated by the effect of nitrogen on biomass allocation to roots (Brun et al., 2010; Moreau et al., 2017). Thus, plant nitrogen nutrition was introduced into FLORSYS only by modifying the plant growth submodel (Figure 1) simulating biomass production and allocation (to leaves, roots, stems and reproductive organs) (Colbach et al., 2014a; Colbach et al., 2014b; Pointurier et al., submitted). Our objective was to integrate into this submodel both plant nitrogen uptake and the effects of plant nitrogen nutrition on biomass production (i.e. photosynthesis) and allocation (Figure 1).

The new formalisms were anchored to pre-existing FLORSYS variables (Figure 1). Some were created but most of them were inspired from pre-existing models (Spitters, 1989; Graf et al., 1990; Debaeke et al., 1997; Brisson et al., 1998; Jeuffroy and Recous, 1999; Soussana et al., 2012; Berger et al., 2013; Louarn et al., 2016; Louarn and Faverjon, 2018). As most of these models are population-based models, their formalisms were adapted whenever necessary in order to make them compatible with the individual-based representation of FLORSYS.

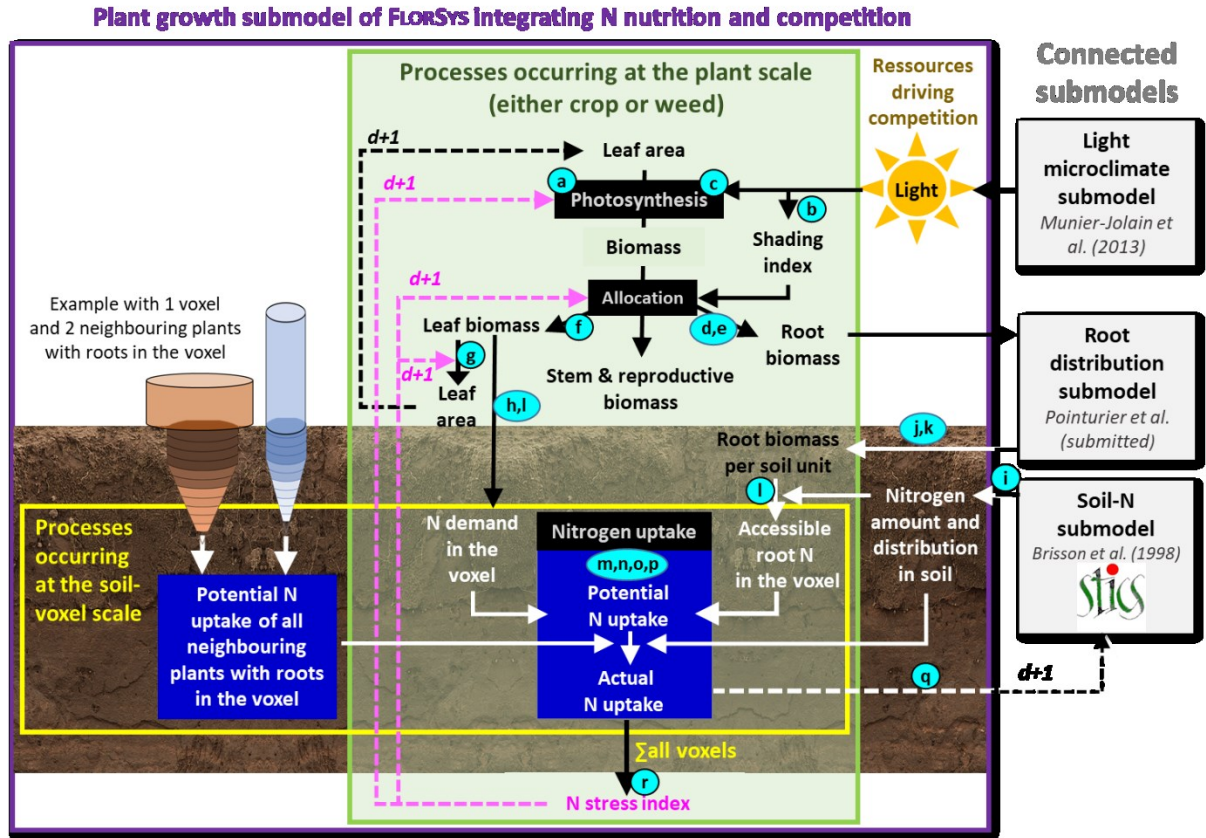


Figure 1: Overview of the new plant growth submodel of FLORSYS integrating both light and nitrogen (N) competition. Only key variables are shown. The processes are modelled individually for each plant (either weed or crop). The processes modelled at the soil-voxel level (for each voxel occupied by the plant) are in the yellow rectangle. Letters on a light blue background refer to the modelling steps of Table 2. Nitrogen nutrition variables (in white and pink) are connected to the original FLORSYS variables of the submodel (in black). Dotted lines indicate how the daily time step is integrated. Pink lines focus on the effect of plant nitrogen stress on key processes and variables. Key related submodels are in grey rectangles. Competition for nitrogen among neighboring plants occurs at the voxel level. It results from the confrontation between (1) nitrogen availability in the voxel and (2) the potential nitrogen uptake of all plants with roots in the voxel.

2.3. Simulation plan

Simulations were run using the new FLORSYS version including nitrogen competition with a twofold objective: (a) to test whether conclusions provided by simulation data were in agreement with previous knowledge, and (b) to illustrate the potentialities of the model as a tool to understand nitrogen dynamics in a complex system.

For that purpose, three series of simulation were run (Table 1). In accordance with objective (a), simulation series #1 aimed at determining whether modelling nitrogen-related processes at the individual plant scale in FLORSYS allowed accounting for an emergent property occurring at the canopy level, i.e. the critical nitrogen dilution curve (Greenwood et al., 1990; Justes et al., 1994). In homogeneous crop canopies, shoot nitrogen concentration progressively declines with increasing shoot biomass, even when crop nitrogen nutrition is optimal (due to a decrease in the leaf/stem ratio with plant growth and to nitrogen remobilisation from shaded to

illuminated leaves of the canopy) (Gastal and Lemaire, 2002). The parameters of the nitrogen dilution curve (determined at optimal crop nitrogen nutrition) are known to be stable across field conditions for a given species (Gastal and Lemaire, 2002). So, simulation series #1 determined whether the FLORSYS model was able to account for this dilution of nitrogen in shoot biomass at the crop canopy level.

[Due to the big size of most tables, all the Tables from 1 to 6 are at the end of the document]

In accordance with objective (b), simulation series #2 aimed at illustrating how the model can be used to discriminate the effects of nitrogen competition from those of light competition in crop-weed interactions in the field.

Simulation series #1 lasted for one cultural season and combined two factors (Table 1), the crop species (wheat *Triticum aestivum*, rape *Brassica napus*, barley *Hordeum vulgare*, maize *Zea mays*, or pea *Pisum sativum*) and nitrogen fertilizer dose (except pea which was not fertilized) chosen to ensure situations without plant nitrogen stress ($-0.1 < N_{\text{stress}} < 0.1$). Simulations were run with the version of FLORSYS with nitrogen competition but without weeds in order to simulate pure-stand crop canopies.

Simulation series #2 also lasted for one cultural season and combined three factors (Table 1): the crop species (wheat or pea), nitrogen fertilizer dose (0%, 50% and 100%, except pea which was not fertilized) chosen to analyze the consequences of soil-nitrogen availability on crop-weed competition, and presence or absence of nitrogen competition. The latter was achieved by using either the new FLORSYS version including both light and nitrogen competition, or the previous one without nitrogen-competition formalisms.

All simulated scenarios were based on real cropping systems with typical soil and weather characteristics from the Burgundy region in France. The simulations including weeds (series #2) started with a soil weed seed bank typically found after a winter wheat (obtained by running a preliminary one-year-long simulation with winter wheat and Burgundy pedoclimate). Each scenario was repeated ten times with ten weather repetitions, each repetition consisting of years randomly chosen in the Burgundy weather database.

3. Results

3.1. Integrating nitrogen nutrition into FLORSYS

The following subsections describe in detail the FLORSYS plant-growth submodel, focusing on the changes needed to include nitrogen nutrition (Figure 1). The daily equations are detailed in Table 2, parameters in Table 3 and variables in Table 4 and Table 5.

3.1.1. 3D plant and soil representation

In accordance with other nitrogen-competition models (e.g. Louarn et al., 2016), the FLORSYS soil was divided into voxels whose edge size (e.g. 10 cm) is chosen by the model user at the onset of a simulation. Each plant's root system is represented as a cylinder on top of a spilled cone and its root biomass is distributed over successive voxel layers (Figure 2). In parallel, soil-nitrogen concentration is determined per voxel. Competition for nitrogen occurs when the roots

of neighbouring plants share a common voxel whose available nitrogen is insufficient to meet the demands of all the plants (Figure 2).

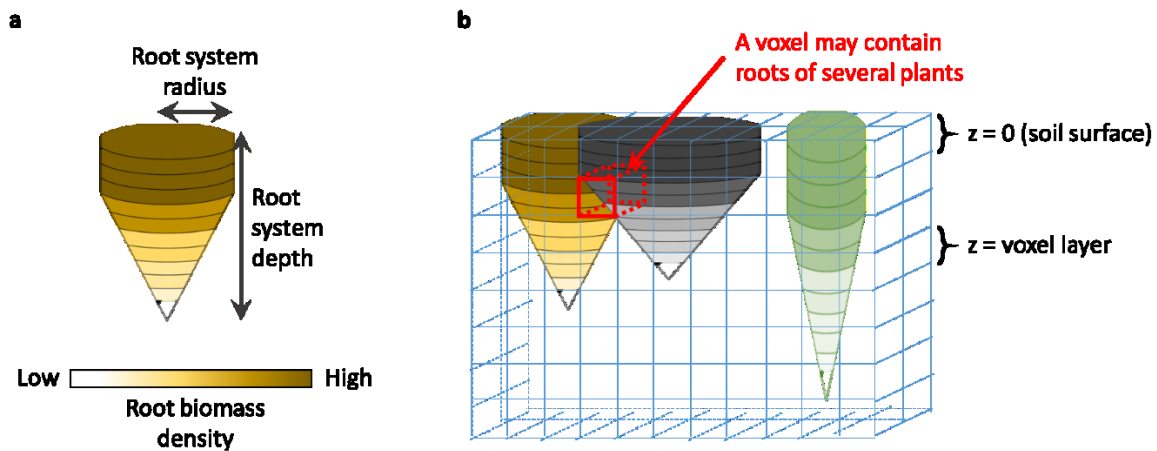


Figure 2: Representation of belowground interactions among plants in FLORSYS. (a) Each plant's root system is represented in 3D as a cylinder sitting on top a spilled cone with root biomass distributed along soil layers. (b) The soil is represented in 3D and discretised in voxels. A voxel may contain roots from several neighbouring plants. Competition for nitrogen occurs at the voxel level, when the amount of nitrogen available is lower than the requirements of all the plants with roots in the voxel.

Soil-nitrogen concentration is predicted by the STICS soil submodel (Brisson et al., 1998) which was already linked to FLORSYS (Gardarin et al., 2012) and which was tested and evaluated in a large range of arable temperate conditions (Beaudoin et al., 2008; Coucheney et al., 2015). Note that STICS accounts for the cropping techniques (i.e. nitrogen fertilisation, plant-residue burial etc.) and the biophysical processes (i.e. mineralisation of soil organic matter and organic residues, nitrification, ammonia volatilisation, denitrification and leaching) underlying soil-nitrogen availability. The connexion between FLORSYS and STICS for soil-nitrogen determination is described below (see Section 3.1.9).

3.1.2. Plant initialization

Each newly emerged plant is initialized with eight variables (**Equation 1** of Table 2). Plant growth variables depend on plant species (Colbach et al., 2014a; Pointurier et al., submitted) and plants are assumed to have experienced no shading yet. In the nitrogen version of FLORSYS, plants at emergence are also assumed to have experienced no nitrogen stress (calculated as described in Perthame et al. (2020)⁷): both their aboveground and belowground nitrogen contents are at optimal levels.

3.1.3. Plant respiration

As described in Colbach et al., 2014b and Pointurier et al. (submitted), biomass loss due to respiration depends on yesterday's biomass. Before flowering onset, aboveground biomass loss

⁷ 0

is calculated from leaf and stem biomass whereas belowground biomass loss depends only on root biomass (**Equation 2**) (Colbach et al., 2014a; Pointurier et al., submitted). From flowering onset onwards (i.e. when plants reduce new biomass allocation to roots; Gregory et al., 1995), root biomass was assumed to be remobilized to aboveground part. This remobilization was modelled by charging respiration losses of the whole plant to belowground part only (**Equation 3**). No modifications have been made to simulate respiration in the nitrogen version of FLORSYS.

3.1.4. Plant photosynthesis

Just after emergence, plants are still small and shading is negligible (**Equation 4**). Plant growth is driven by air temperature only (**Equation 5**), considering that light and nitrogen resources are non-limiting. Once shading starts, new plant biomass is calculated from intercepted light and temperature (**Equations 6 and 7**) and added to yesterday's total biomass from which root and above-ground biomass lost by respiration is subtracted (**Equation 8**). In addition, in the nitrogen version of FLORSYS, the more stressed the plant is in terms of nitrogen, the lower its photosynthetic efficiency is (Graf et al., 1990; Brisson et al., 1998) (**Equation 6**). The plant nitrogen stress index is calculated at the end of the preceding day (see Section 3.1.16).

3.1.5. Root biomass

The daily accumulated biomass is shared between the above- and below-ground plant parts (**Equation 9**). As described in Pointurier et al. (submitted), before flowering onset, the proportion of biomass produced during the day that is allocated to roots depends on species as well as total plant biomass, according to an allometric relationship. From flowering onwards, the proportion of biomass allocated to roots decreases until it becomes nil at maturity onset. In the new version of the model, the more stressed the plant is in terms of nitrogen, the more biomass it allocates proportionally to below- versus above-ground plant parts (Chapin, 1980; Berger et al., 2013) (**Equation 9**).

3.1.6. Nitrogen remobilization from below- to above-ground plant parts

In the nitrogen version of FLORSYS, nitrogen can be remobilized from below- to above-ground plant parts when root biomass decreases from one day to another one (due to daily root respiration > daily accumulated root biomass) (**Equation 10**). Remobilisation may occur in case of strong shading, or from flowering onset onwards when plant respiration is supported by belowground parts only, or finally in case of mowing (affecting plant photosynthesis). In all these situations, the amount of nitrogen lost by belowground parts is proportional to biomass loss and entirely attributed to aboveground parts.

3.1.7. Aboveground plant morphology

The aboveground biomass is shared between leaves and other organs (including stems and reproductive organs), depending on the total plant biomass and leaf biomass ratio. As detailed in Colbach et al. (2014b), Munier-Jolain et al. (2014) and Colbach et al. (in revision), the response to shading of leaf biomass ratio (LBR: ratio of leaf to aboveground biomass) varies with the species: some increase the proportion of biomass allocated to leaves (ShadeEffect > 1), others decrease it (ShadeEffect < 1) (**Equation 11**). In the nitrogen version of FLORSYS, leaf biomass ratio is also made to respond to nitrogen stress, using the same principle (NstressEffect

in **Equation 11**). If both shading and nitrogen stresses have the same effect (i.e. either both stress effects are > 1 or both are < 1), then the strongest effect is kept (i.e. respectively the maximum or the minimum of the two effects) (**Equation 12**). If nitrogen stress and shading affect a morphological variable in opposite directions (i.e. one is > 1 and the other is < 1), both effects are multiplied so that the effect of one stress partially cancels out the effect of the other (**Equation 12**). The combined effect of nitrogen stress and shading is then applied to the leaf biomass ratio that the plant would have had in optimal conditions (**Equation 13**), allowing to determine the leaf biomass (**Equation 14**). The same principle is applied to calculate the specific leaf area (SLA: ratio of plant leaf area to biomass) that determines leaf area expansion (**Equations 15-18**). All this allows to account for the response of both leaf biomass allocation and plant leaf area to nitrogen nutrition (Poorter et al., 1995), in interaction with shading.

3.1.8. Plant nitrogen demand

In the new version of FLORSYS, plant nitrogen uptake is predicted from the confrontation between plant nitrogen demand and supply, as for most plant nitrogen models (Spitters, 1989; Graf et al., 1990; Debaeke et al., 1997; Brisson et al., 1998; Jeuffroy and Recous, 1999). Plant nitrogen demand is determined by the demand of both above- and belowground plant parts (**Equation 22**). In accordance with Perthame et al. (2020), plant leaf biomass is the driver of aboveground nitrogen demand (**Equation 19**). As detailed in **Supplementary material 3**, belowground nitrogen demand is determined by plant root biomass and nitrogen stress index (see Section 3.1.16) (**Equation 20**), assuming that the more nitrogen-stressed a plant is, the lower is the nitrogen concentration of belowground parts (Strullu et al., 2014). From the beginning of seed filling (corresponding to the stage ‘maturity onset’ in FLORSYS), plant nitrogen demand is considered to be nil (**Equation 21**), in agreement with the low soil-nitrogen uptake generally taken up by plants from this stage (Waldren and Flowerday, 1979; Rossato et al., 2001).

3.1.9. Nitrogen concentration in soil voxels at the beginning of the day

In the nitrogen version of FLORSYS, in accordance with other models (Soussana et al., 2012; Louarn et al., 2016), plant nitrogen supply is made to depend on both plant root distribution in the soil predicted by FLORSYS (Pointurier et al., submitted) and soil-nitrogen concentration predicted by the STICS model (Brisson et al., 1998). Soil-nitrogen concentration is provided by STICS at the beginning of each simulation day. The STICS soil is divided into 1-cm soil layers while the FLORSYS soil is divided into voxels (**Supplementary material 1**). To make both soil representations compatible, soil-nitrogen concentration is averaged over several 1-cm STICS layers to correspond to one FLORSYS voxel layer (e.g. ten 1-cm soil layers of STICS if the soil-voxel edge size in FLORSYS is 10 cm) (**Equation 23**). Note that the soil-nitrogen concentration at the beginning of each day is the same in all the voxels located at the same depth (i.e. of a voxel layer).

3.1.10. Root system width and root biomass per voxel at depth z

As described in Pointurier et al. (submitted), the width of the root system is determined for each plant and for each soil layer. The nitrogen version of FLORSYS determines how many voxels are occupied by the plant's roots depending on the voxel depth (**Equations 24 and 25**). Following the principles of Pointurier et al. (submitted), root biomass is distributed for each plant among the voxels occupied by roots in order to determine root biomass density (i.e. root biomass per voxel) (**Equation 26**). Note that, for a given plant, root biomass density is the same for all the voxels that are on the same voxel layer.

3.1.11. Distribution of plant nitrogen demand among soil voxels

Similarly to Louarn and Faverjon (2018), plant nitrogen demand in the nitrogen version of FLORSYS is distributed, for each plant, among voxels occupied by roots (i.e. voxels with a root biomass > 0) (**Equation 28**). This distribution is proportional to the amount of soil-nitrogen available to the plant in each voxel, depending on the nitrogen concentration in the voxel (see Section 3.1.9) and the root nitrogen uptake capacity (**Equation 27**).

3.1.12. Plant nitrogen uptake

In the nitrogen version of FLORSYS, plant nitrogen uptake is determined at the voxel level where competition may occur (Figure 2), in accordance with Louarn and Faverjon (2018). For each plant, nitrogen uptake is estimated with two steps. First, the potential nitrogen uptake (i.e. nitrogen uptake in the absence of neighbouring plant) is determined for each plant. In each voxel with roots, it depends on both plant nitrogen demand and available soil nitrogen (see Section 3.1.11) (**Equation 30**). Then, actual nitrogen uptake is determined for each plant. For that purpose, for each voxel, the potential nitrogen uptake summed over all the plants with roots inside the voxel is compared to the voxel nitrogen concentration:

- If there is enough nitrogen in the voxel, all the plants meet their nitrogen requirements (**Equation 31**). The amount of nitrogen remaining in the voxel afterwards (superfluous nitrogen in **Equation 35**) may then be used to compensate insufficient nitrogen uptake in other voxels for some plants (see Section 3.1.13);
- Otherwise, within-voxel competition occurs. Nitrogen in the voxel is distributed among plants proportionally to their potential nitrogen uptake (see above) (**Equation 32-33**) in accordance with other models (Soussana et al., 2012). The amount of nitrogen missing to each plant to meet its requirements is determined (**Equation 34**). It may be partially or totally fulfilled with nitrogen remaining in other voxels explored by the plant roots (see Section 3.1.13). Note that the amount of nitrogen missing to meet plant requirements is reset at 0 at the beginning of each day (**Equation 1**).

3.1.13. Compensation for missing nitrogen

To account for plant adaptation to the spatial heterogeneity in soil-nitrogen availability (Lainé et al., 1998), we introduced into FLORSYS the possibility for plants to compensate for missing nitrogen. Indeed, if nitrogen remains in a voxel after the nitrogen uptake described above (see Section 3.1.12), plants with roots in this voxel which could not fulfil their nitrogen requirements in previous voxels (missingN > 0 in **Equation 34**) can compensate immediately by taking up more nitrogen in the voxel (**Equation 36**), leading to a second loop in the algorithm. To be noted that compensation occurs successively, one voxel after another.

The formalisation of compensation for missing nitrogen is similar to that used for plant nitrogen uptake (Section 3.1.12). First, independently for each plant in the voxel where nitrogen remains, the potential compensation is determined (**Equation 37**). Then, for all the unsatisfied plants with roots in this voxel, the actual compensation is determined (**Equation 38**). After compensation, the amount of nitrogen still missing to plants is recorded (**Equation 39**), so that it can be compensated in following voxels.

3.1.14. Nitrogen in plants after uptake

In the nitrogen version of FLORSYS, the amount of nitrogen in plants after uptake depends on both the amount of nitrogen in the plant at the preceding day and the integration over all the voxels of the amount of nitrogen taken up during the current day (**Equation 41**). The amount of nitrogen taken up is then distributed between above- and below-ground plant parts proportionally to the nitrogen demand of each plant part (**Equation 42**).

During plant establishment and early growth, seed reserves contribute to fulfil plant nitrogen requirement (Fayaud et al., 2014). To account for this process, missing nitrogen is compensated when plant nitrogen uptake is lower than plant nitrogen demand, for each day from plant emergence to the end of the plantlet stage (**Equation 40**).

Nitrogen uptake becomes generally negligible from the beginning of seed filling (Waldren and Flowerday, 1979; Rossato et al., 2001). To account for this effect, the total amount of nitrogen in the plant remains constant from the stage ‘maturity onset’ in FLORSYS (**Equation 43**).

3.1.15. Nitrogen concentration in soil voxels and layers at the end of the day

At the end of the day, the remaining soil nitrogen concentration is averaged over all the voxels at the same depth (i.e. in a voxel layer) (**Equation 44**). The nitrogen concentration is then determined for each 1-cm soil layer to be provided to the STICS model (**Equation 45**) (**Supplementary material 1**).

3.1.16. Plant nitrogen stress index

Similarly to several models simulating the effects of nitrogen uptake on plant growth (Graf et al., 1990; Debaeke et al., 1997; Brisson et al., 1998; Louarn and Faverjon, 2018), a nitrogen stress index is calculated each day for each plant, in order to quantify the degree of fulfilment of its nitrogen requirement (**Equation 46**). It is based on the amount of aboveground nitrogen per unit leaf biomass (Perthame et al., 2020). It takes values close to 0 for plants with an optimal nitrogen nutrition to sustain growth. It increases with the intensity of nitrogen stress (up to 1) and decreases with nitrogen excess (negative values). The nitrogen-stress-index value is used the following day to modulate plant photosynthesis, biomass allocation to above- vs. belowground plant parts, and aboveground plant morphology (Sections 3.1.4, 3.1.5 and 3.1.7) (Figure 1). This allows to reflect, for example, that both photosynthesis and biomass allocation to the aboveground (vs. belowground) part decrease with increasing plant nitrogen stress (Brouwer, 1962; Chapin, 1980). Note that from the beginning of seed filling (corresponding to ‘maturity onset’ in FLORSYS), i.e. when plant nitrogen uptake stops (see Section 3.1.8), the value of plant nitrogen stress index remains constant until the end of plant cycle (**Equation 47**). This is the end of the daily nitrogen loop.

3.2. The particular case of legume species

Two specificities of the nitrogen nutrition of legume species are integrated into the nitrogen version of FLORSYS. First, their ability to symbiotically fix atmospheric dinitrogen is indirectly taken into account, considering that nitrogen-fixing legume plants always fulfil their nitrogen requirement, whatever the amount of mineral nitrogen they take up (**Equation 41**). Legume plants are considered to be able to fix dinitrogen (**Equation 29**) after a time lag (represented by

Dminfix in Table 3) which is necessary to establish an effective symbiosis with *Rhizobium* bacteria (Moreau et al., 2008). Second, the lower competitiveness of nitrogen-fixing legume plants (Corre-Hellou et al., 2006; Corre-Hellou et al., 2007) is taken into consideration when within-voxel competition for nitrogen occurs. In this situation, nitrogen-fixing legume plants can take up mineral nitrogen only if nitrogen remains in the voxel after uptake by the other plants (**Equations 31-33**). Moreover, nitrogen-fixing legume plants cannot compensate for missing nitrogen (see Section 3.1.13).

3.3. Occasional processes

Two main processes affecting plant and soil nitrogen may occur occasionally (Table 6).

3.3.1. Plant nitrogen loss

Outside the nitrogen loop, occasional events (e.g. frost, strong shading or mowing) may occur, resulting in plant biomass loss. In this case, the amount of nitrogen of the affected (above- and/or below-ground) compartment is reduced proportionally to biomass loss (**Equations 48**).

3.3.2. Crop nitrogen return to soil

Some cultural operations may cause crop biomass and therefore nitrogen return to soil. These operations are mowing (including shredding), harvest, tillage (except rolling), mechanical weeding and herbicide application (if the herbicide spectrum includes the current crop). The biomass returning to soil (**Equation 49**) is converted into nitrogen and carbon using parameters of the STICS model.

3.4. Integrating the effects of pedoclimate and management practices

The pedoclimate inputs relevant for FLORSYS to simulate plant nitrogen nutrition and for STICS to predict soil-nitrogen availability are soil texture and structure, organic soil nitrogen concentration, daily temperature, ETP, precipitation, radiation.... The main cropping system components relevant for plant-plant competition for nitrogen in FLORSYS not only include nitrogen fertilisation techniques (date, dose, type of fertilizer) but also any technique influencing crop and weed emergence and growth.

3.5. Parameterizing a range of crop and weed species

Seven parameters need to be estimated to run the nitrogen submodel of FLORSYS (in red bold in Table 3). Six of them are species-dependent (i.e. all of them except rN which is a non-specific parameter accounting for the effect of plant nitrogen stress on biomass allocation to roots) (Pointurier et al., submitted). The species-dependent parameters were estimated from data available in the literature or from specific experiments (see the references in Table 3). At present, they were estimated only for a limited number of weed and crop species (**Supplementary material 4**). Rules based on species similarity were established to estimate parameter values for species for which no experimental data could be found (e.g. species A behaves like species B for process X) (**Supplementary material 4**).

3.6. Output variables

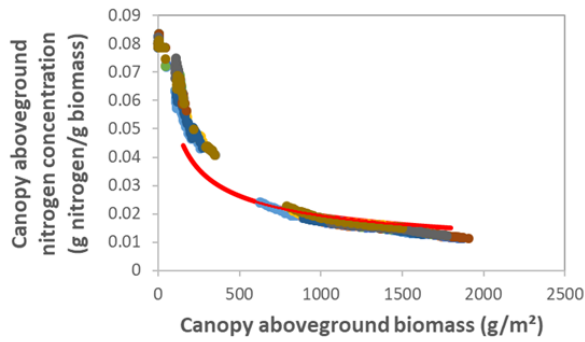
The main output variables of the plant growth submodel are plant densities and biomass (discriminating roots, seeds and remaining) per day, m² and species (Colbach et al., 2014b; Pointurier, 2019). With the nitrogen integration into FLORSYS, the new outputs variables are (1) for each day of the simulation, the amount of nitrogen per soil layer and (2) for each day of the simulation and each plant species (either crop or weed), the amount of nitrogen and the nitrogen stress index. If needed, variables can also be accessed for each individual plant.

3.7. Examples of simulation

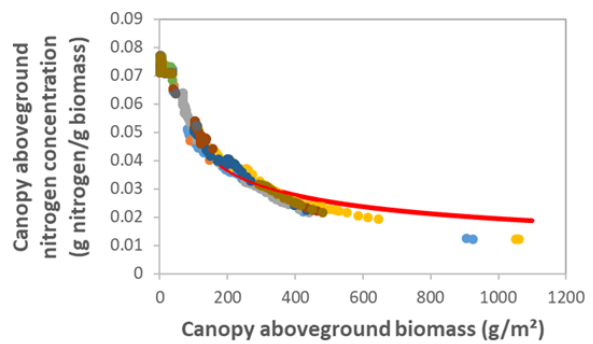
3.7.1. *Does FLORSYS account for nitrogen dilution in biomass at the canopy level (simulation series#1)?*

For each simulated crop species, shoot nitrogen concentration decreased progressively with increasing shoot canopy biomass during the vegetative growth when crop nitrogen stress was close to nil (Figure 3). For wheat, barley and, to a lesser degree pea, the relationship between shoot nitrogen concentration and biomass was similar for the ten weather repetitions and the simulated curves were close to the dilution curves referenced in the literature (Justes et al., 1994; Zhao, 2014). For the other species, the differences among weather repetitions and the deviations to the published dilution curves were greater.

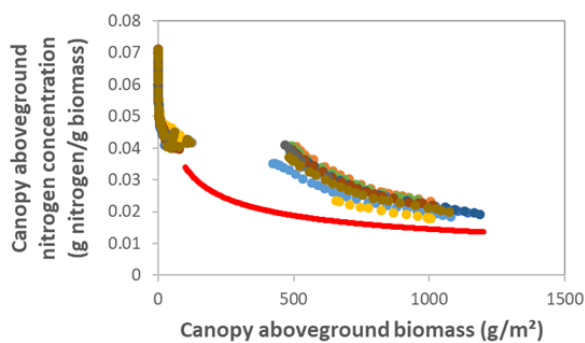
(a) Wheat



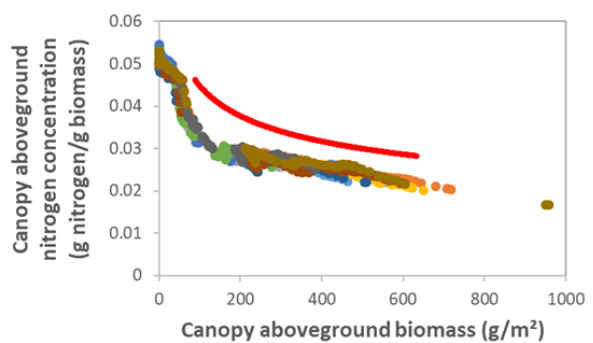
(b) Barley



(c) Maize



(d) Rape



(e) Pea

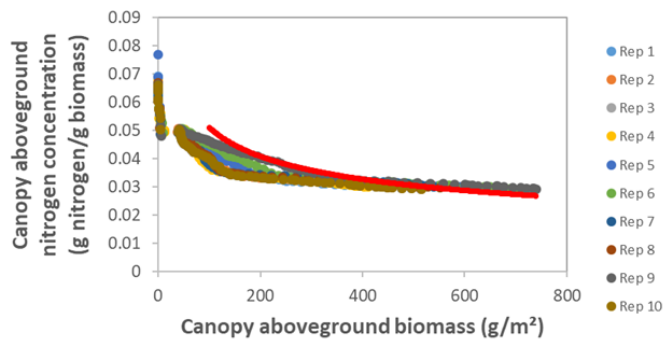


Figure 3: Simulated dilution of nitrogen in aboveground biomass at optimal plant nitrogen nutrition during vegetative stages for five crop species. For each crop species, the ten weather repetitions are shown. Only data until flowering stage and with $-0.1 < N_{stress} < 0.1$ are included. The red curves show the official nitrogen dilution curves (from Justes et al. (1994) for wheat, Zhao (2014) for barley, Plénet and Lemaire (1999) for maize, Colnenne et al. (1998) for rape and Ney et al. (1997) for pea).

3.7.2. Can FLORSYS be used to discriminate the effects of nitrogen versus light competition (simulation series#2)?

For wheat and pea, crop- and total-weed-biomass dynamics were compared using two FLORSYS versions, without vs. with competition for nitrogen.

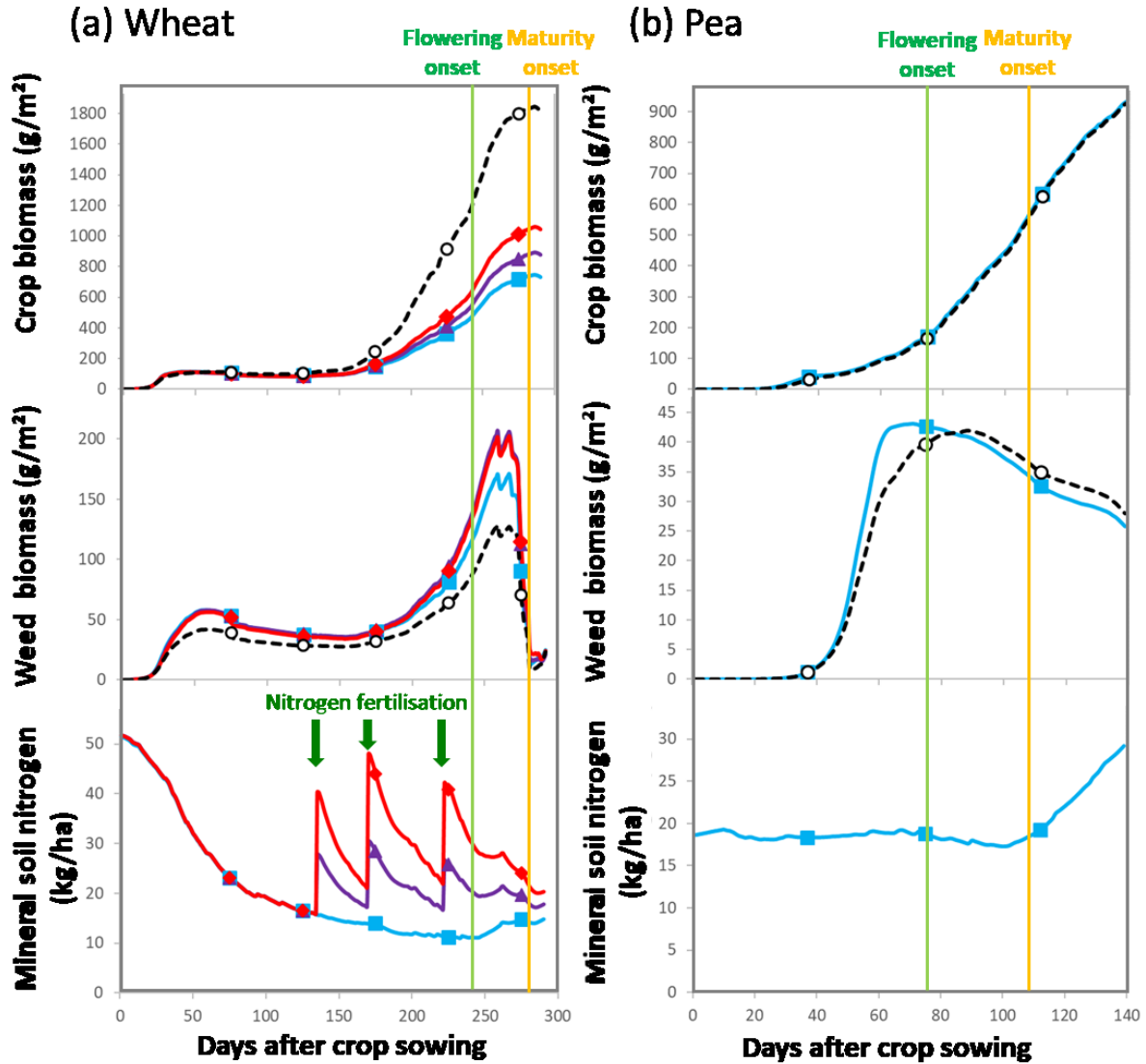


Figure 4: Simulation of crop biomass, weed biomass and soil-mineral nitrogen under different levels of nitrogen competition during (a) wheat and (b) pea growing seasons. Black dashed lines for simulation data without the nitrogen competition submodel. The other lines for simulation data with the nitrogen competition submodel: blue for no nitrogen fertilization, purple for 50% of the nitrogen dose, and red for 100% of the nitrogen dose. Values are averages over 10 weather repetitions.

In wheat, nitrogen competition strongly affected crop and total weed growth (Figure 4.a). On average, including nitrogen competition in FLORSYS reduced wheat biomass by 42 to 60 % just before harvest (depending on the nitrogen fertilization dose). At the peak of weed biomass (corresponding to 259 days after sowing), nitrogen competition increased total weed biomass by 48 to 60 %. When running FLORSYS including nitrogen competition, increasing nitrogen dose from 0 to 50 % of reference dosage promoted both wheat and weed growth. But, further increasing nitrogen dose from 50 to 100 % only promoted wheat growth. Thus, competition for nitrogen globally promoted weed at the expense of wheat growth, and the more the nitrogen dose increased, the more wheat vs. weed growth was promoted. The weed species contribution to total weed biomass varied little with nitrogen fertilizer dose when including nitrogen competition in simulations (data not shown). Differences with situations disregarding nitrogen

competition were minor (Figure 5a): the dominating species were the same, only their proportion varied slightly.

Including nitrogen competition in simulations did not affect pea growth. Weed growth was slightly modified (Figure 4b): the peak of biomass was earlier (17 days) and slightly higher (+ 3 %) with nitrogen competition. Weed flora composition was globally not affected (Figure 5b).

These simulations also allowed checking that the mineral soil nitrogen dynamics were correctly simulated. In wheat, soil nitrogen decreased continuously from crop emergence onwards as crop and weed plants took up nitrogen (Figure 4a). Each time the field was fertilized, soil nitrogen peaked and then decreased again until the next fertilizing operation, with noticeable differences according to the fertilizer dose. Conversely, in pea, soil nitrogen remained stable until 107 days after sowing (Figure 4b): during this phase, pea nitrogen nutrition mainly relied on mineralized soil nitrogen and nitrogen fixation (beginning 36 days after sowing). After 107 days after sowing, corresponding to the onset of pea seed filling, mineral soil nitrogen increased as pea nitrogen demand was nil and organic soil nitrogen was mineralized (**Equation 21** in Table 2).

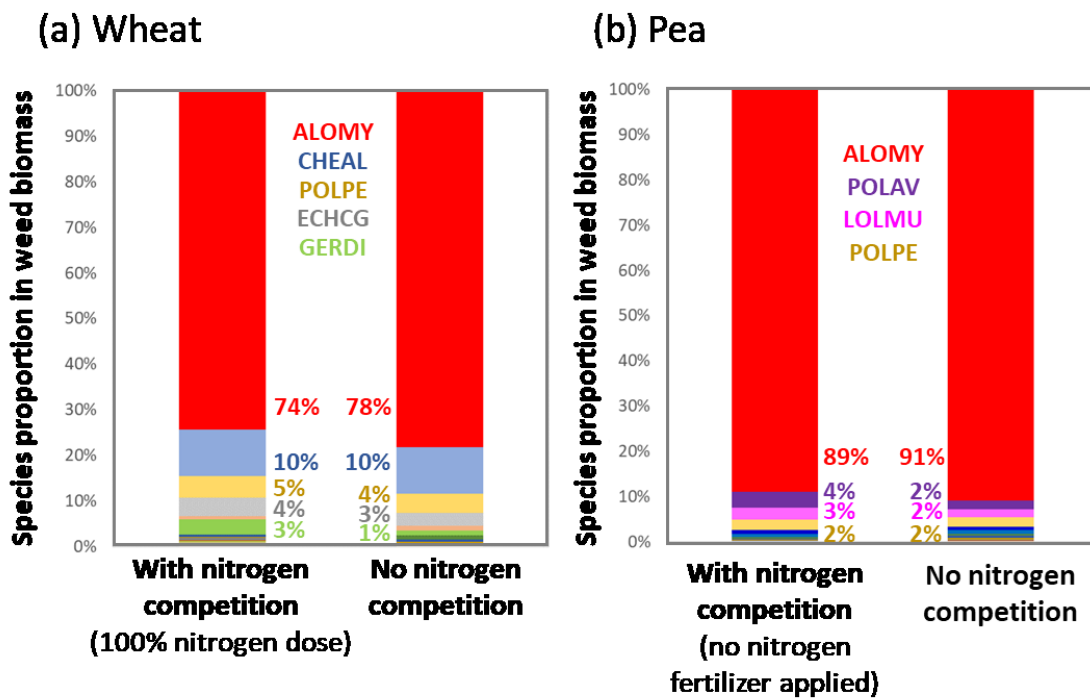


Figure 5: Simulation of weed flora composition in (a) wheat and (b) pea. Weed species proportion is compared at 265 and 85 days after sowing for wheat and pea, respectively. Values are averages over 10 weather repetitions. Weed species are named by their EPPO code: ALOMY for *Alopecurus myosuroides*, CHEAL for *Chenopodium album*, POLPE for *Persicaria maculosa*, ECHCG for *Echinochloa crus-galli*, GERDI for *Geranium dissectum*, POLAV for *Polygonum aviculare* and LOLMU for *Lolium multiflorum*.

4. Discussion

4.1. The first mechanistic cropping system model focusing on weeds that simulates plant-plant competition for nitrogen

Until now, weed simulation models mostly focused on competition for light, reflecting their origin in countries where light is a major limiting resource (Renton and Chauhan, 2017). In this study, the introduction of nitrogen into FLORSYS makes it the first process-based model able to simulate the effects of cropping systems on weed dynamics by accounting for the role of plant-plant competition for nitrogen, in addition to competition for light (which was already integrated). The introduction of nitrogen into FLORSYS benefited from formalisms previously published, either in individual-based models (Soussana et al., 2012; Berger et al., 2013; Louarn and Faverjon, 2018) or in models using the canopy as a unit of representation (Spitters, 1989; Graf et al., 1990; Debaeke et al., 1997; Brisson et al., 1998; Jeuffroy and Recous, 1999). In the second case, formalisms were downscaled to be valid at the individual plant level. In addition, new representations of plant nitrogen uptake were proposed in our modelling approach. This is the case of the compensation (see Section 3.1.13): if nitrogen uptake in one soil voxel is insufficient to fulfil plant nitrogen requirements in this voxel, we proposed that it could be compensated by increasing nitrogen uptake in other voxels. This original representation, which we did not find in other previous models in the literature, allowed reflecting the plant adaptation to the spatial heterogeneity in soil-nitrogen availability. Given the genericity of the equations we developed, such a representation should be easily transferable to other models simulating plant-plant competition for nitrogen (e.g. for ley pastures, which are usually multispecies including legumes).

When modelling nitrogen competition in FLORSYS, one concern was to minimize the number of new parameters to facilitate parameterizing the many crop and weed species needed to simulate agroecological cropping systems (Malezieux et al., 2009). So, in spite of the many new processes that we integrated into FLORSYS to account for plant nitrogen nutrition, only six new species-dependent parameters were introduced (in addition to a species-independent one).

4.2. Several simplifying assumptions in accordance with the domain of use of FLORSYS

Some processes related to plant functioning were neglected. For example, the spatial distribution of roots for a given plant was assumed symmetric (radial symmetry), neglecting the ability of plant roots to proliferate in soil patches with higher nutrient content (Ferrieri et al., 2017; Izzo et al., 2019). Another example is the effect of nitrogen on phenology. But, even though this occurs, it is not systematic and both anticipated or delayed phenology (e.g. flowering date) were reported, depending on plant species and environments (Wang and Tang, 2019; Luo et al., 2020).

Other processes were represented very roughly, e.g. the ability of legume plants to fix atmospheric nitrogen. It was important to include legume crop species in the model, as they are essential for future sustainable cropping systems. One major simplifying assumption in our model was that nitrogen-fixing legume plants always fulfil their nitrogen requirements. A few field studies reported suboptimal nitrogen nutrition in legumes (Guinet et al., 2018). This simplification may result in overestimated legume growth in simulations. However, the impact of this simplification may be limited as situations of nitrogen limitation in legumes in real-field

conditions may be infrequent (Guinet et al., 2018), and crop nitrogen limitation does not necessarily result in crop yield reduction (Ravier et al., 2017).

Species parameterization was approximate for some processes. For instance, the negative effect of plant nitrogen stress on photosynthetic efficiency was assumed to be proportional and identical for all species. Even though this is not entirely true (Sinclair and Horie, 1989; Grindlay, 1997), this is a classic hypothesis in modelling approaches (Sinclair and Horie, 1989; Grindlay, 1997; Brisson et al., 1998). A sensitivity analysis to this model parameter will be useful to analyze the consequences on key output variables.

Other simplifications concern the spatial representation of soil nitrogen dynamics. We used the 1-D STICS soil model to predict soil-nitrogen concentration even though FLORSYS works with a 3D distribution. Our approach indirectly assumes that nitrogen transfers horizontally and very rapidly (i.e. daily) within a soil voxel layer, from zones with low soil-nitrogen uptake to zones with high soil-nitrogen uptake. This unrealistic representation of soil nitrogen dynamics may affect plant-plant competition for nitrogen and therefore plant nitrogen stress, particularly in situations with low plants densities, patchy weed distributions and/or canopy gaps. However, this bias might be partially compensated by the possibility for plants to compensate for missing nitrogen (Section 3.1.13).

All these simplifying assumptions are acceptable considering FLORSYS's use as a cropping system model primarily devoted to the analysis of the cumulative effects of cropping systems. A high precision in the predictions at the plant scale is not the main objective, provided that the ranking of cropping systems according to their performances related to weed regulation is correct within the domain of validity of FLORSYS (Colbach et al., 2016). Moreover, adding even more details to the simulated processes not only increases the risk of errors but also the duration of the simulation. Indeed, each process is simulated daily over several years or decades, for each individual crop and weed plant (up to several thousand per m² when a field is highly infested by weeds) and for each above-ground and below-ground voxel (up to several thousand per m² field). Parsimony is thus required when new submodels are developed (Renton and Chauhan, 2017).

4.3. Predictions are consistent with literature

Despite simplifications, our simulations with the nitrogen version of FLORSYS were consistent with previous knowledge, notably the dilution of shoot nitrogen with increasing shoot biomass at the canopy level. Yet, this well-known phenomenon observed in the field (Gastal and Lemaire, 2002) was not integrated as such in FLORSYS equations. Thus, our approach for modelling (1) the processes underlying carbon and nitrogen nutrition at the individual plant level and (2) plant-plant interactions (via light and nitrogen availability) were robust enough to account for this emergent property at the canopy level. Interestingly, the less well predicted species were either only roughly parameterized (maize), pointing to the model sensitivity to nitrogen parameters, or highly plastic in response to shading (rape; Munier-Jolain et al., 2014), in accordance with the important effect of interactions between carbon and nitrogen nutrition on the nitrogen dilution curve (Gastal and Lemaire, 2002).

4.4. A valuable tool to assess nitrogen competition effects

FLORSYS provides a powerful tool to decipher, quantify and understand processes that are intrinsically linked to other processes and therefore difficult to measure under real field conditions. This is the case of competition for nitrogen that is intrinsically linked to competition

for light. Comparing simulations run with the nitrogen FLORSYS version and the original one (i.e. with competition for light only) allowed quantifying the importance of nitrogen competition in crop-weed interactions. In pea, these interactions were only slightly affected by nitrogen competition, as pea nitrogen nutrition relied on symbiotic nitrogen fixation. Conversely, in wheat, nitrogen competition strongly affected crop and weed growth. Overall, competition for nitrogen promoted weed vs. crop growth. Previous studies suggested complex interactions between the relative nitrophily of competing species and soil-nitrogen availability to explain the outcome of competition (Moreau et al., 2013; Moreau et al., 2014). To our knowledge, this hypothesis has not been tested yet, and virtual experiments with FLORSYS will be useful to test it.

Driving crop-weed competition is viewed as an important component of integrated weed management programs (Liebman et al., 2016; Renton and Chauhan, 2017; Sardana et al., 2017). Yet, it remains to be determined how to drive competition in order to promote crop growth at the expense of weed growth. Our simulation study on wheat showed that, in the tested scenario, the effects of increasing or decreasing nitrogen fertilization dose on crop $\times$ weed interactions varied with the initial fertilization level. This original and new result probably explains the divergent conclusions from previous field studies analyzing the effect of nitrogen dose on relative crop-weed biomass (see Introduction). This finding suggests that modulating nitrogen fertilization dose is a possible option to drive crop-weed interactions in the field, but it requires considering the cropping system. Further multiannual simulations will help to identify the key management techniques (e.g. related to nitrogen fertilization or to crop species/variety choice) and the key options (e.g. the best nitrogen fertilization dose and/or date, the best crop variety defined by its parameter values) to combine, according to the pedoclimatic and floristic context and the cropping system. Such simulation-based approaches were proven to be relevant to design management guidelines for farmers and technical advisors (Colbach et al., 2017).

Note that the new FLORSYS version will also be useful to better understand the role of multispecies crop canopies (Gaudio et al., 2019), such as ley pastures and cereal-legume associations, that are often identified as options to promote biological weed regulation among other services (Corre-Hellou et al., 2011; Martin et al., 2020).

5. Conclusions

By complementing the preexisting FLORSYS model, this study provides the first mechanistic cropping system model focusing on weeds that simulates plant-plant competition for nitrogen (in addition to competition for light). In spite of the many processes that we integrated into the model, only six new species-dependent parameters were introduced (in addition to a species-independent one). Our simulations were consistent with previous knowledge, notably the dilution of shoot nitrogen with increasing shoot biomass at the canopy level. Examples of simulations also showed the potential of the new FLORSYS version to better understand the role of nitrogen competition in crop-weed interactions, and to determine how to drive competition in order to penalize weed growth. After parameterizing more crop and weed species, the next steps will (1) evaluate the new model version with independent field data, following Colbach et al. (2016), and (2) perform a sensitivity analysis to identify the key nitrogen fertilization options and crop parameters to combine to promote biological weed regulation by competition in agroecological cropping systems.

6. Acknowledgments

This work was supported by INRAE, the research programme ‘Assessing and reducing environmental risks from plant protection products’ funded by the French Ministries in charge of Ecology and Agriculture, CoSAC project (ANR-15-CE18-0007), the Casdar RAID project funded by the French Ministry in charge of Agriculture and Food (Ministère de l’Agriculture et de l’Alimentation, avec la contribution financière du compte d’affectation spéciale ‘Développement agricole et rural’) and the European Union’s Horizon 2020 Research and innovation programme under grant agreement N. 7272171 (ReMIX project).

7. References

- Andersson, T.N., Milberg, P., 1998. Weed flora and the relative importance of site, crop, crop rotation, and nitrogen. *Weed Sci* 46, 30-38.
- Angonin, C., Caussanel, J.P., Meynard, J.M., 1996. Competition between winter wheat and *Veronica hederifolia*: Influence of weed density and the amount and timing of nitrogen application. *Weed Res* 36, 175-187.
- Beaudoin, N., Launay, M., Sauboua, E., Ponsardin, G., Mary, B., 2008. Evaluation of the soil crop model STICS over 8 years against the “on farm” database of Bruyères catchment. *Eur J Agron* 29, 46-57.
- Berger, A., McDonald, A., Riha, S., 2007. Does soil nitrogen affect early competitive traits of annual weeds in comparison with maize? *Weed Res* 47, 509-516.
- Berger, A.G., McDonald, A.J., Riha, S.J., 2013. Simulating Root Development and Soil Resource Acquisition in Dynamic Models of Crop-Weed Competition. In: Timlin, D., Ahuja, L.R. (Eds.), *Enhancing Understanding and Quantification of Soil-Root Growth Interactions*, Vol 4. Amer Soc Agronomy, Madison, pp. 229-244.
- Blackshaw, R.E., Brandt, R.N., 2008. Nitrogen fertilizer rate effects on weed competitiveness is species dependent. *Weed Sci* 56, 743-747.
- Blackshaw, R.E., Brandt, R.N., Janzen, H.H., Entz, T., Grant, C.A., Derksen, D.A., 2003. Differential response of weed species to added nitrogen. *Weed Sci* 51, 532-539.
- Brainard, D.C., Bellinder, R.R., 2004. Assessing variability in fecundity of *Amaranthus powellii* using a simulation model. *Weed Research* 44, 203-217.
- 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.
- Brouwer, R., 1962. Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant. 10, 399-408.
- Brun, F., Richard-Molard, C., Pages, L., Chelle, M., Ney, B., 2010. To what extent may changes in the root system architecture of *Arabidopsis thaliana* grown under contrasted homogenous nitrogen regimes be explained by changes in carbon supply? A modelling approach. *J. Exp. Bot.* 61, 2157-2169.
- Chapin, F.S., 1980. The Mineral Nutrition of Wild Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11, 233-260.
- Chatelin, M.H., Aubry, C., Poussin, J.C., Meynard, J.M., Masse, J., Verjux, N., Gate, P., Le Bris, X., 2005. DéciBlé, a software package for wheat crop management simulation. *Agricultural Systems* 83, 77-99.
- Colbach, N., 2010. Modelling cropping system effects on crop pest dynamics: how to compromise between process analysis and decision aid. *Plant Science* 179, 1-13.
- Colbach, N., Bertrand, M., Busset, H., Colas, F., Dugué, F., Farcy, P., Fried, G., Granger, S., Meunier, D., Munier-Jolain, N.M., Noilhan, C., Strbik, F., Gardarin, A., 2016. Uncertainty analysis and evaluation of a complex, multi-

- specific weed dynamics model with diverse and incomplete data sets. *Environmental Modelling & Software* 86, 184-203.
- Colbach, N., Biju-Duval, L., Gardarin, A., Granger, S., Guyot, S., Mézière, D., Munier-Jolain, N., Petit, S., 2014a. The role of models for multicriteria evaluation and multiobjective design of cropping systems for managing weeds. *Weed Res* 54, 541-555.
- Colbach, N., Bockstaller, C., Colas, F., Gibot-Leclerc, S., Moreau, D., Pointurier, O., Villerd, J., 2017. Assessing broomrape risk due to weeds in cropping systems with an indicator linked to a simulation model. *Ecol Indic* 82, 280-292.
- Colbach, N., Collard, A., Guyot, S.H.M., Meziere, D., Munier-Jolain, N., 2014b. Assessing innovative sowing patterns for integrated weed management with a 3D crop:weed competition model. *Eur J Agron* 53, 74-89.
- Colbach, N., Cordeau, S., 2018. Reduced herbicide use does not increase crop yield loss if it is compensated by alternative preventive and curative measures. *Eur J Agron* 94, 67-78.
- Colbach, N., Moreau, D., Dugué, F., Gardarin, A., Strbik, F., Munier-Jolain, N., in revision. The response of weed and crop species to shading. How to predict their morphology and plasticity from species traits and ecological indexes? *Eur J Agron*.
- Colnenne, C., Meynard, J., Reau, R., Justes, E., Merrien, A., 1998. Determination of a critical nitrogen dilution curve for winter oilseed rape. *Ann Bot* 81, 311-317.
- 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., 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.
- Coucheney, E., Buis, S., Launay, M., Constantin, J., Mary, B., García de Cortázar-Atauri, I., Ripoche, D., Beaudoin, N., Ruget, F., Andrianarisoa, K.S., Le Bas, C., Justes, E., Léonard, J., 2015. Accuracy, robustness and behavior of the STICS soil–crop model for plant, water and nitrogen outputs: Evaluation over a wide range of agro-environmental conditions in France. *Environmental Modelling & Software* 64, 177-190.
- Debaeke, P., Caussanel, J.P., Kiniry, J.R., Kafiz, B., Mondragon, G., 1997. Modelling crop:weed interactions in wheat with ALMANAC. *Weed Res* 37, 325-341.
- Ditomaso, J.M., 1995. Approaches for improving crop competitiveness through the manipulation of fertilization strategies. *Weed Sci* 43, 491-497.
- Evans, S.P., Knezevic, S.Z., Lindquist, J.L., Shapiro, C.A., Blankenship, E.E., 2003. Nitrogen application influences the critical period for weed control in corn. *Weed Sci* 51, 408-417.
- Fayaud, B., Coste, F., Corre-Hellou, G., Gardarin, A., Dürr, C., 2014. Modelling early growth under different sowing conditions: A tool to predict variations in intercrop early stages. *Eur J Agron* 52, 180-190.
- Ferrieri, A.P., Machado, R.A.R., Arce, C.C.M., Kessler, D., Baldwin, I.T., Erb, M., 2017. Localized micronutrient patches induce lateral root foraging and chemotropism in *Nicotiana attenuata*. *J. Integr. Plant Biol.* 59, 759-771.
- Fried, G., Chauvel, B., Reboud, X., 2009. A functional analysis of large-scale temporal shifts from 1970 to 2000 in weed assemblages of sunflower crops in France. *Journal of Vegetation Science* 20, 49-58.
- Fried, G., Norton, L.R., Reboud, X., 2008. Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France. *Agric Ecosyst Environ* 128, 68-76.
- Gardarin, A., Dürr, C., Colbach, N., 2012. Modeling the dynamics and emergence of a multispecies weed seed bank with species traits. *Ecol Modell* 240, 123-138.
- Gastal, F., Lemaire, G., 2002. N uptake and distribution in crops: an agronomical and ecophysiological perspective. *J. Exp. Bot.* 53, 789-799.

- Gaudio, N., Escobar-Gutiérrez, A.J., Casadebaig, P., Evers, J.B., Gérard, F., Louarn, G., Colbach, N., Munz, S., Launay, M., Marrou, H., Barillot, R., Hinsinger, P., Bergez, J.-E., Combes, D., Durand, J.-L., Frak, E., Pages, L., Pradal, C., Saint-Jean, S., Van Der Werf, W., Justes, E., 2019. Current knowledge and future research opportunities for modeling annual crop mixtures. A review. *Agron Sustain Dev* 39, 20.
- Graf, B., Gutierrez, A.P., Rakotobe, O., Zahner, P., Delucchi, V., 1990. A simulation model for the dynamics of rice growth and development: Part II—The competition with weeds for nitrogen and light. *Agricultural Systems* 32, 367-392.
- Greenwood, D.J., Lemaire, G., Gosse, G., Cruz, P., Draycott, A., Neeteson, J.J., 1990. Decline in Percentage N of C3 and C4 Crops with Increasing Plant Mass. *Ann Bot* 66, 425-436.
- Gregory, P.J., Palta, J.A., Batts, G.R., 1995. Root systems and root:mass ratio-carbon allocation under current and projected atmospheric conditions in arable crops. *Plant and Soil* 187, 221-228.
- Grindlay, D.J.C., 1997. Towards an explanation of crop nitrogen demand based on the optimization of leaf nitrogen per unit leaf area. *J. Agric. Sci.* 128, 377-396.
- Guinet, M., Nicolardot, B., Revellin, C., Durey, V., Carlsson, G., Voisin, A.-S., 2018. Comparative effect of inorganic N on plant growth and N₂ fixation of ten legume crops: towards a better understanding of the differential response among species. *Plant and Soil* 432, 207-227.
- Holst, N., Rasmussen, I., Bastiaans, L., 2007. Field weed population dynamics: a review of model approaches and applications. *Weed Res* 47, 1-14.
- Iqbal, J., Wright, D., 1997. Effects of nitrogen supply on competition between wheat and three annual weed species. *Weed Res* 37, 391-400.
- Izzo, L.G., Romano, L.E., De Pascale, S., Mele, G., Gargiulo, L., Aronne, G., 2019. Chemotropic vs Hydrotropic Stimuli for Root Growth Orientation in Microgravity. *Frontiers in Plant Science* 10.
- Jeudy, C., Adrian, M., Baussard, C., Bernard, C., Bernaud, E., Bourion, V., Busset, H., Cabrera-Bosquet, L., Cointault, F., Han, S.M., Lamboeuf, M., Moreau, D., Pivato, B., Prudent, M., Trouvelot, S., Truong, H.N., Vernoud, V., Voisin, A.S., Wipf, D., Salon, C., 2016. RhizoTubes as a new tool for high throughput imaging of plant root development and architecture: test, comparison with pot grown plants and validation. *Plant Methods* 12.
- Jeuffroy, M.-H., Recous, S., 1999. Azodyn: a simple model simulating the date of nitrogen deficiency for decision support in wheat fertilization. *Eur J Agron* 10, 129-144.
- Jornsgard, B., Rasmussen, K., Hill, J., Christiansen, J.L., 1996. Influence of nitrogen on competition between cereals and their natural weed populations. *Weed Res* 36, 461-470.
- Justes, E., Mary, B., Meynard, J.-M., Machet, J.-M., Thelier-Huché, L., 1994. Determination of a critical nitrogen dilution curve for winter wheat crops. *Ann Bot* 74, 397-407.
- Lainé, P., Ourry, A., Boucaud, J., Salette, J., 1998. Effects of a localized supply of nitrate on NO₃- uptake rate and growth of roots in *Lolium multiflorum* Lam. *Plant and Soil* 202, 61-67.
- Liebman, M., Baraibar, B., Buckley, Y., Childs, D., Christensen, S., Cousens, R., Eizenberg, H., Heijting, S., Loddo, D., Merotto Jr, A., 2016. Ecologically sustainable weed management: How do we get from proof-of-concept to adoption? *Ecol. Appl.* 26, 1352-1369.
- Louarn, G., Faverjon, L., 2018. A generic individual-based model to simulate morphogenesis, C-N acquisition and population dynamics in contrasting forage legumes. *Ann Bot* 121, 875-896.
- Louarn, G., Faverjon, L., Migault, V., Escobar-Gutiérrez, A., Didier, C., 2016. Assessment of '3DS', a soil module for individual-based models of plant communities.
- Luo, L., Zhang, Y., Xu, G., 2020. How does nitrogen shape plant architecture? *J. Exp. Bot.*
- Malezieux, E., Crozat, Y., Dupraz, C., Laurans, M., Makowski, D., Ozier-Lafontaine, H., Rapidel, B., de Tourdonnet, S., Valantin-Morison, M., 2009. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agron Sustain Dev* 29, 43-62.

- Martin, G., Durand, J.-L., Duru, M., Gastal, F., Julier, B., Litrico, I., Louarn, G., Médiène, S., Moreau, D., Valentin-Morison, M., Novak, S., Parnaudeau, V., Paschalidou, F., Vertès, F., Voisin, A.-S., Cellier, P., Jeuffroy, M.-H., 2020. Role of ley pastures in tomorrow's cropping systems. A review. *Agron Sustain Dev* 40, 17.
- Mézière, D., Colbach, N., Dessaint, F., Granger, S., 2015. Which cropping systems to reconcile weed-related biodiversity and crop production in arable crops? An approach with simulation-based indicators. *Eur J Agron* 68, 22-37.
- Moreau, D., Abiven, F., Busset, H., Matejcek, A., Pagès, L., 2017. Effects of species and soil-nitrogen availability on root system architecture traits. Study on a set of weed and crop species. *Annals of Applied Biology* 171, 103-116.
- Moreau, D., Busset, H., Matejcek, A., Munier-Jolain, N., 2014. The ecophysiological determinants of nitrophily in annual weed species. *Weed Res* 54, 335-346.
- Moreau, D., Milard, G., Munier-Jolain, N., 2013. A plant nitrophily index based on plant leaf area response to soil nitrogen availability. *Agron Sustain Dev* 33, 809-815.
- Moreau, D., Voisin, A.-S., Salon, C., Munier-Jolain, N., 2008. The model symbiotic association between *Medicago truncatula* cv. Jemalong and *Rhizobium meliloti* strain 2011 leads to N-stressed plants when symbiotic N₂ fixation is the main N source for plant growth. *J. Exp. Bot.* 59, 3509-3522.
- Munier-Jolain, N.M., Collard, A., Busset, H., Guyot, S.H., Colbach, N., 2014. Investigating and modelling the morphological plasticity of weeds. *Field Crops Research* 155, 90-98.
- Munier-Jolain, N.M., Guyot, S.H.M., Colbach, N., 2013. A 3D model for light interception in heterogeneous crop:weed canopies: Model structure and evaluation. *Ecol Modell* 250, 101-110.
- Ney, B., Doré, T., Sagan, M., 1997. Grain legumes. Diagnosis of the nitrogen status in crops. Springer, pp. 107-117.
- Oerke, E.C., 2006. Crop losses to pests. *J. Agric. Sci.* 144, 31-43.
- Pagès, L., Pointurier, O., Moreau, D., Voisin, A.-S., Colbach, N., 2020. Metamodelling a 3D architectural root-system model to provide a simple model based on key processes and species functional groups. *Plant and Soil*.
- Perry, L.G., Neuhauser, C., Galatowitsch, S.M., 2003. Founder control and coexistence in a simple model of asymmetric competition for light. *Journal of Theoretical Biology* 222, 425-436.
- Perthame, L., Colbach, N., Brunel-Muguet, S., Busset, H., Lilley, J.M., Matejcek, A., Moreau, D., 2020. Quantifying the nitrogen demand of individual plants in heterogeneous canopies: a case study with crop and weed species. *Eur J Agron* 119.
- Perthame, L., Colbach, N., Moreau, D., in prep. Response of weed and crop species morphological traits to nitrogen stress.
- Petit, S., Cordeau, S., Chauvel, B., Bohan, D., Guillemin, J.-P., Steinberg, C., 2018. Biodiversity-based options for arable weed management. A review. *Agron Sustain Dev* 38, 48.
- Plénet, D., Lemaire, G., 1999. Relationships between dynamics of nitrogen uptake and dry matter accumulation in maize crops. Determination of critical N concentration. *Plant and Soil* 216, 65-82.
- Pointurier, O., 2019. Modélisation des effets des systèmes de culture sur la dynamique de la plante parasite orobanche rameuse en interaction avec les adventices. PhD Thesis. Université Bourgogne Franche-Comté, Dijon, France, p. 156.
- Pointurier, O., Moreau, D., Pagès, L., Caneill, J., Colbach, N., submitted. Individual-based 3D modelling of root systems in heterogeneous plant canopies at the multiannual scale. Case study with a weed dynamics model. *Ecol Modell*.
- Poorter, H., Vandeijver, C., Boot, R.G.A., Lambers, H., 1995. Growth and carbon economy of a fast-growing and a slow-growing grass species as dependent on nitrate supply. *Plant and Soil* 171, 217-227.
- Radin, J.W., 1983. Control of plant growth by nitrogen: differences between cereals and broadleaf species. *Plant, Cell & Environment* 6, 65-68.

- Ravier, C., Meynard, J.-M., Cohan, J.-P., Gate, P., Jeuffroy, M.-H., 2017. Early nitrogen deficiencies favor high yield, grain protein content and N use efficiency in wheat. *Eur J Agron* 89, 16-24.
- Renton, M., Chauhan, B.S., 2017. Modelling crop-weed competition: Why, what, how and what lies ahead? *Crop Protection* 95, 101-108.
- Rossato, L., Laine, P., Ourry, A., 2001. Nitrogen storage and remobilization in *Brassica napus* L. during the growth cycle: nitrogen fluxes within the plant and changes in soluble protein patterns. *J. Exp. Bot.* 52, 1655-1663.
- Sardana, V., Mahajan, G., Jabran, K., Chauhan, B.S., 2017. Role of competition in managing weeds: An introduction to the special issue. *Crop Protection* 95, 1-7.
- Sinclair, T.R., Horie, T., 1989. Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: a review. *Crop Science* 29, 90-98.
- Soussana, J.-F., Maire, V., Gross, N., Bachelet, B., Pagès, L., Martin, R., Hill, D., Wirth, C., 2012. Gemini: A grassland model simulating the role of plant traits for community dynamics and ecosystem functioning. Parameterization and evaluation. *Ecol Modell* 231, 134-145.
- Spitters, C., 1989. Weeds: population dynamics, germination and competition. In: Rabbinge, R., Ward, S., van Laar, H. (Eds.), *Simulation and systems management in crop protection. Simulation monographs*. Pudoc, Wageningen, pp. 182-216.
- Strullu, L., Beaudoin, N., de Cortázar Atauri, I.G., Mary, B., 2014. Simulation of Biomass and Nitrogen Dynamics in Perennial Organs and Shoots of *Miscanthus* × *Giganteus* Using the STICS Model. *BioEnergy Research* 7, 1253-1269.
- Swanton, C.J., Anil, S., Robert, C.R., Bonnie, R.B.-C., Knezevic, S.Z., 1999. Effect of Tillage Systems, N, and Cover Crop on the Composition of Weed Flora. *Weed Sci* 47, 454-461.
- Swarbreck, S.M., Wang, M., Wang, Y., Kindred, D., Sylvester-Bradley, R., Shi, W., Varinderpal, S., Bentley, A.R., Griffiths, H., 2019. A Roadmap for Lowering Crop Nitrogen Requirement. *Trends in Plant Science* 24, 892-904.
- Tilman, E.A., Tilman, D., Crawley, M.J., Johnston, A.E., 1999. Biological weed control via nutrient competition: Potassium limitation of dandelions. *Ecol. Appl.* 9, 103-111.
- Van Delden, A., Lotz, L.A.P., Bastiaans, L., Franke, A.C., Smid, H.G., Groeneveld, R.M.W., Kropff, M.J., 2002. The influence of nitrogen supply on the ability of wheat and potato to suppress *Stellaria media* growth and reproduction. *Weed Res* 42, 429-445.
- Van Inghelandt, B., Queyrel, W., Cavan, N., Colas, F., Guyot, B., Colbach, N., 2019. Combiner expertise et modèles en ateliers de co-conception de systèmes de culture pour une gestion durable des adventices : apports méthodologiques et perspectives. In: Colbach, N., Angevin, F., Bockstaller, C., Chauvel, B., Denieul, C., Moreau, D., Omon, B., Pellet, D., Rodriguez, A., Trannoy, L., Volan, S., Vuillemin, F. (Eds.), *Gestion des adventices dans un contexte de changement - Séminaire CoSAC Paris, France*, pp. 39-41.
- Waldren, R.P., Flowerday, A.D., 1979. Growth Stages and Distribution of Dry Matter, N, P, and K in Winter Wheat1. *Agron J* 71, 391-397.
- Wang, C., Tang, Y.J., 2019. Responses of plant phenology to nitrogen addition: a meta-analysis. *Oikos* 128, 1243-1253.
- Wells, G., 1979. Annual weed competition in wheat crops: the effect of weed density and applied nitrogen. *Weed Res* 19, 185-191.
- Wilson, S.D., Tilman, D., 1993. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology* 74, 599-611.
- Zhao, B., 2014. Determining of a critical dilution curve for plant nitrogen concentration in winter barley. *Field Crops Research* 160, 64-72.

Table 1: Scenarios simulated with the nitrogen version of FLORSYS

Series	Objective	Crop species over one cultural season	Nitrogen dose (%*)	FLORSYS version with nitrogen competition	Weed flora	Number of scenarios
#1	To determine if FLORSYS accounts for the nitrogen dilution at the canopy scale	- Winter wheat	- 100	yes	None	[(4 crops × 3 doses) + (1 crop × 1 dose)] × 1 FLORSYS version = 13 scenarios
		- Winter rape	- 200			
		- Winter barley	- 400			
		- Maize				
		- Spring pea	- 0			
#2	To illustrate how FLORSYS can be used to assess the effects of nitrogen	- Winter wheat	- 0	yes	30 annual species, typical of Burgundy	[(1 crop × 3 doses) + (1 crop × 1 dose)] × 1 FLORSYS version + [2 crops × 1 FLORSYS version] = 6 scenarios
			- 50			
			- 100			
		- Spring pea	- 0			
		- Winter wheat	Not	no		
		- Spring pea	applicable			

*In proportion to the reference situation at each fertilization date

Table 2: Equations of the daily processes of the nitrogen version of FLORSYS

Equations with d: day in days, l: soil layer in cm (with l=0 at soil surface), (x,y,z): coordinates in number of voxels (with z counting from soil surface downward), s: species, i: individual plant, c: cohort (all plants of the same species emerging the same day), stage $\in$ (cotyledon, plantlet, vegetative, flowering, maturity onset, full maturity). **Parameters are in blue (bold) while state variables are in black.** Grey cells show equations that are used in the nitrogen version of FLORSYS without modifications.

Process	#	When	Equation	Parameters and variables (for details, see Tables 3 and 4)
Initialisation	1	$\forall s, \forall c, \forall i$ If d=emergence	$SI_{dsi} = 0$ $TBM_{dsi} = f(\text{species})$ (Colbach et al., 2014) $LBM_{dsi} = f(\text{species})$ (Colbach et al., 2014) $RBM_{dsi} = f(\text{species})$ (Colbach et al., 2014) $N_{stress_{dsi}} = 0$ $N_{aboveground_{dsi}} = LBM_{dsi} \cdot cN_{req_s}$ $N_{belowground_{dsi}} = RBM_{dsi} \cdot cRootN_s$ $N_{plant_{dsi}} = N_{aboveground_{dsi}} + N_{belowground_{dsi}}$	SI_{dsi} = Cumulated shading since emergence TBM_{dsi} = Total plant biomass LBM_{dsi} = Plant leaf biomass RBM_{dsi} = Plant root biomass $N_{stress_{dsi}}$ = Plant nitrogen stress index $N_{aboveground_{dsi}}$ = Amount of nitrogen in the plant aboveground part cN_{req_s} = Optimal amount of nitrogen in the vegetative aboveground part of the plant per unit of leaf biomass $N_{belowground_{dsi}}$ = Amount of nitrogen in the belowground plant part

				$cRootN_s$ = Response rate of root nitrogen concentration to nitrogen stress $N_{plant_{dsi}}$ = Total amount of nitrogen in plant
		$\forall s, \forall c, \forall i, \forall d$	$missingN_{dsi} = 0$	$missingN_{dsi}$ = Amount of nitrogen missing to the plant to meet its nitrogen requirement
(a) Respiration (Colbach et al., 2014; Pointurier et al., submitted)	2	$\forall d, \forall s, \forall c, \forall i$ if $stage_{sc} \in [cotyledon, vegetative]$	$\Delta RBM_{resp_{dsi}} = cResp_root \cdot RBM_{d-1si}$ $\Delta ABM_{resp_{dsi}} = f(LBM_{d-1si}, StemBM_{d-1si})$	$\Delta RBM_{resp_{dsi}}$ = Root biomass lost by respiration $cResp_root$ = Daily rate of biomass loss due to respiration
	3	$\forall d, \forall s, \forall c, \forall i$ if $stage_{sc} \in [flowering, full maturity]$	$\Delta RBM_{resp_{dsi}} = cResp_root \cdot RBM_{d-1si} + f(LBM_{d-1si}, StemBM_{d-1si}, SBM_{d-1si})$ $\Delta ABM_{resp_{dsi}} = 0$	$\Delta ABM_{resp_{dsi}}$ = Aboveground biomass lost by respiration $StemBM_{dsi}$ = Plant stem biomass SBM_{dsi} = Seed biomass
(b) Shading (Munier-Jolain et al., 2013; Munier-Jolain et al., 2014)	4	$\forall d, \forall s, \forall c, \forall i$	$SI_{dsi} = f(\text{plant aboveground morphology, aboveground morphology of neighbour plants})$	
(c) Photosynthesis (Munier-Jolain et al., 2013; Colbach et al., 2014)	5	$\forall d, \forall s, \forall c, \forall i$ If $SI_{dsi} < 0.05$	$\Delta TBM_{dsi} = f(LA_{d-1si}, temperature_d, \text{species})$	ΔTBM_{dsi} = Daily accumulated total biomass LA_{dsi} = Plant leaf area $temperature_d$ = mean air temperature
	6	$\forall d, \forall s, \forall c, \forall i$	If $N_{stress_{d-1si}} \in [0,1]$	$\epsilon_{b_{dsi}}$ = Radiation use efficiency

		If $SI_{dsi} \geq 0.05$	Then $\epsilon b_{dsi} = (1 - N_{stress_{d-1si}}) \cdot \epsilon b_{totmax_s}$ else $\epsilon b_{dsi} = \epsilon b_{totmax_s}$	ϵb_{totmax_s} = Maximal radiation use efficiency
	7		$\Delta TBM_{dsi} = \epsilon b_{dsi} \cdot PAR_{dsi} \cdot f_1(\text{temperature}_d) - f_2(\text{temperature}_d, TBM_{d-1si})$	PAR_{dsi} = Intercepted radiation
	8		$TBM_{dsi} = TBM_{d-1si} + \Delta TBM_{dsi} - \Delta RBM_{resp_{dsi}} - \Delta ABM_{resp_{dsi}}$	
(d) Root biomass allocation (Pointurier et al., submitted)	9	$\forall d, \forall s, \forall c, \forall i$	If $TBM_{dsi} \leq 0.0001$ g/plant, Then $RBR_{dsi} = 0$ Else if $stage_{sc} \in [\text{cotyledon}, \text{vegetative}]$ then $RBR_{dsi} = \frac{r1_s \cdot (TBM_{dsi} - 0.0001) r2_s \cdot 10^{rN \cdot N_{stress_{d-1si}}}}{TBM_{dsi}}$ else if $stage_{sc} = \text{flowering}$, then $RBR_{dsi} = \frac{r1_s \cdot (TBM_{dsi} - 0.0001) r2_s \cdot 10^{rN \cdot N_{stress_{d-1si}}}}{TBM_{dsi}}$ $PropTTflo_{dsi}$ else if $stage_{sc} = \text{maturity onset}$ then $RBR_{dsi} = 0$ If $RBR_{dsi} > 0.567$ then $RBR_{dsi} = 0.567$ If $RBR_{dsi} < 0$ then $RBR_{dsi} = 0$ $RBM_{dsi} = RBM_{d-1si} + RBR_{dsi} \cdot \Delta TBM_{dsi}$	RBR_{dsi} = Proportion of root biomass in total plant biomass $r1_s$ and $r2_s$ = Parameters to predict root biomass from total biomass rN = Parameter reflecting the effect of nitrogen stress on biomass allocation to roots $PropTTflo_{dsi}$ = Proportion of elapsed thermal time from beginning to end of flowering

(e) Nitrogen remobilization from below- to above-ground parts	10	$\forall d, \forall s, \forall c, \forall i$ If $RBM_{dsi} < RBM_{d-1si}$	$N_{belowground_temp_{dsi}} = N_{belowground_{d-1si}} - N_{belowground_{d-1si}} \cdot (RBM_{d-1si} - RBM_{dsi}) / RBM_{d-1si}$ $N_{aboveground_temp_{dsi}} = N_{aboveground_{d-1si}} + N_{belowground_{d-1si}} \cdot (RBM_{d-1si} - RBM_{dsi}) / RBM_{d-1si}$	$N_{belowground_temp_{dsi}}$ = Amount of nitrogen in the belowground part after remobilisation to aboveground part $N_{aboveground_temp_{dsi}}$ = Amount of nitrogen in the aboveground part after remobilisation from belowground part
(f) Leaf biomass allocation (Munier-Jolain et al., 2014; Perthame et al., in prep) ⁸	11	$\forall d, \forall s, \forall c, \forall i$	If $N_{stress_{d-1si}} \in [0,1]$ Then $N_{stressEffectLBR_{dsi}} = \exp(LBR_mu_{Ns_x} \cdot N_{stress_{dsi}})$ Else $N_{stressEffectLBR_{dsi}} = 1$ $ShadeEffectLBR_{dsi} = \exp(LBR_mu_{s_x} \cdot SI_{dsi})$	$N_{stressEffectLBR_{dsi}}$ = Effect of nitrogen stress on leaf to aboveground biomass ratio $LBR_mu_{Ns_x}$ = Response parameter of the 'leaf to aboveground biomass ratio' to nitrogen stress $ShadeEffectLBR_{dsi}$ = Effect of shading on leaf to aboveground biomass ratio $LBR_mu_{s_x}$ = Response parameter of the 'leaf to aboveground biomass ratio' to shading for species s at stage x
	12		If $N_{stressEffectLBR_{dsi}} \geq 1$ and $ShadeEffectLBR_{dsi} \geq 1$ Then $effectLBR_{dsi} = \max(N_{stressEffectLBR_{dsi}}, ShadeEffectLBR_{dsi})$ Else if $N_{stressEffectLBR_{dsi}} \leq 1$ and $ShadeEffectLBR_{dsi} \leq 1$	$effectLBR_{dsi}$ = Global effect of shading and nitrogen stress on leaf to aboveground biomass ratio

⁸ Chapitre 3

			Then $\text{effectLBR}_{\text{dsi}} = \min(\text{NstressEffectLBR}_{\text{dsi}}, \text{ShadeEffectLBR}_{\text{dsi}})$ Else $\text{effectLBR}_{\text{dsi}} = \text{NstressEffectLBR}_{\text{dsi}} \cdot \text{ShadeEffectLBR}_{\text{dsi}}$	
	13		$\text{LBR}_{\text{dsi}} = \text{LBR0}_s \cdot \text{effectLBR}_{\text{dsi}}$	LBR_{dsi} = Leaf to aboveground biomass ratio LBR0_s = Leaf to aboveground biomass ratio in optimal conditions
	14		$\text{LBM}_{\text{dsi}} = \text{LBM}_{\text{d-1si}} + \text{LBR}_{\text{dsi}} \cdot [\Delta\text{TBM}_{\text{dsi}} - (\Delta\text{TBM}_{\text{dsi}} \cdot \text{RBR}_{\text{dsi}})]$	
(g) Leaf area expansion (Munier-Jolain et al., 2014; Perthame et al., in prep)	15	$\forall d, \forall s, \forall c, \forall i$	If $\text{Nstress}_{\text{d-1si}} \in [0,1]$ Then $\text{NstressEffectSLA}_{\text{dsi}} = \exp(\text{SLA_muNs} \cdot \text{Nstress}_{\text{dsi}})$ Else $\text{NstressEffectSLA}_{\text{dsi}} = 1$ $\text{ShadeEffectSLA}_{\text{dsi}} = \exp(\text{SLA_mu}_s \cdot \text{SI}_{\text{dsi}})$	$\text{NstressEffectSLA}_{\text{dsi}}$ = Effect of nitrogen stress on specific leaf area SLA_muNs = Response parameter of specific leaf area to nitrogen stress $\text{ShadeEffectSLA}_{\text{dsi}}$ = Effect of shade on specific leaf area SLA_mu_s = Response parameter of specific leaf area to nitrogen stress
	16		If $\text{NstressEffectSLA}_{\text{dsi}} \geq 1$ and $\text{ShadeEffectSLA}_{\text{dsi}} \geq 1$ Then $\text{effectSLA}_{\text{dsi}} = \max(\text{NstressEffectSLA}_{\text{dsi}}, \text{ShadeEffectSLA}_{\text{dsi}})$ Else if $\text{NstressEffectSLA}_{\text{dsi}} \leq 1$ and $\text{ShadeEffectSLA}_{\text{dsi}} \leq 1$ Then $\text{effectSLA}_{\text{dsi}} = \min(\text{NstressEffectSLA}_{\text{dsi}}, \text{ShadeEffectSLA}_{\text{dsi}})$ Else $\text{effectSLA}_{\text{dsi}} = \text{NstressEffectSLA}_{\text{dsi}} \cdot \text{ShadeEffectSLA}_{\text{dsi}}$	$\text{effectSLA}_{\text{dsi}}$ = Global effect of shading and nitrogen stress on specific leaf area

	17		$SLA_{dsi} = SLA0_s \cdot effectSLA_{dsi}$	SLA_{dsi} = Specific leaf area $SLA0_s$ = Specific leaf area in optimal conditions
	18		$LA_{dsi} = SLA_{dsi} \cdot LBM_{dsi}$	
(h) Plant nitrogen demand (Perthame et al., 2020)	19	$\forall s, \forall c, \forall i, \forall d$ If $stage_{sc} <$ maturity onset	$AG_Ndem_{dsi} = LBM_{dsi} \cdot cNreq_s - Naboveground_{d-1si}$ If $AG_Ndem_{dsi} < 0$, $AG_Ndem_{dsi} = 0$	AG_Ndem_{dsi} = Aboveground nitrogen demand
	20		$BG_Ndem_{dsi} = RBM_{dsi} \cdot cRootN_s \cdot \min(1, 1 - Nstress_{d-1si}) - Nbelowground_{d-1si}$ If $BG_Ndem_{dsi} < 0$, $BG_Ndem_{dsi} = 0$	BG_Ndem_{dsi} = Belowground nitrogen demand
	21	$\forall s, \forall c, \forall i, \forall d$ If $stage_{sc} \geq$ maturity onset	$AG_Ndem_{dsi} = 0$ $BG_Ndem_{dsi} = 0$	
	22	$\forall s, \forall c, \forall i, \forall d$	$Ndem_{dsi} = AG_Ndem_{dsi} + BG_Ndem_{dsi}$	$Ndem_{dsi}$ = Plant nitrogen demand
(i) Nitrogen concentration in soil voxels at the beginning of the day	23	$\forall d$ $\forall z \in [1, D_{dsc}]$	$VoxNconcBeg_{dz} =$ $\left(\sum_{l=z \cdot vox}^{(z+1) \cdot vox - 1} SoilNconcBeg_{dl} \cdot 10^{-5} \cdot vox^2 \right)$	D_{dsc} = Depth of the root system of plants of cohort c $VoxNconcBeg_{dz}$ = Voxel nitrogen concentration at the beginning of the day $SoilNconcBeg_{dl}$ = Soil-nitrogen concentration per soil layer at the beginning of the day vox = Soil voxel width

(j) Root system extension in voxel layer z (Pagès et al., 2020)	24	$\forall d, \forall s, \forall c, \forall i$ $\forall z$	E_{dsiz} $\sum_{l=z \cdot vox}^{(z+1) \cdot vox - 1} E_{dsil} / vox$	$=$ E_{dsiz} = Root system lateral radius (in number of voxels) in voxel layer z E_{dsil} = Root system lateral radius (in cm) in soil layer l
	25	$\forall d, \forall s, \forall c, \forall i$ $\forall z$	$nbVox_{dsiz}$ = number of voxels whose center is inside a circle of radius E_{dsiz} (Erreur ! Source du renvoi introuvable.)	$nbVox_{dsiz}$ = Number of voxels whose center is inside a circle of radius E_{dsiz}
(k) Distribution of root biomass density with depth (Pagès et al., 2020)	26	$\forall d, \forall s, \forall c, \forall i$	$RBD_{dsiz} =$ $\sum_{l=z \cdot vox}^{(z+1) \cdot vox - 1} RBD_{dsil} \cdot vox^3) / vox$	RBD_{dsiz} = Root biomass density (g/voxel) in a voxel in voxel layer z RBD_{dsil} = Root biomass density (g/cm ³) in soil layer l
(l) Distribution of plant nitrogen demand among soil voxels	27	$\forall d, \forall s, \forall c, \forall i$ $\forall z \in [1, D_{dsc}]$	$Navailable_{dsiz} = \min(VoxNconcBeg_{dz}, RBD_{dsiz} \cdot SNU_{max_s})$	$Navailable_{dsiz}$ = Nitrogen available in a voxel at layer z SNU_{max_s} = Maximum specific nitrogen uptake
	28		If $\sum_{z=1}^{D_{dsc}} Navailable_{dsiz} \cdot nbVox_{dscz} > 0$ then $Ndem_{dsiz} = \frac{Ndem_{dsi} \cdot Navailable_{dsiz}}{(\sum_{z=1}^{D_{dsc}} Navailable_{dsiz} \cdot nbVox_{dscz})}$ Else $Ndem_{dsiz} = 0$	$Ndem_{dsiz}$ = Plant nitrogen demand in a voxel
(m) N ₂ -fixating plants	29	$\forall d, \forall s, \forall c, \forall i$	If $legume_s = YES$ and $DD_d > Dminfix_s$ Then $fixN2_{dsi} = yes$ Else $fixN2_{dsi} = no$	$legume_s$ = Parameter indicating whether a species is a legume or not DD_d = Time from emergence to d day

				D_{minfix_s} = Minimal date to start atmospheric nitrogen fixation for legume plants $fixN2_{dsi}$ = Indicates whether a plant can fix N2 or not
(n) Plant nitrogen uptake	30	$\forall d, \forall s, \forall c, \forall i$ $\forall z \in [1, D_{dsc}]$	$N_{potUpt}_{dsiz} = \min(N_{dem}_{dsiz}, N_{available}_{dsiz})$	N_{potUpt}_{dsiz} = Potential plant nitrogen uptake
		$\forall d,$ $\forall z \in [1, D_{maxd}]$ $\forall x \in [1, dim_x]$ $\forall y \in [1, dim_y]$	$N_{potUptNonFixN2}_{dxyz} = \sum_{i=1}^n N_{potUpt}_{dsiz}$ <i>if $fixN2_{dscl} = no$</i> <i>if $(x - P_{si}(x))^2 + (y - P_{si}(y))^2 \leq E_{dsiz}^2$</i> $N_{potUptFixN2}_{dxyz} = \sum_{i=1}^n N_{potUpt}_{dsiz}$ <i>if $fixN2_{dscl} = yes$</i> <i>if $(x - P_{si}(x))^2 + (y - P_{si}(y))^2 \leq E_{dsiz}^2$</i>	D_{maxd} = Depth of the deepest root system dim_x = Field width on the x-axis dim_y = Field width on the y-axis $P_{si}(x)$ = Coordinate of the plant on the x-axis $P_{si}(y)$ = Coordinate of the plant on the y-axis $N_{potUptFixN2}_{dxyz}$ = Potential nitrogen uptake of N₂-fixating plants $N_{potUptNonFixN2}_{dxyz}$ = Potential nitrogen uptake of non N₂-fixating plants
	31	$\forall d, \forall s, \forall c, \forall i$ $\forall z \in [1, D_{maxd}]$	$\text{If } N_{potUptNonFixN2}_{dxyz} + N_{potUptFixN2}_{dxyz} \leq V_{oxNconcBegdz}$	$N_{upt}_{dsixyz} = N_{potUpt}_{dsiz}$ N_{upt}_{dsixyz} = Actual plant nitrogen uptake

	32	$\forall x \in [1, \text{dim}_x]$ $\forall y \in [1, \text{dim}_y]$ If $(x - P_{si}(x))^2 + (y - P_{si}(y))^2 \leq E_{dsiz}^2$	Else if $N_{potUptNonFixN2_{dxyz}} \leq V_{oxNconcBeg_{dz}}$	If $fixN2_{dsc} = NO$ then $N_{Upt_{dsixyz}} = N_{potUpt_{dsiz}}$ else $N_{Upt_{dsixyz}} = (V_{oxNconcBeg_{dz}} - N_{potUptNonFixN2_{dz}}) \cdot N_{potUpt_{dsiz}} / N_{potUptFixN2_{dxyz}}$	
	33		Else if $N_{potUptNonFixN2_{dxyz}} > V_{oxNconcBeg_{dz}}$	If $fixN2_{dsc} = NO$ then $V_{oxNconcBeg_{dz}} \cdot N_{potUpt_{dsiz}} / N_{potUptNonFixN2_{dxyz}}$ else $N_{Upt_{dsixyz}} = 0$	
	34	$\forall d, \forall s, \forall c, \forall i$ If $fixN2_{dsc} = no$	$missingN_{dsi} = \sum_{\substack{x,y,z \\ \text{if } (x - P_{si}(x))^2 + (y - P_{si}(y))^2 \leq E_{dsiz}^2}} (N_{potUpt_{dsiz}} - N_{Upt_{dsixyz}})$		$missingN_{dsi}$ = Amount of nitrogen missing to the plant to meet its nitrogen requirement
	35	$\forall d \forall z$	If $N_{potUptNonFixN2_{dxyz}} + N_{potUptFixN2_{dxyz}} \leq V_{oxNconcBeg_{dz}}$ Then $superfluousN_{xyz} = V_{oxNconcBeg_{dz}} - \sum_{i=1}^n N_{Upt_{dsixyz}}$ Else $superfluousN_{xyz} = 0$		$superfluousN_{xyz}$ = Amount of nitrogen remaining in a soil voxel after nitrogen uptake by all plants
(o) Compensation	36	$\forall d, \forall s, \forall c, \forall i$ $\forall z \in [1, D_{maxd}]$ $\forall x \in [1, \text{dim}_x]$ $\forall y \in [1, \text{dim}_y]$	If $x=1$ and $y=1$ and $z=1$ Then $missingN_{dsixyz} = missingN_{dsi}$ else $missingN_{dsixyz} = missingN_{dsix'y'z'}$		$missingN_{dsixyz}$ = Amount of nitrogen missing to the plant to meet its nitrogen requirement when the loop is at voxel (x,y,z) $missingN_{dsix'y'z'}$ = Amount of nitrogen missing to the plant to meet its nitrogen requirement when the voxel

		If $[(x-P_{si}(x))^2 + (y-P_{si}(y))^2] \leq E_{dsiz}^2$		loop is at voxel (x', y', z') (see Equation 39)
	37	If $fixN2_{dsc} = no$	If $missingN_{dsixyz} > 0$ and $superfluousN_{xyz} > 0$ Then $NavailableComp_{dsixyz} = \min(superfluousN_{xyz}; RBD_{dsiz} \cdot SNU_{max_s})$ And $potentialComp_{dsixyz} = \min(missingN_{dsixyz}, NavailableComp_{dsixyz})$	$NavailableComp_{dsixyz} =$ Nitrogen available to plant to compensate the nitrogen it misses after first uptake $potentialComp_{dsixyz} =$ Potential compensative nitrogen uptake
	38		If $\sum_{i=1}^{n'} potentialComp_{dsixyz} \leq superfluousN_{xyz}$ Then $compensationN_{dsixyz} = potentialComp_{dsixyz}$ Else $compensationN_{dsixyz} = superfluousN_{xyz} \cdot potentialComp_{dsixyz} / \sum_{i=1}^{n'} potentialComp_{dsixyz}$	$compensationN_{dsixyz} =$ Amount of nitrogen taken up by the plant for compensation
	39		If $y < dim_y$ then $y' = y + 1$ Else if $x < dim_x$ then $x' = x + 1$ Else if $z < D_{max_d}$ then $z' = z + 1$ Else calculation stops $missingN_{dsix'y'z'} = missingN_{dsixyz} - compensationN_{dsixyz}$	
(p) Nitrogen in plants after soil-nitrogen uptake	40	$\forall s, \forall c, \forall i, \forall d$ If $stage_{sc} \leq plantlet$	If $fixN2_{dsc} = no$ or $stage > cotyledon$ Then $N_{plant_{dsi}} = N_{plant_{d-1si}}$	$PropTT_{plantlet_{dsi}} =$ Proportion of elapsed thermal time from beginning to end of plantlet stage

		$+ \sum_{(x,y,z)=(1,1,1)}^{(\dim_x, \dim_y, D_{dsc})} (NUpt_{dsixyz} + compensationN_{dsixyz}) +$ $missingN_{dsi} \cdot PropTT_{plantlet_{dsi}}$ $Else \ Nplant_{dsi} = Nplant_{d-1si} + Ndem_{dsi}$	
41	$\forall s, \forall c, \forall i, \forall d$ If $(plantlet < stage_{sc} < maturity_{onset})$	If $fixN2_{dsc} = no$ Then $Nplant_{dsi} = Nplant_{d-1si} + \sum_{(x,y,z)=(1,1,1)}^{(\dim_x, \dim_y, D_{dsc})} (NUpt_{dsixyz} + compensationN_{dsixyz})$ Else $Nplant_{dsi} = Nplant_{d-1si} + Ndem_{dsi}$	
42		If $Ndem_{dsi} > 0$ Then $Naboveground_{dsi} = Naboveground_temp_{dsi} + \sum_{(x,y,z)=(1,1,1)}^{(\dim_x, \dim_y, D_{dsc})} (NUpt_{dsixyz} + compensationN_{dsixyz}) \cdot AG_Ndem_{dsi}/Ndem_{dsi}$ And $Nbelowground_{dsi} = Nbelowground_temp_{dsi} + \sum_{(x,y,z)=(1,1,1)}^{(\dim_x, \dim_y, D_{dsc})} (NUpt_{dsixyz} + compensationN_{dsixyz}) \cdot BG_Ndem_{dsi}/Ndem_{dsi}$ Else $Naboveground_{dsi} = Naboveground_{d-1si}$ And $Nbelowground_{dsi} = Nbelowground_{d-1si}$	
43	$\forall s, \forall c, \forall i, \forall d$ If $stage_{sc} \geq maturity_{onset}$	$Nplant_{dsi} = Nplant_{d-1si}$	

(q) Nitrogen concentration in soil voxels and layers at the end of the day	44	$\forall d, \forall s, \forall c, \forall i$ $\forall z \in [1, Dmax_d]$	$VoxNconcEnd_{dz} = \frac{\sum_{(x,y,i)=(1,1,1)}^{(dim_x, dim_y, n)} (NUpt_{dsixyz} + compensationN_{dsixyz})}{(dimx * dimy)} - VoxNconcBeg_{dz}$	Voxel nitrogen concentration at the end of the day
	45	$\forall d$ $\forall 1 \in [z \cdot vox_z, (z+1) \cdot vox_z - 1]$	$SoilNConcEnd_{dl} = VoxNconcEnd_{dz} / (vox^3 \cdot 10^{-5})$	Soil-nitrogen concentration per soil layer at the end of the day
(r) Plant nitrogen stress index	46	$\forall s, \forall c, \forall i, \forall d <$ maturity onset	If $LBM_{dsi} > 0$, $Nstress_{dsi} = 1 - \frac{Naboveground_{dsi} / LBM_{dsi}}{cNreq_s}$	
	47	$\forall s, \forall c, \forall i, \forall d$ If $stage_{sc} \geq$ maturity onset	$Nstress_{dsi} = Nstress_{dsi-1}$	

Table 3: Species parameters used in the nitrogen version of the plant growth submodel of FLORSYS

Corresponding equations are in Table 2. All the parameters are specific (i.e. their values depends on the species), except rN . The six parameters that are specific to the nitrogen submodel (not in the previous FLORSYS version) are in red (bold).

Parameter	Definition	Unit	Method of calculation
$r1_s$	Parameters to predict root biomass as a function of total plant biomass. $r1_s$ and $r2_s$ are specific parameters, and rN is a non-specific parameter accounting for the effect of nitrogen stress on biomass allocation to roots.	$\text{g root biomass} \cdot \text{g total biomass}^{-1}$	Pointurier et al. (submitted)
$r2_s$		dimensionless	
rN		dimensionless	
$cNreq_s$	Optimal amount of nitrogen in the vegetative aboveground part of the plant (leaf+stem) per unit of leaf biomass for species s . It corresponds to the minimal value required to ensure maximal crop growth rate.	$\text{g aboveground nitrogen} \cdot \text{g leaf biomass}^{-1}$	Perthame et al. (2020)
$cRootN_s$	Response rate of root nitrogen concentration to nitrogen stress index for species s	$\text{g root nitrogen} \cdot \text{g root biomass}^{-1}$	Supplementary material 3
$cResp_root$	Daily rate of root biomass loss due to respiration (species-independent)	$\text{g root biomass loss} \cdot \text{g root biomass}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$	(Colbach et al., 2014)
$Dminfix_s$	Minimal date to start atmospheric nitrogen fixation for legume species s	$^{\circ}\text{C} \cdot \text{day}$	Supplementary material 3
$\epsilon_{btotmax_s}$	Maximal gross radiation use efficiency for species s when nitrogen does not limit photosynthesis ($N_{stress_{dsi}} \geq 0$). This coefficient is used to convert intercepted light into total plant biomass (above- and belowground) (respiration is not subtracted)	$\text{g plant biomass} \cdot \text{MJ}^{-1}$	(Colbach et al., 2014) STICS for parameter values
$legume_s$	Parameter indicating whether a species s is a legume or not	dimensionless	YES or NO from the literature
$LBR0_s$	Leaf to aboveground biomass ratio in optimal growth conditions for species s	$\text{g leaf biomass} \cdot \text{g aboveground biomass}^{-1}$	(Munier-Jolain et al., 2014; Colbach et al., in revision)
$LBR_mu_{s\ x}$	Response parameter of leaf to aboveground biomass ratio to shading index for species s at stage x	dimensionless	(Munier-Jolain et al., 2014; Colbach et al., in revision)
LBR_mu_{Ns}	Response parameter of leaf to aboveground biomass ratio to nitrogen stress index for species s		Perthame et al. (in prep)

SLA0 _s	Specific leaf area in optimal growth conditions for species s	cm ² leaf area·g leaf biomass ⁻¹	(Munier-Jolain et al., 2014; Colbach et al., in revision)
SLA_mu _s	Response parameter of specific leaf area to shading index for species s	dimensionless	(Munier-Jolain et al., 2014; Colbach et al., in revision)
SLA_muN_s	Response parameter of specific leaf area to nitrogen stress index for species s		Perthame et al. (in prep)
SNUmax_s	Maximum specific nitrogen uptake for species s (i.e. maximum amount of nitrogen that 1 gram of root biomass can take up per day)	g soil nitrogen·g root biomass ⁻¹ ·day ⁻¹	Supplementary material 3

Table 4 : State variables used in the nitrogen version of FLORSYS

Corresponding equations are in Table 2 and Table 6. The variables that are specific to the nitrogen submodel (not in the previous FLORSYS version) are in red (bold).

Variable	Definition	Unit
ABM _{dsi}	Aboveground biomass of plant i of species s on day d	g biomass·plant ⁻¹
AG_Ndem_{dsi}	Aboveground nitrogen demand of plant i of species s on day d	g nitrogen·plant ⁻¹
BG_Ndem_{dsi}	Belowground nitrogen demand of plant i of species s on day d	g nitrogen·plant ⁻¹
BMacb _{dsi}	Biomass of plant i of species s on day d that is above the cutting bar at mowing or harvest	g biomass·plant ⁻¹
BMexp_{dsi}	Biomass of plant i of species s on day d that is exported at harvest	g biomass·plant ⁻¹
compensationN_{dsixyz}	Amount of nitrogen taken up for compensation by plant i of species s on day d in voxel (x,y,z)	g nitrogen·plant ⁻¹ ·voxel ⁻¹
D _{dsc}	Depth of root system of cohort c of species s on day d (calculated from root system depth in mm then converted into voxels by dividing by (vox·10))	number of voxels
DD _d	Time from emergence to d day	°C.day
Dmax _d	Depth of the deepest root system on day d	number of voxels
ΔABMresp _{dsi}	Aboveground biomass lost by respiration of plant i of species s on day d that is exported at harvest	g biomass·plant ⁻¹
ΔRBMresp _{dsi}	Root biomass lost by respiration of plant i of species s on day d that is exported at harvest	g biomass·plant ⁻¹
ΔTBM _{dsi}	Daily accumulated total biomass of plant i of species s on day d (root + aboveground biomass)	g biomass·plant ⁻¹
E _{dsil}	Root system lateral radius of plant i of species s on day d in soil layer l	cm

E_{dsiz}	Root system lateral radius of plant i of species s on day d at depth z	Number of voxels
effectLBR_{dsi}	Global effect of shading and nitrogen stress on leaf to aboveground biomass ratio for plant i of species s on day d	dimensionless
effectSLA_{dsi}	Global effect of shading and nitrogen stress on specific leaf area for plant i of species s on day d	dimensionless
ϵ_{bdsi}	Effective gross radiation use efficiency of plant i of species s on day d . This is the coefficient of conversion of intercepted light into total plant biomass (above- and belowground) (respiration is not subtracted)	$\text{g biomass} \cdot \text{MJ}^{-1}$
fixN2_{dsi}	Indicates whether a plant i of species s on day d can fix N_2 or not	dimensionless
LA_{dsi}	Leaf area of plant i of species s on day d	$\text{cm}^2 \cdot \text{plant}^{-1}$
LBM_{dsi}	Leaf biomass of plant i of species s on day d	$\text{g biomass} \cdot \text{plant}^{-1}$
LBR_{dsi}	Leaf to aboveground biomass ratio of plant i of species s on day d	$\text{g leaf biomass} \cdot \text{g}^{-1}$ aboveground biomass
missingN_{dsi}	Amount of nitrogen missing to the plant i of species s on day d to meet its nitrogen requirement	$\text{g nitrogen} \cdot \text{plant}^{-1}$
missingN_{dsixyz}	Amount of nitrogen missing to plant i of species s on day d to meet its nitrogen requirement when the voxel loop is at voxel (x,y,z)	
missingN_{dsix'y'z'}	Amount of nitrogen missing to plant i of species s on day d to meet its nitrogen requirement when the voxel loop is at voxel (x',y',z')	
Naboveground_{dsi}	Amount of nitrogen in the aboveground part of plant i of species s on day d	$\text{g nitrogen} \cdot \text{plant}^{-1}$
Naboveground_tem p_{dsi}	Amount of nitrogen in the aboveground part after remobilisation from belowground part of plant i of species s on day d	$\text{g nitrogen} \cdot \text{plant}^{-1}$
Navailable_{dsiz}	Nitrogen available in an average voxel at depth z to plant i of species s	$\text{g nitrogen} \cdot \text{plant}^{-1} \cdot \text{voxel}^{-1}$
NavailableComp_{dsixy z}	Nitrogen available in voxel (x,y,z) to plant i of species s on day d to compensate the nitrogen it misses after first uptake	$\text{g nitrogen} \cdot \text{plant}^{-1} \cdot \text{voxel}^{-1}$
Nbelowground_{dsi}	Amount of nitrogen in the belowground part of plant i of species s on day d	$\text{g nitrogen} \cdot \text{plant}^{-1}$
Nbelowground_tem p_{dsi}	Amount of nitrogen in the belowground part after remobilisation to aboveground part of plant i of species s on day d	$\text{g nitrogen} \cdot \text{plant}^{-1}$
$nbVox_{dsiz}$	Number of voxels colonized by roots of plant i of species s on day d at depth z	number of voxels
Ndem_{dsi}	Nitrogen demand of plant i of species s on day d	$\text{g nitrogen} \cdot \text{plant}^{-1}$
Ndem_{dsiz}	Nitrogen demand of plant i of species s on day d in an average voxel at depth z	$\text{g nitrogen} \cdot \text{plant}^{-1} \cdot \text{voxel}^{-1}$

NUpt_{dsixyz}	Actual nitrogen uptake of plant i of species s on day d in voxel (x,y,z)	g nitrogen·plant ⁻¹ ·voxel ⁻¹
Nplant_{dsi}	Total amount of nitrogen of plant i of species s on day d	g nitrogen·plant ⁻¹
NpotUpt_{dsiz}	Potential nitrogen uptake of plant i of species s in voxels at depth z on day d (estimated without considering that the voxel can be occupied by roots of several plants)	g nitrogen·plant ⁻¹ ·voxel ⁻¹
NpotUptFixN_{2dxyz}	Potential nitrogen uptake of a N ₂ -fixating plant i of species s in voxels at depth z on day d (estimated without considering that the voxel can be occupied by roots of several plants)	g nitrogen·plant ⁻¹ ·voxel ⁻¹
NpotUptNonFixN_{2dxyz}	Potential nitrogen uptake of a non N ₂ -fixating plant i of species s in voxels at depth z on day d (estimated without considering that the voxel can be occupied by roots of several plants)	g nitrogen·plant ⁻¹ ·voxel ⁻¹
Nstress_{dsi}	Nitrogen stress index of plant i of species s on day d. A value close to 0 indicates an optimum nitrogen nutrition. Positive (resp. negative) values reflect a nitrogen-limitation (resp. excess), with nitrogen-limitation (resp. excess) increasing with increasing (resp. decreasing) Nstress _{dsi} value	dimensionless
NstressEffectLBR_{dsi}	Effect of nitrogen stress index on leaf to aboveground biomass ratio for plant i of species s on day d	dimensionless
NstressEffectSLA_{dsi}	Effect of nitrogen stress index on specific leaf area for plant i of species s on day d	dimensionless
NUpt_{dsixyz}	Actual plant nitrogen uptake of plant i of species s on day d in voxel (x,y,z)	g nitrogen·plant ⁻¹ ·voxel ⁻¹
PAR_{dsi}	Photosynthetically active radiation intercepted by plant i of species s on day d	MJ
potentialComp_{dsixyz}	Potential compensative nitrogen uptake of plant i of species s on day d in voxel (x,y,z) (estimated without considering that the voxel can be occupied by roots of several plants)	g nitrogen·plant ⁻¹ ·voxel ⁻¹
PropTTflo_{dsi}	Proportion of elapsed thermal time from beginning to end of flowering for plant i of species s on day d	°C.day·(°C.day) ⁻¹
PropTTplantlet_{dsi}	Proportion of elapsed thermal time from beginning to end of plantlet stage for plant i of species s on day d	°C.day·(°C.day) ⁻¹
P_{si}(x)	Coordinates of plant i of species s on the x-axis	voxel
P_{si}(x,y)	Coordinates of plant i of species s	voxel
P_{si}(y)	Coordinates of plant i of species s on the y-axis	voxel
Qres_{ds}	Quantity of crop residues of species s on day d	g biomass
RBD_{dsil}	Root biomass of plant i of species s on day d in soil layer l	g biomass·cm ⁻³
RBD_{dsiz}	Root biomass of plant i of species s on day d in an average voxel at depth z	g biomass·plant ⁻¹ ·voxel ⁻¹
RBM_{dsi}	Root biomass of plant i of species s on day d	g biomass·plant ⁻¹

RBR_{dsi}	Proportion of root biomass in total plant biomass of plant i of species s on day d	$\text{g root biomass} \cdot \text{g total biomass}^{-1}$
SBM_{dsi}	Seed biomass of plant i of species s on day d	$\text{g biomass} \cdot \text{plant}^{-1}$
$StemBM_{dsi}$	Stem biomass of plant i of species s on day d	$\text{g biomass} \cdot \text{plant}^{-1}$
$ShadeEffectLBR_{dsi}$	Effect of shading index on leaf to aboveground biomass ratio for plant i of species s on day d	dimensionless
$ShadeEffectSLA_{dsi}$	Effect of shading index on specific leaf area for plant i of species s on day d	dimensionless
SI_{dsi}	Cumulated shading index since plant emergence	dimensionless
SLA_{dsi}	Specific leaf area of plant i of species s on day d	$\text{cm}^2 \text{ leaf area} \cdot \text{g leaf biomass}^{-1}$
SoilNConcBeg_{dl}	Soil-nitrogen concentration per soil layer l of 1-cm thickness before plant nitrogen uptake	$\text{g nitrogen} \cdot \text{m}^{-3}$ (per cm sol layer)
SoilNConcEnd_{dl}	Soil-nitrogen concentration per soil layer l of 1-cm thickness after plant nitrogen uptake	$\text{g nitrogen} \cdot \text{m}^{-3}$ (per cm sol layer)
superfluousN_{xyz}	Amount of nitrogen remaining in a soil voxel (x,y,z) after nitrogen uptake by all the plants with roots in this voxel	$\text{g nitrogen} \cdot \text{voxel}^{-1}$
TBM_{dsi}	Total biomass of plant i of species s on day d (below- and aboveground biomass)	$\text{g biomass} \cdot \text{plant}^{-1}$
temperature _d	Mean air temperature on day d	°C
VoxNconcBeg_{dz}	Soil voxel nitrogen concentration in an average voxel at depth z at the beginning of day d (before plant nitrogen uptake)	$\text{g nitrogen} \cdot \text{voxel}^{-1}$
VoxNconcEnd_{dz}	Soil voxel nitrogen concentration in an average voxel at depth z at the end of day d (after plant nitrogen uptake)	$\text{g nitrogen} \cdot \text{voxel}^{-1}$

Table 5: Input variables for representing the below-ground part of the simulated field in FLORSYS

Variables	Definition	Unit
vox	Soil voxel edge size (cubic voxels)	cm
dim _x	Field width on the x-axis	Number of voxels
dim _y	Field length on the y-axis	Number of voxels

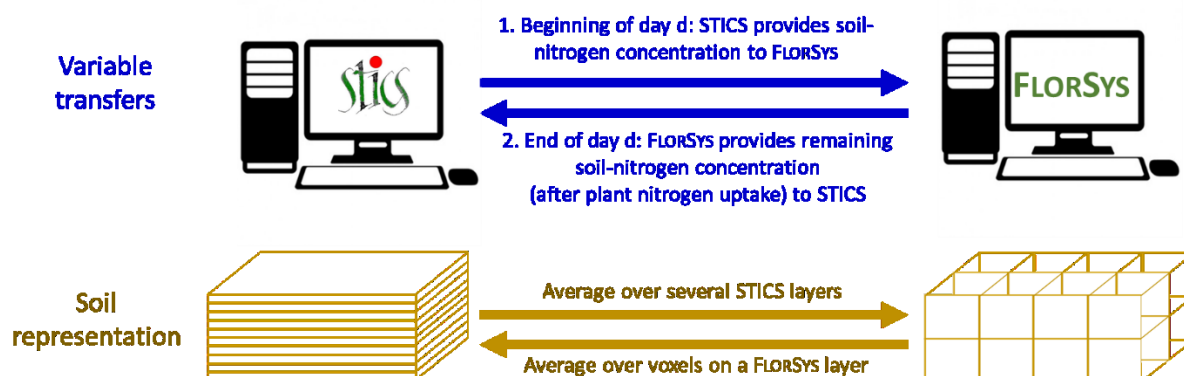
Table 6: Equations of the occasional processes occurring in the nitrogen version of FLORSYS

Equations with d: day in days, s: species, i: individual, c: cohort (all plants of the same species emerging the same day).

Process	#	When	Equation	Variables (for details, see Table 3)
Plant nitrogen loss	48	$\forall s, \forall c, \forall i, \forall d$	$\text{Naboveground}_{dsi} = \frac{\text{ABM}_{d-1si} - \text{ABM}_{dsi}}{\text{ABM}_{d-1si}} \cdot \text{Naboveground}_{d-1si}$ $\text{Nbelowground}_{dsi} = \frac{\text{ABM}_{d-1si} - \text{RBM}_{dsi}}{\text{RBM}_{d-1si}} \cdot \text{Nbelowground}_{d-1si}$	- $\text{Naboveground}_{dsi}$ = Amount of nitrogen in the aboveground plant part - ABM_{dsi} = Aboveground plant biomass - $\text{Nbelowground}_{dsi}$ = Amount of nitrogen in the belowground plant part - RBM_{dsi} = Plant root biomass
Crop biomass return to soil	49	$\forall s = \text{crop}, \forall c, \forall i, \forall d$	(1) If d=tillage or herbicide date, $\text{Qres}_{ds} = \sum_{i=1}^n \text{TBM}_{dsi}$ (2) If d=mowing date, $\text{Qres}_{ds} = \sum_{i=1}^n \text{TBM}_{dsi} - \sum_{i=1}^n \text{BMacb}_{dsi}$ (3) If d=harvest date, $\text{Qres}_{ds} = \sum_{i=1}^n \text{TBM}_{dsi} - \sum_{i=1}^n \text{BMexp}_{dsi}$ with $\text{BMexp}_{dsi} = \text{SBM}_{dsi}$ or RBM_{dsi} or BMacb_{dsi}	- Qres_{ds} = Quantity of crop residues - TBM_{dsi} = Total plant biomass - BMacb_{dsi} = Plant biomass above the cutting bar at mowing or harvest - BMexp_{dsi} = Plant biomass exported at harvest - SBM_{dsi} = Seed biomass

8. Supplementary material

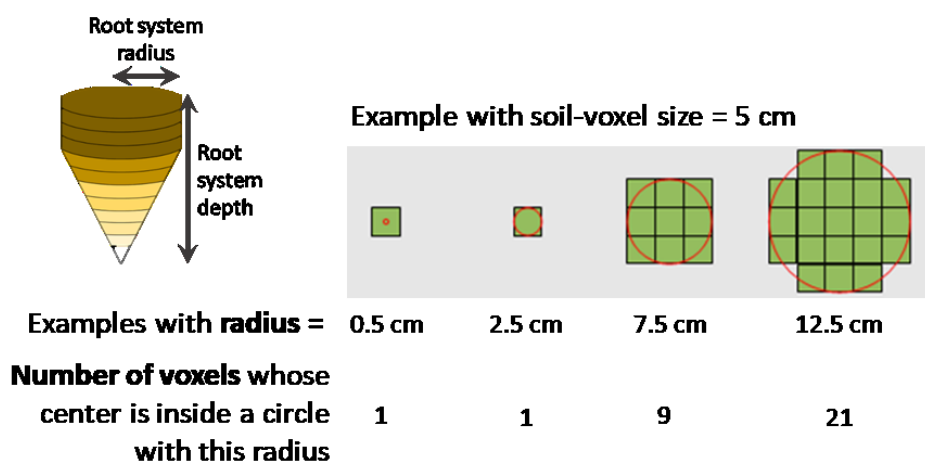
Supplementary material 1: Connection between STICS and FLORSYS for simulating soil-nitrogen availability



Soil-nitrogen concentration in each 1-cm soil layer is provided by STICS (Brisson et al., 1998) at the beginning of each simulation day. It is averaged over several 1-cm STICS layers to correspond to one FLORSYS voxel layer (e.g. ten 1-cm soil layers of STICS if the soil-voxel edge size in FLORSYS is 10 cm). Note that the soil-nitrogen concentration at the beginning of each day is the same in all the voxels at the same depth (i.e. of a voxel layer). The soil-nitrogen concentration at the end of the day is the same for all the voxels at the same depth (i.e. in a voxel layer). It is for each 1-cm soil layer to be provided to the STICS model.

Supplementary material 2: Number of voxels occupied by a plant at a given voxel depth

Adapted from Munier-Jolain et al. (2013) a



Supplementary material 1: Methods of calculation of three species parameters of the nitrogen version of FLORSYS: cRootNs, SNUMaxs and Dminfixs (Chapitre 4)

Supplementary material 2 : Default nitrogen-parameter values for non-experimented species (Chapitre 4)

Annexe 6. Fiche Expérimentarium



L'AZOTE POUR CONTRÔLER LA CROISSANCE DES MAUVAISES HERBES

✚ AGRONOMIE



LAURÈNE PERTHAME est jeune chercheuse en agronomie à l'INRA* de Dijon, dans l'unité Agroécologie. Les chercheurs de son laboratoire étudient les mauvaises herbes dans les champs. Ils cherchent des solutions pour les limiter en utilisant moins de produits chimiques, qui sont dangereux pour la santé et l'environnement. Laurène s'intéresse plus particulièrement à un élément appelé « azote », que les agriculteurs apportent dans leurs champs pour nourrir les plantes, mais qui profite aussi aux mauvaises herbes. Pour tenter de mieux les contrôler, Laurène change la quantité d'azote mise dans le champ et le moment auquel ces apports sont faits.

* Institut National de la Recherche Agronomique

« Ce qui m'intéresse particulièrement dans ma recherche, c'est la diversité des échelles de travail. Il faut comprendre les phénomènes qu'on observe à l'échelle de la plante tout en s'intéressant aux impacts que cela aura à l'échelle du champ. »

Laurène Perthame

www.experimentarium.fr



Pour bien pousser, les plantes ont besoin de lumière, d'eau et de nourriture. Un des éléments qui aide le plus les plantes à grandir s'appelle l'azote. Les agriculteurs souhaitent que les plantes qu'ils cultivent poussent le mieux possible. Ils rajoutent donc généralement de l'azote dans le sol s'il n'y en a pas suffisamment. Malheureusement, des mauvaises herbes poussent au milieu des plantes cultivées et elles « volent » alors l'azote dont les cultures ont besoin.

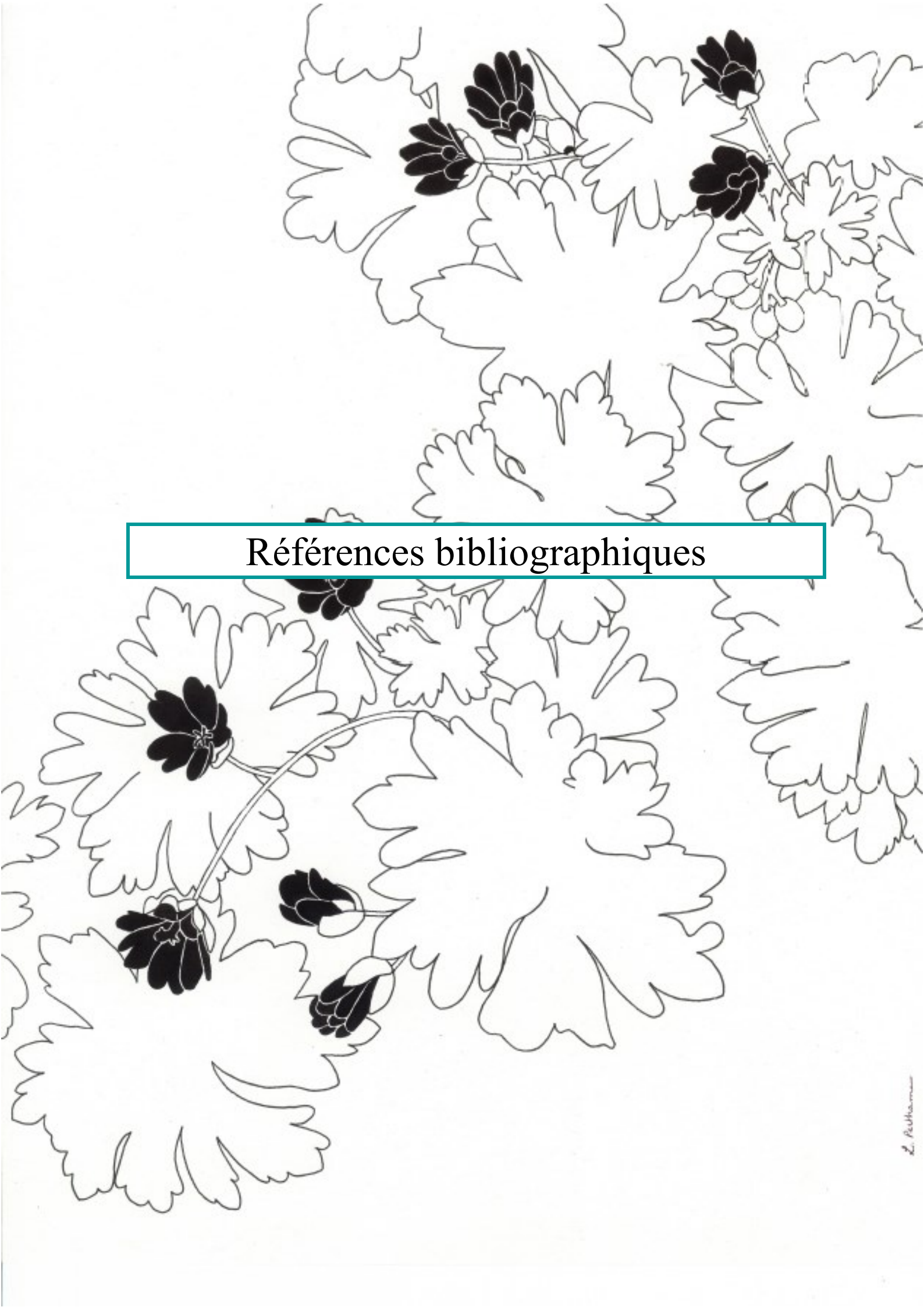
Des chercheurs de l'équipe de Laurène ont développé un modèle sur ordinateur qui permet de faire pousser les plantes virtuellement à partir de calculs informatiques. Pour le moment, ce modèle virtuel simule la façon dont les plantes grandissent en fonction de la quantité de lumière qu'elles reçoivent mais ne prend pas en compte l'azote (présent ou ajouté dans le sol).

Laurène et ses collègues sont chargés d'ajouter cette partie-là dans le modèle. Pour définir les calculs à ajouter, Laurène doit d'abord savoir comment une plante grandit en fonction de la quantité d'azote dans le sol et de la quantité de lumière qu'elle perçoit.

En serres, Laurène et ses collègues ont fait pousser des espèces de plantes cultivées et de mauvaises herbes. La moitié des plantes a poussé sous la lumière naturelle, l'autre moitié sous un voile qui empêche une partie de la lumière de passer. Les plantes étaient arrosées avec de l'eau plus ou moins riche en azote. Laurène a suivi la croissance des feuilles, des tiges et des racines de chaque espèce pendant 4 mois. Cela lui a permis de calculer l'impact de la quantité d'azote dans le sol sur la croissance de chaque partie des différentes plantes, et de rajouter ces éléments au modèle virtuel.

LES OBJECTIFS

- ✚ Traduire sous forme de calculs la croissance des plantes sous l'effet de l'azote et de la lumière pour compléter un modèle virtuel
- ✚ Utiliser ce modèle virtuel pour comprendre les effets de la période et de la quantité des apports d'azote sur la croissance des mauvaises herbes
- ✚ Grâce à ce modèle, proposer des modifications des apports d'azote pour favoriser le contrôle des mauvaises herbes en réduisant l'utilisation des produits chimiques



Références bibliographiques

Références bibliographiques

- Abouziena HF, El-Karmany MF, Singh M, Sharma SD. 2007.** Effect of nitrogen rates and weed control treatments on maize yield and associated weeds in sandy soils. *Weed Technology*, **21**: 1049-1053.
- Agreste. 2013.** Analyses et résultats - Pratiques culturales maïs
- Altieri MA. 2000.** Agroecology: principles and strategies for designing sustainable farming systems.
- Altieri MA, Nicholls CI, Henao A, Lana MA. 2015.** Agroecology and the design of climate change-resilient farming systems. *Agronomy for Sustainable Development*, **35**: 869-890.
- An H, Shangguan ZP. 2008.** Specific leaf area, leaf nitrogen content, and photosynthetic acclimation of *Trifolium repens* L. seedlings grown at different irradiances and nitrogen concentrations. *Photosynthetica*, **46**: 143-147.
- Andersson TN, Milberg P. 1998.** Weed flora and the relative importance of site, crop, crop rotation, and nitrogen. *Weed Science*, **46**: 30-38.
- Angonin C, Caussanel JP, Meynard JM. 1996.** Competition between winter wheat and *Veronica hederifolia*: influence of weed density and the amount and timing of nitrogen application. *Weed Research*, **36**: 175-187.
- Arvalis-infos. 2017.** Inutile d'apporter de l'azote au semis en cas de forts reliquats azotés. Carpentier B, Soenen B, Flodrops Y: www.arvalis-infos.fr/inutile-d-apporter-de-l-azote-au-semis-dans-les-situations-a-forts-reliquats-azotes-@/view-24297-arvarticle.html Consulted on August 2020.
- Asseng S, Ewert F, Rosenzweig C, et al. 2013.** Uncertainty in simulating wheat yields under climate change. *Nature Climate Change*, **3**: 827-832.
- Aubertot J-N, Robin M-H. 2013.** Injury Profile SIMulator, a qualitative aggregative modelling framework to predict crop injury profile as a function of cropping practices, and the abiotic and biotic environment. I. Conceptual bases. *Plos One*, **8**: e73202.
- Bajwa AA, Walsh M, Chauhan BS. 2017.** Weed management using crop competition in Australia. *Crop Protection*, **95**: 8-13.
- Bàrberi P. 2002.** Weed management in organic agriculture: are we addressing the right issues? *Weed Research*, **42**: 177-193.
- Barillot R, Chambon C, Andrieu B. 2016.** CN-Wheat, a functional-structural model of carbon and nitrogen metabolism in wheat culms after anthesis. I. Model description. *Annals of Botany*, **118**: 997-1013.
- Barot S, Allard V, Cantarel A, et al. 2017.** Designing mixtures of varieties for multifunctional agriculture with the help of ecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, **37**: 13.
- Berger A, McDonald AJ, Riha SJ. 2007.** Does soil nitrogen affect early competitive traits of annual weeds in comparison with maize? *Weed Research*, **47**: 509-516.
- Berger AG. 2009.** *Competition for above and below ground resources among annual species from the plant to the field: quantification analysis and modeling*, PhD Thesis, Cornell University, Ithaca, New-York.
- Berger AG, McDonald AJ, Riha SJ. 2013.** Simulating Root Development and Soil Resource Acquisition in Dynamic Models of Crop–Weed Competition. In: Timlin D, Ahuja LR, eds. *Enhancing Understanding and Quantification of Soil–Root Growth Interactions*. Madison, WI: American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America.

- Bergez JE, Colbach N, Crespo O, et al. 2010.** Designing crop management systems by simulation. *European Journal of Agronomy*, **32**: 3-9.
- Bertrand M, Doré T. 2008.** Comment intégrer la maîtrise de la flore adventice dans le cadre général d'un système de production intégrée ? *Innovations agronomiques*, **3**: 1-13.
- Blackshaw RE. 2005.** Nitrogen fertilizer, manure, and compost effects on weed growth and competition with spring wheat. *Agronomy Journal*, **97**: 1612-1621.
- Blackshaw RE, Brandt RN, Janzen HH, Entz T, Grant CA, Derksen DA. 2003.** Differential response of weed species to added nitrogen. *Weed Science*, **51**: 532-539.
- Blackshaw RE, Molnar LJ, Janzen HH. 2004.** Nitrogen fertilizer timing and application method affect weed growth and competition with spring wheat. *Weed Science*, **52**: 614-622.
- Blackshaw RE, Semach G, Janzen HH. 2002.** Fertilizer application method affects nitrogen uptake in weeds and wheat. *Weed Science*, **50**: 634-641.
- Blanco AM. 2020.** Optimization in decision support systems. In: Chantre GR, Gonzalez-Andujar JL, eds. *Decision support systems for weed management*. Cham, Switzerland: Springer.
- Brainard DC, Bellinder RR, DiTommaso A. 2005.** Effects of canopy shade on the morphology, phenology, and seed characteristics of Powell amaranth (*Amaranthus powellii*). *Weed Science*, **53**: 175-186.
- Brisson N, Gary C, Justes E, et al. 2003.** An overview of the crop model STICS. *European Journal of Agronomy*, **18**: 309-332.
- Brisson N, Mary B, Ripoche D, et al. 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.
- Brisson N, Ruguet F, Gate P, et al. 2002.** STICS: a generic model for simulating crops and their water and nitrogen balances. II. Model validation for wheat and maize. *Agronomie*, **22**: 69-92.
- Brunel-Muguet S, D'Hooghe P, Bataille MP, et al. 2015.** Heat stress during seed filling interferes with sulfur restriction on grain composition and seed germination in oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Frontiers in Plant Science*, **6**.
- Bürger J, Granger S, Guyot SHM, Messéan A, Colbach N. 2015.** Simulation study of the impact of changed cropping practices in conventional and GM maize on weeds and associated biodiversity. *Agricultural Systems*, **137**: 51-63.
- Cahill JF. 1999.** Fertilization effects on interactions between above- and belowground competition in an old field. *Ecology*, **80**: 466-480.
- Carlson HL, Hill JE. 1985.** Wild oat (*Avena fatua*) competition with spring wheat: effects of nitrogen fertilization. *Weed Science*, **34**: 29-33.
- Casper BB, Jackson RB. 1997.** Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**: 545-570.
- Caussanel JP. 1989.** Nuisibilité et seuils de nuisibilité des mauvaises herbes dans une culture annuelle : situation de concurrence bispécifique. *Agronomie*, **9**: 219-240.
- Cavan N, Omon B, Colbach N, Angevin F. 2019.** Utilisation du modèle FLORSYS comme outil d'aide à la conception de systèmes de culture innovants performants pour la gestion durable des adventices : exemple d'un groupe DEPHY Ferme de l'Eure. *Agronomie, Environnement & Société*: 131-144.
- Chalak-Haghighi M, Van Ierland EC, Bourdot GW, Leathwick D. 2008.** Management strategies for an invasive weed: a dynamic programming approach for Californian thistle in New Zealand. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, **51**: 409-424.
- Chatelin MH, Aubry C, Poussin JC, et al. 2005.** DéciBlé, a software package for wheat crop management simulation. *Agricultural Systems*, **83**: 77-99.

- Chessel D, Dufour AB, Thioulouse J. 2004.** The ade4 package. I. One-table method. *R News* 4, 4: 5-10.
- Colas F, Cordeau S, Granger S, et al. 2020.** Co-development of a decision support system for integrated weed management: contribution from future users. *European Journal of Agronomy*, 114: in press.
- Colbach N. 2006.** *Modélisation des effets des systèmes de culture sur les bioagresseurs*, Mémoire d'habilitation à diriger des recherches, Université de Bourgogne, Dijon.
- Colbach N. 2010.** Modelling cropping system effects on crop pest dynamics: how to compromise between process analysis and decision aid. *Plant Science*, 179: 1-13.
- Colbach N, Bertrand M, Busset H, et al. 2016.** Uncertainty analysis and evaluation of a complex, multi-specific weed dynamics model with diverse and incomplete data sets. *Environmental Modelling & Software*, 86: 184-203.
- Colbach N, Biju-Duval L, Gardarin A, et al. 2014a.** The role of models for multicriteria evaluation and multiobjective design of cropping systems for managing weeds. *Weed Research*, 54: 541-555.
- Colbach N, Colas F, Cordeau S, et al. 2020a.** The FLORSYS crop-weed canopy model, a tool to investigate and promote agroecological weed management. *Field Crops Research*.
- Colbach N, Collard A, Guyot SHM, Mézière D, Munier-Jolain NM. 2014b.** Assessing innovative sowing patterns for integrated weed management with a 3D crop:weed competition model. *European Journal of Agronomy*, 53: 74-89.
- Colbach N, Cordeau S. 2018.** Reduced herbicide use does not increase crop yield loss if it is compensated by alternative preventive and curative measures. *European Journal of Agronomy*, 94: 67-78.
- Colbach N, Cordeau S, Gardarin A. 2019a.** Implantation des cultures et gestion des adventices : effets des modalités de préparation des sols et de semis sur la flore adventice. In: Boiffin J, Laurent F, Richard G, eds. *Réussir l'Implantation des cultures : enjeux agroécologiques, raisonnement agronomique*: Éditions Quae.
- Colbach N, Cordeau S, Garrido A, et al. 2018.** Landsharing vs landsparing: How to reconcile crop production and biodiversity? A simulation study focusing on weed impacts. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 251: 203-217.
- Colbach N, Cordeau S, Queyrel W, Maillot T, Villerd J, Moreau D. 2019b.** Du champ virtuel au champ réel - ou comment utiliser un modèle de simulation pour diagnostiquer des stratégies de gestion durables des adventices? *Agronomie, Environnement et Sociétés*, 9: 111-128.
- Colbach N, Darmency H, Fernier A, Granger S, Le Corre V, Messéan A. 2017.** Simulating changes in cropping practices in conventional and glyphosate-resistant maize. II. Effect on weed impacts on crop production and biodiversity. *Environmental Science and Pollution Research*, 24: 13121-13135.
- Colbach N, Gardarin A, Moreau D. 2019c.** The response of weed and crop species to shading: which parameters explain weed impacts on crop production? *Field Crops Research*, 238: 45-55.
- Colbach N, Gardarin A, Munier-Jolain NM. 2010.** FLORSYS: a mechanistic model of cropping system effects on weed flora based on functional relationships with species traits. *15th International EWRS Symposium*. Kaposvár, Hungary.
- Colbach N, Moreau D. 2018.** Les processus impliqués dans la dynamique démographique des communautés adventices en réponse aux systèmes de culture. In: Chauvel B, Darmency H, Munier-Jolain N, Rodriguez A, eds. *Gestion durable de la flore adventice des cultures*: Éditions Quae.

- Colbach N, Moreau D, Dugué F, Gardarin A, Strbik F, Munier-Jolain N. 2020b.** The response of weed and crop species to shading. How to predict their morphology and plasticity from species traits and ecological indexes? *European Journal of Agronomy*.
- Colbach N, Petit S, Chauvel B, et al. 2020c.** Relations entre niveau d'usage d'herbicides, flore adventice et rendement : analyse critique des méthodes et synthèse des acquis. *Innovations Agronomiques*, **In press**.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, et al. 2003.** A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**: 335-380.
- 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, et al. 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, 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.
- Coucheney E, Buis S, Launay M, et al. 2015.** Accuracy, robustness and behavior of the STICS soil-crop model for plant, water and nitrogen outputs: Evaluation over a wide range of agro-environmental conditions in France. *Environmental Modelling & Software*, **64**: 177-190.
- Craven BD. 1986.** Theory of Multiobjective Optimization (Yoshikazu Sawaragi, Hirotaka Nakayama and Tetsuzo Tanino). *SIAM Review*, **28**: 584-586.
- Croll BT. 1991.** Pesticides in Surface Waters and Groundwaters. *Water and Environ. J.*, **5**: 389-395.
- Dassou AG, Tixier P. 2016.** Response of pest control by generalist predators to local-scale plant diversity: a meta-analysis. *Ecology and Evolution*, **6**: 1143-1153.
- Davis AS, Frisvold GB. 2017.** Are herbicides a once in a century method of weed control? *Pest Management Science*, **73**: 2209-2220.
- de Groot CC, Marcelis LFM, van den Boogaard R, Lambers H. 2002.** Interactive effects of nitrogen and irradiance on growth and partitioning of dry mass and nitrogen in young tomato plants. *Functional Plant Biology*, **29**: 1319-1328.
- Debaeke P, Caussanel JP, Kiniry JR, Kafiz B, Mondragon G. 1997.** Modelling crop:weed interactions in wheat with ALMANAC. *Weed Research*, **37**: 325-341.
- Deytieux V, Munier-Jolain N, Caneill J. 2016.** Assessing the sustainability of cropping systems in single- and multi-site studies. A review of methods. *European Journal of Agronomy*, **72**: 107-126.
- Deytieux V, Nemecek T, Freiermuth Knuchel R, Gaillard G, Munier-Jolain NM. 2012.** Is Integrated Weed Management efficient for reducing environmental impacts of cropping systems? A case study based on life cycle assessment. *European Journal of Agronomy*, **36**: 55-65.
- Dhima KV, Eleftherohorinos IG. 2001.** Influence of nitrogen on competition between winter cereals and sterile oat. *Weed Science*, **49**: 77-82.
- Ditomaso JM. 1995.** Approaches for improving crop competitiveness through the manipulation of fertilization strategies. *Weed Science*, **43**: 491-497.
- DiTommaso A, Averill KM, Hoffmann MP, Fuchsberg JR, Losey JE. 2016.** Integrating insect, resistance, and floral resource management in weed control decision-making. *Weed Science*, **64**: 743-756.

- Doré T. 2006.** Introduction générale. In: Doré T, Le Bail M, Martin P, Ney B, Roger-Estrade J, eds. *L'agronomie aujourd'hui*. Versailles: Editions Quae.
- Doré T, Meynard JM. 2006.** I. Itinéraire technique, système de culture : de la compréhension du fonctionnement du champ cultivé à l'évaluation des pratiques agricoles. Introduction générale. In: Doré T, Le Bail M, Martin P, Ney B, Roger-Estrade J, eds. *L'agronomie aujourd'hui*. Versailles: Editions Quae.
- Duchene O, Vian JF, Celette F. 2017.** Intercropping with legume for agroecological cropping systems: Complementarity and facilitation processes and the importance of soil microorganisms. A review. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **240**: 148-161.
- Dunbabin VM, Postma JA, Schnepf A, et al. 2013.** Modelling root-soil interactions using three-dimensional models of root growth, architecture and function. *Plant and Soil*, **372**: 93-124.
- Ellenberg H. 1974.** *Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas* Göttingen, Germany.
- Evans JR, Poorter H. 2001.** Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant Cell and Environment*, **24**: 755-767.
- Evans SP, Knezevic SZ, Lindquist JL, Shapiro CA. 2003a.** Influence of nitrogen and duration of weed interference on corn growth and development. *Weed Science*, **51**: 546-556.
- Evans SP, Knezevic SZ, Lindquist JL, Shapiro CA, Blankenship EE. 2003b.** Nitrogen application influences the critical period for weed control in corn. *Weed Science*, **51**: 408-417.
- Everaarts AP. 1992.** Response of weeds to the method of fertilizer application on low-fertility acid soils in Surinam. *Weed Research*, **32**: 391-397.
- Faverjon L, Escobar-Gutierrez A, Litrico I, Julier B, Louarn G. 2019.** A generic individual-based model can predict yield, nitrogen content, and species abundance in experimental grassland communities. *Journal of Experimental Botany*, **70**: 2491-2504.
- Fracchiolla M, Stellacci AM, Cazzato E, Tedone L, Ali SA, De Mastro G. 2018.** Effects of Conservative Tillage and Nitrogen Management on Weed Seed Bank after a Seven-Year Durum Wheat-Faba Bean Rotation. *Plants-Basel*, **7**.
- Freschet GT, Swart EM, Cornelissen JHC. 2015.** Integrated plant phenotypic responses to contrasting above- and below-ground resources: key roles of specific leaf area and root mass fraction. *New Phytologist*, **206**: 1247-1260.
- Fried G, Chauvel B, Reboud X. 2008a.** Evolution de la flore adventice des champs cultivés au cours des dernières décennies : vers la sélection de groupes d'espèces répondant aux systèmes de culture. *Innovations Agronomiques*, **3**: 15-26.
- Fried G, Chauvel B, Reboud X. 2009.** A functional analysis of large-scale temporal shifts from 1970 to 2000 in weed assemblages of sunflower crops in France. *Journal of Vegetation Science*, **20**: 49-58.
- Fried G, Norton LR, Reboud X. 2008b.** Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **128**: 68-76.
- 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.
- Gardarin A, Dürr C, Mannino MR, Busset H, Colbach N. 2010a.** Seed mortality in the soil is related to the seed coat thickness. *Seed Science Research*, **20**: 243-256.
- Gardarin A, Guillemin JP, Munier-Jolain NM, Colbach N. 2010b.** Estimation of key parameters for weed population dynamics models: base temperature and base water potential for germination. *European Journal of Agronomy*, **32**: 162-168.

- Gastal F, Lemaire G, Durand JL, Louarn G. 2015.** *Quantifying crop responses to nitrogen and avenues to improve nitrogen-use efficiency.*
- Gaudio N, Escobar-Gutierrez AJ, Casadebaig P, et al. 2019.** Current knowledge and future research opportunities for modeling annual crop mixtures. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, **39**.
- Goldberg DE. 1989.** *Genetic algorithms in search, optimization and machine learning.* Boston, MA, USA: Addison-Wesley Longman Publishing Co., Inc.
- Goldberg DE. 1990.** Components of resource competition in plant communities. In: Grace JB, Tilman D, eds. *IN: Perspectives on plant competition.* San Diego: Academic Press.
- Graf B, Gutierrez AP, Rakotobe O, Zahner P, Delucchi V. 1990.** A simulation model for the dynamics of rice growth and development: Part II-The competition with weeds for nitrogen and light. *Agricultural Systems*, **32**: 367-392.
- Greenwood DJ, Lemaire G, Gosse G, Cruz P, Draycott A, Neeteson JJ. 1990.** Decline in percentage N of C3 and C4 crops with increasing plant mass. *Annals of Botany*, **66**: 425-436.
- Guinet M, Nicolardot B, Revellin C, Durey V, Carlsson G, Voisin AS. 2018.** Comparative effect of inorganic N on plant growth and N-2 fixation of ten legume crops: towards a better understanding of the differential response among species. *Plant and Soil*, **432**: 207-227.
- Gunn S, Farrar JF, Collis BE, Nason M. 1999.** Specific leaf area in barley: individual leaves versus whole plants. *New Phytologist*, **143**: 45-51.
- Gutteridge RJ, Jenkyn JF, Bateman GL. 2006.** Effects of different cultivated or weed grasses, grown as pure stands or in combination with wheat, on take-all and its suppression in subsequent wheat crops. *Plant Pathology*, **55**: 696-704.
- Haarstad K, Ludvigsen GH. 2007.** Ten Years of Pesticide Monitoring in Norwegian Ground Water. *Ground Water Monitoring & Remediation*, **27**: 75-89.
- Harbur MM, Owen MDK. 2004.** Response of three annual weeds to corn population density and nitrogen fertilization timing. *Weed Science*, **52**: 845-853.
- Harley CDG, Bertness MD. 1996.** Structural interdependence: An ecological consequence of morphological responses to crowding in marsh plants. *Functional Ecology*, **10**: 654-661.
- He D, Wang EL, Wang J, et al. 2017a.** Uncertainty in canola phenology modelling induced by cultivar parameterization and its impact on simulated yield. *Agricultural and Forest Meteorology*, **232**: 163-175.
- He D, Wang EL, Wang J, Lilley JM. 2017b.** Genotype x environment x management interactions of canola across China: A simulation study. *Agricultural and Forest Meteorology*, **247**: 424-433.
- Hodge A, Berta G, Doussan C, Merchan F, Crespi M. 2009.** Plant root growth, architecture and function. *Plant and Soil*, **321**: 153-187.
- Hoffmann MP, Jacobs A, Whitbread AM. 2015.** Crop modelling based analysis of site-specific production limitations of winter oilseed rape in northern Germany. *Field Crops Research*, **178**: 49-62.
- Holzworth DP, Huth NI, Devoil PG, et al. 2014.** APSIM - Evolution towards a new generation of agricultural systems simulation. *Environmental Modelling & Software*, **62**: 327-350.
- Iqbal J, Wright D. 1997.** Effects of nitrogen supply on competition between wheat and three annual weed species. *Weed Research*, **37**: 391-400.
- Jauzein P. 1995.** *Flore des champs cultivés*: Ed. INRA-Sopra.
- Jeudy C, Adrian M, Baussard C, et al. 2016.** RhizoTubes as a new tool for high throughput imaging of plant root development and architecture: test, comparison with pot grown plants and validation. *Plant Methods*, **12**.

- Jeuffroy MH, Bouchard C. 1999.** Intensity and duration of nitrogen deficiency on wheat grain number. *Crop Science*, **39**: 1385-1393.
- Jeuffroy MH, 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.
- Jiang M, Liu T, Huang NS, Shen XP, Shen MX, Dai QG. 2018.** Effect of long-term fertilisation on the weed community of a winter wheat field. *Scientific Reports*, **8**.
- Jiang M, Shen XP, Gao W, Shen MX, Dai QG. 2014.** Weed seed-bank responses to long-term fertilization in a rice-wheat rotation system. *Plant Soil and Environment*, **60**: 344-350.
- Jornsgard B, Rasmussen K, Hill J, Christiansen JL. 1996.** Influence of nitrogen on competition between cereals and their natural weed populations. *Weed Research*, **36**: 461-470.
- Justes E, Mary B, Meynard JM, Machet JM, Thelierhuc L. 1994.** Determination of a critical nitrogen dilution curve for winter-wheat crops. *Annals of Botany*, **74**: 397-407.
- Kaur S, Kaur R, Chauhan BS. 2018.** Understanding crop-weed-fertilizer-water interactions and their implications for weed management in agricultural systems. *Crop Protection*, **103**: 65-72.
- Keating BA, Carberry PS, Hammer GL, et al. 2003.** An overview of APSIM, a model designed for farming systems simulation. *European Journal of Agronomy*, **18**: 267-288.
- Kirkland KJ, Beckie HJ. 1998.** Contribution of nitrogen fertilizer placement to weed management in spring wheat (*Triticum aestivum*). *Weed Technology*, **12**: 507-514.
- Knops JMH, Reinhart K. 2000.** Specific leaf area along a nitrogen fertilization gradient. *American Midland Naturalist*, **144**: 265-272.
- Kristensen L, Olsen J, Weiner J. 2008.** Crop density, sowing pattern, and nitrogen fertilization effects on weed suppression and yield in spring wheat. *Weed Science*, **56**: 97-102.
- Kropff MJ, Spitters CJT. 1992.** An ecophysiological model for interspecific competition, applied to the influence of *Chenopodium album* L. on sugar-beet.1. Model description and parameterization. *Weed Research*, **32**: 437-450.
- Kropff MJ, Van Laar HH. 1993.** Mechanisms of competition for nitrogen. *Modelling crop-weed interactions*: CAB International.
- Lancashire PD, Bleiholder H, Vandenboom T, et al. 1991.** A uniform decimal code for growth-stages of crops and weeds. *Annals of Applied Biology*, **119**: 561-601.
- Le Gall C, Jeuffroy MH, Hénault C, et al. 2014.** Analyser et estimer les émissions de N₂O dans les systèmes de grandes cultures français. *Innovations Agronomiques*, **34**: 97-112.
- Lechenet M, Deytieux V, Antichi D, et al. 2017.** Diversity of methodologies to experiment Integrated Pest Management in arable cropping systems: Analysis and reflections based on a European network. *European Journal of Agronomy*, **83**: 86-99.
- Lemaire G, Avice JC, Kim TH, Ourry A. 2005.** Developmental changes in shoot N dynamics of lucerne (*Medicago sativa* L.) in relation to leaf growth dynamics as a function of plant density and hierarchical position within the canopy. *Journal of Experimental Botany*, **56**: 935-943.
- Lemaire G, Gastal F. 1997.** N uptake and distribution in plant canopies. In: Lemaire G, ed. *Diagnosis of the nitrogen status in crops*: Springer, Berlin, Heidelberg.
- Lemaire G, Oosterom E, Sheehy J, Jeuffroy MH, Massignam A, Rossato L. 2007a.** Is crop N demand more closely related to dry matter accumulation or leaf area expansion during vegetative growth? *Field Crops Research*, **100**: 91-106.

- Lemaire G, Salette J. 1984a.** Relation entre dynamique de croissance et dynamique de prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères. II. Etude de la variabilité entre génotypes. *Agronomie*, **4**: 431-436.
- Lemaire G, Salette J. 1984b.** Relationship between growth and nitrogen uptake in a pure grass stand .1. Environmental-effects. *Agronomie*, **4**: 423-430.
- Lemaire G, Sinclair T, Sadras V, Belanger G. 2019.** Allometric approach to crop nutrition and implications for crop diagnosis and phenotyping. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, **39**.
- Lemaire G, van Oosterom E, Sheehy J, Jeuffroy MH, Massignam A. 2007b.** Is crop N demand more closely related to dry matter accumulation or leaf area expansion during vegetative growth? *Field Crops Research*, **100**: 91-106.
- Lewis J. 1973.** Longevity of crop and weed seeds: survival after 20 years in soil. *Weed Research*, **13**: 179-191.
- Liebman M, Davis AS. 2000.** Integration of soil, crop and weed management in low-external-input farming systems. *Weed Research*, **40**: 27-47.
- Liebman M, Dyck E. 1993.** Crop rotation and intercropping strategies for weed management. *Ecological applications*, **3**: 92-122.
- Liebman M, Gallandt ER. 1997.** Many little hammers: Ecological management of crop-weed interactions. In: L.E. J, ed. *Ecology in Agriculture*. San Diego.
- Lilley JM, Bell LW, Kirkegaard JA. 2015.** Optimising grain yield and grazing potential of crops across Australia's high-rainfall zone: a simulation analysis. 2. Canola. *Crop & Pasture Science*, **66**: 349-364.
- Lilley JM, Kirkegaard JA. 2007.** Seasonal variation in the value of subsoil water to wheat: simulation studies in southern New South Wales. *Australian Journal of Agricultural Research*, **58**: 1115-1128.
- Louarn G, Faverjon L. 2018.** A generic individual-based model to simulate morphogenesis, C-N acquisition and population dynamics in contrasting forage legumes. *Annals of Botany*, **121**: 875-896.
- Lynch JP, Nielsen KL, Davis RD, Jablokow AG. 1997.** SimRoot: Modelling and visualization of root systems. *Plant and Soil*, **188**: 139-151.
- Maillot T, Mion M, Vioix J-B, Colbach N. 2019.** Conception de systèmes de cultures par algorithmes d'optimisation. In: Colbach N, Angevin F, Bockstaller C, Chauvel B, Denieul C, Moreau D, Omon B, Pellet D, Rodriguez A, Trannoy L, Volan S, Vuillemin F, eds. *Gestion des adventices dans un contexte de changement - Séminaire CoSAC* Paris, France.
- Malezieux E, Crozat Y, Dupraz C, et al. 2009.** Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, **29**: 43-62.
- Mantle P, Shaw S, Doling D. 1977.** Role of weed grasses in the etiology of ergot disease in wheat. *Annals of Applied Biology*, **86**: 339-351.
- Mariotti M, Masoni A, Ercoli L, Arduini I. 2009.** Above- and below-ground competition between barley, wheat, lupin and vetch in a cereal and legume intercropping system. *Grass and Forage Science*, **64**: 401-412.
- Martre P, Quilot-Turion B, Luquet D, Memmah M, Chenu K, Debaeke P. 2015.** *Model-assisted phenotyping and ideotype design*. London: Academic Press Ltd-Elsevier Science Ltd.
- Mauchline AL, Watson SJ, Brown VK, Froud-Williams RJ. 2005.** Post-dispersal seed predation of non-target weeds in arable crops. *Weed Research*, **45**: 157-164.

- McCloskey M, Firbank LG, Watkinson AR, Webb DJ. 1996.** The dynamics of experimental arable weed communities under different management practices. *Journal of Vegetation Science*, **7**: 799-808.
- McKay MD, Beckman RJ, Conover WJ. 1979.** A comparison of three methods for selecting values of input variables in the analysis of output from a computer code. *Technometrics*, **21**: 239-245.
- McLachlan SM, Tollenaar M, Swanton CJ, Weise SF. 1993.** Effect of corn-induced shading on dry matter accumulation, distribution, and architecture of redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*). *Weed Science*, **41**: 568-573.
- McPhee CSALW. 2001.** The separation of above- and below-ground competition in plants A review and critique of methodology. *Plant Ecol.*, **152**: 119-136.
- Meziane D, Shipley B. 1999.** Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrient availability. *Plant Cell and Environment*, **22**: 447-459.
- Mézière D, Petit S, Granger S, Biju-Duval L, Colbach N. 2015.** Developing a set of simulation-based indicators to assess harmfulness and contribution to biodiversity of weed communities in cropping systems. *Ecological Indicators*, **48**: 157-170.
- Milaire HG. 1995.** A propos de quelques définitions. *Phytoma - La défense des végétaux*, **475**: 7-9.
- Moreau D. 2017.** *Aptitude à la compétition pour les ressources d'espèces végétales des agroécosystèmes : mieux la connaître pour piloter la régulation biologique des adventices ?*, Mémoire d'habilitation à diriger des recherches, Université de Bourgogne Franche-Comté, Dijon.
- Moreau D, Allard V, Gaju O, Le Gouis J, Foulkes MJ, Martre P. 2012.** Acclimation of Leaf Nitrogen to Vertical Light Gradient at Anthesis in Wheat Is a Whole-Plant Process That Scales with the Size of the Canopy. *Plant Physiology*, **160**: 1479-1490.
- Moreau D, Andrieu B, Barillot R, et al. 2016.** A new method to estimate the nitrogen status of individual plants in canopies. *14th ESA Congress*. Edinburgh, Scotland.
- Moreau D, Bardgett RD, Finlay RD, Jones DL, Philippot L. 2019.** A plant perspective on nitrogen cycling in the rhizosphere. *Functional Ecology*, **33**: 540-552.
- Moreau D, Busset H, Matejcek A, Munier-Jolain N. 2014.** The ecophysiological determinants of nitrophily in annual weed species. *Weed Research*, **54**: 335-346.
- Moreau D, Milard G, Munier-Jolain N. 2013.** A plant nitrophily index based on plant leaf area response to soil nitrogen availability. *Agronomy for Sustainable Development*, **33**: 809-815.
- Moreau D, Pointurier O, Beaudoin N, et al. in revision.** Integrating crop-weed competition for nitrogen in the FLORSYS weed-dynamics simulation model. *Field Crops Research*.
- Moreau D, Voisin AS, Salon C, Munier-Jolain N. 2008.** The model symbiotic association between Medicago truncatula cv. Jemalong and Rhizobium meliloti strain 2011 leads to N-stressed plants when symbiotic N(2) fixation is the main N source for plant growth. *Journal of Experimental Botany*, **59**: 3509-3522.
- Morrison MJ, Stewart DW, McVetty PBE. 1992.** Maximum area, expansion rate and duration of summer rape leaves. *Canadian Journal of Plant Science*, **72**: 117-126.
- Munier-Jolain N. 2018.** Leviers de la protection intégrée en grandes cultures : principes, modes d'action, efficacité. In: Chauvel B, Darmency H, Munier-Jolain N, Rodriguez A, eds. *Gestion durable de la flore adventice des cultures*. Versailles: Editions Quae.
- Munier-Jolain N, Deytieux V, Guillemin JP, Granger S, Gaba S. 2008.** Multi-criteria evaluation of cropping systems prototypes based on integrated weed management. *Innovations Agronomiques*, **3**: 75-88.

- Munier-Jolain NM, Collard A, Busset H, Guyot SHM, Colbach N. 2014.** Investigating and modelling the morphological plasticity of weeds in multi-specific canopies. *Field Crops Research*, **155**: 90-98.
- Munier-Jolain NM, Guyot SHM, Colbach N. 2013.** A 3D model for light interception in heterogeneous crop:weed canopies. Model structure and evaluation. *Ecological Modelling*, **250**: 101-110.
- Nagashima H. 1999.** The processes of height-rank determination among individuals and neighbourhood effects in *Chenopodium album* L-Stands. *Annals of Botany*, **83**: 501-507.
- Nicholls CI, Altieri MA. 2012.** Plant biodiversity enhances bees and other insect pollinators in agroecosystems. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, **33**: 257-274.
- Oerke EC. 2006.** Crop losses to pests. *Journal of Agricultural Science*, **144**: 31-43.
- Olatuyi SO, Akinremi OO, Flaten DN, Lobb DA. 2012.** Solute transport in a hummocky landscape: I. Two-dimensional redistribution of bromide. *Canadian Journal of Soil Science*, **92**: 609-629.
- Pages L, Becel C, Boukcim H, Moreau D, Nguyen C, Voisin AS. 2014.** Calibration and evaluation of ArchiSimple, a simple model of root system architecture. *Ecological Modelling*, **290**: 76-84.
- Pakeman RJ, Alexander J, Brooker R, et al. 2016.** Long-term impacts of nitrogen deposition on coastal plant communities. *Environmental Pollution*, **212**: 337-347.
- Pelzer E, Fortino G, Bockstaller C, et al. 2012.** Assessing innovative cropping systems with DEXiPM, a qualitative multi-criteria assessment tool derived from DEXi. *Ecological Indicators*, **18**: 171-182.
- Pennings SC, Clark CM, Cleland EE, et al. 2005.** Do individual plant species show predictable responses to nitrogen addition across multiple experiments? *Oikos*, **110**: 547-555.
- Perry LG, Neuhauser C, Galatowitsch SM. 2003.** Founder control and coexistence in a simple model of asymmetric competition for light. *Journal of Theoretical Biology*, **222**: 425-436.
- Perthame L, Colbach N, Brunel-Muguet S, et al. 2020.** Quantifying the nitrogen demand of individual plants in heterogeneous canopies: A case study with crop and weed species. *European Journal of Agronomy*, **119**: 126102.
- Perthame L, Colbach N, Moreau D. in preparation.** Response of weed and crop species morphological traits to nitrogen stress. *Weed Research*.
- Petit S, Boursault A, Le Guilloux M, Munier-Jolain N, Reboud X. 2011.** Weeds in agricultural landscapes. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, **31**: 309-317.
- Plan Ecophyto. 2018.** Plan Ecophyto 2018 de réduction des usages de pesticides 2008-2018. 21: Ministère de l'Agriculture et de la Pêche. <http://agriculture.gouv.fr/le-plan-ecophyto-pour-reduire-lutilisation-des-produits-phytosanitaires-en-france>
- Plan Energie Méthanisation Autonomie Azote. 2012.** Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt et ministère de l'écologie, du développement durable et de l'énergie. <http://agriculture.gouv.fr/le-plan-energie-methanisation-autonomie-azote>
- Pointurier O. 2019.** *Modélisation des effets des systèmes de culture sur la dynamique del a plante parasite orobanche rameuse en interaction avec les adventices*, PhD Thesis PhD Thesis, Université de Bourgogne, Dijon, France.
- Pointurier O, Colbach N. 2018.** Modéliser la dynamique des adventices avec le modèle FLORSYS pour évaluer et concevoir des systèmes de culture multiperformants. Utilisation des données du réseau DEPHY. *Séminaire DEPHY*. Dijon.

- Pointurier O, Moreau D, Pagès L, Caneill J, Colbach N. in revision.** Individual-based 3D modelling of root systems in heterogenous plant canopies at the multiannual scale. Case study with a weed dynamics model. *Ecological Modelling*.
- Poorter H, Vandeijver C, Boot RGA, Lambers H. 1995.** Growth and carbon economy of a fast-growing and a slow-growing grass species as dependent on nitrate supply. *Plant and Soil*, **171**: 217-227.
- Postma JA, Kuppe C, Owen MR, et al. 2017.** OPENSIMROOT: widening the scope and application of root architectural models. *New Phytologist*, **215**: 1274-1286.
- Pysek P, Leps J. 1991.** Response of a weed community to nitrogen fertilization : a multivariate analysis. *J. veg. Sci.*, **2**: 237-244.
- Rasmussen K. 2002.** Influence of liquid manure application method on weed control in spring cereals. *Weed Research* **42**: 287-298.
- Rathke GW, Behrens T, Diepenbrock W. 2006.** Integrated nitrogen management strategies to improve seed yield, oil content and nitrogen efficiency of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.): A review. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **117**: 80-108.
- Ravier C. 2017.** Conception innovante d'une méthode de fertilisation azotée : articulation entre diagnostic des usages, ateliers participatifs et modélisation, PhD Thesis PhD Thesis, Université de Paris-Saclay, Paris, France.
- Ravier C, Meynard J-M, Cohan J-P, Gate P, Jeuffroy M-H. 2017.** Early nitrogen deficiencies favor high yield, grain protein content and N use efficiency in wheat. *European Journal of Agronomy*, **89**: 16-24.
- RCoreTeam. 2019.** R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*. Vienna, Austria.
- Renton M, Chauhan BS. 2017.** Modelling crop-weed competition: Why, what, how and what lies ahead? *Crop Protection*, **95**: 101-108.
- Requier F, Odoux J-F, Tamic T, et al. 2015.** Honey bee diet in intensive farmland habitats reveals an unexpectedly high flower richness and a major role of weeds. *Ecological Applications*, **25**: 881-890.
- Robertson MJ, Holland JF, Kirkegaard JA, Smith CJ. 1999.** Simulating growth and development of canola in Australia. In 'Proceedings 10th International Rapeseed Congress'. 26-29 Sept. 1999, Canberra, ACT. (Eds N Wratten, PA Salisbury) (Organizing Committee of the 10th Intl Rapeseed Cong under the auspices of the Groupe Consultatif International de Recherche sur la Colza (GCIRC): Wagga wagga). Available at: www.regional.org.au/au/gcinc/index.htm.
- Robertson MJ, Lilley JM. 2016.** Simulation of growth, development and yield of canola (*Brassica napus*) in APSIM. *Crop & Pasture Science*, **67**: 332-344.
- Robertson MJ, Watkinson AR, Kirkegaard JA, et al. 2002.** Environmental and genotypic control of time to flowering in canola and Indian mustard. *Australian Journal of Agricultural Research*, **53**: 793-809.
- Robinson RA, Sutherland JW. 1999.** The winter distribution of seed-eating birds: habitat structure, seed density and seasonal depletion. *Ecography*, **22**: 447-454.
- Rossato LLPOA. 2001.** Nitrogen storage and remobilization in *Brassica napus* L. during the growth cycle : nitrogen fluxes within the plant and changes in soluble protein patterns. *J. Exp. Bot.*, **52**: 1655-1663.
- Rotter RP, Palosuo T, Kersebaum KC, et al. 2012.** Simulation of spring barley yield in different climatic zones of Northern and Central Europe: A comparison of nine crop models. *Field Crops Research*, **133**: 23-36.
- Saatkamp A, Poschlod P, Venable DL. 2014.** *The Functional Role of Soil Seed Banks in Natural Communities*.
- Saltelli A, Ratto M, Andres T, et al. 2008.** *Global Sensitivity Analysis: The Primer*: Wiley.

- Santos BM, Morales-Payan JP, Stall WM, Bewick TA. 1998.** Influence of purple nutsedge (*Cyperus rotundus*) density and nitrogen rate on radish (*Raphanus sativus*) yield. *Weed Science*, **46**: 661-664.
- Sardana V, Mahajan G, Jabran K, Chauhan BS. 2017.** Role of competition in managing weeds: An introduction to the special issue. *Crop Protection*, **95**: 1-7.
- Schabol R. 1767.** *Dictionnaire pour la théorie et la pratique du jardinage et de l'agriculture, par principe et démontrées d'après la physique des végétaux*. Paris: Debure Père.
- Sebillotte M. 1974.** Agronomie et agriculture. Essai d'analyse des tâches de l'agronome. *Cahier ORSTOM, série Biologie*: 3-25.
- Sebillotte M. 1990.** Système de culture, un concept opératoire pour les agronomes. In : L. Combe et D. Picard coord., *Les systèmes de culture*. Inra, Versailles: 165-196.
- Seginer I. 2004.** Plant spacing effect on the nitrogen concentration of a crop. *European Journal of Agronomy*, **21**: 369-377.
- Shekhawat K, Rathore SS, Dass A, Das TK, Mahajan G, Chauhan BS. 2017.** Weed menace and management strategies for enhancing oilseed brassicas production in the Indian sub-continent: A review. *Crop Protection*, **96**: 245-257.
- Shipley B, Almeida-Cortez J. 2003.** Interspecific consistency and intraspecific variability of specific leaf area with respect to irradiance and nutrient availability. *Ecoscience*, **10**: 74-79.
- Simonin P. 2017.** Observation des pratiques de fertilisation azotée par un outil d'aide à la décision pour le colza. *OCL*, **24**.
- Sims DA, Percy RW. 1994.** Scaling sun and shade photosynthetic acclimation of *Alocasia-macrorrhiza* to whole-plant performance. 1. Carbon balance and allocation at different daily photon flux densities. *Plant Cell and Environment*, **17**: 881-887.
- Singh V, Singh H, Raghubanshi AS. 2017.** Effect of N application on emergence and growth of weeds associated with rice. *Tropical Ecology*, **58**: 807-822.
- Soussana JF, Arregui MC. 1995.** Impact de l'association sur le niveau de nutrition azotée et la croissance du ray-grass anglais et du trèfle blanc. *Agronomie*, **15**: 81-96.
- Soussana JF, Maire V, Gross N, et al. 2012.** Gemini: A grassland model simulating the role of plant traits for community dynamics and ecosystem functioning. Parameterization and evaluation. *Ecological Modelling*, **231**: 134-145.
- Spitters CJT. 1989.** *Weeds: population dynamics, germination and competition*.
- Stevenson FC, Legere A, Simard RR, Angers DA, Pageau D, Lafond J. 1998.** Manure, tillage, and crop rotation: Effects on residual weed interference in spring barley cropping systems. *Agronomy Journal*, **90**: 496-504.
- Strullu L, Beaudoin N, Atauri IGD, Mary B. 2014.** Simulation of Biomass and Nitrogen Dynamics in Perennial Organs and Shoots of *Miscanthus x Giganteus* Using the STICS Model. *Bioenergy Research*, **7**: 1253-1269.
- Sutton MA, Oenema O, Erisman JW, Leip A, van Grinsven H, Winiwarter W. 2011.** Too much of a good thing. *Nature*, **472**: 159-161.
- Swanton CJ, Shrestha A, Roy RC, Ball-Coelho BR, Knezevic SZ. 1999.** Effect of tillage systems, N, and cover crop on the composition of weed flora. *Weed Sci*, **47**: 454-461.
- Talebbeigi RM, Kazemeini SA, Ghadiri H. 2018.** Impact of Split Application of Different N-Fertilizer Sources on Weed Growth, Safflower Yield, and Nitrogen Use Efficiency. *Journal of Agricultural Science and Technology*, **20**: 1455-1466.
- Tang LL, Wan KY, Cheng CP, et al. 2014.** Effect of fertilization patterns on the assemblage of weed communities in an upland winter wheat field. *Journal of Plant Ecology*, **7**: 39-50.
- Tilman EA, Tilman D, Crawley MJ, Johnston AE. 1999.** Biological weed control via nutrient competition: Potassium limitation of dandelions. *Ecological Applications*, **9**: 103-111.

- Tollenaar M, Aguilera A, Nissanka SP. 1997.** Grain yield is reduced more by weed interference in an old than in a new maize hybrid. *Agronomy Journal*, **89**: 239-246.
- Travlos I, Papastylianou P, Alexos A, et al. 2019.** Changes of Weed Flora due to Nitrogen Addition in Sunflower. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, **47**: 1337-1339.
- Ulrich A. 1952.** Physiological bases for assessing the nutritional requirements of plants. *Annual Review of Plant Physiology*: 207-228.
- Van Delden A, Lotz LAP, Bastiaans L, et al. 2002.** The influence of nitrogen supply on the ability of wheat and potato to suppress *Stellaria media* growth and reproduction. *Weed Research*, **42**: 429-445.
- Van der Werf A, Enserink T, Smit B, Booij R. 1993.** Allocation of carbon and nitrogen as a function of the internal nitrogen status of a plant : modelling allocation under non-steady-state situations. *Plant Soil*, **155**: 183-186.
- Van Groenendael JM. 1988.** Patchy distribution of weeds and some implications for modelling population dynamics: a short literature review. *Weed Research*, **28**: 437-441.
- VanArendonk J, Niemann GJ, Boon JJ, Lambers H. 1997.** Effects of nitrogen supply on the anatomy and chemical composition of leaves of four grass species belonging to the genus *Poa*, as determined by image-processing analysis and pyrolysis mass spectrometry. *Plant Cell and Environment*, **20**: 881-897.
- Vanderwerf A, Visser AJ, Schieving F, Lambers H. 1993.** Evidence for optimal partitioning of biomass and nitrogen at a range of nitrogen availabilities for a fast-growing and slow-growing species. *Functional Ecology*, **7**: 63-74.
- Violle C, Garnier E, Lecoœur J, et al. 2009.** Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia*, **160**: 747-755.
- Vleeshouwers LM, Kropff MJ. 2000.** Modelling field emergence patterns in arable weeds. *New Phytologist*, **148**: 445-457.
- Voisin AS, Salon C, Jeudy C, Warembourg FR. 2003.** Symbiotic N₂ fixation activity in relation to C economy of *Pisum sativum* L. as a function of plant phenology. *Journal of Experimental Botany*: 1-12.
- Voisin AS, Salon C, Munier-Jolain NG, Ney B. 2002.** Quantitative effects of soil nitrate, growth potential and phenology on symbiotic nitrogen fixation of pea (*Pisum sativum* L.). *Plant and Soil*, **243**: 31-42.
- Waggoner J, Henneberger P, Kullman G, et al. 2013.** Pesticide use and fatal injury among farmers in the Agricultural Health Study. *International Archives of Occupational and Environmental Health*, **86**: 177-187.
- Wang L, Liu QX, Dong XY, Liu Y, Lu JW. 2019.** Herbicide and nitrogen rate effects on weed suppression, N uptake, use efficiency and yield in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Global Ecology and Conservation*, **17**.
- Wang S, Wang EL, Wang F, Tang L. 2012.** Phenological development and grain yield of canola as affected by sowing date and climate variation in the Yangtze River Basin of China. *Crop & Pasture Science*, **63**: 478-488.
- Weisberger D, Nichols V, Liebman M. 2019.** Does diversifying crop rotations suppress weeds? A meta-analysis. *PLOS ONE*, **14**: e0219847.
- Wells GJ. 1979.** Annual weed competition in wheat crops - Effect of weed density and applied nitrogen. *Weed Research*, **19**: 185-191.
- Wilson SD, Tilman D. 1993.** Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology*, **74**: 599-611.
- Wu L, McGechan MB. 1998.** Simulation of biomass, carbon and nitrogen accumulation in grass to link with a soil nitrogen dynamics model. *Grass and Forage Science*, **53**: 233-249.

- Wu L, McGechan MB, McRoberts N, Baddeley JA, Watson CA. 2007.** SPACSYS: Integration of a 3D root architecture component to carbon, nitrogen and water cycling-model description. *Ecological Modelling*, **200**: 343-359.
- Xi NX, Carrere P, Bloor JMG. 2014.** Nitrogen form and spatial pattern promote asynchrony in plant and soil responses to nitrogen inputs in a temperate grassland. *Soil Biology & Biochemistry*, **71**: 40-47.
- Yang X-S, He X. 2013.** Firefly algorithm : recent advances and applications. *International Journal of Swarm Intelligence Research*, **1**: 36-50.
- Yang XS. 2009.** Firefly Algorithms for Multimodal Optimization. In: Watanabe O, Zeugmann T, eds. *Stochastic Algorithms: Foundations and Applications, Proceedings*.

Titre : Analyse et modélisation du rôle de la compétition pour l'azote dans la régulation des adventices.

Mots clés : gestion des adventices, compétition, azote, système de culture, modèle mécaniste, agroécologie

Résumé : Limiter l'usage des herbicides et des engrais minéraux est nécessaire pour des systèmes de culture plus durables. Ces limitations peuvent entraîner le développement d'une flore adventice résiduelle et une compétition accrue entre cultures et adventices, notamment pour l'azote. L'objectif de cette thèse était d'analyser et modéliser (au sein du modèle mécaniste FLORSYS) les processus clefs sous-jacents à la compétition pour l'azote, afin de déterminer dans quelle mesure le raisonnement de la fertilisation azotée et le choix des variétés cultivées peuvent aider à favoriser la régulation biologique des adventices.

Au début de cette thèse, le modèle FLORSYS (qui simule les effets des systèmes de culture en interaction avec le pédoclimat sur la dynamique des adventices) considérait que les plantes étaient en compétition pour la lumière uniquement. Une première étape de la thèse a donc visé à compléter le modèle afin d'y intégrer la compétition pour l'azote. Des expérimentations en serre ont permis d'établir des formalismes et paramètres originaux caractérisant la diversité des traits liés à la nutrition azotée des cultures et des adventices.

Ensuite, des expérimentations virtuelles (simulations) avec la nouvelle version de FLORSYS ont permis d'identifier les techniques culturales liées à la fertilisation azotée et les traits variétaux liés à la nutrition azotée, qui affectaient le plus les impacts des adventices sur la production et la biodiversité, dans un cas d'étude (monoculture de maïs en Aquitaine, France).

Finalement, des algorithmes d'optimisation ont été appliqués aux techniques de fertilisation azotée et aux traits liés à la nutrition azotée de la culture pour ce cas d'étude, afin de proposer des systèmes de culture innovants favorisant la régulation biologique des adventices par compétition et conciliant production agricole et biodiversité.

Cette thèse a permis des avancées notables dans (1) la modélisation individu-centrée de la nutrition azotée des plantes en couvert hétérogène et (2) la compréhension du rôle de l'azote dans la compétition culture-adventice. Ces travaux suggèrent qu'il peut être utile d'intégrer la fertilisation azotée et le choix des variétés parmi les leviers à mobiliser pour favoriser la régulation des adventices.

Title: Analysing and modelling the effect of nitrogen competition in weed regulation.

Keywords: weed management, competition, nitrogen, cropping system, mechanistic model, agroecology

Abstract: Reducing the use of herbicide and mineral fertilizers is crucial to develop sustainable cropping systems. Such changes might result in an increased weed flora as well as intensify competition for resources, particularly nitrogen, between crops and weeds. The aim of this thesis was to analyze and model (via the mechanistic crop model FLORSYS) the key processes underlying nitrogen competition, in order to determine if changes in nitrogen fertilization techniques and cultivar choice could promote biological weed regulation.

At the beginning of the thesis, the FLORSYS model (which simulates the effects of cropping systems in interaction with pedoclimat on weed dynamics) only included light competition. A first step consisted in including nitrogen competition in the model. Experiments in controlled conditions were used to establish original formalisms and parameters characterizing the diversity of crop and weed traits related to nitrogen nutrition.

Then, virtual experiments (simulations) with the new FLORSYS version identified nitrogen fertilization techniques and crop traits related to nitrogen nutrition that the most influenced weed impacts on production and biodiversity for a case study (maize monoculture in Aquitaine, France). Finally, for the case study, optimization algorithms were applied to nitrogen fertilization techniques and crop traits related to nitrogen nutrition to propose innovative cropping systems promoting biological weed regulation by competition and reconciling crop productivity and biodiversity.

This thesis resulted in producing new knowledge on (1) how to model plant nitrogen nutrition in heterogeneous canopies and (2) the role of nitrogen in crop-weed competition. This work suggests that including nitrogen fertilization techniques and cultivar choice among levers would be helpful to promote weed biological regulation.