



HAL
open science

Importance des interactions plante-plante dans les mélanges de variétés de blé tendre : étude de la compétition pour la lumière avec une approche interdisciplinaire entre expérimentation au champ et modélisation mécaniste

Meije Gawinowski

► To cite this version:

Meije Gawinowski. Importance des interactions plante-plante dans les mélanges de variétés de blé tendre : étude de la compétition pour la lumière avec une approche interdisciplinaire entre expérimentation au champ et modélisation mécaniste. Biodiversité et Ecologie. Université Paris Cité, 2023. Français. NNT : 2023UNIP7043 . tel-04522937v2

HAL Id: tel-04522937

<https://theses.hal.science/tel-04522937v2>

Submitted on 27 Mar 2024

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.



Université Paris Cité

**Ecole doctorale N° 474 - Frontières de l'Innovation en Recherche et Education
Laboratoires Mathématiques et Informatique pour la Complexité et les
Systèmes (MICS) et Génétique Quantitative et Evolution (GQE) - Le Moulon**

Importance des interactions plante-plante dans les mélanges de variétés de blé tendre : étude de la compétition pour la lumière avec une approche interdisciplinaire entre expérimentation au champ et modélisation mécaniste

Par Meije GAWINOWSKI

Thèse de doctorat d'Ecologie, Evolution et Biologie Environnementale

Dirigée par Paul-Henry COURNÈDE

Co-encadrée par Timothée FLUTRE

Présentée et soutenue publiquement le 11 janvier 2023

Devant un jury composé de :

Directeur de thèse	Paul-Henry COURNÈDE	Professeur des Universités (CentraleSupélec)
Rapportrices	Hélène FRÉVILLE Bénédicte QUILOT-TURION	Directrice de Recherche (INRAE) Directrice de Recherche (INRAE)
Examineur·ice·s	Sébastien BAROT Véronique LETORT	Directeur de recherche (IRD) Maître de Conférence (CentraleSupélec)
Invités	Timothée FLUTRE Jérôme Enjalbert	Chargé de Recherche (INRAE) Directeur de Recherche (INRAE)

Titre : Importance des interactions plante-plante dans les mélanges de variétés de blé : étude de la compétition pour la lumière avec une approche interdisciplinaire entre expérimentation au champ et modélisation mécaniste

Mots-clés : blé tendre, mélanges de variétés, expérimentation, modélisation, FSPM, compétition pour la lumière, tallage, plasticité phénotypique, calibration automatique

Résumé

Dans le cadre de la transition agroécologique, les mélanges de variétés ont été identifiés comme pratique prometteuse avec de meilleurs rendements en moyenne, notamment pour le blé tendre. Toutefois la performance de ces mélanges reste très variable en raison d'interactions plante-plante encore mal connues. L'objectif de cette thèse était d'explorer les effets des interactions plante-plante, en particulier de la compétition pour la lumière, sur la performance des mélanges de variétés de blé tendre avec une approche interdisciplinaire entre expérimentation au champ et modélisation mécaniste. Un dispositif expérimental au champ avec un phénotypage à l'échelle de la plante a donc été mis en place pour étudier les processus de plasticité phénotypique et de canalisation dans les mélanges de variétés de blé. L'analyse des données expérimentales a montré que les relations de dominance en mélange entre géotypes étaient causées principalement par des réponses plastiques sur les dynamiques de tallage. Cette approche expérimentale a été complétée par une démarche de modélisation avec la création d'un nouveau modèle de plante structure-fonction (FSPM) permettant de simuler rapidement des plantes individuelles en compétition pour la lumière, tout en simulant à la fois les dynamiques de biomasse et des dynamiques de tallage réalistes et plastiques en réponse à ce type de compétition. Le modèle a d'abord été analysé et calibré pour simuler des peuplements purs mono-variétaux puis son utilisation a été explorée pour la simulation de peuplements pluri-variétaux. La simulation de plantes en mélange à partir de paramètres calibrés sur les monocultures a notamment retrouvé la convergence entre géotypes en mélange au niveau des dynamiques de tallage. Ce travail de thèse a permis une étude expérimentale plus fine des mélanges de variétés de blé avec la collecte d'un jeu de données unique, et la conception d'un nouveau modèle prenant en compte différents aspects liés à la compétition pour la lumière avec des temps de simulations très courts, permettant l'utilisation de méthode d'analyse et de calibration essentielles à la conception de modèles. Ce travail ouvre des perspectives avec l'utilisation de ce type de modèle sur des dispositifs expérimentaux de génétique quantitative.

Title : Importance of plant-plant interactions in bread wheat cultivar mixtures : study of competition for light with an interdisciplinary approach between field experimentation and mecanistic modelling

Keywords : bread wheat, cultivar mixtures, field experiment, plant modelling, FSPM, competition for light, tillering, phenotypic plasticity, automatic calibration

Abstract

In the framework of the agroecological transition, cultivar mixtures were identified as a promising practice with higher yields in average, notably for bread wheat. However the variability of mixtures performance remains large due to misunderstood plant-plant interactions. The aim of this thesis was to explore the effects of plant-plant interactions on the performance of bread wheat cultivar mixtures with an interdisciplinary approach between field experiment and mecanistic modelling. An original field experiment was implemented with plant scale phenotyping to study phenotypic plasticity and canalization in wheat cultivar mixtures. The analysis of these experimental data showed that dominance relationships among genotypes in mixed stands were mainly caused by plastic responses regarding tillering dynamics. This experimental effort was backed by a modelling approach with the conception of a new functional-structural plant model (FSPM) enabling to efficiently simulate individual plants competing for light by taking into account biomass and tillering dynamics. The model was first analyzed and calibrated to simulate plants grown in pure stands, then we explored its use to simulate plants grown in cultivar mixtures. The simulation of plants in mixed stands with parameters calibrated in monocultures predicted a convergence among genotypes in mixtures for tillering dynamics as an emergent property of the model, that was also observed on experimental data. This thesis work enabled a finer study of wheat cultivar mixture with the acquisition of a unique data set, and the conception of a new model taking into account different elements to compute competition for light, with short computation times, enabling the use of sensitivity analysis and automatic calibration methods that are essential to model conception. This work opens perspectives regarding the use of such models for experimental designs of quantitative genetics.

Table des matières

Remerciements	9
Liste des productions scientifiques	12
Liste des figures	14
Liste des tableaux	23
Références	27
Glossaire	25
1 Introduction Générale	29
1.1 Contexte de la transition agroécologique	29
1.1.1 Domestication et sélection massale	29
1.1.2 La Révolution Verte	30
1.1.3 L'agroécologie	33
1.2 Potentiel des mélanges de variétés pour la diversification des cultures de blé	35
1.2.1 Le blé	35
1.2.2 Les mélanges de variétés de blé	39
1.2.3 Limites actuelles pour l'étude et l'implémentation à grande échelle des mélanges de variétés de blé	42
1.3 Les modèles de plantes pour étudier les mélanges de variétés	45
1.3.1 Intérêt des modèles de plante	45
1.3.2 Histoire des modèles de plante	46
1.3.3 Les FSPMs pour modéliser des systèmes diversifiés	47

1.4	Démarche de la thèse	49
1.4.1	Problématique	49
1.4.2	Plan de la thèse	51
	Références	52
2	La plasticité phénotypique à l'échelle de la plante des composantes du rendement et de l'allocation de biomasse dans des peuplements en pure et en mélange explique la variabilité des rendements relatifs, cas d'étude des mélanges de variétés de blé tendre	71
2.1	Abstract	73
2.2	Introduction	75
2.2.1	Agroecological transition, intra-plot diversification andoveryielding in varietal mixtures	75
2.2.2	Differences in relative yields between mixtures and importance of plasticity	76
2.2.3	Scales and metrics of analysis for plant-plant interactions	76
2.2.4	Phenotypic integration	79
2.2.5	Hypotheses, rationale and design	79
2.3	Materials and Methods	81
2.3.1	Plant material	81
2.3.2	Field trial	81
2.3.3	Phenotyping	82
2.3.4	Statistical analysis	82
2.4	Results	85
2.4.1	Stand-year interaction effects on productivity, and assessment of dominance rankings	85
2.4.2	Phenotypic plasticity in pure vs mixed stands at the within-genotype scale and the environmental canalization of reaction norms	87
2.4.3	Phenotypic plasticity in pure vs mixed stands at the between-genotype scale and the genetic canalization of reaction norms	94
2.4.4	Explanations of relative yields by multi-trait within-genotype and between-genotype phenotypic plasticities in pure versus mixed stands	97
2.5	Discussion	99
2.5.1	An innovative experimental design	99

2.5.2	Neither genotype productivities in pure stands nor height and earliness contrasts explained dominance ranking in mixtures . . .	100
2.5.3	Impact of yield components in determining dominance rankings in mixture	101
2.5.4	Links between phenotypic plasticity, dominance ranking and relative yield total in mixture	101
2.5.5	Perspectives and open questions	103
2.6	Acknowledgments	104
	References	105
2.7	Supplementary Information	114

3 WHEAMM, un nouveau modèle structure-fonction pour étudier les réponses plastiques à la compétition pour la lumière dans les mélanges de variétés de blé tendre 141

3.1	Introduction	143
3.2	Materials and Methods	147
3.2.1	Model description	149
3.2.2	Simulations	154
3.2.3	Global sensitivity analysis	155
3.2.4	Experimental data	155
3.2.5	Calibration	156
3.2.6	Model validation	157
3.3	Results	157
3.3.1	Global sensitivity analysis	157
3.3.2	Calibration	159
3.3.3	Model validation	163
3.4	Discussion	166
3.4.1	Conception of WHEAMM	166
3.4.2	Model limitations	167
3.4.3	Model calibration	168
3.4.4	Model validation	170
3.4.5	Perspectives	171
3.5	Supplemental Data	173
3.5.1	Table with parameters values	173
3.5.2	Tables with Sobol indices	174

3.5.3	Table of RMSE values for training and validation on both seasons 2019-2020 and 2020-2021	177
3.5.4	Tables with calibrated parameter values for each genotype for both years	178
3.5.5	Plots of calibrated cultivars in 2019-2020	179
3.5.6	Plots of correlations between calibrated parameter values for each season	183
3.5.7	Plots of calibrated cultivars in 2020-2021	185
3.5.8	Correlation between parameter values of the two seasons	188
3.5.9	Comparison of plant weight and grain weight at densities 160 plants.m ⁻² and 250 plants.m ⁻² at plot scale	189
3.5.10	Evolution of proximity GAI at densities 160 plants.m ⁻² and 250 plants.m ⁻²	189
3.5.11	Experimental observations for the final number of leaves in 2020-2021	190
	References	191
4	Modélisation de plantes en mélanges de variétés avec WHEAMM	199
4.1	Introduction	199
4.2	Intégration d'éléments stochastiques en pur	203
4.2.1	Simulations en peuplements	203
4.2.2	Sources de stochasticité	204
4.2.3	Choix de σ_e	206
4.3	Validation par simulations stochastiques en mélange	206
4.4	Dominance et plasticité phénotypiques dans les simulations	212
4.4.1	Dominance en mélange et en pur	212
4.4.2	Plasticité phénotypique intra-génotype à la récolte	213
4.4.3	Plasticité phénotypique dynamique sur la hauteur et le tallage	215
4.4.4	Canalisation environnementale intra-génotype	216
4.4.5	Convergence phénotypique inter-génotype	217
4.4.6	Comparaison avec les analyses sur données expérimentales	218
4.5	Analyse de sensibilité en mélange	223
4.6	Discussion	227
4.6.1	Simulations aléatoires	227
4.6.2	Simulations en mélange	227

4.6.3	Analyse des données simulées en pur versus mélange	227
4.6.4	Analyse de sensibilité en mélange	229
4.6.5	Perspectives	230
4.7	Annexes	231
4.7.1	Table des valeurs de paramètres pour les différents génotypes en 2019-2020	231
4.7.2	Figures des variables par plante pour différentes valeurs de σ_e pour le génotype Expert en 2019-2020	234
4.7.3	Figures des valeurs de RMSE par variable pour chaque variété en mélange en 2019-2020	235
4.7.4	Figures des dynamiques de hauteur en pure et en mélange en 2019-2020	236
4.7.5	Figures des dynamiques de tallage en pur vs mélange pour chaque variété en 2019-2020	237
4.7.6	Table des indices de plasticité sur la moyenne et le CV entre pur et mélange pour chaque variété pour différentes variables à la récolte	238
4.7.7	Tables indices de Sobol pour analyse de sensibilité en mélange .	240
	Références	242
5	Discussion Générale	247
5.1	Apport de la thèse sur l'étude expérimentale des interactions plante-plante dans les mélanges de variétés de blé	247
5.1.1	Relations de dominance en mélange	247
5.1.2	Stabilité des mélanges	248
5.1.3	Limites du dispositif expérimental	248
5.2	Apports de la thèse pour la modélisation structure-fonction des peuplements hétérogènes de blé	249
5.2.1	Avantages et limites de WHEAMM	249
5.2.2	Intérêt de WHEAMM par rapport aux modèles existants	252
5.2.3	Réflexion autour des bonnes pratiques de modélisation	252
5.3	Intérêt de l'approche interdisciplinaire de la thèse	256
5.3.1	Etude des relations causales entre le rendement et ses composantes	256
5.3.2	Confrontation du modèle à la réalité expérimentale	257
5.3.3	Réflexion autour des sources de plasticité étudiées	257
5.3.4	Limites de l'approche globale	258

5.4	Perspectives	259
5.4.1	Consolidation de l'approche de modélisation	259
5.4.2	Applications possibles de WHEAMM	260
5.4.3	Couplage avec des modèles de génétique des populations	261
	Références	262
	Conclusion générale	271

Remerciements

Je voudrais tout d'abord remercier mes directeurs de thèse, Paul-Henry Cournède et Timothée Flutre, de m'avoir fait confiance pour mener à bien ce projet de thèse et de m'avoir encadrée pendant un peu plus de 3 ans. Merci beaucoup pour votre disponibilité et votre bienveillance. Paul-Henry, je te remercie pour tous tes conseils pour la conception de WHEAMM, notamment pour bon nombre d'aspects techniques qui remontaient un peu loin ! Timothée, merci de m'avoir fait confiance pour mettre en oeuvre cette grosse expé au Jardin pendant 2 ans, ça a été pour moi une très belle opportunité d'apporter du terrain concret dans mon quotidien de modélisatrice. Merci également pour tous tes conseils et ton aide technique qui ont été vraiment précieux et continueront à me guider dans le futur. Je voudrais également remercier Jérôme Enjalbert qui a été un encadrant officieux pendant ma thèse, notamment pour tous ses nombreux coup de mains sur les manip et tous ses conseils avisés, que ce soit pour l'analyse de données ou la modélisation, toujours accompagnés d'encouragements motivants.

Je tiens également à remercier les membres de mon jury. Merci à Bénédicte Quilot-Turion et Hélène Fréville d'avoir accepté d'être les rapportrices de ce travail de thèse, et merci à Sébastien Barot et Véronique Letort d'avoir accepté d'être examinateur·ice·s.

Je remercie également toutes les personnes qui ont contribué à faire de cette thèse ce qu'elle est. Merci aux membres de mon comité de thèse Pierre Roumet, Jean-Marc Gilliot, Christian Fournier et Vincent Allard pour vos retours précieux et nos échanges constructifs. Encore merci à Christian Fournier, mais aussi à Christophe Pradal pour m'avoir accueillie pendant 1 semaine à Montpellier en plein confinement pour tester des méthodes de compétition pour la lumière en bidouillant un peu WALTER et Caribu. Merci à Gautier Viaud pour m'avoir initiée à Adjustin, et à Agathe Le Galiot pour son appui sur certains aspects informatiques. Merci à Didier Tropée, Audrey Postec et Gaël Vieceli pour leur appui sur l'expérimentation au jardin, et pour toutes nos discussions au détour d'un champ ou d'un couloir. Merci aux stagiaires qui ont participé à la collecte de données et/ou leur analyse, Noa Vazeux-Blumental, Tatiana Randrianarisoa et Fatma Ammar ainsi que les mains d'oeuvres pour la collecte de toutes les données post-récolte : Adèle Hospital, Marjolaine Colas, Katell Ménard, Nellyne Tinomme et Aboubakar Meite. Je me dois aussi de remercier l'ensemble des personnes qui sont passées par l'équipe DEAP durant ces trois dernières années qui n'ont jamais hésité à venir me donner un coup de main sur cette

grosse expé qu'a été PerfoMix au jardin : Gaëlle Van Frank, Emma Forst, Lise Malicet-Chebbah, Emmanuelle Blanc, Baptiste Rouger, Asma Merbhène, Roma Hooge, Isabelle Goldringer, Michel Turbet-Delof, Hermance Louis, Vincent Le Goff et Adrien Belny. Je voudrais aussi remercier Christophe Lecarpentier pour ses conseils et sa bienveillance. Un merci tout particulier à Emmanuelle pour toutes nos discussions de modélisation et toutes ses réponses à mes questions sur WALTer, et aussi à Baptiste pour m'avoir initiée à l'optomachine, réparé les batteuses mais aussi géré mes très nombreux problèmes avec Git et LaTeX, m'avoir appris à maîtriser le cluster, avoir été mon guide administratif et relu quelques parties de cette thèse. Bref, je n'aurais jamais pu réaliser ce travail de thèse sans votre aide. Et merci à Michel d'avoir égayé mes journées avec sa personnalité haute en couleur, surtout pendant la fin de ma thèse.

Plus globalement, je voudrais remercier l'ensemble de l'équipe DEAP, depuis mon stage de M1 en 2018 pendant lequel Jérôme et Emmanuelle m'ont redonné confiance en moi et m'ont donné envie de faire de la recherche, et notamment mes anciens camarades stagiaires (Audrey, Jérémy, Michel et Jonathan). Mais aussi à tous ceux que je n'ai pas encore eu l'occasion de citer car arrivés après mes 2 années d'expé : Adrien, Diala, Elise, Louise, Konilo, Axelle, Maxence, Pierre et Prisca. Merci à tous de d'avoir contribué à la bonne ambiance qui règne dans l'équipe à force de gâteaux, d'encouragements, de conseils bienveillants et de papotages. Vous avez été pour moi comme une petite famille, et je ne me serais jamais vue faire ma thèse ailleurs.

Plus globalement, je voudrais remercier l'ensemble des personnes qui travaillent au Moulon et contribuent à y faire un lieu de travail si agréable. Merci à Romane et Xavier pour toutes les pauses café à rigoler et imaginer comment booster la productivité des chercheurs, à Harry pour les quartiers de fruits en dessert et les petites blagues, merci aux doctorants GQMS Alizarine, Dimitri, Aurélien et Annaïg pour ces pauses déjeuners pour lesquelles vous m'avez adoptée quand j'étais affamée à midi pile, merci à l'ensemble des précaires pour les moments de convivialité passés ensemble, notamment Sacha, Romain et Noa. Un grand merci à Benoît et Adrien pour leur support informatique et à Valérie L. pour toute la gestion administrative ! Je voudrais également remercier mon école doctorale, l'ED FIRE, pour avoir créé un cadre si bienveillant pour les doctorants avec le CIRP, les séminaires IT, et toutes les formations de grande qualité, et surtout merci à Camille et Elodie pour tous les aspects administratifs, en particulier pendant la fin de ma thèse qui a été un peu stressante administrativement parlant.

En dernier lieu, je voudrais remercier ma famille. Tout d'abord mes parents, Gilles et Cathy, pour m'avoir donné goût à la science et à la recherche depuis toute petite et pour m'avoir soutenue tout au long de mes études. Merci à mes grand-parents, Edouard et Ginette, pour m'avoir eux aussi donné goût à la culture des plantes avec leur potager et leur merveilleux jardin, je ne suis pas tombée très loin du pommier, et de s'être occupés de moi pendant une semaine de «retraite» en rédaction de thèse. Merci à ma petite sœur Maya pour son oreille attentive et bienveillante, et pour ses jolies illustrations de blé. Et enfin, last but not the least, merci à toi Pierre, d'avoir été là tout au long de ma thèse pour me soutenir, me relire et me nourrir, surtout pendant la rédaction, je n'aurai jamais pu pousser mes limites si loin sans toi à mes côtés.

Liste des productions scientifiques

Articles

- **Gawinowski M.**, Cournède P.-H., Enjalbert J., Flutre T). Contrasted phenotypic plasticities of life-history traits in interacting plants : case of pure vs mixed stands of wheat. Submitted to *Annals of Botany*.
- **Gawinowski M.**, Enjalbert J., Cournède P.-H., Flutre T. WHEAMM : a new functional-structural plant model to study plastic responses to competition for light in wheat cultivar mixtures. In preparation for submission to *Frontiers in Plant Science*.

Présentations à des congrès

- **Gawinowski M.**, Enjalbert J., Cournède P.-H., Flutre T. 10-11 octobre 2022. WHEAMM : a new functional-structural plant model to study plastic responses to competition for light in wheat cultivar mixtures. *PlantComp 2022, Ghent, Belgium*. (Poster, Oral)
- **Gawinowski M.**, Enjalbert J., Cournède P.-H., Flutre T. 30 mai-1er juin 2022. Normes de réaction et plasticité phénotypique de génotypes en monoculture versus en mélange de variétés. *Petit Pois Déridé, Lille*. (Oral)
- **Gawinowski M.**, Enjalbert J., Cournède P.-H., Flutre T. 26 mars 2022. Comprendre le rendement des variétés en mélange : expérimentation et modélisation appliquées au blé tendre. *Journée Agroécologie du réseau C-BASC, Paris*. (Oral)
- **Gawinowski M.**, Enjalbert J., Cournède P.-H., Flutre T. 4 février 2022. Towards the statistical inference of WHEAMM's parameters. *Réunion du groupe de travail calibration du projet MoBiDiv, en ligne*. (Oral)
- **Gawinowski M.**, Enjalbert J., Cournède P.-H., Flutre T. 6-8 décembre 2021. WHEAMM : a functional-structural model to study the quantitative genetics of wheat variety mixtures. *Conférence de modélisation des cultures, Montpellier*. (Oral)
- **Gawinowski M.**, Cournède P.-H., Enjalbert J., Flutre T. 21-22 juin 2021. Comprendre les normes de réactions dans les mélanges intraspécifiques à l'aide d'un modèle et d'une expérience à l'échelle de la plante. *Colloque interne annuel de l'UMR GQE - Le Moulon, en ligne*. (Oral)
- **Gawinowski M.**, Cournède P.-H., Enjalbert J., Flutre T. Developing WHEAMM, a functional-structural model of wheat variety mixtures to study the genetic basis of phenotypic plasticity in an agricultural context. 5-6 novembre 2020. *Réunion annuelle du GDR PlasPhen, en ligne*. (Oral)

-
- **Gawinowski M.**, Enjalbert J., Cournède P.-H., Flutre T. 5-9 octobre 2020. WHEAMM : a functional-structural model to study plant growth and interactions with neighbors in wheat variety mixtures. *FSPM2020, en ligne*. (Poster)

Enseignement

- TD et suivi de projets en modélisation du vivant en M2 Vivant-Santé-Environnement à CentraleSupélec, septembre-novembre 2021 (12h)
- Suivi de projets en modélisation en épidémiologie en L3 à CentraleSupélec, janvier 2021 (12h)
- Suivi de projets en modélisation du vivant en M2 Vivant-Santé-Environnement à CentraleSupélec, octobre-novembre 2020 (7h)
- Encadrement d'un projet ingénieur "Analyse d'un jeu de données sur la croissance de plantes de blés cultivées en mélanges de variétés" de deux étudiants de l'INSA Lyon en bioinformatique et modélisation, octobre 2020-janvier 2021
- TD de biostatistiques en L2-L3 de sciences biomédicales à l'Université Paris Cité, 2019-2020 (64h)

Liste des figures

1.1	Stades de croissances d'une plante de blé tendre	35
1.2	Dynamiques de tallage au cours de la croissance du blé tendre	36
1.3	Croissance d'une plante de blé et les composantes de rendement associées	37
1.4	Normes de réactions : 1) Pas de plasticité phénotypique, 2) Plasticité phénotypique sans interactions génotype-environnement, 3) Plasticité phénotypique avec interactions génotype-environnements	38
1.5	Pourcentage de la superficie de blé cultivées en mélange par département français entre 2009 et 2019	42
1.6	Rendements relatifs totaux d'un essai de 75 mélange au Moulon en 2014-2015, tiré des données de (Forst et al., 2019)	43
1.7	Schéma des différents designs expérimentaux	45
2.1	Within-genotype phenotypic plasticity of a given trait for various genotypes depending on neighborhood heterogeneity, here exemplified by pure versus mixed stands. ΔM (respectively, ΔV) is the mean (resp., the variability) in the mixed stand minus the one in the pure stand. (A) geno1 : difference neither in the mean nor in the variance, i.e., absence of phenotypic plasticity; geno2 : presence of phenotypic plasticity for the mean only. (B) geno1 : presence of phenotypic plasticity for the variability only; geno2 : presence of phenotypic plasticity for both the mean and the variability.	78
2.2	Between-genotype phenotypic plasticity of a given trait for several genotypes depending on neighborhood heterogeneity, here exemplified by pure versus mixed stands. ΔM (respectively, ΔV) is the mean (resp., the variability) in the mixed stand minus the one in the pure stand. (A) All three genotypes differ from each other in mean only. (B) They differ in variability only. (C) They differ in both mean and variability.	78
2.3	Mean grain weight per plant and season for each genotype in pure and mixed stands. Dashed lines represent overall means per stand (pure versus mixed). Bars represent 95% confidence intervals obtained by bootstrap. A star at the top of the plot indicates a significant difference (from the bootstrap) in mean grain weight in pure versus mixed stand. A letter-based representation of all pairwise comparisons between genotypes with a Tukey rank test is indicated per stand at the bottom of each plot.	86

2.4	Reaction norms for plant-level mean values of two contrasted genotypes of Mixture 2, dominating Bagou and dominated Kalahari, in 2019-2020 for different traits at harvest. Bars represent 95% confidence intervals obtained by bootstrap. Stars indicate significant differences between pure and mixed stands.	89
2.5	Mean number of tillers per plant throughout growth for each genotype in pure and mixed stands. Error bars correspond to standard errors. . . .	91
2.6	Reaction norms for plant-level CV values of two contrasted genotypes of Mixture 2 (dominating Bagou in red and dominated Kalahari in cyan) in 2019-2020 for different traits at harvest. Bars represent 95% confidence intervals obtained by bootstrap. Stars indicate significant differences between pure and mixed stands.	93
2.7	Reaction norms in pure versus mixed stands of traits involved in plant-plant interactions with respect to light (tillering and height) and of productivity and allocation traits at maturity for cultivars of Mixture 1 in 2019-2020. Stars indicate significant CV differences between genotypes, * if higher in the mixed stand, ** if lower.	96
2.8	Heatmap of within-genotype phenotypic plasticity in pure versus mixed stands for traits at harvest, in terms of mean trend, among cultivars of both mixtures for both seasons. Significant differences based on a bootstrap test are blue (respectively, red) if the mean in the mixed stand is lower (resp., higher) than in the pure stand, and gray otherwise. The relative yield total (RYT) is indicated per mixture and season, and dominance ranking is indicated per cultivar.	97
2.S1	Spatial distribution of cultivars in “nano-plots” for each mixture for both years.	119
2.S2	Images of “nano-plots” of mixtures with PVC rings in 2019-2020.	119
2.S3	Mean grain number per plant and year for each genotype in pure and mixed stands. Dashed lines represent overall means per stand (pure versus mixed). Bars represent 95% confidence intervals obtained by bootstrap. A star at the top of the plot indicates a significant difference in mean grain number in pure versus mixed stand. Letters at the bottom of the plot correspond to the output of a Tukey rank test assessing differences between genotypes, separately for pure and mixed stands.	120

2.S4	Cumulative daily global radiation, mean temperature and rainfall for both seasons, in comparison with their respective average from 2000 to 2019. The stages “ear 1cm”, “heading” and “maturity” correspond respectively to BBCH30, BBCH55 and BBCH92.	121
2.S5	Mean differences for variables measured at harvest for both mixtures at densities 160 and 250 seeds.m ⁻² in 2019-2020. Bars represent 95% confidence intervals around means. Letters indicate Tukey classes that rank genotypes separately in pure and mixed stands.	122
2.S6	Mean value for variables measured at harvest for both mixtures at densities 160 and 250 seeds.m ⁻² in 2019-2020.	123
2.S7	Distributions of results from mean and CV equality tests between pure and mixed stands at the within-genotype scale for all traits at harvest, genotypes and seasons. Test results are classified according to four theoretical categories based on mean equality ($\Delta M = 0$) or inequality ($\Delta M \neq 0$), and CV equality ($\Delta V = 0$) or inequality ($\Delta V \neq 0$).	124
2.S8	Reaction norms for mean values of all genotypes for different traits at harvest. Bars represent 95% confidence intervals.	125
2.S9	Results of mean equality tests by bootstraps on traits at harvest for different cultivars between plants grown in pure vs mixed stands.	126
2.S10	Mean plant height throughout growth for each genotype in pure and mixed stands. Error bars correspond to standard errors.	127
2.S11	Mean plant height at different dates in pure and mixed stands for each cultivar for both years. Error bars correspond to standard errors. Symbols indicate significant differences between pure and mixed stands : a circle for differences in mean and a triangle for differences in CV.	128
2.S12	Mean number of tillers per plant at different dates in pure and mixed stands for each cultivar for both years. Error bars correspond to standard errors. Symbols indicate significant differences between pure and mixed stands : a circle for differences in mean and a triangle for differences in CV.	129
2.S13	Reaction norms for CV values of all genotypes in 2019-2020 for different traits at harvest. Bars represent 95% confidence intervals.	130
2.S14	Results of CV equality tests by bootstraps on traits at harvest for different cultivars between plants grown in pure vs mixed stands.	131

2.S15	Decomposition of grain weight variability, as measured by the CV, into a product of three terms (spike number, grain number per spike and thousand kernel weight), each representing the contribution of a given component to the overall grain weight variability.	132
2.S16	Decomposition of each component (c_i) contributing to grain weight variability, as the variance of the component added to the sum of the covariance between this component and each other.	133
2.S17	Scatter plot for plant-level grain weight of the absolute value of the slope of the reaction norm between pure and mixed stand, versus the CV in pure stand.	134
2.S18	Distributions of results from mean and CV equality tests between pure and mixed stands at the between-genotype scale for all traits at harvest and both seasons. Test results are classified according to four theoretical categories based on mean equality ($\Delta M = 0$) or inequality ($\Delta M \neq 0$), and CV equality ($\Delta V = 0$) or inequality ($\Delta V \neq 0$).	134
2.S19	Results of mean equality tests by bootstraps on variables at harvest between genotypes grown in pure vs mixed stands.	135
2.S20	Results of mean equality tests by bootstraps on variables throughout growth between genotypes grown in pure vs mixed stands.	136
2.S21	Results of CV equality tests by bootstraps on variables at harvest between genotypes grown in pure vs mixed stands.	137
2.S22	Results of CV equality tests by bootstraps on variables throughout growth between genotypes grown in pure vs mixed stands.	138
2.S23	Reaction norms in pure versus mixed stands of traits involved in plant-plant interactions with respect to light (tillering and height) and of productivity and allocation traits at maturity for cultivars of Mixture 1 in 2020-2021. Stars indicate significant CV differences between genotypes, * if higher in the mixed stand, ** if lower.	139
2.S24	Heatmap for within-genotype phenotypic plasticity in pure versus mixed stands for traits at harvest, in terms of variability (CV), among cultivars of both mixtures for both seasons. Significant differences based on a bootstrap test are blue (respectively, red) if the mean in the mixed stand is lower (resp., higher) than in the pure stand, and gray otherwise. The relative yield total (RYT) is indicated per mixture and season, and dominance ranking is indicated per cultivar.	140

3.1	Diagram of simulated processes in WHEAMM	148
3.2	Diagram of the functioning of the "average-plant" version of WHEAMM	154
3.3	Sobol indices with their confidence intervals of 24 different model parameter for three model outputs at harvest	158
3.4	Simulations with calibrated parameters for cultivar Expert in 2019-2020. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.	160
3.5	Values of calibrated parameters for each genotype in 2019-2020. Dashed lines represent parameter bounds.	161
3.6	Simulations with calibrated parameters for cultivar Expert in 2020-2021. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.	162
3.7	Values of calibrated parameters for each genotype in 2019-2020. Dashed lines represent parameter bounds.	163
3.8	Validation simulations for genotype Expert in 2019-2020 after training in 2020-2021 to calibrate model parameters. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.	164
3.9	Simulations at densities 160 and 250 for genotype Expert with parameters calibrated in 2019-2020	165
3.S1	Simulations with calibrated parameters for cultivar Accroc in 2019-2020. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.	179
3.S2	Simulations with calibrated parameters for cultivar Aubusson in 2019-2020. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.	179
3.S3	Simulations with calibrated parameters for cultivar Bagou in 2019-2020. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.	180
3.S4	Simulations with calibrated parameters for cultivar Belepi in 2019-2020. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.	180
3.S5	Simulations with calibrated parameters for cultivar Bergamo in 2019-2020. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.	181

3.S6	Simulations with calibrated parameters for cultivar Boregar in 2019-2020. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.	181
3.S7	Simulations with calibrated parameters for cultivar Kalahari in 2019-2020. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.	182
3.S8	Plots of correlations between calibrated parameter values in 2019-2020 .	183
3.S9	Plots of correlations between calibrated parameter values in 2020-2021 .	184
3.S10	Simulations with calibrated parameters for cultivar Accroc in 2020-2021. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.	185
3.S11	Simulations with calibrated parameters for cultivar Aubusson in 2020-2021. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.	185
3.S12	Simulations with calibrated parameters for cultivar Bagou in 2020-2021. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.	186
3.S13	Simulations with calibrated parameters for cultivar Belepi in 2020-2021. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.	186
3.S14	Simulations with calibrated parameters for cultivar Bergamo in 2020-2021. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.	187
3.S15	Simulations with calibrated parameters for cultivar Boregar in 2020-2021. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.	187
3.S16	Simulations with calibrated parameters for cultivar Kalahari in 2020-2021. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.	188
3.S17	Plant weight during growth and grain weight at harvest at plot scale for genotype Expert at densities 160 plants.m ⁻² and 250 plants.m ⁻²	189
3.S18	Evolution of proximity GAI at densities 160 plants.m ⁻² and 250 plants.m ⁻² for cultivar Expert in 2019-2020 with parameters	189

4.1	Variables simulées moyennes avec différentes valeurs de σ_e pour le génotype Expert en 2019-2020. Les lignes bleues correspondent à la moyenne des simulations et le ruban bleu correspond à l'écart-type autour de cette moyenne. Les points noirs correspondent aux valeurs observées moyennes et les barres noirs correspondent à l'écart-type autour de la moyenne observée.	205
4.2	Simulations de différentes variables au cours du temps pour les différents génotypes du mélange 1 en 2019-2020. Les lignes bleues correspondent à la moyenne des simulations bleues et le ruban bleu correspond à l'écart-type autour de la moyenne pour la moyenne des simulations. Les poids noirs correspondent aux moyennes des observations expérimentales, et les barres d'erreurs à l'écart-type autour de la moyenne.	208
4.3	Simulations de différentes variables au cours du temps pour les différents génotypes du mélange 2. Les lignes bleues correspondent à la moyenne des simulations bleues et le ruban bleu correspond à l'écart-type autour de la moyenne pour la moyenne des simulations. Les poids noirs correspondent aux moyennes des observations expérimentales, et les barres d'erreurs à l'écart-type autour de la moyenne.	210
4.4	Valeurs de RMSE pour chacune des variétés pour deux mélanges en 2019-2020	212
4.5	Poids moyen de grains par plante pour chaque génotype en pur et en mélange en 2019-2020. Les lignes pointillées représentent les moyennes globales des peuplements (pur versus mélange). Les barres représentent les intervalles de confiance à 95% obtenus par bootstrap. Les étoiles indiquent des différences significatives (test bootstrap) de poids de grain moyen entre pur et mélange pour un génotype. Les lettres indiquent les classes obtenues par un test de Tukey au sein de chaque peuplement. . .	213
4.6	Heatmap de la plasticité intra-génotype en mélange versus pur sur différents traits à la récolte, en termes de moyenne, pour les différents génotypes des différents mélanges pour la saison 2019-2020. Les différences significatives issues de tests en bootstrap sont représentées en rouge (respectivement en bleu) quand la moyenne est plus importante en mélange (resp. en pur), et en gris si la différence n'est pas significative.	214

4.7	Dynamiques de tallage moyennes simulées pour différentes variétés cultivées en pur et en mélange en 2019-2020. Les rubans correspondent aux écart-types autour des valeurs moyennes.	216
4.8	Heatmap de la plasticité intra-génotype en mélange versus pur sur différents traits à la récolte, en termes de variance, pour les différents génotypes des différents mélanges pour la saison 2019-2020. Les différences significatives issues de tests en bootstrap sont représentées en rouge (respectivement en bleu) quand le CV est plus important en mélange (resp. en pur), et en gris si la différence n'est pas significative.	217
4.9	Normes de réaction en pure versus mélange pour différentes variables à la récolte pour les variétés du mélange 1 en 2019-2020 et 2020-2021. Les étoiles indiquent des différences de CV inter-génotypes significatives, * si supérieure en mélange, ** si inférieure	218
4.10	Heatmap des comparaisons de résultats de tests d'égalité de moyennes entre pur et mélange pour chaque variété du mélange 1 entre les données observées et simulées. Les cases grises (respectivement bleues) représentent des résultats de tests identiques (resp. différents) entre observations et simulation en terme de significativité et de sens.	219
4.11	Heatmap des comparaisons de résultats de tests d'égalité de CVs entre pur et mélange pour chaque variété du mélange 2 entre les données observées et simulées. Les cases grises (respectivement bleues) représentent des résultats de tests identiques (resp. différents) entre observations et simulation en terme de significativité et de sens.	219
4.12	Indices de plasticité en pur versus mélange sur la moyenne pour différentes variables à la récolte.	221
4.13	Indices de plasticité en pur versus mélange sur le CV pour différentes variables à la récolte.	222
4.14	Indices de Sobol avec intervalles de confiance à 95% de différents paramètres sur la moyenne et la variance du poids de grains (GW) à la récolte sur l'ensemble de la parcelle	225
4.15	Indices de Sobol avec intervalles de confiance à 95% de différents paramètres sur les différences de moyenne et de variance de poids de grains (GW) à la récolte entre les deux variétés	226

4.S1	Schéma de l'infinetisation du mélange 1. Les pointillés représente la nano-parcelle initiale et le cercle représente la surface de calcul du GAI de proximité pour la plante centrale.	232
4.S2	Schéma de l'infinetisation du mélange 2. Les pointillés représente la nano-parcelle initiale et le cercle représente la surface de calcul du GAI de proximité pour la plante centrale.	233
4.S3	Nombre de talles par plante pour différentes valeurs de σ_e pour le génotype Expert en 2019-2020. Les points noirs correspondent aux valeurs observées moyennes et les barres noirs correspondent à l'écart-type autour de la moyenne observée.	234
4.S4	Biomasse aérienne par plante pour différentes valeurs de σ_e pour le génotype Expert en 2019-2020. Les points noirs correspondent aux valeurs observées moyennes et les barres noirs correspondent à l'écart-type autour de la moyenne observée.	234
4.S5	Valeurs de RMSE par variable pour chaque variété des deux réplicats du mélange 1 en 2019-2020	235
4.S6	Valeurs de RMSE par variable pour chaque variété des deux réplicats du mélange 2 en 2019-2020	235
4.S7	Dynamiques de hauteur moyennes simulées en pure et en mélange pour les variétés du mélange 1 en 2019-2020. Les rubans correspondent aux écart-types autour des valeurs moyennes.	236
4.S8	Dynamiques de tallage moyennes simulées en pur vs mélange pour chaque variété du mélange 1 en 2019-2020. Les rubans correspondent aux écart-types autour des valeurs moyennes.	237

Liste des tableaux

2.S1	Composition of both mixtures, as well as heading date (since January 1) and height at maturity of the cultivars (source : BreedWheat project).	114
2.S2	Number of plants for each mixture at sowing and at harvest for each replicate in 2019-2020 and 2020-2021.	114
2.S3	ANOVA tables with sequential tests of plant grain weight regressed on the “genotype”, “stand”, “year” factors and their interactions, with heteroscedastic error variance per year.	115
2.S4	Table with Tukey classes and matching dominance ranks for each genotypes over the two growing seasons	116
2.S6	ANOVA table for a linear regression model testing for an association between the absolute slope of the reaction norm for grain weight and the CV in pure stand for each year.	116
2.S8	Summary of within-genotype mean equality tests for harvest variables over 2019-2020 and 2021 with mixture overyielding and dominance ranks	117
2.S9	Summary of within-genotype CV equality tests for harvest variables over 2019-2020 and 2021 with mixture overyielding and dominance ranks	118
3.1	Table of WHEAMM parameters	149
3.2	Bounds for parameter variation for the global sensitivity analysis	155
3.3	Differences percentages between densities 160 and 250 plants.m ⁻² $\Delta = \frac{v_{250} - v_{160}}{v_{160}} \cdot 100$ for each genotype in 2019-2020 at plant and plot scales for tiller number (TN), plant weight (PW) and grain weight (GW) at harvest	166
3.S1	Table of calibration choices for each model parameter with its fixed value or its initial value with its variation range	173
3.S2	First and total order mean Sobol indices with their standard deviations for the number of tillers	174
3.S3	First and total order mean Sobol indices with their standard deviations for plant weight	175
3.S4	First and total order mean Sobol indices with their standard deviations for grain weight	176
3.S5	Table of RMSE values for training and validation on both seasons 2019-2020 and 2020-2021	177
3.S6	Calibrated parameter values for each genotype in 2019-2020	178
3.S7	Calibrated parameter values for each genotype in 2020-2021	178

3.S8	Table with Pearson correlation coefficients between the two seasons for each calibrated parameter	188
3.S9	Mean final number of leaves on the main stem and standard deviation for each genotype for pure stands plots of experiment PerfoMix in 2020-2021	190
4.1	Table des distributions des valeurs moyennes de paramètres génotype-dépendants étudiés pour l'analyse de sensibilité globale	224
4.S1	Table des valeurs de paramètres pour les différents génotypes en 2019-2020 issus de la calibration de la version "plante moyenne" de WHEAMM en pur utilisées pour les simulations en mélange	231
4.S2	Table des indices de plasticité sur la moyenne entre pur et mélange pour chaque variété pour différentes variables à la récolte	238
4.S3	Table des indices de plasticité sur le CV entre pur et mélange pour chaque variété pour différentes variables à la récolte	239
4.S4	Tables des valeurs d'indices de Sobol de différents paramètres sur la moyenne et la variance du poids de grains (GW) à la récolte à l'échelle de la parcelle	240
4.S5	Tables des valeurs d'indices de Sobol de différents paramètres sur les différences de moyenne et de variance de poids de grains (GW) à la récolte entre les deux variétés.	241

Glossaire

Agroécologie Il s'agit à la fois une discipline scientifique, une pratique agricole et un mouvement socio-politique. L'objectif est d'appliquer des principes de l'écologie à des pratiques agricoles.

Analyse de sensibilité Etude de l'importance relative des sources d'incertitudes des entrées d'un modèle par rapport à l'incertitude sur les sorties d'intérêt (Saltelli et al., 2008).

Calibration Méthode qui vise à optimiser un modèle en ajustant les valeurs de ces paramètres pour réduire l'erreur entre les résultats du modèle et des données expérimentales (Wallach et al., 2021), ce qui implique notamment l'estimation des valeurs de paramètres.

Canalisation La canalisation (respectivement dé-canalisation) environnementale correspond à une diminution (resp. augmentation) de variance phénotypique due à des perturbations environnementales. La canalisation (respectivement dé-canalisation) génétique correspond à une diminution (resp. augmentation) de variance phénotypique due à des perturbations génétiques.

Composantes du rendement Différents éléments qui contribuent à l'élaboration du rendement : le nombre de plantes au m², le nombre d'épis par plante, le nombre de grains par épi et le PMG (poids de mille grains).

CV Coefficient de variation, ratio de l'écart-type sur la moyenne.

DGE-IGE Les modèles DGE-IGE sont des modèles phénoménologiques qui décomposent le rendement de chaque variété en mélange en effets génétiques directs (DGE) propres à l'effet du génotype sur le rendement, et indirects (IGE) propres aux effets du génotype sur les autres génotypes associés.

Effets de complémentarité Regroupe les effets de complémentarité et de facilitation. La complémentarité de niche suppose que deux espèces/varieties partagent des niches

différentes, ce qui réduit la compétition entre elles. Les effets de complémentarité comprennent aussi la facilitation, qui correspond à une situation où la présence d'une autre espèce/variété crée des conditions favorables pour le développement d'une autre.

Effets de sélection L'effet de sélection traduit la dominance de certaines espèces/variétés par rapport aux autres.

GAI *Green Area Index*, ratio de surface verte (qui peut comporter feuilles, tiges et épis), sur la surface au sol sur laquelle la culture est cultivée.

GMA-SMA Les modèles GMA-SMA sont des modèles phénoménologiques qui décomposent le rendement total d'une parcelle en mélange en aptitudes générales au mélange (GMA pour *General Mixing Ability*) pour chaque génotype, et en aptitude spécifique au mélange (SMA pour *Specific Mixing Ability*) entre deux génotypes.

Idéotype Variété sélectionnée pour sa capacité à performer de façon optimale dans un environnement.

Ideomix Assemblage de variété sélectionnées pour leur capacité à performer ensemble de façon optimale dans un environnement.

Interactions GxE Les interactions entre génotype et environnements correspondent à des situations dans lesquelles différents génotypes ont des réponses différentes dans des environnements différents.

Mélange Un mélange correspond à l'association de différentes espèces ou variétés dans une même parcelle au champ.

Modèle Représentation simplifiée d'un système en vue de le décrire, de l'expliquer ou de le prévoir.

Monoculture Culture d'une même espèce dans une zone agricole, peut être à l'échelle

d'une exploitation ou d'une parcelle.

Norme de réaction La norme de réaction décrit la gamme de phénotypes produits par un même génotype dans des environnements différents.

Phénologie La phénologie correspond aux différents stades de développements d'une espèce, déterminés par des variations saisonnières.

Phénotypage Correspond à la description/quantification d'un phénotype sur un certain nombre de traits.

Phytomère Unité d'organisation d'une plante composé d'un entrenoeud, un noeud avec une feuille et un bourgeon axillaire.

Plasticité phénotypique Tendence de variation phénotypique en lien avec un changement d'environnement (Hallgrímsson et al., 2019). Cette variation peut être adaptative ou maladaptative.

Rendement relatif total Ratio du rendement d'un mélange par rapport à la moyenne de ses composantes en pur. Si ce ratio est supérieur à 1, il s'agit d'un overyielding (OY), sinon il s'agit d'un underyielding (UY).

Tallage Processus de ramification chez certaines céréales, notamment chez le blé. A partir du brin maître des axes secondaires sont initiés à la base des feuilles. Ces axes sont appelés des talles (*tillers* en anglais).

Trait Caractéristique biologique mesurable à l'échelle de la plante.

Bibliographie

B. Hallgrímsson, R. M. Green, D. C. Katz, J. L. Fish, F. P. Bernier, C. C. Roseman, N. M. Young, J. M. Cheverud, and R. S. Marcucio. The developmental-genetics of canalization. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 88 :67–79, Apr. 2019. ISSN 10849521.

doi : 10.1016/j.semcdb.2018.05.019. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1084952117302872>.

- A. Saltelli, M. Ratto, T. Andres, F. Campolongo, J. Cariboni, D. Gatelli, M. Saisana, and S. Tarantola. *Global sensitivity analysis : the primer*. Wiley, Chichester, West Sussex, 2008. ISBN 978-0-470-05997-5. URL <http://eu.wiley.com/WileyCDA/WileyTitle/productCd-0470059974.html>.
- D. Wallach, T. Palosuo, P. Thorburn, Z. Hochman, E. Gourdain, F. Andrianasolo, S. Asseng, B. Basso, S. Buis, N. Crout, C. Dibari, B. Dumont, R. Ferrise, T. Gaiser, C. Garcia, S. Gayler, A. Ghahramani, S. Hiremath, S. Hoek, H. Horan, G. Hoogenboom, M. Huang, M. Jabloun, P.-E. Jansson, Q. Jing, E. Justes, K. C. Kersebaum, A. Klosterhalfen, M. Launay, E. Lewan, Q. Luo, B. Maestrini, H. Mielenz, M. Moriondo, H. Nariman Zadeh, G. Padovan, J. E. Olesen, A. Poyda, E. Priesack, J. W. M. Pullens, B. Qian, N. Schütze, V. Shelia, A. Souissi, X. Specka, A. K. Srivastava, T. Stella, T. Streck, G. Trombi, E. Wallor, J. Wang, T. K. Weber, L. Weihermüller, A. de Wit, T. Wöhling, L. Xiao, C. Zhao, Y. Zhu, and S. J. Seidel. The chaos in calibrating crop models : Lessons learned from a multi-model calibration exercise. *Environmental Modelling & Software*, 145 :105206, Nov. 2021. ISSN 13648152. doi : 10.1016/j.envsoft.2021.105206.

1.1 Contexte de la transition agroécologique

Dans un premier temps, nous allons revenir sur les principaux évènements historiques qui ont mené à la transition agroécologique que nous connaissons actuellement en Europe, et plus particulièrement en France.

1.1.1 Domestication et sélection massale

La domestication des espèces de plantes sauvages a eu lieu il y a environ 10 000 ans ([Harlan, 1993](#)). Cette domestication correspond à l'adaptation des plantes aux besoins humains ([Doebly et al., 2006](#)). Depuis leur domestication jusqu'au milieu du *XIX*^{ème} siècle, les plantes cultivées et leur diversité étaient gérées par les agriculteurs. Les cultures étaient maintenues par une sélection empirique dite "massale" ([Gallais, 2018](#)) effectuée par les agriculteurs qui leur permettait de maintenir des variétés hétérogènes appelées "variétés-populations" qui constituaient une diversité génétique importante. En effet, dans ces variétés-populations les plantes ne sont pas génétiquement identiques, et des croisements peuvent se produire au fil des générations.

Dans les années 1850, les travaux de Mendel sont redécouverts, menant à une nouvelle forme de sélection établie par Louis de Vilmorin ([Gayon and Zallen, 1998](#)). Il s'agit de

la sélection dite généalogique qui vise à concevoir des lignées pures ou des hybrides qui correspondent aux variétés qui sont majoritairement cultivées aujourd'hui et sont homozygotes, homogènes et reproductibles (Allard, 1999). Ce nouveau système de sélection a également été accompagné d'importantes transformations après la Seconde Guerre Mondiale.

1.1.2 La Révolution Verte

Principales avancées

Depuis les années 1950, notre système agricole a été soumis à des changements drastiques connus sous le nom de Révolution Verte, essentiellement basés sur des progrès génétiques, la mécanisation et l'utilisation d'intrants de synthèse.

Ces progrès génétiques résultent d'un changement de nature important de la gestion de la diversité cultivée avec la conception des lignées pures qui ont grandement accéléré les progrès génétiques en facilitant le travail de sélection sur du matériel homogène. Des progrès génétiques importants ont ainsi permis la création de variétés modernes. Dans le cas du blé par exemple, l'innovation la plus impactante est l'introduction des gènes de nanisme *Rht* issus de variétés japonaises qui ont permis la conception de variétés plus courtes. Ces variétés plus courtes se sont avérées plus résistantes à la verse avec un meilleur indice de récolte (*harvest index* en anglais, ratio du poids de grain sur la biomasse aérienne totale d'une plante) dû à une allocation plus importante aux grains qu'aux parties végétatives de la plante (Donald, 1968; Austin et al., 1980; Rose and Kage, 2019). Ces variétés modernes semi-naines ont été originellement conçues pour réduire la verse provoquée par une plus grande utilisation d'engrais azotés, mais l'augmentation du rendement induite par l'augmentation du *harvest index* n'avait pas été anticipée (Khush, 1995). Cela a néanmoins favorisé l'utilisation de ces variétés dans les systèmes de culture intensifs.

Ces progrès génétiques ont été soutenus par l'utilisation massive d'intrants de synthèse (engrais azotés, pesticides, herbicides et fongicides) pour optimiser et standardiser les conditions de culture en diminuant les pressions des ravageurs, des maladies et des adventices tout en diminuant également les stress dus aux limitations de ressources comme l'eau, l'azote et le phosphore (Malézieux, 2012; Gliessman, 2014). Ainsi, les variétés mo-

dermes sont dépendantes de l'utilisation de ces intrants. En effet, les variétés semi-naines ne sont capables d'exprimer leur plein potentiel qu'à de hauts niveaux d'azote. De plus leurs hauteurs réduites les rendent moins compétitives face aux adventices (Asif et al., 2014) et la culture de lignées pures et homogènes favorise le développement d'agents pathogènes (Finckh and Mundt, 1992). En effet, dans des cas de résistance qualitative, une pression de sélection importante peut s'exercer sur les agents pathogènes qui peut accélérer le risque de contournement et mener à une "course aux armements" entre le pathogène et l'hôte (Brown and Tellier, 2011).

Ces progrès génétiques et chimiques ont également été facilités par de nombreuses innovations techniques. La mécanisation et la motorisation ont permis des labours plus profonds qui facilitent le semis à des profondeurs homogènes (Griffon, 1999). L'utilisation d'intrants et l'installation de nouveaux systèmes d'irrigation et de drainage ont également été facilités (Tilman, 2001). Ces différents progrès techniques ont permis une utilisation à plus grande échelle des intrants pour les variétés modernes, ce qui a mené au système agricole intensif que nous connaissons aujourd'hui.

Ces transformations majeures ont eu de nombreux impacts positifs puisqu'elles ont permis de quadrupler les rendements en 50 ans (Griffon, 1999), permettant une augmentation conséquente de la production alimentaire pour répondre à une demande grandissante, avec une diminution des prix et une augmentation de l'apport calorique moyen avec des gains associés sur la santé et l'espérance de vie (Evenson and Gollin, 2003). Dans les pays en cours de développement, la Révolution Verte a été d'autant plus importante au regard de la sécurité alimentaire en limitant les famines et la malnutrition (John and Babu, 2021).

Malgré ses impacts positifs, la Révolution verte s'est aussi accompagnée de nombreuses externalités négatives.

Externalités négatives

Depuis la mise en place de notre système agricole dit "conventionnel" dans les années 1960-1970 issu des progrès de la Révolution Verte, les nombreux problèmes environnementaux, sanitaires et sociaux impliqués ont été mis en lumière (Hatt et al., 2016).

Parmi ces problèmes, l'utilisation de pesticides (Bourguet and Guillemaud, 2016) a eu

des effets néfastes pour l'environnement (Devine and Furlong, 2007; Leenhardt et al., 2022) et la santé humaine (Baldi et al., 2013; INSERM, 2021), et l'utilisation massive d'intrants de synthèse a également entraîné une dégradation et une contamination des sols (Tilman et al., 2002; Giller et al., 1997; Lal, 2007), compromettant la sécurité alimentaire. L'agriculture intensive est également la première cause de pollution des eaux dans le monde (Moss, 2008; Gliessman, 2014; Gomiero, 2016) et elle est responsable de l'épuisement aquifère et de la salinité des sols (Hatt et al., 2016). Par ailleurs, l'agriculture joue un rôle important dans le réchauffement climatique car la mécanisation et l'utilisation d'engrais ont contribué à une augmentation des émissions de dioxyde d'azote (Thompson et al., 2019) mais aussi de gaz à effets de serre. En effet, en Europe l'agriculture est responsable de 10 à 15% de l'émission de gaz à effets de serre (Danila et al., 2017) et de 25% dans le monde (Hatt et al., 2016).

L'agriculture intensive est également responsable d'une importante perte de biodiversité avec des impacts sur les services écosystémiques (Jenkins, 2003), qui concerne notamment la diversité des plantes cultivées. La domestication des plantes sauvages avait déjà engendré une érosion importante de la diversité génétique (Bélanger and Pilling, 2019), mais la sélection moderne a eu des effets encore plus drastiques, entraînant une perte estimée à environ 75% de la diversité génétique des plantes cultivées entre 1900 et 2000 (Gliessman, 2014), bien que cette estimation soit controversée (Martin et al., 2019). En effet, notre système conventionnel repose sur seulement quelques espèces avec un faible nombre de variétés qui présentent de fortes ressemblances génétiques et sont elles-mêmes homogènes. Bonnin et al. (2014) ont d'ailleurs expliqué la diminution de la diversité génétique du blé au cours du XX^{me} siècle par cette homogénéisation (mais voir aussi Gallais and Lefèvre (2020)). Cette perte de diversité est inquiétante car elle accroît la vulnérabilité des cultures avec une plus faible stabilité des rendements face à des accidents climatiques, avec des conséquences importantes sur la fluctuation des prix des matières premières (Renard and Tilman, 2019). Cette vulnérabilité est d'autant plus inquiétante avec la menace du réchauffement climatique avec des variabilités environnementales plus importantes (Fischer et al., 2002; Lesk et al., 2016; Masson-Delmotte et al., 2021), et des événements extrêmes plus intenses et plus fréquents comme des sécheresses, mais aussi des combinaisons inhabituelles d'évènements anormaux mais non extrêmes. De plus, le réchauffement climatique devrait grandement impacter la propagation des ravageurs et pathogènes qui peuvent être responsables de grandes pertes de rendements (Deutsch et al., 2018). Avec l'intensification de la variabilité des conditions climatiques et

de la fréquence des événements climatiques extrêmes (Coumou and Rahmstorf, 2012), les systèmes de culture conventionnels sont d'autant plus à risque en raison de leur manque de résilience (Kahiluoto et al., 2019). Ces conséquences sont déjà bien visibles, comme l'ont montré les rendements désastreux de blé d'hiver dans le bassin parisien en 2016 causés par une conjonction de températures anormalement douces en automne et des conditions anormalement humides le printemps suivant (Ben-Ari et al., 2018), et plus récemment la sécheresse observée en été 2022 dans l'hémisphère nord (Schumacher et al., 2022).

La Révolution Verte a également eu des impacts sociaux négatifs. En effet, il y a une diminution constante du nombre d'agriculteurs et de fermes dans le monde, mais aussi une diminution de la qualité alimentaire (IAASTD, 2009). Il y a également un nombre important de suicides chez les agriculteurs par rapport au reste la population (Bossard et al., 2016). Ces éléments contribuent à la remise en question de la pertinence sociale et de la durabilité économique de ce système agricole conventionnel (Hatt et al., 2016). Ces conséquences négatives sont d'autant plus fortes dans certains pays en développement, alors même que la Révolution Verte leur avait été bénéfique pour éviter des famines, avec des problèmes environnementaux et sanitaires accrus, notamment en Inde (John and Babu, 2021).

Par ailleurs, les rendements des principales cultures stagnent depuis les années 1990 à l'échelle mondiale (Ray et al., 2012; Grassini et al., 2013), notamment pour le blé en Europe (Michel and Makowski, 2013; Brisson et al., 2010; Schauburger et al., 2018), ce qui montre que le système agricole actuel atteint ses limites. Pour faire face à ces nombreux problèmes, un changement de paradigme est nécessaire (Østergård et al., 2009) et l'agroécologie est proposée pour effectuer une transition vers des pratiques agricoles plus durables (Gliessman, 2014).

1.1.3 L'agroécologie

L'agroécologie est à la fois une discipline scientifique, une pratique agricole et un mouvement socio-politique (Wezel et al., 2020). Cette notion d'agroécologie a été mentionnée la première fois en 1928 et a évolué au cours du XX^{ème} siècle comme l'idée d'appliquer des principes de l'écologie à des pratiques agricoles (Altieri, 1999). L'objectif est de concevoir des pratiques agricoles plus durables en fournissant divers services écosystémiques,

incluant la fertilité des sols, le contrôle biologique mais surtout une réduction de l'utilisation des intrants de synthèse (Altieri, 1999; Hatt et al., 2016), tout en maintenant de hauts niveaux de production agricole (Malézieux, 2012).

L'agroécologie s'appuie sur différents principes de l'écologie, le principal étant la mobilisation de la biodiversité (Migliorini and Wezel, 2017). En effet, les écosystèmes naturels sont plus diversifiés que les agro-écosystèmes et de nombreuses expériences emblématiques en écologie à la fin des années 1990 ont montré que les communautés plus diversifiées étaient aussi plus productives (Loreau, 2001; Tilman et al., 2001; Hooper et al., 2005). Le lien entre diversité et productivité repose sur les effets de compétition, de complémentarité et de facilitation (Loreau and Hector, 2001) : la complémentarité se produit avec la différenciation de niche qui permet une meilleure exploitation des ressources et la facilitation se produit quand une espèce/variété crée des conditions favorables au développement d'une autre espèce/variété, alors que la compétition conduit à la dominance de certains individus. La compétition a un effet positif quand le gain des individus dominants excède la perte des individus dominés, mais son effet est négatif dans le cas inverse.

Les effets de la diversité reposent sur la diversité fonctionnelle (Violle et al., 2007). Il s'agit de la diversité des traits morphologiques, physiologiques ou phénologiques qui ont un impact direct sur la fitness des plantes, au sens de la fitness évolutive (nombre de grains) ou de la fitness agronomique (poids de grains). Cette diversité fonctionnelle peut être présente au travers de la richesse spécifique (Tilman et al., 1997; Cardinale et al., 2007) mais aussi à un niveau intra-spécifique. En pratique, la diversification des cultures peut donc se faire à différents niveaux : à l'échelle du paysage en augmentant le nombre d'espèces cultivées, et à l'échelle de la parcelle (Malézieux et al., 2009) avec des systèmes d'agroforesterie, des mélanges inter-spécifiques aussi appelés *intercropping systems* en anglais, ou des mélanges intra-spécifiques. Les mélanges inter-spécifiques correspondent à l'assemblage de différentes espèces aux champs (Justes et al., 2021) et ils incluent notamment les associations céréales-légumineuses qui sont particulièrement performantes de part leur complémentarité au niveau de l'utilisation d'azote, avec de fortes implications pour la diminution d'intrants azotés (Corre-Hellou et al., 2006). Les mélanges de variétés mobilisent quant à eux la diversité intra-spécifique qui présente une certaine diversité fonctionnelle, même si elle est moindre par rapport à la diversité inter-spécifique. A l'échelle d'une campagne de culture dans une parcelle donnée, la diversité cultivée peut donc être vue comme un gradient allant de la monoculture à l'agroforesterie, dans

lequel les mélanges variétaux correspondent au deuxième maillon. Nous nous intéresserons donc plus particulièrement aux mélanges de variétés, avec le blé tendre comme cas d'étude.

1.2 Potentiel des mélanges de variétés pour la diversification des cultures de blé

Nous allons maintenant passer en revue quelques caractéristiques du blé et l'utilisation des mélanges de variétés pour cette espèce.

1.2.1 Le blé

Il existe deux espèces de blé principalement cultivées, le blé tendre (*Triticum aestivum*) et le blé dur (*Triticum turgidum*). Il existe également une distinction entre blé d'hiver et blé de printemps, qui sont des variétés différentes semées respectivement à l'automne ou au printemps en fonction de leur capacité de vernalisation. Nous nous intéresserons ici à des variétés d'hiver de blé tendre. Le blé tendre est une espèce hexaploïde qui vient de la polyploïdisation de *Triticum dicoccum* et *Aegilops tauschii* (Charmet, 2011), sa domestication a eu lieu dans le Croissant Fertile il y a environ 12 000 ans (Giles and Brown, 2006).



FIGURE 1.1 – Stades de croissances d'une plante de blé tendre

Le blé est une espèce cléistogame qui se reproduit par auto-pollinisation avec des fleurs fermées. Il s'agit d'une espèce majoritairement autogame mais avec un faible pourcentage d'allogamie (environ 5%), rendant possible de générer de la diversité génétique par croisements entre différents individus. Le blé tendre d'hiver est habituellement semé en

octobre et récolté en juillet-août.

Les plantes de blé sont constituées de différents organes : entrenoeuds, gaines, feuilles, racines et épis. Le blé est capable d'émettre des ramifications appelées talles dans un processus appelé tallage (Figure 1.1). A partir de l'axe principal, des axes secondaires peuvent être émis au niveau des entrenoeuds : ce sont des talles primaires. A partir des talles primaires des talles secondaires peuvent également être émises, etc. Les dynamiques de tallage se décomposent en trois phases : l'émission des talles, l'arrêt d'émission de nouvelles talles et la régression d'une partie des talles émises (Figure 1.2). Les talles sont émises de façon synchrones avec les feuilles (Kirby, 1993) et l'arrêt du tallage se produit lorsque la plante reçoit un signal de qualité de la lumière à travers le ratio $R_c : R_s$ (rouge clair : rouge sombre ou $R : FR$ pour *red : far red* en anglais) (Casal, 2013). La régression des talles est contrôlée par la disponibilité en ressources entre les différents axes (Sachs et al., 1993). Les dynamiques de tallage sont un aspect important de la croissance du blé car elles déterminent le nombre d'épis à la récolte qui est un élément important pour l'élaboration du rendement.

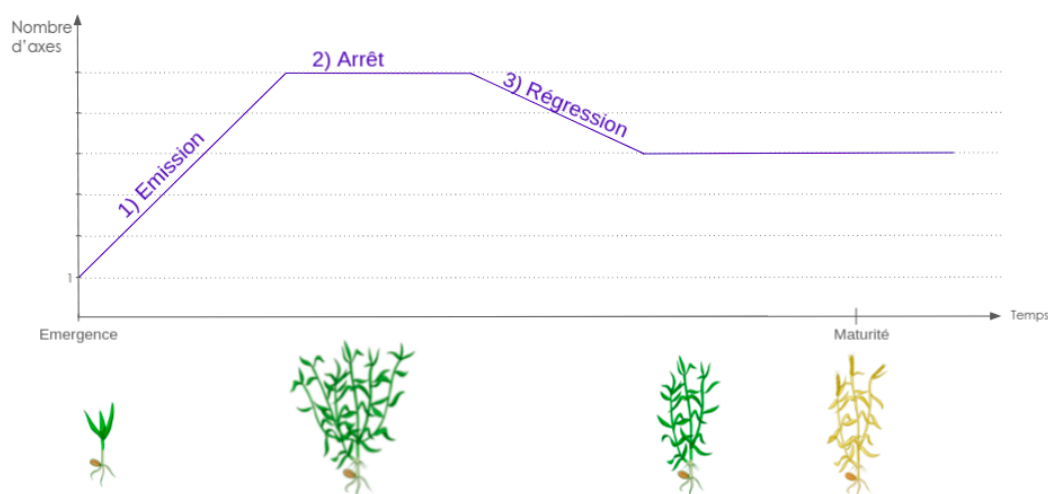


FIGURE 1.2 – Dynamiques de tallage au cours de la croissance du blé tendre

Le rendement du blé dépend de différents éléments appelées les composantes du rendement (Sadras and Slafer, 2012) qui s'établissent à différents moments de la croissance (Figure 1.3). Le premier élément chronologique est le nombre de plante par m^2 qui dépend de la proportion de graines qui germent et de plantes qui émergent. Le deuxième élément est le nombre d'épis par plante qui dépend du nombre de talles à la récolte qui peut être

modulé à la fois par l'arrêt du tallage et la phase de régression des talles. L'élément suivant est le nombre de grains par épi, établi entre le stade épi 1cm et la floraison. Le dernier élément est le poids des grains. Parmi ces éléments, le nombre d'épis est la composante dont la variance explique le plus la variance du rendement (Sadras and Slafer, 2012).

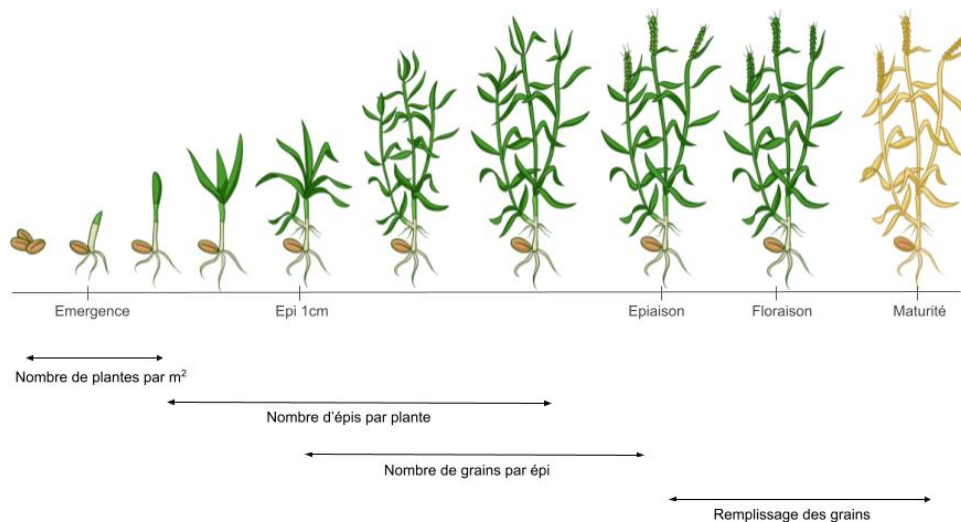


FIGURE 1.3 – Croissance d'une plante de blé et les composantes de rendement associées

Pour le blé, comme pour les autres espèces, certains traits ont une grande héritabilité, c'est-à-dire que la variance de ce trait au sein d'une population est largement due à des différences génétiques (Holland et al., 2010). Cela signifie que ces traits sont soumis à un fort déterminisme génétique et peu sensibles à des signaux environnementaux, et seront donc très stables entre des individus d'un même génotype. C'est notamment le cas de la hauteur chez le blé qui est un trait hautement héritable qui reste stable pour un même génotype entre différents environnements. A l'inverse, d'autres traits sont peu hératables et soumis à la plasticité phénotypique, comprise comme la tendance d'un génotype à varier entre différents environnements (Hallgrímsson et al., 2019). C'est le cas du nombre de talles qui est très plastique en réponse à des signaux lumineux (Lecarpentier, 2017). Même s'il peut y avoir une base génétique pour ces traits plastiques et pour leur plasticité elle-même, ils sont très dépendants de signaux environnementaux comme la disponibilité de ressources et donc peu stables entre différents environnements pour un même génotype. Par ailleurs, des génotypes différents peuvent avoir des réponses plastiques (ou non) différentes face à un changement d'environnement, on parle alors d'interactions génotype-environnement. Ces comportements peuvent être représentés avec des

normes de réactions comme illustrées sur la Figure 1.4 :

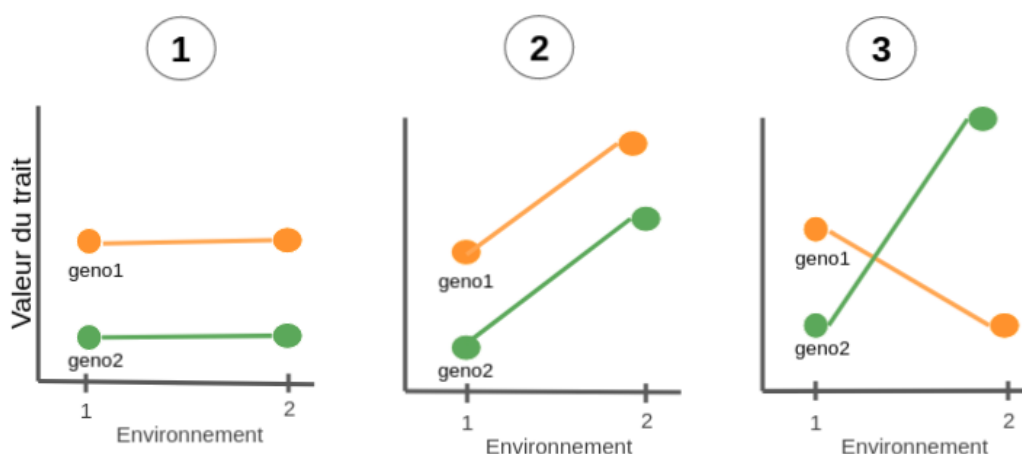


FIGURE 1.4 – Normes de réactions : 1) Pas de plasticité phénotypique, 2) Plasticité phénotypique sans interactions génotype-environnement, 3) Plasticité phénotypique avec interactions génotype-environnements

Le blé est la culture la plus importante dans le monde, elle représente 15% des surfaces cultivées mondiales et 32% en Europe (FAO, 2020). Les cultures de blé permettent de nourrir 40% de la population mondiale et fournissent 20% des calories totales et des protéines pour l'alimentation humaine (Gupta et al., 2005). De part cette place centrale, le blé a connu de nombreuses innovations génétiques avec les méthodes de sélection modernes et la Révolution Verte. Comme évoqué précédemment, la première et la plus importante fut l'introduction de gènes de nanisme qui permit d'obtenir des variétés plus courtes avec une meilleure allocation aux grains. En premier lieu, la sélection s'est donc concentrée sur l'augmentation du *harvest index* pour améliorer les rendements jusqu'à approcher sa limite physiologique (Austin et al., 1980), pour ensuite se concentrer sur l'augmentation de la biomasse des plantes en améliorant l'accumulation de matière sèche à la floraison (Rivera-Amado et al., 2019; Rose and Kage, 2019; Liu et al., 2021). Certains efforts de sélection se sont aussi focalisés sur les phénotypes "stay-green" qui sénescent plus tardivement et permettent une assimilation de carbone plus longue pendant la phase de remplissage des grains (Rose and Kage, 2019; Lichthardt et al., 2020; Liu et al., 2021), mais aussi sur l'efficacité de fructification (*fruiting efficiency*) pour augmenter le nombre de grains par épi (Slafer et al., 2015; Liu et al., 2021). Toutefois la plupart des variétés modernes de blé nécessitent une utilisation massive de fertilisants azotés, herbicides et fongicides en raison d'importantes pressions de maladies, avec notamment la septoriose et différents types de rouille en Europe. En outre, la sélection moderne s'est concentrée sur l'amélioration

de traits soumis à des trade-offs (Denison et al., 2003; Denison, 2012) comme le *harvest index*, or la présence de ces trade-offs rend impossible la sélection d'une super-variété généraliste qui pourrait combiner toutes les caractéristiques désirables des variétés spécialistes (Barot et al., 2017), ce qui peut expliquer la stagnation des rendements de blé en Europe depuis les années 1990 (Schauberger et al., 2018), bien que le changement climatique soit également responsable. Comme le blé est une culture très importante, c'est une cible intéressante pour l'application de pratiques agroécologiques puisque n'importe quelle amélioration de son impact environnemental, même minime, pourra avoir des effets majeurs.

Une pratique intéressante pour la diversification des cultures de blé est le mélange de différentes variétés au champ. En effet, cela apporte une diversité génétique plus importante et donc une potentielle diversité fonctionnelle, à conditions que les variétés mélangées soient suffisamment contrastées, par exemple en terme de précocité, de profondeur de racine ou de résistances aux maladies (Barot et al., 2017). Par ailleurs cette pratique est facile d'utilisation pour les agriculteurs qui n'ont pas besoin de modifier leurs équipements et leurs pratiques culturales pour convertir leurs monocultures en mélanges de variétés.

1.2.2 Les mélanges de variétés de blé

L'intérêt des scientifiques pour la diversité génétique et les mélanges de variétés pour les céréales a émergé dès les années 1960. Il s'agit d'une pratique qui consiste à mélanger au champ différentes variétés, habituellement des variétés élites obtenues par les processus de sélection moderne. Cette pratique est différente de la culture de variétés-populations même si dans les deux cas la diversité intra-génétique est mobilisée. Les mélanges de variétés sont des associations de lignées pures homogènes choisies pour chaque semis alors que les variétés-population évoluent au cours des cycles de re-semis. Ces variétés-populations ont une diversité génotypique plus forte, puisque chaque plante peut avoir un génotype différent avec de l'hétérozygotie qui évolue au fil des générations avec la sélection et les croisements, ce qui s'éloigne des lignées pures homogènes et homozygotes qui sont qualifiées aujourd'hui de variétés.

Les mélanges de variétés ont été particulièrement étudiés initialement pour leur capacité à limiter l'impact des agents pathogènes (Wolfe, 1985). En effet, les cultures de blé sont

affectées par des infections de septoriose et de rouille et les mélanges de variétés se sont avérés très efficaces pour limiter leur propagation au champ (Mundt et al., 1995; Finckh et al., 2000; Tooker and Frank, 2012; Mundt, 2002) à travers différents effets (Borg et al., 2018) : l'effet de dilution (probabilité plus faible de trouver un hôte sensible), effet barrière (barrière physique empêchant la dispersion des spores), la résistance induite (activation du système immunitaire par des souches avirulentes qui limitent les futures infections par des souches virulentes), la sélection disruptive (maintien d'une diversité de souches limitant leur adaptations et les pics épidémiques) et la compensation (les variétés résistantes exploitent les ressources laissées par les variétés infectées moins développées). Par ailleurs, il a aussi été montré que la présence de plantes voisines de génotypes différents pouvait modifier la susceptibilité aux pathogènes et l'immunité des plantes, ce qui correspond à un phénomène appelé *neighbour-modulated susceptibility* (Pélissier et al., 2021).

De plus, les mélanges de variété sont connus pour produire de meilleurs rendements en moyenne : des cas overyieldings (OY) positifs ont été signalés de 5.4% par Smithson and Lenné (1996), de 3.9% par Kiær et al. (2009) et de 3.5% par Borg et al. (2018). En plus des effets positifs sur la limitation de la propagation des maladies, les mélanges de variétés pourraient donc également garantir de meilleures performances. En effet, des génotypes divers peuvent différer dans leurs besoins et leurs utilisations des ressources. La diversité fonctionnelle ainsi générée peut alors favoriser la complémentarité entre génotypes dans l'exploitation des ressources et la facilitation, menant à de l'overyielding en mélange.

Par ailleurs, les mélanges de variétés devraient également offrir une meilleure stabilité (Reiss and Drinkwater, 2018) car la diversité augmente la résilience en tamponnant la variabilité environnementale et en stabilisant la production avec une combinaison de caractéristiques et de processus plastiques morphologique et physiologiques. La plasticité phénotypique pourrait ainsi être un élément intéressant pour la conception de mélanges car elle pourrait augmenter les effets positifs de sélection (Barot et al., 2017). En effet, les interactions entre plantes dépendent de leur capacité à ajuster leur stratégie (c'est-à-dire leur phénotype) en fonction des conditions biotiques et abiotiques dans leur voisinage (Schmitt, 1993). Cela correspond à leur plasticité phénotypique, comprise ici comme la tendance d'un génotype à être influencé par son environnement (Hallgrímsson et al., 2019). L'importance de la plasticité phénotypique et son ampleur dans les mélanges de variétés entre différents génotypes sont pourtant très peu explorées. De plus, si les études sur la plasticité phénotypique et les interactions génotype-environnements

se concentrent principalement sur les changements de moyennes d'un environnement à l'autre (Guntrip and Sibly, 1998; Sultan, 2003), d'autres se sont également intéressés aux différences de variabilité d'un environnement à l'autre (Fordyce, 2006), correspondant à des différences de canalisation environnementale (Flatt, 2005; Hallgrímsson et al., 2019). Pour des espèces avec fort taux d'auto-fécondation comme le blé, la variabilité intra-génotype inter-plantes est généralement ignorée, alors même qu'elle conditionne la variabilité entre génotypes dans différents environnements et donc la performance des peuplements.

De plus, les mélanges de variétés sont d'autant plus intéressants dans le contexte de réchauffement climatique et de diminution d'intrants avec l'hypothèse du gradient de stress. D'après cette hypothèse, les interactions de facilitation entre plantes s'intensifient dans des situations stressantes (Malkinson and Tielbörger, 2010), donc dans les mélanges de variétés les interactions positives devraient devenir plus fortes quand le stress augmente (Barot et al., 2017). En accord avec cette hypothèse, (Borg et al., 2018) ont trouvé que l'augmentation de rendement en mélange est plus importante lorsque la pression de maladies est élevée. Toutefois ces effets restent à démontrer face à d'autres stress (thermiques, hydriques, manque d'azote, etc.).

Les mélanges de variétés présentent donc de nombreux avantages, et leur potentiel est bien connu des agriculteurs puisque le pourcentage de surfaces de blé cultivées en mélange en France a été multiplié par 30 depuis 1995. En 2019, les mélanges de blé représentent 12% des surfaces de blé cultivées en France (Figure 1.5) et ils atteignent 17% de la sole moyenne de blé en France en 2021 (enquête Arvalis). En effet, les agriculteurs français ont bien compris les avantages potentiels des mélanges pour la stabilité du rendement et la réduction de risques liés aux aléas climatiques et aux maladies (van Frank, 2018).

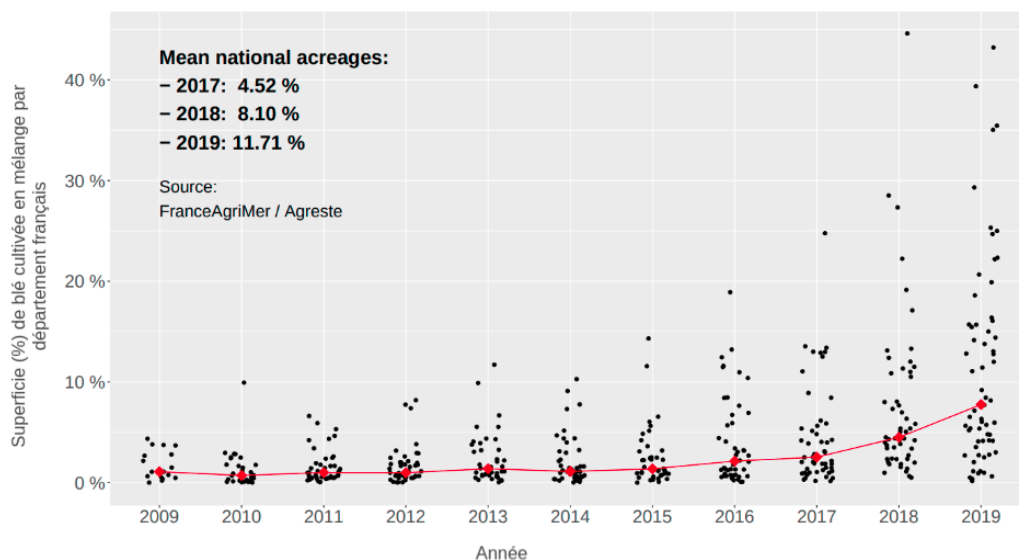


FIGURE 1.5 – Pourcentage de la superficie de blé cultivées en mélange par département français entre 2009 et 2019

Même si les mélanges présentent de nombreux avantages potentiels, il existe également des inconvénients, comme le sur-investissement dans la compétition inter-individuelle qui peut faire diminuer le rendement des peuplements (Weiner et al., 2017). Il existe encore des limites à l'utilisation des mélanges à plus grande échelle dues à de nombreuses zones d'ombres sur les processus d'interactions entre plantes et la difficulté de les étudier expérimentalement.

1.2.3 Limites actuelles pour l'étude et l'implémentation à grande échelle des mélanges de variétés de blé

Même si les mélanges présentent desoveryieldings positifs en moyenne, cela cache une variabilité importante de leur performance car de nombreuses associations de variétés s'avèrent être sous-optimales (Borg et al., 2018). En effet, les effets des mélanges sur les maladies sont bien connus et documentés, mais ils peuvent s'accompagner d'autres interactions potentiellement délétères pour la performance des peuplements. Différents processus entrent en jeu comme la compétition pour les ressources qui peuvent expliquer ces performances disparates. Ces interactions entre plantes restent encore mal comprises et de nouvelles études sont requises pour mieux comprendre les interactions plante-plante dans les mélanges de variétés. De plus, il existe toujours une variabilité importante dans la performance des mélanges même dans des conditions conventionnelles optimales, là

où le seul facteur limitant est la lumière, avec des conditions non limitantes pour les nutriments avec la fertilisation azotée, sans pression de maladies ou des adventices avec des pesticides et fongicides (Figure 1.6, Forst et al. (2019)). Il est donc pertinent d'étudier les mélanges de variétés dans des conditions conventionnelles avant d'ajouter des facteurs de complexité supplémentaires.

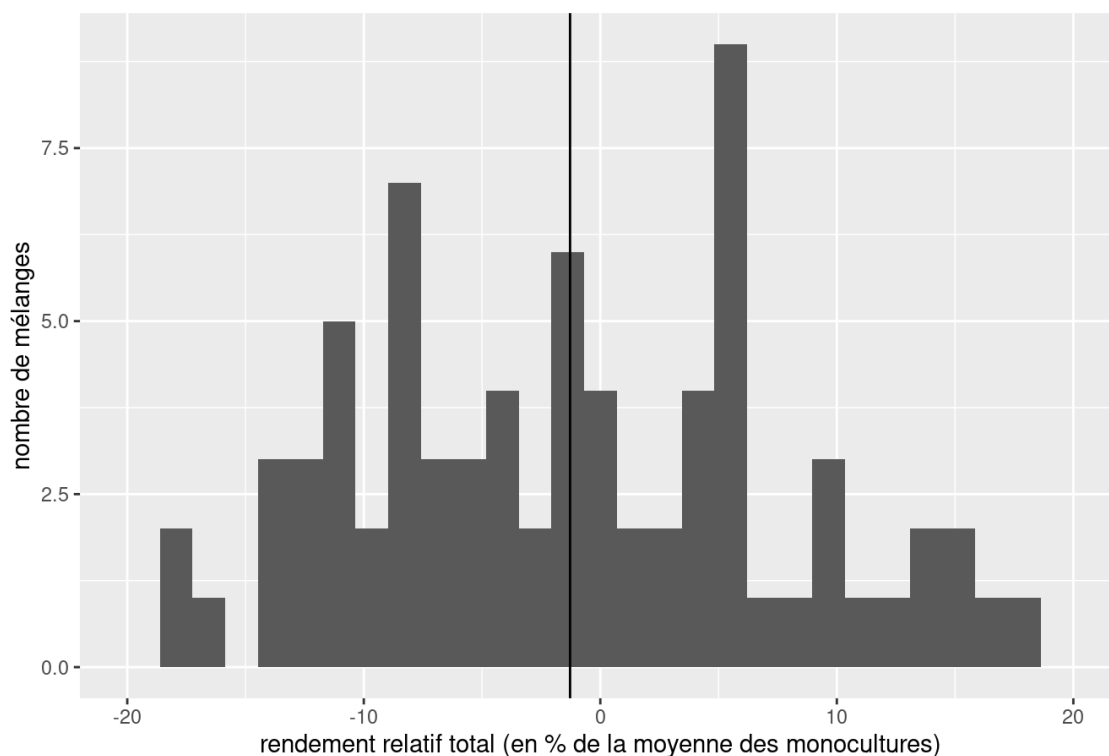


FIGURE 1.6 – Rendements relatifs totaux d'un essai de 75 mélange au Moulon en 2014-2015, tiré des données de (Forst et al., 2019)

Cette mauvaise compréhension des interactions plante-plante est responsable d'un manque important de règles pratiques pour l'assemblage des variétés en mélange. Pour le moment, la principale recommandation est d'assembler des variétés avec des résistances à différentes maladies mais avec des architectures et des phénologies très homogènes pour limiter la compétition entre plantes (de Vallavieille-Pope, 2004), mais il a aussi été montré que ces hypothèses pourraient être relâchées (Vidal et al., 2020). De plus, cette recommandation va à l'encontre de la théorie écologique de la différenciation de niche qui pourrait engendrer de la complémentarité, il est donc intéressant d'étudier des mélanges avec des contrastes plus prononcés. Essah and Stoskopf (2002) ont d'ailleurs trouvé que pour des mélanges de variétés d'orge, les plus performants étaient ceux avec les différentiels de

hauteur ou de précocité les plus importants. Par ailleurs, il n'existe pas de programme de sélection variétale en mélange, alors même qu'il a été montré que la moyenne des peuplements cultivés en culture monogénotypique n'est pas un bon prédicteur de la performance en mélange (Gizlice et al., 1989; Finckh and Mundt, 1992; Phillips and Wolfe, 2005), indiquant que la conception de mélanges doit être optimisée. Des gains génétiques pour les mélanges peuvent donc être attendus en sélectionnant des variétés pour leur aptitude au mélange (Forst et al., 2019), voire en tenant compte de leurs effets directs et indirects (Bijma, 2014). Bien que les mélanges de variétés ne soient pas une pratique marginale, ils sont sous-représentés en raison de ce manque de règles pratiques d'assemblage qui rend difficile leur démocratisation et leur utilisation à plus grande échelle.

En outre, les mélanges de variétés de céréales sont difficiles à étudier avec des expérimentations au champ car il est rarement possible de distinguer des variétés différentes. Il existe toutefois différentes solutions pour les étudier. Tout d'abord, pour les dispositifs en micro-parcelle, les variétés en mélange ne peuvent en général pas être séparées et la performance de ces mélanges est en général analysée avec des modèles empiriques "trait-blind" (Forst, 2018) sur la base de leur rendement total, ce qui ne fournit pas d'information sur les interactions entre plante et la plasticité phénotypique en mélange. Toutefois avec de tels dispositifs il est possible de choisir des variétés contrastées reconnaissables (Lecarpentier, 2017; Forst, 2018) pour pouvoir les séparer puis les analyser à l'échelle de la plante mais le choix des variétés se retrouve alors très contraint. Le dispositif le plus utilisé pour séparer les variétés est celui des essais en pépinière avec des rangs alternés qui permet de séparer les variétés (Dahlin et al., 2020; Montazeaud et al., 2020), mais il n'est pas représentatif de la réalité des agriculteurs (Figure 1.7). En effet, l'organisation spatiale en lignes alternées peut avoir une influence sur les interactions entre plantes en intensifiant la compétition intra-génotypique (sur un même rang) par rapport à la compétition inter-génotypique (entre rangs). En général ces dispositifs sont également analysés avec des modèles empiriques sur la base de leur rendement par variété, mais il est également possible de réaliser des mesures à l'échelle de la plante pour étudier les interactions entre plantes. Le dernier dispositif est celui en pot (Montazeaud et al., 2018; Fréville et al., 2019), qui permet une étude fine à l'échelle de la plante mais ne représente pas la réalité des conditions au champ et ne permet notamment pas d'obtenir un rendement réaliste.

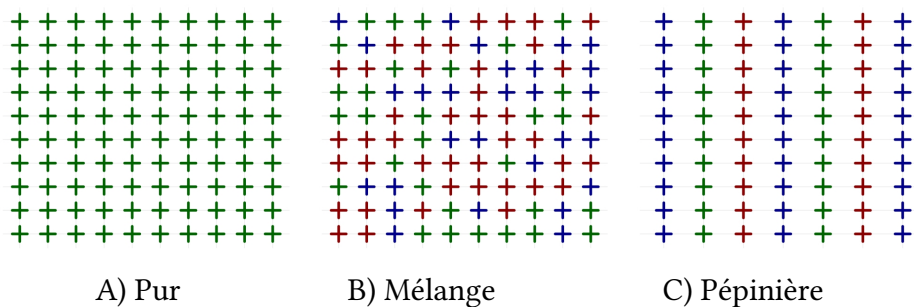


FIGURE 1.7 – Schéma des différents designs expérimentaux

Les dispositifs expérimentaux pour étudier les mélanges de variétés, bien qu'indispensables, sont limités, notamment pour une étude à l'échelle de la plante individuelle. Dans ce cadre, des modèles de plantes peuvent être utilisés pour étudier des peuplements cultivés diversifiés et pallier ces limites expérimentales.

1.3 Les modèles de plantes pour étudier les mélanges de variétés

Nous allons maintenant détailler différentes spécificités des modèles de plante et comment ils peuvent être utilisés pour étudier les mélanges de variétés de blé.

1.3.1 Intérêt des modèles de plante

Concernant l'étude de peuplement cultivés diversifiés, les expérimentations apportent des informations utiles et indispensables à une meilleure compréhension de leur fonctionnement mais elles nécessitent de mobiliser beaucoup de ressources. Ces efforts expérimentaux sont d'autant plus importants pour ces couverts diversifiés car les combinaisons de géotypes/espèces assemblés, d'environnements et de pratiques agricoles sont plus complexes, ce qui génère une combinatoire très importante impossible à expérimenter entièrement. Les modèles de plantes constituent alors une alternative efficace pour étudier ce type de couverts en simulant la croissance de plantes du semis à la récolte très rapidement (quelques secondes à quelques heures en fonction des modèles), permettant ainsi de répondre au casse-tête combinatoire posé par les mélanges. De plus les modèles de plantes permettent d'isoler les effets de certains traits fonctionnels spécifiques dans le cadre d'une approche exploratoire (Zhu et al., 2015; Blanc et al., 2021a).

1.3.2 Histoire des modèles de plante

Tout d'abord il est important de distinguer deux stratégies différentes de modélisation dites "reverse" et "forward" (Gunawardena, 2014). La stratégie "reverse" se base sur des données expérimentales pour déterminer des effets suggérés par des corrélations dans ces données, qu'on retrouve pour les modèles dits empiriques ou phénoménologiques. Les modèles linéaires utilisés en génétiques sont notamment basés sur cette approche "reverse". La stratégie "forward" se base sur des causalités connues ou suspectées pour les estimer sous la forme d'un modèle et réaliser des prédictions. Les modèles de plantes basés sur des processus (Génard et al., 2016), qui nous intéressent ici, font partie des modèles "forward".

Les premiers modèles de plantes ont été développés dès les années 1950 pour explorer différentes combinaisons d'environnements, de génotypes et de pratiques agricoles (Keating and Thorburn, 2018). Les modèles de plantes ont été utilisés pour étudier les monocultures, notamment pour évaluer l'impact environnemental des cultures, optimiser leur gestion en termes d'intrants et aider à la sélection variétale. Depuis quelques années, avec l'essor de l'agroécologie et la diversification des peuplements cultivés, les modèles de plantes évoluent pour s'adapter à ces nouveaux systèmes dans le but de guider leur conception, améliorer leur performance, identifier des idéotypes et des "ideomixes" (Litrico and Violle, 2015), aider leur sélection et démocratiser ce type de pratiques sur le long terme.

Il existe deux grands types de modèles de plantes cultivées :

- Les "Crop Models" (CMs), utilisés depuis les années 1960, qui simulent la croissance d'une plante avec les effets de l'environnement et des pratiques culturales à l'échelle de la parcelle. Les plantes ne sont pas simulées individuellement et la canopée est considérée comme une plante moyenne avec des variables considérées à l'échelle du m^{-2} . Ces types de modèles sont computationnellement efficaces et permettent des études à grande échelle, surtout pour des applications agronomiques (Brisson et al., 2003) mais aussi avec des utilisations plus récentes pour étudier l'adaptation des cultures à des changements climatiques globaux (Chenu et al., 2017). Toutefois ils ne sont pas adaptés pour représenter certaines interactions spatio-temporelles complexes entre plantes dans des peuplements hétérogènes car les plantes ne sont pas modélisées de façon individuelle, même si de nouveaux développements sont

en cours (Vezy et al., 2022).

- Les modèles structure-fonction (FSPMs), plus récents car développés depuis les années 1990, qui combinent la structure 3D de la plante avec certaines fonctions physiologiques (Vos et al., 2010; Guo et al., 2011; Sievänen et al., 2014). Il s’agit de modèles individu-centrés où chaque plante est simulée explicitement et interagit avec son environnement, dont des plantes voisines. Le développement architectural de la plante dépend donc de processus éco-physiologiques impactés par les facteurs environnementaux, et le développement d’une plante impacte à son tour son environnement et celui de ses voisines. Les FSPMs sont donc particulièrement adaptés pour étudier les peuplement hétérogènes, notamment pour les interactions entre plantes et la plasticité phénotypique. C’est le cas du modèle VGL conçu pour étudier les communautés prairiales (Louarn et al., 2020) ou encore de FlorSys conçu pour étudier les interactions entre les cultures et la flore adventice (Colbach et al., 2021). Toutefois les FSPMs sont encore peu développés pour ces applications. De plus, ils sont difficiles à maintenir de par leur complexité et surtout ils ont un coût computationnel très élevé, ce qui rend difficile les simulations avec un grand nombre de géotypes comme en génétique (milliers de micro-parcelles avec des dizaines voire centaines de plantes de géotypes différents) mais surtout l’application de méthodes d’analyse de sensibilité et de calibration automatique, très coûteuses en puissance de calcul (Gaudio et al., 2019).

1.3.3 Les FSPMs pour modéliser des systèmes diversifiés

Les FSPMs semblent donc particulièrement bien adaptés pour étudier des peuplements diversifiés. La plupart des FSPMs sont basés sur la grammaire L-système : il s’agit d’un formalisme qui décrit la plante comme un ensemble de modules dynamiques et autonomes qui représentent les composantes de la plante (ici les phytomères), leur topologie et leur géométrie (Lindenmayer, 1968; Prusinkiewicz and Lindenmayer, 1990). Chaque élément de la plante est représenté dans l’espace, et des modèles radiatifs sont utilisés pour calculer l’interception lumineuse pour chaque élément de la plante (Chelle et al., 1998). Le modèle WALTer peut notamment être cité (Lecarpentier et al., 2019; Blanc et al., 2021a) pour l’étude de traits d’architecture aérienne sur la performance d’interception lumineuse dans des mélanges de variétés de blé. Ces modèles sont en effet très utiles pour étudier les traits architecturaux de façon approfondie grâce à leur architecture 3D explicite très détaillée. Toutefois peu de ces modèles prennent en compte la plasticité des dynamiques

de tallage (WALTer [Lecarpentier et al. \(2019\)](#)) et ces modèles ont des temps de simulation assez long, constituant une limite importante pour simuler des jeux de données importants, bien que certaines solutions de métamodélisation apparaissent ([Blanc et al., 2021b](#)).

Il existe toutefois une autre catégorie de modèles FSPM : les modèles GreenLab ([de Reffy et al., 2021](#)). Ces modèles sont développés dans le cadre d'une collaboration sino-française depuis les années 2000. Contrairement à la majorité des FSPMs, ces modèles ne reposent pas sur l'utilisation de modèles radiatifs avec des simulations computationnelles très coûteuses. Les modèles GreenLab bénéficient des concepts écophysiologiques des *crop models* traduits à l'échelle de la plante, avec une exécution rapide grâce à un nombre volontairement limité de variables et de paramètres physiques, permettant l'analyse et l'évaluation du modèle, ainsi que l'estimation de ses paramètres. Dans les modèles GreenLab, l'architecture 3D des plantes est minimale, puisque chaque plante est décrite par ses coordonnées x/y/z et chaque organe est explicitement simulé individuellement et caractérisé par son poids (et surface pour les feuilles). Les modèles GreenLab sont basés sur un formalisme sources-puits qui distribue la biomasse produite par photosynthèse aux différents organes ([Mathieu et al., 2009](#)). De plus, il existe des méthodes dédiées pour ces modèles pour simuler la compétition pour la lumière entre plantes ([Cournède et al., 2007](#)) adaptées à cette architecture minimaliste. Les modèles GreenLab présentent donc l'avantage d'être individu-centrés avec un calcul simplifié de l'interception lumineuse, permettant d'étudier des interactions entre plantes complexes tout en gardant des temps de simulation raisonnables, ce qui permet de simuler des jeux de données importants typiques d'application en génétique quantitative mais également d'utiliser des méthodes d'analyse de sensibilité et d'inférence des paramètres ([de Reffy et al., 2021](#)). L'analyse de sensibilité est l'étude de la façon dont les incertitudes dans les sorties d'un modèle peuvent être attribuées à différentes sources d'incertitudes parmi les entrées du modèle, notamment les différents paramètres. Ce type d'analyse permet notamment de déterminer les paramètres les plus influents sur les sorties d'intérêt d'un modèle. L'inférence des paramètres correspond à l'optimisation des paramètres d'un modèle pour le rendre le plus réaliste possible par rapport à des données expérimentales. De nombreux développements ont donc été conduits concernant l'analyse des modèles GreenLab, pour l'analyse de sensibilité ([Wu, 2012](#)) et pour la calibration ([Trevezas et al., 2014](#); [Baey et al., 2018](#); [Mathieu et al., 2018](#); [Viaud et al., 2022](#)). Avec près de 200 publications, les modèles GreenLab sont utilisés pour une grande variété d'espèces, notamment pour le blé ([Kang et al., 2007](#)).

Pour étudier des mélanges, qu'ils soient inter- ou intra-spécifiques, et évaluer les effets des interactions plante-plante et de la plasticité phénotypique sur la performance à l'échelle de la plante mais aussi de la parcelle, il est nécessaire d'utiliser un modèle individu-centré prenant en compte des interactions spatio-temporelles complexes entre plantes. Nous nous intéressons spécifiquement à la compétition pour la lumière et son impact sur les dynamiques de tallage dans les mélanges de variétés de blé tendre. Ce modèle devra également simuler les dynamiques de biomasse et le rendement à l'échelle de la plante, avec différents organes connectés par un formalisme sources-puits pour étudier d'éventuelles modifications dans les dynamiques d'allocation. Le temps de simulation est un point critique car le modèle doit pouvoir simuler des jeux de données importants, dans le cadre d'essais variétaux de mélanges par exemple. Ce point est également essentiel pour valider le modèle avec l'utilisation de méthodes d'analyse de sensibilité et d'inférence de paramètres. Même s'il existe de nombreux *crop models* pour le blé (STICS, SiriusQuality) et FSPMs (ADEL, WALTer, CN-Wheat) qui ont fait leurs preuves, aucun ne rassemble tous nos critères pour une simulation rapide, tout en prenant en compte la plasticité phénotypique du tallage en réponse à la compétition pour la lumière. Pour répondre à notre problématique il est donc nécessaire de concevoir un nouveau modèle qui combinerait différentes fonctionnalités de modèles existants.

1.4 Démarche de la thèse

1.4.1 Problématique

En agriculture, le rendement est le caractère intégrateur principal et peut être vu comme une fitness agronomique. Si la transition agroécologique promeut l'aspect durable de la diversification des peuplements cultivés, le rendement reste toujours une préoccupation majeure pour les agriculteurs. Les performances variables des peuplements diversifiés restent donc un frein important à l'utilisation de ces pratiques à plus grande échelle. En effet, il existe peu de règles d'assemblage d'espèces ou de variétés en mélange car les interactions plante-plante dans de tels couverts hétérogènes restent encore mal comprises et donc mal prédictibles. Ces interactions émanent de la concomitance de différents processus éco-physiologiques de complémentarité, de facilitation et de compétition dont les effets peuvent être positif ou négatifs. Ces interactions impliquent de nombreux mécanismes qui peuvent mener à des modifications de la production de biomasse et des dynamiques d'allocation. Pourtant les connaissances quantitatives et la capacité prédictive

sont faibles concernant ces interactions et l'importance de la plasticité phénotypiques dans ces couverts hétérogènes, mais également concernant les traits importants pour la performance des mélanges de variétés, et la part de variance d'origine génétique pour ces traits.

Ainsi, dans le cas des mélanges variétaux, chaque variété contribue au rendement total avec une certaine proportion. Toutefois, ces proportions variétales peuvent évoluer entre le semis et la récolte en fonction des interactions qui peuvent se produire entre les plantes de différents génotypes. En effet, des variétés peuvent être avantagées en mélange et dominer le couvert, en étant plus grandes ou plus précoces par exemple, et cet avantage peut se traduire par une proportion de poids de grains plus importante à la récolte qu'attendue sur la base de leurs proportions au semis. Même en conditions conventionnelles où la lumière est le seul facteur limitant, l'ampleur de ces changements de proportions et leurs causes restent des questions ouvertes. Pour quantifier ces modifications de proportions variétales entre le semis et la récolte, il est nécessaire d'acquérir des données dans des mélanges contrastés pour des traits impliqués dans la compétition pour la lumière comme la hauteur et la précocité. De plus, pour relier ces changements de proportions avec leurs causes, il est nécessaire de suivre les différentes composantes du rendement : la densité de plantes par unité de surface, le nombre d'épis par plante, le nombre de grains par épi et le poids de grains. En effet, les changements de proportions variétales à la récolte sont causés par des réactions plastiques de ces composantes. Le nombre d'épis dépend notamment directement des dynamiques de tallage qui sont très plastiques à des signaux de qualité et de quantité de lumière. Le nombre d'épis pourrait donc être la composante majeure expliquant les changements de proportions variétales à la récolte. Il est alors nécessaire d'acquérir des données à l'échelle de la plante individuelle en mélange à la fois du rendement des différentes variétés et de ses différentes composantes du semis à la récolte. Toutefois, s'il n'est nécessaire d'acquérir des données expérimentales, l'utilisation d'un modèle de croissance de plante peut également s'avérer utile pour explorer une plus grande combinatoire de génotypes, d'associations en mélanges et de pratiques.

Dans ma thèse je m'intéresse donc à une approche interdisciplinaire entre expérimentation au champ et modélisation mécaniste pour étudier les mélanges de variétés de blé tendre à l'échelle de la plante, et en particulier les réactions plastiques en réponse à la compétition pour la lumière.

1.4.2 Plan de la thèse

Pour étudier les réactions plastiques des plantes de blé cultivées en mélanges de variétés en réponse à la compétition pour la lumière à l'échelle de la plante individuelle, j'ai mobilisé deux approches complémentaires : l'expérimentation au champ et la modélisation mécaniste de plantes. La mise en place d'un dispositif expérimental de mélanges de variétés de blé dans le cadre du projet PerfoMix a permis d'étudier la plasticité phénotypique des plantes entre des peuplements purs mono-variétaux et des mélanges de variétés, ainsi que les différences entre génotypes et la variation inter-annuelle. Ce travail expérimental a été complété par le développement d'un modèle mécaniste individu-centré appelé WHEAMM (WHEAt Model for Mixtures) pour la simulation de plantes en mélanges. Ce modèle a pu être analysé, calibré et validé sur les données de l'expérimentation PerfoMix en peuplements purs mono-variétaux, et il a aussi pu être utilisé pour simuler des plantes en mélange. Il devrait ainsi être utile pour explorer des combinaisons de variétés *in silico* et ainsi limiter des expérimentations coûteuses en ressources.

Je m'intéresse d'abord à l'étude de mélanges de variétés de blé dans le cadre de l'expérimentation à l'échelle de la plante dans le cadre du projet PerfoMix. Dans un premier chapitre j'étudie la plasticité dans les mélanges de variétés à des échelles intra-génotype et inter-génotype et leur impact sur la performance des peuplements. Je m'intéresse ensuite à une approche de modélisation pour étudier les mélanges de variétés de blé. Dans un deuxième chapitre je présente donc la conception du modèle WHEAMM et sa validation pour des peuplements en pur avec des données issues de l'expérimentation PerfoMix. Dans le chapitre suivant je présente différentes pistes d'exploration pour la simulation de plantes en mélanges avec WHEAMM. Enfin, dans un dernier chapitre, je discute les résultats de l'expérimentation et de la modélisation, et je me fonde sur les enseignements de ces deux approches pour proposer des perspectives de recherche à explorer.

Bibliographie

- R. W. Allard. *Principles of plant breeding*. J. Wiley, New York, 2nd ed edition, 1999. ISBN 978-0-471-02309-8.
- M. A. Altieri. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 74(1-3) :19–31, June 1999. ISSN 01678809. doi : 10.1016/S0167-8809(99)00028-6. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0167880999000286>.
- M. Asif, M. Iqbal, H. Randhawa, and D. Spaner. *Managing and Breeding Wheat for Organic Systems : Enhancing Competitiveness Against Weeds*. SpringerBriefs in Agriculture. Springer International Publishing, Cham, 2014. ISBN 978-3-319-05001-0 978-3-319-05002-7. doi : 10.1007/978-3-319-05002-7. URL <http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-05002-7>.
- R. B. Austin, J. Bingham, R. D. Blackwell, L. T. Evans, M. A. Ford, C. L. Morgan, and M. Taylor. Genetic improvements in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes. *The Journal of Agricultural Science*, 94(3) :675–689, June 1980. ISSN 0021-8596, 1469-5146. doi : 10.1017/S0021859600028665. URL https://www.cambridge.org/core/product/identifier/S0021859600028665/type/journal_article.
- C. Baey, A. Mathieu, A. Jullien, S. Trevezas, and P.-H. Cournède. Mixed-Effects Estimation in Dynamic Models of Plant Growth for the Assessment of Inter-individual Variability. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics*, 23(2) :208–232, June 2018. ISSN 1085-7117, 1537-2693. doi : 10.1007/s13253-017-0307-4. URL <http://link.springer.com/10.1007/s13253-017-0307-4>.
- I. Baldi, S. Cordier, X. Coumoul, A. Elbaz, L. Gamet-Payrastre, P. Lebailly, L. Multigner, R. Rahmani, J. Spinosi, and G. van Maele-Fabry. Pesticides : Effets sur la santé. Rapport de recherche, Institut national de la santé et de la recherche médicale (INSERM), Paris, 2013.
- S. Barot, V. Allard, A. Cantarel, J. Enjalbert, A. Gauffreteau, I. Goldringer, J.-C. Lata, X. Le Roux, A. Niboyet, and E. Porcher. Designing mixtures of varieties for multifunctional agriculture with the help of ecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37(2) :13, Apr. 2017. ISSN 1774-0746, 1773-0155. doi : 10.1007/s13593-017-0418-x. URL <http://link.springer.com/10.1007/s13593-017-0418-x>.

-
- T. Ben-Ari, J. Boé, P. Ciais, R. Lecerf, M. Van der Velde, and D. Makowski. Causes and implications of the unforeseen 2016 extreme yield loss in the breadbasket of France. *Nature Communications*, 9(1) :1627, Dec. 2018. ISSN 2041-1723. doi : 10.1038/s41467-018-04087-x. URL <http://www.nature.com/articles/s41467-018-04087-x>.
- P. Bijma. The quantitative genetics of indirect genetic effects : a selective review of modelling issues. *Heredity*, 112(1) :61–69, Jan. 2014. ISSN 0018-067X, 1365-2540. doi : 10.1038/hdy.2013.15. URL <http://www.nature.com/articles/hdy201315>.
- E. Blanc, P. Barbillon, C. Fournier, C. Lecarpentier, C. Pradal, and J. Enjalbert. Functional–Structural Plant Modeling Highlights How Diversity in Leaf Dimensions and Tillering Capability Could Promote the Efficiency of Wheat Cultivar Mixtures. *Frontiers in Plant Science*, 12 :734056, Sept. 2021a. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2021.734056. URL <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2021.734056/full>.
- E. Blanc, J. Enjalbert, and P. Barbillon. Automatic calibration of a functional-structural wheat model using an adaptive design and a metamodelling approach. preprint, bioRxiv, July 2021b.
- I. Bonnin, C. Bonneuil, R. Goffaux, P. Montalent, and I. Goldringer. Explaining the decrease in the genetic diversity of wheat in France over the 20th century. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 195 :183–192, Oct. 2014. ISSN 01678809. doi : 10.1016/j.agee.2014.06.003. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0167880914003235>.
- J. Borg, L. Kiær, C. Lecarpentier, I. Goldringer, A. Gauffreteau, S. Saint-Jean, S. Barot, and J. Enjalbert. Unfolding the potential of wheat cultivar mixtures : A meta-analysis perspective and identification of knowledge gaps. *Field Crops Research*, 221 :298–313, May 2018. ISSN 03784290. doi : 10.1016/j.fcr.2017.09.006.
- C. Bossard, G. Santin, and I. Guseva Canu. Suicide Among Farmers in France : Occupational Factors and Recent Trends. *Journal of Agromedicine*, 21(4) :310–315, Oct. 2016. ISSN 1059-924X, 1545-0813. doi : 10.1080/1059924X.2016.1211052. URL <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/1059924X.2016.1211052>.
- D. Bourguet and T. Guillemaud. The Hidden and External Costs of Pesticide Use. In E. Lichtfouse, editor, *Sustainable Agriculture Reviews*, volume 19, pages 35–120. Springer International Publishing, Cham, 2016. ISBN 978-3-319-26776-0 978-3-319-26777-7. doi : 10.1007/978-3-319-26777-7_2. URL http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-26777-7_2. Series Title : Sustainable Agriculture Reviews.

-
- N. Brisson, C. Gary, E. Justes, R. Roche, B. Mary, D. Ripoche, D. Zimmer, J. Sierra, P. Bertuzzi, P. Burger, F. Bussi re, Y. Cabidoche, P. Cellier, P. Debaeke, J. Gaudill re, C. H nault, F. Maraux, B. Seguin, and H. Sinoquet. An overview of the crop model stics. *European Journal of Agronomy*, 18(3-4) :309–332, Jan. 2003. ISSN 11610301. doi : 10.1016/S1161-0301(02)00110-7. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1161030102001107>.
- N. Brisson, P. Gate, D. Gouache, G. Charmet, F.-X. Oury, and F. Huard. Why are wheat yields stagnating in Europe? A comprehensive data analysis for France. *Field Crops Research*, 119(1) :201–212, Oct. 2010. ISSN 03784290. doi : 10.1016/j.fcr.2010.07.012. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0378429010001929>.
- J. K. M. Brown and A. Tellier. Plant-Parasite Coevolution : Bridging the Gap between Genetics and Ecology. *Annual Review of Phytopathology*, 49(1) :345–367, Sept. 2011. ISSN 0066-4286, 1545-2107. doi : 10.1146/annurev-phyto-072910-095301. URL <https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-phyto-072910-095301>.
- J. B langer and D. Pilling. The state of the world’s biodiversity for food and agriculture. Technical report, FAO, Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture, 2019. URL <http://www.fao.org/state-of-biodiversity-for-food-agriculture/en/>. OCLC : 1197629487.
- B. J. Cardinale, J. P. Wright, M. W. Cadotte, I. T. Carroll, A. Hector, D. S. Srivastava, M. Loreau, and J. J. Weis. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(46) :18123–18128, Nov. 2007. ISSN 0027-8424, 1091-6490. doi : 10.1073/pnas.0709069104. URL <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0709069104>.
- J. J. Casal. Photoreceptor Signaling Networks in Plant Responses to Shade. *Annual Review of Plant Biology*, 64(1) :403–427, Apr. 2013. ISSN 1543-5008, 1545-2123. doi : 10.1146/annurev-arplant-050312-120221. URL <https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-arplant-050312-120221>.
- G. Charmet. Wheat domestication : Lessons for the future. *Comptes Rendus Biologies*, 334(3) :212–220, Mar. 2011. ISSN 16310691. doi : 10.1016/j.crv.2010.12.013. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1631069110003021>.

-
- M. Chelle, B. Andrieu, and K. Bouatouch. Nested radiosity for plant canopies. *The Visual Computer*, 14(3) :109–125, July 1998. ISSN 01782789. doi : 10.1007/s003710050127. URL <http://link.springer.com/10.1007/s003710050127>.
- K. Chenu, J. R. Porter, P. Martre, B. Basso, S. C. Chapman, F. Ewert, M. Bindi, and S. Asseng. Contribution of Crop Models to Adaptation in Wheat. *Trends in Plant Science*, 22(6) : 472–490, June 2017. ISSN 13601385. doi : 10.1016/j.tplants.2017.02.003. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1360138517300389>.
- N. Colbach, F. Colas, S. Cordeau, T. Maillot, W. Queyrel, J. Villerd, and D. Moreau. The FLORSYS crop-weed canopy model, a tool to investigate and promote agroecological weed management. *Field Crops Research*, 261 :108006, Feb. 2021. ISSN 03784290. doi : 10.1016/j.fcr.2020.108006. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0378429020312909>.
- G. Corre-Hellou, J. Fustec, and Y. Crozat. Interspecific Competition for Soil N and its Interaction with N₂ Fixation, Leaf Expansion and Crop Growth in Pea–Barley Intercrops. *Plant and Soil*, 282(1-2) :195–208, Apr. 2006. ISSN 0032-079X, 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-005-5777-4. URL <http://link.springer.com/10.1007/s11104-005-5777-4>.
- D. Coumou and S. Rahmstorf. A decade of weather extremes. *Nature Climate Change*, 2 (7) :491–496, July 2012. ISSN 1758-678X, 1758-6798. doi : 10.1038/nclimate1452. URL <http://www.nature.com/articles/nclimate1452>.
- P.-H. Cournède, A. Mathieu, F. Houllier, D. Barthelemy, and P. de Reffye. Computing Competition for Light in the GREENLAB Model of Plant Growth : A Contribution to the Study of the Effects of Density on Resource Acquisition and Architectural Development. *Annals of Botany*, 101(8) :1207–1219, Aug. 2007. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcm272.
- I. Dahlin, L. P. Kiær, G. Bergkvist, M. Weih, and V. Ninkovic. Plasticity of barley in response to plant neighbors in cultivar mixtures. *Plant and Soil*, 447(1-2) :537–551, Feb. 2020. ISSN 0032-079X, 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-019-04406-1. URL <http://link.springer.com/10.1007/s11104-019-04406-1>.
- A. Danila, R. Fernandez, C. Qoul, N. Mandl, and E. Rigler. Annual European Union greenhouse gas inventory 1990–2015 and inventory report 2017. Technical report, 2017.

-
- P. de Reffye, B. Hu, M. Kang, V. Letort, and M. Jaeger. Two decades of research with the GreenLab model in agronomy. *Annals of Botany*, 127(3) :281–295, Feb. 2021. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcaa172. URL <https://academic.oup.com/aob/article/127/3/281/5910892>.
- C. de Vallavieille-Pope. Management of disease resistance diversity of cultivars of a species in single fields : controlling epidemics. *Comptes Rendus Biologies*, 327(7) : 611–620, July 2004. ISSN 16310691. doi : 10.1016/j.crv.2003.11.014. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1631069104001234>.
- R. Denison, E. Kiers, and S. West. Darwinian Agriculture : When Can Humans Find Solutions Beyond The Reach of Natural Selection? *The Quarterly Review of Biology*, 78(2) :145–168, June 2003. ISSN 0033-5770, 1539-7718. doi : 10.1086/374951. URL <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/374951>.
- R. F. Denison. *Darwinian agriculture : how understanding evolution can improve agriculture*. 2012. ISBN 978-0-691-13950-0 978-0-691-17376-4. OCLC : 1050953235.
- C. A. Deutsch, J. J. Tewksbury, M. Tigchelaar, D. S. Battisti, S. C. Merrill, R. B. Huey, and R. L. Naylor. Increase in crop losses to insect pests in a warming climate. *Science*, 361 (6405) :916–919, Aug. 2018. ISSN 0036-8075, 1095-9203. doi : 10.1126/science.aat3466. URL <http://www.sciencemag.org/lookup/doi/10.1126/science.aat3466>.
- G. J. Devine and M. J. Furlong. Insecticide use : Contexts and ecological consequences. *Agriculture and Human Values*, 24(3) :281–306, July 2007. ISSN 0889-048X, 1572-8366. doi : 10.1007/s10460-007-9067-z. URL <http://link.springer.com/10.1007/s10460-007-9067-z>.
- J. F. Doebley, B. S. Gaut, and B. D. Smith. The Molecular Genetics of Crop Domestication. *Cell*, 127(7) :1309–1321, Dec. 2006. ISSN 00928674. doi : 10.1016/j.cell.2006.12.006. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0092867406015923>.
- C. M. Donald. The breeding of crop ideotypes. *Euphytica*, 17(3) :385–403, Dec. 1968. ISSN 0014-2336, 1573-5060. doi : 10.1007/BF00056241. URL <https://link.springer.com/10.1007/BF00056241>.
- S. Y. C. Essah and N. C. Stoskopf. Mixture performance of phenotypically contrasting barley cultivars. *Canadian Journal of Plant Science*, 82(1) :1–6, Jan. 2002. ISSN 0008-

-
- 4220, 1918-1833. doi : 10.4141/P01-043. URL <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.4141/P01-043>.
- R. E. Evenson and D. Gollin. Assessing the Impact of the Green Revolution, 1960 to 2000. *Science*, 300(5620) :758–762, May 2003. ISSN 0036-8075, 1095-9203. doi : 10.1126/science.1078710. URL <https://www.science.org/doi/10.1126/science.1078710>.
- FAO. FAOSTAT statistical database, 2020. URL <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL>.
- M. R. Finckh and C. C. Mundt. Stripe Rust, Yield, and Plant Competition in Wheat Cultivar Mixtures. *Phytopathology*, 82(9) :905, 1992. ISSN 0031949X. doi : 10.1094/Phyto-82-905. URL http://www.apsnet.org/publications/phytopathology/backissues/Documents/1992Abstracts/Phyto82_905.htm.
- M. R. Finckh, E. S. Gacek, H. Goyeau, C. Lannou, U. Merz, C. C. Mundt, L. Munk, J. Nadziak, A. C. Newton, C. de Vallavieille-Pope, and M. S. Wolfe. Cereal variety and species mixtures in practice, with emphasis on disease resistance. *Agronomie*, 20(7) : 813–837, Nov. 2000. ISSN 0249-5627, 1297-9643. doi : 10.1051/agro:2000177. URL <http://www.edpsciences.org/10.1051/agro:2000177>.
- G. Fischer, M. Shah, and H. v. Velthuizen. *Climate change and agricultural vulnerability*. International Institute for Applied Systems Analysis (IIASA), 2002.
- T. Flatt. The Evolutionary Genetics of Canalization. *The Quarterly Review of Biology*, 80(3) :287–316, Sept. 2005. ISSN 0033-5770, 1539-7718. doi : 10.1086/432265. URL <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/432265>.
- J. A. Fordyce. The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity. *Journal of Experimental Biology*, 209(12) :2377–2383, June 2006. ISSN 1477-9145, 0022-0949. doi : 10.1242/jeb.02271. URL <https://journals.biologists.com/jeb/article/209/12/2377/9395/The-evolutionary-consequences-of-ecological>.
- E. Forst. *Développement de méthodes d'estimation de l'aptitude au mélange pour la prédiction des performances et la sélection de mélanges variétaux chez le blé tendre et co-conception d'idéotypes de mélanges adaptés à l'agriculture biologique*. PhD thesis, Paris-Saclay, Gif-sur-Yvette, Mar. 2018.

-
- E. Forst, J. Enjalbert, V. Allard, C. Ambroise, I. Krissaane, T. Mary-Huard, S. Robin, and I. Goldringer. A generalized statistical framework to assess mixing ability from incomplete mixing designs using binary or higher order variety mixtures and application to wheat. *Field Crops Research*, 242 :107571, Oct. 2019. ISSN 03784290. doi : 10.1016/j.fcr.2019.107571. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0378429018311675>.
- H. Fréville, P. Roumet, N. O. Rode, A. Rocher, M. Latreille, M. Muller, and J. David. Preferential helping to relatives : A potential mechanism responsible for lower yield of crop variety mixtures? *Evolutionary Applications*, 12(9) :1837–1849, Oct. 2019. ISSN 1752-4571, 1752-4571. doi : 10.1111/eva.12842. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/eva.12842>.
- A. Gallais. *Histoire de la génétique et de l'amélioration des plantes*. Synthèses. Éditions Quae, Versailles, 2018. ISBN 978-2-7592-2900-0.
- A. Gallais and F. Lefèvre. A new integrative indicator to assess crop genetic diversity? About the publication by Bonneuil et al. (2012), published in *Ecological Indicators* 23, 280–289. *Ecological Indicators*, 116 :106390, Sept. 2020. ISSN 1470160X. doi : 10.1016/j.ecolind.2020.106390. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1470160X20303277>.
- N. Gaudio, A. J. Escobar-Gutiérrez, P. Casadebaig, J. B. Evers, F. Gérard, G. Louarn, N. Colbach, S. Munz, M. Launay, H. Marrou, R. Barillot, P. Hinsinger, J.-E. Bergez, D. Combes, J.-L. Durand, E. Frak, L. Pagès, C. Pradal, S. Saint-Jean, W. Van Der Werf, and E. Justes. Current knowledge and future research opportunities for modeling annual crop mixtures. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 39(2) :20, Apr. 2019. ISSN 1774-0746, 1773-0155. doi : 10.1007/s13593-019-0562-6. URL <http://link.springer.com/10.1007/s13593-019-0562-6>.
- J. Gayon and D. T. Zallen. The role of the Vilmorin compagny in the promotion and diffusion of the experimental science of heredity in France. *Journal of the History of Biology*, 31(2) :241–262, 1998. ISSN 00225010. doi : 10.1023/A:1004335619901. URL <http://link.springer.com/10.1023/A:1004335619901>.
- R. J. Giles and T. A. Brown. GluDy allele variations in *Aegilops tauschii* and *Triticum aestivum* : implications for the origins of hexaploid wheats. *Theoretical and Applied Genetics*, 112(8) :1563–1572, May 2006. ISSN 0040-5752, 1432-2242. doi : 10.1007/s00122-006-0259-5. URL <http://link.springer.com/10.1007/s00122-006-0259-5>.

-
- K. Giller, M. Beare, P. Lavelle, A.-M. Izac, and M. Swift. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function. *Applied Soil Ecology*, 6(1) :3–16, Aug. 1997. ISSN 09291393. doi : 10.1016/S0929-1393(96)00149-7. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0929139396001497>.
- Z. Gizlice, T. E. Carter, J. W. Burton, and T. H. Emigh. Partitioning of Blending Ability Using Two-Way Blends and Component Lines of Soybean. *Crop Science*, 29(4) :885–889, July 1989. ISSN 0011-183X, 1435-0653. doi : 10.2135/cropsci1989.0011183X002900040008x. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2135/cropsci1989.0011183X002900040008x>.
- S. Gliessman. *Agroecology : The Ecology of Sustainable Food Systems*. CRC Press, 2014.
- T. Gomiero. Soil Degradation, Land Scarcity and Food Security : Reviewing a Complex Challenge. *Sustainability*, 8(3) :281, Mar. 2016. ISSN 2071-1050. doi : 10.3390/su8030281. URL <http://www.mdpi.com/2071-1050/8/3/281>.
- P. Grassini, K. M. Eskridge, and K. G. Cassman. Distinguishing between yield advances and yield plateaus in historical crop production trends. *Nature Communications*, 4(1) : 2918, Dec. 2013. ISSN 2041-1723. doi : 10.1038/ncomms3918. URL <http://www.nature.com/articles/ncomms3918>.
- M. Griffon. Développement durable et agriculture : la révolution doublement verte. *Cahiers Agricultures*, 8(4) :259–267, 1999. URL <https://agritrop.cirad.fr/401327/>.
- J. Gunawardena. Models in biology : ‘accurate descriptions of our pathetic thinking’. *BMC Biology*, 12(1) :29, Dec. 2014. ISSN 1741-7007. doi : 10.1186/1741-7007-12-29. URL <https://bmcbiol.biomedcentral.com/articles/10.1186/1741-7007-12-29>.
- J. Guntrip and R. M. Sibly. Phenotypic plasticity, genotype-by-environment interaction and the analysis of generalism and specialization in *Callosobruchus maculatus*. *Heredity*, 81(2) :198–204, Aug. 1998. ISSN 0018-067X, 1365-2540. doi : 10.1046/j.1365-2540.1998.00354.x.
- Y. Guo, T. Fourcaud, M. Jaeger, X. Zhang, and B. Li. Plant growth and architectural modelling and its applications. *Annals of Botany*, 107(5) :723–727, Apr. 2011. ISSN 1095-8290, 0305-7364. doi : 10.1093/aob/mcr073. URL <https://academic.oup.com/aob/article-lookup/doi/10.1093/aob/mcr073>.

-
- P. Gupta, P. Kulwal, and S. Rustgi. Wheat cytogenetics in the genomics era and its relevance to breeding. *Cytogenetic and Genome Research*, 109(1-3) :315–327, 2005. ISSN 1424-8581, 1424-859X. doi : 10.1159/000082415. URL <https://www.karger.com/Article/FullText/82415>.
- M. Génard, M.-M. Memmah, B. Quilot-Turion, G. Vercambre, V. Baldazzi, J. Le Bot, N. Bertin, H. Gautier, F. Lescourret, and L. Pagès. Process-Based Simulation Models Are Essential Tools for Virtual Profiling and Design of Ideotypes : Example of Fruit and Root. In X. Yin and P. C. Struik, editors, *Crop Systems Biology*, pages 83–104. Springer International Publishing, Cham, 2016. ISBN 978-3-319-20561-8 978-3-319-20562-5. doi : 10.1007/978-3-319-20562-5_4. URL http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-20562-5_4.
- B. Hallgrímsson, R. M. Green, D. C. Katz, J. L. Fish, F. P. Bernier, C. C. Roseman, N. M. Young, J. M. Cheverud, and R. S. Marcucio. The developmental-genetics of canalization. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 88 :67–79, Apr. 2019. ISSN 10849521. doi : 10.1016/j.semcdb.2018.05.019. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1084952117302872>.
- J. R. Harlan. Crops and Man. *American Journal of Alternative Agriculture*, 8(1) :47–48, Mar. 1993. ISSN 0889-1893, 1478-5498. doi : 10.1017/S0889189300004938. URL https://www.cambridge.org/core/product/identifier/S0889189300004938/type/journal_article.
- S. Hatt, S. Artru, D. Brédart, L. Lassois, F. Francis, E. Haubruge, S. Garré, P. M. Stassart, M. Dufrêne, A. Monty, and F. Boeraeve. Towards sustainable food systems : the concept of agroecology and how it questions current practices. A review. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 20(Special issue 1) :215–224, 2016. ISSN 1370-6233.
- J. B. Holland, W. E. Nyquist, and C. T. Cervantes-Martínez. Estimating and Interpreting Heritability for Plant Breeding : An Update. In J. Janick, editor, *Plant Breeding Reviews*, pages 9–112. John Wiley & Sons, Inc., Oxford, UK, June 2010. ISBN 978-0-470-65020-2 978-0-471-21541-7. doi : 10.1002/9780470650202.ch2. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/9780470650202.ch2>.
- D. U. Hooper, F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer, and D. A. Wardle. EFFECTS OF BIODIVERSITY ON ECOSYSTEM FUNCTIONING : A

-
- CONSENSUS OF CURRENT KNOWLEDGE. *Ecological Monographs*, 75(1) :3–35, Feb. 2005. ISSN 0012-9615. doi : 10.1890/04-0922. URL <http://doi.wiley.com/10.1890/04-0922>.
- IAASTD. Agriculture at a Crossroads. Global Report, International Assessment of Agricultural Knowledge, Science and Technology for Development, Washington, 2009.
- INSERM. Pesticides et effets sur la santé. Technical report, Inserm, 2021.
- M. Jenkins. Prospects for Biodiversity. *Science*, 302(5648) :1175–1177, Nov. 2003. ISSN 0036-8075, 1095-9203. doi : 10.1126/science.1088666. URL <https://www.science.org/doi/10.1126/science.1088666>.
- D. A. John and G. R. Babu. Lessons From the Aftermaths of Green Revolution on Food System and Health. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 5 :644559, Feb. 2021. ISSN 2571-581X. doi : 10.3389/fsufs.2021.644559. URL <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fsufs.2021.644559/full>.
- E. Justes, L. Bedoussac, C. Dordas, E. Frak, G. Louarn, S. Boudsocq, E.-P. Journet, A. Lithourgidis, C. Pankou, C. Zhang, G. Carlsson, E. S. Jensen, C. Watson, and L. Li. THE 4 C APPROACH AS A WAY TO UNDERSTAND SPECIES INTERACTIONS DETERMINING INTERCROPPING PRODUCTIVITY. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, 2021. ISSN 2095-7505. doi : 10.15302/J-FASE-2021414. URL <https://journal.hep.com.cn/fase/EN/10.15302/J-FASE-2021414>.
- H. Kahiluoto, J. Kaseva, J. Balek, J. E. Olesen, M. Ruiz-Ramos, A. Gobin, K. C. Kersebaum, J. Takáč, F. Ruget, R. Ferrise, P. Bezak, G. Capellades, C. Dibari, H. Mäkinen, C. Nendel, D. Ventrella, A. Rodríguez, M. Bindi, and M. Trnka. Decline in climate resilience of European wheat. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(1) :123–128, Jan. 2019. ISSN 0027-8424, 1091-6490. doi : 10.1073/pnas.1804387115. URL <http://www.pnas.org/lookup/doi/10.1073/pnas.1804387115>.
- M. Kang, J. B. Evers, J. Vos, and P. de Reffye. The Derivation of Sink Functions of Wheat Organs using the GREENLAB Model. *Annals of Botany*, 101(8) :1099–1108, Aug. 2007. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcm212. URL <https://academic.oup.com/aob/article-lookup/doi/10.1093/aob/mcm212>.
- B. A. Keating and P. J. Thorburn. Modelling crops and cropping systems—Evolving purpose, practice and prospects. *European Journal of Agronomy*, 100 :163–176, Oct. 2018.

-
- ISSN 11610301. doi : 10.1016/j.eja.2018.04.007. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S116103011830087X>.
- G. S. Khush. Modern varieties? Their real contribution to food supply and equity. *GeoJournal*, 35(3) :275–284, Mar. 1995. ISSN 0343-2521, 1572-9893. doi : 10.1007/BF00989135. URL <http://link.springer.com/10.1007/BF00989135>.
- E. Kirby. Effect of sowing depth on seedling emergence, growth and development in barley and wheat. *Field Crops Research*, 35(2) :101–111, Nov. 1993. ISSN 03784290. doi : 10.1016/0378-4290(93)90143-B. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/037842909390143B>.
- L. P. Kiær, I. M. Skovgaard, and H. Østergård. Grain yield increase in cereal variety mixtures : A meta-analysis of field trials. *Field Crops Research*, 114(3) :361–373, Dec. 2009. ISSN 03784290. doi : 10.1016/j.fcr.2009.09.006. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S037842900900241X>.
- R. Lal. Anthropogenic Influences on World Soils and Implications to Global Food Security. In *Advances in Agronomy*, volume 93, pages 69–93. Elsevier, 2007. ISBN 978-0-12-373987-2. doi : 10.1016/S0065-2113(06)93002-8. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0065211306930028>.
- C. Lecarpentier. *Plasticité de l’architecture aérienne du blé en réponse à la compétition pour la lumière au sein de cultures pures ou d’associations variétales : caractérisation expérimentale et développement d’un modèle 3D*. PhD thesis, Paris-Saclay, Gif-sur-Yvette, Jan. 2017.
- C. Lecarpentier, R. Barillot, E. Blanc, M. Abichou, I. Goldringer, P. Barbillon, J. Enjalbert, and B. Andrieu. WALTer : a three-dimensional wheat model to study competition for light through the prediction of tillering dynamics. *Annals of Botany*, 123(6) :961–975, June 2019. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcy226.
- Leenhardt, L. Mamy, S. Pesce, and W. Sanchez. Impacts des produits phytopharmaceutiques sur la biodiversité et les services écosystémiques. Synthèse du rapport d’ESCo, INRAE - Ifremer, 2022.
- C. Lesk, P. Rowhani, and N. Ramankutty. Influence of extreme weather disasters on global crop production. *Nature*, 529(7584) :84–87, Jan. 2016. ISSN 0028-0836, 1476-4687. doi : 10.1038/nature16467. URL <http://www.nature.com/articles/nature16467>.

-
- C. Lichthardt, T.-W. Chen, A. Stahl, and H. Stützel. Co-Evolution of Sink and Source in the Recent Breeding History of Winter Wheat in Germany. *Frontiers in Plant Science*, 10 :1771, Feb. 2020. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2019.01771. URL <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2019.01771/full>.
- A. Lindenmayer. Mathematical models for cellular interactions in development I. Filaments with one-sided inputs. *Journal of Theoretical Biology*, 18(3) :280–299, Mar. 1968. ISSN 00225193. doi : 10.1016/0022-5193(68)90079-9. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0022519368900799>.
- I. Litrico and C. Violle. Diversity in Plant Breeding : A New Conceptual Framework. *Trends in Plant Science*, 20(10) :604–613, Oct. 2015. ISSN 13601385. doi : 10.1016/j.tplants.2015.07.007. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1360138515001983>.
- M. Liu, H. Tong, Y. Liu, C. Li, X. Wu, M. Li, X. Li, and Y. Tang. Genetic progress in grain yield and the associated physiological traits of popular wheat in southwestern China from 1969 to 2012. *Crop Science*, 61(3) :1971–1986, May 2021. ISSN 0011-183X, 1435-0653. doi : 10.1002/csc2.20448. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/csc2.20448>.
- M. Loreau. Biodiversity and Ecosystem Functioning : Current Knowledge and Future Challenges. *Science*, 294(5543) :804–808, Oct. 2001. ISSN 00368075, 10959203. doi : 10.1126/science.1064088. URL <https://www.sciencemag.org/lookup/doi/10.1126/science.1064088>.
- M. Loreau and A. Hector. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412(6842) :72–76, July 2001. ISSN 0028-0836, 1476-4687. doi : 10.1038/35083573. URL <http://www.nature.com/articles/35083573>.
- G. Louarn, R. Barillot, D. Combes, and A. Escobar-Gutiérrez. Towards intercrop ideotypes : non-random trait assembly can promote overyielding and stability of species proportion in simulated legume-based mixtures. *Annals of Botany*, 126(4) :671–685, Sept. 2020. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcaa014. URL <https://academic.oup.com/aob/article/126/4/671/5719429>.
- D. Malkinson and K. Tielbörger. What does the stress-gradient hypothesis predict ? Resolving the discrepancies. *Oikos*, 119(10) :1546–1552, Oct. 2010. ISSN 00301299. doi :

-
- 10.1111/j.1600-0706.2010.18375.x. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0706.2010.18375.x>.
- E. Malézieux. Designing cropping systems from nature. *Agronomy for Sustainable Development*, 32(1) :15–29, Jan. 2012. ISSN 1774-0746, 1773-0155. doi : 10.1007/s13593-011-0027-z. URL <http://link.springer.com/10.1007/s13593-011-0027-z>.
- E. Malézieux, Y. Crozat, C. Dupraz, M. Laurans, D. Makowski, H. Ozier-Lafontaine, B. Rapidel, S. Tourdonnet, and M. Valantin-Morison. Mixing plant species in cropping systems : concepts, tools and models. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 29(1) :43–62, Mar. 2009. ISSN 1774-0746, 1773-0155. doi : 10.1051/agro:2007057. URL <http://link.springer.com/10.1051/agro:2007057>.
- A. R. Martin, M. W. Cadotte, M. E. Isaac, R. Milla, D. Vile, and C. Violle. Regional and global shifts in crop diversity through the Anthropocene. *PLOS ONE*, 14(2) :e0209788, Feb. 2019. ISSN 1932-6203. doi : 10.1371/journal.pone.0209788. URL <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0209788>.
- V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani, S. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. Gomis, K. Leitzell, E. Lonnoy, J. Matthews, T. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekci, R. Yu, and B. Zhou. Climate Change 2021 : The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Technical report, IPCC, 2021.
- A. Mathieu, P. H. Cournède, V. Letort, D. Barthélémy, and P. de Reffye. A dynamic model of plant growth with interactions between development and functional mechanisms to study plant structural plasticity related to trophic competition. *Annals of Botany*, 103 (8) :1173–1186, June 2009. ISSN 1095-8290, 0305-7364. doi : 10.1093/aob/mcp054. URL <https://academic.oup.com/aob/article-lookup/doi/10.1093/aob/mcp054>.
- A. Mathieu, T. Vidal, A. Jullien, Q. Wu, C. Chambon, B. Bayol, and P.-H. Cournède. A new methodology based on sensitivity analysis to simplify the recalibration of functional–structural plant models in new conditions. *Annals of Botany*, 122(3) : 397–408, Aug. 2018. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcy080. URL <https://academic.oup.com/aob/article/122/3/397/5040132>.
- L. Michel and D. Makowski. Comparison of Statistical Models for Analyzing Wheat Yield Time Series. *PLoS ONE*, 8(10) :e78615, Oct. 2013. ISSN 1932-6203. doi : 10.1371/journal.pone.0078615. URL <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0078615>.

-
- P. Migliorini and A. Wezel. Converging and diverging principles and practices of organic agriculture regulations and agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37(6) :63, Dec. 2017. ISSN 1774-0746, 1773-0155. doi : 10.1007/s13593-017-0472-4. URL <http://link.springer.com/10.1007/s13593-017-0472-4>.
- G. Montazeaud, C. Violle, H. Fréville, D. Luquet, N. Ahmadi, B. Courtois, I. Bouhaba, and F. Fort. Crop mixtures : does niche complementarity hold for belowground resources? An experimental test using rice genotypic pairs. *Plant and Soil*, 424(1-2) :187–202, Mar. 2018. ISSN 0032-079X, 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-017-3496-2. URL <http://link.springer.com/10.1007/s11104-017-3496-2>.
- G. Montazeaud, C. Violle, P. Roumet, A. Rocher, M. Ecartot, F. Compan, G. Maillet, F. Fort, and H. Fréville. Multifaceted functional diversity for multifaceted crop yield : Towards ecological assembly rules for varietal mixtures. *Journal of Applied Ecology*, 57(11) : 2285–2295, Nov. 2020. ISSN 0021-8901, 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.13735. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2664.13735>.
- B. Moss. Water pollution by agriculture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 363(1491) :659–666, Feb. 2008. ISSN 0962-8436, 1471-2970. doi : 10.1098/rstb.2007.2176. URL <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.2007.2176>.
- C. Mundt. Performance of wheat cultivars and cultivar mixtures in the presence of *Cephalosporium* stripe. *Crop Protection*, 21(2) :93–99, Mar. 2002. ISSN 02612194. doi : 10.1016/S0261-2194(01)00067-9. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0261219401000679>.
- C. Mundt, L. Brophy, and M. Schmitt. Choosing crop cultivars and cultivar mixtures under low versus high disease pressure : A case study with wheat. *Crop Protection*, 14(6) :509–515, Sept. 1995. ISSN 02612194. doi : 10.1016/0261-2194(95)00035-K. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/026121949500035K>.
- S. L. Phillips and M. S. Wolfe. Evolutionary plant breeding for low input systems. *JOURNAL OF AGRICULTURAL SCIENCE-CAMBRIDGE*-, 143(4) :245, 2005. URL <http://journals.cambridge.org/production/action/cjoGetFulltext?fulltextid=340562>.
- P. Prusinkiewicz and A. Lindenmayer. *The Algorithmic Beauty of Plants*. Springer New York, New York, NY, 1990. ISBN 978-1-4613-8476-2. URL <https://doi.org/10.1007/978-1-4613-8476-2>. OCLC : 852791706.

-
- R. Péliissier, L. Buendia, A. Brousse, C. Temple, E. Ballini, F. Fort, C. Violle, and J.-B. Morel. Plant neighbour-modulated susceptibility to pathogens in intraspecific mixtures. *Journal of Experimental Botany*, 72(18) :6570–6580, Sept. 2021. ISSN 0022-0957, 1460-2431. doi : 10.1093/jxb/erab277. URL <https://academic.oup.com/jxb/article/72/18/6570/6298513>.
- D. K. Ray, N. Ramankutty, N. D. Mueller, P. C. West, and J. A. Foley. Recent patterns of crop yield growth and stagnation. *Nature Communications*, 3(1) :1293, Jan. 2012. ISSN 2041-1723. doi : 10.1038/ncomms2296. URL <http://www.nature.com/articles/ncomms2296>.
- E. R. Reiss and L. E. Drinkwater. Cultivar mixtures : a meta-analysis of the effect of intraspecific diversity on crop yield. *Ecological Applications*, 28(1) :62–77, Jan. 2018. ISSN 1051-0761, 1939-5582. doi : 10.1002/eap.1629. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/eap.1629>.
- D. Renard and D. Tilman. National food production stabilized by crop diversity. *Nature*, 571(7764) :257–260, July 2019. ISSN 0028-0836, 1476-4687. doi : 10.1038/s41586-019-1316-y. URL <http://www.nature.com/articles/s41586-019-1316-y>.
- C. Rivera-Amado, E. Trujillo-Negrellos, G. Molero, M. P. Reynolds, R. Sylvester-Bradley, and M. J. Foulkes. Optimizing dry-matter partitioning for increased spike growth, grain number and harvest index in spring wheat. *Field Crops Research*, 240 :154–167, July 2019. ISSN 03784290. doi : 10.1016/j.fcr.2019.04.016. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S037842901831935X>.
- T. Rose and H. Kage. The Contribution of Functional Traits to the Breeding Progress of Central-European Winter Wheat Under Differing Crop Management Intensities. *Frontiers in Plant Science*, 10 :1521, Dec. 2019. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2019.01521. URL <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2019.01521/full>.
- T. Sachs, A. Novoplansky, and D. Cohen. Plants as competing populations of redundant organs. *Plant, Cell and Environment*, 16(7) :765–770, Sept. 1993. ISSN 0140-7791, 1365-3040. doi : 10.1111/j.1365-3040.1993.tb00498.x. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-3040.1993.tb00498.x>.
- V. O. Sadras and G. A. Slafer. Environmental modulation of yield components in cereals : Heritabilities reveal a hierarchy of phenotypic plasticities. *Field Crops Research*, 127 :215–224, Feb. 2012. ISSN 03784290. doi : 10.1016/j.fcr.2011.11.014. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0378429011003807>.

-
- B. Schauberger, T. Ben-Ari, D. Makowski, T. Kato, H. Kato, and P. Ciais. Yield trends, variability and stagnation analysis of major crops in France over more than a century. *Scientific Reports*, 8(1) :16865, Dec. 2018. ISSN 2045-2322. doi : 10.1038/s41598-018-35351-1.
- J. Schmitt. REACTION NORMS OF MORPHOLOGICAL AND LIFE-HISTORY TRAITS TO LIGHT AVAILABILITY IN *IMPATIENS CAPENSIS*. *Evolution*, 47(6) :1654–1668, Dec. 1993. ISSN 0014-3820, 1558-5646. doi : 10.1111/j.1558-5646.1993.tb01258.x. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1558-5646.1993.tb01258.x>.
- D. L. Schumacher, M. Zachariah, F. Otto, C. Barnes, S. Philip, S. Kew, M. Vahkberg, R. Singh, D. Heinrich, J. Arrighi, M. van Aalst, M. Hauser, Hirschi, L. Gudmundsson, H. K. Beaudoin, M. Rodell, S. Li, W. Yang, G. A. Vecchi, R. Vautard, L. J. Harrington, and S. I. Seneviratne. High temperatures exacerbated by climate change made 2022 Northern Hemisphere droughts more likely. Technical report, world weather attribution, 2022.
- R. Sievänen, C. Godin, T. M. DeJong, and E. Nikinmaa. Functional–structural plant models : a growing paradigm for plant studies. *Annals of Botany*, 114(4) :599–603, Sept. 2014. ISSN 1095-8290, 0305-7364. doi : 10.1093/aob/mcu175. URL <https://academic.oup.com/aob/article-lookup/doi/10.1093/aob/mcu175>.
- G. A. Slafer, M. Elia, R. Savin, G. A. García, I. I. Terrile, A. Ferrante, D. J. Miralles, and F. G. González. Fruiting efficiency : an alternative trait to further rise wheat yield. *Food and Energy Security*, 4(2) :92–109, July 2015. ISSN 2048-3694, 2048-3694. doi : 10.1002/fes3.59. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/fes3.59>.
- J. B. Smithson and J. M. Lenné. Varietal mixtures : a viable strategy for sustainable productivity in subsistence agriculture. *Annals of Applied Biology*, 128(1) :127–158, Feb. 1996. ISSN 0003-4746, 1744-7348. doi : 10.1111/j.1744-7348.1996.tb07096.x. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1744-7348.1996.tb07096.x>.
- S. E. Sultan. Phenotypic plasticity in plants : a case study in ecological development. *Evolution and Development*, 5(1) :25–33, Jan. 2003. ISSN 1520-541X, 1525-142X. doi : 10.1046/j.1525-142X.2003.03005.x. URL <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1525-142X.2003.03005.x>.
- R. L. Thompson, L. Lassaletta, P. K. Patra, C. Wilson, K. C. Wells, A. Gressent, E. N. Koffi, M. P. Chipperfield, W. Winiwarter, E. A. Davidson, H. Tian, and J. G. Canadell. Acceleration of global N₂O emissions seen from two decades of atmospheric inversion.

-
- Nature Climate Change*, 9(12) :993–998, Dec. 2019. ISSN 1758-678X, 1758-6798. doi : 10.1038/s41558-019-0613-7. URL <http://www.nature.com/articles/s41558-019-0613-7>.
- D. Tilman. Forecasting Agriculturally Driven Global Environmental Change. *Science*, 292(5515) :281–284, Apr. 2001. ISSN 00368075, 10959203. doi : 10.1126/science.1057544. URL <https://www.sciencemag.org/lookup/doi/10.1126/science.1057544>.
- D. Tilman, C. L. Lehman, and K. T. Thomson. Plant diversity and ecosystem productivity : Theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(5) : 1857–1861, Mar. 1997. ISSN 0027-8424, 1091-6490. doi : 10.1073/pnas.94.5.1857. URL <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.94.5.1857>.
- D. Tilman, P. B. Reich, J. Knops, D. Wedin, T. Mielke, and C. Lehman. Diversity and Productivity in a Long-Term Grassland Experiment. *Science*, 294(5543) :843–845, Oct. 2001. ISSN 0036-8075, 1095-9203. doi : 10.1126/science.1060391. URL <https://www.science.org/doi/10.1126/science.1060391>.
- D. Tilman, K. G. Cassman, P. A. Matson, R. Naylor, and S. Polasky. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418(6898) :671–677, Aug. 2002. ISSN 0028-0836, 1476-4687. doi : 10.1038/nature01014. URL <http://www.nature.com/articles/nature01014>.
- J. F. Tooker and S. D. Frank. Genotypically diverse cultivar mixtures for insect pest management and increased crop yields. *Journal of Applied Ecology*, 49(5) :974–985, Oct. 2012. ISSN 00218901. doi : 10.1111/j.1365-2664.2012.02173.x. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2664.2012.02173.x>.
- S. Trevezas, S. Malefaki, and P.-H. Cournède. Parameter estimation via stochastic variants of the ECM algorithm with applications to plant growth modeling. *Computational Statistics & Data Analysis*, 78 :82–99, Oct. 2014. ISSN 01679473. doi : 10.1016/j.csda.2014.04.004. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0167947314001005>.
- G. van Frank. *Gestion participative de la diversité cultivée et création de mélanges diversifiés de blé tendre à la ferme*. PhD thesis, Université Paris-Saclay, Gif-sur-Yvette, 2018.
- R. Vezy, S. Munz, N. Gaudio, M. Launay, P. Lecharpentier, D. Ripoché, and E. Justes. Modelling intercrops functioning to advance the design of innovative agroecological systems. preprint, In Review, Aug. 2022. URL <https://www.researchsquare.com/article/rs-1930394/v1>.

-
- G. Viaud, Y. Chen, and P.-H. Cournède. Full Bayesian inference in hidden Markov models of plant growth. *The Annals of Applied Statistics*, 16(4), Dec. 2022. ISSN 1932-6157. doi : 10.1214/21-AOAS1594.
- T. Vidal, S. Saint-Jean, P. Lusley, M. Leconte, S. Ben Krima, A. Boixel, Wheatamix Consortium, and C. Vallavieille-Pope. Cultivar mixture effects on disease and yield remain despite diversity in wheat height and earliness. *Plant Pathology*, 69(6) :1148–1160, Aug. 2020. ISSN 0032-0862, 1365-3059. doi : 10.1111/ppa.13200. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/ppa.13200>.
- C. Violle, M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5) :882–892, May 2007. ISSN 00301299, 16000706. doi : 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>.
- J. Vos, J. B. Evers, G. H. Buck-Sorlin, B. Andrieu, M. Chelle, and P. H. B. de Visser. Functional–structural plant modelling : a new versatile tool in crop science. *Journal of Experimental Botany*, 61(8) :2101–2115, May 2010. ISSN 1460-2431, 0022-0957. doi : 10.1093/jxb/erp345. URL <https://academic.oup.com/jxb/article-lookup/doi/10.1093/jxb/erp345>.
- J. Weiner, Y.-L. Du, C. Zhang, X.-L. Qin, and F.-M. Li. Evolutionary agroecology : individual fitness and population yield in wheat (*Triticum aestivum*). *Ecology*, 98(9) : 2261–2266, Sept. 2017. ISSN 00129658. doi : 10.1002/ecy.1934. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/ecy.1934>.
- A. Wezel, B. G. Herren, R. B. Kerr, E. Barrios, A. L. R. Gonçalves, and F. Sinclair. Agroecological principles and elements and their implications for transitioning to sustainable food systems. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 40(6) :40, Dec. 2020. ISSN 1774-0746, 1773-0155. doi : 10.1007/s13593-020-00646-z. URL <https://link.springer.com/10.1007/s13593-020-00646-z>.
- M. S. Wolfe. The Current Status and Prospects of Multiline Cultivars and Variety Mixtures for Disease Resistance. *Annual Review of Phytopathology*, 23(1) :251–273, Sept. 1985. ISSN 0066-4286, 1545-2107. doi : 10.1146/annurev.py.23.090185.001343. URL <https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.py.23.090185.001343>.
- Q. Wu. *Sensitivity analysis for functional structural plant modelling*. PhD thesis, Ecole Centrale Paris, Apr. 2012.

-
- J. Zhu, W. Werf, N. P. R. Anten, J. Vos, and J. B. Evers. The contribution of phenotypic plasticity to complementary light capture in plant mixtures. *New Phytologist*, 207(4) : 1213–1222, Sept. 2015. ISSN 0028-646X, 1469-8137. doi : 10.1111/nph.13416. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/nph.13416>.
- H. Østergård, M. R. Finckh, L. Fontaine, I. Goldringer, S. P. Hoad, K. Kristensen, E. T. Lammerts van Bueren, F. Mascher, L. Munk, and M. S. Wolfe. Time for a shift in crop production : embracing complexity through diversity at all levels : Perspective. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 89(9) :1439–1445, July 2009. ISSN 00225142. doi : 10.1002/jsfa.3615. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/jsfa.3615>.

La plasticité phénotypique à l'échelle de la plante des composantes du rendement et de l'allocation de biomasse dans des peuplements en pure et en mélange explique la variabilité des rendements relatifs, cas d'étude des mélanges de variétés de blé tendre

Présentation générale

Ce chapitre est présenté sous la forme d'un article qui a été soumis à la revue *Annals of Botany* et dont le preprint est disponible sur bioRxiv ([Gawinowski et al., 2022](#)).

Dans ce chapitre nous commençons par étudier les mélanges de variétés de blé tendre avec une approche expérimentale au champ. Pendant deux années consécutives (2019-2020, 2020-2021) nous avons semé huit variétés commerciales de blé tendre en pur et dans deux mélanges quaternaires à une densité de 160 plantes.m⁻². Les deux mélanges ont été constitués avec des variétés hétérogènes en terme de hauteur ou de précocité. Pour les mélanges, un semis de précision a été effectué afin de suivre les génotypes à l'échelle de la plante pendant la croissance et à la récolte. Ainsi différentes variables ont pu être étudiées en pur et en mélange : le nombre de talles et la hauteur pendant la croissance mais aussi la biomasse aérienne, le poids des épis, le nombre d'épis, le poids de grains et le

nombre de grains à la récolte. Nous avons d'abord déterminé les rangs de dominance, en terme de poids de grains, des génotypes cultivés en mélange. Nous avons aussi étudié la plasticité phénotypique, définie dans un cadre théorique clarifié aux deux échelles intra- et inter-génotype en termes de différences de moyenne et de variabilité, sur les différentes variables étudiées avec des tests de moyennes. Nous nous sommes également intéressés aux différences de variabilité, correspondant à de la canalisation ou dé-canalisation, entre purs et mélanges à ces deux échelles, avec des tests d'égalité de coefficient de variation.

L'analyse de ces données expérimentales a montré un effet année important sur la performance des génotypes et des mélanges. Toutefois les rangs de dominance sont restés stables sur les deux années d'expérimentation. La dominance d'un génotype n'est pas liée à sa hauteur finale, ni à sa précocité, mais plutôt à la plasticité phénotypique observée sur certains traits, notamment sur le tallage. Toutefois, la dominance d'un génotype ne semble pas être liée à de la canalisation ou dé-canalisation en mélange. Les relations de dominance ont pu être expliquées par la plasticité des composantes du rendement, comprises comme des traits d'histoire de vie. Nous avons également constaté une convergence phénotypique sur la hauteur et le tallage au cours de la croissance sur l'ensemble des mélanges pour les deux années. Cette convergence a également été observée sur les variables à la récolte mais pour seulement trois mélanges sur quatre. Le mélange qui y fait exception et présente une divergence, apparentée à de la complémentarité de niche, est également le seul mélange pour lequel on observe un overyielding (le mélange 1 avec des variétés hétérogènes pour la précocité, en 2020-2021).

Notre dispositif expérimental nous a donc permis de collecter des données à l'échelle de la plante en pur et en mélange dans des conditions réelles au champs. Nous avons ainsi pu étudier la dominance des variétés en mélange en lien avec la plasticité phénotypique et la canalisation. Toutefois, si ce dispositif permet de collecter des données très utiles, il est trop lourd pour être utilisé à plus grande échelle.

2.1 Abstract

- **Background and Aims**

Cultivar mixture is an agronomic practice of diversification increasingly used in the framework of the agroecological transition. However, even though the yield of such mixtures is higher on average than the mean yield of the monocultures, the variance of mixture yield is large. This variability is likely due to the co-occurrence of multiple ecophysiological processes shaping plant-plant interactions, yet it remains poorly understood, notably in crops. With winter wheat (*Triticum aestivum* L.) as a case study, we designed a field experiment to explore phenotypic plasticity at both genotype and plant levels along a gradient of neighborhood heterogeneity.

- **Methods**

Eight wheat commercial cultivars were grown in pure and mixed stands in field plots for two seasons. Two quaternary mixtures were assembled with cultivars contrasted either for height or earliness. Thanks to a precision sowing in mixtures, genotypes were tracked at plant scale from sowing to harvest, and individual plants were phenotyped for above-ground traits throughout growth. Phenotypic plasticity between pure and mixed stands was then analyzed at both within- and between-genotype scales, according to a new conceptual framework distinguishing mean and variability differences.

- **Key results**

Some genotypes dominated others in mixed stands, i.e., they produced a significantly higher mean yield, whereas all these genotypes yielded similarly in pure stands. These between-genotype dominance relationships remained stable over the two seasons despite strong contrasts in temperature and light sums. We showed that these dominance relationships in mixed stands were caused by contrasted phenotypic plasticity of yield components and biomass allocation in pure versus mixed stands. Tillering dynamics, determined by light competition between individual plants, was a main causal factor explaining between-genotype plasticity in both pure and mixed stands.

- **Conclusions**

Our innovative experimental design enabled us to measure phenotypic plasticity

at both within- and between- genotype levels. Plasticity in tillering dynamics and yield components allowed to decipher the genotype strategies in mixtures.

Keywords : plant-plant interactions, phenotypic plasticity, canalization, cultivar mixtures, bread wheat

2.2 Introduction

2.2.1 Agroecological transition, intra-plot diversification and overyielding in varietal mixtures

Our current farming system mainly relies on industrial agriculture that provides high levels of productivity. It is notably dependent on cultivars selected for their high-yield potential under optimal conditions obtained thanks to a massive usage of chemical inputs (Therond et al., 2017). Besides the large increase in crop production (Evenson and Gollin, 2003), this system is associated with negative externalities (Jenkins, 2003; Bourguet and Guillemaud, 2016; Thompson et al., 2019). In contrast, agroecology promotes low-input practices (Altieri, 1989), with diversification at various spatiotemporal scales as a main lever (Gliessman, 2014). For annual crops at the scale of a plot, it consists in sowing intraspecific or interspecific mixtures (Barot et al., 2017; Justes et al., 2021) with the goal of taking advantage of niche complementarity and facilitation (Brooker et al., 2015). Both practices see a renewed interest from farmers and academics (e.g., the ReMIX project <https://www.remix-intercrops.eu/>). Yet, a quantitative and dynamic understanding of such mixed stands is still lacking (Gaudio et al., 2019).

Intraspecific mixtures, also called varietal mixtures, even if relying on a lower functional diversity, have already demonstrated various advantages. For our case study of winter wheat, on average varietal mixtures provide a higher yield than the mean of their yield in pure stands (relative yield total RYT > 1 meaning overyielding), +2% on average (Borg et al., 2018). This is especially observed under high disease pressure (+5% on average), a well-known “mixture” effect due to their limitation of airborne fungal epidemics (Wolfe, 1985; Mundt, 2002; de Vallavieille-Pope, 2004). Varietal mixtures also display a better inter-annual stability than their components in pure stands (Reiss and Drinkwater, 2018). However, even under optimal conditions (non-limiting nutrients thanks to fertilization, and neither disease nor weed pressure with effective pesticide treatments), where the only remaining limiting factor is light, there still is a large variability in RYT between varietal mixtures ($\pm 40\%$ in the meta-analysis of Borg et al. (2018)), and even in the same environment ($\pm 20\%$ on data from (Forst, 2018)).

2.2.2 Differences in relative yields between mixtures and importance of plasticity

Such a variability in RYT between mixtures can be explained by mobilizing functional ecology and evolutionary biology. Neighboring plants of different genotypes can differ, however slightly, in their resource requirements and usages. Such a functional diversity can favor complementarity in resource foraging and facilitation, leading to overyielding in the mixture ($RYT > 1$). For disputed resources, competition comes into play and gives rise to the so-called “selection” effects whereby a genotype with particular traits will dominate the others, usually the one with the highest biomass production in monoculture (Loreau, 2001). Such a case can also lead to overyielding, but not necessarily. Indeed, dominating genotypes that over-invest in their competitive ability can trigger a tragedy of the commons (Anten and Vermeulen, 2016), leading to underyielding with RYT below 1 (Foucteau et al., 2000; Weiner et al., 2017).

Behind all the processes involved in plant-plant interaction lies the capacity of plants to adjust their strategy, i.e., their phenotypes, depending on their abiotic conditions and biotic neighborhood (Schmitt, 1993). This refers to their phenotypic plasticity, understood here as the tendency for phenotypic variation to be influenced by the environment (Hallgrímsson et al., 2019). The extent of phenotypic plasticity in pure versus mixed stands and the magnitude of plasticity differences between genotypes remain largely unexplored. Studying them also raises specific questions in terms of experimental design.

2.2.3 Scales and metrics of analysis for plant-plant interactions

As plant-plant interactions occur in both pure and mixed stands, as formalized in model 3 of (Forst et al., 2019), neighborhood heterogeneity can be seen as a main environmental variable, lower in pure stands and higher in mixed stands. The reaction norm of interest here for a given genotype will hence be its trait value along this gradient. The case of pure vs mixed stands cultivated under optimal conditions are usually presented as corresponding to passive plasticity, in the sense of “stemming from direct environmental influences on chemical, physiological and developmental processes, and generally not considered anticipatory”, best viewed as a “consequence of the environment, such as stunted growth owing to low resource levels” (Sultan, 2003; Forsman, 2015). However, active plasticity (in the sense of “anticipatory, and often highly integrated, phenotypic changes in response to some environmental cue or signal, reflecting modifications of developmental

pathways and regulatory genes” Forsman (2015)), can occur. Among the possible mechanisms, neighbor-modulated disease susceptibility was recently demonstrated (Pélissier et al., 2021), and kin selection may also be involved even though no evidence was found so far (Fréville et al., 2019).

Some articles on phenotypic plasticity and genotype-environment interactions focus on the changes in mean trait value between genotypes from one environment to another (Guntrip and Sibly, 1998; Sultan, 2003). Beyond the mean, others rightly highlighted the importance of studying differences in phenotypic variability between environments (Fordyce, 2006; Flatt, 2005; Hallgrimsson et al., 2019). Moreover, studying clonal species (or strongly-selfing species such as wheat) allows to estimate the variability per genotype in a given environment, hence allowing us to disentangle it from the variability between genotypes in the same environment as well as from the reaction norm of each genotype. Of general interest beyond our case study, we hence emphasize here the need to consider two scales of study, within-genotype and between-genotype differences, as well as two metrics of trait values, mean trend and variability (Figures 2.1 and 2.2).

At the within-genotype scale (Figure 2.1), sources of variability include micro-environmental variation as well as developmental plasticity. The cases of decrease (respectively, increase) in phenotypic variability between environments correspond to environmental canalization (resp., decanalization).

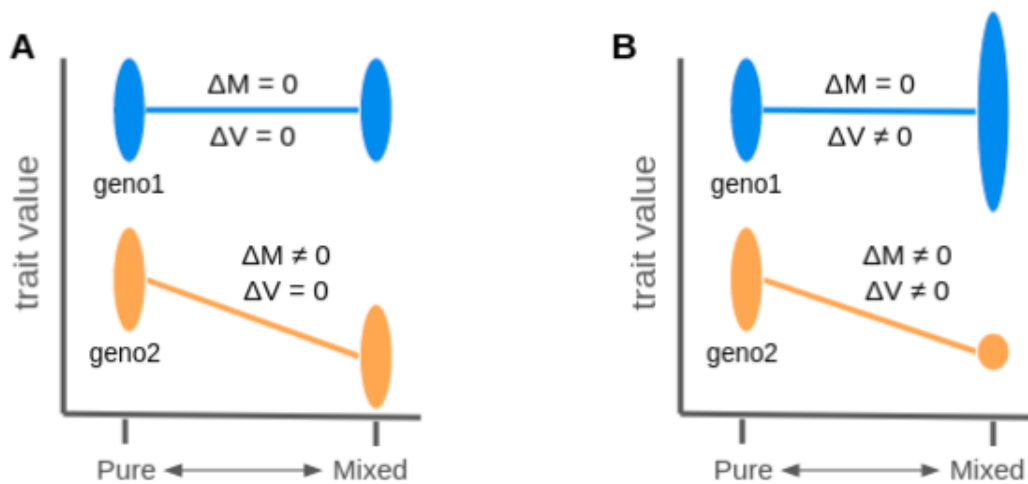


FIGURE 2.1 – Within-genotype phenotypic plasticity of a given trait for various genotypes depending on neighborhood heterogeneity, here exemplified by pure versus mixed stands. ΔM (respectively, ΔV) is the mean (resp., the variability) in the mixed stand minus the one in the pure stand. (A) geno1 : difference neither in the mean nor in the variance, i.e., absence of phenotypic plasticity ; geno2 : presence of phenotypic plasticity for the mean only. (B) geno1 : presence of phenotypic plasticity for the variability only ; geno2 : presence of phenotypic plasticity for both the mean and the variability.

At the between-genotype scale (Figure 2.2), the cases of decrease (respectively, increase) in phenotypic variance between both stands correspond to phenotypic convergence (e.g., Dahlin et al. (2020); resp., divergence), indicative of genetic canalization in mixed stands (resp., in pure stands).

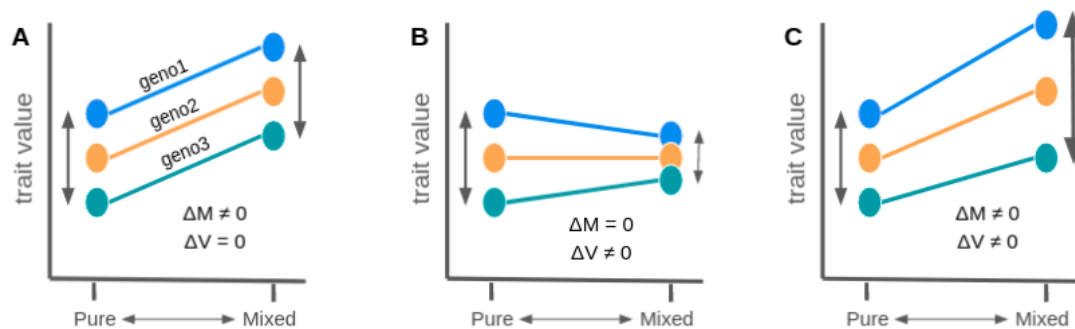


FIGURE 2.2 – Between-genotype phenotypic plasticity of a given trait for several genotypes depending on neighborhood heterogeneity, here exemplified by pure versus mixed stands. ΔM (respectively, ΔV) is the mean (resp., the variability) in the mixed stand minus the one in the pure stand. (A) All three genotypes differ from each other in mean only. (B) They differ in variability only. (C) They differ in both mean and variability.

2.2.4 Phenotypic integration

It is also imperative to go beyond the analysis of reaction norms for single traits separately given the importance of phenotypic integration that can lead to compensation between traits (Pigliucci and Preston, 2003). Crops such as cereals are especially well-studied in this regard. Grain yield is decomposed into several components that display contrasted phenotypic plasticities (Sadras and Slafer, 2012). For instance, tillering which conditions the final number of spikes is highly plastic with respect to plant density (Darwinkel, 1978), notably as a result of light quality (Xie et al., 2016). However, irrespective of differences in means between pure and mixed stands, little is known not only about differences in yield variability, but also about the contribution of each yield component to such differences.

Furthermore, a plant strategy involves resource allocation between vegetative and reproductive structures (Reekie and Bazzaz, 2011). Differences in reproductive allocation per genotype in different environments can be due to the allometry between total and reproductive biomass, or to the plasticity of this allometry (Weiner, 2004). Either way, given the physiological impacts of the competition for light, such trade-offs are likely to differ between pure and mixed stands, but in contrasted ways depending on the genotype. As a result, differences in reproductive allocation for a genotype between pure and mixed stands would have an impact on its performance in the mixed stand, both in absolute terms compared to its performance in pure stands and in relative terms compared to the other genotypes in the mixed stand.

2.2.5 Hypotheses, rationale and design

In the framework of a hypothesis-driven research, a naive null hypothesis could be the absence of difference in both mean trend and variability for any trait between pure and mixed stands. However, competition between plants is pervasive (Grace and Tilman, 1990), and can change the relative proportions of genotypes between sowing and harvest, whether in terms of grain weight (yield, i.e., “agronomic fitness”) or grain number (“evolutionary fitness”). In this context, it seems relevant to put forward distinct hypotheses for dominating versus dominated genotypes.

For clonal or strongly-selfing species, the plants of a genotype dominating the others in a mixed stand will have (much) less difficulties in acquiring resources, e.g., light. At

the within-genotype scale, we expect for a dominating genotype (i) an increase in mean for life-history traits compared to what happens in a pure stand, and also (ii) a decrease in variability given that most (all) of its plants have reached their potential. On the opposite, for the plants of a dominated genotype in a mixed stand, we expect a decrease in mean for life-history traits at the within-genotype scale, reflecting the negative impact of competition. In terms of variability, expectations are less straightforward, and one can imagine scenarios where variability increases or decreases depending on the strength of competition incurred by the dominated plants.

At the between-genotype scale, we expect a higher variability in mixed stands compared to pure ones. Phenotypic plasticity would trigger a more important divergence between genotypes in mixed than pure stands due to a more heterogeneous competition and possibly leading to niche specialization. Overall, a lower productivity of the mixed stand compared to the mean of the pure stands would be interpreted as a tragedy of the commons. But other scenarios also co-exist, such as an overyielding of the mixed stand driven by an increase in frequency of the most productive genotype in pure stands.

The rationale of our investigation hence was to document the extent of phenotypic plasticity in pure versus mixed stands, assess its impact on the differential productivity between stands, and evaluate its genetic and environmental origins. Because we studied a strongly-selfing species, winter wheat, we could decompose plasticity into two scales, within- and between-genotype, and assess their respective magnitudes both in terms of mean trend and variability using robust statistical procedures based on a non-parametric approach. This also allowed us to test if the within-genotype variability in pure stands was associated with a difference in mean performance between pure and mixed stands (i.e., a reaction norm with a strong slope). Furthermore, stands are made of many individual plants, each adapting its strategy to its neighborhood. To reach this level of details while maintaining agronomic relevance and exploring a diversity of genotypes and assemblies, we proposed a new experimental design and applied it in a field trial with eight genotypes assembled into two four-way mixtures, which main innovation consisted in tracking the genotype of each individual plant in the mixed stands over their whole life cycle. The main phenological stages of each genotype were monitored. Moreover, for all individual plants, we not only assessed, at maturity, their life-history traits (yield components), but we also monitored, all along their growth, their height and tiller number, both traits known to be involved in light competition, to get a sense of the temporal dy-

namics along which plants interact. Moreover, to extend the environmental context in which such plant-plant interactions occur, we repeated our experimental study during two contrasted growing seasons, and experimented with two plant densities.

2.3 Materials and Methods

2.3.1 Plant material

Among a panel of 210 European cultivars (Touzy et al., 2019), eight were chosen with contrasted heading dates and heights at maturity (Table 2.S1) : Accroc, Aubusson, Bagou, Belepi, Bergamo, Boregar, Expert and Kalahari. Two four-way mixtures were assembled, knowing that French farmers mix on average three to seven cultivars. The first, “Mixture 1”, was composed of Accroc, Aubusson, Bergamo and Expert, the first two having earlier heading dates than the two others. The second, “Mixture 2”, was composed of Bagou, Belepi, Boregar and Kalahari, with Belepi and Kalahari being taller at maturity.

2.3.2 Field trial

A field trial was conducted at Le Moulon, Gif-sur-Yvette, France, from sowing on October 30, 2019 to harvest on July 20, 2020. It was fully replicated once, with sowing on November 5, 2020, and harvest on August 2, 2021. Each season, the whole trial was a rectangle of 8m wide and 12m long, and comprised 12 “nano-plots” ($2m^2$ for pure stands and $1.5m^2$ for mixed stands) : 8 pure stands sown with 160 seeds.m⁻² and 4 mixed stands also at 160 seeds.m⁻² (two replicates per mixture). The first season, both mixtures were also observed at density 250 seeds.m⁻² (no replicate). All nano-plots were sown as a regular grid made of 12 ranks and 30 rows (pure stands) or 22 rows (mixed stands), with an equal row and rank spacing of 8 cm. The spatial distribution of each mixture (Figure 2.S1) was obtained by regularly randomizing each genotype (Lieng et al., 2012), and seeds were sown at the center of PVC rings of 0.2cm thickness, 5.5cm radius and 5cm depth (Figure 2.S2) to facilitate the phenotyping and harvest of individual plants without disturbing their growth. In terms of agronomic management, seeds were treated prior to sowing, two fungicides as well as a herbicide were applied during the crop cycle, and nitrogen fertilization was applied twice (at the BBCH30 and BBCH55 stages). Corridors between nano-plots were regularly weeded by hand. Average daily temperature, rainfall and global radiation were measured by a local weather station and monitoring data was retrieved

from the INRAE CLIMATIK platform (<https://agroclim.inrae.fr/climatik/>, in French) managed by the AgroClim laboratory of Avignon, France. The average daily temperature between October and August was 12.1°C in 2019-2020 and 10.8°C in 2020-2021, cumulative rainfall was 617 mm in 2019-2020 and 665 mm in 2020-2021, and cumulative global radiation was $4261.22 \text{ MJ}\cdot\text{m}^{-2}$ in 2019-2020 and $3447.19 \text{ MJ}\cdot\text{m}^{-2}$ in 2020-2021.

2.3.3 Phenotyping

For each season, from January until June, multiple traits were phenotyped once a month. In pure stands, 20-30 plants were sampled at each time point to record height (PH, in cm), tiller number (TN) and above-ground dry biomass (PW, in g) after a 48h-drying at 60°C . In mixtures sown at $160 \text{ seeds}\cdot\text{m}^{-2}$, height and tiller number were recorded non-destructively at each time point for each individual plant. Only in May, the plants of the last two rows were sampled to record their above-ground dry biomass as in the pure stands. Phenological stages BBCH30 (ear at 1cm) and BBCH55 (half of ear emerged above the flag leaf ligule; heading) were determined for pure stands at plot scale. At harvest all remaining plants were sampled to record, at the individual-plant scale, shoot dry weight (SW, in g), spike dry weight (SPW, in g), spike number (SN), grain number (GN) and grain weight (GW). From these were then computed the total above-ground dry biomass ($\text{PW} = \text{SW} + \text{SPW}$, in g), the harvest index ($\text{HI} = \text{GW} / \text{PW}$), the grain number per spike ($\text{GNpS} = \text{GN} / \text{SN}$) and the thousand kernel weight ($\text{TKW} = \text{GW} / \text{GN} * 1000$, in g). The number of plants at sowing and at harvest per genotype for each stand for both years is available in Table 2.S2.

2.3.4 Statistical analysis

Global ANOVA

A linear model was fitted on the whole data set at density 160, with grain weight per plant (GW) as the response and with several explanatory factors, “genotype” (eight levels), “stand” (two levels; pure and mixed) and “season” (two levels; 2019-2020 and 2020-2021), and their interactions. Generalized least squares with REML were used to estimate an error variance per season (heteroscedasticity). The significance of each of the three main factors was assessed based on their F-test statistic from ANOVAs with sequential tests (“type II”). For each season, as there was no significant difference between the two replicates of any given mixed stand, data from these replicates were subsequently

analyzed jointly.

Relative yield totals

The relative yield total of a given mixed stand (Weigelt and Jolliffe, 2003) was computed as $RYT = Y_{mix} / (p_1 \cdot Y_{pure,1} + p_2 \cdot Y_{pure,2} + p_3 \cdot Y_{pure,3} + p_4 \cdot Y_{pure,4})$ where Y_{mix} was the grain weight per plant averaged over all plants in the mixed stand and, for each genotype i , p_i was the proportion of harvested plants (details of number of harvested plants per genotype available in Table 2.S3) in the mixed stand being of genotype i and $Y_{pure,i}$ was the grain weight per plant averaged over all plants in the pure stand.

Dominance rankings between genotypes

Dominance rankings between genotypes of a given mixture were defined based on Tukey's range test on plant grain weight using the R package multcomp (Hothorn et al., 2008). This test was applied per mixture and season. Pairwise differences between genotypes were declared significant if their p-values were below 0.05, followed by a letter-based representation (Piepho, 2004). The same procedure was also applied on the pure-stand data for all genotypes of a given mixture.

Tests of within-genotype phenotypic plasticity

For each genotype per season, the following model was used : $E[y_i] = M_i$, where y_i is the trait value of interest for plant i , M_i is the stand (pure or mixed) and E is the expectation. The null hypothesis is that the mean (respectively, variability) of the trait in the pure stand is equal to its mean (resp., variability) in the mixed stand. The coefficient of variation (CV) was used as the variability metric instead of the variance because of the possible correlation between mean and variance. The hypothesis was tested separately for traits related to yield at harvest as well as for height and tiller number. For both metrics (mean and CV), a bootstrap algorithm was applied to avoid assuming equal variances between pure and mixed stands as well as normality of trait values per stand, notably to test for CV equality (Amiri and Zwanzig, 2010). For each metric, 1000 bootstrap samples were generated to approximate the distribution of the test statistic under the null hypothesis, and a p-value was computed based on this distribution. No correction was applied to correct for multiple testing as justified in an exploratory context (Rothman, 1990; Heller, 2011).

Link between within-genotype variability and slope of reaction norms

For each genotype per season, a linear regression of grain weight as a function of stand (pure or mixed) was fitted to estimate the slope of the reaction norm. These estimates were then regressed onto the coefficients of variation in pure stands : $y_i = \beta_0 + \beta_1 \cdot CVp_i + \epsilon_i$, with $\epsilon_i \sim N(0, \sigma^2)$; where y_i is the absolute value of the slope of the reaction norm for grain weight for the i^{th} genotype in a given season, CVp_i is the coefficient of variation of grain weight for this genotype in the pure stand the same season, and ϵ_i is the error term of variance σ^2 . The inverse of the standard errors of estimates of the reaction norm slopes were used as weights of the corresponding error terms.

Decomposition of variability in grain weight

Following (Piepho, 1995), the coefficient of variation of grain weight per plant (GW) in a given stand was decomposed as the product of the contribution of spike number (SN), grain number per spike ($GNpS$) and thousand kernel weight (TKW) : $CV_{GW} \approx \sigma_{\log(GW)} = (c_{SN} + c_{GNpS} + c_{TKW})^{1/2}$. Each c_i corresponds to the contribution of component i (SN, GNpS, TKW), computed as :

$$c_{SN} = Var[\log(SN)] + Cov[\log(SN), \log(GNpS)] + Cov[\log(SN), \log(TKW)]$$

$$c_{GNpS} = Var[\log(SN)] + Cov[\log(SN), \log(GNpS)] + Cov[\log(GNpS), \log(TKW)]$$

$$c_{TKW} = Var[\log(SN)] + Cov[\log(SN), \log(TKW)] + Cov[\log(GNpS), \log(TKW)]$$

Tests of between-genotype phenotypic plasticity

To assess if different genotypes had more similar trait values in mixed or pure stands, we tested (i) mean differences among different cultivars in pure versus mixed stands with a bootstrap approach, as well as (ii) CV differences among different cultivars with the method from Amiri and Zwanzig (2010) previously mentioned.

Reproducibility

Analyses were conducted in R (R Core Team 2020) and figures were produced with the ggplot2 package (Wickham, 2009). Supplementary information (notably Tables 2.S5 and 2.S7 that are too large to be displayed), data and code that support the findings of this study are openly available at the INRAE space of the *Recherche Data Gouv* repository

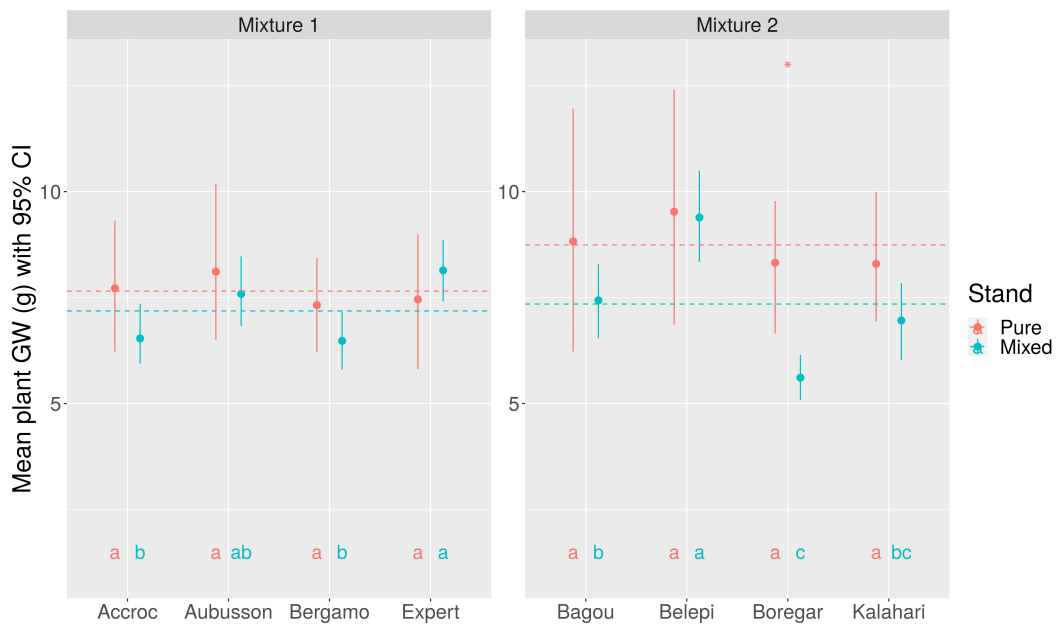
2.4 Results

2.4.1 Stand-year interaction effects on productivity, and assessment of dominance rankings

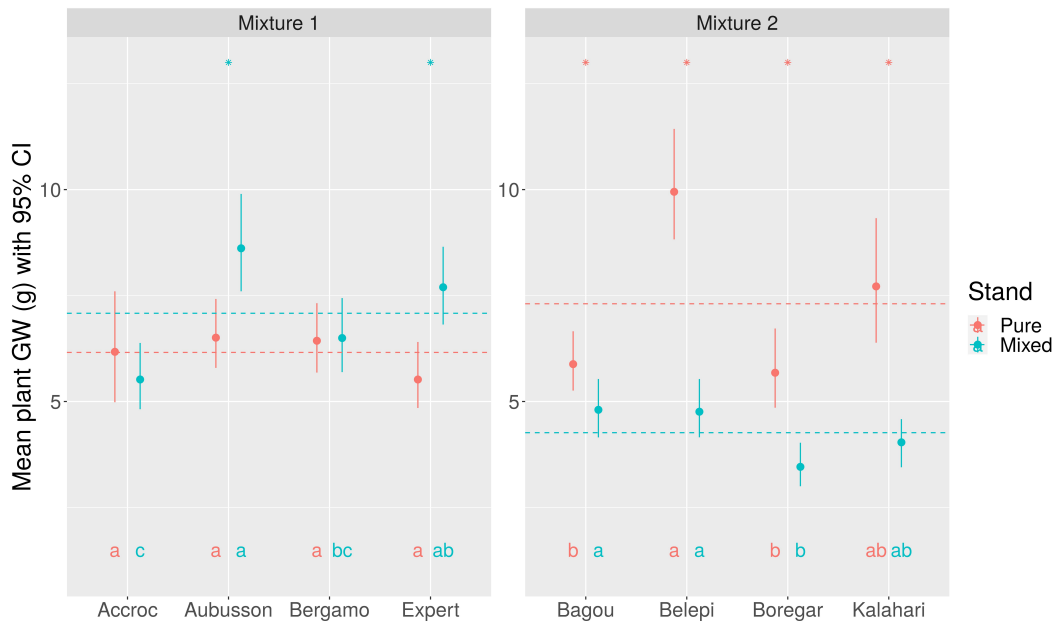
The two seasons of the field experiment were characterized by contrasting trends in terms of climatic variables (Figure 2.S4). In 2019-2020, the global radiation over the whole crop cycle was higher than the average of the previous two decades; similarly for the mean temperature from BBCH30 until grain maturity, and for rainfall (even though there was a deficit during grain filling). In contrast, 2020-2021 had a slight deficit in global radiation from BBCH30 until grain maturity, exacerbated during grain filling, mean temperature was in the average, and an excess of rainfall was observed from BBCH55 up to grain maturity. Overall, the conditions of the first season were more favorable to biomass production and less stressful than the second season, as confirmed by the plant-level above-ground dry biomass averaged over all plants at harvest, around $17.73 \pm 0.35g$ in 2019-2020 and $13.41 \pm 0.25g$ in 2020-2021.

To assess the main factors contributing to the variability of individual plant productivity in the field experiments, an analysis of variance was performed with grain weight per plant (GW) as the response and with “genotype”, “stand” and “season” as explanatory factors (Table 2.S3). Results showed that these three factors were all significantly associated as well as all their interactions except “stand” with “season”.

At the genotype scale, the comparisons of mean grain weight per plant and per year between pure and mixed stand displayed a season-by-mixed stand interaction (Figure 2.3). In 2019-2020, both mixtures performed worse than the mean of their components in pure stands, with a relative yield total of 0.92 for Mixture 1 and 0.83 for Mixture 2. However, in 2020-2021 Mixture 1 had an overyielding of 1.11, while underyielding reached 0.60 for Mixture 2.



A) 2019-2020



B) 2020-2021

FIGURE 2.3 – Mean grain weight per plant and season for each genotype in pure and mixed stands. Dashed lines represent overall means per stand (pure versus mixed). Bars represent 95% confidence intervals obtained by bootstrap. A star at the top of the plot indicates a significant difference (from the bootstrap) in mean grain weight in pure versus mixed stand. A letter-based representation of all pairwise comparisons between genotypes with a Tukey rank test is indicated per stand at the bottom of each plot.

In each mixture per season, the dominating (respectively, dominated) genotypes were defined as those with the highest (resp., lowest) mean grain weight per plant based on the results of a Tukey test (Figure 2.3, Table 2.S4). In contrast to relative yield totals, the dominating genotypes did not change between seasons. For Mixture 1 (respectively, Mixture 2), cultivars Aubusson and Expert (resp. Bagou and Belepi) were classified as dominating over Accroc and Bergamo (resp. Boregar and Kalahari), most clearly in 2020-2021 (resp. 2019-2020). The same ranking was obtained using the mean grain number per plant (Figure 2.S3), except for Mixture 2 in 2019-2020 where Boregar stood out with a very low grain number. Compared to the main experiments performed at density 160 seeds.m⁻², both plant grain weight and spike number at density 250 plants.m⁻² in 2019-2020 were consistently significantly reduced for all genotypes (Figure 2.S5), and dominance rankings were also different. For Mixture 1, all cultivars had the same rank. For Mixture 2, ranks were not as contrasted as at 160 plants.m⁻² and Belepi was not dominating. Moreover, for genotypes dominating at density 160 seeds.m⁻², such as Expert and Belepi, spike number was even more reduced at density 250 seeds.m⁻². Despite these decreases at plant level, spike number and grain weight per m² were higher at density 250 seeds.m⁻² for all cultivars, except Bagou and Belepi (Figure 2.S6), resulting in an overall yield at 250 seeds.m⁻² higher than at 160 seeds.m⁻².

2.4.2 Phenotypic plasticity in pure vs mixed stands at the within-genotype scale and the environmental canalization of reaction norms

As the experimented cultivars were inbred lines, with fixed genotypes, phenotypic plasticity was firstly assessed at the within-genotype scale (Figure 2.1). Overall (Table 2.S5 available at <https://doi.org/10.57745/LZS8SU>, Figure 2.S7), distributions were similar between the two seasons, particularly for Mixture 1, yet there were clear differences between mixtures. For Mixture 1, most variables in most genotypes had similar means and CVs in pure and mixed stands whereas most results for Mixture 2 had different means (still with a similar CVs) indicating more phenotypic plasticity in terms of means for cultivars in Mixture 2. Still, in this mixture, plasticity for trait variability was also observed in 2020-2021 for half of the traits.

Mean of grain weight and its components

Neighborhood genetic heterogeneity, experimented here as pure versus mixed stands, impacted the dominance rankings between genotypes all along the crop cycle, hence the establishment of yield components and finally yield itself. Starting this analysis with an example, this is best illustrated by a comparison between a dominating cultivar, Bagou, and a dominated one, Kalahari, from Mixture 2 in 2019-2020 (Figure 2.4). We chose them in particular because, even though Kalahari was 19 cm taller than Bagou at maturity, this height differential was not reflected in their dominance ranking, highlighting the need to also consider other traits. For both genotypes, productivity, as assessed by grain weight per plant, was lower on average in mixed stands compared to pure stands but not significantly. Yet, their allocation strategy as assessed by the harvest index (HI) showed opposite trends. The higher HI for Bagou in the mixed stand was due to a stronger decrease in plant weight in the mixed stand than the decrease in grain weight. This drop in plant weight was itself due to a lower spike number in the mixed stand, determined by tillering dynamics before flowering. Interestingly, Kalahari displayed a different behavior. Its lower HI in the mixed stand was the result of a decrease in grain weight and a slight increase in plant weight due to a slight increase in spike number. For this genotype, not only the grain number per spike was slightly lower in the mixed stand, but the thousand kernel weight (TKW) displayed a strong drop, indicative of a post-flowering competition-related stress during the grain filling period.

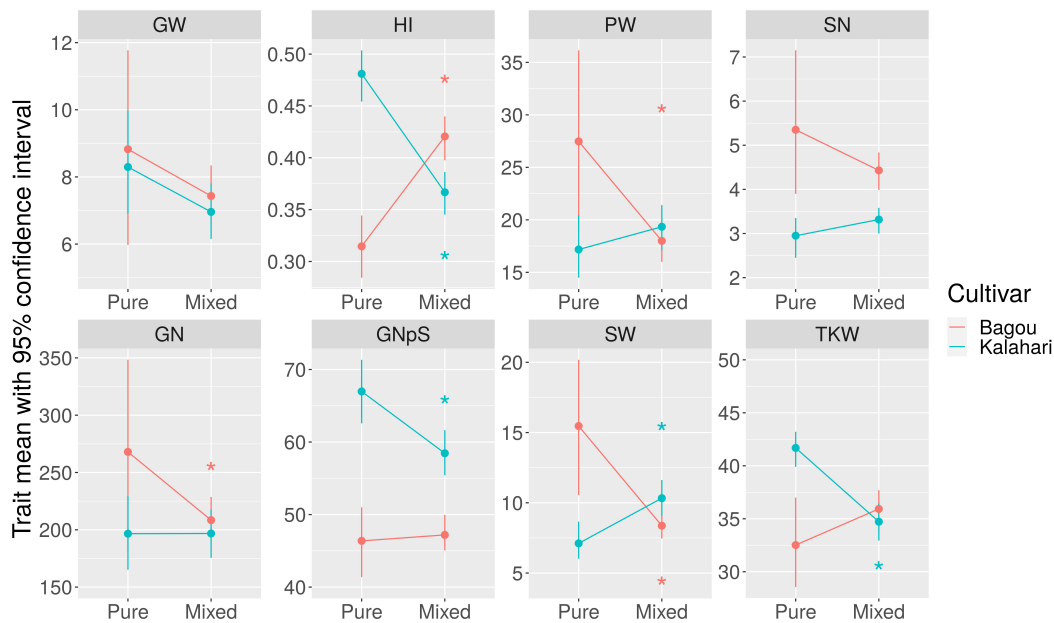


FIGURE 2.4 – Reaction norms for plant-level mean values of two contrasted genotypes of Mixture 2, dominating Bagou and dominated Kalahari, in 2019-2020 for different traits at harvest. Bars represent 95% confidence intervals obtained by bootstrap. Stars indicate significant differences between pure and mixed stands.

Extending this analysis to all cultivars in 2019-2020 (Figure 2.S8.A), the reaction norms of yield components displayed a decreasing trend from pure to mixed stand and none was increasing. However, most had an increase in HI in the mixed stand, likely due to a decrease in plant weight, itself explained by a decrease in spike number, pointing to the importance of tillering dynamics in the pre-flowering period. In addition, differences between pure and mixed stands also occurred in the post-flowering period, as exemplified by the significant increase in TKW for Belepi (dominating) and a decreasing trend for Accroc (dominated).

For the second season, 2020-2021 (Figures 2.S8.B and 2.S9), Aubusson and Expert, both dominating in Mixture 1, displayed higher mean trait values in mixed stands, both driven by pre- as well as post-flowering interactions (higher tillering and grain number per spike). For cultivars of Mixture 2, and both dominated cultivars of Mixture 1, nearly all mean trait values were lower in mixed stands, noticeably HI.

Dynamics of phenotypic plasticity in height and tillering

To understand the dynamics governing the establishment of dominance rankings, key traits involved in competition for light, height and tiller number, were monitored along the growth cycle at plant-level. First of all, for height (Figure 2.S10), no major difference was observed between stands for any given genotype. Mean height between pure and mixed stands were significantly different only at a few dates for some genotypes (Figure 2.S11) and the magnitude of these differences remained weak. One exception was Accroc being taller (+ 10 cm) in mixture in 2020-2021, yet it remained dominated as in the previous season. Overall, the genotype ranking based on height after flowering was mostly conserved between seasons and the tallest genotypes at maturity were not necessarily dominating, as was particularly the case of Kalahari in Mixture 2, especially in 2019-2020 (+ 10 cm taller than the second tallest genotype Belepi). Combining both height and earliness was not associated either with dominance rankings, as exemplified by Mixture 1 in 2019-2020 where Accroc (dominated) and Aubusson (dominating) were earlier than the others, yet shorter than them after flowering. Furthermore, in the majority of cases, height after flowering was not associated with a better grain filling in mixture. This was particularly the case of Kalahari dominated in 2019-2020 that was the tallest in Mixture 2, yet its TKW was lower in the mixture compared to the pure stand. Also, in 2019-2020 for the dominating and tall Expert, the dominated and short Accroc and the dominated and tall Bergamo, all three had their TKW equal in pure and mixed stands. The fourth, Aubusson had a TKW higher in the mixture, but its post-flowering height was average.

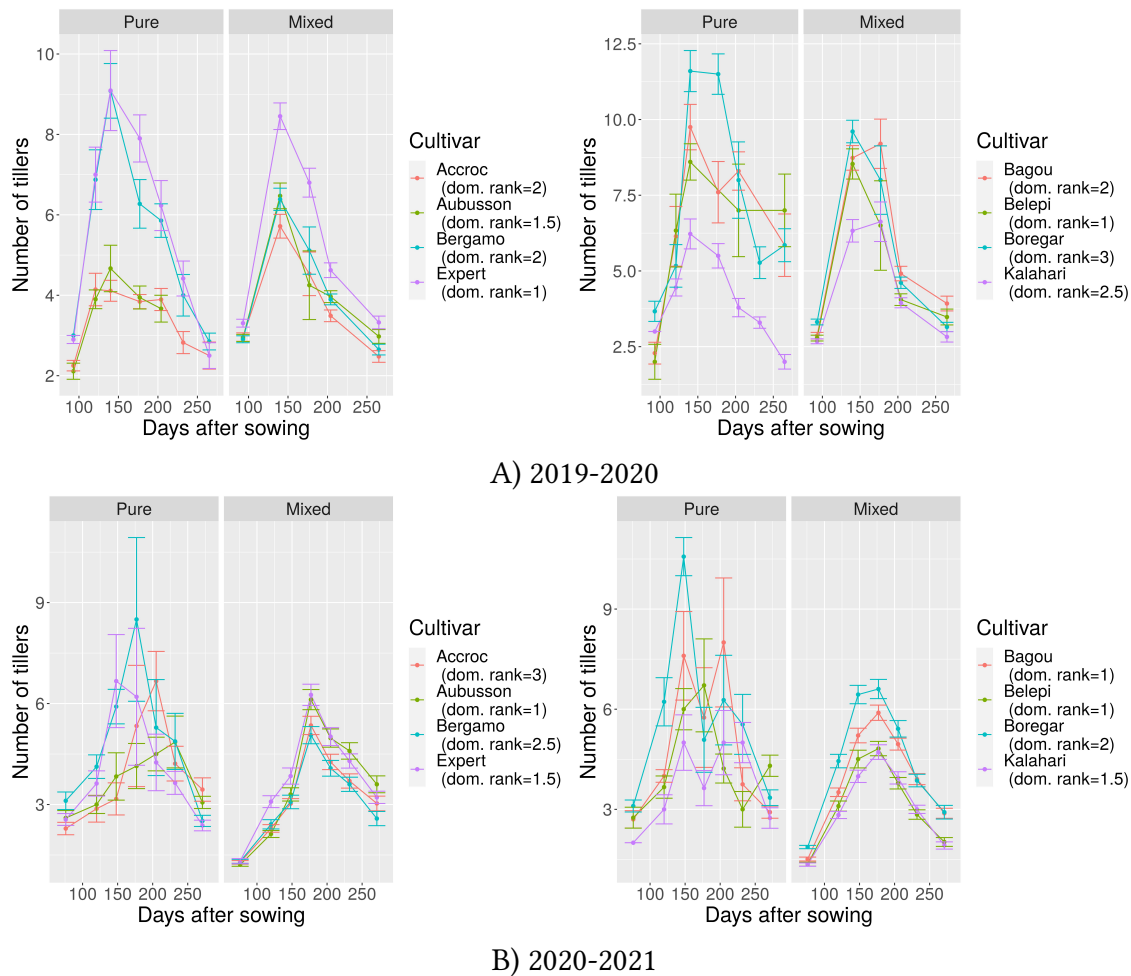


FIGURE 2.5 – Mean number of tillers per plant throughout growth for each genotype in pure and mixed stands. Error bars correspond to standard errors.

Tillering dynamics however were different between pure and mixed stands (Figures 2.5 and 2.S12). When summarized into two key metrics, tiller number at tillering cessation and tiller regression, they could explain a large part of dominance ranking in mixture as spike number is a major driver of grain weight. For instance, in 2019-2020 for Mixture 1, Expert had a similar peak in both stands, but a weaker regression in mixture making him the cultivar with the highest spike number in this stand, in agreement with it being dominating. In contrast, both earlier cultivars Accroc and Aubusson had a peak significantly higher in mixed stands, yet counterbalanced by tiller regression. In 2019-2020 for Mixture 2, even though Boregar had the highest peak in pure stand, its peak in mixture was significantly lower and, as it displayed a strong tiller regression in both stands, it ended up with the third lowest spike number in mixture, hence explaining, at least partly, it being dominated. At the same time, Kalahari had fewer tillers in both stands

throughout growth than any other genotype. Even though its tiller regression was not as strong in mixture than in pure stand, it still ended up being dominated with the lowest spike number. In 2020-2021 for Mixture 1, the most dominating genotype, Aubusson, had both a higher peak and a weaker cessation in the mixed stand. For all three others, their lower peak in mixture was counterbalanced by a weaker regression than in pure stand. At maturity, both dominated genotypes hence ended up with the same number of spikes as in pure stand, and the other dominating genotype, Expert, even had more spikes in the mixture. This likely explained the 11% overyielding. In contrast, Mixture 2 in 2020-2021 had a massive 40% underyielding, as illustrated by the fact that all genotypes had a lower peak and equal or stronger tiller regression in mixture, even the dominating genotypes.

Variability of grain weight and its components

Beyond mean differences, significant differences between pure and mixed stands were also observed for trait variability within each cultivar, as measured by the coefficient of variation. As above, cultivars Bagou and Kalahari from Mixture 2 in 2019-2020 are used to illustrate the analysis (Figure 2.6). The dominating genotype, Bagou, displayed a decrease in variability in the mixed stand for most trait values whereas the dominated Kalahari showed the opposite trend.

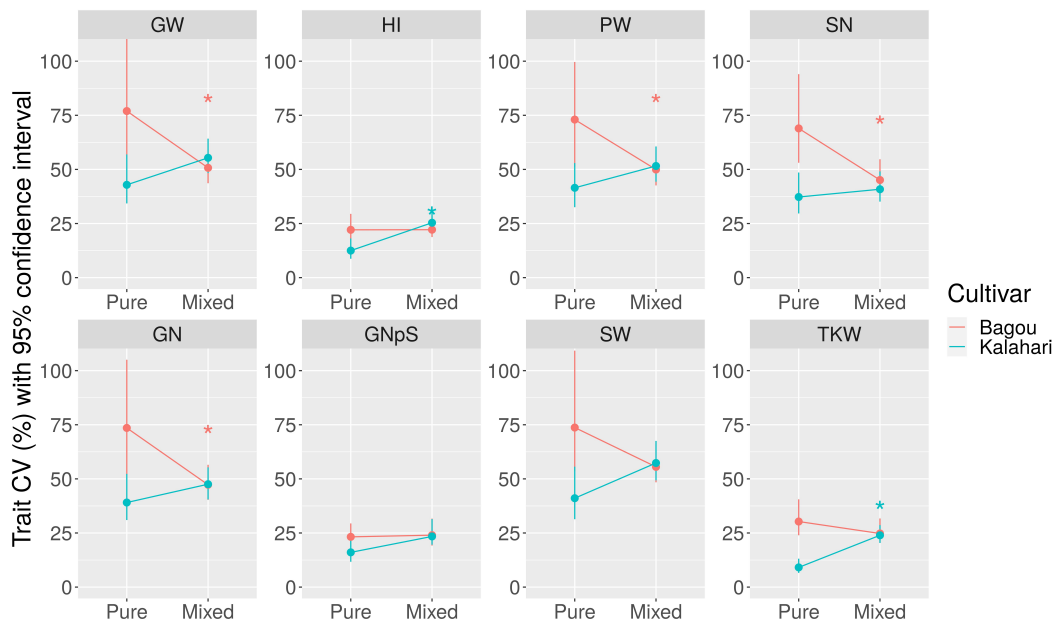


FIGURE 2.6 – Reaction norms for plant-level CV values of two contrasted genotypes of Mixture 2 (dominating Bagou in red and dominated Kalahari in cyan) in 2019-2020 for different traits at harvest. Bars represent 95% confidence intervals obtained by bootstrap. Stars indicate significant differences between pure and mixed stands.

Overall, most CVs remained equal or decreased from pure to mixed stands, with the exception of mixture 2 in 2020-2021 displaying several cases of increased CV in mixtures (Figure 2.S13.A). In 2019-2020, decreases in CV in mixed stands were also occasionally observed for Expert and Bagou, both dominating in their respective mixture, but there was no other case of increase besides Kalahari. In 2020-2021 (Figures 2.S13.B and 2.S14), decreases in CV in mixed stands were not associated with dominance rankings as they were observed not only for Expert (dominating) but also for Bergamo (dominated).

Decomposition of grain weight variability in pure vs mixed stands

The decomposition of grain weight (GW) per plant into a product of spike number per plant (SN), grain number per spike (GNpS) and thousand kernel weight (TKW) allowed us to assess the relative contribution of each of these components to the overall GW variability, and investigate the differences in pure versus mixed stands (Figure 2.S15). In pure stands, for all genotypes in both seasons, spike number contributed the most, usually by far. It was also the major contributing component in mixtures, with the exception of Mixture 2 in 2020-2021 where the contribution of grain number per spike was slightly higher.

Moreover, for the three cases with a significant decrease in CV in mixed stands for grain weight (Bagou dominating in 2019-2020 ; Bergamo dominated and Expert dominating in 2020-2021), all three yield components, SN, GNpS and TKW, contributed to the decrease. Yet, the biggest contribution came from the spike number, especially for Bagou. More specifically, this contribution of spike number was mainly due to a variance in pure stands higher than in mixed stands and, to a lesser extent, covariances of spike number with GNpS and TKW also higher in pure stands (Figure 2.S16).

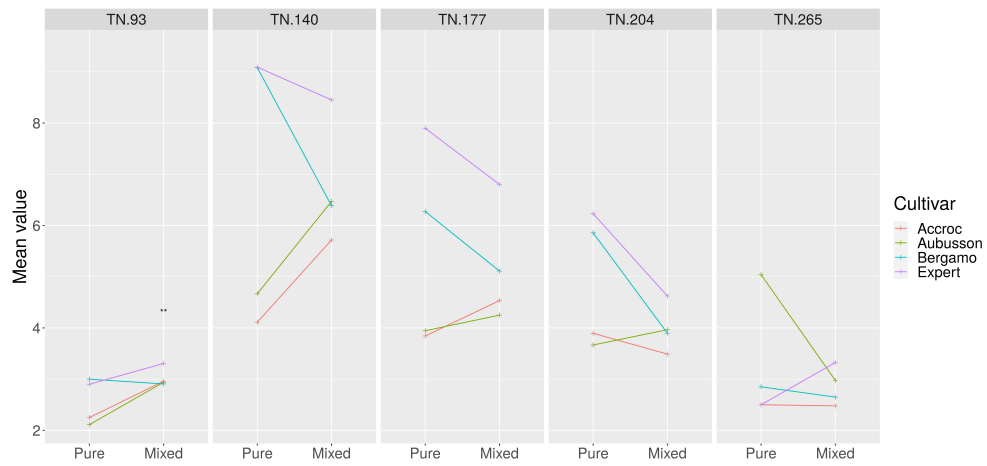
Link between within-genotype CV in pure stand and the slope of reaction norms in pure-vs-mixed stand

In any panel of wheat cultivars, some genotypes have a yield across environments (sites, years, managements) more stable than other genotypes. We thus tested if the magnitude of variability, as measured by the CV, for plant-level GW in a pure stand was associated with the strength of the reaction norm between pure and mixed stands, as assessed by the absolute value of its slope. However no significant relation was found (Figure 2.S17 and Table 2.S6).

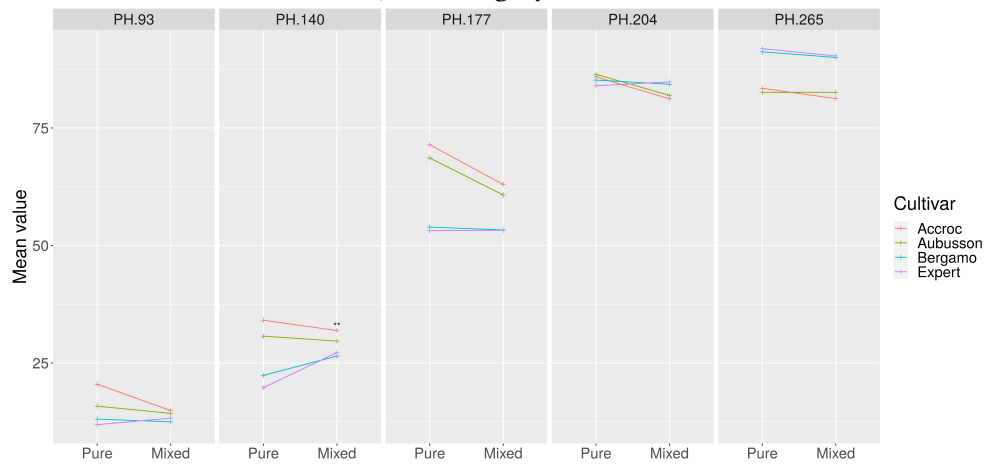
2.4.3 Phenotypic plasticity in pure vs mixed stands at the between-genotype scale and the genetic canalization of reaction norms

Differences in mean and CV between pure and mixed stands were also tested per season at the between-genotype scale. Overall, for the eight traits at harvest, both mixtures and both seasons exhibited similar distributions (Table 2.S7 available at <https://doi.org/10.57745/LZS8SU>, Figures 2.S18, 2.S19, 2.S21), with a majority of cases without CV difference, i.e., cases of genetic canalization or decanalization were scarce. Mean and CV differences between stands were also tested for height and tiller number throughout growth (Figures 2.S20 and 2.S22). As differences in means between genotypes were directly related to dominance rankings presented above, we focus now on differences in CV. Even though the statistical power was low (sample size equaling 4 in four-way mixtures), a few cases of phenotypic convergence in mixture were significant, for early tiller number and TKW in 2019-2020 (Figure 2.7) and for tiller number close to the peak in 2020-2021 (Figure 2.S23). Nevertheless, a visual examination of the reaction norms hinted at several other cases of phenotypic convergence (noticeable narrowings in mixed stands). Similarly, over

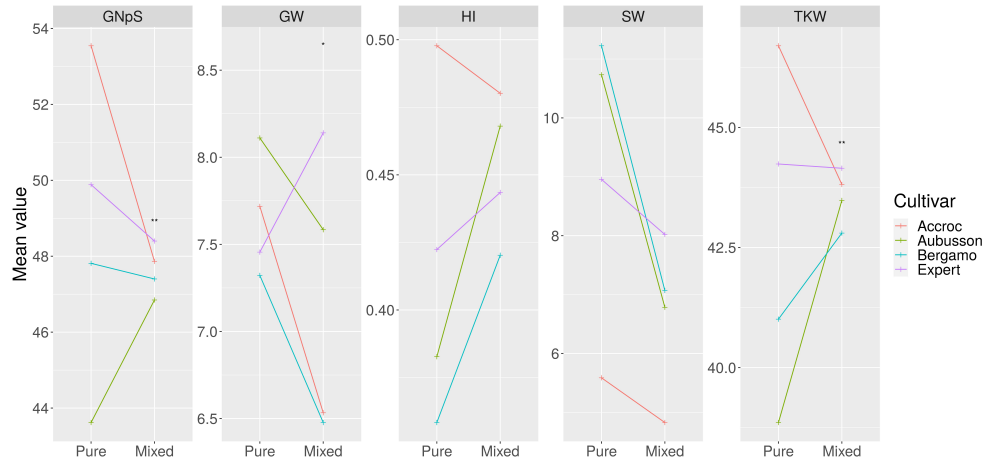
both mixtures and seasons, the majority of tillering dynamics also appeared less variable compared to in pure stands (Figure 2.5).



A) Tilling dynamics



B) Plant height throughout growth



C) Productivity and allocation traits at maturity

FIGURE 2.7 – Reaction norms in pure versus mixed stands of traits involved in plant-plant interactions with respect to light (tillering and height) and of productivity and allocation traits at maturity for cultivars of Mixture 1 in 2019-2020. Stars indicate significant CV differences between genotypes, * if higher in the mixed stand, ** if lower.

When considering all CV differences and not only the significant ones (50%), a majority (83%) were lower in mixtures than in pure stands (Table 2.S8 and Figures 2.S21 and 2.S22). The only exception to such a phenotypic convergence was Mixture 1 in 2020-2021 for harvest variables (Figure 2.S23). The overyielding mixture hence was also the only one displaying a majority of phenotypic divergence between genotypes across multiple traits at harvest.

2.4.4 Explanations of relative yields by multi-trait within-genotype and between-genotype phenotypic plasticities in pure versus mixed stands

Results detailed above on within-genotype and between-genotype phenotypic plasticities in pure versus mean stands in terms of mean traits can be integrated to explain the relative yield totals as well as the dominance rankings in the various modalities of the field experiments (Figure 2.8).

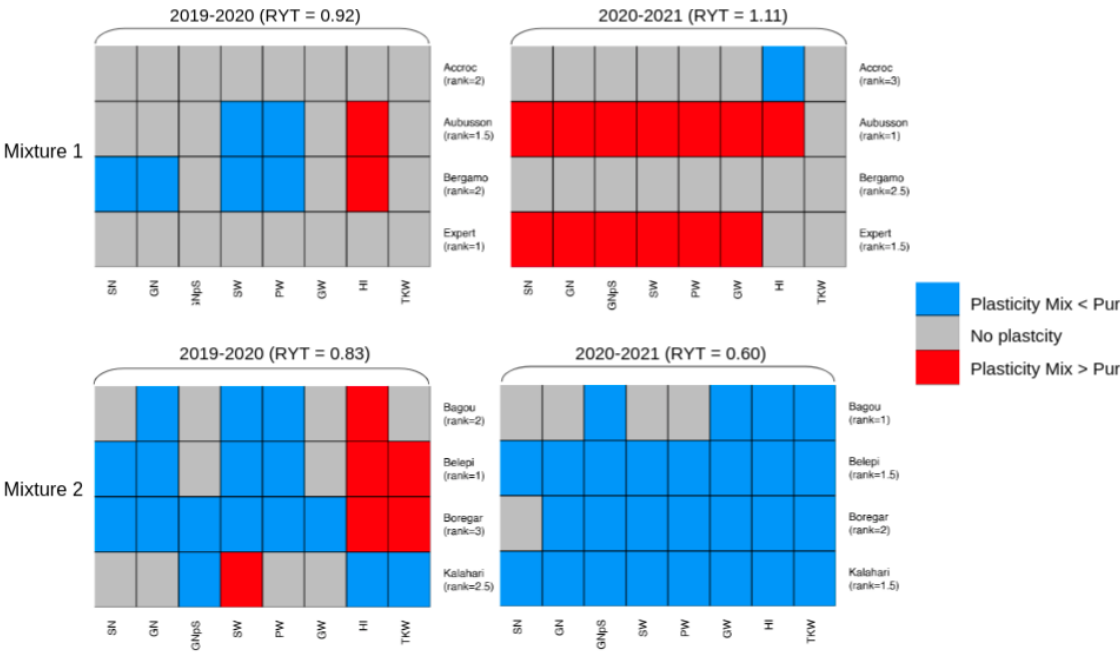


FIGURE 2.8 – Heatmap of within-genotype phenotypic plasticity in pure versus mixed stands for traits at harvest, in terms of mean trend, among cultivars of both mixtures for both seasons. Significant differences based on a bootstrap test are blue (respectively, red) if the mean in the mixed stand is lower (resp., higher) than in the pure stand, and gray otherwise. The relative yield total (RYT) is indicated per mixture and season, and dominance ranking is indicated per cultivar.

For Mixture 1 in 2020-2021, both dominating cultivars Aubusson and Expert had higher means in the mixture for yield components SN and GNpS compared to in pure stand, while the dominated Accroc and Bergamo showed no difference between stands for these traits. Both dominating genotypes took advantage of a lower competition for light in the mixed stand, notably Expert with a reduced tiller regression, and Aubusson displayed a higher HI. The dominated genotypes did not suffer too much from this competition compared to in pure stands. Overall, it resulted in an overyielding.

For Mixture 1 in 2019-2020 however, dominating Expert and dominated Accroc were not plastic between pure and mixed stand. Interestingly, Accroc displayed almost no within-genotype plasticity between pure and mixed stands for both seasons, while also being dominated. Moreover, dominated Bergamo suffered from the competition for light before flowering with a lower tiller peak ending in a lower SN in mixture. Although dominating Aubusson displayed a higher HI in the mixed stand, no difference occurred during grain filling for any genotype, hence leading overall to a moderate underyielding.

For Mixture 2 in 2019-2020, dominating Belepi had the same number of tillers at the peak but a much stronger regression in the mixed stand, similarly for the second most dominating genotype, Bagou. The most dominated genotype, Boregar, not only had a lower tiller peak in mixture, but also a stronger regression. Such strong regressions in the mixed stand may have been caused by the fourth genotype, Kalahari, which happens to be the tallest since before the heading stage. Yet, this did not help it particularly during grain filling as it had a lower TKW than in the pure stand. Overall, it resulted in a substantial underyielding. In contrast to the three other modalities, no genotype of Mixture 2 in 2020-2021 took advantage of being in a mixed stand, i.e., all four genotypes had lower means in the mixture for yield components SN, GNpS and TKW. Amplified further by a lower HI, this led to a massive underyielding.

Furthermore, within-genotype mean differences in pure versus mixed stand tended to be associated with between-genotype CV differences. For instance, for Mixture 2 in 2019-2020, cultivars Belepi and Boregar ended up with less spikes in mixtures than in pure stands, and their neighbors Bagou and Kalahari with as many spikes in mixed as in pure stands. Overall, it resulted in a homogenization of the mean spike number per plant among these cultivars and, as a consequence, a decrease in between-genotype CV. In contrast, within-genotype CV differences (Figure 2.S24) were not associated with

between-genotype differences in trait means. Indeed, the main trend of phenotypic convergence in mixed stands (except at harvest for Mixture 1 in 2020-2021) was observed in parallel to within-genotype CV decreases for traits at maturity in Mixture 1 in 2019-2020, increases in Mixture 2 in 2020-2021, and both in Mixture 2 in 2019-2020.

2.5 Discussion

Any individual plant encounters multiple and various heterogeneities all along its life cycle, whether from abiotic or biotic factors, starting with its closest plant neighbors. As a result of these interactions, plants are well-known to adjust their development, whether in an anticipatory or reactionary manner, to the peculiarities of their immediate surroundings, with potentially major consequences on their fitness (Sultan, 2003). In an agricultural setting, such a phenotypic plasticity is invoked when comparing the productivity of varietal mixtures assembled from cultivars initially selected in monocultures (Barot et al., 2017). The proportions of genotypes sown in a mixture may indeed differ between sowing and harvest, as well as the total yield of the mixture when compared to the mean of the monocultures. Yet, the links between the phenotypic plasticity between plants of the same genotype and the fitness increase of a genotype in addition to or in the detriment of the others, remain poorly studied.

2.5.1 An innovative experimental design

Many previous studies documented the discrepancy between genotype performances in pure versus mixed stands and aimed at deciphering the underlying mechanisms, but were limited in one way or another by their experimental design. In field experiments, it is indeed almost impossible to distinguish different cereal cultivars at the vegetative stages. It remains difficult after flowering, except with morphological cues such as height (Jennings and Aquino, 1968), spike aristation, or chaff color differences (Finckh and Mundt, 1992), that greatly restricts the choice of cultivars. Total yields of the micro-plot design, with mixing occurring within sowing ranks, hence are analyzed with empirical “trait-blind” models that, despite recent advances (Forst et al., 2019), cannot study the phenotypic plasticity of mixed genotypes between pure and mixed stands.

Alternatively, nursery designs allow the distinction of genotypes but introduce a systematic bias in plant-plant interaction as mixing only occurs between sowing ranks, and

they are furthermore restricted to binary or ternary mixtures (Song et al., 2009; Dahlin et al., 2020; Montazeaud et al., 2020). Besides, studies in pots allow analyses at the scale of individual plants, yet at the cost of being only partially representative of field conditions (Montazeaud et al., 2018; Fréville et al., 2019). Hence, by tracking the genotype of plants in mixed stands throughout growth until harvest, our new experimental design enabled us to measure phenotypic plasticity and canalization at both the within- and between-genotype scales. Moreover, monitoring tillering dynamics as well as assessing biomass allocation and all yield components under realistic field conditions provided us with unprecedented access to the determinants of yield.

2.5.2 Neither genotype productivities in pure stands nor height and earliness contrasts explained dominance ranking in mixtures

First of all, the genotypes we experimented with were all elite cultivars, hence with a yield potential expected to be similar, which was confirmed in the field trials (generally, no significant difference in pure stand yields between the genotypes belonging to the same mixture). Yet, dominance, i.e., genotypes ranking higher than the others in terms of yield, occurred in mixed stands, whether or not the mixed stands were underyielding or overyielding. This result confirms that mixture assembly cannot be based only on genotype productivities in pure stands (Dawson and Goldringer, 2012). Moreover, in the only exception corresponding to Mixture 2 in 2020-2021, not only the higher-yielding genotypes in pure stands were not necessarily dominant in the mixture, but all genotypes also produced less in the mixed stand compared to their pure stand, hence explaining the massive underyielding.

Second, we chose our cultivars based on contrasts of earliness and height at maturity, and the mixtures we assembled covered various combinations of these traits, e.g., a genotype taller than all others during the whole life cycle (such as Kalahari in Mixture 2), or a genotype earlier than the others for the first half of the cycle (such as Accroc and Aubusson in Mixture 1). Despite that, our results showed that contrasts of height at maturity or earliness were not associated with the dominance rankings in mixed stands, i.e., taller or early genotypes did not end up with a higher grain yield contrary to what could have been expected. As illustrated by the tallest genotype in Mixture 2 (Kalahari), its harvest index in 2019-2020 lower in the mixture compared to in the pure stand suggested an

over-investment in vegetative organs at the expense of reproductive ones. This behavior typical of a tragedy of the commons (Anten and Vermeulen, 2016) hence contributed to the underyielding of the mixed stand.

Overall, neither genotype productivities in pure stands nor height and earliness contrasts sufficed in explaining the dominance rankings in mixtures.

2.5.3 Impact of yield components in determining dominance rankings in mixture

Our results highlighted the importance of monitoring the yield components (life-history traits) and resource allocation per genotype in both pure and mixed stands, all along the growth cycle, in order to explain the relative yields and dominance rankings at harvest. Indeed, the relative yield total of each mixture was explained thanks to the comparison of the grain yield between genotypes in the mixture (dominance rankings), itself explained by the yield components, and thanks to the knowledge of phenotypic plasticity in terms of mean differences between pure and mixed stands. Even though grain filling during the post-flowering period was non-negligible, our results showed the preponderance of spike number in explaining yield itself but also relative yield totals. As spike number results from tillering dynamics, tracking them allowed us to identify which phases differed between pure and mixed stands, most notably tiller number at tillering cessation and tiller regression. Differences between genotypes for one or both of these variables were the main factors in determining dominance rankings in pure stands. Coupled with between-genotype phenotypic plasticity in terms of mean differences between pure and mixed stands, they became main factors in determining dominance rankings in mixtures.

2.5.4 Links between phenotypic plasticity, dominance ranking and relative yield total in mixture

In terms of dominance rankings, beyond the explanations based on yield components as discussed above, the results allowed us to test our initial hypotheses about phenotypic plasticity. At the within-genotype scale, we confirmed the initial hypothesis according to which the mean of certain life-history traits (most notably spike number) for the dominating genotypes would increase in mixed stands compared to pure ones, and decrease for dominated genotypes.

Moreover, significant changes of within-genotype variability were also detected between pure and mixed stands, and this variability was indeed reduced in mixtures for most dominating genotypes as initially hypothesized, even though it was not systematic (e.g., Bergamo in 2020-2021). For dominated genotypes, both cases of increase and decrease were observed, as initially suspected. Interestingly, the mixture with the largest underyielding (Mixture 2 in 2020-2021) was associated with an increase in within-genotype variability for most traits of most genotypes. Neither obvious experimental issue nor identified stress (disease, drought) occurred during the experiment for this mixture, hence a self-generated, unknown stress may have caused this for all genotypes in the mixture.

In terms of mean differences at the between-genotype scale, given the same yield potential of the genotypes in pure stand, the “selection effect” hypothesis according to which an overyielding of the mixed stand would be driven by the dominance of the most productive genotype in pure stands, could be neither confirmed nor overturned.

In terms of between-genotype variability differences however, our results displayed an interesting contrast, even though the observed trends were not all statistically significant given the small sample size. Contrary to our initial hypothesis, a higher variability between genotypes in mixtures was not systematically observed, rather the opposite. Moreover, the change in variability from pure to mixed stand was associated with the relative yield total : a decrease in CV with underyielding versus an increase with overyielding.

This phenotypic convergence in mixed stands, that would correspond to genetic canalization, was previously observed for barley cultivar mixtures and called “adaptive similarity” (Dahlin et al., 2020). It has also been reported for plant height and relative stretching rates, with smaller cultivars getting taller to avoid shading (Fiorucci and Fankhauser, 2017), as well as for root growth (Craine and Dybzinski, 2013). Here we observed this adaptive similarity for different traits including height at maturity for both mixtures (but especially for Mixture 1 in 2019-2020), but also for tiller number and some yield related traits. For Mixture 1 in 2019-2020, the fact that the tallest plants in the mixture elongate less than in monoculture, and that the shortest elongate more, can be interpreted as symptoms of shade avoidance (Franklin and Whitelam, 2005). As stated in (Dahlin et al., 2020), adaptive similarity corresponds to a reduction in niche differentiation, hence leading to a decrease in complementarity and facilitation, and an increase in competi-

tion. Besides these cases of phenotypic convergence, the only overyielding modality was also associated with phenotypic divergence for harvest variables. This hardly is a definite proof, but it suggests a hypothesis to be tested further, that phenotypic divergence, hence niche differentiation between genotypes, leads to overyielding in cultivar mixtures.

Furthermore, there could have been a link between the variability in pure stands and the reaction norm between pure and mixed stands. However, when looking at grain weight, no association was found between within-genotype variability in pure stands and the absolute value of the slope of the reaction norm between pure and mixed stands. Yet, such possible links remain to be more amply studied.

2.5.5 Perspectives and open questions

Overall, our study highlights the importance of phenotyping yield components between as well as within genotypes in mixtures. Still, many areas of improvement remain for future work. First of all, at the between-genotype level, future studies should aim at assessing genotype proportions of yield to determine which genotypes are dominant or dominated. Given the presence of mixture-season interaction, this should be done with multi-environment trials and envirotyping. Moreover, the importance of tillering dynamics in explaining dominance relationships calls for experimenting at several plant densities (Darwinkel, 1978).

At the within-genotype level, our results highlight the importance of phenotyping tillering dynamics, but it was the main time-consuming effort during the growth cycle. Indeed, although our experimental design has allowed us to acquire valuable data, it required significant human means. Furthermore, competition for light is well-known to have an impact not only on tillering in terms of light quality as mediated by the red/far-red ratio (Xie et al., 2016), but also on biomass production in terms of light quantity as mediated by the interception efficiency (Craine and Dybzinski, 2013). Phenotyping light interception of individual plants in a canopy, even though in a glasshouse, was recently demonstrated on maize, allowing the subsequent quantification of plant-scale radiation use efficiency (Cabrera-Bosquet et al., 2016). Applying such an approach on wheat, along with the development of an automated phenotyping of tillering dynamics, surely represents a worthy endeavor. Outdoor in the field, one could envision combining a yet-to-design genotype-aware precision seeder with high-throughput phenotyping along the

growth cycles thanks to unmanned aerial vehicles (Liu et al., 2016; Holman et al., 2016).

Furthermore, we focused our study on the competition for light, hence restricting the phenotyping to aerial plant architectures, ignoring below-ground organs. Similarly, the number of studied genotypes and mixtures were limited, restricting general conclusions about genotype performances in mixtures. Future studies should explore more the gradient of neighborhood heterogeneity, by using more contrasted cultivars in mixtures, e.g., by mixing elite cultivars with landraces as in the Wheatamix project (Dubs et al., 2018) and by using mixtures of different orders (binary, ternary quaternary, etc.). It would also be very informative to compare mixtures managed with and without fungicide in terms of dominance relationships between genotypes whose traits cover a gradient of both light competition and disease resistance (Finckh and Mundt, 1992).

In addition to improving the experimental design and phenotyping methods, exploring larger combinatorics of mixtures with more genotypes using process-based models of plant growth appears as a relevant strategy. This would particularly be the case of FSPMs as they explicitly represent each plant individually (Gaudio et al., 2019; Blanc et al., 2021).

2.6 Acknowledgments

The authors thank Didier Tropée and Gaël Vieceli for their valuable help and support with the field experiments, as well as T. Randrianarisoa, N. Vazeux-Blumental, H. Belcram, A. Postec, L. Malicet-Chebbah, B. Rouger, E. Forst, G. Van Frank, E. Blanc, A. Merbhène, M. Turbet-Delof, I. Goldringer, A. Hospital, M. Colas, F. Ammar, A. Sidik Meite, K. Ménard and N. Tinomme. The authors also thank T. Moittie (Asur Plant Breeding), M. Balduz (Lemaire Deffontaines), C. Duquet and M. Prevost (Limagrains Europe), C. Michellet (RAGT2n) and S. Caiveau (Syngenta France SAS) for providing the seeds. This work was supported by the doctoral school FIRE of the Learning Planet Institute and the BAP department from INRAE (PerfoMix project).

Litterature Cited

- M. A. Altieri. Agroecology : a new research and development paradigm for world agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 27(1/4) :37–46, 1989.
- S. Amiri and S. Zwanzig. An Improvement of the Nonparametric Bootstrap Test for the Comparison of the Coefficient of Variations. *Communications in Statistics - Simulation and Computation*, 39(9) :1726–1734, Sept. 2010. ISSN 0361-0918, 1532-4141. doi : 10.1080/03610918.2010.512693. URL <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/03610918.2010.512693>.
- N. P. Anten and P. J. Vermeulen. Tragedies and Crops : Understanding Natural Selection To Improve Cropping Systems. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(6) :429–439, June 2016. ISSN 01695347. doi : 10.1016/j.tree.2016.02.010. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534716000550>.
- S. Barot, V. Allard, A. Cantarel, J. Enjalbert, A. Gauffreteau, I. Goldringer, J.-C. Lata, X. Le Roux, A. Niboyet, and E. Porcher. Designing mixtures of varieties for multifunctional agriculture with the help of ecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37(2) :13, Apr. 2017. ISSN 1774-0746, 1773-0155. doi : 10.1007/s13593-017-0418-x. URL <http://link.springer.com/10.1007/s13593-017-0418-x>.
- E. Blanc, P. Barbillon, C. Fournier, C. Lecarpentier, C. Pradal, and J. Enjalbert. Functional–Structural Plant Modeling Highlights How Diversity in Leaf Dimensions and Tilling Capability Could Promote the Efficiency of Wheat Cultivar Mixtures. *Frontiers in Plant Science*, 12 :734056, Sept. 2021. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2021.734056. URL <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2021.734056/full>.
- J. Borg, L. Kiær, C. Lecarpentier, I. Goldringer, A. Gauffreteau, S. Saint-Jean, S. Barot, and J. Enjalbert. Unfolding the potential of wheat cultivar mixtures : A meta-analysis perspective and identification of knowledge gaps. *Field Crops Research*, 221 :298–313, May 2018. ISSN 03784290. doi : 10.1016/j.fcr.2017.09.006.
- D. Bourguet and T. Guillemaud. The Hidden and External Costs of Pesticide Use. In E. Lichtfouse, editor, *Sustainable Agriculture Reviews*, volume 19, pages 35–120. Springer International Publishing, Cham, 2016. ISBN 978-3-319-26776-0 978-3-319-26777-7. doi : 10.1007/978-3-319-26777-7_2. URL http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-26777-7_2. Series Title : Sustainable Agriculture Reviews.

-
- R. W. Brooker, A. E. Bennett, W. Cong, T. J. Daniell, T. S. George, P. D. Hallett, C. Hawes, P. P. M. Iannetta, H. G. Jones, A. J. Karley, L. Li, B. M. McKenzie, R. J. Pakeman, E. Paterson, C. Schöb, J. Shen, G. Squire, C. A. Watson, C. Zhang, F. Zhang, J. Zhang, and P. J. White. Improving intercropping : a synthesis of research in agronomy, plant physiology and ecology. *New Phytologist*, 206(1) :107–117, Apr. 2015. ISSN 0028-646X, 1469-8137. doi : 10.1111/nph.13132. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/nph.13132>.
- L. Cabrera-Bosquet, C. Fournier, N. Brichet, C. Welcker, B. Suard, and F. Tardieu. High-throughput estimation of incident light, light interception and radiation-use efficiency of thousands of plants in a phenotyping platform. *New Phytologist*, 212(1) :269–281, Oct. 2016. ISSN 0028-646X, 1469-8137. doi : 10.1111/nph.14027. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/nph.14027>.
- J. M. Craine and R. Dybzinski. Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Functional Ecology*, 27(4) :833–840, Aug. 2013. ISSN 02698463. doi : 10.1111/1365-2435.12081. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2435.12081>.
- I. Dahlin, L. P. Kiær, G. Bergkvist, M. Weih, and V. Ninkovic. Plasticity of barley in response to plant neighbors in cultivar mixtures. *Plant and Soil*, 447(1-2) :537–551, Feb. 2020. ISSN 0032-079X, 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-019-04406-1. URL <http://link.springer.com/10.1007/s11104-019-04406-1>.
- A. Darwinkel. Patterns of tillering and grain production of winter wheat at a wide range of plant densities. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 26(4) :383–398, Nov. 1978. ISSN 0028-2928. doi : 10.18174/njas.v26i4.17081. URL <https://library.wur.nl/ojs/index.php/njas/article/view/17081>.
- J. C. Dawson and I. Goldringer. Breeding for Genetically Diverse Populations : Variety Mixtures and Evolutionary Populations. In E. T. Lammerts van Bueren and J. R. Myers, editors, *Organic Crop Breeding*, pages 77–98. Wiley, 1 edition, Jan. 2012. ISBN 978-0-470-95858-2 978-1-119-94593-2. doi : 10.1002/9781119945932.ch5. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9781119945932.ch5>.
- C. de Vallavieille-Pope. Management of disease resistance diversity of cultivars of a species in single fields : controlling epidemics. *Comptes Rendus Biologies*, 327(7) : 611–620, July 2004. ISSN 16310691. doi : 10.1016/j.crv.2003.11.014. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1631069104001234>.

-
- F. Dubs, X. Le Roux, V. Allard, B. Andrieu, S. Barot, A. Cantarel, C. d. Vallavielle-Pope, A. Gauffreteau, I. Goldringer, C. Montagnier, T. Pommier, E. Porcher, S. Saint-Jean, J. Borg, S. Bourdet-Massein, D. Carmignac, A. Duclouet, E. Forst, N. Galic, L. Gerard, M. Hugoni, A. Hure, A. Larue, J.-C. Lata, C. Lecarpentier, M. Leconte, E. L. Saux, I. L. Viol, P. L'hote, P. Lusley, M. Mouchet, A. Niboyet, R. Perronne, E. Pichot, S. Pin, S. Salmon, D. Tropée, A. Vergnes, T. Vidal, and J. Enjalbert. *An experimental design to test the effect of wheat variety mixtures on biodiversity and ecosystem services*. July 2018. URL <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01843564>.
- R. E. Evenson and D. Gollin. Assessing the Impact of the Green Revolution, 1960 to 2000. *Science*, 300(5620) :758–762, May 2003. ISSN 0036-8075, 1095-9203. doi : 10.1126/science.1078710. URL <https://www.science.org/doi/10.1126/science.1078710>.
- M. R. Finckh and C. C. Mundt. Stripe Rust, Yield, and Plant Competition in Wheat Cultivar Mixtures. *Phytopathology*, 82(9) :905, 1992. ISSN 0031949X. doi : 10.1094/Phyto-82-905. URL http://www.apsnet.org/publications/phytopathology/backissues/Documents/1992Abstracts/Phyto82_905.htm.
- A.-S. Fiorucci and C. Fankhauser. Plant Strategies for Enhancing Access to Sunlight. *Current Biology*, 27(17) :R931–R940, Sept. 2017. ISSN 09609822. doi : 10.1016/j.cub.2017.05.085. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0960982217306930>.
- T. Flatt. The Evolutionary Genetics of Canalization. *The Quarterly Review of Biology*, 80(3) :287–316, Sept. 2005. ISSN 0033-5770, 1539-7718. doi : 10.1086/432265. URL <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/432265>.
- J. A. Fordyce. The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity. *Journal of Experimental Biology*, 209(12) :2377–2383, June 2006. ISSN 1477-9145, 0022-0949. doi : 10.1242/jeb.02271. URL <https://journals.biologists.com/jeb/article/209/12/2377/9395/The-evolutionary-consequences-of-ecological>.
- A. Forsman. Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and species. *Heredity*, 115(4) :276–284, Oct. 2015. ISSN 0018-067X, 1365-2540. doi : 10.1038/hdy.2014.92. URL <http://www.nature.com/articles/hdy201492>.
- E. Forst. *Développement de méthodes d'estimation de l'aptitude au mélange pour la prédiction des performances et la sélection de mélanges variétaux chez le blé tendre et co-conception d'idéotypes de mélanges adaptés à l'agriculture biologique*. PhD thesis, Paris-Saclay, Gif-sur-Yvette, Mar. 2018.

-
- E. Forst, J. Enjalbert, V. Allard, C. Ambroise, I. Krissaane, T. Mary-Huard, S. Robin, and I. Goldringer. A generalized statistical framework to assess mixing ability from incomplete mixing designs using binary or higher order variety mixtures and application to wheat. *Field Crops Research*, 242 :107571, Oct. 2019. ISSN 03784290. doi : 10.1016/j.fcr.2019.107571. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0378429018311675>.
- V. Foucteau, P. Brabant, H. Monod, O. David, and I. Goldringer. Correction models for intergenotypic competition in winter wheat. *Agronomie*, 20(8) :943–953, Dec. 2000. ISSN 0249-5627, 1297-9643. doi : 10.1051/agro:2000170. URL <http://www.edpsciences.org/10.1051/agro:2000170>.
- K. A. Franklin and G. C. Whitelam. Phytochromes and Shade-avoidance Responses in Plants. *Annals of Botany*, 96(2) :169–175, Aug. 2005. ISSN 1095-8290, 0305-7364. doi : 10.1093/aob/mci165. URL <http://academic.oup.com/aob/article/96/2/169/299143/Phytochromes-and-Shadeavoidance-Responses-in>.
- H. Fréville, P. Roumet, N. O. Rode, A. Rocher, M. Latreille, M. Muller, and J. David. Preferential helping to relatives : A potential mechanism responsible for lower yield of crop variety mixtures? *Evolutionary Applications*, 12(9) :1837–1849, Oct. 2019. ISSN 1752-4571, 1752-4571. doi : 10.1111/eva.12842. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/eva.12842>.
- N. Gaudio, A. J. Escobar-Gutiérrez, P. Casadebaig, J. B. Evers, F. Gérard, G. Louarn, N. Colbach, S. Munz, M. Launay, H. Marrou, R. Barillot, P. Hinsinger, J.-E. Bergez, D. Combes, J.-L. Durand, E. Frak, L. Pagès, C. Pradal, S. Saint-Jean, W. Van Der Werf, and E. Justes. Current knowledge and future research opportunities for modeling annual crop mixtures. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 39(2) :20, Apr. 2019. ISSN 1774-0746, 1773-0155. doi : 10.1007/s13593-019-0562-6. URL <http://link.springer.com/10.1007/s13593-019-0562-6>.
- M. Gawinowski, J. Enjalbert, P.-H. Cournède, and T. Flutre. Contrasted phenotypic plasticities of life-history traits in interacting plants : case of pure vs mixed stands of wheat. preprint, bioRxiv, Oct. 2022. URL <http://biorxiv.org/lookup/doi/10.1101/2022.10.27.514050>.
- S. Gliessman. *Agroecology : The Ecology of Sustainable Food Systems*. CRC Press, 2014.
- J. B. Grace and D. Tilman, editors. *Perspectives on plant competition*. Academic Press, San Diego, 1990. ISBN 978-0-12-294452-9.

-
- J. Guntrip and R. M. Sibly. Phenotypic plasticity, genotype-by-environment interaction and the analysis of generalism and specialization in *Callosobruchus maculatus*. *Heredity*, 81(2) :198–204, Aug. 1998. ISSN 0018-067X, 1365-2540. doi : 10.1046/j.1365-2540.1998.00354.x.
- B. Hallgrímsson, R. M. Green, D. C. Katz, J. L. Fish, F. P. Bernier, C. C. Roseman, N. M. Young, J. M. Cheverud, and R. S. Marcucio. The developmental-genetics of canalization. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 88 :67–79, Apr. 2019. ISSN 10849521. doi : 10.1016/j.semcdb.2018.05.019. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1084952117302872>.
- R. Heller. Discussion of “Multiple Testing for Exploratory Research” by J. J. Goeman and A. Solari. *Statistical Science*, 26(4), Nov. 2011. ISSN 0883-4237. doi : 10.1214/11-STS356A.
- F. H. Holman, A. B. Riche, A. Michalski, M. Castle, M. J. Wooster, and M. J. Hawkesford. High Throughput Field Phenotyping of Wheat Plant Height and Growth Rate in Field Plot Trials Using UAV Based Remote Sensing. *Remote Sensing*, 8(12), 2016. doi : 10.3390/rs8121031. URL <https://www.mdpi.com/2072-4292/8/12/1031>.
- T. Hothorn, F. Bretz, and P. Westfall. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, 50(3) :346–363, 2008.
- M. Jenkins. Prospects for Biodiversity. *Science*, 302(5648) :1175–1177, Nov. 2003. ISSN 0036-8075, 1095-9203. doi : 10.1126/science.1088666. URL <https://www.science.org/doi/10.1126/science.1088666>.
- P. R. Jennings and R. C. Aquino. STUDIES ON COMPETITION IN RICE. III. THE MECHANISM OF COMPETITION AMONG PHENOTYPES. *Evolution*, 22(3) :529–542, Sept. 1968. ISSN 00143820. doi : 10.1111/j.1558-5646.1968.tb03990.x. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1558-5646.1968.tb03990.x>.
- E. Justes, L. Bedoussac, C. Dordas, E. Frak, G. Louarn, S. Boudsocq, E.-P. Journet, A. Lithourgidis, C. Pankou, C. Zhang, G. Carlsson, E. S. Jensen, C. Watson, and L. Li. THE 4 C APPROACH AS A WAY TO UNDERSTAND SPECIES INTERACTIONS DETERMINING INTERCROPPING PRODUCTIVITY. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, 2021. ISSN 2095-7505. doi : 10.15302/J-FASE-2021414. URL <https://journal.hep.com.cn/fase/EN/10.15302/J-FASE-2021414>.

-
- H. Lieng, C. Richardt, and N. A. Dodgson. Random Discrete Colour Sampling, 2012. URL <http://diglib.eg.org/handle/10.2312/COMPAESTH.COMPAESTH12.081-087>.
- T. Liu, W. Wu, W. Chen, C. Sun, X. Zhu, and W. Guo. Automated image-processing for counting seedlings in a wheat field. *Precision Agriculture*, 392(406), 2016. doi : 10.1007/s11119-015-9425-6. URL <https://doi.org/10.1007/s11119-015-9425-6>.
- M. Loreau. Biodiversity and Ecosystem Functioning : Current Knowledge and Future Challenges. *Science*, 294(5543) :804–808, Oct. 2001. ISSN 00368075, 10959203. doi : 10.1126/science.1064088. URL <https://www.sciencemag.org/lookup/doi/10.1126/science.1064088>.
- G. Montazeaud, C. Violle, H. Fréville, D. Luquet, N. Ahmadi, B. Courtois, I. Bouhaba, and F. Fort. Crop mixtures : does niche complementarity hold for belowground resources ? An experimental test using rice genotypic pairs. *Plant and Soil*, 424(1-2) :187–202, Mar. 2018. ISSN 0032-079X, 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-017-3496-2. URL <http://link.springer.com/10.1007/s11104-017-3496-2>.
- G. Montazeaud, C. Violle, P. Roumet, A. Rocher, M. Ecartot, F. Compan, G. Maillet, F. Fort, and H. Fréville. Multifaceted functional diversity for multifaceted crop yield : Towards ecological assembly rules for varietal mixtures. *Journal of Applied Ecology*, 57(11) : 2285–2295, Nov. 2020. ISSN 0021-8901, 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.13735. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2664.13735>.
- C. Mundt. Performance of wheat cultivars and cultivar mixtures in the presence of *Cephalosporium* stripe. *Crop Protection*, 21(2) :93–99, Mar. 2002. ISSN 02612194. doi : 10.1016/S0261-2194(01)00067-9. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0261219401000679>.
- H. P. Piepho. A simple procedure for yield component analysis. *Euphytica*, 84(1) :43–48, Feb. 1995. ISSN 0014-2336, 1573-5060. doi : 10.1007/BF01677555. URL <https://link.springer.com/10.1007/BF01677555>.
- H.-P. Piepho. An Algorithm for a Letter-Based Representation of All-Pairwise Comparisons. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 13(2) :456–466, June 2004. ISSN 1061-8600, 1537-2715. doi : 10.1198/1061860043515. URL <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1198/1061860043515>.

-
- M. Pigliucci and K. Preston. Phenotypic integration : studying the ecology and evolution of complex phenotypes. *Ecology Letters*, 6(3) :265–272, Mar. 2003. ISSN 1461-023X, 1461-0248. doi : 10.1046/j.1461-0248.2003.00428.x. URL <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1461-0248.2003.00428.x>.
- R. Péliissier, L. Buendia, A. Brousse, C. Temple, E. Ballini, F. Fort, C. Violle, and J.-B. Morel. Plant neighbour-modulated susceptibility to pathogens in intraspecific mixtures. *Journal of Experimental Botany*, 72(18) :6570–6580, Sept. 2021. ISSN 0022-0957, 1460-2431. doi : 10.1093/jxb/erab277. URL <https://academic.oup.com/jxb/article/72/18/6570/6298513>.
- E. Reekie and F. Bazzaz. *Reproductive Allocation in Plants*. Elsevier Science, 2011. ISBN 978-0-08-045433-7. URL <http://www.totalboox.com/book/id-879441384717483270>. OCLC : 968085321.
- E. R. Reiss and L. E. Drinkwater. Cultivar mixtures : a meta-analysis of the effect of intraspecific diversity on crop yield. *Ecological Applications*, 28(1) :62–77, Jan. 2018. ISSN 1051-0761, 1939-5582. doi : 10.1002/eap.1629. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/eap.1629>.
- K. J. Rothman. No adjustments are needed for multiple comparisons. *Epidemiology (Cambridge, Mass.)*, 1(1) :43–46, Jan. 1990. ISSN 1044-3983.
- V. O. Sadras and G. A. Slafer. Environmental modulation of yield components in cereals : Heritabilities reveal a hierarchy of phenotypic plasticities. *Field Crops Research*, 127 :215–224, Feb. 2012. ISSN 03784290. doi : 10.1016/j.fcr.2011.11.014. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0378429011003807>.
- J. Schmitt. REACTION NORMS OF MORPHOLOGICAL AND LIFE-HISTORY TRAITS TO LIGHT AVAILABILITY IN IMPATIENS CAPENSIS. *Evolution*, 47(6) :1654–1668, Dec. 1993. ISSN 0014-3820, 1558-5646. doi : 10.1111/j.1558-5646.1993.tb01258.x. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1558-5646.1993.tb01258.x>.
- L. Song, F. Li, X. Fan, Y. Xiong, W. Wang, X. Wu, and N. Turner. Soil water availability and plant competition affect the yield of spring wheat. *European Journal of Agronomy*, 31(1) :51–60, July 2009. ISSN 11610301. doi : 10.1016/j.eja.2009.03.003. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1161030109000264>.

-
- S. E. Sultan. Phenotypic plasticity in plants : a case study in ecological development. *Evolution and Development*, 5(1) :25–33, Jan. 2003. ISSN 1520-541X, 1525-142X. doi : 10.1046/j.1525-142X.2003.03005.x. URL <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1525-142X.2003.03005.x>.
- O. Therond, M. Duru, J. Roger-Estrade, and G. Richard. A new analytical framework of farming system and agriculture model diversities. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37(3), June 2017. ISSN 1774-0746, 1773-0155. doi : 10.1007/s13593-017-0429-7. URL <http://link.springer.com/10.1007/s13593-017-0429-7>.
- R. L. Thompson, L. Lassaletta, P. K. Patra, C. Wilson, K. C. Wells, A. Gressent, E. N. Koffi, M. P. Chipperfield, W. Winiwarter, E. A. Davidson, H. Tian, and J. G. Canadell. Acceleration of global N₂O emissions seen from two decades of atmospheric inversion. *Nature Climate Change*, 9(12) :993–998, Dec. 2019. ISSN 1758-678X, 1758-6798. doi : 10.1038/s41558-019-0613-7. URL <http://www.nature.com/articles/s41558-019-0613-7>.
- G. Touzy, R. Rincent, M. Bogard, S. Lafarge, P. Dubreuil, A. Mini, J.-C. Deswarte, K. Beauchêne, J. Le Gouis, and S. Praud. Using environmental clustering to identify specific drought tolerance QTLs in bread wheat (*T. aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 132(10) :2859–2880, Oct. 2019. ISSN 0040-5752, 1432-2242. doi : 10.1007/s00122-019-03393-2. URL <http://link.springer.com/10.1007/s00122-019-03393-2>.
- A. Weigelt and P. Jolliffe. Indices of plant competition : *Competition indices*. *Journal of Ecology*, 91(5) :707–720, Oct. 2003. ISSN 00220477. doi : 10.1046/j.1365-2745.2003.00805.x. URL <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-2745.2003.00805.x>.
- J. Weiner. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(4) :207–215, Jan. 2004. ISSN 14338319. doi : 10.1078/1433-8319-00083. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1433831904700773>.
- J. Weiner, Y.-L. Du, C. Zhang, X.-L. Qin, and F.-M. Li. Evolutionary agroecology : individual fitness and population yield in wheat (*Triticum aestivum*). *Ecology*, 98(9) : 2261–2266, Sept. 2017. ISSN 00129658. doi : 10.1002/ecy.1934. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/ecy.1934>.
- H. Wickham. *ggplot2 : Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York, 2009. ISBN 978-0-387-98140-6. URL <http://ggplot2.org>.

M. S. Wolfe. The Current Status and Prospects of Multiline Cultivars and Variety Mixtures for Disease Resistance. *Annual Review of Phytopathology*, 23(1) :251–273, Sept. 1985. ISSN 0066-4286, 1545-2107. doi : 10.1146/annurev.py.23.090185.001343. URL <https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.py.23.090185.001343>.

Q. Xie, S. Mayes, and D. L. Sparkes. Optimizing tiller production and survival for grain yield improvement in a bread wheat × spelt mapping population. *Annals of Botany*, 117(1) :51–66, Jan. 2016. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcv147. URL <https://academic.oup.com/aob/article-lookup/doi/10.1093/aob/mcv147>.

2.7 Supplementary Information

Mixture	Cultivar	Maintainer (year, country)	Heading (DOY)	Final height (cm)	Awns
Mixture 1	Accroc	RAGT (2010, FR)	128.4	87.02	Yes
	Aubusson	Limagrain (2001, FR)	129.9	87.03	No
	Bergamo	RAGT (2012, FR)	145.3	92.17	No
	Expert	Syngenta (2007, FR)	144.1	90.93	No
Mixture 2	Bagou	Asur Plant Breeding (2007, FR)	136.7	82.97	No
	Belepi	Lemaire Deffontaines (2013, FR)	138.1	100.93	No
	Boregar	RAGT (2008, FR)	140.7	84.08	Yes
	Kalahari	Limagrain (2010, DE)	141.9	115.19	No

TABLE 2.S1 – Composition of both mixtures, as well as heading date (since January 1) and height at maturity of the cultivars (source : BreedWheat project).

Mixture	Cultivar	Sowing	2019-2020		2020-2021	
			Rep1	Rep2	Rep 1	Rep 2
Mixture 1	Acc	67	48	42	58	38
	Aub	66	40	43	43	37
	Ber	65	37	40	36	31
	Exp	66	35	42	38	28
Mixture 2	Bag	67	41	38	58	35
	Bel	66	37	34	52	38
	Bor	65	36	44	57	36
	Kal	66	34	45	69	40

TABLE 2.S2 – Number of plants for each mixture at sowing and at harvest for each replicate in 2019-2020 and 2020-2021.

Model	Term	Degrees of freedom	F-value	P-value
stand * year * geno	(Intercept)	1	5755.289	0
stand * year * geno	stand	1	4.931	0.03
stand * year * geno	year	1	78.736	0
stand * year * geno	geno	7	11.091	0
stand * year * geno	stand :year	1	0.063	0.8
stand * year * geno	stand :geno	7	7.286	0
stand * year * geno	year :geno	7	5.132	0
stand * year * geno	stand :year :geno	7	3.745	0
year * stand * geno	(Intercept)	1	5755.289	0
year * stand * geno	year	1	58.63	0
year * stand * geno	stand	1	25.037	0
year * stand * geno	geno	7	11.091	0
year * stand * geno	year :stand	1	0.063	0.8
year * stand * geno	year :geno	7	2.899	0.01
year * stand * geno	stand :geno	7	9.519	0
year * stand * geno	year :stand :geno	7	3.745	0
geno * year * stand	(Intercept)	1	5755.289	0
geno * year * stand	geno	7	11.193	0
geno * year * stand	year	1	59.376	0
geno * year * stand	stand	1	23.577	0
geno * year * stand	geno :year	7	2.895	0.01
geno * year * stand	geno :stand	7	9.531	0
geno * year * stand	year :stand	1	0.004	0.95
geno * year * stand	geno :year :stand	7	3.745	0
geno * stand * year	(Intercept)	1	5755.289	0
geno * stand * year	geno	7	11.193	0
geno * stand * year	stand	1	4.564	0.03
geno * stand * year	year	1	78.389	0
geno * stand * year	geno :stand	7	7.294	0
geno * stand * year	geno :year	7	5.133	0
geno * stand * year	stand :year	1	0.004	0.95
geno * stand * year	geno :stand :year	7	3.745	0

TABLE 2.S3 – ANOVA tables with sequential tests of plant grain weight regressed on the “genotype”, “stand”, “year” factors and their interactions, with heteroscedastic error variance per year.

Mixture	Season	Cultivar	Tukey test letters		Dominance rank in mixed stands	Dominance status in mixed stands
			pure	mixed		
Mixture 1	2019-2020	Accroc	a	b	2	dominated
		Aubusson	a	ab	1.5	dominating
		Bergamo	a	b	2	dominated
		Expert	a	a	1	dominating
	2020-2021	Accroc	a	c	3	dominated
		Aubusson	a	a	1	dominating
		Bergamo	a	bc	2.5	dominated
		Expert	a	ab	1.5	dominating
Mixture 2	2019-2020	Bagou	a	b	2	dominating
		Belepi	a	a	1	dominating
		Boregar	a	c	3	dominated
		Kalahari	a	bc	2.5	dominated
	2020-2021	Bagou	b	a	1	dominating
		Belepi	a	a	1	dominating
		Boregar	b	b	2	dominated
		Kalahari	ab	ab	1.5	dominated

TABLE 2.S4 – Table with Tukey classes and matching dominance ranks for each genotypes over the two growing seasons

Year	Factor	DF	Sum Sq	Mean Sq	F-value	P-value
2019-2020	CV pure	1	0.33	0.33	0.40	0.55
	Residuals	6	4.90	0.82	NA	NA
2020-2021	CV pure	1	6.80	6.80	1.90	0.22
	Residuals	6	21.49	3.58	NA	NA

TABLE 2.S6 – ANOVA table for a linear regression model testing for an association between the absolute slope of the reaction norm for grain weight and the CV in pure stand for each year.

Mixture	Year	RYT	Cultivar	Partial RYT	Rank	Pur < Mix	Pur > Mix	
Mix1	2019-2020	0.92	Accroc	0.85	2			
			Aubusson	0.94	1.5	HI, RE	SW,PW	
			Bergamo	0.88	2	HI, RE	PW,SN,GN,SW	
	Expert	1.09	1					
	2020-2021	1.11	Accroc	0.89	3			HI,RE
			Aubusson	1.32	1	GW,HI,PW,SN,GN,GNpS,SW,RE		
Bergamo			1.01	2.5				
Expert	1.39	1.5	GW,PW,SN,GN,GNpS,SW,RE					
Mix2	2019-2020	0.83	Bagou	0.84	2	HI, RE	PW,GN,SW	
			Belepi	0.99	1	HI, TKW, RE	PW,SN,GN,SW	
			Boregar	0.67	3	HI,TKW,RE	GW,PW,SN,GN,GNpS,SW	
	Kalahari	0.84	2.5	SW	HI,GNpS,TKW,RE			
	2020-2021	0.6	Bagou	0.82	1			GW,HI,GNpS,TKW,RE
			Belepi	0.48	1.5		GW,HI,PW,SN,GN,GNpS,SW,TKW,RE	
Boregar			0.61	2		GW,HI,PW,GN,GNpS,SW,TKW,RE		
Kalahari	0.52	1.5		GW,HI,PW,SN,GN,GNpS,SW,TKW,RE				

TABLE 2.S8 – Summary of within-genotype mean equality tests for harvest variables over 2019-2020 and 2021 with mixture overyielding and dominance ranks

Mixture	Year	RYT	Cultivar	Partial RYT	Rank	Pur < Mix	Pur > Mix
Mix1	2019	0.92	Accroc	0.85	2		SW
			Aubusson Bergamo Expert	0.94 0.88 1.09	1.5 2 1		
	2020	1.11	Accroc Aubusson Bergamo Expert	0.89 1.32 1.01 1.39	3 1 2.5 1.5		
Mix2	2019	0.83	Bagou Belepi Boregar Kalahari	0.84 0.99 0.67 0.84	2 1 3 2.5	HI,TKW,RE	GW,PW,SN,GN SN,RE
			2020	0.6	Bagou Belepi Boregar Kalahari	0.82 0.48 0.61 0.52	

TABLE 2.S9 – Summary of within-genotype CV equality tests for harvest variables over 2019-2020 and 2021 with mixture overyielding and dominance ranks

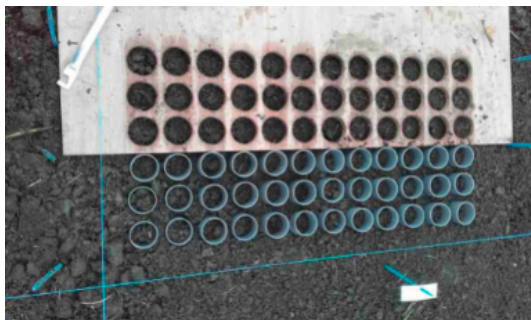
C	Ber	Aub	Acc	Ber	Exp	Acc	Aub	Exp	Aub	Ber	Ber	Exp	22
D	Exp	Exp	Acc	Aub	Aub	Exp	Ber	Acc	Exp	Aub	Acc	Exp	21
E	Acc	Aub	Exp	Exp	Ber	Acc	Aub	Aub	Ber	Aub	Exp	Ber	20
F	Exp	Acc	Ber	Aub	Aub	Exp	Acc	Ber	Exp	Acc	Aub	Acc	19
G	Acc	Acc	Aub	Exp	Acc	Ber	Exp	Aub	Acc	Exp	Ber	Exp	18
H	Exp	Ber	Ber	Aub	Aub	Acc	Exp	Ber	Acc	Exp	Acc	Aub	17
A	Aub	Acc	Exp	Acc	Ber	Exp	Aub	Acc	Aub	Acc	Ber	Exp	16
B	Ber	Acc	Acc	Exp	Ber	Acc	Aub	Exp	Ber	Acc	Aub	Ber	15
C	Aub	Exp	Ber	Aub	Aub	Ber	Ber	Aub	Aub	Ber	Aub	Exp	14
D	Ber	Aub	Exp	Acc	Exp	Aub	Ber	Ber	Exp	Exp	Acc	Ber	13
E	Acc	Acc	Exp	Acc	Ber	Acc	Acc	Aub	Aub	Acc	Aub	Exp	12
F	Exp	Aub	Ber	Aub	Aub	Exp	Ber	Acc	Exp	Exp	Acc	Ber	11
G	Ber	Acc	Acc	Acc	Exp	Acc	Aub	Acc	Ber	Aub	Ber	Exp	10
H	Exp	Acc	Ber	Aub	Ber	Exp	Ber	Aub	Aub	Acc	Ber	Ber	9
A	Aub	Exp	Exp	Acc	Acc	Exp	Aub	Exp	Acc	Ber	Aub	Exp	8
B	Ber	Ber	Aub	Ber	Aub	Ber	Acc	Acc	Exp	Aub	Acc	Ber	7
C	Acc	Acc	Exp	Acc	Acc	Exp	Ber	Exp	Ber	Ber	Acc	Aub	6
D	Ber	Exp	Ber	Aub	Exp	Aub	Aub	Acc	Aub	Ber	Ber	Exp	5
E	Aub	Acc	Aub	Aub	Ber	Acc	Ber	Acc	Exp	Acc	Aub	Exp	4
F	Acc	Ber	Exp	Acc	Exp	Aub	Acc	Ber	Exp	Aub	Ber	Exp	3
G	Exp	Aub	Aub	Acc	Aub	Ber	Exp	Aub	Acc	Exp	Acc	Ber	2
H	Acc	Exp	Ber	Aub	Exp	Aub	Acc	Ber	Aub	Ber	Ber	Exp	1
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	

A) Mixture 1

C	Bel	Bag	Bel	Bag	Bag	Bor	Bag	Bor	Kal	Bel	Bor	Bor	22
D	Bor	Bel	Kal	Bor	Bel	Bel	Kal	Kal	Bel	Bag	Bor	Kal	21
E	Bag	Bor	Bel	Bag	Kal	Kal	Bor	Bag	Kal	Kal	Bel	Bel	20
F	Bel	Kal	Bel	Kal	Bor	Bag	Kal	Kal	Bel	Bor	Kal	Bag	19
G	Bag	Bag	Bel	Kal	Bor	Kal	Bag	Bor	Bag	Kal	Bel	Bor	18
H	Kal	Kal	Bor	Bag	Bag	Bag	Bel	Kal	Bag	Bor	Bag	Kal	17
A	Bor	Bag	Kal	Bel	Bor	Kal	Bor	Bag	Kal	Bel	Bel	Bag	16
B	Bel	Bel	Bor	Bor	Bag	Bel	Kal	Bel	Bor	Bag	Bag	Bel	15
C	Bel	Kal	Bel	Bor	Kal	Bel	Bor	Bor	Bel	Bel	Bor	Bor	14
D	Bor	Bag	Kal	Bag	Bor	Bel	Bag	Bel	Bag	Kal	Bel	Bel	13
E	Bag	Kal	Bor	Bel	Kal	Bag	Bor	Bag	Kal	Kal	Bel	Bag	12
F	Bel	Kal	Bel	Bor	Bag	Bor	Bel	Kal	Bag	Bag	Bel	Bor	11
G	Bag	Bor	Kal	Bor	Bor	Bel	Bel	Kal	Bel	Bor	Bor	Bag	10
H	Bor	Bel	Bor	Bel	Bag	Kal	Bel	Bag	Bor	Kal	Kal	Bag	9
A	Bel	Bag	Kal	Bag	Bel	Kal	Bor	Kal	Bor	Bel	Bag	Kal	8
B	Bor	Bor	Bag	Bor	Kal	Bor	Bag	Bag	Bel	Bel	Bor	Bel	7
C	Kal	Bor	Kal	Bel	Bag	Bor	Kal	Bel	Bor	Bag	Bag	Kal	6
D	Bag	Bel	Bag	Bor	Kal	Bel	Bor	Kal	Bor	Bag	Kal	Bel	5
E	Bor	Kal	Bel	Bag	Bel	Kal	Bel	Kal	Bel	Kal	Kal	Bor	4
F	Kal	Bag	Bor	Kal	Bor	Bel	Bag	Bag	Bag	Bor	Bag	Bag	3
G	Kal	Bel	Kal	Bag	Bor	Kal	Bag	Bel	Bor	Bag	Bel	Bag	2
H	Bag	Bor	Bel	Kal	Bel	Kal	Bag	Kal	Bor	Bag	Kal	Bor	1
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	

B) Mixture 2

FIGURE 2.S1 – Spatial distribution of cultivars in “nano-plots” for each mixture for both years.

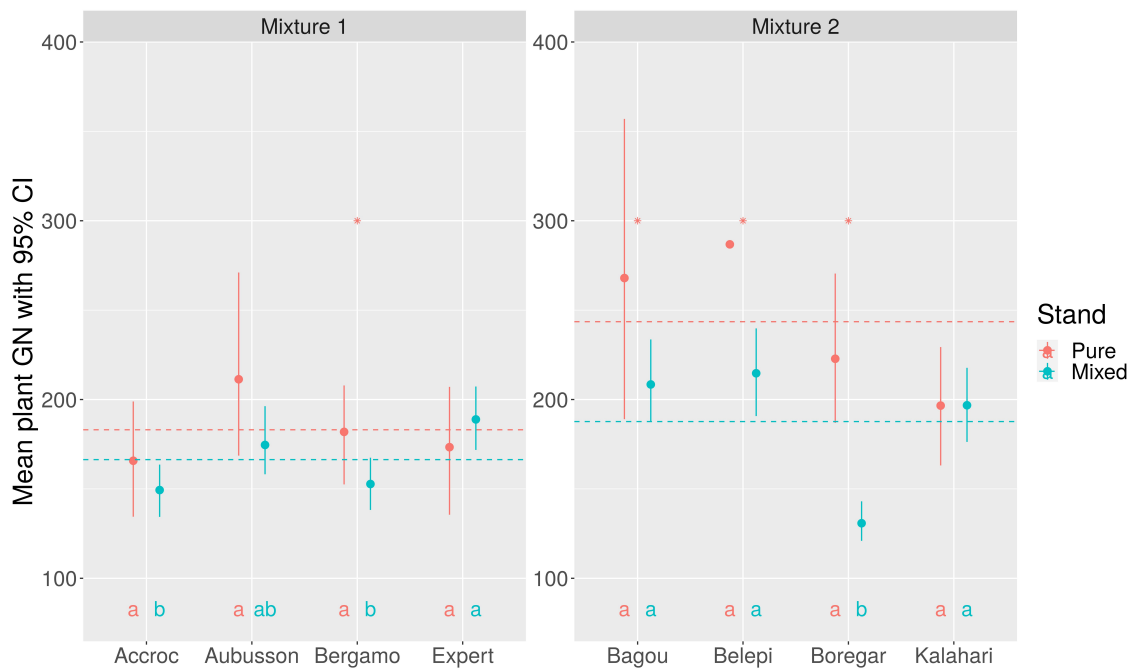


A) At sowing

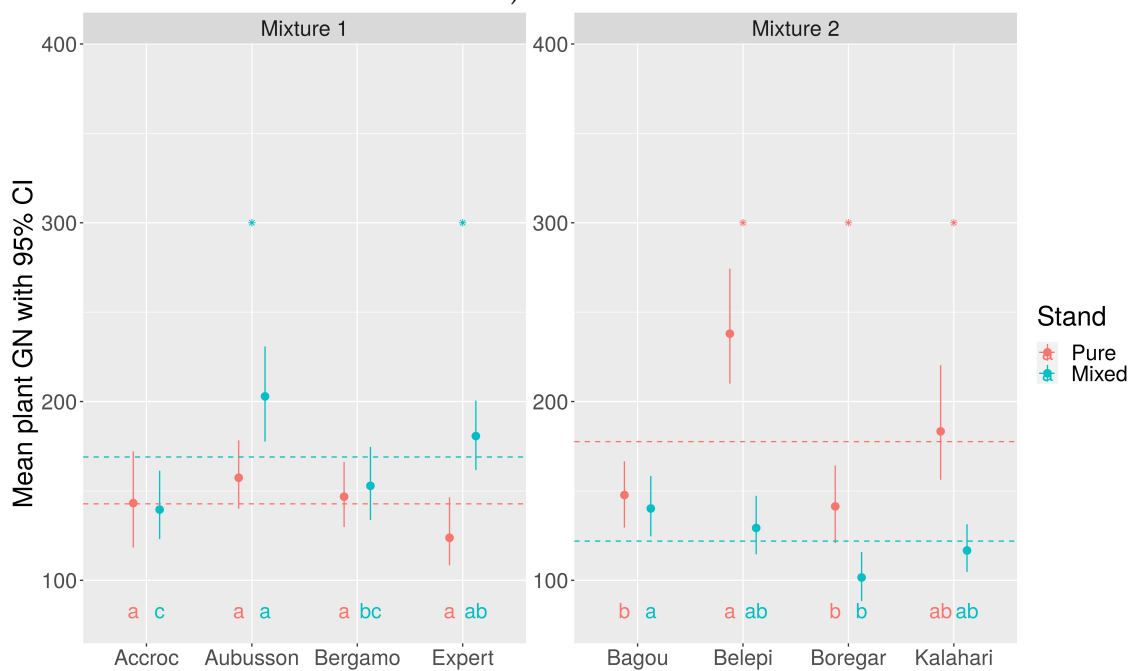


B) After emergence

FIGURE 2.S2 – Images of “nano-plots” of mixtures with PVC rings in 2019-2020.



A) 2019-2020



B) 2020-2021

FIGURE 2.S3 – Mean grain number per plant and year for each genotype in pure and mixed stands. Dashed lines represent overall means per stand (pure versus mixed). Bars represent 95% confidence intervals obtained by bootstrap. A star at the top of the plot indicates a significant difference in mean grain number in pure versus mixed stand. Letters at the bottom of the plot correspond to the output of a Tukey rank test assessing differences between genotypes, separately for pure and mixed stands.

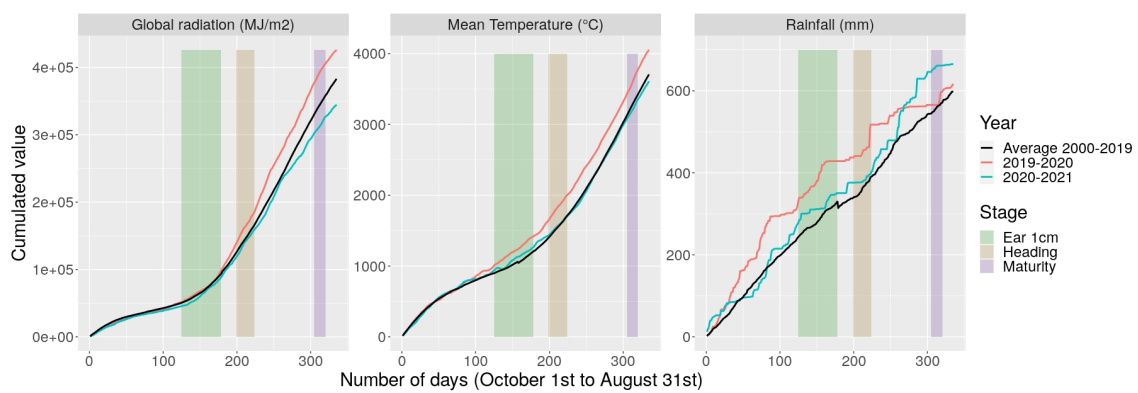
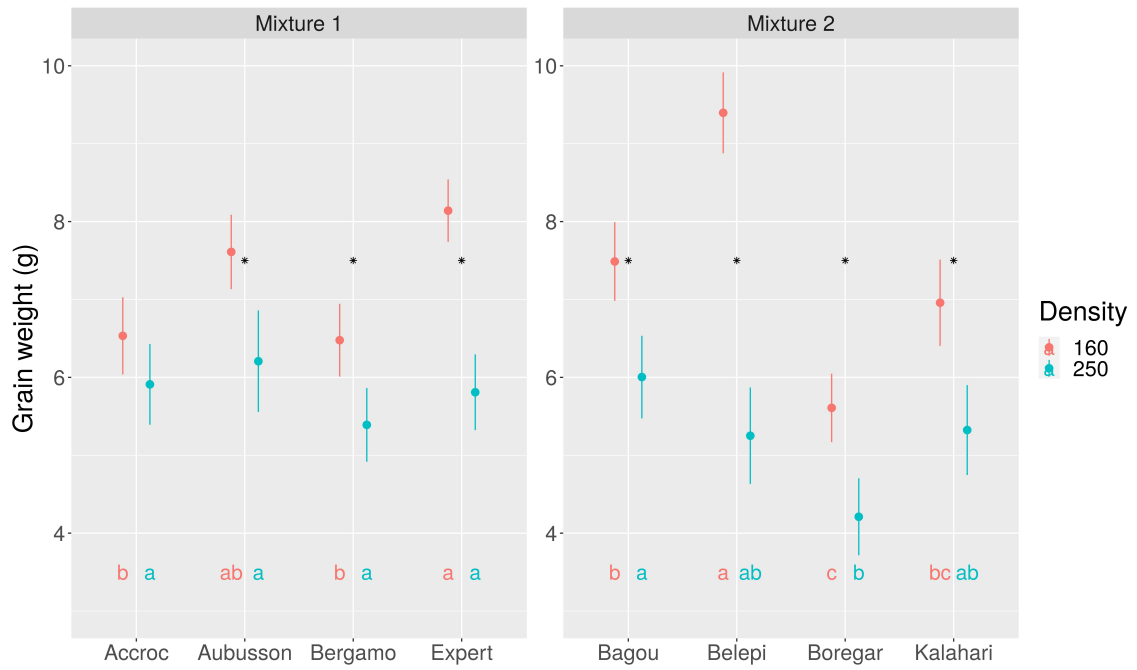
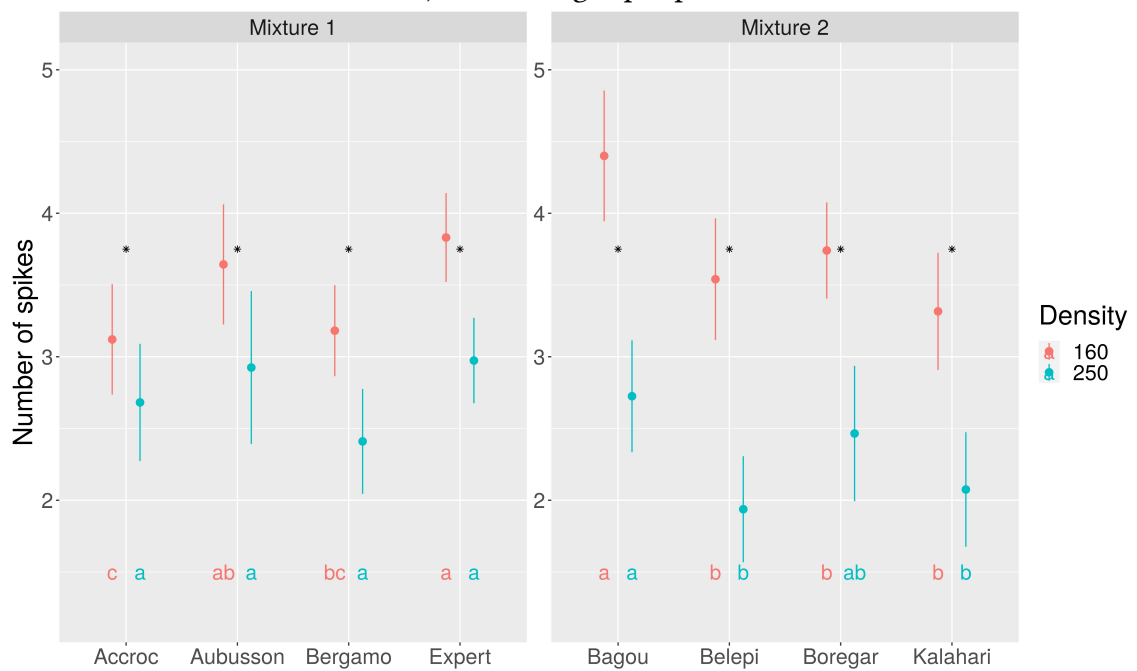


FIGURE 2.S4 – Cumulative daily global radiation, mean temperature and rainfall for both seasons, in comparison with their respective average from 2000 to 2019. The stages “ear 1cm”, “heading” and “maturity” correspond respectively to BBCH30, BBCH55 and BBCH92.

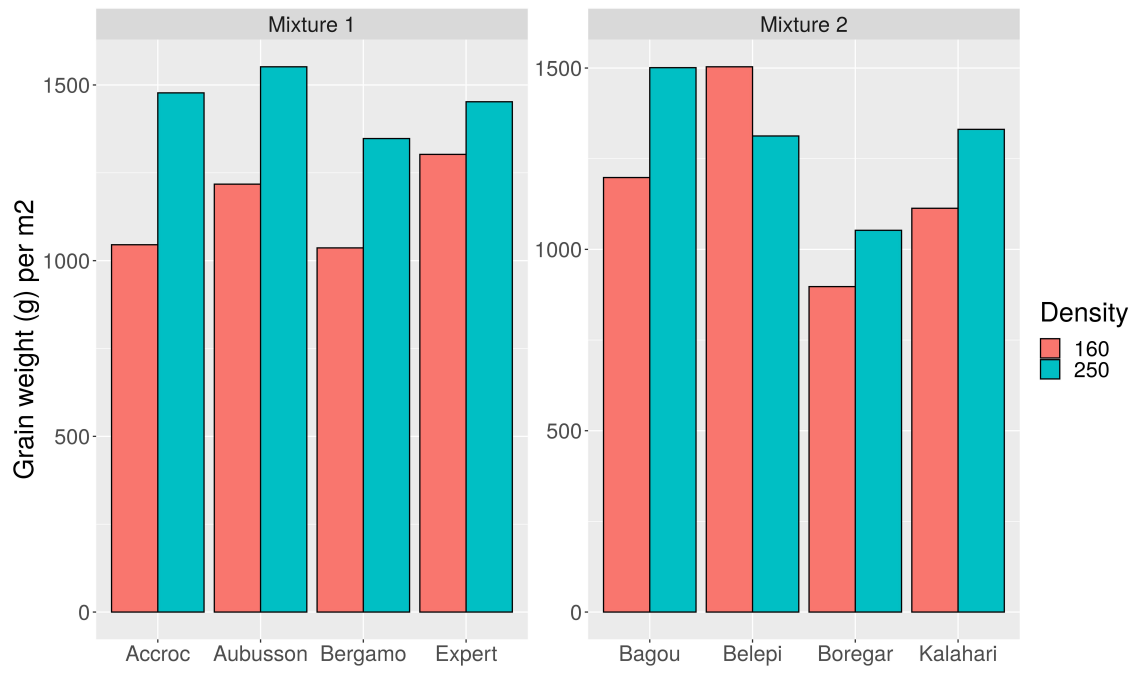


A) Grain weight per plant

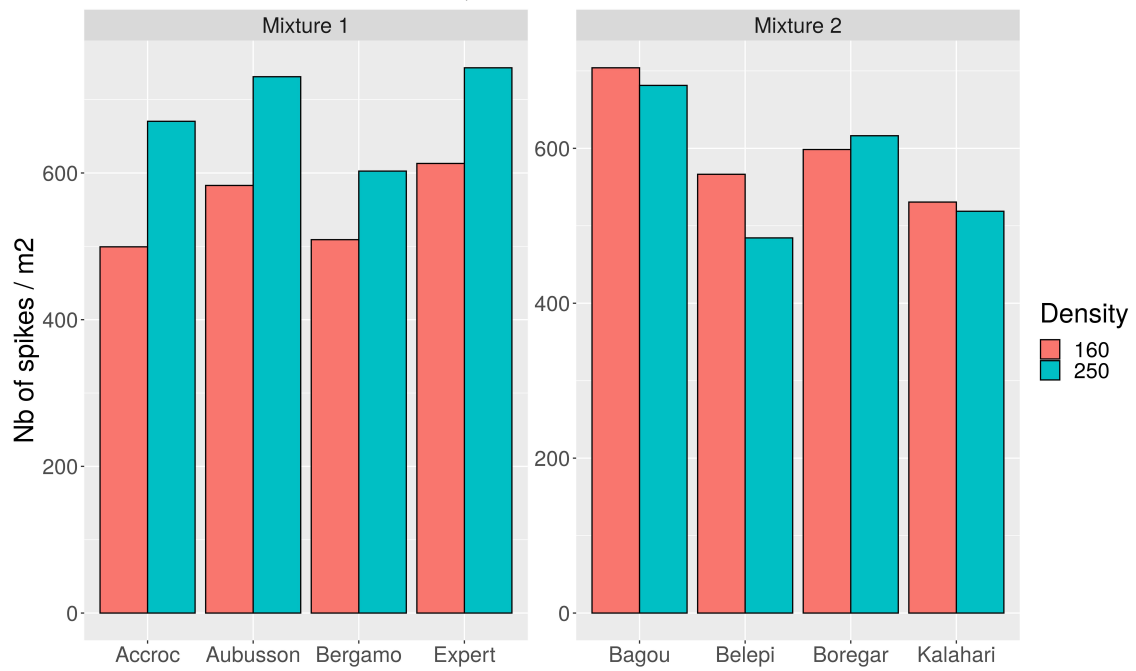


B) Number of spikes per plant

FIGURE 2.S5 – Mean differences for variables measured at harvest for both mixtures at densities 160 and 250 seeds.m⁻² in 2019-2020. Bars represent 95% confidence intervals around means. Letters indicate Tukey classes that rank genotypes separately in pure and mixed stands.



A) Number of tillers



B) Grain weight

FIGURE 2.S6 – Mean value for variables measured at harvest for both mixtures at densities 160 and 250 seeds.m⁻² in 2019-2020.

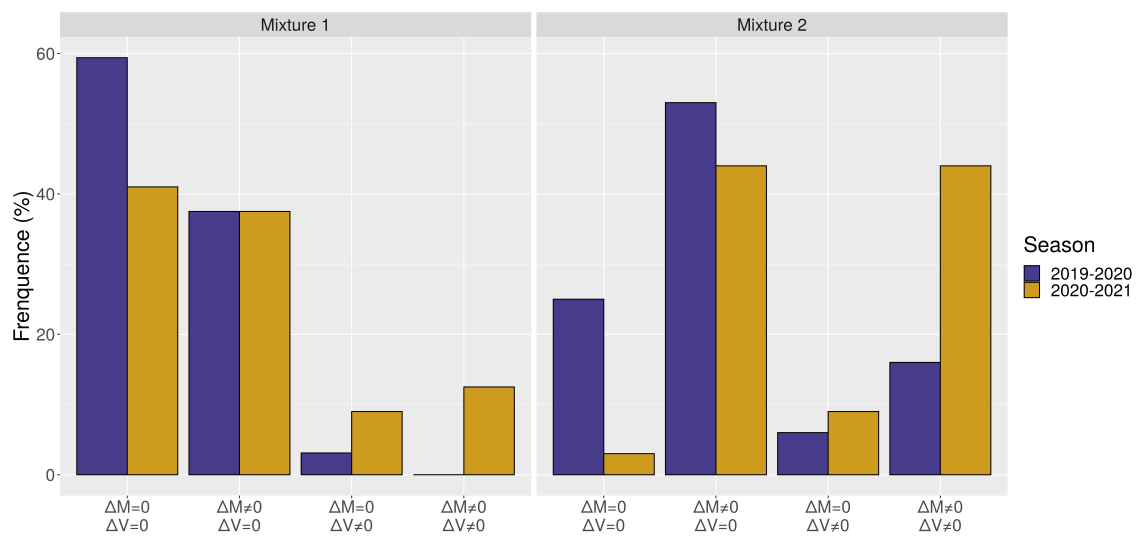
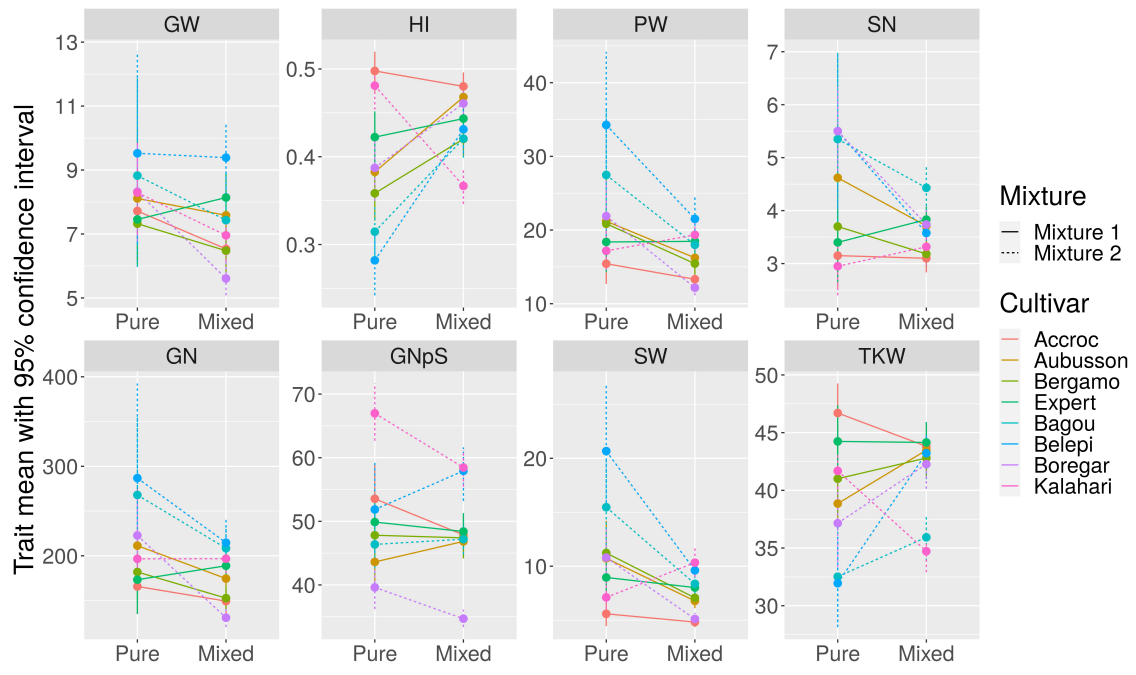
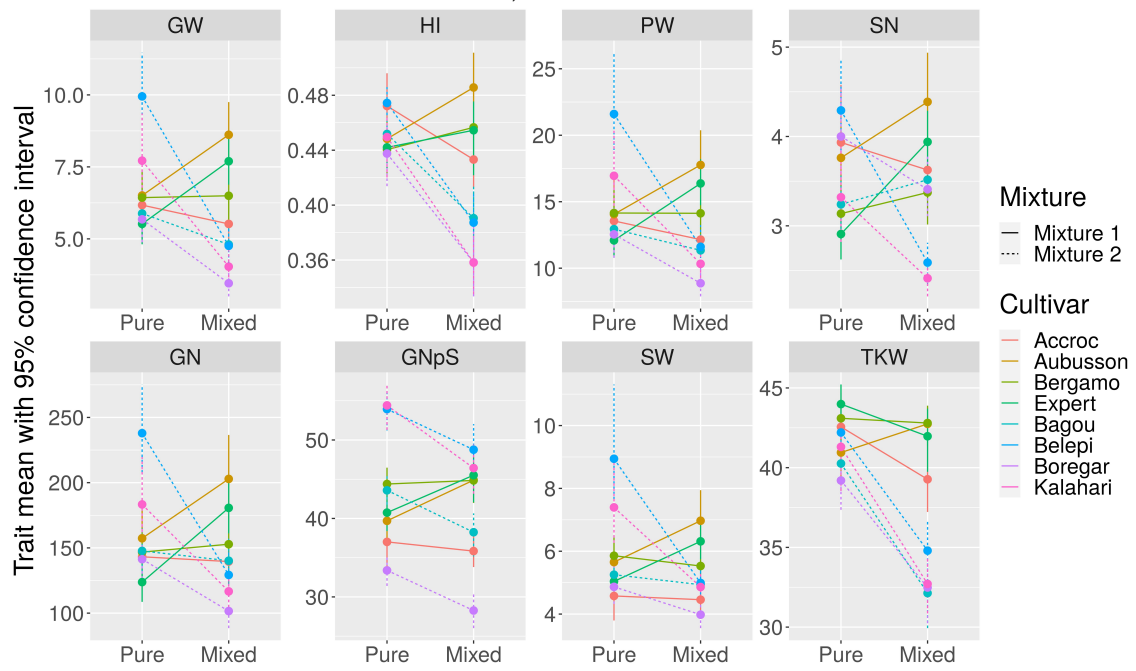


FIGURE 2.S7 – Distributions of results from mean and CV equality tests between pure and mixed stands at the within-genotype scale for all traits at harvest, genotypes and seasons. Test results are classified according to four theoretical categories based on mean equality ($\Delta M = 0$) or inequality ($\Delta M \neq 0$), and CV equality ($\Delta V = 0$) or inequality ($\Delta V \neq 0$).



A) 2019-2020



B) 2020-2021

FIGURE 2.S8 – Reaction norms for mean values of all genotypes for different traits at harvest. Bars represent 95% confidence intervals.

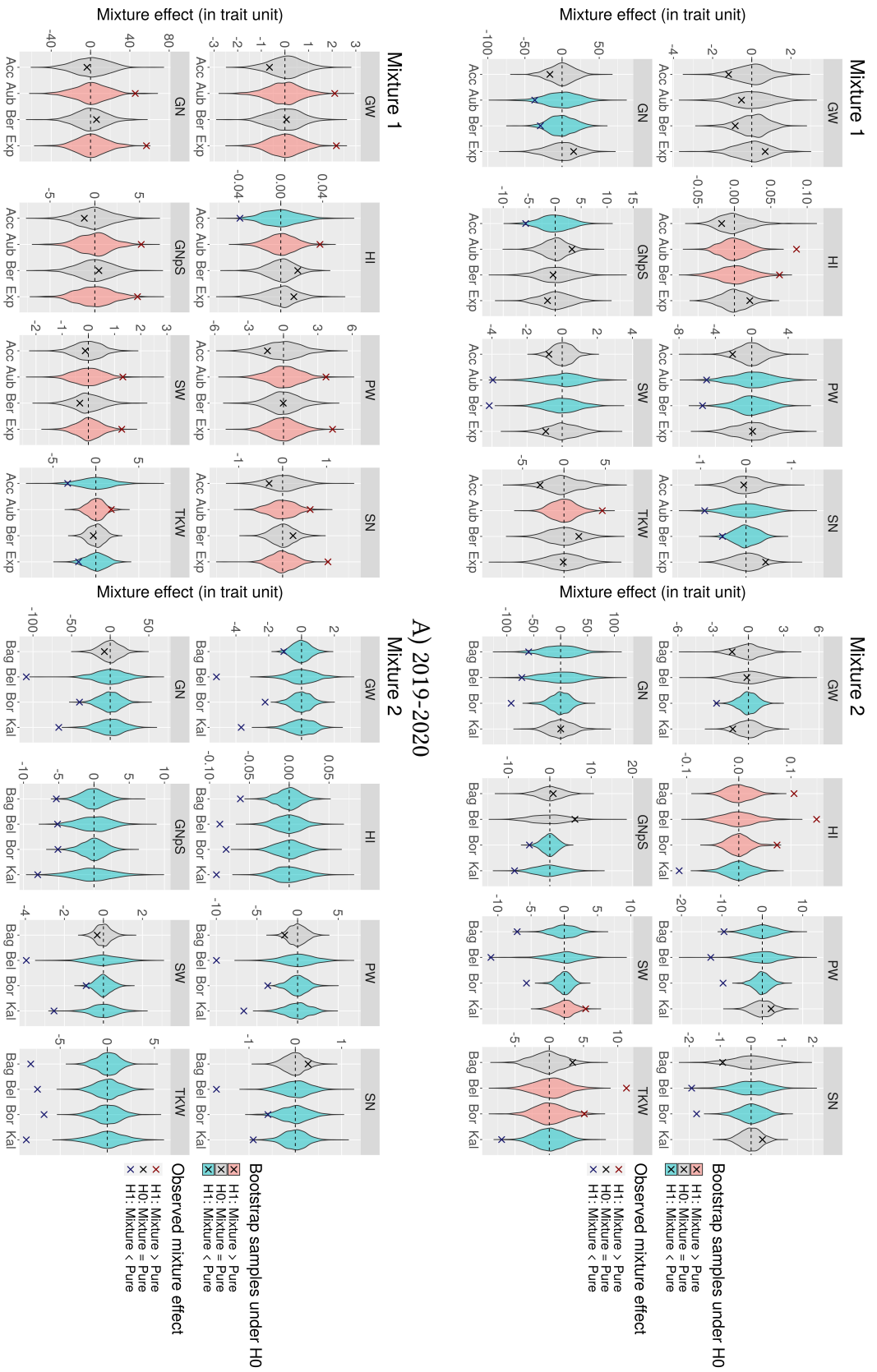


FIGURE 2.S9 – Results of mean equality tests by bootstraps on traits at harvest for different cultivars between plants grown in pure vs mixed stands.

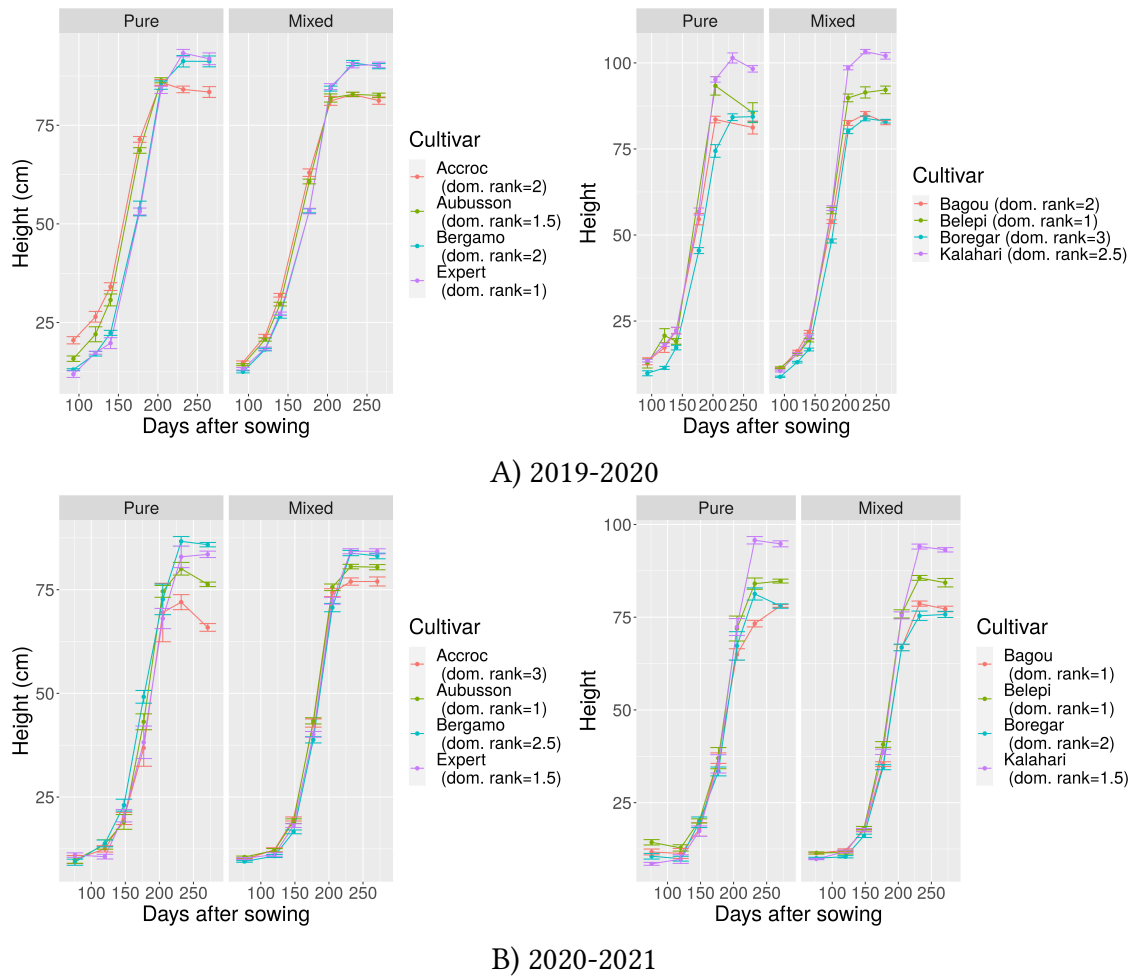
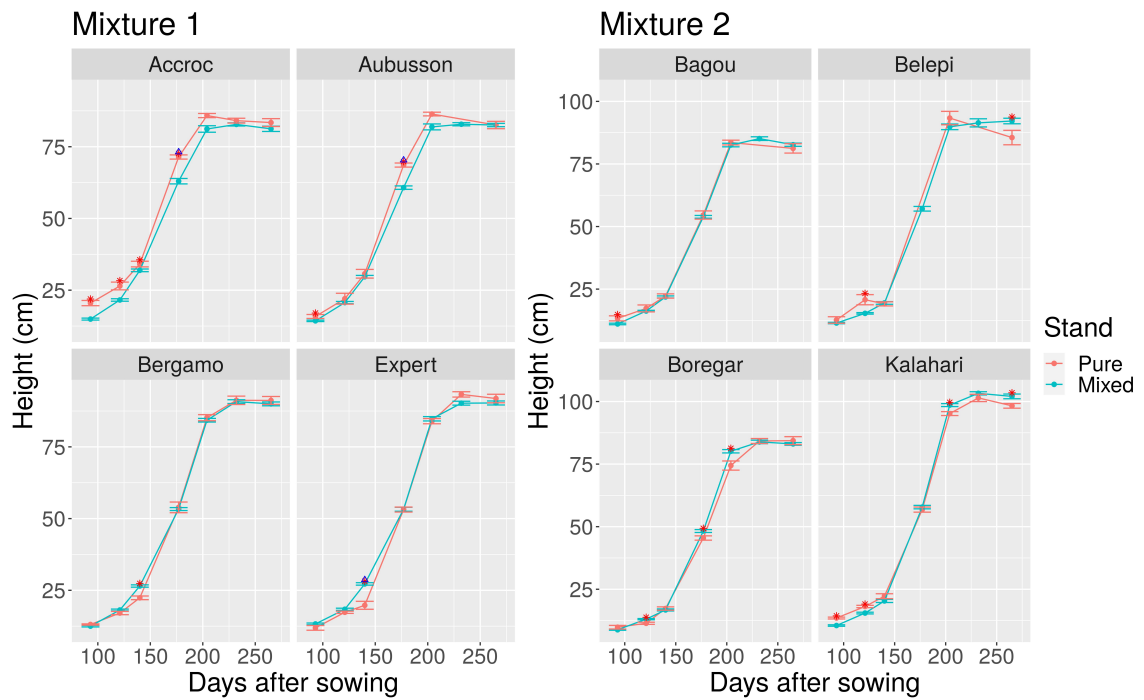
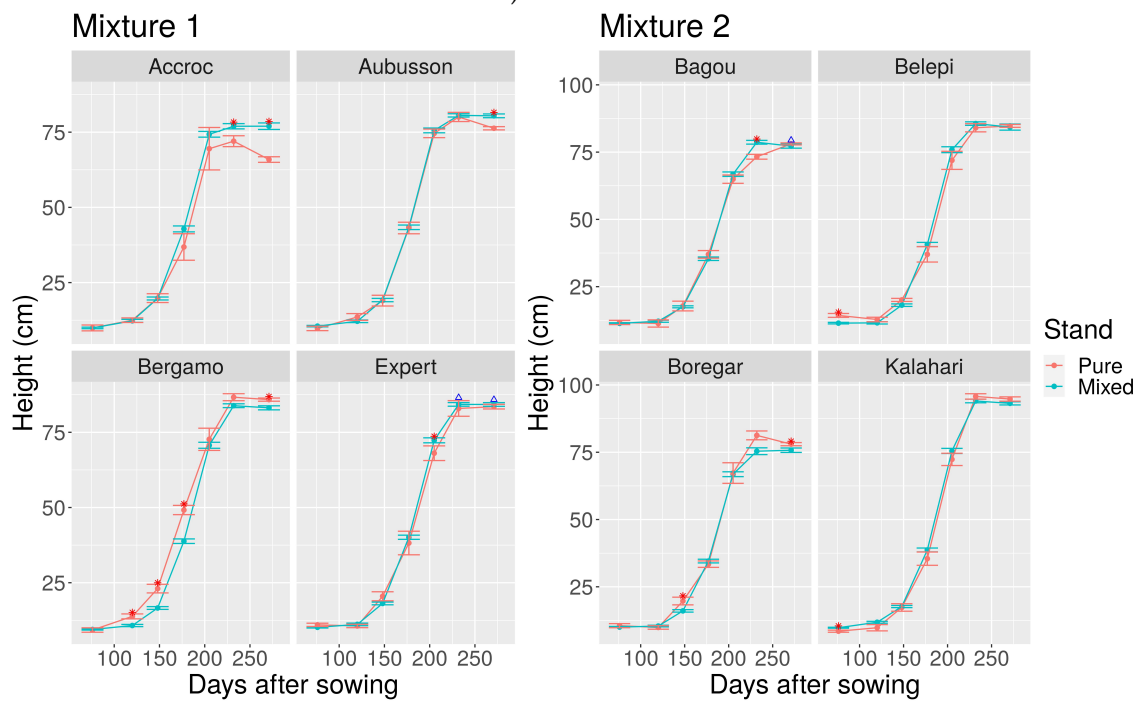


FIGURE 2.S10 – Mean plant height throughout growth for each genotype in pure and mixed stands. Error bars correspond to standard errors.

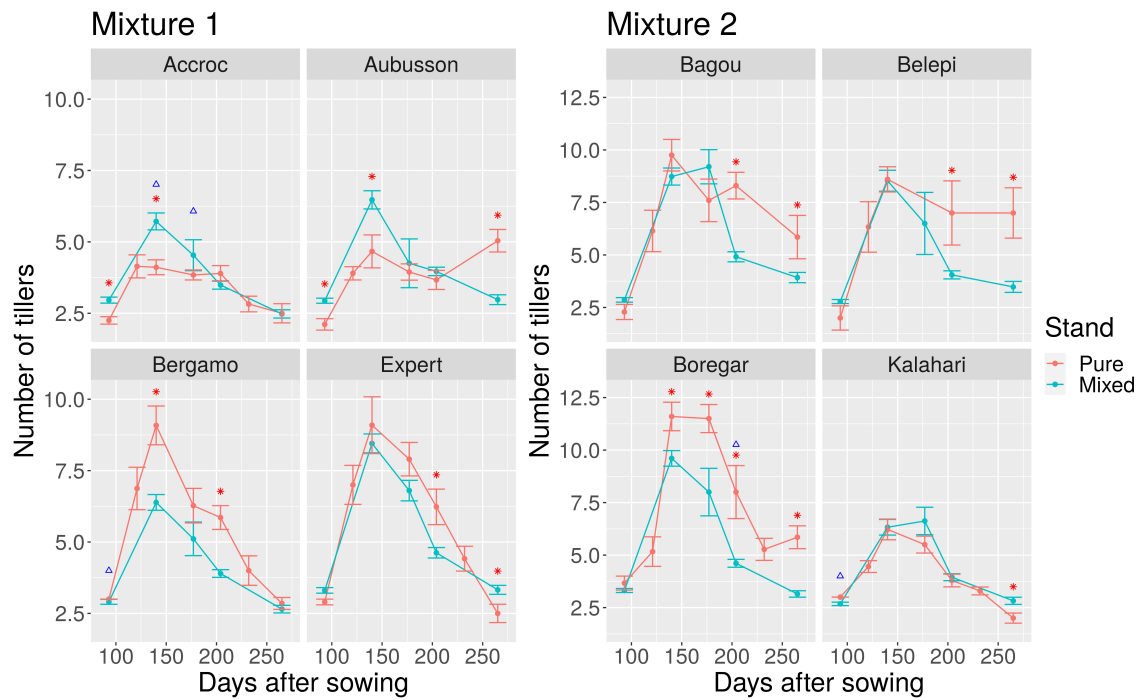


A) 2019-2020

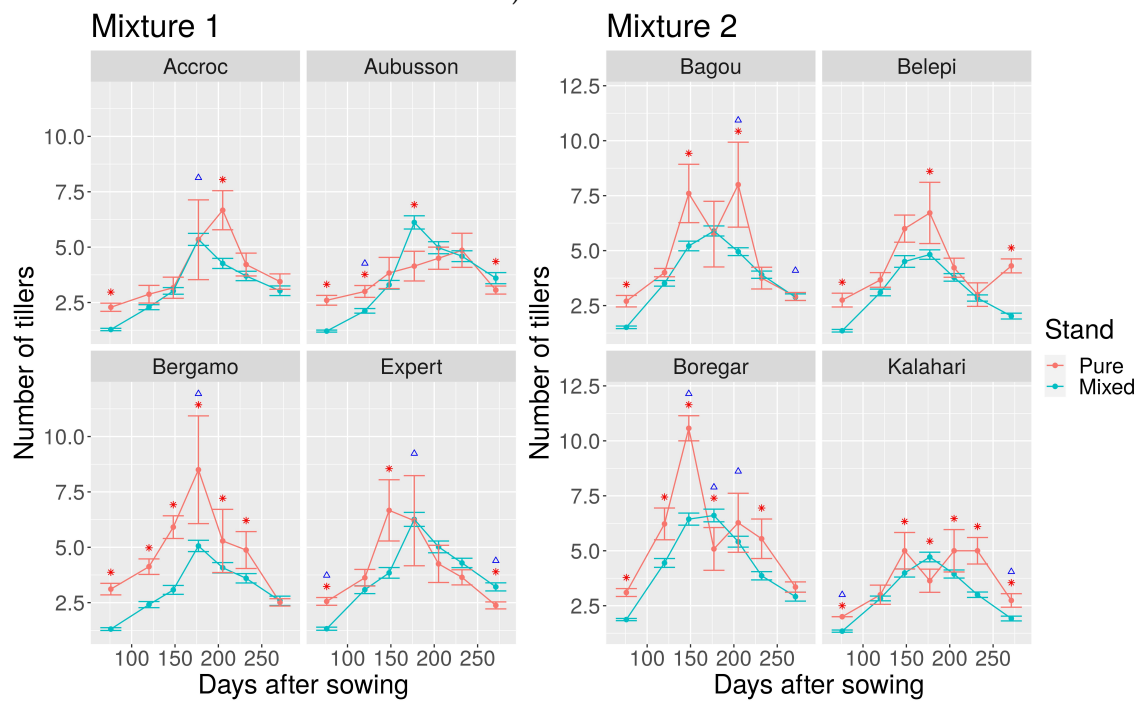


B) 2020-2021

FIGURE 2.S11 – Mean plant height at different dates in pure and mixed stands for each cultivar for both years. Error bars correspond to standard errors. Symbols indicate significant differences between pure and mixed stands : a circle for differences in mean and a triangle for differences in CV.

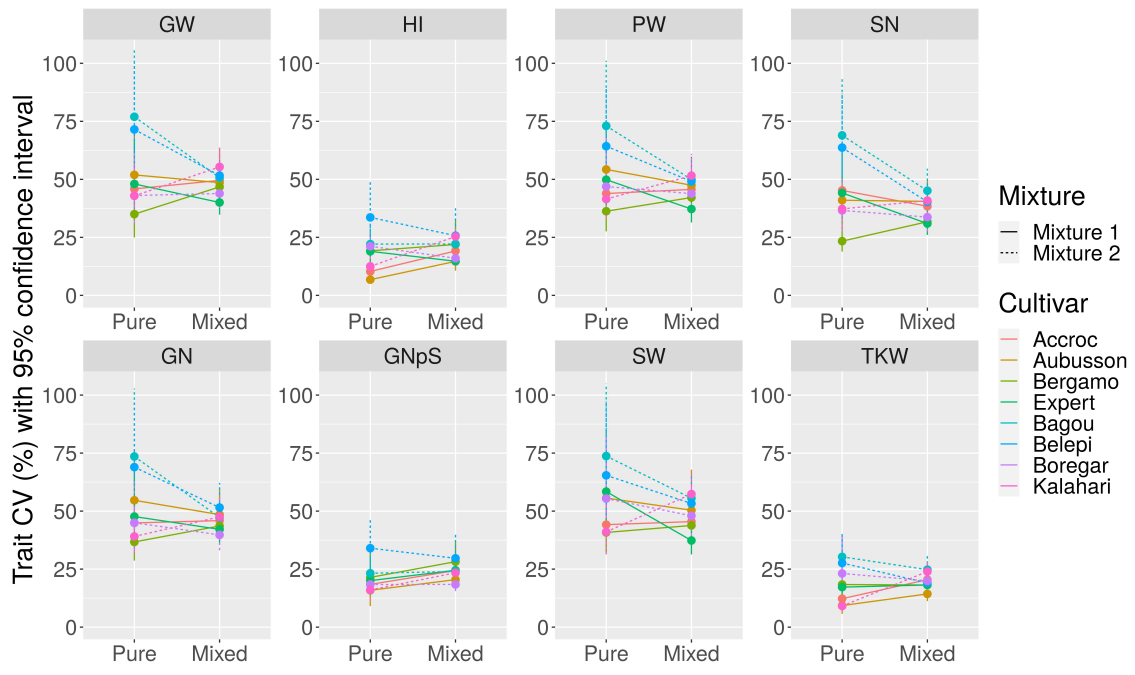


A) 2019-2020

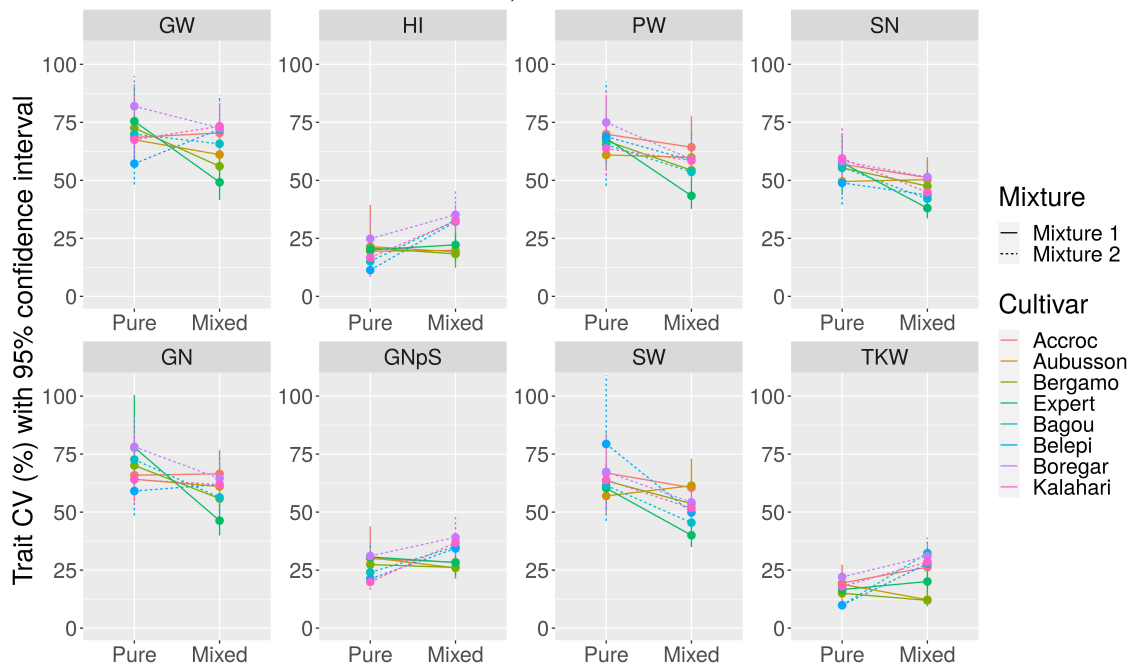


B) 2020-2021

FIGURE 2.S12 – Mean number of tillers per plant at different dates in pure and mixed stands for each cultivar for both years. Error bars correspond to standard errors. Symbols indicate significant differences between pure and mixed stands : a circle for differences in mean and a triangle for differences in CV.



A) 2019-2020



B) 2020-2021

FIGURE 2.S13 – Reaction norms for CV values of all genotypes in 2019-2020 for different traits at harvest. Bars represent 95% confidence intervals.

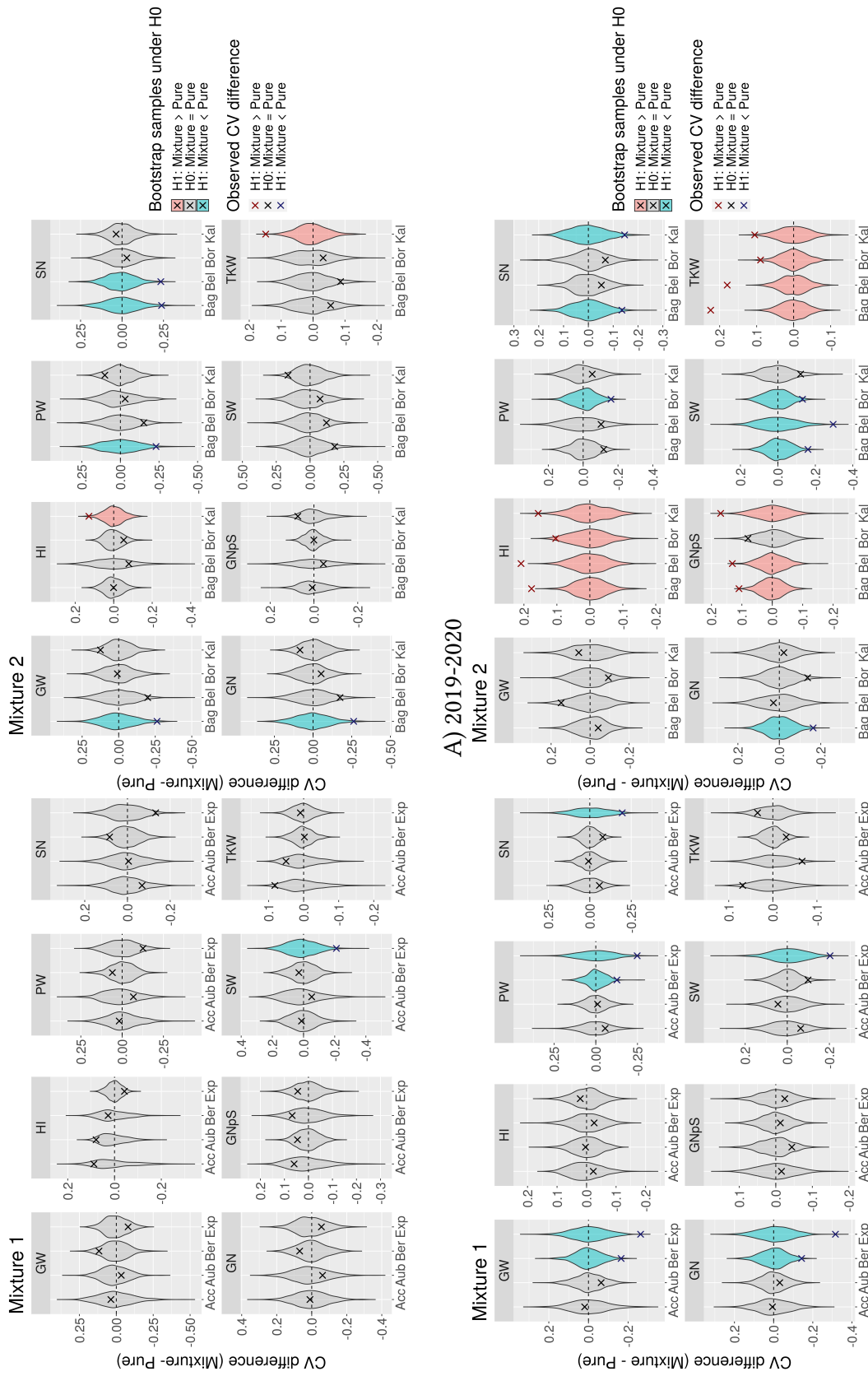


FIGURE 2.S14 – Results of CV equality tests by bootstraps on traits at harvest for different cultivars between plants grown in pure vs mixed stands.

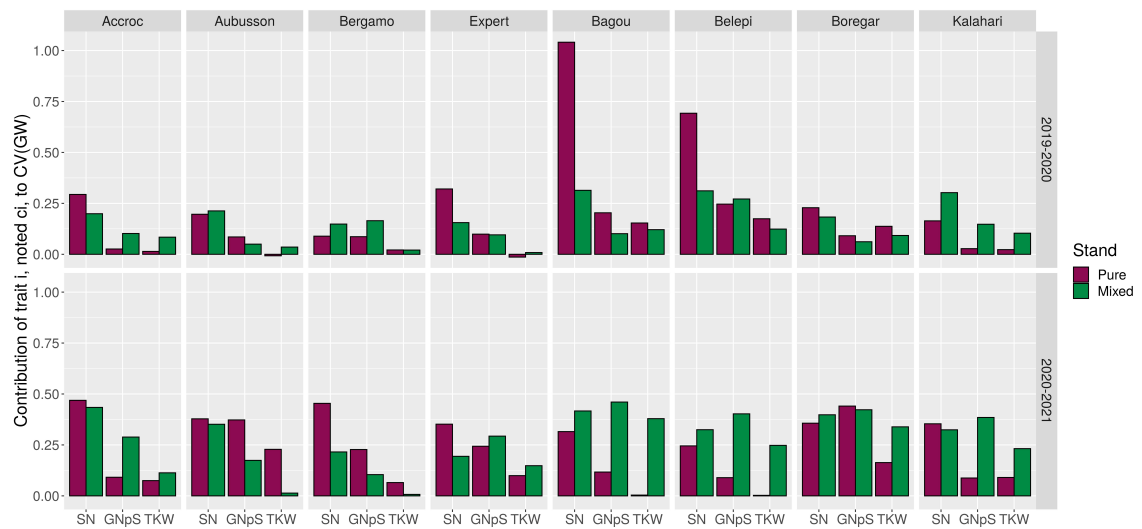


FIGURE 2.S15 – Decomposition of grain weight variability, as measured by the CV, into a product of three terms (spike number, grain number per spike and thousand kernel weight), each representing the contribution of a given component to the overall grain weight variability.

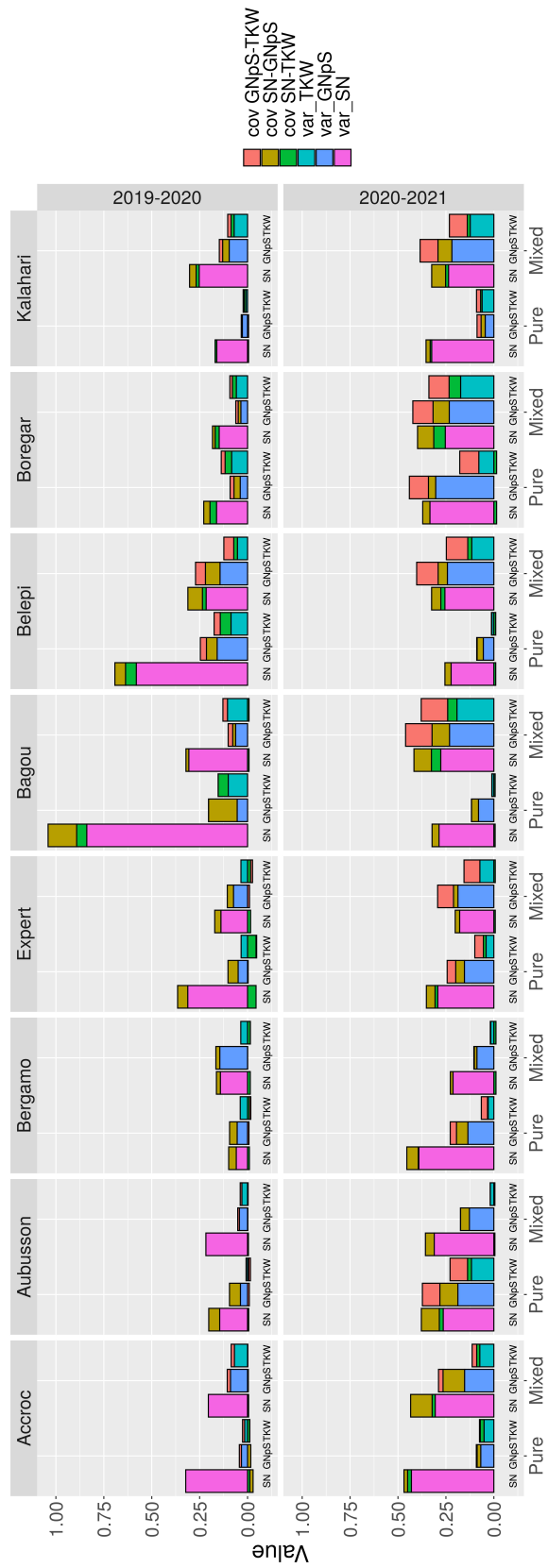


FIGURE 2.S16 – Decomposition of each component (c_i) contributing to grain weight variability, as the variance of the component added to the sum of the covariance between this component and each other.

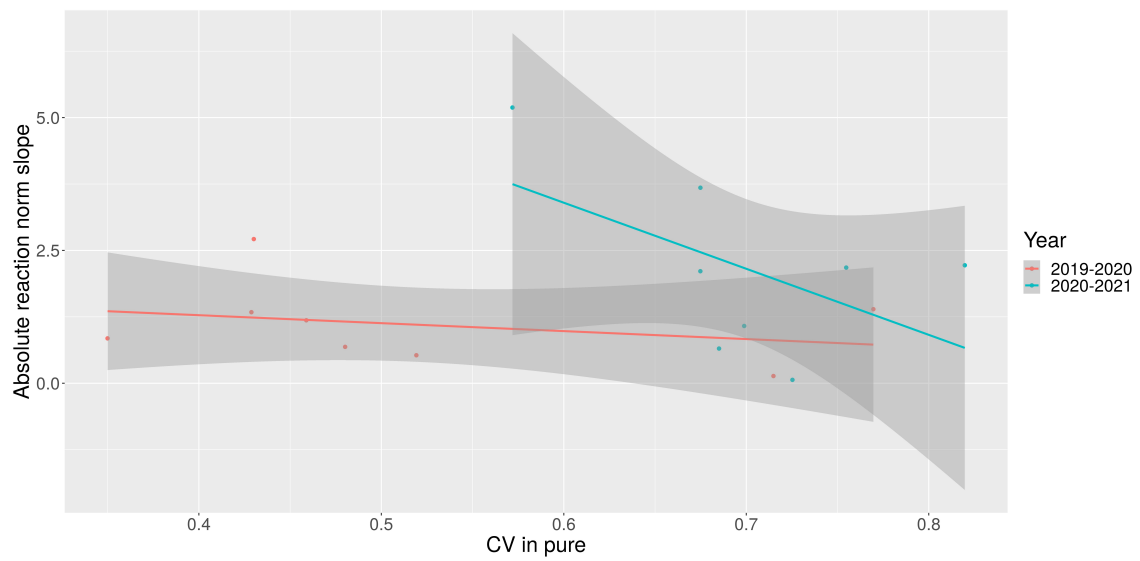


FIGURE 2.S17 – Scatter plot for plant-level grain weight of the absolute value of the slope of the reaction norm between pure and mixed stand, versus the CV in pure stand.

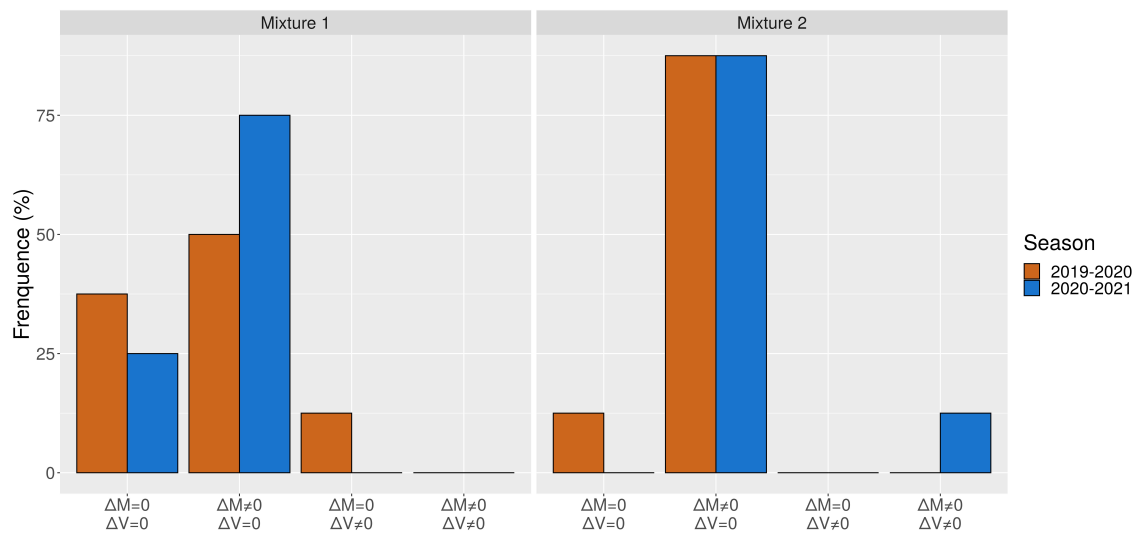
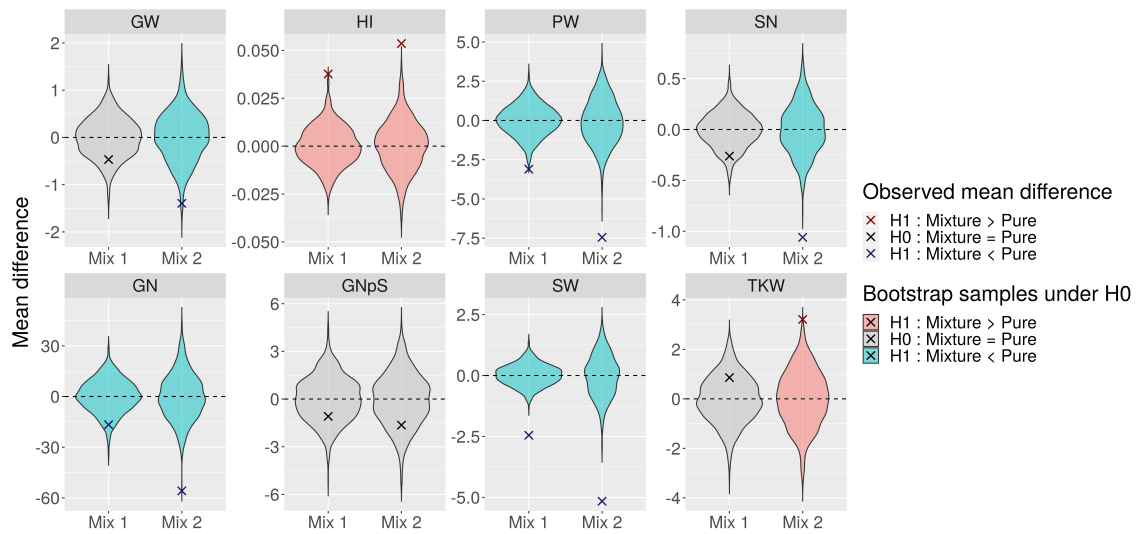
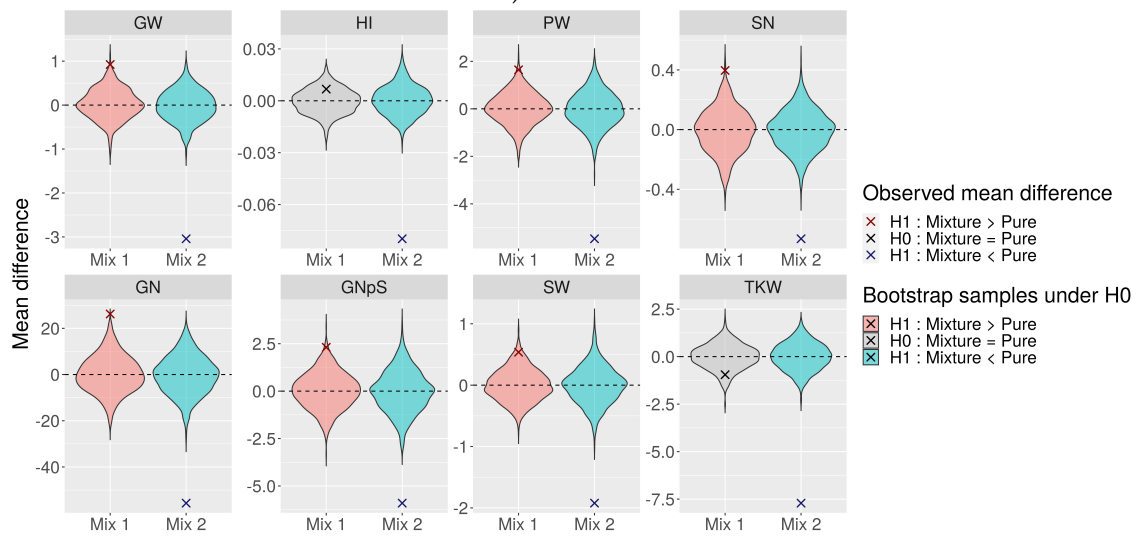


FIGURE 2.S18 – Distributions of results from mean and CV equality tests between pure and mixed stands at the between-genotype scale for all traits at harvest and both seasons. Test results are classified according to four theoretical categories based on mean equality ($\Delta M = 0$) or inequality ($\Delta M \neq 0$), and CV equality ($\Delta V = 0$) or inequality ($\Delta V \neq 0$).

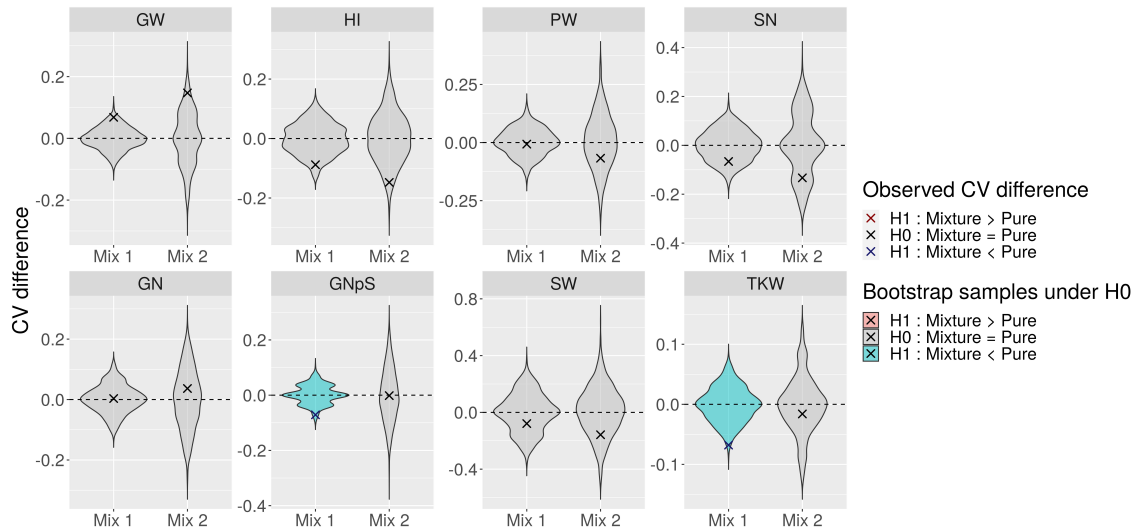


A) 2019-2020

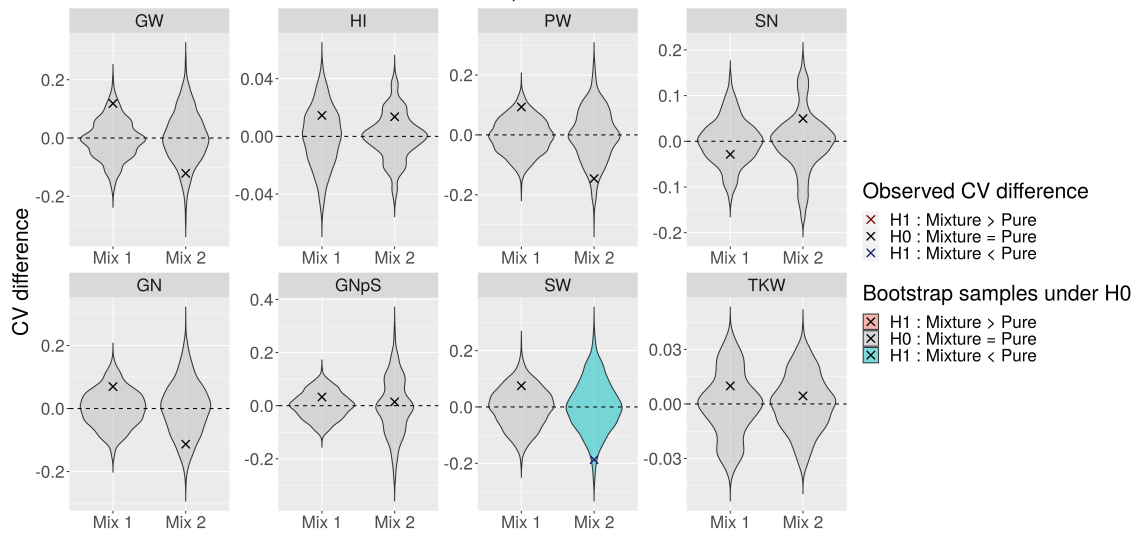


B) 2020-2021

FIGURE 2.S19 – Results of mean equality tests by bootstraps on variables at harvest between genotypes grown in pure vs mixed stands.

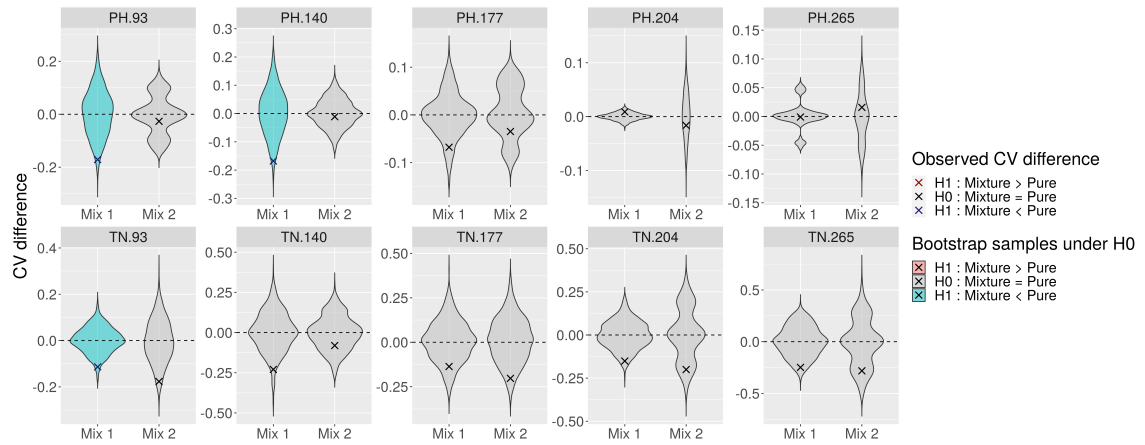


A) 2019-2020

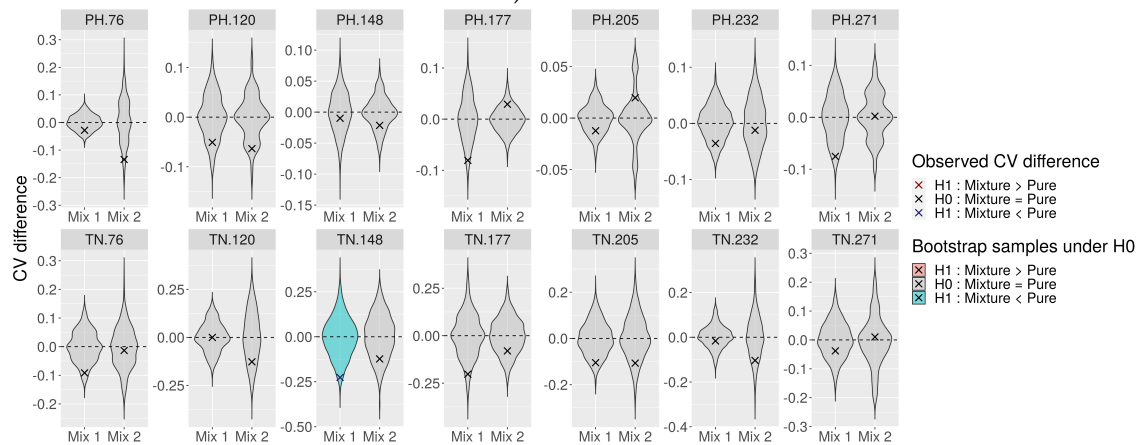


B) 2020-2021

FIGURE 2.S21 – Results of CV equality tests by bootstraps on variables at harvest between genotypes grown in pure vs mixed stands.

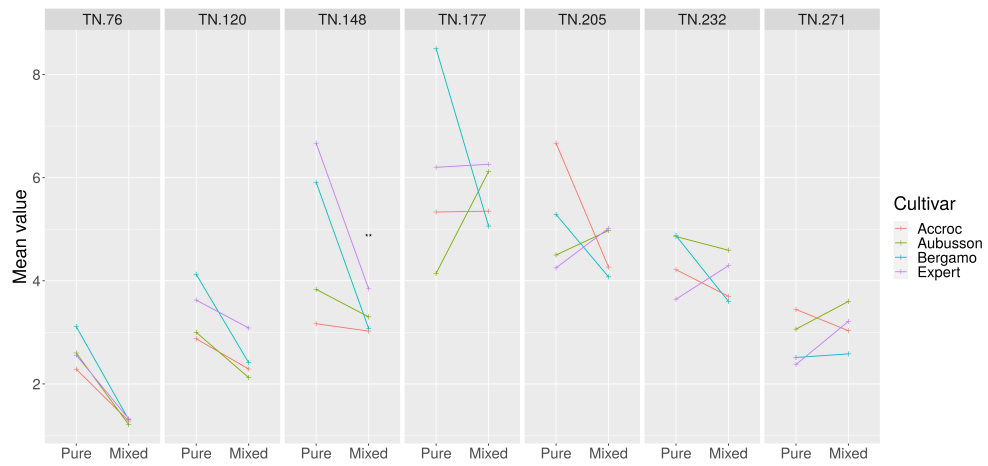


A) 2019-2020

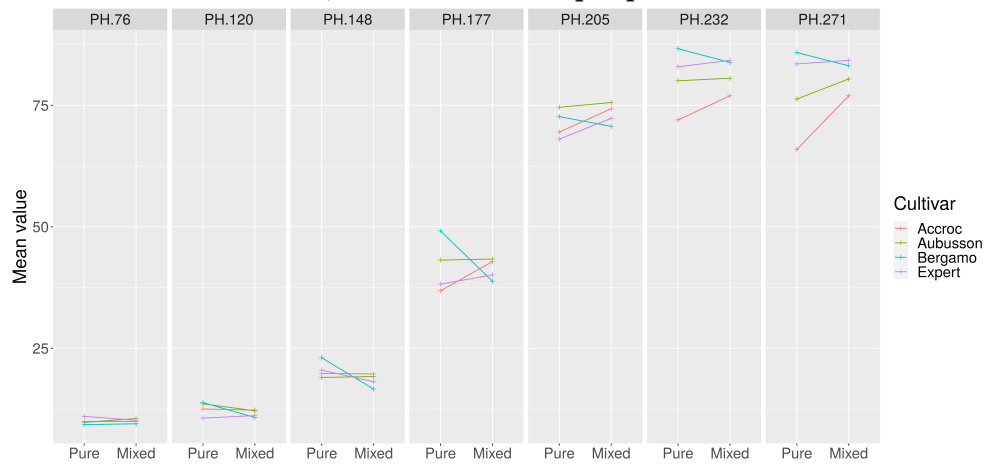


B) 2020-2021

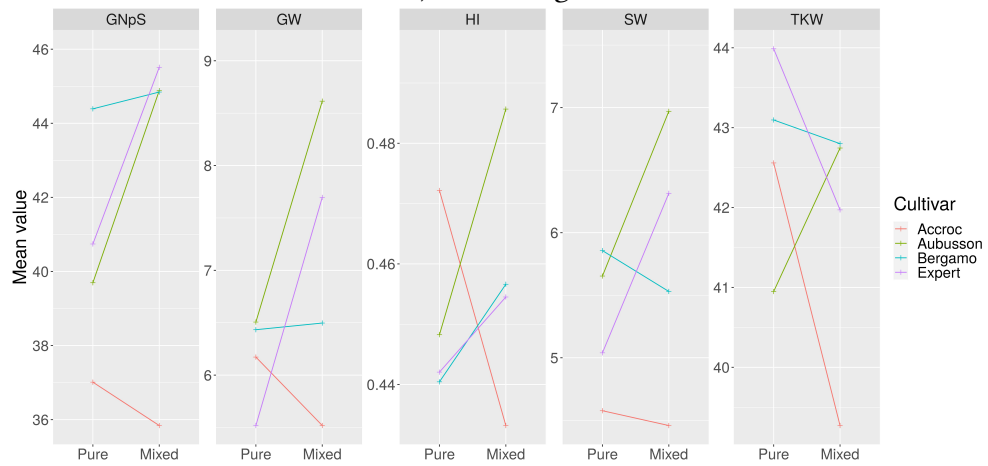
FIGURE 2.S22 – Results of CV equality tests by bootstraps on variables throughout growth between genotypes grown in pure vs mixed stands.



A) Number of tillers per plant



B) Plant height



C) Harvest variables

FIGURE 2.S23 – Reaction norms in pure versus mixed stands of traits involved in plant-plant interactions with respect to light (tillering and height) and of productivity and allocation traits at maturity for cultivars of Mixture 1 in 2020-2021. Stars indicate significant CV differences between genotypes, * if higher in the mixed stand, ** if lower.

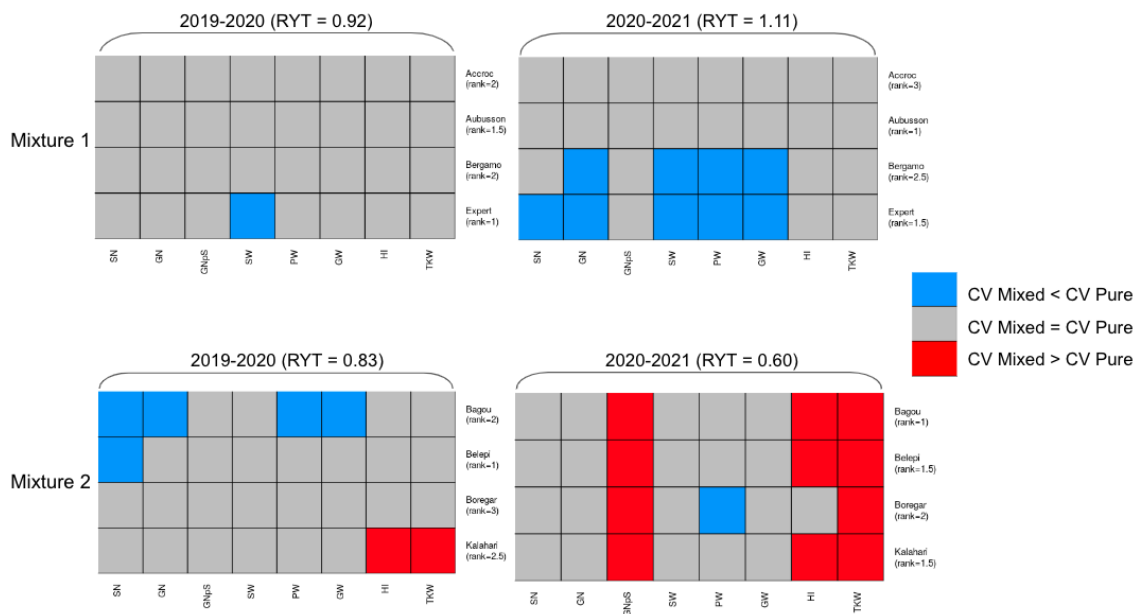


FIGURE 2.S24 – Heatmap for within-genotype phenotypic plasticity in pure versus mixed stands for traits at harvest, in terms of variability (CV), among cultivars of both mixtures for both seasons. Significant differences based on a bootstrap test are blue (respectively, red) if the mean in the mixed stand is lower (resp., higher) than in the pure stand, and gray otherwise. The relative yield total (RYT) is indicated per mixture and season, and dominance ranking is indicated per cultivar.

WHEAMM, un nouveau modèle structure-fonction pour étudier les réponses plastiques à la compétition pour la lumière dans les mélanges de variétés de blé tendre

Présentation générale

Ce chapitre est présenté sous la forme d'un article intitulé "WHEAMM : a new functional-structural plant model to study plastic responses to competition for light in wheat cultivar mixtures", qui sera soumis à la revue *Frontiers in Plant Science* pour un numéro spécial en mars 2023 associé à la conférence PlantComp2022.

Dans le chapitre 2, nous nous sommes intéressés aux mélanges de variétés de blé tendre avec une approche expérimentale avec un phénotypage à l'échelle de la plante. Si cette approche s'est avérée très utile pour analyser la dominance des variétés en mélange en lien avec la plasticité phénotypique et la canalisation en mélange, elle est difficilement généralisable à plus grande échelle en raison de la lourdeur du dispositif expérimental à l'échelle de la plante avec un semis de précision pour les mélanges. Les modèles de plantes ont alors été identifiés pour permettre la simulation d'une plus grande combinatoire de génotypes en pur et en mélanges. Les FSPMs sont particulièrement adaptés pour la simulation de peuplements hétérogènes comme les mélanges de variétés. Toutefois, même si de nombreux FSPMs existent déjà pour le blé tendre (ADEL-blé, WALTer, GreenLab,

CN-wheat), ils ne réunissent pas différentes contraintes : un temps de simulation rapide, la simulation des dynamiques de biomasse et du rendement, la simulation de la compétition pour la lumière et la simulation de dynamiques de tallage réalistes et plastiques en réponse à la compétition pour la lumière. Le modèle WHEAMM (WHEAt Model for Mixtures) a donc été conçu sur la base des modèles GreenLab avec des formalismes empruntés à d'autres modèles pour la simulation du tallage (WALTer, EcoMeristem).

Dans ce chapitre, nous présentons donc le modèle WHEAMM et son utilisation pour la simulation de plantes cultivées en peuplements purs. Une analyse de sensibilité globale a été réalisée. Le modèle a été calibré sur les données du dispositif PerfoMix pour huit géotypes sur deux saisons consécutives. La moitié des paramètres ont été calibrés simultanément tandis que les paramètres restants ont été fixés à partir de la littérature ou d'une calibration manuelle préliminaire. Une validation a été réalisée sur une autre année et à une autre densité de semis.

WHEAMM s'inscrit donc comme le seul modèle individu-centré de blé qui simule la compétition pour la lumière et son effet sur le tallage de façon réaliste et plastique tout en simulant également les dynamiques de biomasse et le rendement, le tout avec un temps de calcul très raisonnable permettant d'utiliser des méthodes d'analyse de sensibilité et de calibration automatique. Ainsi, bien que l'utilisation en pur du modèle ne soit pas satisfaisante dans tous les cas étudiés, l'utilisation des méthodes d'analyse de sensibilité et de calibration ont été essentielles pour identifier de potentielles misspécifications, notamment concernant le tallage, pour de futures améliorations du modèle.

L'analyse de sensibilité a révélé l'absence d'influence d'un des deux paramètres contrôlant la régression des talles, indiquant une potentielle misspécification du tallage dans le modèle. Cette limite est également visible avec les résultats de la calibration automatique car la régression des talles pourrait être simulée plus finement. En effet, si la calibration est satisfaisante dans certains cas, ce n'est pas le cas pour l'ensemble des géotypes sur les deux saisons étudiées.

Abstract

Diversification is a major lever for the agroecological transition. For wheat (*Triticum aestivum*) it can be achieved with cultivar mixtures, with higher yields in average but a large variance, likely due to the co-occurrence of different ecophysiological processes shaped by plant-plant interactions that remain poorly understood. In order to study these interactions and how they affect mixture performance, we developed WHEAMM (WHEAt Model for Mixtures), an individual-based model for wheat enabling the simulation of plants grown in heterogeneous canopies such as cultivar mixtures, with a specific focus on tillering (branching) and its plastic behaviour in response to competition for light. In this paper we present WHEAMM and its evaluation for the simulation of wheat plants grown in pure stand. We found that WHEAMM efficiently simulates plants grown in pure stands. The model was calibrated for eight genotypes over two seasons, but all cases were not satisfying. Validation for another year and another density were not conclusive. WHEAMM is one of the only plant models that simulate realistic and plastic tillering dynamics, a key mechanism for mixture performance. It is also the most efficient one, enabling the simulation of large data sets but also the use of sensitivity analysis and automatic calibration methods. Even though the model could not be fully validated, the use of these methods was essential to identify possible misspecifications for future improvements.

Keywords : Functional Structural Plant Model, wheat, cultivar mixtures, tillering, competition for light, phenotypic plasticity

3.1 Introduction

Diversification is a major lever for the agroecological transition (Migliorini and Wezel, 2017). It can notably be achieved by mixing different cultivars of the same species in the same plot. This practice is promising for winter wheat production with, on average, slightly higher yields in mixed stands compared to their pure components, especially under high disease pressure (Borg et al., 2018; Beillouin et al., 2021). However the variance of mixture performance is large as they are not always beneficial. Plant-plant interactions play a key role in processes underlying complementarity and competition in mixtures (Subrahmaniam et al., 2018; Péliissier et al., 2021) but they are still poorly understood. Indeed plant-plant interactions involve multiple traits and processes, including changes in allocation patterns and quantitative knowledge is scarce about which traits matter for

mixture performance, how much of their variance is of genetic origin, and what is the importance of their phenotypic plasticity. It is of primary importance to quantify the importance of trait values and plasticity on mixing ability (Litrico and Violle, 2015) to identify ideotypes or ideomixes (ideotypes adapted to mixtures) for cultivar mixtures.

Experiments are essential to study crop mixtures but they are very onerous. These experimental efforts are all the more important that diversification increases the level of complexity with interactions between genotypes or species. Moreover the effects of environmental factors and agricultural practices generate an important combinatory design that is impossible to experiment in its entirety. Plant growth models are an efficient alternative to study diversified crops by simulating quickly (a few seconds to a few hours depending on models) plant growth from sowing to harvest, allowing to solve the combinatoric issue of mixtures by studying them *in silico*. Besides, these models can simulate plant growth beyond experimental conditions and isolate the effects of specific functional traits to carry exploratory studies (Zhu et al., 2015; Blanc et al., 2021a).

Plant growth models are process-based models developed since the 1950s to explore different combinations of environments, genotypes and agricultural practices (Keating and Thorburn, 2018). Since then, they have been mostly used to study monocultures, notably to assess the environmental impact of crops, optimize crop management in terms of chemical inputs and support plant breeding. More recently, with the rise of agroecology and the promotion of crop diversification, plant models were adapted to these new systems to guide their conception, enhance their performance, identify ideotypes and ideomixes, and support their breeding to democratize such practices on the long run (Gaudio et al., 2019). There are two main categories of plant models. Crop Models (CMs), used since the 1960s, simulate plant growth with the effects of environmental factors and agricultural practices at plot scale. Plants are not individually simulated and canopy is considered as an average plant with variables at the m^{-2} scale. These models have a very efficient computation and allow studies at large scales, especially for agronomic applications and more recently to study the adaptation of crops to global climate changes (Chenu et al., 2017). However, because of their formalism they are not adapted to model the complex spatio-temporal interactions between plants in heterogeneous canopies (Gaudio et al., 2019). On the other hand, functional-structural models (FSPMs), more recent as developed since the 1990s, combine 3D plant structure with some physiological functions (Barthélémy and Caraglio, 2007; Vos et al., 2010; Guo et al., 2011). Contrary to

crop models, they are individual-based models where each plant is explicitly simulated and interacts not only with its environment but also with its neighbouring plants. Plant architectural development depends on ecophysiological processes that are impacted by environmental factors, and plant development impacts its environment in return and the ones of its neighbouring plants. FSPMs are especially adapted to model heterogeneous canopies, notably plant-plant interactions and phenotypic plasticity at plant scale. However, these models are still underdeveloped for these applications and they are not fully operational yet (Gaudio et al., 2019). Besides, they have a very high computational cost (Louarn and Song, 2020), making it impossible to simulate plants at a large scale for hundreds of plots with hundreds of plants of different genotypes or species. This is especially an issue to perform model analysis or automatic calibration with a proper mathematical methodology for a rigorous model development and evaluation (Cournède et al., 2013).

FSPMs are adapted for the simulation of heterogeneous canopies such as wheat cultivar mixtures. Most FSPMs are based on L-system grammar, a formalism describing a plant as a set of dynamic and autonomous modules that represent plant components (here phytomers), their topology and geometry (Lindenmayer, 1968; Prusinkiewicz and Lindenmayer, 1990). Each element of the plant is represented in the 3D space and radiative models enable the computation of light interception for each element (Chelle et al., 1998). Among these models, CN-wheat was used to study different leaf inclinations (Barrillot et al., 2019) and WALTer was especially conceived to model cultivar mixtures (Lecarpentier et al., 2019; Blanc et al., 2021a), notably with the study of aerial architectural traits on plant performance in wheat cultivar mixtures (Blanc et al., 2021a). Like most FSPMs, WALTer relies on a detailed explicit 3D architecture and a radiative model to compute light interception. This type of model is useful to study architectural traits very thoroughly, however this particular model does not explicitly model biomass production and allocation dynamics. Besides, computation time is a limiting constraint to perform sensitivity analysis and parameter inference, even though metamodelling provides efficient solutions (Blanc et al., 2021b). Nevertheless it remains limiting for fast simulations of large data sets.

However there are other categories of FSPMs that don't rely on radiative models for light interception, like the family of GreenLab models (de Reffye et al., 2021). These models benefit from ecophysiological concepts borrowed from crop models translated at plant scale with an efficient computation thanks to a voluntarily limited set of variables and parameters, allowing model analysis and parameter estimation. In GreenLab models,

3D architecture is kept minimal as each plant is described by its x/y/z coordinates, but organs are not digitalized in the 3D space. However each organ is explicitly and individually simulated and described by its biomass. This minimalism is accompanied by a source-sink formalism that allocates biomass produced by photosynthesis to organs (Mathieu et al., 2009). Besides, there are dedicated methods for these models to compute competition for light between plants (Cournède et al., 2007) adapted to their minimalist 3D architecture. GreenLab models offer the advantages to be individual-based with a minimal 3D architecture, they enable the simulation of complex plant-plant interactions with reasonable computation times, allowing for the simulation of large data sets and the use of sensitivity analysis and automatic calibration methods (de Reffye et al., 2021). Many developments were conducted for sensitivity analysis (Wu, 2012) and parameter inference (Baey et al., 2018; Mathieu et al., 2018; Viaud et al., 2022) with dedicated platforms (Cournède et al., 2013). With nearly 200 publications, GreenLab models are used for a large variety of species, including wheat (Kang et al., 2007) and they should be adequate to simulate crop mixtures.

In order to study crop mixtures (whether intra or interspecific ones) and assess the effects of plant-plant interactions and phenotypic plasticity on performance at plant and crop scales, an individual-based model taking into account complex spatio-temporal interactions between plants is required. Here we focus on the case study of varietal mixtures for winter wheat, with a specific interest on aerial architecture and competition for light, and especially its impact on tillering dynamics (branching for wheat). This model should also compute biomass production and allocation, hence simulating yield, preferably with a source-sink formalism to study potential modifications in allocation patterns by plant-plant interactions. Computation time is a critical feature as this model will simulate large data sets, such as variety trials for example with hundreds of genotypes with several replicates and management methods leading to thousands of micro-plots to study at plant scale, and it is essential to use sensitivity analysis to identify the main parameters influencing the outputs of interest and parameter inference methods that are key to validate the model. Even though there are many existing wheat FSPMs such as ADEL-wheat (Fournier et al., 2003), Greenlab-wheat (Kang et al., 2007), WALTer (Lecarpentier et al., 2019) or CN-wheat (Gauthier et al., 2020), none of them gather all of our criteria for efficient simulations, with a realistic simulation of tillering dynamics with plastic responses to competition for light. To tackle this issue, it is necessary to conceive a new model that would combine different features from diverse existing models. We developed

a new functional-structural plant model called WHEAMM (WHEAt Model for Mixtures) to model a whole canopy at the individual plant scale taking into consideration plant-plant interactions such as competition for light, their effects on plant growth through plastic tillering dynamics and plant performance (understood here as grain weight). We developed WHEAMM based on different formalisms from different models with a specific focus on tillering and its plasticity in response to competition for light.

In this article we will describe the conception of WHEAMM. We will present the calibration of the model for wheat plants grown in pure stands with plant scale experimental data, as well as model validation for another year and another sowing density.

3.2 Materials and Methods

WHEAMM is a functional-structural model that simulates plant growth from sowing to harvest at plant scale with a simplistic 3D representation. WHEAMM is based on the source-sink formalism of GreenLab models with additional developments to simulate accurate and plastic tillering dynamics in response to competition for light, which is essential to properly describe the competition dynamics in a mixture of wheat cultivars. There are two types of interactions regarding competition for light, the first one is the detection of a light quality signal that causes tiller cessation, the second one is about the quantity of intercepted light that will condition biomass production and its allocation to tillers and hence their regression. Intercepted light between competing plants is taken into account with a dedicated method to approximate it. The functioning of the model is illustrated on Figure 3.1.

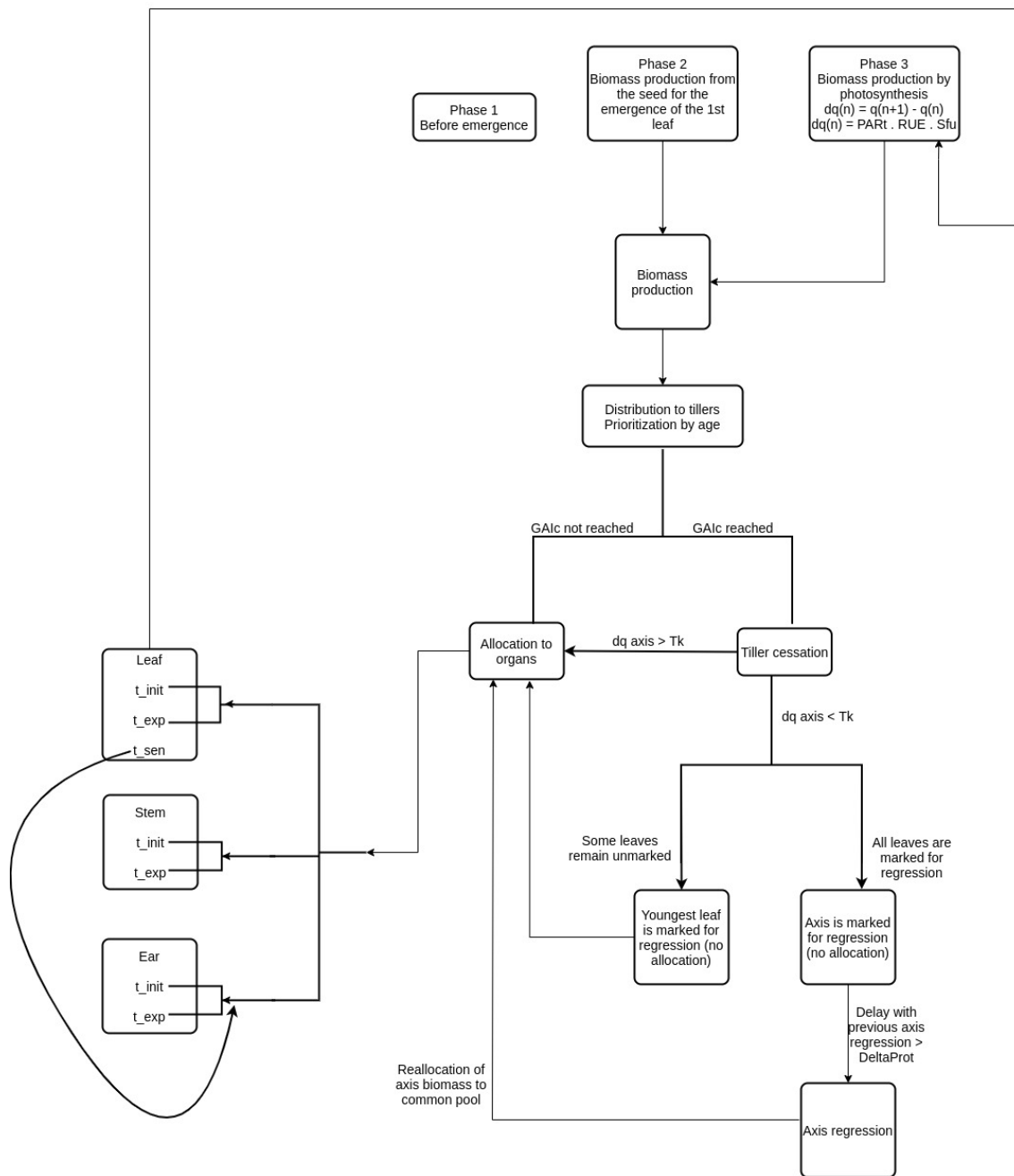


FIGURE 3.1 – Diagram of simulated processes in WHEAMM

Input variables are the daily photosynthetically active radiation (PAR in $MJ.m^{-2}$) and mean air temperature (in $^{\circ}C$). We retrieved these inputs from the monitoring data from the INRAE CLIMATIK platform (<https://agroclim.inrae.fr/climatik/>, in French) managed by the AgroClim laboratory of Avignon, France. WHEAMM is implemented in Julia (Bezanson et al., 2017) and code is available upon request. WHEAMM has 29 model param-

ters described in Table 3.1.

Parameter	Unit	Meaning
NR_{MS}		Number of internode and leaves on MS (Main Stem)
PA_{max}		Maximal axis order (MS order is 0)
$phyllo$	$^{\circ}Cd$	Phyllochron
τ_{init}	$^{\circ}Cd$	Thermal time for plant emergence
τ_{exp}^l	Number phyllochrons	Thermal time for leaf extension
τ_{sen}^l	$^{\circ}Cd$	Thermal time of leaf senescence delay
τ_{exp}^s	Number phyllochrons	Thermal time for internode extension
τ_{init}^e	$^{\circ}Cd$	Thermal time for ear initiation
τ_{exp}^e	$^{\circ}Cd$	Thermal time for ear extension
q_0	g	Initial seed mass (g)
f_{eg}		Fraction of weight between ears and grains
k_b	$^{\circ}Cd$	Beer extinction coefficient
MUA	$g.m^{-2}$	Mass per Unit Area (inverse of SLA)
RUE	$g.MJ^{-1}$	Radiation Use Efficiency
s_l		Leaf sink strength
s_s		Stem element (internode) sink strength
s_e		Ear sink strength
α_l, β_l		Leaf beta law parameters
α_s, β_s		Stem element (internode) beta law parameters
α_e, β_e		Ear beta law parameters
GAI_c		Proximity Green Area Index (GAI) threshold to stop tiller emission
$dGAI_c$	m	Circle radius for proximity Green Area Index (GAI) computation
T_k	g	Biomass allocation threshold for axis regression
Δ_{prot}	$^{\circ}Cd$	Delay between regression of two consecutive tillers
a_h, b_h		Height parameters

TABLE 3.1 – Table of WHEAMM parameters

Among the 29 parameters of the models, some were fixed according to the literature while others were calibrated for each genotype when they were not well documented or known to present genetic variability. Calibration choices are displayed in Table 3.S1 as well as theoretical values for fixed parameters and initial values with a variation range for parameters to calibrate.

3.2.1 Model description

Organogenesis and phenology

WHEAMM simulates three types of organs : leaves, internodes and ears but unlike Greenlab-wheat there is no root system (Kang et al., 2007). The base unit for organoge-

nesis is thermal time, computed on a daily basis as the sum of mean temperatures above a base temperature set at $0^{\circ}C$. Each organ o has a thermal time of initiation τ_{init}^o and a thermal time of end of extension τ_{exp}^o . Only leaves go through senescence so each leaf has a lifetime limit and once it is reached, it dies immediately, i.e. senescence is not progressive. The biomass of senesced leaves is reallocated to the ear of their axis if it is extending. The plant emerges at a given initiation thermal time τ_{init} , as the initiation of the first leaf of the main stem. Leaves are then emitted at a rhythm given by the phyllochron, and corresponding internodes are emitted after leaves of the same rank stopped expanding, as modeled in WALTER (Lecarpentier, 2017). Ear initiation starts after a delay of thermal time since axis initiation. These key thermal times can be expressed directly in thermal time ($^{\circ}Cd$) or in number of phyllochrons.

Each organ is simulated explicitly with its biomass. Tillers are emitted from the main stem or lower order tillers. We consider that the first tiller of an axis is emitted two phyllochrons after its emergence and following tillers are emitted at a rate of one phyllochron. Each axis emits an ear if it was not killed during the regression phase. For each axis we consider that its number of internodes also called number of ranks NR depends on its order a (0 for the main stem MS, 1 for primary tillers, 2 for secondary tiller, etc.) :

$$NR_a = NR_{MS} - a, \quad (3.1)$$

where NR_{MS} is the number of internodes on the main stem (MS), and chosen as a parameter of the model. The maximal order, also called maximum physiological age PA_{max} is set to 4 (Kang et al., 2007).

Tillering

Tillering is of primary importance because it is a major yield component as the main driver for final spike number. So as tillering can be a major lever of plant behaviour in conditions of competition, it was important for us to simulate it accurately. As our base model GreenLab-wheat only simulates an automated emission phase with no regression, we implemented formalisms from WALTER (Lecarpentier et al., 2019) and EcoMeristem (Larue et al., 2019). Besides, for wheat it is the most plastic trait in response to competition for light (Lecarpentier, 2017). Tillering dynamics are decomposed in three stages : emission, cessation and regression. The emission of tillers stops when the plant receives a

light quality signal through the R : FR ratio (Casal, 2013) while tiller regression is controlled by resource limitation among culms (Sachs et al., 1993).

In WHEAMM, all tillers are emitted according to a determinist chronology described in section 3.2.1. This strategy differs from the one implemented in WALTER with a stochastic emission, or in Ecomeristem with a plastic control by trophic levels. Tiller cessation is simulated as in WALTER with a threshold for proximity Green Area Index, the ratio of green area (here, leaves) to the area of ground on which the crop is growing, noted GAI_c . Proximity GAI is computed as the sum of leaf surface of all the plants in a radius $dGAI_p$ divided by the surface of the disk of radius $dGAI_p$. GAI_c and $dGAI_p$ are model parameters. The tiller regression phase starts right after the cessation, but it would be possible to implement a delay parameter controlling its beginning as in WALTER if needed. As in EcoMeristem, biomass allocation to axes is weighted by their age to prioritize older axes. If the biomass allocated to an axis is below a threshold T_k then its regression is activated : each day below this threshold, one leaf is marked for regression, from the youngest to the oldest. When all the leaves are marked, the whole axis is marked and it is regressed when the protection delay Δ_{prot} between the regression of two successive tillers is achieved. The biomass of regressed axes is reallocated to the plant common pool of biomass. Already senescent leaves are not affected by tiller regression. When a leaf or an internode is marked for regression, its biomass is kept constant and no biomass is allocated to it.

Height

Plant height is computed independently from biomass production and allocation (even though there is an obvious allometric relationship between height and biomass). As height is not known to show plastic responses in response to competition for light, no plasticity was implemented. At each time step plant height is computed as the sum of internode length. As in WALTER (Lecarpentier et al., 2019), final length hf of an internode is expressed as a function of its rank r :

$$hf(r) = (a_h \cdot r + b_h)^2, \quad (3.2)$$

where a_h and b_h are genotype-dependent parameters. The length of an internode of rank r at time t is computed as a linear function of thermal time between its initiation and its end of expansion.

Biomass production

At each day n , for a given plant, leaf surface $S_l(n)$ is determined as the sum of the weights of each leaf ql_{a,r_n} of axis a and rank r divided by the mass per unit area MUA :

$$S_l(n) = \sum_{a=0}^{N_{axes}} \sum_{r=1}^{N_{leaves(a)}} \frac{ql_{a,r_n}}{MUA}, \quad (3.3)$$

Then a local LAI is approximated with a surface S_p that is the available ground surface for the plant (in m^2). This surface is approximated to $S_d = \frac{1}{d}$, where d is the sowing density and it is constant in time, such that $LAI(n) = \frac{S_l(n)}{S_p}$.

For GreenLab models without competition for light between plants, biomass production $q(n)$ at day n is computed with the Beer law :

$$q(n) = PAR_n \cdot RUE \cdot S_p \cdot \left(1 - e^{-k \cdot LAI(n)}\right), \quad (3.4)$$

where PAR_n is the photosynthetically active radiation ($MJ \cdot m^{-2}$), RUE is the radiation use efficiency parameter (in $g \cdot MJ^{-1}$) and k_b is the extinction coefficient. However, WHEAMM computes biomass production based on an approximation of the exposed foliage area $S_{fu}(n)$ with a method described in (Cournède et al., 2007) with crown base heights set to $0m$ for wheat, such that :

$$q(n) = PAR_n \cdot RUE \cdot S_{fu}(n) \quad (3.5)$$

To compute $S_{fu}(n)$, plants are represented by overlapping disks of surface S_p . Competition is occurring in overlapping areas, so for each surface element of an overlapping surface the exposed leaf surface area is computed according to the plant foliage area distribution and all the competitors involved for this surface element. We chose to keep S_p constant among genotypes and across time, therefore plant disks' overlaps remain identical throughout growth for a given design. Hence disks' overlaps are computed beforehand with the `sf` library in R (Pebesma, 2018). Since S_p is set to S_d , for a sowing density of 160 plants. m^{-2} it is equal to $0.00625m^2$ (radius of $0.045m$).

Biomass allocation

Allocation with sink function and biomass production with the Beer law are also inspired by GreenLab models (Baey, 2014). At each timestep, plant biomass production is allocated to organs through source-sink allocation rules. We make the hypothesis of a

common biomass pool that supplies biomass to all expanding organs. Source organs are leaves and sink organs are expanding organs (could be internodes, leaves or ears). Each organ has a biomass attraction strength, and will receive biomass each day proportionally to its demand determined with a sink function. When the plant emerges at a given thermal time τ_{init} there is no leaf so no photosynthesis, hence plant biomass comes from the seed and a proportion of its biomass is allocated to the first leaf. In the following cycles, biomass is only produced by photosynthesis according to the Beer equation (Eq. 3.4). In brief, between sowing and τ_{init} (plant emergence), the plant hasn't emerged and nothing happens, between τ_{init} and τ_{init+1} , the plant produces its first leaf from seed biomass (see Eq. 3.8) and from τ_{init+1} on, plant biomass is produced by photosynthesis.

Sink functions The sink of each organ o of rank r and axis a depends on an organ-specific sink strength parameter s_o , its thermal time of initiation $\tau_{init,o,a,r}$, its thermal time of end of extension $\tau_{exp,o,a,r}$ and thermal time at day n $\tau(n)$ in a beta function :

$$s_{o,a,r}(n) = c_o \cdot s_o \cdot \left(\frac{\tau(n) - \tau_{init,o,a,r}}{\tau_{exp,o,a,r}} \right)^{\alpha_o - 1} \cdot \left(1 - \frac{\tau(n) - \tau_{init,o,a,r}}{\tau_{exp,o,a,r}} \right)^{\beta_o - 1}, \quad (3.6)$$

where α_o and β_o are organ-specific parameters for these beta functions of organ allocation. c_o is a normalisation constant defined by $c_o := \max(x)^{\alpha_o - 1} (1 - x)^{\beta_o - 1}$.

Demand Plant demand at day n is the sum of all organs sinks :

$$d(n) = \sum_{o,a,r} s_{o,a,r}(n) \quad (3.7)$$

Organ biomass For the first day after plant emergence n_1 when τ_{init} is reached. Between $n_1 - 1$ and n_1 the first leaf will emerge, taking up biomass from the seed of biomass q_0 :

$$q_{l,1,1}(n_1) = s_{l,1,1}(n_1) \cdot q_0 \cdot \frac{\tau(n_1) - \tau(n_1 - 1)}{phyll_o} \quad (3.8)$$

Then biomass of organ o on axis a and of rank r at any day n after that is computed as :

$$q_{o,a,r}(n) = q_{o,a,r}(n - 1) + \frac{s_{o,a,r}(n)}{d(n)} \cdot q(n), \quad (3.9)$$

where $q(n)$ is biomass production at day n .

3.2.2 Simulations

The main goal of WHEAMM is to simulate each individual plant explicitly and their interactions in a whole canopy whether in pure or mixed stands. For homogeneous canopies (pure stands), as the model is deterministic, plants of the same genotypes have the same parameters and plants are simulated in a torus (no border effect), they are identical throughout their growth. Hence we developed an "average-plant" version of WHEAMM for homogeneous stands, whose functioning is described in Figure 3.2 : only one plant is simulated, and replicated around itself as many times as necessary to fill the circle of the proximity GAI and disks partitions to compute competition for light. With this "average-plant" version, a single-thread simulation from sowing to harvest only takes 8 seconds whereas the simulation of a whole stand of plants explicitly simulated takes about 700 seconds, both simulations outputting the same results.

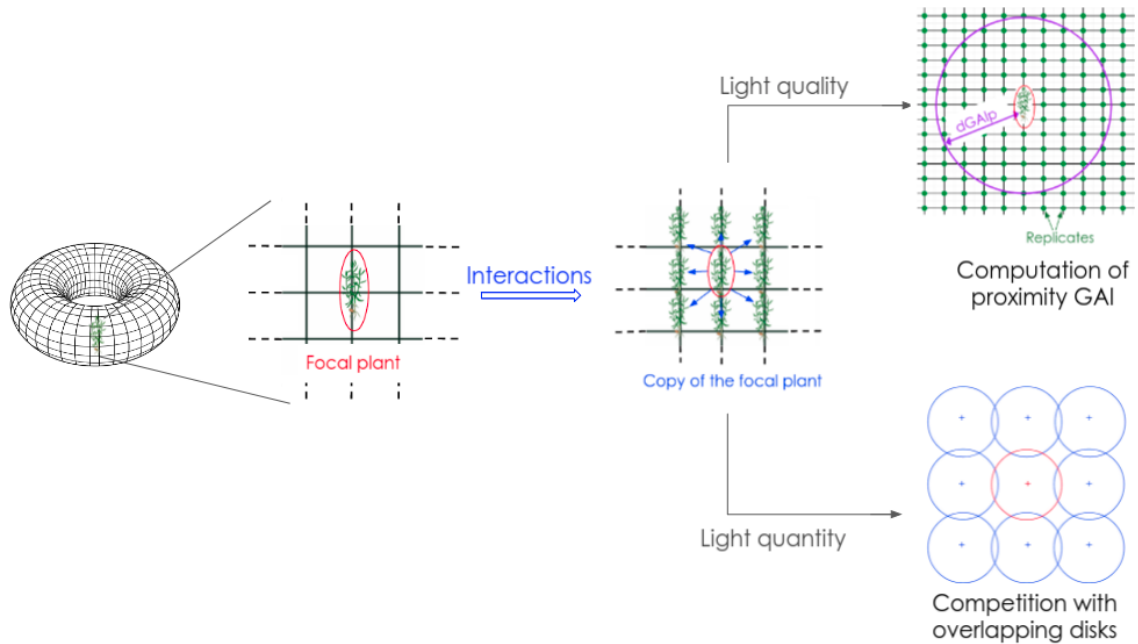


FIGURE 3.2 – Diagram of the functioning of the "average-plant" version of WHEAMM

3.2.3 Global sensitivity analysis

We used the GlobalSensitivityAnalysis julia package (Rennels and Anthoff, 2022) to perform sensitivity analysis by computing Sobol indices of first and total orders (Sobol, 2001) with 250 000 simulations on 24 parameters sampled in uniform distributions described in Table 3.2. Remaining parameters were fixed to values displayed in Table 3.1. Simulations were performed using the meteorological data from Le Moulon in Gif-sur-Yvette, France from October 2019, 30th to July 2020, 20th. We studied three different outputs at harvest : plant biomass, number of tillers and grain weight.

Parameter	Unit	Lower bound	Upper bound
GAI_c		0	2
T_k	g	0	1
Δ_{prot}	$^{\circ}Cd$	500	1500
τ_{init}^l	Nb phyllochrons	0	10
τ_{sen}^l	$^{\circ}Cd$	500	2000
τ_{init}^e	$^{\circ}Cd$	500	1500
τ_{exp}^e	$^{\circ}Cd$	500	3000
kb		0.28	0.9
MUA	$g.m^{-2}$	30	90
ah		-5	5
b _h		-5	5
q ₀	g	0.02	0.06
f _{eg}		0.5	1
s _s		0	10
s _e		0	10
phyllo	$^{\circ}Cd$	77.6	116.4
τ_{init}	$^{\circ}Cd$	150	200
τ_{exp}^s	Nb phyllochrons	0	10
α_b		0	5
β_b		0	5
α_s		0	5
β_s		0	5
α_e		0	5
β_e		0	5

TABLE 3.2 – Bounds for parameter variation for the global sensitivity analysis

3.2.4 Experimental data

To test the realism of WHEAMM simulations, it was calibrated on experimental data from the PerfoMix project (Gawinowski et al., 2022) with the acquisition of different variables throughout growth and at harvest for eight elite cultivars grown in pure stands

for two consecutive years (2019-2020 and 2020-2021) at density 160 plants.m⁻² containing 360 plants at sowing with data acquisition at plant scale. The number of tillers, plant height, dry aerial weight and ears weight were collected once a month between January and July for samples of 10 to 20 plants per genotype. Leaves surface and biomass were recorded only for one date in June 2020, and once a month between April and June 2021. At harvest plant height, tiller number, dry aerial weight, ears weight, grain weight and grain number were recorded for 20 plants (respectively 28 to 103 plants) per genotype in 2019-2020 (resp. 2020-2021).

3.2.5 Calibration

As height is computed as an independent modelling process, height parameters (a_h and b_h) were calibrated beforehand for each genotype in 2019-2020. As height is considered to have a high heritability, we chose to keep the same values for both seasons. So among the 24 parameters studied in the global sensitivity analysis, height parameters were calibrated separately beforehand and allocation parameters α and β were fixed to values displayed in Table 3.1, leaving 16 parameters to calibrate, described in Table 3.S1. Calibration was performed with a simulated annealing algorithm with bounds (Goffe et al., 1994) with the Optim Julia package (Mogensen and Riseth, 2018) with 50 000 iterations. Calibration was performed per season, separately for each genotype but jointly for all parameters to obtain point estimates. Initial parameter values are the same for each genotype and season and are described in Table 3.S1, they were obtained with a preliminary manual calibration performed beforehand for cultivar Expert in 2019-2020. The objective function to be minimized was the root mean square error between observations and model outputs, summed over observation times and variables, after normalization :

$$RMSE = \frac{1}{N_V} \sum_{v=1}^V \frac{1}{N_{T_v}} \sum_{t=1}^{T_v} \sqrt{\sum_{i=1}^{I_{vt}} \left(\frac{y_{vti,obs} - y_{vt,sim}}{\sigma_{vt}} \right)^2}, \quad (3.10)$$

where N_V is the number of variables (here tiller number, plant weight, ears weight, plant height, leaf surfaces, leaf weights, grain weight and grain number), N_{T_v} is the number of observation times for variable v , $N_{I_{vt}}$ is the number of observations for variable v at time t , $y_{vti,obs}$ is the i -th observation for variable v at time t , $y_{vt,sim}$ is the model output for variable v at time t , and σ_{vt} is the standard deviation of the I_{vt} errors ($e_{vti} = y_{vti,obs} - y_{vt,sim}$) for variable v at time t (Seber and Wild, 2003). This is similar to

assuming the following : $\forall i, y_{vti,obs} = y_{vt, sim} + \epsilon_{vti}$ with $\epsilon_{vti} \sim \mathcal{N}(0, \sigma_{vt}^2)$. In the (rare) cases where $I_{vt} = 1$, σ_{vt}^2 was fixed at the averaged value obtained for the other cultivars at the same variable and the same time point.

3.2.6 Model validation

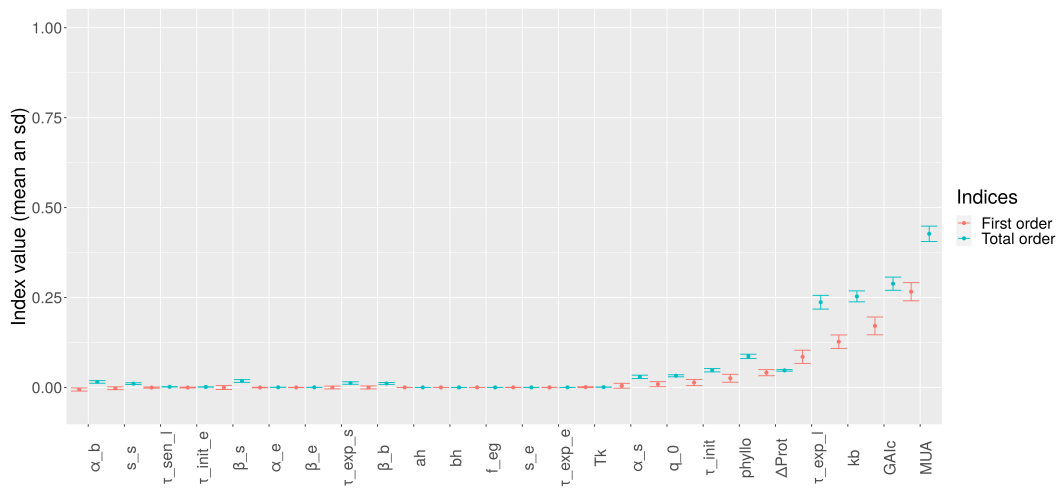
To assess the credibility of parameter calibration, we performed predictions on one season after calibrating on the other. WHEAMM was first validated for another season with two cases : calibration in 2019-2020/validation in 2020-2021 and calibration in 2020-2021/validation in 2019-2020. Model parameters calibrated on data from one year were used to perform simulations with input data from the other year. Simulations were compared with experimental observations by visualization and the computation of RMSE values for each genotype.

Model parameters calibrated in 2019-2020 (at density of 160 plants.m⁻²) were also used to perform simulations at density 250 plants.m⁻². Since there was no available data, simulation outputs were evaluated on a theoretical basis. Indeed increasing density is expected to increase competition for light, hence we expected earlier tiller cessation and stronger tiller regression, leading to lower plant and grain weights at plant scale. Moreover, we also expected these reductions at plant scale to be compensated at plot scale by the increase in plant number. Plot scale variables were computed by multiplying plant scale variables by sowing density. Simulations were compared visually but also by computing difference percentages as $\Delta = \frac{v_{250} - v_{160}}{v_{160}} \cdot 100$, where v_d is a plant or plot scale variable at density d at harvest.

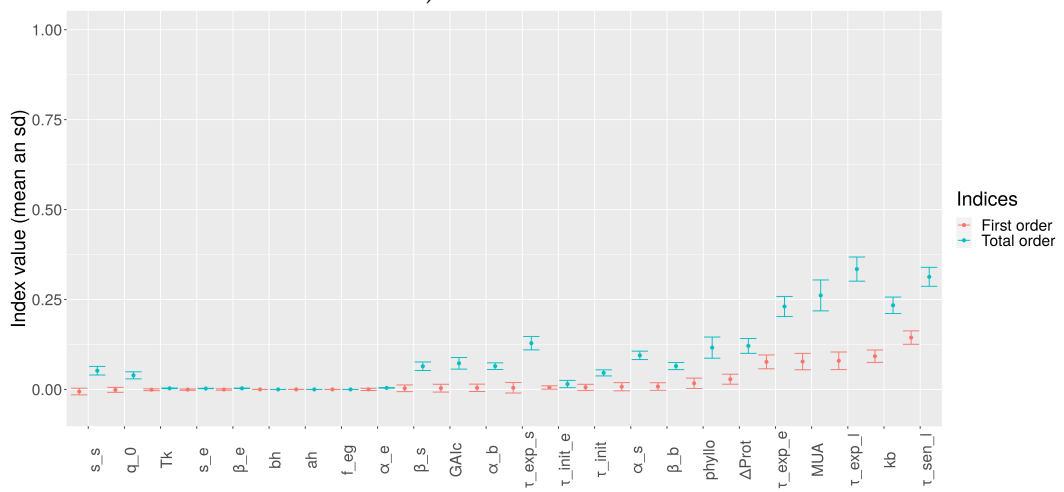
3.3 Results

3.3.1 Global sensitivity analysis

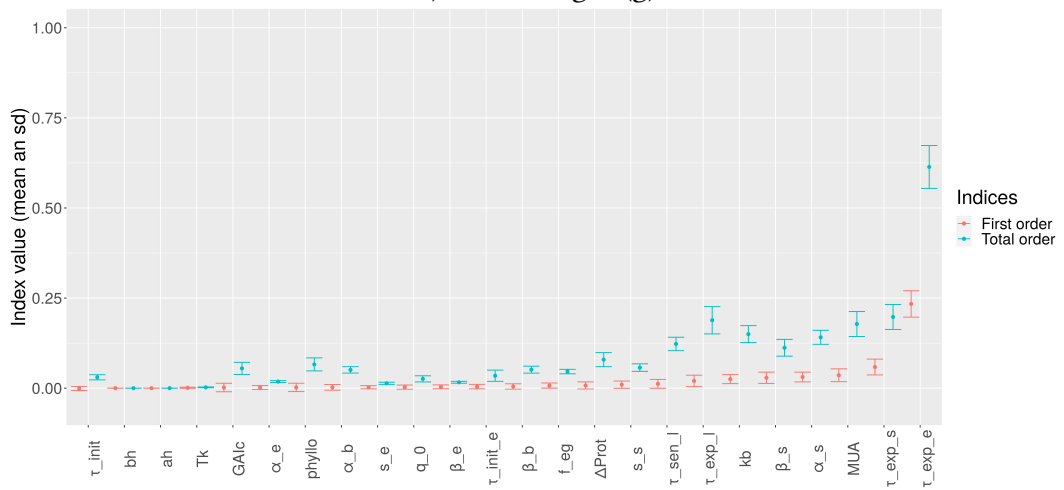
Sobol indices for final tiller number, final plant weight and grain weight at harvest are displayed on Figure 3.3 and their values are displayed in Tables 3.S2, 3.S3 and 3.S4.



A) Number of tillers



B) Plant weight (g)



C) Grain weight (g)

FIGURE 3.3 – Sobol indices with their confidence intervals of 24 different model parameter for three model outputs at harvest

For most influential parameters, total order indices are higher than first order ones, meaning that there are important interactions between parameters. Regarding the final number of tillers, parameters MUA , GAI_c , k_b and τ_{exp}^l are the most influential while Δ_{prot} and $phyllo$ have a more moderate importance and T_k has a very low influence. Plant weight is mostly impacted τ_{sen}^l , k_b , τ_{exp}^l , MUA , Δ_{Prot} and τ_{exp}^e . Grain weight is mostly impacted by the same parameters as plant weight, except that τ_{exp}^s is also influential.

Height parameters have null Sobol indices because they are not influential for simulating an homogeneous canopy as all plants have the same height. Besides, as height is computed in an independent modeling process, there is no interaction with other parameters. These parameters still need to be calibrated for each genotype in order to have realistic plant height throughout growth.

3.3.2 Calibration

Among the 24 parameters studied in the global sensitivity analysis, height parameters a_h and b_h were calibrated beforehand and α and β were not calibrated and set to fixed values according to Baey (2014) and (Kang et al., 2007), leaving 16 parameters to calibrate, even if some had low Sobol indices (T_k). RMSE values post-calibration and of validation in the other year than the one of calibration are displayed in Table 3.S5 and calibrated parameters are displayed in Table 3.S6 (2019-2020) and Table 3.S7 (2020-2021).

Season 2019-2020

Calibrations were satisfying with RMSE values ranging from 3.71 to 8.99. Simulations with calibrated parameters for genotype Expert in 2019-2020 are displayed on Figure 3.4. For this genotype, the RMSE between simulations and observation had a value of 5.38. Plots of simulations with calibrated parameters for the other seven genotypes are available in Figures 3.S1 to 3.S7. Simulations are satisfying for height, tiller number and ears biomass but there are cases of underestimated leaf surfaces, notably for Accroc and Aubusson. RMSE values are not necessarily representative of the goodness-of-fit, for example cultivars Bagou and Belepi have the lowest RMSE values but as there is no available experimental data for leaf surfaces and weights for these cultivars, their RMSE is not as consistent.

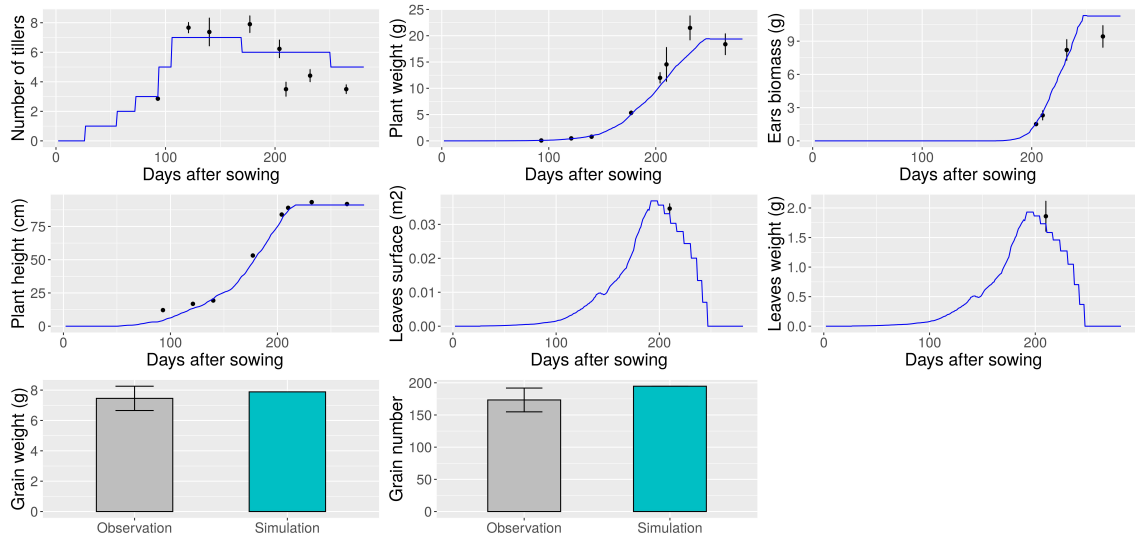


FIGURE 3.4 – Simulations with calibrated parameters for cultivar Expert in 2019-2020. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.

Figure 3.5 displays all parameter values among genotypes. Some parameters were calibrated with contrasted values among genotypes, it is the case for GAI_c , f_{eg} , s_s , T_k , τ_{sen}^l and τ_{init}^e . It is also noticeable that some parameters were calibrated at their upper bounds (or very close to them) for some genotypes : f_{eg} (Aubusson, Kalahari), k_b (Aubusson, Kalahari but all genotypes are close), s_s (Accroc, Aubusson, Belepi, Bergamo), T_k (Bergamo, Belepi, Expert), τ_{exp}^e (Accroc, Aubusson, Bergamo, Expert, Kalahari) and τ_{init}^e (Aubusson).

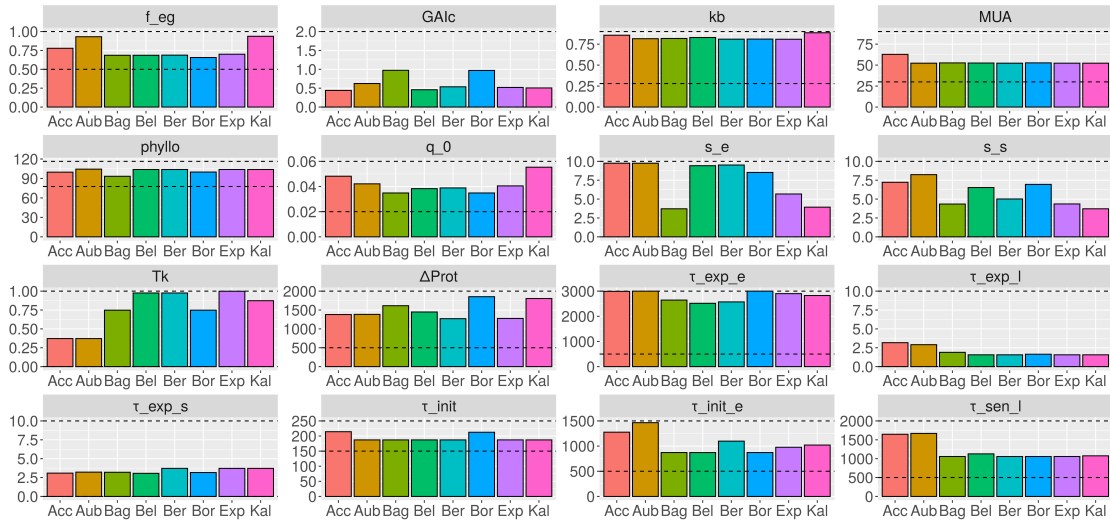


FIGURE 3.5 – Values of calibrated parameters for each genotype in 2019-2020. Dashed lines represent parameter bounds.

Correlations among parameters in 2019-2020 are displayed on Figure 3.S8. There are strong correlations between τ_{exp}^l and τ_{sen}^l , q_0 and k_b , τ_{init}^e and τ_{sen}^l and s_s and s_e . There are strong negative correlations for T_k regarding τ_{exp}^l , τ_{sen}^l , τ_{init}^e and s_s , but also between $GAIc$ and $phyllo$, and τ_{exp}^s and s_s .

Season 2020-2021

Calibrations were not as satisfying as in 2019-2020 with high RMSE values ranging from 12.31 to 21.03. Simulations with calibrated parameters for genotype Expert in 2019-2020 are displayed on Figure 3.6. For this genotype, the RMSE between simulations and observation had a value of 18.23. Plots of simulations with calibrated parameters for the other seven genotypes are available Figures 3.S10 to 3.S16. RMSE values are higher after calibration in 2020-2021 than in 2019-2020, indicating poorer calibration quality. It is notably visible for genotype Expert, for tillering dynamics (tiller cessation is too early and regression is too weak) as well as ears weight and leaf surfaces that are underestimated. For other genotypes, tillering dynamics overall lack precision, especially for the regression phase.

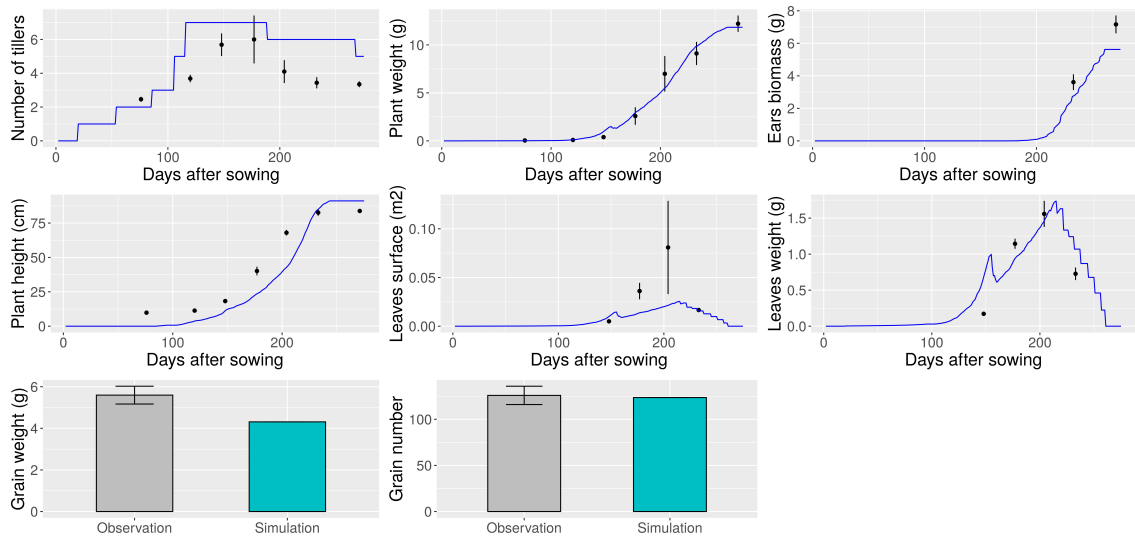


FIGURE 3.6 – Simulations with calibrated parameters for cultivar Expert in 2020-2021. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.

Figure 3.7 displays all parameter values among genotypes. Some parameters were calibrated with similar values among genotypes (GAI_c , τ_{exp}^l , τ_{init}^e and τ_{exp}^s) but all the others showed contrasted values. It is also noticeable that some parameters were calibrated at their upper bounds for some genotypes : f_{eg} (Bagou, Belepi, Bergamo), k_b (Aubusson and Kalahari are quite close), $phyllo$ (Accroc, Belepi, Kalahari), q_0 (Belepi, Kalahari), s_e (Accroc, Belepi, Bergamo, Expert), s_s (Belepi, Bergamo), MUA (Belepi), Δ_{prot} (Aubusson, Bergamo, Boregar) and τ_{exp}^e (Aubusson, Belepi, Boregar).

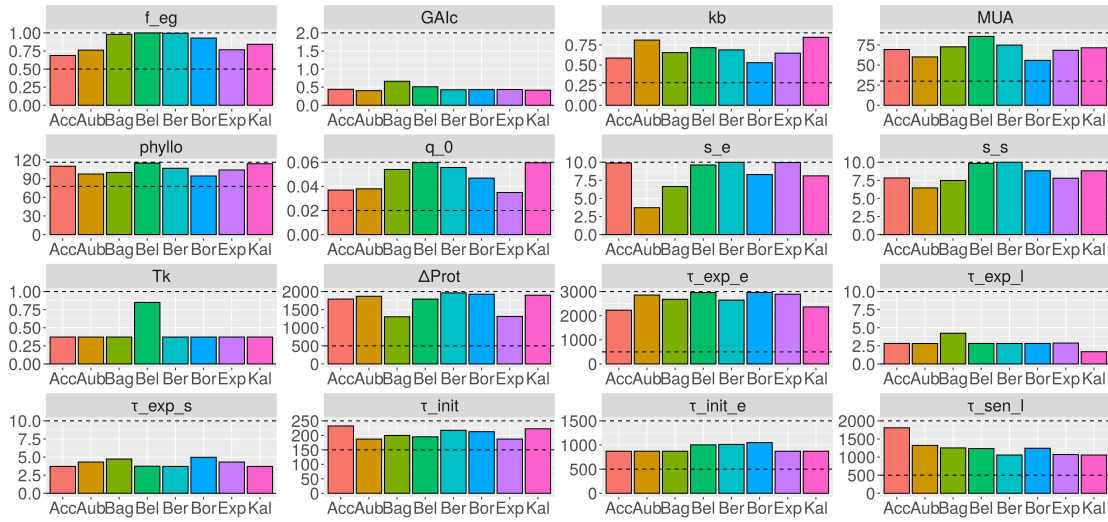


FIGURE 3.7 – Values of calibrated parameters for each genotype in 2019-2020. Dashed lines represent parameter bounds.

Calibrated parameter values are contrasted between the two studied seasons. Indeed the stable and contrasted parameters among genotypes are not the same ones, and they can take quite different values. Correlation coefficients for each parameter between the two seasons are displayed in Table 3.S8. The best correlations are obtained for parameters τ_{sen}^l , GAI_c and τ_{init} but correlations remain quite low for the other parameters, some of them are even negative (MUA , f_{eg} , τ_{exp}^e , s_s , τ_{exp}^s , τ_{init}^e).

Correlations among parameters in 2020-2021 are displayed on Figure 3.S9. There are strong correlations between τ_{exp}^l and GAI_c , and $phyllo$ and MUA . There are strong negative correlations between τ_{init} and τ_{exp}^e , and τ_{exp}^s and $phyllo$.

3.3.3 Model validation

Validation on another season

RMSE values for validation in 2020-2021 are displayed in Table 3.S5. For both cases of validation, simulations are not absurd as their magnitude order is fine but prediction accuracy is bad with RMSE values ranging from 20.32 to 32.30 in 2020-2021. In 2019-2020 prediction accuracy is more contrasted with RMSE values ranging from 5.26 to 24.02. Calibration in 2019-2020 has lower RMSE values than validation in 2020-2021, as expected. However, calibration in 2020-2021 has higher RMSE values than validation in 2019-2020 for six genotypes out of eight (Table 3.S5). However, this difference in RMSE values could

be due to the fact that the computation of this RMSE takes into account different number of experimental observations for the two studied seasons, and this difference in RMSE values is not necessarily noticeable on plots. Indeed, when comparing training in 2020-2021 for genotype Expert (Figure 3.6, RMSE 18.23) with validation in 2019-2020 (Figure 3.8, RMSE 13.2), simulations don't appear to be better fitted on Figure 3.8 for validation even though the RMSE value is lower. Indeed tillering dynamics, plant weight and leaf weights are visually better fitted for simulations in 2020-2021 (Figure 3.6) than in 2019-2020 (Figure 3.8).

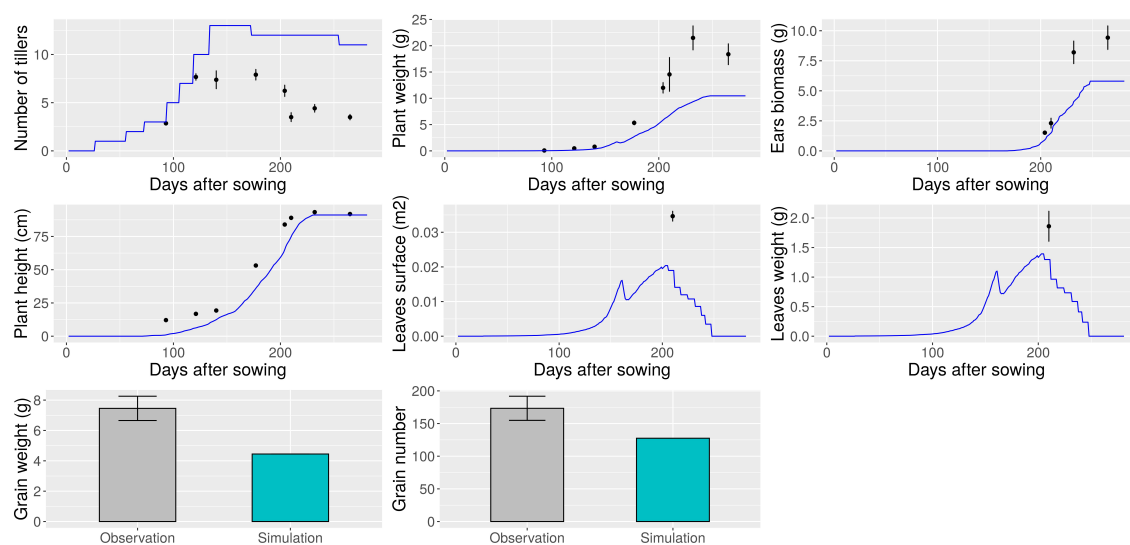


FIGURE 3.8 – Validation simulations for genotype Expert in 2019-2020 after training in 2020-2021 to calibrate model parameters. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.

Validation at density 250 plants.m⁻²

Simulations were performed for each genotype with a higher density of 250 plants.m⁻² using meteorological data from 2019-2020 with parameters calibrated in 2019-2020 at density 160 plants.m⁻². Simulation results are displayed on Figure 3.9 for genotype Expert and plant weight and grain weight are displayed at plot scale on Figure 3.S17. There is no difference in tillering dynamics between the two sowing densities and there is a strong decrease in plant weight, spikes weight and grain weight at plant scale at density 250 plants.m⁻² that is not compensated at plot scale by the increase in plant number.

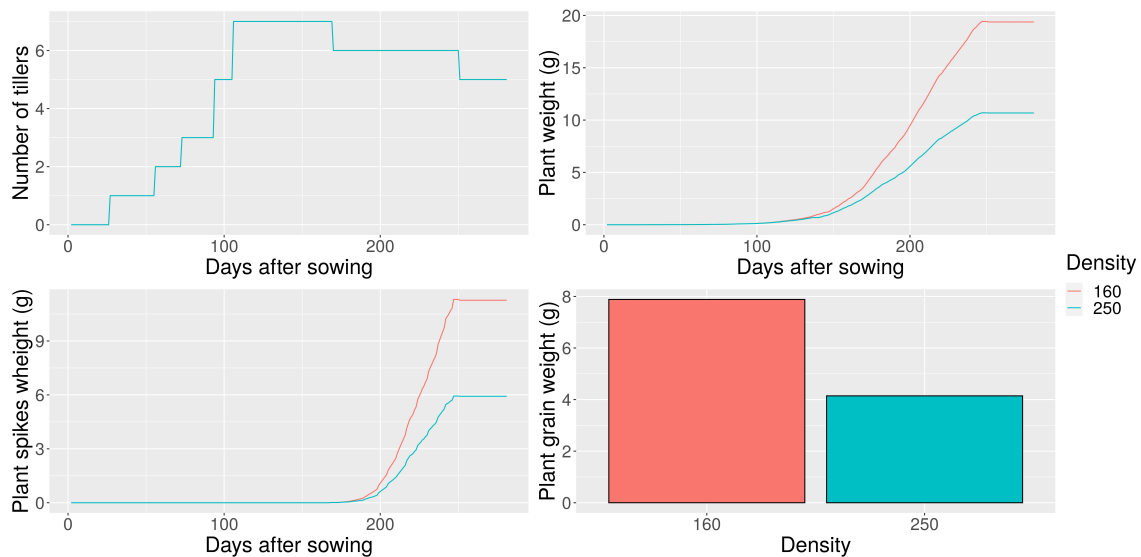


FIGURE 3.9 – Simulations at densities 160 and 250 for genotype Expert with parameters calibrated in 2019-2020

We investigated the evolution of proximity GAI for genotype Expert at both densities in Figure 3.S18, and we found that for Expert $GAIc = 0.44$ was reached at $\tau(n) = 708^{\circ}Cd$ at density 250 plants.m⁻² and at $\tau(n) = 768^{\circ}Cd$ at density 160 plants.m⁻². However, $GAIc$ is reached between the seventh tiller emission at $706^{\circ}Cd$ and the eighth expected at $810^{\circ}Cd$, therefore aborted for both densities. This explains their identical behaviour for tiller cessation. This behaviour is observed for all genotypes.

The percentages of difference between density 160 and 250 for tiller number (TN), plant weight (PW) and grain weight (GW) are displayed in Table 3.3 at plant scale and plot scale. All cultivars show the same tillering dynamics at plant scale for both densities. Regarding plant weight and grain weight at plant scale, variables are always higher at density 160 plants.m⁻² (negative difference). It was expected that even though an increase in density reduces grain weight at plant scale, it would be compensated by the increase in plant number at plot scale. We observed this compensation for Accroc, Aubusson and Bagou, but for other cultivars the drop in plant and grain weight at plant scale was too strong to be compensated at plot scale at density 250 plants.m⁻².

Cultivar	Variable	Plant scale difference (%)	Plot scale difference (%)
Accroc	TN	0	56
	PW (g)	-31	8
	GW (g)	-31	7
Aubusson	TN	0	56
	PW (g)	-33	5
	GW (g)	-33	4
Bagou	TN	0	56
	PW (g)	-35	2
	GW (g)	-36	0
Belepi	TN	0	56
	PW (g)	-38	-4
	GW (g)	-41	-8
Bergamo	TN	0	56
	PW (g)	-36	0
	GW (g)	-38	-3
Boregar	TN	0	56
	PW (g)	-45	-14
	GW (g)	-51	-23
Expert	TN	0	56
	PW (g)	-45	-14
	GW (g)	-47	-18
Kalahari	TN	0	56
	PW (g)	-39	-5
	GW (g)	-43	-12

TABLE 3.3 – Differences percentages between densities 160 and 250 plants.m⁻² $\Delta = \frac{v_{250}-v_{160}}{v_{160}} \cdot 100$ for each genotype in 2019-2020 at plant and plot scales for tiller number (TN), plant weight (PW) and grain weight (GW) at harvest

3.4 Discussion

3.4.1 Conception of WHEAMM

WHEAMM respects all the constraints laid for its conception with its source-sink formalism and its minimalist 3D architecture enabling fast computations but also with the simulation of the three phases of tillering dynamics with plastic responses to competition for light. Hence, along with WALTER (Lecarpentier et al., 2019), WHEAMM is the only wheat model simulating realistic and plastic tillering dynamics in response to competition for light. Unlike WALTER, WHEAMM is much faster and computes biomass production and allocation dynamics throughout growth, enabling the investigation of feed

backs between plastic tillering dynamics and biomass production and allocation, but also the possibility to link tillering plasticity with plant and plot performance in terms of grain weight. This will enable to link simulations with data commonly retrieved at plot scale in micro-plots in the framework of field trials. The method proposed in (Cournède et al., 2007) for the computation of competition for light was successfully implemented in WHEAMM and validated for the simulations of pure stands. This method is very useful to compute competition for light without a detailed 3D aerial architecture, which was the main challenge in the conception of WHEAMM. WHEAMM contributes to widen the use of GreenLab models to new frameworks for wheat cultivar mixtures with new plastic formalisms for tillering inspired from other models. WHEAMM's short computation time enables the use of sensitivity analysis and automatic calibration methods. Hence, we were able to calibrate WHEAMM for eight different genotypes. The use of these methods is essential in a modeling cycle (Cournède et al., 2013) to identify possible misspecifications and model limitations for future improvements. The use of sensitivity analysis methods is notably common for crop models but not so much for FSPMs : it was performed in pure and mixed wheat stands with WALTer (Blanc, 2021) with the use of a metamodel, but none was performed for ADEL-wheat or CN-wheat because of their computation time.

3.4.2 Model limitations

Even though calibrated simulated tillering dynamics in 2019-2020 are satisfactory, they are perfectible for some cultivars. To quote Gelman and Shalizi (2013), "the point of falsifying a model is not to learn that the model is false but rather to learn the ways in which a model is false", and the use of sensitivity analysis and automatic calibration methods was useful to identify these ways. For example for Expert in 2019-2020 even though tillering dynamics are realistic in comparison with experimental observations, simulations could gain in realism as the regression of tillers is too weak. Moreover, the global sensitivity analysis revealed that the parameter T_k has a nearly null influence on final tiller number, which is surprising as this parameter is supposed to control the regression of tillers, indicating the parameter might not be identifiable (Brun et al., 2001). This low influence was confirmed by identical calibrated values among some cultivars. This behaviour has already been observed with the global sensitivity of WALTer for the parameters PAR_t and an inadequate variation range was suspected. However, for the EcoMeristem model, the equivalent parameter Ict was found to be quite influential, especially when increasing

density (Larue et al., 2019). However in our case, the automatic calibration also showed that calibrated T_k values were quite high for all genotypes. With such high values, leaves are systematically marked for regression and only Δ_{prot} is truly controlling regression by controlling its rhythm. This is probably due to the reversibility of tiller regression in WHEAMM : the regression process can be stopped if all leaves were not marked on an axis. As a result, the axis will not regress and will even bear an ear. If all tillers that enter this regression phase would necessarily regress, then control of regression through T_k might be more precise and tillering dynamics would be more accurate. Regression process could also be improved by regressing leaves and internodes progressively instead of being marked and wait and then regressing the whole axis abruptly. Modifications of the current model version along these lines were tested, but did not enable proper simulations, even after calibration. Even if the lack of realism of the regression phase is probably due to model misspecifications, calibration could also be improved regarding tillering dynamics by giving more weight to this variable than to others for the computation of the RMSE value. We tested different weights among variables and time points and results were not conclusive (data not shown), but this should be explored more thoroughly. Besides, it was specified in Blanc et al. (2021a) that the calibration of tillering dynamics requires data at different sowing densities, which could be a limitation in our case.

Further work is needed regarding tillering formalisms, however they are intimately connected with biomass dynamics that might also have some limitations. Indeed, there is no root compartment so as the plant does not have to allocate biomass to it, hence calibrated biomass dynamics might be underestimated. Besides, ears and internodes should also contribute to the photosynthetic activity (Sanchez-Bragado et al., 2016; Chen et al., 2019). As a result, biomass production and allocation dynamics could be misspecified, which could impact tillering dynamics.

3.4.3 Model calibration

Calibration results in 2019-2020 enabled to perform realistic simulations, but calibration quality was not as good in 2020-2021. This difference in fit quality can also be seen with the contrasted parameter values between the two seasons, with weak correlations between them. This difference in fit quality could also be due to changes in experimental

conditions with specific stresses but no particular observation were made. However the two growing seasons 2019-2020 and 2020-2021 were very contrasted in terms of climate with important GxE interactions (Gawinowski et al., 2022). Because of these misunderstood interactions, we might not be able to train the model on one year and validate it on the other, so we could consider a joint calibration on both years : a validation data set would be composed of data from the two seasons, and the model would be calibrated on the remaining data from both seasons. However, the difference of fit quality between the two seasons could also be a symptom of model misspecifications, notably regarding tillering dynamics, that could be resolved by solving them.

Besides tillering, other simulated variables are not satisfactory for some cultivars. Indeed, even though Expert's calibration (Figure 3.4) is acceptable, other genotypes display abnormal variables throughout growth. It is notably the case for leaf surfaces for Accroc and Aubusson in 2019-2020 that are underestimated. Calibration results also show some abnormal values for many parameters that were calibrated to their upper bounds, especially in 2020-2021 (k_b , s_e , s_s , Δ_{prot} , τ_{init}^e , τ_{exp}^e , q_0 , f_{eg} , T_k , MUA). However, for some parameters it would not be realistic to widen their variation range. Indeed the initial seed mass q_0 should not exceed 0.05 g and the extinction coefficient k_b is known to vary between 0.28 and 0.9 (Liu et al., 2021) so it would be incorrect to widen its variation range. The fact that these parameters are calibrated at their upper bounds could be the symptoms of model misspecifications, and the revision of variation ranges should be considered after treating these misspecifications. We also found unusually high values for the thermal time of emergence, as it is around $200^\circ Cd$ among genotypes for both years corresponding to 28 days after sowing, while emergence usually occurs at 8 to 10 days after sowing. This value is not fully abnormal as it is observable but it is unusual. Besides, this parameter was not calibrated to its lower bound and there is no lag in development between simulations and observations. The emergence simulated in WHEAMM might not be the true agronomic emergence, but rather a thermal time at which the plant acquires its biological functions. However, this could also be due to a model misspecification compensated by other processes like the rhythm of tiller emission or biomass allocation at emergence. We also found that RMSE values were not necessarily consistent with visual fit qualities, indicating that its computation should be studied with more attention.

Among studied genotypes, Accroc and Aubusson are earlier, so their final leaf number was set to 8 instead of 13 for the other genotypes. Indeed, as there is no specific

earliness module in WHEAMM, changing the final leaf number enables to mimic differences in earliness (Blanc, 2021). However these values are different from the experimental observations of 2020-2021 (Table 3.S9) in the PerfoMix experiment. Nevertheless these experimental values were not representative of Accroc and Aubusson earliness as they were similar among all genotypes. We tried to set different values for the final number of leaves NR_{MS} to these experimental values in 2020-2021, but fit quality was less good and resulted in less realistic simulations (data not shown). As the final number of leaves on the main stem can vary among years depending on climatic variables, the most perennial solution would be the implementation of an earliness module as in the crop model SiriusQuality (He et al., 2012) to directly compute the final number of leaves based on vernalization and photoperiod. Thermal time computation could also be discussed as it is currently computed as in WALTER (Lecarpentier et al., 2019) simply as the sum of temperatures above $0^{\circ}C$ but more sophisticated approaches enable to take into account an optimal temperature above which daily thermal time decreases (Bogard et al., 2015).

3.4.4 Model validation

As expected, validation in 2020-2021 after training in 2019-2020 showed higher RMSE values even though the order magnitude of simulated variables was consistent. However RMSE values were higher for training in 2020-2021 than for validation in 2019-2020, but these differences between training and validation are not necessarily representative of fit quality differences as they are not necessarily visually noticeable. The model was mostly conceived based on data from 2019-2020, maybe leading to some bias in the conception of the model. We tested calibration and validation by adding α and β allocation parameters to the set of calibrated parameters (data not shown), without significant changes in results. As previously mentioned, we also tried to set different values for the final number of leaves NR_{MS} based on experimental values (Table 3.S9), but there was no change in training versus validation results for parameters calibrated in 2020-2021 (data not shown). As most model parameters are already separately calibrated for each season, some structural aspects of the model might be too specific to the year 2019-2020. However, simulations for validation in 2019-2020 after training in 2010-2021 do not appear to be better fitted than simulations in 2020-2021, even though its RMSE values are lower. This observation confirms that RMSE values are not always consistent with visual fit quality and should be studied more carefully.

Model validation at a higher density was disappointing as there was no modification in tillering dynamics for most cultivars whereas we expected earlier tiller cessation and strong tiller regression at a higher sowing density (Darwinkel, 1978). Indeed the modifications in the evolution of proximity GAI were too weak to shift tiller cessation, and the high values of T_k inducing a systematic regression of tillers only limited by Δ_{prot} induced a lack of sensitivity of this process to changes in competition for light at a higher density. Besides, simulated plant and grain weight at plant scale were too low at density 250 plants.m⁻², leading to unrealistic values at plot scale.

In summary, WHEAMM allows for acceptable simulations of plants grown in contrasted pure stands. The use of a global sensitivity analysis and automatic calibration enabled to identify different limitations and possible model misspecifications (tillering dynamics, absence of roots), but work remains to be done to achieve better model predictions.

3.4.5 Perspectives

In perspectives, we will deal with previously identified model limitations. We also consider other methods for parameter estimation. Indeed we would like to use Bayesian algorithms in order to retrieve parameter distributions instead of point estimates in order to quantify their uncertainty and propagate it to the predictions of the model. A hierarchical model could also allow to calibrate all genotypes together, thus allowing more robust parameter estimation (Baey et al., 2018; Viaud et al., 2022). With such methods, we could test if parameters are significantly different among genotypes and so if these parameters are truly genotype-dependent. Besides, we found that our calibration approach was sensitive to the initial values set for model parameters, so it could be improved by launching calibration on different sets of initial parameter values. Furthermore, calibration could be improved with more consistent experimental data, notably regarding leaf surfaces throughout growth with a follow-up of individual plants. If such measures were not possible for our experiment, new high throughput technologies are emerging to study light interception in canopies (Cabrera-Bosquet et al., 2016). Finally, WHEAMM ultimate goal is to simulate plants grown in mixed stands. As differences in within-genotype variability were experimentally observed between plants grown in pure and mixed stands (Gawinowski et al., 2022), it is of primary importance that WHEAMM generates different plants even if they are of the same genotype to explore these processes. As there is no

inter-individual variability in pure stands, the first step is to integrate stochastic components in WHEAMM. Afterwards further analyses will be needed in pure and mixed stands with these stochastic components.

Conflict of Interest Statement

The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Author Contributions

PHC provided original scripts for the conception of the model, MG developed and maintained the model with input from PHC, TF and JE. MG and TF wrote the manuscript. All authors reviewed and approved the final manuscript.

Funding

This work is supported by the doctoral school FIRE of the Learning Planet Institute and the BAP department from INRAE (PerfoMix project). This work was also supported by a travel grant for collaboration provided by the GDR Plasticité Phénotypique (GDR 3715) from CNRS.

Acknowledgments

The authors thank G. Viaud, A. Le Galiot and A. Falce for their valuable help and support regarding model development and software utilization.

3.5 Supplemental Data

3.5.1 Table with parameters values

Parameter	Calibration	Value	Source
RUE	no	2.8 g.MJ^{-1}	(Sinclair and Muchow, 1999)
PA_{max}	no	4	(Kang et al., 2007)
NR_{MS}	no	8 (Acc, Aub) or 13	Manual calibration
$dGAI_p$	no	1 m	(Lecarpentier et al., 2019)
s_l	no	1	(Kang et al., 2007)
α_l	no	2	Adapted from (Baey, 2014)
α_s	no	4	Adapted from (Baey, 2014)
α_e	no	4	Adapted from (Baey, 2014)
β_l	no	5	Adapted from (Baey, 2014)
β_s	no	4	Adapted from (Baey, 2014)
β_e	no	4	Adapted from (Baey, 2014)
$phyllo$	yes	99 [77.6, 116.4] $^{\circ}Cd$	(Martre et al., 2007)
τ_{init}	yes	200 [150, 250] $^{\circ}Cd$	
τ_{exp}^l	yes	1.6 [0, 10] phyllochrons	
τ_{sen}^l	yes	955 [500, 2000] $^{\circ}Cd$	
τ_{exp}^s	yes	3.06 [0, 10] phyllochrons	
τ_{exp}^e	yes	2513 [500, 3000] $^{\circ}Cd$	
τ_{init}^e	yes	973 [500, 1500] $^{\circ}Cd$	
q_0	yes	0.032 [0.02, 0.06]g	
f_{eg}	yes	0.64 [0.5, 1]	
k_b	yes	0.0.86 [0.28, 0.9]	(Liu et al., 2021)
MUA	yes	54 [30, 90] g.m^{-2}	
s_s	yes	5.3 [0, 10]	
s_e	yes	2.4 [0, 10]	
GAI_c	yes	0.14 [0, 2]	
T_k	yes	0.19 [0, 1]g	
Δ_{prot}	yes	883 [500, 2000] $^{\circ}Cd$	
b_h	yes	-0.12 [-5, 5]	
a_h	yes	-1.74 [-5, 5]	

TABLE 3.S1 – Table of calibration choices for each model parameter with its fixed value or its initial value with its variation range

3.5.2 Tables with Sobol indices

Parameter	First order	Total order
<i>GAIc</i>	0.171 ± 0.025	0.288 ± 0.018
T_k	0.001 ± 0.001	0.001 ± 0
Δ_{prot}	0.041 ± 0.009	0.047 ± 0.002
τ_{exp}^l	0.085 ± 0.018	0.237 ± 0.019
τ_{init}^e	0 ± 0.001	0.001 ± 0
τ_{sen}^l	0 ± 0.002	0.002 ± 0.001
k_b	0.127 ± 0.019	0.253 ± 0.015
<i>MUA</i>	0.266 ± 0.025	0.427 ± 0.021
a_h	0 ± 0	0 ± 0
b_h	0 ± 0	0 ± 0
f_{eg}	0 ± 0	0 ± 0
q_0	0.009 ± 0.007	0.032 ± 0.003
τ_{exp}^e	0 ± 0	0 ± 0
s_e	0 ± 0	0 ± 0
s_s	-0.002 ± 0.004	0.01 ± 0.002
<i>phyllo</i>	0.025 ± 0.011	0.086 ± 0.006
τ_{init}	0.014 ± 0.009	0.048 ± 0.005
τ_{exp}^s	0 ± 0.004	0.012 ± 0.003
α_b	-0.006 ± 0.004	0.015 ± 0.004
α_s	0.005 ± 0.007	0.029 ± 0.005
α_e	0 ± 0.001	0 ± 0
β_b	0 ± 0.004	0.011 ± 0.003
β_s	0 ± 0.006	0.018 ± 0.004
β_e	0 ± 0	0 ± 0

TABLE 3.S2 – First and total order mean Sobol indices with their standard deviations for the number of tillers

Parameter	First order	Total order
<i>GAIc</i>	0.003 ± 0.011	0.073 ± 0.016
T_k	-0.001 ± 0.003	0.003 ± 0.001
Δ_{prot}	0.028 ± 0.014	0.121 ± 0.021
τ_{exp}^l	0.08 ± 0.024	0.335 ± 0.034
τ_{init}^e	0.005 ± 0.005	0.015 ± 0.01
τ_{sen}^l	0.144 ± 0.019	0.313 ± 0.026
k_b	0.092 ± 0.017	0.234 ± 0.023
<i>MUA</i>	0.077 ± 0.023	0.261 ± 0.043
a_h	0 ± 0	0 ± 0
b_h	0 ± 0	0 ± 0
f_{eg}	0 ± 0	0 ± 0
q_0	-0.001 ± 0.007	0.039 ± 0.01
τ_{exp}^e	0.077 ± 0.019	0.23 ± 0.028
s_e	-0.001 ± 0.002	0.003 ± 0.001
s_s	-0.006 ± 0.009	0.052 ± 0.012
<i>phyllo</i>	0.017 ± 0.014	0.116 ± 0.029
τ_{init}	0.006 ± 0.008	0.046 ± 0.008
τ_{exp}^s	0.005 ± 0.015	0.129 ± 0.019
α_b	0.004 ± 0.01	0.065 ± 0.009
α_s	0.007 ± 0.011	0.095 ± 0.012
α_e	0 ± 0.003	0.004 ± 0.001
β_b	0.008 ± 0.01	0.065 ± 0.01
β_s	0.003 ± 0.009	0.064 ± 0.012
β_e	0 ± 0.002	0.003 ± 0.001

TABLE 3.S3 – First and total order mean Sobol indices with their standard deviations for plant weight

Parameter	First order	Total order
<i>GAIc</i>	0.002 ± 0.012	0.055 ± 0.017
T_k	0.001 ± 0.001	0.002 ± 0.001
Δ_{prot}	0.008 ± 0.01	0.079 ± 0.019
τ_{exp}^l	0.02 ± 0.016	0.188 ± 0.038
τ_{init}^e	0.004 ± 0.006	0.035 ± 0.016
τ_{sen}^l	0.012 ± 0.012	0.123 ± 0.019
k_b	0.025 ± 0.012	0.15 ± 0.024
<i>MUA</i>	0.036 ± 0.018	0.178 ± 0.035
a_h	0 ± 0	0 ± 0
b_h	0 ± 0	0 ± 0
f_{eg}	0.007 ± 0.007	0.046 ± 0.006
q_0	0.003 ± 0.006	0.026 ± 0.009
τ_{exp}^e	0.234 ± 0.037	0.614 ± 0.059
s_e	0.003 ± 0.004	0.014 ± 0.003
s_s	0.01 ± 0.01	0.057 ± 0.01
<i>phyllo</i>	0.002 ± 0.012	0.066 ± 0.018
τ_{init}	-0.001 ± 0.006	0.03 ± 0.007
τ_{exp}^s	0.059 ± 0.022	0.198 ± 0.035
α_b	0.002 ± 0.008	0.051 ± 0.009
α_s	0.031 ± 0.014	0.141 ± 0.019
α_e	0.002 ± 0.005	0.018 ± 0.003
β_b	0.005 ± 0.007	0.051 ± 0.01
β_s	0.029 ± 0.016	0.112 ± 0.023
β_e	0.004 ± 0.005	0.016 ± 0.003

TABLE 3.S4 – First and total order mean Sobol indices with their standard deviations for grain weight

3.5.3 Table of RMSE values for training and validation on both seasons 2019-2020 and 2020-2021

Year	Genotype	RMSE training	RMSE validation
Training 2019 Validation 2020	Accroc	8.97	24.61
	Aubusson	7.59	20.32
	Bagou	4.49	28.51
	Belepi	3.71	32.38
	Bergamo	5.09	29.52
	Boregar	5.18	28.72
	Expert	5.38	24.4
	Kalahari	8.99	28.14
Training 2020 Validation 2019	Accroc	12.31	24.02
	Aubusson	17.83	10.36
	Bagou	20.71	12.7
	Belepi	14.89	5.26
	Bergamo	21.03	11.97
	Boregar	20.3	7.82
	Expert	18.23	13.2
	Kalahari	12.66	16.54

TABLE 3.S5 – Table of RMSE values for training and validation on both seasons 2019-2020 and 2020-2021

3.5.4 Tables with calibrated parameter values for each genotype for both years

Parameter	Acc	Aub	Bag	Bel	Ber	Bor	Exp	Kal	Mean	Min.	Max.
GAI_c	0.44	0.62	0.97	0.46	0.54	0.97	0.52	0.51	0.63	0.44	0.97
T_k	0.37	0.37	0.75	0.98	0.98	0.75	1	0.87	0.76	0.37	1
Δ_{prot}	1380	1384	1614	1448	1271	1853	1277	1805	1504	1271	1853
τ_{exp}^l	3.2	2.9	1.9	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	2	1.6	3.2
τ_{sen}^l	1647	1670	1057	1128	1057	1057	1057	1076	1219	1057	1670
k_b	0.86	0.81	0.82	0.83	0.81	0.81	0.81	0.89	0.83	0.81	0.89
MUA	63	52	53	52	52	53	52	52	54	52	63
f_{eg}	0.78	0.93	0.69	0.69	0.69	0.66	0.7	0.94	0.76	0.66	0.94
q_0	0.048	0.042	0.035	0.038	0.039	0.035	0.04	0.055	0.042	0.035	0.055
τ_{exp}^e	2992	3000	2645	2517	2572	3000	2901	2826	2807	2517	3000
s_e	9.8	9.8	3.7	9.4	9.5	8.5	5.7	3.9	7.5	3.7	9.8
s_s	7.23	8.24	4.34	6.53	5.01	6.95	4.36	3.72	5.8	3.72	8.24
<i>phyllo</i>	99.7	104.4	93.4	103.9	103.9	99.9	103.9	103.9	101.6	93.4	104.4
τ_{init}	214	187	187	187	187	213	187	187	194	187	214
τ_{exp}^s	3.1	3.2	3.2	3.1	3.7	3.2	3.7	3.7	3.4	3.1	3.7
τ_{init}^e	1277	1465	872	872	1098	872	977	1021	1057	872	1465
a_h	0.19	-0.36	-0.08	-0.67	0.09	0.14	-0.12	0.13	-0.05	-0.67	0.19
b_h	2.30	-1.42	-1.98	3.79	1.98	1.48	-1.74	1.80	0.77	-1.98	3.79

TABLE 3.S6 – Calibrated parameter values for each genotype in 2019-2020

Parameter	Acc	Aub	Bag	Bel	Ber	Bor	Exp	Kal	Mean	Min.	Max.
GAI_c	0.44	0.4	0.66	0.51	0.43	0.43	0.44	0.42	0.47	0.4	0.66
T_k	0.37	0.37	0.37	0.85	0.37	0.37	0.37	0.37	0.43	0.37	0.85
Δ_{prot}	1791	1869	1303	1792	1963	1927	1312	1900	1732	1303	1963
τ_{exp}^l	2.8	2.8	4.2	2.8	2.8	2.8	2.9	1.7	2.9	1.7	4.2
τ_{sen}^l	1809	1323	1254	1235	1057	1244	1071	1057	1256	1057	1809
k_b	0.59	0.81	0.65	0.72	0.69	0.53	0.65	0.84	0.69	0.53	0.84
MUA	69	60	73	86	75	56	68	71	70	56	86
f_{eg}	0.69	0.76	0.98	1	1	0.93	0.77	0.84	0.87	0.69	1
q_0	0.037	0.038	0.054	0.06	0.056	0.047	0.035	0.06	0.048	0.035	0.06
τ_{exp}^e	2229	2854	2680	2957	2645	2962	2890	2365	2698	2229	2962
s_e	9.9	3.7	6.6	9.6	10	8.3	10	8.1	8.3	3.7	10
s_s	7.83	6.45	7.48	9.85	10	8.82	7.79	8.81	8.38	6.45	10
<i>phyllo</i>	110	97.4	99.9	115	106.6	94.3	103.9	113.9	105.1	94.3	115
τ_{init}	233	187	200	195	218	213	187	223	207	187	233
τ_{exp}^s	3.7	4.3	4.7	3.7	3.7	5	4.3	3.7	4.1	3.7	5
τ_{init}^e	872	872	872	1004	1013	1050	872	872	928	872	1050
a_h	0.19	-0.36	-0.08	-0.67	0.09	0.14	-0.12	0.13	-0.05	-0.67	0.19
b_h	2.30	-1.42	-1.98	3.79	1.98	1.48	-1.74	1.80	0.77	-1.98	3.79

TABLE 3.S7 – Calibrated parameter values for each genotype in 2020-2021

3.5.5 Plots of calibrated cultivars in 2019-2020

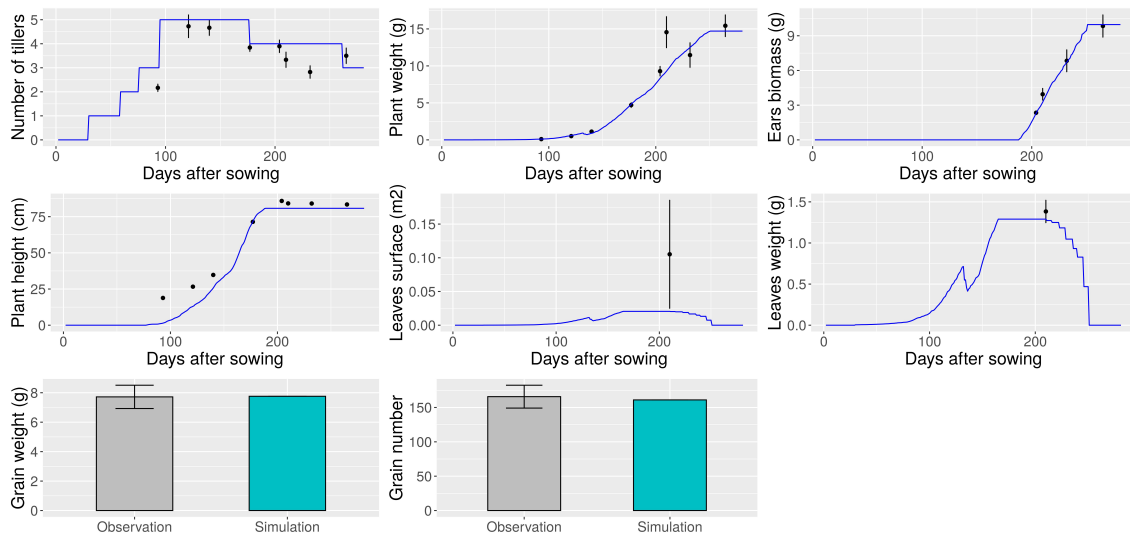


FIGURE 3.S1 – Simulations with calibrated parameters for cultivar Accroc in 2019-2020. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.

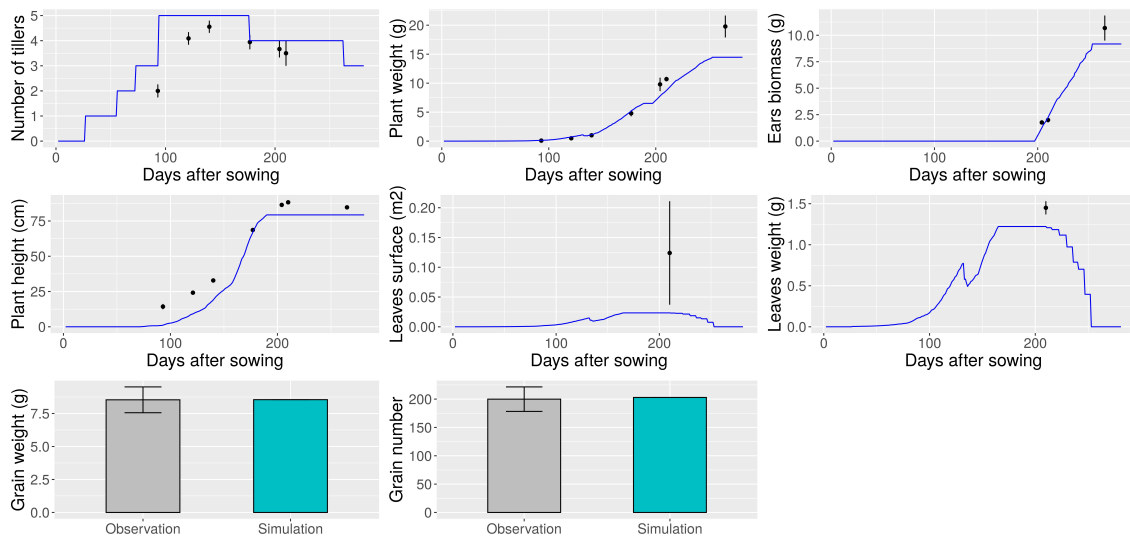


FIGURE 3.S2 – Simulations with calibrated parameters for cultivar Aubusson in 2019-2020. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.

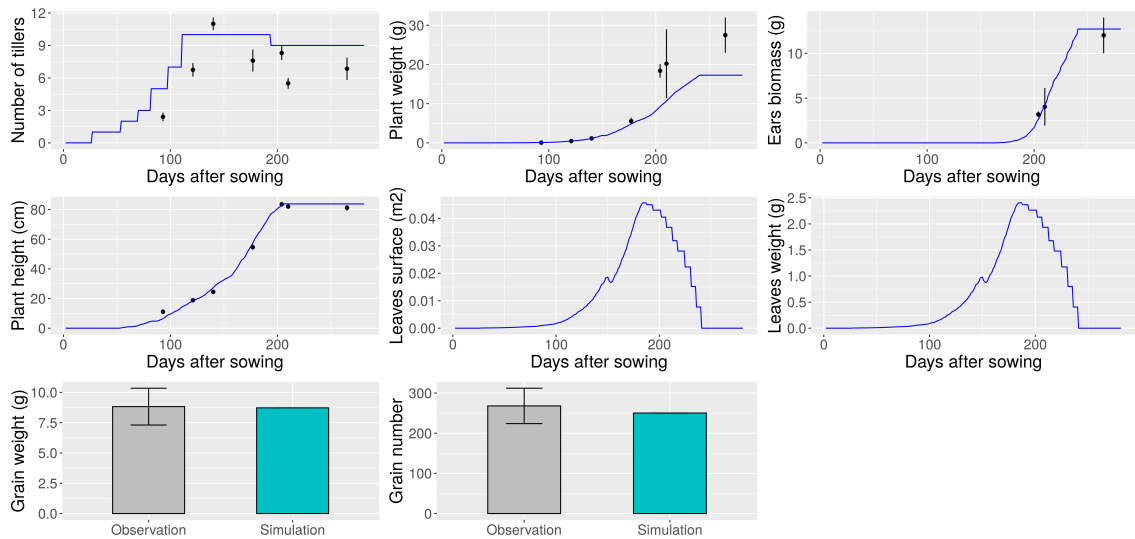


FIGURE 3.S3 – Simulations with calibrated parameters for cultivar Bagou in 2019-2020. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.

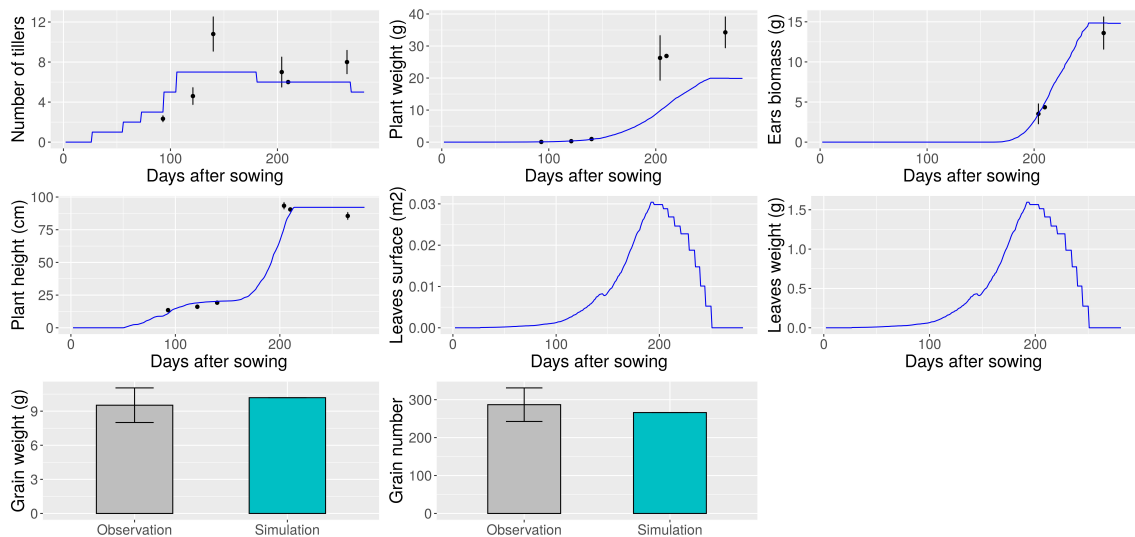


FIGURE 3.S4 – Simulations with calibrated parameters for cultivar Belepi in 2019-2020. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.

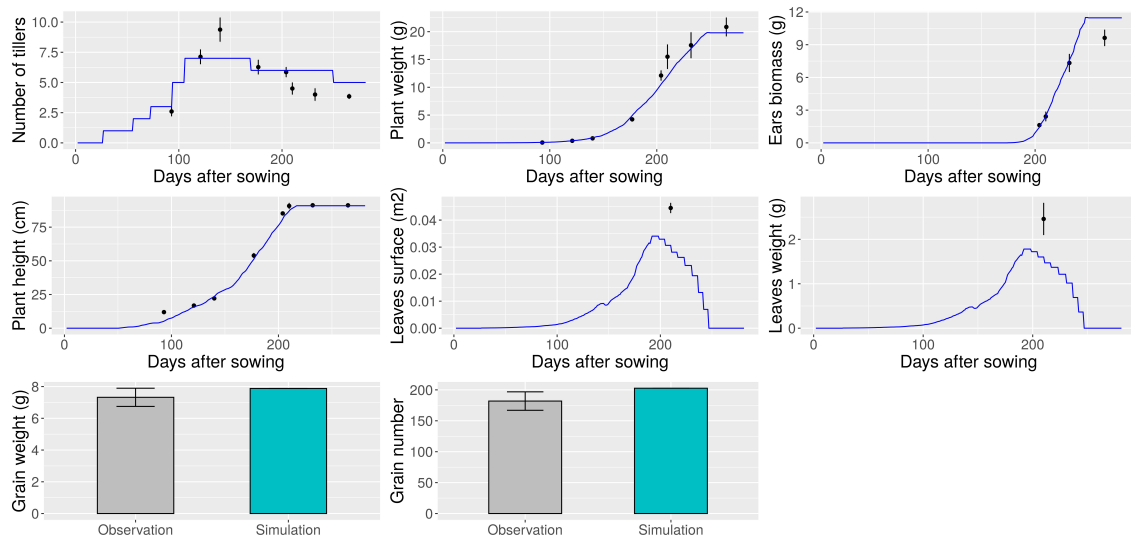


FIGURE 3.S5 – Simulations with calibrated parameters for cultivar Bergamo in 2019-2020. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.

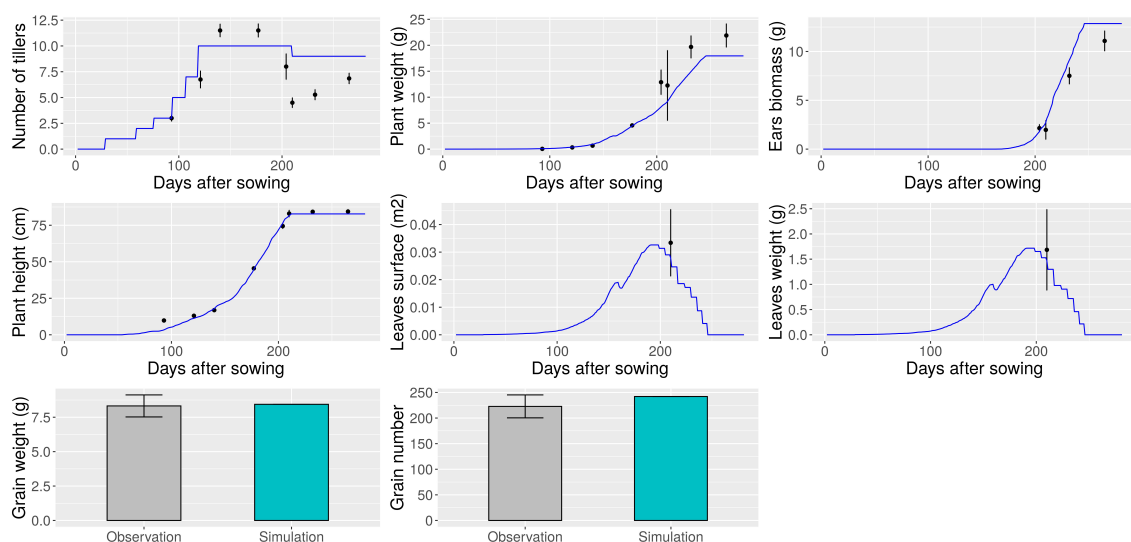


FIGURE 3.S6 – Simulations with calibrated parameters for cultivar Boregar in 2019-2020. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.

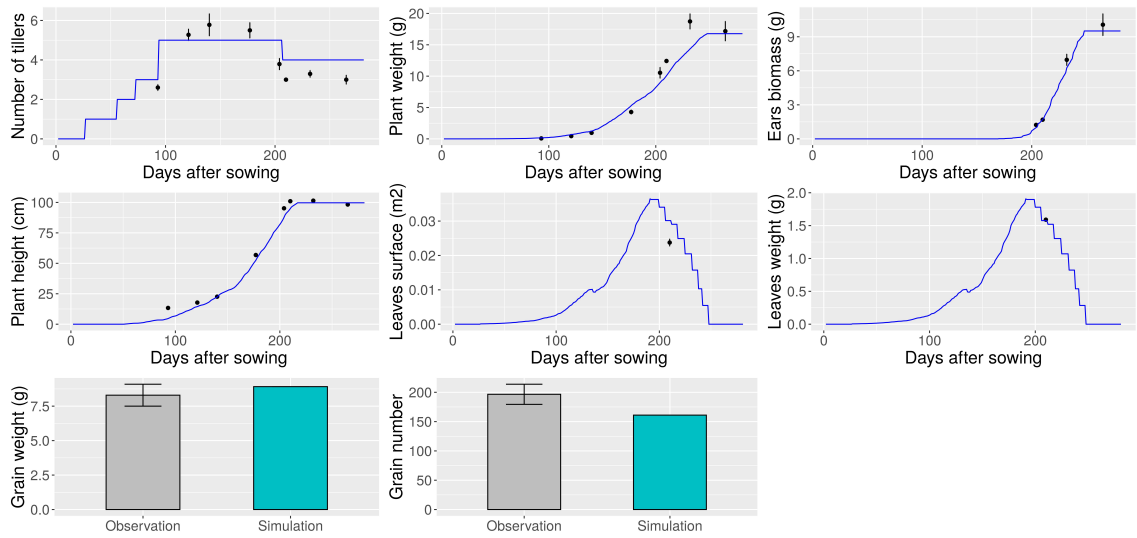


FIGURE 3.S7 – Simulations with calibrated parameters for cultivar Kalahari in 2019-2020. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.

3.5.6 Plots of correlations between calibrated parameter values for each season

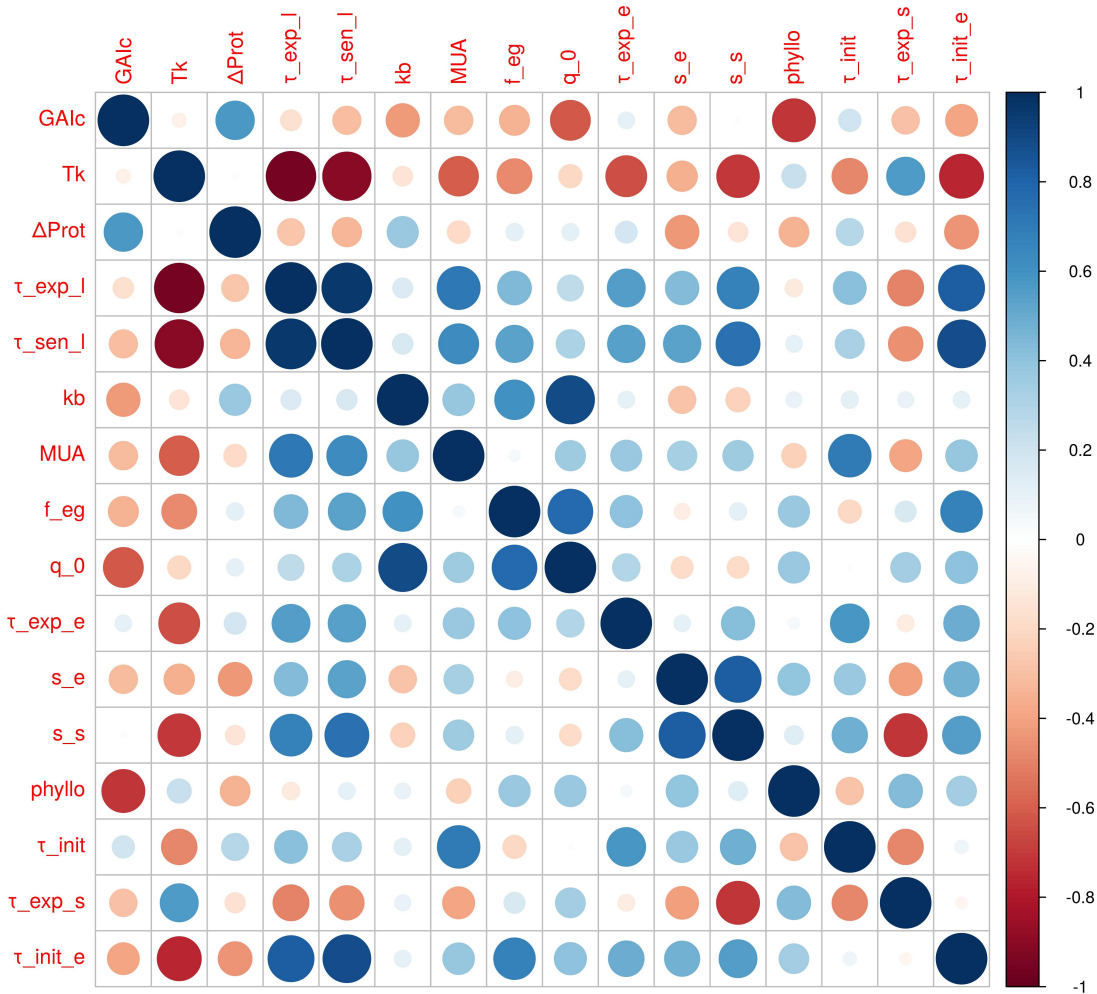


FIGURE 3.S8 – Plots of correlations between calibrated parameter values in 2019-2020

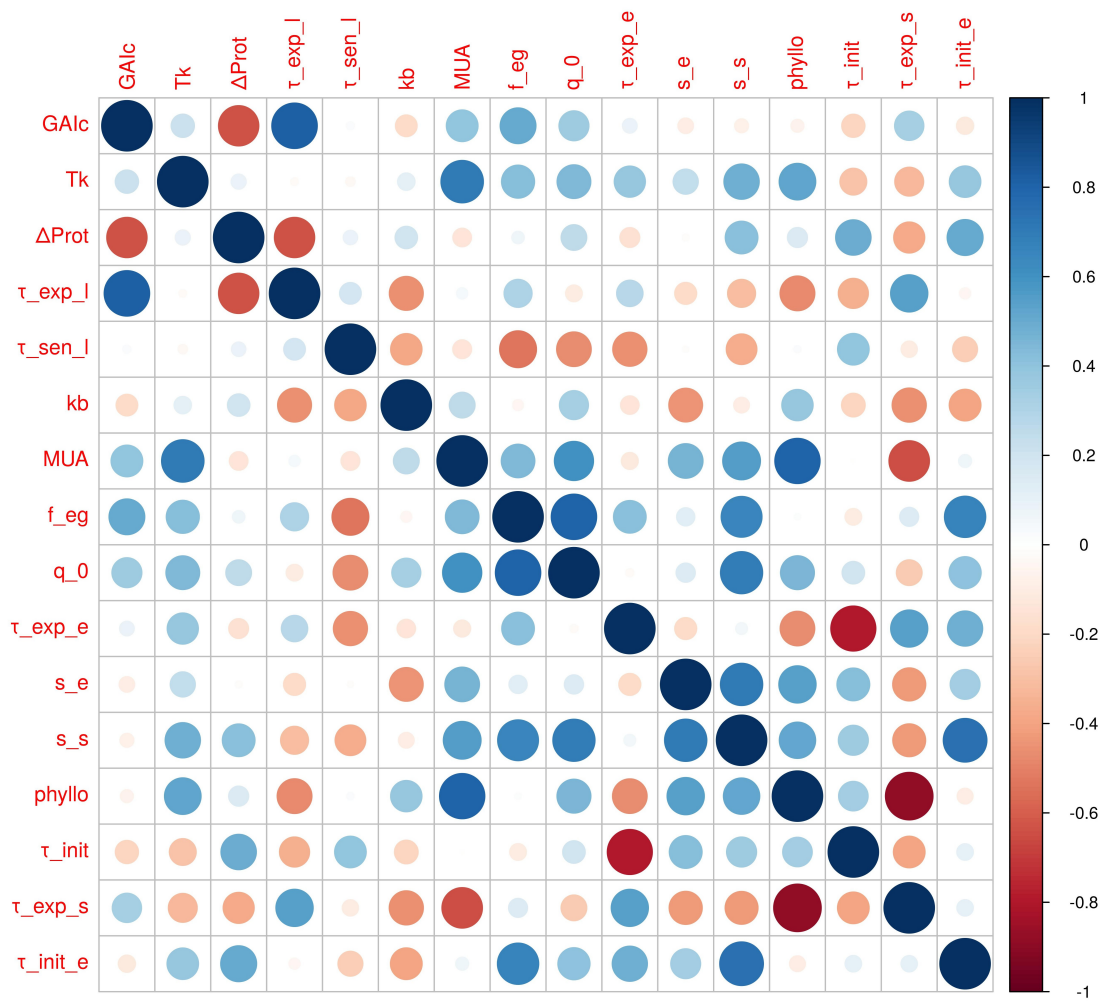


FIGURE 3.S9 – Plots of correlations between calibrated parameter values in 2020-2021

3.5.7 Plots of calibrated cultivars in 2020-2021

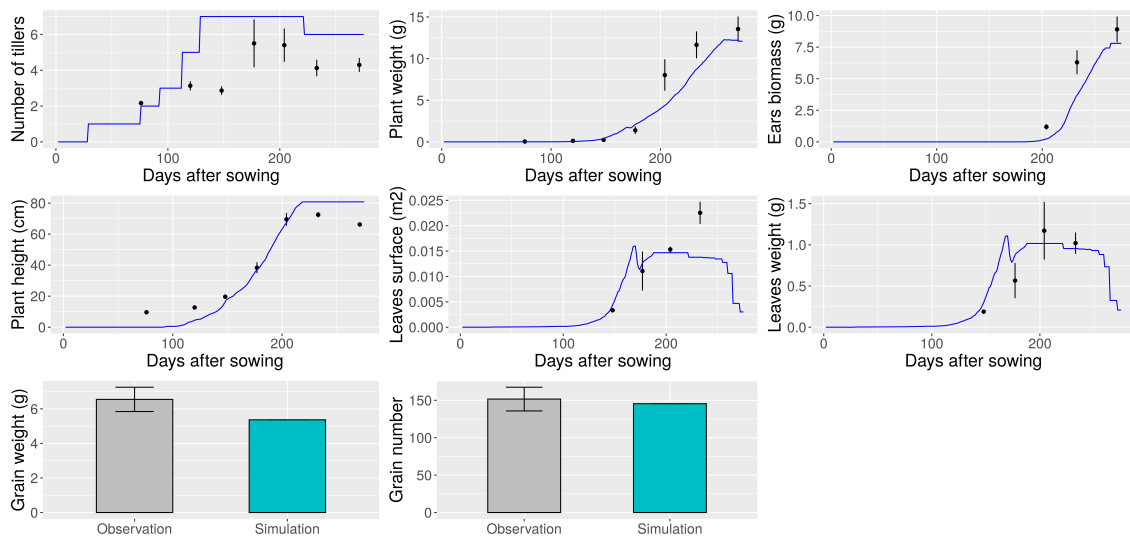


FIGURE 3.S10 – Simulations with calibrated parameters for cultivar Accroc in 2020-2021. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.

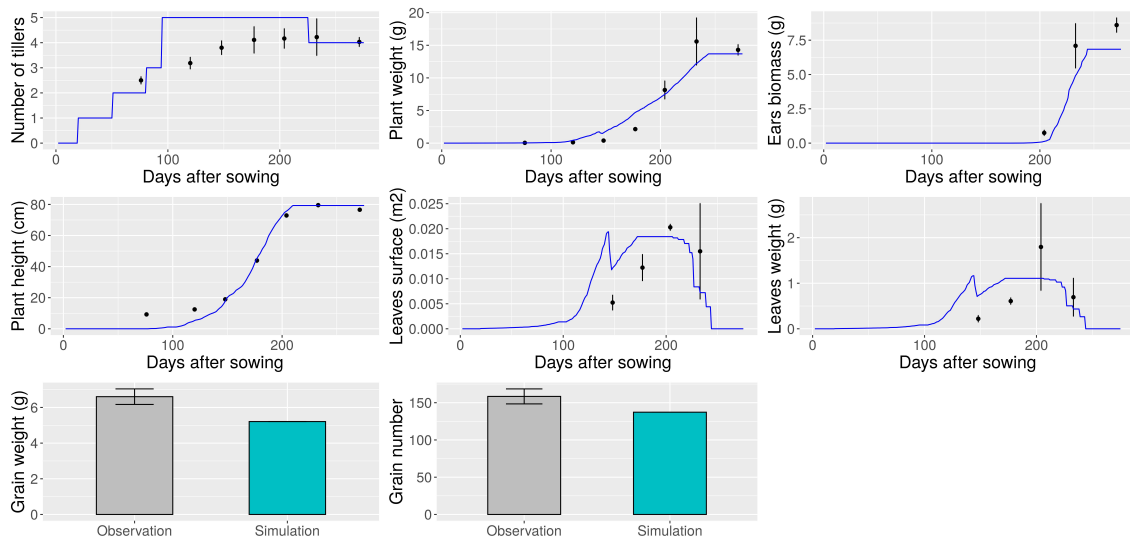


FIGURE 3.S11 – Simulations with calibrated parameters for cultivar Aubusson in 2020-2021. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.

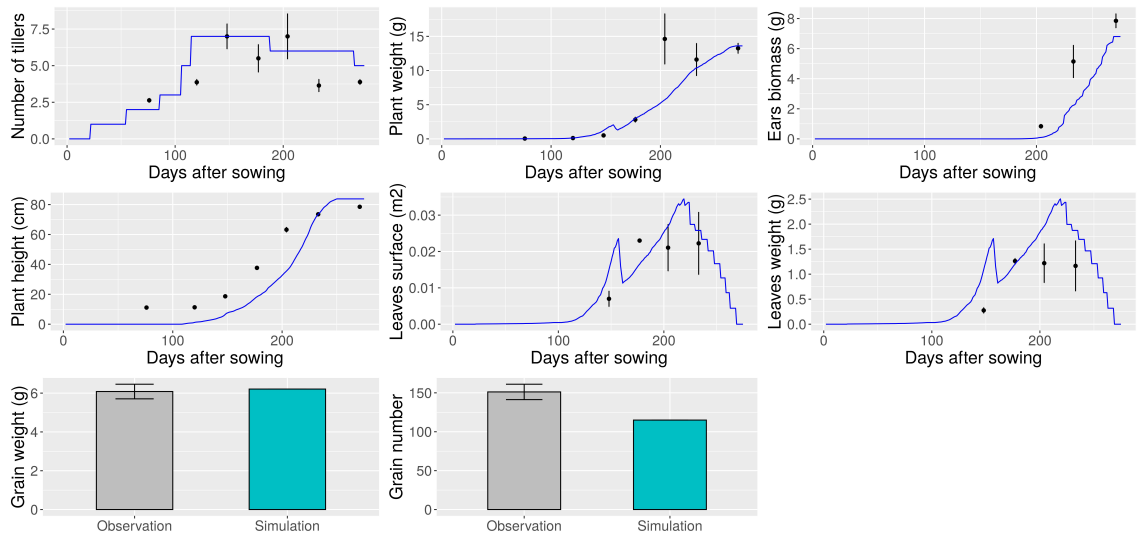


FIGURE 3.S12 – Simulations with calibrated parameters for cultivar Bagou in 2020-2021. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.

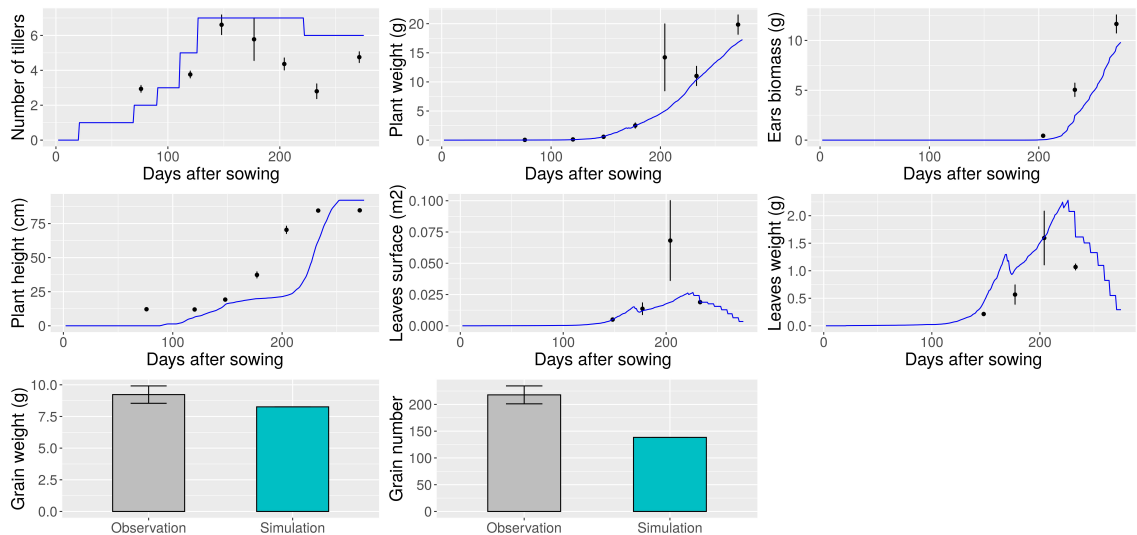


FIGURE 3.S13 – Simulations with calibrated parameters for cultivar Belepi in 2020-2021. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.

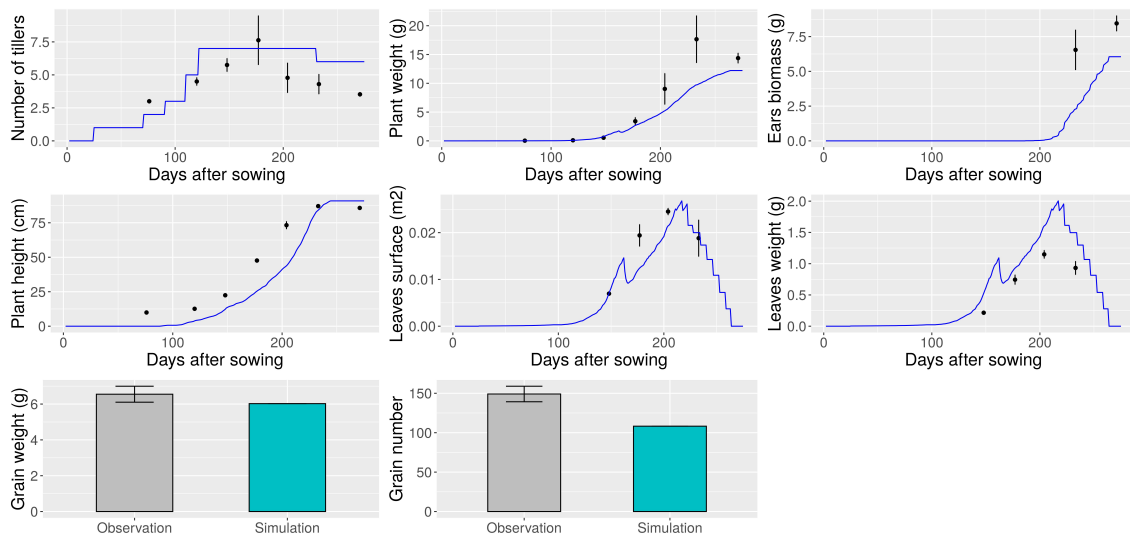


FIGURE 3.S14 – Simulations with calibrated parameters for cultivar Bergamo in 2020-2021. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.

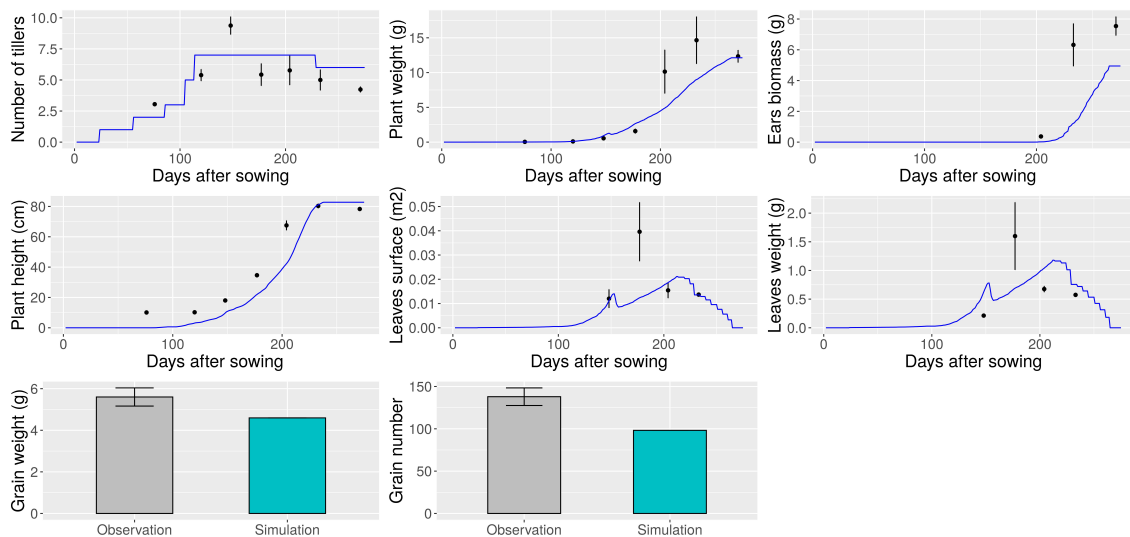


FIGURE 3.S15 – Simulations with calibrated parameters for cultivar Boregar in 2020-2021. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.

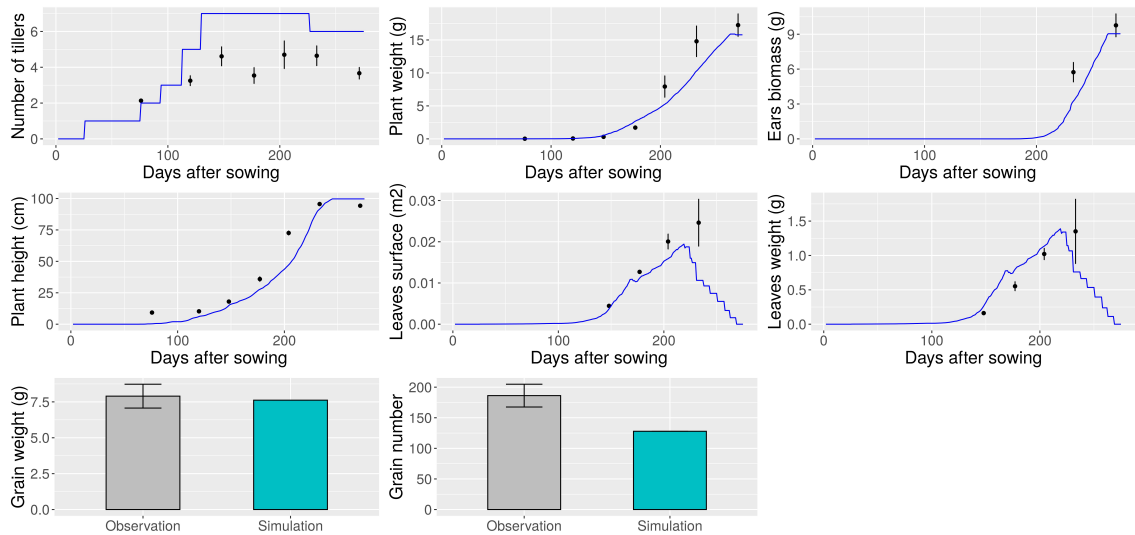


FIGURE 3.S16 – Simulations with calibrated parameters for cultivar Kalahari in 2020-2021. Blue lines are simulated variables, black dots are mean experimental points and bars are standard errors.

3.5.8 Correlation between parameter values of the two seasons

Parameter	Correlation
GAI_c	0.51
T_k	0.34
Δ_{prot}	0.2
τ_{exp}^l	0.1
τ_{sen}^l	0.77
k_b	0.41
MUA	-0.03
f_{eg}	-0.55
q_0	0.01
τ_{exp}^e	-0.14
s_e	0.08
s_s	-0.28
$phyllo$	0.36
τ_{init}	0.59
τ_{exp}^s	-0.27
τ_{init}^e	-0.43

TABLE 3.S8 – Table with Pearson correlation coefficients between the two seasons for each calibrated parameter

3.5.9 Comparison of plant weight and grain weight at densities 160 plants.m⁻² and 250 plants.m⁻² at plot scale

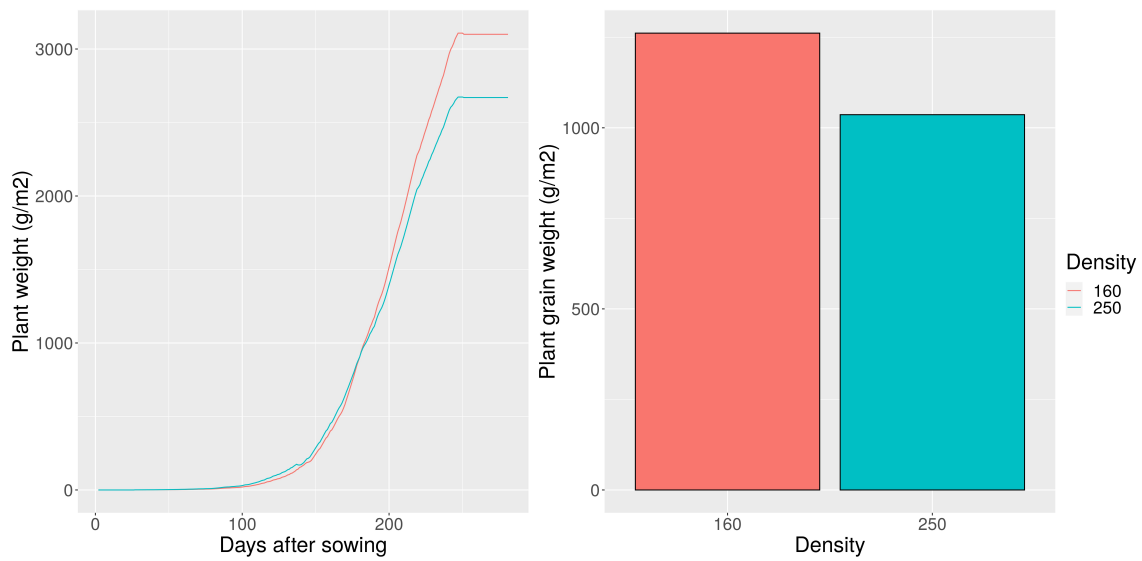


FIGURE 3.S17 – Plant weight during growth and grain weight at harvest at plot scale for genotype Expert at densities 160 plants.m⁻² and 250 plants.m⁻²

3.5.10 Evolution of proximity GAI at densities 160 plants.m⁻² and 250 plants.m⁻²

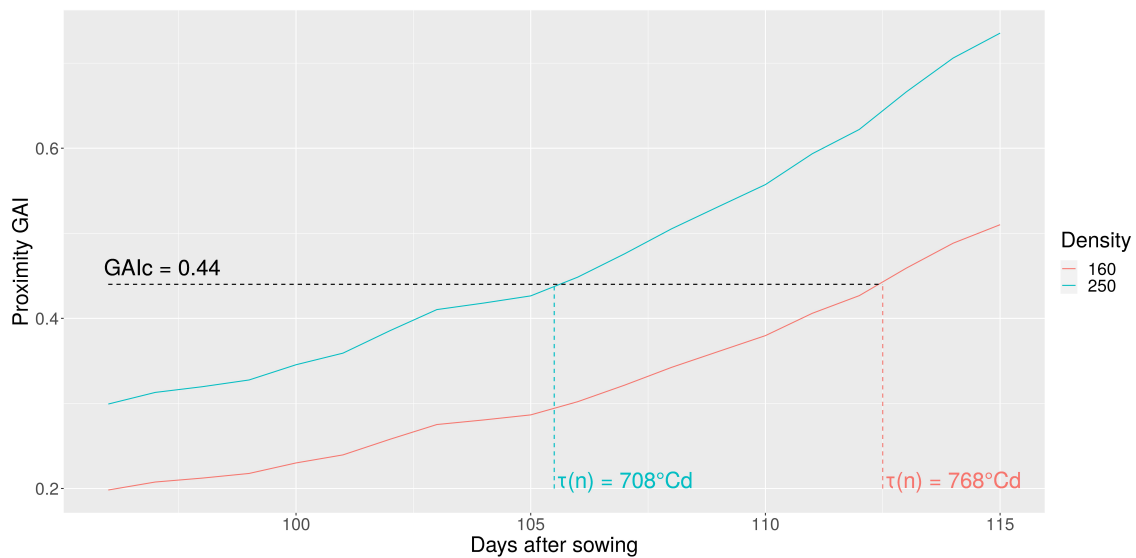


FIGURE 3.S18 – Evolution of proximity GAI at densities 160 plants.m⁻² and 250 plants.m⁻² for cultivar Expert in 2019-2020 with parameters

3.5.11 Experimental observations for the final number of leaves in 2020-2021

Final leaf number was not recorded in 2019-2020 but in 2020-2021, from sowing to June 10 to 12 plants per genotypes were marked and their number of leaves on the main stem was tracked in order to retrieve the final number of leaves on the main stem.

Genotype	Mean	Standard deviation
Accroc	9	1
Aubusson	11	0.5
Bagou	11	1.3
Belepi	11	1.2
Bergamo	12	0.8
Boregar	12	1.0
Expert	11	0.3
Kalahari	11	1.2

TABLE 3.S9 – Mean final number of leaves on the main stem and standard deviation for each genotype for pure stands plots of experiment PerfoMix in 2020-2021

References

- C. Baey. *Modélisation de la variabilité inter-individuelle dans les modèles de croissance de plantes et sélection de modèles pour la prévision*. PhD thesis, Feb. 2014.
- C. Baey, A. Mathieu, A. Jullien, S. Trevezas, and P.-H. Cournède. Mixed-Effects Estimation in Dynamic Models of Plant Growth for the Assessment of Inter-individual Variability. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics*, 23(2) :208–232, June 2018. ISSN 1085-7117, 1537-2693. doi : 10.1007/s13253-017-0307-4. URL <http://link.springer.com/10.1007/s13253-017-0307-4>.
- R. Barillot, C. Chambon, C. Fournier, D. Combes, C. Pradal, and B. Andrieu. Investigation of complex canopies with a functional–structural plant model as exemplified by leaf inclination effect on the functioning of pure and mixed stands of wheat during grain filling. *Annals of Botany*, 123(4) :727–742, Mar. 2019. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcy208. URL <https://academic.oup.com/aob/article/123/4/727/5236618>.
- D. Barthélémy and Y. Caraglio. Plant Architecture : A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny. *Annals of Botany*, 99(3) :375–407, Mar. 2007. ISSN 1095-8290, 0305-7364. doi : 10.1093/aob/mcl260. URL <http://academic.oup.com/aob/article/99/3/375/2464324/Plant-Architecture-A-Dynamic-Multilevel-and>.
- D. Beillouin, T. Ben-Ari, E. Malézieux, V. Seufert, and D. Makowski. Positive but variable effects of crop diversification on biodiversity and ecosystem services. *Global Change Biology*, 27(19) :4697–4710, Oct. 2021. ISSN 1354-1013, 1365-2486. doi : 10.1111/gcb.15747.
- J. Bezanson, A. Edelman, S. Karpinski, and V. B. Shah. Julia : A Fresh Approach to Numerical Computing. *SIAM Review*, 59(1) :65–98, Jan. 2017. ISSN 0036-1445, 1095-7200. doi : 10.1137/141000671. URL <https://epubs.siam.org/doi/10.1137/141000671>.
- E. Blanc. *Modélisation des conséquences évolutives de la compétition pour la lumière dans des populations composites de blé*. PhD thesis, Université Paris-Saclay, Gif-sur-Yvette, Dec. 2021.
- E. Blanc, P. Barbillon, C. Fournier, C. Lecarpentier, C. Pradal, and J. Enjalbert. Functional–Structural Plant Modeling Highlights How Diversity in Leaf Dimensions and Tillering Capability Could Promote the Efficiency of Wheat Cultivar Mixtures. *Frontiers in*

-
- Plant Science*, 12 :734056, Sept. 2021a. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2021.734056. URL <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2021.734056/full>.
- E. Blanc, J. Enjalbert, and P. Barbillon. Automatic calibration of a functional-structural wheat model using an adaptive design and a metamodelling approach. preprint, bioRxiv, July 2021b.
- M. Bogard, J.-B. Pierre, B. Huguenin-Bizot, D. Hourcade, E. Paux, X. Le Bris, and D. Gouache. A simple approach to predict growth stages in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) combining prediction of a crop model and marker based prediction of the deviation to a reference cultivar : A case study in France. *European Journal of Agronomy*, 68 :57–68, Aug. 2015. ISSN 11610301. doi : 10.1016/j.eja.2015.04.007. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1161030115000544>.
- J. Borg, L. Kiær, C. Lecarpentier, I. Goldringer, A. Gauffreteau, S. Saint-Jean, S. Barot, and J. Enjalbert. Unfolding the potential of wheat cultivar mixtures : A meta-analysis perspective and identification of knowledge gaps. *Field Crops Research*, 221 :298–313, May 2018. ISSN 03784290. doi : 10.1016/j.fcr.2017.09.006.
- R. Brun, P. Reichert, and H. R. Künsch. Practical identifiability analysis of large environmental simulation models. *Water Resources Research*, 37(4) :1015–1030, Apr. 2001. ISSN 00431397. doi : 10.1029/2000WR900350. URL <http://doi.wiley.com/10.1029/2000WR900350>.
- L. Cabrera-Bosquet, C. Fournier, N. Brichet, C. Welcker, B. Suard, and F. Tardieu. High-throughput estimation of incident light, light interception and radiation-use efficiency of thousands of plants in a phenotyping platform. *New Phytologist*, 212(1) :269–281, Oct. 2016. ISSN 0028-646X, 1469-8137. doi : 10.1111/nph.14027. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/nph.14027>.
- J. J. Casal. Photoreceptor Signaling Networks in Plant Responses to Shade. *Annual Review of Plant Biology*, 64(1) :403–427, Apr. 2013. ISSN 1543-5008, 1545-2123. doi : 10.1146/annurev-arplant-050312-120221. URL <https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-arplant-050312-120221>.
- M. Chelle, B. Andrieu, and K. Bouatouch. Nested radiosity for plant canopies. *The Visual Computer*, 14(3) :109–125, July 1998. ISSN 01782789. doi : 10.1007/s003710050127. URL <http://link.springer.com/10.1007/s003710050127>.

-
- W. Chen, J. Zhang, and X. Deng. The spike weight contribution of the photosynthetic area above the upper internode in a winter wheat under different nitrogen and mulching regimes. *The Crop Journal*, 7(1) :89–100, Feb. 2019. ISSN 22145141. doi : 10.1016/j.cj.2018.10.004. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S2214514118301314>.
- K. Chenu, J. R. Porter, P. Martre, B. Basso, S. C. Chapman, F. Ewert, M. Bindi, and S. Asseng. Contribution of Crop Models to Adaptation in Wheat. *Trends in Plant Science*, 22(6) : 472–490, June 2017. ISSN 13601385. doi : 10.1016/j.tplants.2017.02.003. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1360138517300389>.
- P.-H. Cournède, A. Mathieu, F. Houllier, D. Barthelemy, and P. de Reffye. Computing Competition for Light in the GREENLAB Model of Plant Growth : A Contribution to the Study of the Effects of Density on Resource Acquisition and Architectural Development. *Annals of Botany*, 101(8) :1207–1219, Aug. 2007. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcm272.
- P.-H. Cournède, Y. Chen, Q. Wu, C. Baey, and B. Bayol. Development and Evaluation of Plant Growth Models : Methodology and Implementation in the PYGMALION platform. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, 8(4) :112–130, 2013. ISSN 0973-5348, 1760-6101. doi : 10.1051/mmnp/20138407. URL <http://www.mmnp-journal.org/10.1051/mmnp/20138407>.
- A. Darwinkel. Patterns of tillering and grain production of winter wheat at a wide range of plant densities. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 26(4) :383–398, Nov. 1978. ISSN 0028-2928. doi : 10.18174/njas.v26i4.17081. URL <https://library.wur.nl/ojs/index.php/njas/article/view/17081>.
- P. de Reffye, B. Hu, M. Kang, V. Letort, and M. Jaeger. Two decades of research with the GreenLab model in agronomy. *Annals of Botany*, 127(3) :281–295, Feb. 2021. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcaa172. URL <https://academic.oup.com/aob/article/127/3/281/5910892>.
- C. Fournier, B. Andrieu, S. Ljutovac, and S. Saint-Jean. ADEL-Wheat : a 3D Architectural Model of wheat development. Oct. 2003.
- N. Gaudio, A. J. Escobar-Gutiérrez, P. Casadebaig, J. B. Evers, F. Gérard, G. Louarn, N. Colbach, S. Munz, M. Launay, H. Marrou, R. Barillot, P. Hinsinger, J.-E. Bergez, D. Combes, J.-L. Durand, E. Frak, L. Pagès, C. Pradal, S. Saint-Jean, W. Van Der Werf,

-
- and E. Justes. Current knowledge and future research opportunities for modeling annual crop mixtures. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 39(2) :20, Apr. 2019. ISSN 1774-0746, 1773-0155. doi : 10.1007/s13593-019-0562-6. URL <http://link.springer.com/10.1007/s13593-019-0562-6>.
- M. Gauthier, R. Barillot, A. Schneider, C. Chambon, C. Fournier, C. Pradal, C. Robert, and B. Andrieu. A functional structural model of grass development based on metabolic regulation and coordination rules. *Journal of Experimental Botany*, 71(18) :5454–5468, Sept. 2020. ISSN 0022-0957, 1460-2431. doi : 10.1093/jxb/eraa276. URL <https://academic.oup.com/jxb/article/71/18/5454/5851451>.
- M. Gawinowski, J. Enjalbert, P.-H. Cournède, and T. Flutre. Contrasted phenotypic plasticities of life-history traits in interacting plants : case of pure vs mixed stands of wheat. preprint, bioRxiv, Oct. 2022. URL <http://biorxiv.org/lookup/doi/10.1101/2022.10.27.514050>.
- A. Gelman and C. R. Shalizi. Philosophy and the practice of Bayesian statistics : *Philosophy and the practice of Bayesian statistics*. *British Journal of Mathematical and Statistical Psychology*, 66(1) :8–38, Feb. 2013. ISSN 00071102. doi : 10.1111/j.2044-8317.2011.02037.x. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.2044-8317.2011.02037.x>.
- W. L. Goffe, G. D. Ferrier, and J. Rogers. Global optimization of statistical functions with simulated annealing. *Journal of Econometrics*, 60(1-2) :65–99, Jan. 1994. ISSN 03044076. doi : 10.1016/0304-4076(94)90038-8.
- Y. Guo, T. Fourcaud, M. Jaeger, X. Zhang, and B. Li. Plant growth and architectural modelling and its applications. *Annals of Botany*, 107(5) :723–727, Apr. 2011. ISSN 1095-8290, 0305-7364. doi : 10.1093/aob/mcr073. URL <https://academic.oup.com/aob/article-lookup/doi/10.1093/aob/mcr073>.
- J. He, J. Le Gouis, P. Stratonovitch, V. Allard, O. Gaju, E. Heumez, S. Orford, S. Griffiths, J. W. Snape, M. J. Foulkes, M. A. Semenov, and P. Martre. Simulation of environmental and genotypic variations of final leaf number and anthesis date for wheat. *European Journal of Agronomy*, 42 :22–33, Oct. 2012. ISSN 11610301. doi : 10.1016/j.eja.2011.11.002. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1161030111001183>.
- M. Kang, J. B. Evers, J. Vos, and P. de Reffye. The Derivation of Sink Functions of Wheat Organs using the GREENLAB Model. *Annals of Botany*, 101(8) :1099–1108, Aug. 2007.

ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcm212. URL <https://academic.oup.com/aob/article-lookup/doi/10.1093/aob/mcm212>.

- B. A. Keating and P. J. Thorburn. Modelling crops and cropping systems—Evolving purpose, practice and prospects. *European Journal of Agronomy*, 100 :163–176, Oct. 2018. ISSN 11610301. doi : 10.1016/j.eja.2018.04.007. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S116103011830087X>.
- F. Larue, D. Fumey, L. Rouan, J.-C. Soulié, S. Roques, G. Beurrier, and D. Luquet. Modelling tiller growth and mortality as a sink-driven process using Ecomeristem : implications for biomass sorghum ideotyping. *Annals of Botany*, 124(4) :675–690, Oct. 2019. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcz038.
- C. Lecarpentier. *Plasticité de l'architecture aérienne du blé en réponse à la compétition pour la lumière au sein de cultures pures ou d'associations variétales : caractérisation expérimentale et développement d'un modèle 3D*. PhD thesis, Paris-Saclay, Gif-sur-Yvette, Jan. 2017.
- C. Lecarpentier, R. Barillot, E. Blanc, M. Abichou, I. Goldringer, P. Barbillon, J. Enjalbert, and B. Andrieu. WALTER : a three-dimensional wheat model to study competition for light through the prediction of tillering dynamics. *Annals of Botany*, 123(6) :961–975, June 2019. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcy226.
- A. Lindenmayer. Mathematical models for cellular interactions in development I. Filaments with one-sided inputs. *Journal of Theoretical Biology*, 18(3) :280–299, Mar. 1968. ISSN 00225193. doi : 10.1016/0022-5193(68)90079-9. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0022519368900799>.
- I. Litrico and C. Violle. Diversity in Plant Breeding : A New Conceptual Framework. *Trends in Plant Science*, 20(10) :604–613, Oct. 2015. ISSN 13601385. doi : 10.1016/j.tplants.2015.07.007. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1360138515001983>.
- S. Liu, F. Baret, M. Abichou, L. Manceau, B. Andrieu, M. Weiss, and P. Martre. Importance of the description of light interception in crop growth models. *Plant Physiology*, page kiab113, Mar. 2021. ISSN 1532-2548. doi : 10.1093/plphys/kiab113. URL <https://academic.oup.com/plphys/advance-article/doi/10.1093/plphys/kiab113/6169006>.

-
- G. Louarn and Y. Song. Two decades of functional–structural plant modelling : now addressing fundamental questions in systems biology and predictive ecology. *Annals of Botany*, 126(4) :501–509, Sept. 2020. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcaa143. URL <https://academic.oup.com/aob/article/126/4/501/5877839>.
- Martre, M. Semenov, and P. Jamieson. *Simulation analysis of physiological traits to improve yield, nitrogen use efficiency and grain protein concentration in wheat*. Springer, 2007.
- A. Mathieu, P. H. Cournède, V. Letort, D. Barthélémy, and P. de Reffye. A dynamic model of plant growth with interactions between development and functional mechanisms to study plant structural plasticity related to trophic competition. *Annals of Botany*, 103(8) :1173–1186, June 2009. ISSN 1095-8290, 0305-7364. doi : 10.1093/aob/mcp054. URL <https://academic.oup.com/aob/article-lookup/doi/10.1093/aob/mcp054>.
- A. Mathieu, T. Vidal, A. Jullien, Q. Wu, C. Chambon, B. Bayol, and P.-H. Cournède. A new methodology based on sensitivity analysis to simplify the recalibration of functional–structural plant models in new conditions. *Annals of Botany*, 122(3) : 397–408, Aug. 2018. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcy080. URL <https://academic.oup.com/aob/article/122/3/397/5040132>.
- P. Migliorini and A. Wezel. Converging and diverging principles and practices of organic agriculture regulations and agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37(6) :63, Dec. 2017. ISSN 1774-0746, 1773-0155. doi : 10.1007/s13593-017-0472-4. URL <http://link.springer.com/10.1007/s13593-017-0472-4>.
- P. K. Mogensen and A. N. Riseth. Optim : A mathematical optimization package for Julia. *Journal of Open Source Software*, 3(24) :615, Apr. 2018. ISSN 2475-9066. doi : 10.21105/joss.00615. URL <http://joss.theoj.org/papers/10.21105/joss.00615>.
- E. Pebesma. Simple Features for R : Standardized Support for Spatial Vector Data. *The R Journal*, 10(1) :439–446, 2018. doi : 10.32614/RJ-2018-009. URL <https://doi.org/10.32614/RJ-2018-009>.
- P. Prusinkiewicz and A. Lindenmayer. *The Algorithmic Beauty of Plants*. Springer New York, New York, NY, 1990. ISBN 978-1-4613-8476-2. URL <https://doi.org/10.1007/978-1-4613-8476-2>. OCLC : 852791706.
- R. Péliissier, L. Buendia, A. Brousse, C. Temple, E. Ballini, F. Fort, C. Violle, and J.-B. Morel. Plant neighbour-modulated susceptibility to pathogens in intraspecific mixtures.

-
- Journal of Experimental Botany*, 72(18) :6570–6580, Sept. 2021. ISSN 0022-0957, 1460-2431. doi : 10.1093/jxb/erab277. URL <https://academic.oup.com/jxb/article/72/18/6570/6298513>.
- L. Rennels and D. Anthoff. GlobalSensitivityAnalysis, 2022. URL <https://juliahub.com/ui/Packages/GlobalSensitivityAnalysis/dLX8/1.1.3>.
- T. Sachs, A. Novoplansky, and D. Cohen. Plants as competing populations of redundant organs. *Plant, Cell and Environment*, 16(7) :765–770, Sept. 1993. ISSN 0140-7791, 1365-3040. doi : 10.1111/j.1365-3040.1993.tb00498.x. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-3040.1993.tb00498.x>.
- R. Sanchez-Bragado, G. Molero, M. P. Reynolds, and J. L. Araus. Photosynthetic contribution of the ear to grain filling in wheat : a comparison of different methodologies for evaluation. *Journal of Experimental Botany*, 67(9) :2787–2798, Apr. 2016. ISSN 0022-0957, 1460-2431. doi : 10.1093/jxb/erw116. URL <https://academic.oup.com/jxb/article-lookup/doi/10.1093/jxb/erw116>.
- G. A. F. Seber and C. J. Wild. *Nonlinear regression*. Wiley series in probability and statistics. Wiley-Interscience, Hoboken, N.J, 2003. ISBN 978-0-471-47135-6.
- T. R. Sinclair and R. C. Muchow. Radiation Use Efficiency. In *Advances in Agronomy*, volume 65, pages 215–265. Elsevier, 1999. ISBN 978-0-12-000765-3. doi : 10.1016/S0065-2113(08)60914-1. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0065211308609141>.
- I. Sobol. Global sensitivity indices for nonlinear mathematical models and their Monte Carlo estimates. *Mathematics and Computers in Simulation*, 55(1-3) :271–280, Feb. 2001. ISSN 03784754. doi : 10.1016/S0378-4754(00)00270-6.
- H. J. Subrahmaniam, C. Libourel, E.-P. Journet, J.-B. Morel, S. Muños, A. Niebel, S. Raffaele, and F. Roux. The genetics underlying natural variation of plant-plant interactions, a beloved but forgotten member of the family of biotic interactions. *The Plant Journal*, 93(4) :747–770, Feb. 2018. ISSN 09607412. doi : 10.1111/tpj.13799. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/tpj.13799>.
- G. Viaud, Y. Chen, and P.-H. Cournède. Full Bayesian inference in hidden Markov models of plant growth. *The Annals of Applied Statistics*, 16(4), Dec. 2022. ISSN 1932-6157. doi : 10.1214/21-AOAS1594.

-
- J. Vos, J. B. Evers, G. H. Buck-Sorlin, B. Andrieu, M. Chelle, and P. H. B. de Visser. Functional–structural plant modelling : a new versatile tool in crop science. *Journal of Experimental Botany*, 61(8) :2101–2115, May 2010. ISSN 1460-2431, 0022-0957. doi : 10.1093/jxb/erp345. URL <https://academic.oup.com/jxb/article-lookup/doi/10.1093/jxb/erp345>.
- Q. Wu. *Sensitivity analysis for functional structural plant modelling*. PhD thesis, Ecole Centrale Paris, Apr. 2012.
- J. Zhu, W. Werf, N. P. R. Anten, J. Vos, and J. B. Evers. The contribution of phenotypic plasticity to complementary light capture in plant mixtures. *New Phytologist*, 207(4) : 1213–1222, Sept. 2015. ISSN 0028-646X, 1469-8137. doi : 10.1111/nph.13416. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/nph.13416>.

Modélisation de plantes en mélanges de variétés avec WHEAMM

4.1 Introduction

Notre système agricole actuel intensif arrive à ses limites avec de nombreux problèmes sanitaires et environnementaux (Hatt et al., 2016), une stagnation des rendements notamment pour le blé en Europe (Brisson et al., 2010; Schauburger et al., 2018) et la menace du changement climatique qui est d'autant plus importante que les systèmes de culture conventionnels sont peu résilients (Kahiluoto et al., 2019). La transition agroécologique s'est donc imposée comme changement de paradigme vers une agriculture plus durable (Gliessman, 2014). Le principal levier de la transition agroécologique est la diversification des peuplements cultivés (Migliorini and Wezel, 2017). Cette diversification peut notamment se faire en associant des variétés différentes d'une même espèce dans une même parcelle cultivée. Cette pratique est prometteuse pour le blé tendre, avec en moyenne de meilleurs rendements en mélange que dans les cultures en pur de leurs composantes (2-6 %) (Borg et al., 2018). Toutefois, derrière cette meilleure moyenne, la variabilité est importante ($\pm 40\%$ entre différents mélanges dans différents environnements) car toutes les associations de variétés ne permettent pas une bonne performance en mélange. Cette variabilité est mal comprise car elle est due à des interactions plante-plante elles-mêmes mal comprises, surtout dans des couverts hétérogènes.

Comme nous l'avons vu dans le chapitre 2, les processus impliqués dans les interactions plante-plante reposent sur la capacité des plantes à ajuster leur stratégie - leur phénotype - en fonction de conditions biotiques et abiotiques (Schmitt, 1993). Cela correspond à la plasticité phénotypique définie comme la capacité d'un phénotype à varier sous l'influence de son environnement (Hallgrímsson et al., 2019). L'importance de la plasticité phénotypique en mélange et l'ampleur des différences de plasticité entre génotypes restent peu explorées. Dans le cas des mélanges cultivées en conditions optimales, on retrouve principalement de la plasticité passive, générée par l'effet direct de l'environnement sur des processus chimiques, physiologiques et développementaux qui ne sont généralement pas anticipés (Sultan, 2003; Forsman, 2015). Toutefois la plasticité active qui correspond à des modifications phénotypiques anticipées et intégrées en réponse à des signaux environnementaux et reflétant les modifications des voies de développement et des gènes régulateurs, peut également se produire (Forsman, 2015). Parmi les mécanismes possibles, la susceptibilité modulée par le voisinage a récemment été démontrée (Pélissier et al., 2021), et la sélection de parentèle pourrait également être impliquée (Fréville et al., 2019). Certaines études sur la plasticité phénotypique et les interactions génotype-environnement se sont concentrées sur les modifications de traits moyens entre environnements pour un génotype d'un environnement à l'autre (Guntrip and Sibly, 1998; Sultan, 2003). Toutefois, au-delà de ces différences de moyennes, d'autres ont pertinemment souligné l'importance d'étudier des différences de variabilité entre génotypes d'un environnement à l'autre (Fordyce, 2006), une diminution de cette variabilité correspondant à de la canalisation génétique (Flatt, 2005; Hallgrímsson et al., 2019). De plus, pour les espèces clonales ou fortement autogames comme le blé, il est également possible d'étudier la différence de variabilité entre environnements pour un même génotype, une diminution de cette variabilité correspondant à de la canalisation environnementale. L'étude de ces deux échelles permet donc de démêler la variabilité intra-génotype de la variabilité inter-génotypes.

Nous avons donc mis en place une approche interdisciplinaire entre expérimentation au champ et modélisation mécaniste pour étudier ces processus de plasticité phénotypique et de canalisation en mélange de variétés aux échelles intra- et inter-génotype. Un dispositif expérimental a été mis en place avec un phénotypage à l'échelle de la plante et a permis de mettre en évidence des différences de variabilité au sein d'un même génotype mais aussi entre génotypes en mélanges par rapport aux purs, comme montré dans le

chapitre 2. Cette différence de variabilité inter-génotype correspond à des différences de canalisation génétique. La canalisation génétique en mélange, aussi appelée convergence phénotypique ou *adaptive similarity* (Dahlin et al., 2020) est d'ailleurs un élément clé pour la partition de niches entre génotypes, et donc pour la performance des mélanges. Toutefois, si de telles expérimentations sont essentielles pour étudier les mélanges de variétés, elles sont très coûteuses. De plus, les mélanges génèrent une combinatoire importante sur les génotypes à associer, à laquelle peuvent s'ajouter des facteurs environnementaux et des pratiques agricoles : il est impossible d'expérimenter toutes ces combinaisons.

Pour appuyer cette démarche expérimentale, nous avons donc également développé un modèle de croissance de plante. En effet, ces modèles sont une alternative efficace pour étudier les mélanges de variétés puisqu'ils simulent rapidement la croissance d'une plante du semis à la récolte. Les modèles structure-fonction (FSPMs) sont particulièrement adaptés pour simuler des peuplements diversifiés. La plupart des FSPMs sont basés sur la grammaire L-système avec une architecture 3D très détaillée (Lindenmayer, 1968; Prusinkiewicz and Lindenmayer, 1990) et l'utilisation de modules de radiosité pour calculer l'interception lumineuse (Chelle et al., 1998). C'est notamment le cas du modèle WALTER (Lecarpentier et al., 2019) qui a été utilisé pour étudier les effets de traits d'architecture aérienne sur la performance des mélanges de variétés de blé tendre (Blanc et al., 2021a). Si ce type de modèle est très utile pour étudier les traits architecturaux de façon approfondie, il est moins adapté pour une utilisation rapide en routine incluant la simulation de dynamiques de biomasse et du rendement. Par ailleurs, le temps de simulation de ce type de FSPMs est élevé, rendant difficile les simulations à grande échelles mais surtout l'application de méthodes d'analyse de sensibilité et de calibration automatique (Cournède et al., 2013; Mathieu et al., 2018).

Pour répondre à ces problèmes, le modèle WHEAMM (WHEAT Model for Mixtures) a donc été développé sur la base des modèles GreenLab (de Reffye et al., 2021) avec une architecture 3D minimale et un formalisme sources-puits qui lui confèrent un temps de simulation faible. WHEAMM a été conçu en intégrant différents formalismes de différents modèles, notamment pour les dynamiques de tallage afin de simuler de façon réaliste la plasticité du tallage en réponse à la compétition pour la lumière en lien avec la performance des plantes, comme montré dans le chapitre 3. WHEAMM a été étudié et calibré pour la simulation de plantes en cultures mono-génotypiques et dans ce chapitre nous allons explorer l'utilisation de WHEAMM pour la simulation de plantes en mélange.

Compte tenu de nos problématiques sur l'étude de la plasticité phénotypique et la canalisation environnementale et génétique, mais aussi de nos résultats expérimentaux analysés dans le chapitre 2, il est donc très important de prendre en compte la variabilité inter-individuelles dans notre démarche. Or la version de WHEAMM présentée dans le chapitre 3 est déterministe. Comme les plantes sont simulées dans un tore, il n'y a pas d'effets de bordure et les plantes d'une même variété qui partagent les mêmes paramètres sont confrontées au même environnement, elles sont donc identiques tout au long de leur croissance. Or il existe en réalité des variations inter-individuelles entre plantes qui sont dues à des variations micro-environnementales difficiles à déterminer et donc souvent considérées comme aléatoires. Les FSPMs permettent de modéliser explicitement ces variations inter-individuelles grâce à leur formalisme individu-centré (Zhang and DeAngelis, 2020). De nombreux FSPMs simulent donc ces variations inter-individuelles de façon aléatoire, c'est le cas du modèle GreenLab avec la version GL2 (Kang et al., 2008) sur le fonctionnement des bourgeons, du modèle ADEL-blé (Fournier et al., 2003) sur la configuration du tallage ou encore de WALTer (Lecarpentier et al., 2019) sur la position des plantes, les angles d'insertions foliaire, la disposition des feuilles et des talles autour du brin maître, la date de levée, le nombre final de feuilles et l'émergence des talles. En outre, des différences de variabilité intra-génotype ont été observées expérimentalement entre des plantes en pur et en mélange dans le chapitre 2. Il est donc important que WHEAMM puisse générer de la variabilité inter-individuelle en pur comme en mélange pour explorer ces différences de variabilité en pur et en mélange.

Dans ce chapitre nous allons donc présenter l'implémentation d'une source de stochasticité au modèle WHEAMM. Une validation du modèle a ensuite été effectuée en mélange à partir de la calibration des génotypes effectuée dans le chapitre 3 pour l'année 2019-2020. Finalement, nous avons simulé le dispositif PerfoMix présenté dans le chapitre 2, puis nous présentons l'analyse des données ainsi simulées en 2019-2020. Dans un dernier temps nous avons également réalisé une analyse de sensibilité en mélange. Nous n'avons pas étudié le rendement relatif par rapport aux cultures en pur (Blanc et al., 2021a), car nous avons préféré nous concentrer sur l'étude la relation de dominance entre variétés au travers de la performance moyenne d'une parcelle en mélange et surtout de la différence de performance, c'est-à-dire la différence de moyenne entre variétés sur le poids de grains.

4.2 Intégration d'éléments stochastiques en pur

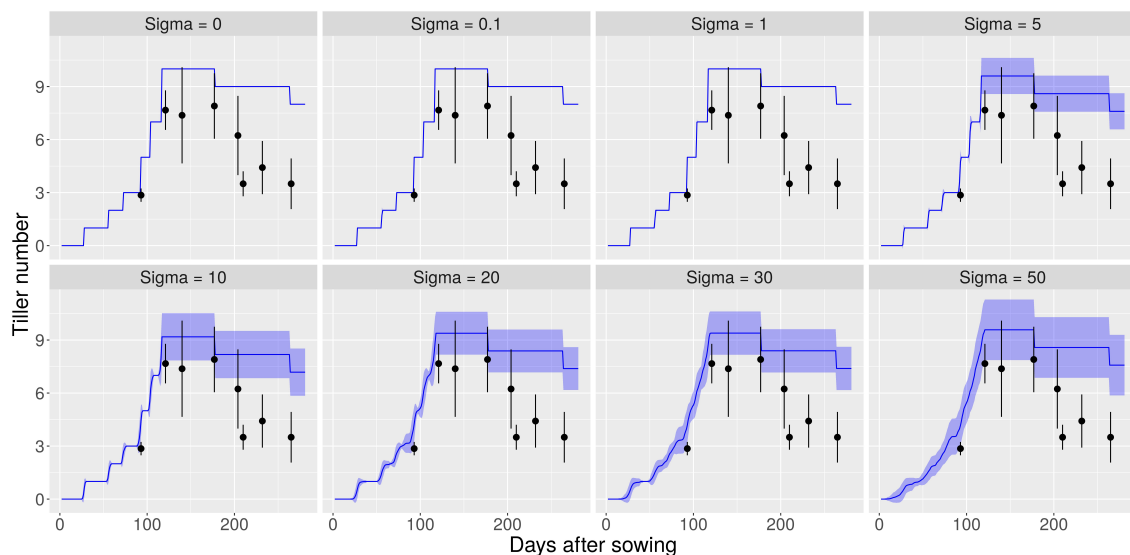
4.2.1 Simulations en peuplements

Dans le chapitre 3, la version de WHEAMM utilisée est une version "plante moyenne" qui simule une plante dans un couvert homogène. Si cette version est utile pour étudier des peuplements purs, elle ne permet pas de générer des plantes différentes, que ce soit des peuplements purs avec de la variabilité inter-individuelle ou bien des peuplements hétérogènes comme les mélanges qui nécessitent de simuler toutes les plantes du peuplement de façon individualisée. Dans ce chapitre, nous utiliserons donc la version "plante individuelle" de WHEAMM. Comme dans le chapitre 3, les variables climatiques viennent de données issues de la plateforme INRAE CLIMATIK <https://agroclim.inrae.fr/climatik/>, gérée par l'unité AgroClim d'Avignon.

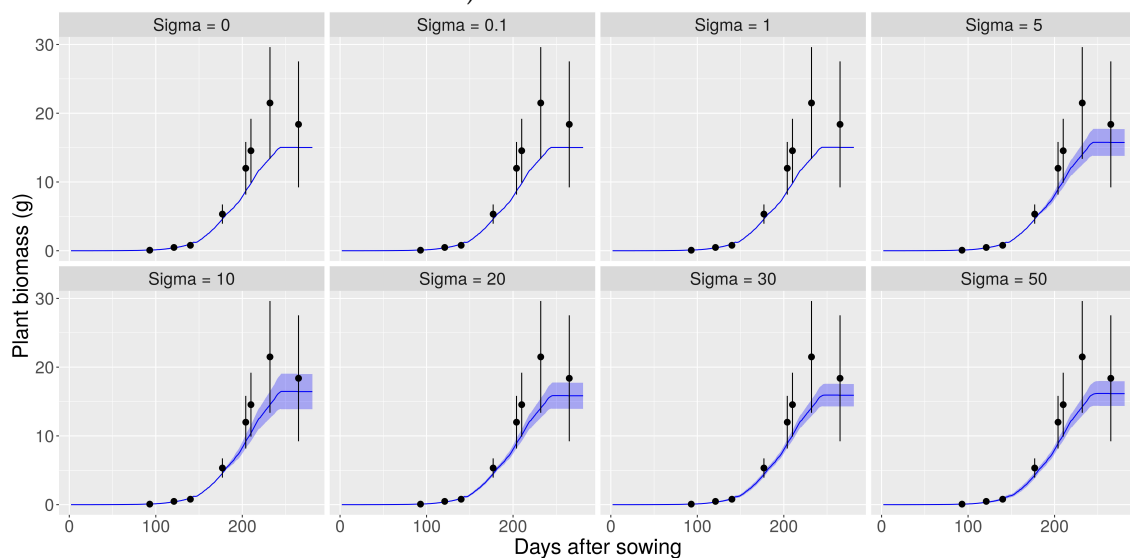
Un aspect important de WHEAMM étant l'arrêt plastique du tallage via un seuil sur le Green Area Index (GAI, ratio de surface verte sur la surface au sol) de proximité, il est essentiel que cette variable soit bien calculée. Or, comme décrit dans le chapitre 3, ce GAI de proximité est calculé sur un disque de rayon $dGAI_p$ qui est toujours fixé à $1m$. Or un tel disque comprend environ 500 plantes à une densité de $160 \text{ plantes.m}^{-2}$, ce qui est bien supérieur au nombre de plantes de nos parcelles expérimentales (360 plantes en pur et 264 en mélanges). Le nombre de plantes minimal pour remplir un disque de rayon $dGAI_p = 1m$ à une densité de $160 \text{ plantes.m}^{-2}$ étant de 784, les parcelles simulées ont donc été agrandies de façon à contenir 784 plantes en pur comme en mélange, en respectant la même distribution spatiale des variétés pour les mélanges (Figures 4.S1 et 4.S2). Les parcelles en pur et en mélanges contiennent donc 784 plantes organisées en 28 rangs et 28 lignes, avec une distance inter-rang égale à la distance inter-ligne de $0.08m$. La simulation de 784 plantes prend 700 secondes sur un seul *thread*. Ce temps de calcul peut toutefois être diminué avec l'utilisation du *multi-threading* pour paralléliser la croissance de différentes plantes sur différents *threads* à un pas de temps donnés. Ainsi, le temps de calcul diminue à 387 secondes avec 4 *threads*, et pourrait encore être optimisé en utilisant un plus grand nombre de *threads* sur un cluster de calcul.

4.2.2 Sources de stochasticité

Pour le moment, la stochasticité a seulement été implémentée sur la date d'émergence. De la même façon que dans WALTer, la date d'émergence de chaque plante de la parcelle est tirée dans une loi normale avec une moyenne de $200^{\circ}Cd$ (fixée par calibration manuelle) correspondant à 27 jours après le semis, et un écart-type σ_e à déterminer (Blanc, 2021). Des simulations ont d'abord été lancées avec différentes valeurs pour σ_e entre 0 et $50^{\circ}Cd$ pour un peuplement pur de 784 plantes de la variété Expert en 2019-2020 à partir de paramètres calibrés pour cette variété et cette saison en version "plante moyenne" dans le chapitre précédent. Les valeurs de paramètres sont décrites dans la Table 4.S1. Une seule simulation est réalisée pour chacun des deux mélanges, et parmi les 784 plantes simulées, seulement les 264 plantes faisant partie du design initial sont analysées.



A) Nombre de talles



B) Biomasse aérienne (g)

FIGURE 4.1 – Variables simulées moyennes avec différentes valeurs de σ_e pour le génotype Expert en 2019-2020. Les lignes bleues correspondent à la moyenne des simulations et le ruban bleu correspond à l'écart-type autour de cette moyenne. Les points noirs correspondent aux valeurs observées moyennes et les barres noirs correspondent à l'écart-type autour de la moyenne observée.

L'augmentation de σ_e de 0 à $50^\circ Cd$ entraîne une augmentation de la variabilité sur la biomasse aérienne et le nombre de talles au cours de la croissance (Figure 4.1). La valeur moyenne de $200^\circ Cd$ pour Expert correspond à une levée 27 jours après le semis, tandis qu'avec $\sigma_e = 50^\circ Cd$ on obtient comme valeur minimale $59.3^\circ Cd$ soit 5 jours après le semis et comme valeur maximale $341^\circ Cd$ soit 48 jours après le semis.

Pour le nombre de talles comme pour la biomasse aérienne de la plante, la variabilité au cours de la croissance augmente de façon monotone avec σ_e et de manière symétrique autour de la moyenne. Avec des valeurs élevées de σ_e on voit que la variabilité simulée est conséquente pour le nombre de talles. Toutefois, pour la biomasse aérienne, même avec la valeur la plus élevée de $\sigma_e = 50^\circ Cd$ on voit que la variabilité simulée est très inférieure à la variabilité observée. Le comportement moyen du peuplement reste stable avec l'augmentation de la variabilité. L'évolution du nombre de talles et de la biomasse aérienne par plante sont visibles sur les Figures 4.S3 et 4.S4.

4.2.3 Choix de σ_e

Les différentes valeurs de σ_e précédemment testées pour simuler des peuplements en pur montrent que la variabilité simulée sur la biomasse aérienne est insuffisante par rapport à la variabilité observée, même avec la valeur la plus élevée $\sigma_e = 50^\circ Cd$. Or cette valeur de $\sigma_e = 50^\circ Cd$ correspond à une variabilité de ± 20 jours qui est déjà très importante (Gan et al., 1992) en termes de réalité biologique (deux fois trop forte). Une calibration automatique du modèle aurait également tendance à surestimer la valeur de σ_e . Nous avons donc décidé de fixer la valeur de σ_e à $20^\circ Cd$ qui nous semblait être la plus réaliste possible en générant une variabilité de ± 8 jours sur la date de levée. Je reviendrai dans la discussion sur les autres sources de stochasticité à explorer afin d'atteindre des variances inter-plante similaires à celles observées tout en utilisant des valeurs de paramètres réalistes.

4.3 Validation par simulations stochastiques en mélange

A l'issue des simulations avec différentes valeurs de σ_e , il a été choisi de fixer $\sigma_e = 20^\circ Cd$, soit ± 8 jours sur la date de levée, car cette valeur semble être la plus réaliste d'un point de vue biologique. A partir de cette valeur et des paramètres calibrés sur la version "plante-moyenne" dans le chapitre précédent dont les valeurs sont disponibles dans la Table 4.S1, une validation a été faite en mélange. Les valeurs des paramètres ont été utilisées pour simuler deux mélanges quaternaires. Ces données sont disponibles pour deux années consécutives, toutefois la calibration en pur étant de meilleure qualité pour la première année 2019-2020 (chapitre 3), nous allons nous concentrer sur celle-ci. Ces

simulations sont comparées à des données expérimentales également issues du projet PerfoMix présentées dans le chapitre 2 : huit variétés commerciales ont été utilisées pour former deux mélanges quaternaires différents, le premier avec une hétérogénéité de précocité (variétés Accroc et Aubusson précoces, Bergamo et Expert plus tardives) et le second avec une hétérogénéité de hauteur à maturité (Bagou et Boregar petites, Belepi et Kalahari plus grandes). Ces mélanges ont été semés selon des distributions spatiales définies avec deux réplicats à une densité de 160 plantes.m⁻² sur des petites parcelles de 264 plantes avec des effectifs équilibrés pour les différentes variétés, pendant deux années consécutives 2019-2020 et 2020-2021. Ces huit variétés ont également été semées en pur à une densité de 160 plantes.m⁻² dans des petites parcelles de 360 plantes. Le nombre de talles (TN) et la hauteur (PH en cm) ont été mesurés de façon non destructives pour toutes les plantes en mélange environ une fois par mois de janvier à juillet-août. Ces mesures ont également été réalisées en peuplements purs aux mêmes dates, sur des échantillons de 20 à 30 plantes par variété, et la biomasse aérienne a aussi été mesurée. Les différentes composantes du rendements ont été mesurées sur toutes les plantes en pur et en mélange à la récolte : poids des épis (EW en g), poids de grains (GW en g) et nombre de grains (GN).

Les valeurs de RMSE ont été calculées entre les variables simulées et observées de la façon suivante :

$$RMSE = \frac{1}{V} \sum_{v=1}^V \frac{1}{T_v} \sum_{t=1}^{T_v} \sqrt{\sum_{i=1}^{I_{vt}} \left(\frac{y_{vti,obs} - y_{vti,sim}}{\sigma_{vt}} \right)^2}, \quad (4.1)$$

où V est le nombre de variables, T_v est le nombre de points d'observation pour la variable v , I_{vt} est le nombre d'observation (de plantes) pour la variable v au temps t , $y_{vti,obs}$ est la i ème observation pour la variable v au temps t , $y_{vt,sim}$ est la sortie du modèle pour la variable v au temps t , et σ_{vt} est l'écart-type des erreurs ($e_{vti} = y_{vti,obs} - y_{vt,sim}$) pour la variable v au temps t (Seber and Wild, 2003). Pour les plantes simulées, seules les 264 plantes du mélange original de l'expérimentation (dans le rectangle pointillé des Figures 4.S1 et 4.S2) ont été utilisées pour le calcul de la RMSE. Cette formule a été utilisée pour calculer une RMSE sur l'ensemble de chaque mélange, mais aussi à l'échelle de chaque variété.

Les simulations du nombre de talles et de la biomasse aérienne au cours de la croissance sont représentées pour chaque variété du mélange 1 sur la Figure 4.2 et du mélange 2 sur la

Figure 4.3. Globalement pour les variétés des deux mélanges on constate que la variabilité simulée est bien inférieure à la variabilité observée. Les variables simulées en pur pour les différentes variétés sont visibles dans le chapitre 3 (3.4 et 3.S1 à 3.S7).

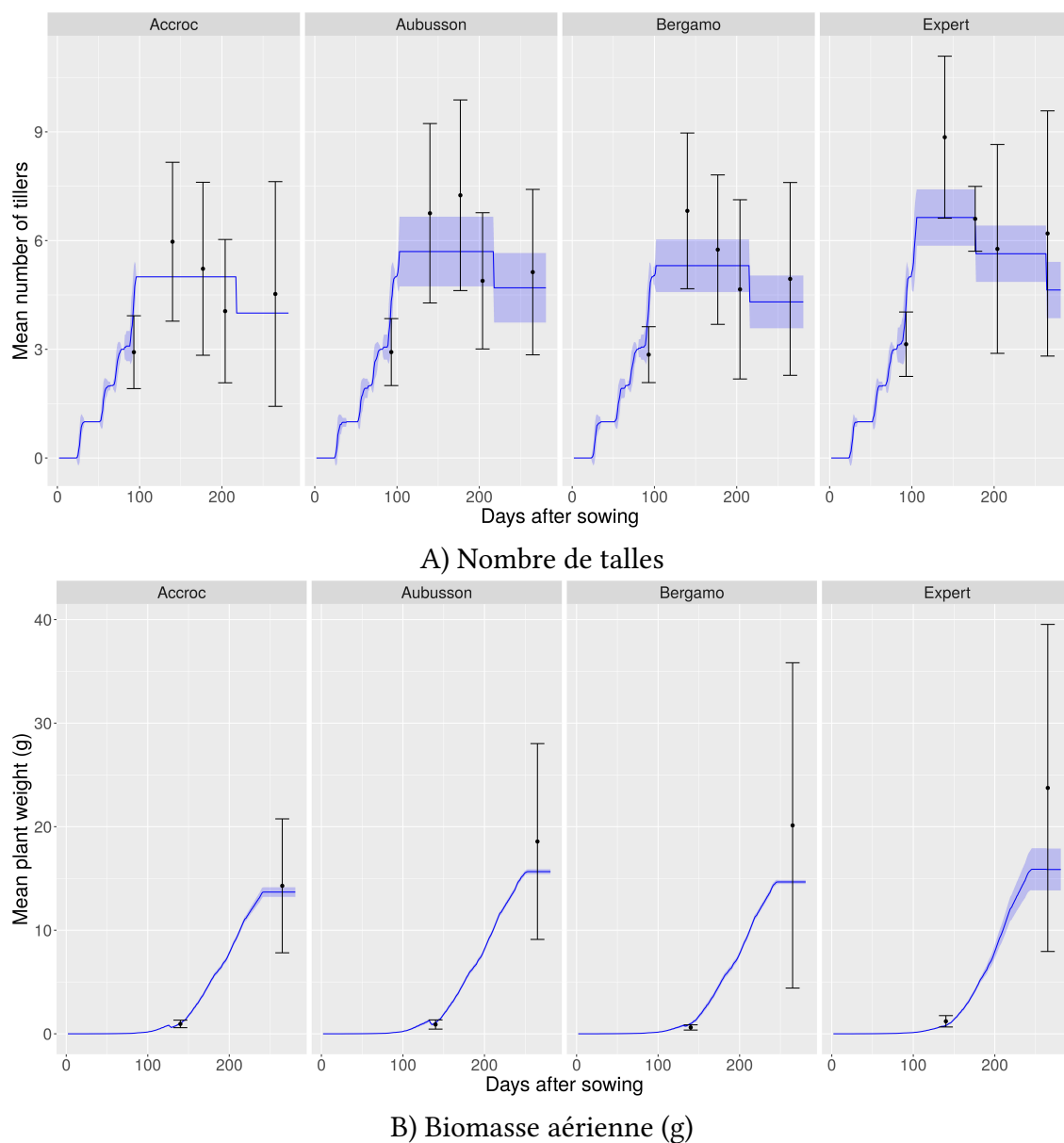
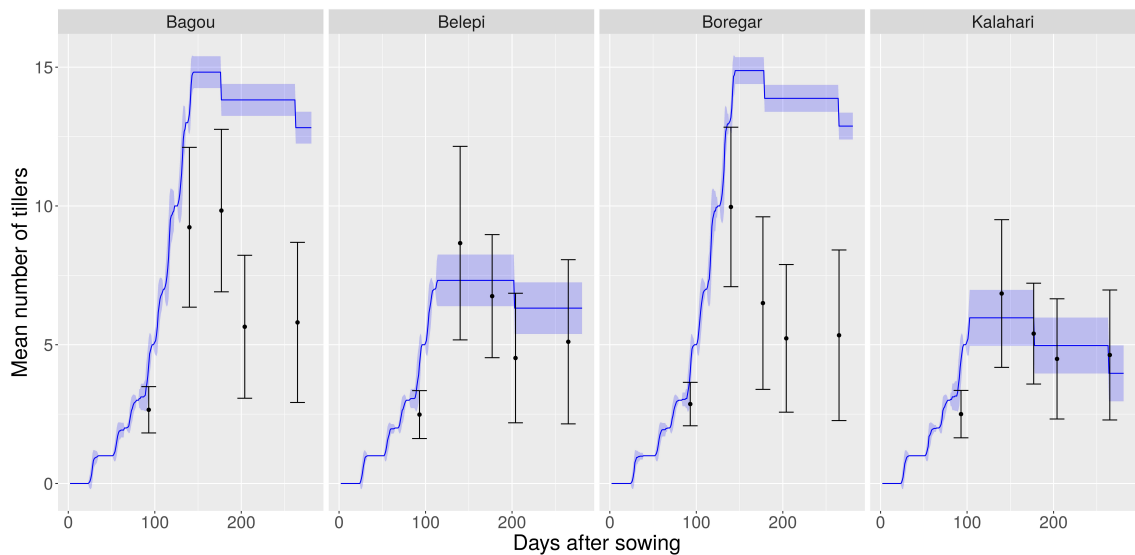


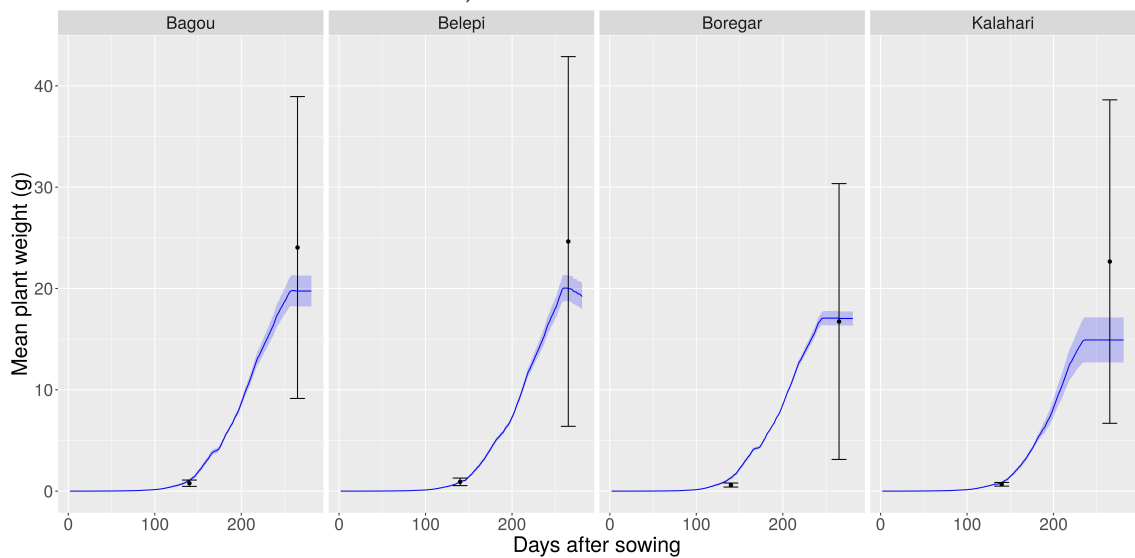
FIGURE 4.2 – Simulations de différentes variables au cours du temps pour les différents génotypes du mélange 1 en 2019-2020. Les lignes bleues correspondent à la moyenne des simulations bleues et le ruban bleu correspond à l'écart-type autour de la moyenne pour la moyenne des simulations. Les poids noirs correspondent aux moyennes des observations expérimentales, et les barres d'erreurs à l'écart-type autour de la moyenne.

Pour les variétés du mélange 1 (Figure 4.2), on peut constater que pour la moyenne

du nombre de talles par plante, bien que le pic de tallage soit sous-estimé pour l'ensemble des variétés (-33 à -37%), les simulations sont satisfaisantes. Concernant la biomasse moyenne des plantes, on constate que les simulations sont satisfaisantes pour la variété Accroc, mais sous-estimées pour les autres variétés (-16 à -27% à la récolte). On constate également des différences visuelles de variabilité simulée entre variétés : concernant le tallage on constate que la variabilité inter-individuelle est existante pendant la phase d'émission mais pas pendant le reste de la croissance pour la variété Accroc. On constate aussi que la variabilité sur la biomasse aérienne simulée est plus importante pour Expert que pour les autres variétés considérées, ce qui est en accord avec les données observées.



A) Nombre de talles



B) Biomasse aérienne (g)

FIGURE 4.3 – Simulations de différentes variables au cours du temps pour les différents génotypes du mélange 2. Les lignes bleues correspondent à la moyenne des simulations bleues et le ruban bleu correspond à l'écart-type autour de la moyenne des simulations. Les poids noirs correspondent aux moyennes des observations expérimentales, et les barres d'erreurs à l'écart-type autour de la moyenne.

Pour les variétés du mélange 2 (Figure 4.3), concernant le nombre de talles par plante moyen, on constate que les simulations sont satisfaisantes pour les variétés Belepi et Kalahari, mais ce n'est pas le cas pour Bagou et Boregar avec un pic trop tardif et trop haut (+30%), et une régression trop faible avec un nombre de talles largement surestimé à la récolte (+121% pour Bagou et +141% pour Boregar). En pur, ces deux variétés présen-

taient un pic de tallage correctement simulé mais une régression trop faible. Concernant la biomasse moyenne des plantes, la biomasse aérienne est simulée de façon satisfaisante pour la variété Boregar mais elle est sous-estimée pour les autres variétés (−18 à −34%). On constate également des différences de variabilité simulée entre variétés avec une variabilité plus faible sur les dynamiques de tallage pour Boregar et variabilité sur la biomasse aérienne plus importante pour Kalahari.

Des calculs de RMSE ont également été effectués pour chaque variété (Figure 4.4). Pour le mélange 1 on constate que les variétés Accroc et Aubusson ont des valeurs de RMSE plus élevées que Bergamo et Expert. Concernant les variétés du mélange 2, les valeurs de RMSE sont plus élevées pour les variétés Bagou et Boregar. Les valeurs de RMSE ont été décortiquées pour chaque variété en fonction des différentes variables considérées (Figures 4.S5 et 4.S6). On peut alors constater que pour le mélange 1 les valeurs de RMSE sur la hauteur, le poids de grains et le nombre de grains sont plus élevées pour les variétés Accroc et Aubusson. Pour le reste des variables considérées pour le calcul des RMSE, les valeurs sont assez similaires entre les différentes variétés, notamment pour la biomasse aérienne, alors même que des différences visuelles ont été observées. Concernant le mélange 2, la distinction entre les variétés semble venir du nombre de talles et du poids des épis (qui en dépend forcément), ce qui est en accord avec les fits observés. On peut également constater que la biomasse aérienne pour Boregar est bien simulée à la récolte (seulement +2% de différence), toutefois la RMSE pour cette variable n'est pas particulièrement plus faible que pour les autres variétés les autres variétés visuellement moins bien ajustées, et pour le réplicat 1 il s'agit même de la RMSE la plus élevée.

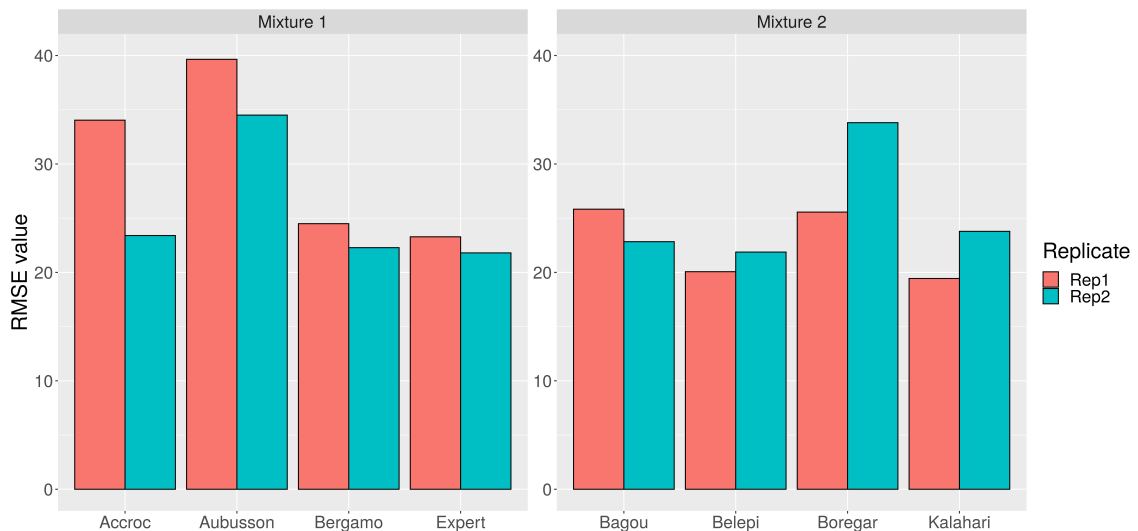


FIGURE 4.4 – Valeurs de RMSE pour chacune des variétés pour deux mélanges en 2019-2020

4.4 Dominance et plasticité phénotypiques dans les simulations

Nous venons d'établir que l'utilisation de WHEAMM est validée pour le mélange 1 en 2019-2020, mais pas pour le mélange 2. Dans la suite de ce chapitre, nous allons donc nous concentrer sur l'analyse des données simulées du mélange 1 en 2019-2020. Le dispositif expérimental de l'essai PerfoMix a été reproduit par simulation pour l'année 2019-2020. Les simulations en mélange sont décrites dans le chapitre précédent, et les simulations en pur sont réalisées pour chaque variété sur des parcelles de 784 plantes avec les paramètres décrits dans la table 4.S1 et $\sigma_e = 20^\circ C d$. Pour l'analyse des données, 360 plantes sont échantillonnées pour chaque variété en pur (taille réelle des parcelles expérimentales). De la même façon que les processus de plasticité phénotypique et de canalisation ont été étudiés sur les données expérimentales du chapitre 2, ils peuvent aussi être étudiés sur les données ainsi simulées pour mieux comprendre les relations de dominance en mélange en lien avec les observations de plasticité phénotypiques et de canalisation.

4.4.1 Dominance en mélange et en pur

Dans un premier temps, les rangs de dominance entre génotypes en mélange ont été déterminés avec un test de Tukey sur le poids de grains avec le package R multcomp

(Hothorn et al., 2008). Ce test a été appliqué par mélange et par saison. Les différences par paires entre génotypes ont été déclarées significatives si leurs p-values étaient inférieures à 0.05 et suivies d'une représentation par lettres (Piepho, 2004). La même procédure a été appliquée sur les données en pur pour les génotypes d'un même mélange.

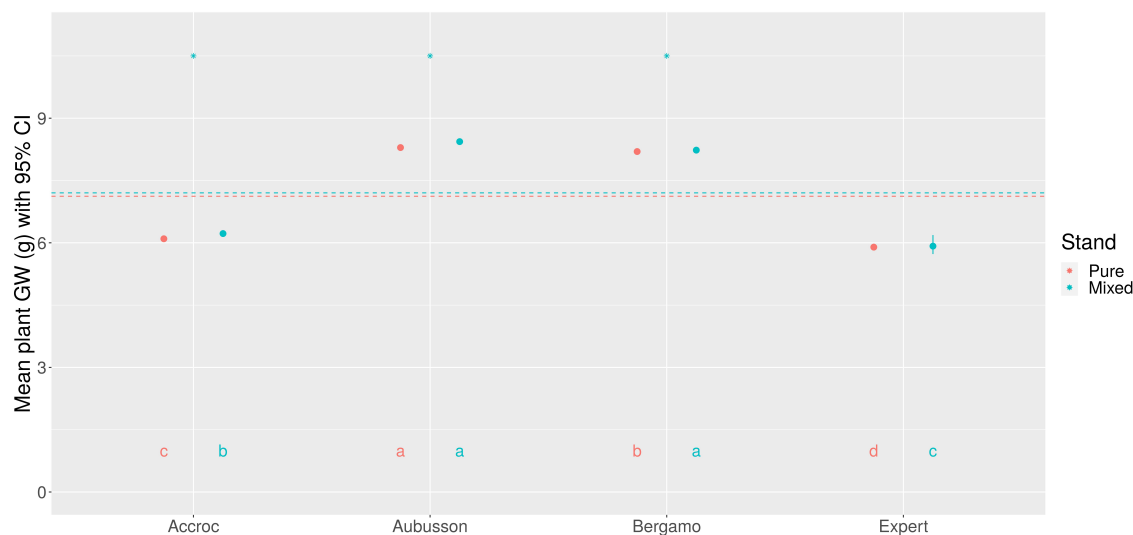


FIGURE 4.5 – Poids moyen de grains par plante pour chaque génotype en pur et en mélange en 2019-2020. Les lignes pointillées représentent les moyennes globales des peuplements (pur versus mélange). Les barres représentent les intervalles de confiance à 95% obtenus par bootstrap. Les étoiles indiquent des différences significatives (test bootstrap) de poids de grain moyen entre pur et mélange pour un génotype. Les lettres indiquent les classes obtenues par un test de Tukey au sein de chaque peuplement.

La Figure 4.5 montre les poids de grains moyens pour chaque variété en pur et en mélange, et on peut constater que les poids de grains moyens sont similaires entre variétés. Le mélange présente un overyielding en 2019-2020 de 1.01. On constate effectivement que de nombreuses variétés présentent un poids de grains moyen plus important en mélange (Accroc, Aubusson, Bergamo). Dans le mélange 1, les variétés Aubusson et Bergamo dominant le couvert alors que les variétés Accroc et Expert sont dominées.

4.4.2 Plasticité phénotypique intra-génotype à la récolte

Dans un second temps, ces processus de plasticité et de canalisation ont été étudiés à l'échelle intra-génotype avec des tests d'égalité de moyenne et de coefficient de variation entre les plantes cultivées en pur et en mélange pour chacun des génotypes pour les

deux saisons étudiées. Les mêmes tests ont été utilisés que dans le chapitre 2, à savoir des algorithmes de bootstrap qui ne font pas d'hypothèse sur l'homoscédasticité entre purs et mélanges ou sur la normalité des données, notamment pour tester des coefficients de variations (Amiri and Zwanzig, 2010). Ces tests ont été effectués pour les différentes variables étudiées à la récolte : le nombre de talles (TN) qui est égal au nombre d'épis, la hauteur (PH en cm), la biomasse aérienne (PW en g), le poids des épis (EW en g), le poids végétatif (SW en g), poids de grains (GW en g), nombre de grains (GN), le nombre de grains moyen par axe (GNpS), le poids de mille grains (TKW, PMG en g) et le *harvest index* (HI).

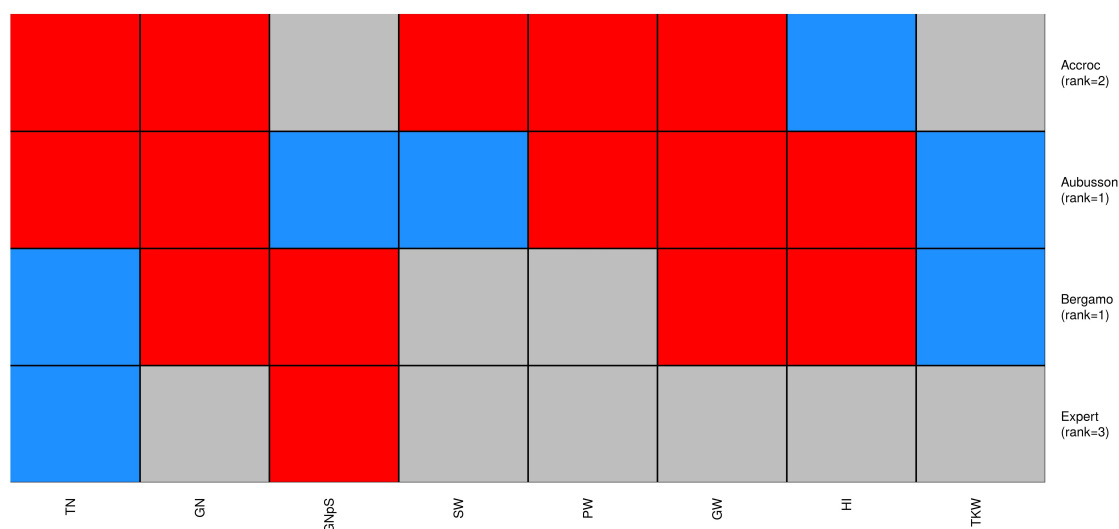


FIGURE 4.6 – Heatmap de la plasticité intra-génotype en mélange versus pur sur différents traits à la récolte, en termes de moyenne, pour les différents génotypes des différents mélanges pour la saison 2019-2020. Les différences significatives issues de tests en bootstrap sont représentées en rouge (respectivement en bleu) quand la moyenne est plus importante en mélange (resp. en pur), et en gris si la différence n'est pas significative.

La Figure 4.6 présente les résultats de tests d'égalité de moyenne intra-génotype pour différentes variables afin d'étudier leur plasticité phénotypique. On constate qu'il n'y a pas de lien entre rang de dominance et plasticité phénotypique intra-génotype. En effet, pour la plupart des génotypes, sauf Expert, on observe de meilleurs poids de grains en mélange qu'en pur, mais pour autant tous ces génotypes ne sont pas dominants dans le mélange. On observe toutefois que les variétés plus précoces (Accroc, Aubusson) ont plus de talles en mélange qu'en pur à la récolte, et l'inverse pour les variétés moins précoces (Bergamo, Expert). On observe aussi de la plasticité en mélange sur la biomasse aérienne

et végétative pour ces variétés précoces, alors que ce n'est pas le cas pour les autres. A l'inverse d'Accroc, Aubusson a une biomasse végétative plus faible en mélange et un meilleur indice de récolte (HI), ce qui pourrait expliquer sa dominance. Pour la variété Bergamo, également dominante dans le mélange 1, le nombre de talles (et donc d'épis à la récolte) est plus faible en mélange, contrairement à Aubusson. Toutefois Bergamo montre également un meilleur indice de récolte en mélange, ainsi qu'un nombre de grains plus important. Ainsi, bien qu'Aubusson et Bergamo présentent des différences dans leurs réactions plastiques, ils ont tous deux un meilleur indice de récolte en mélange, indiquant une meilleure allocation aux grains qu'aux parties végétatives.

4.4.3 Plasticité phénotypique dynamique sur la hauteur et le tallage

Concernant la hauteur, il n'y a pas de différences entre plantes en pur et en mélange car il n'y a pas d'implémentation de plasticité phénotypique pour ce trait dans WHEAMM. Les dynamiques de hauteurs en pur et en mélanges sont présentées dans la Figure 4.S7 pour les différentes variétés du mélange 1. Par ailleurs, même si les données expérimentales montrent quelques cas de différences significatives de hauteur entre purs et mélanges au cours de la croissance, ces cas sont assez rares et l'ampleur de ces différences reste faible (Chapitre 2).

Concernant le tallage, pour le mélange 1 (Figure 4.7.A), on constate une homogénéisation des dynamiques de tallage entre variétés qui est également visible sur les données observées. Avec le détail par variété dans la Figure 4.S8, on constate que la variété Accroc est très peu plastique, tandis que le pic de tallage est plus tardif en mélange pour Aubusson et plus précoce pour Bergamo et Expert. Toutefois on constate que la phase de régression semble être de même intensité pour les plantes en pur comme en mélange. La plasticité du tallage en mélange est donc surtout due à la plasticité au niveau de l'arrêt du tallage (et donc au niveau du GAI critique), et non au niveau de la régression des talles. Ces dynamiques de tallage pour les données observées sont représentées sur la Figure 2.5.A du chapitre 2.

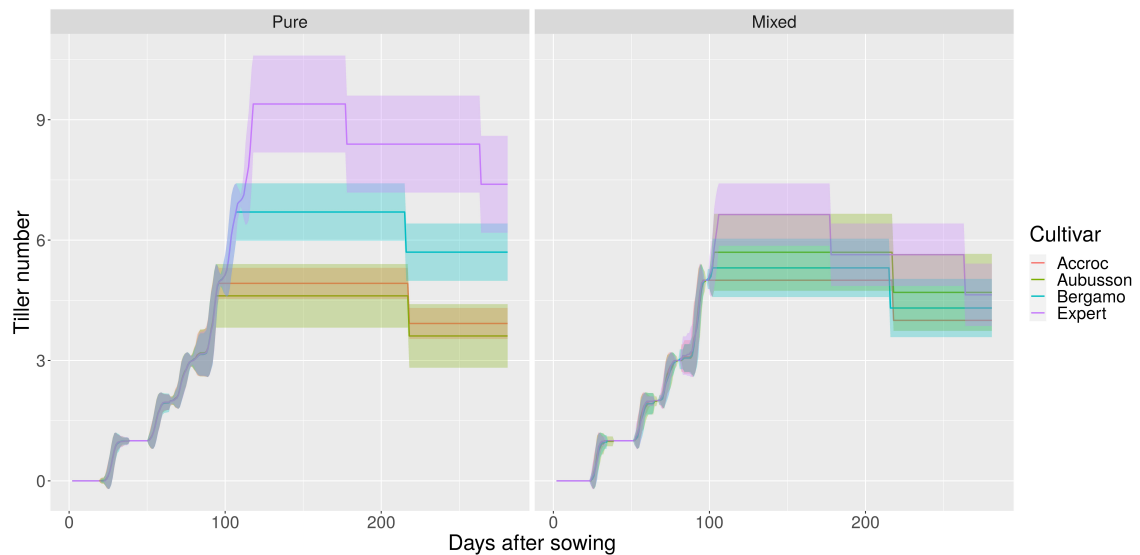


FIGURE 4.7 – Dynamiques de tallage moyennes simulées pour différentes variétés cultivées en pur et en mélange en 2019-2020. Les rubans correspondent aux écart-types autour des valeurs moyennes.

4.4.4 Canalisation environnementale intra-génotype

Finalement, sur ces mêmes variables à la récolte, des différences de variabilité inter-génotypes entre les peuplements en pur et en mélange ont également été testées avec la même méthode de bootstrap précédemment évoquée (Amiri and Zwanzig, 2010) en testant des différences de coefficients de variation (CV) sur les valeurs moyennes des variables étudiées entre les différentes variétés.

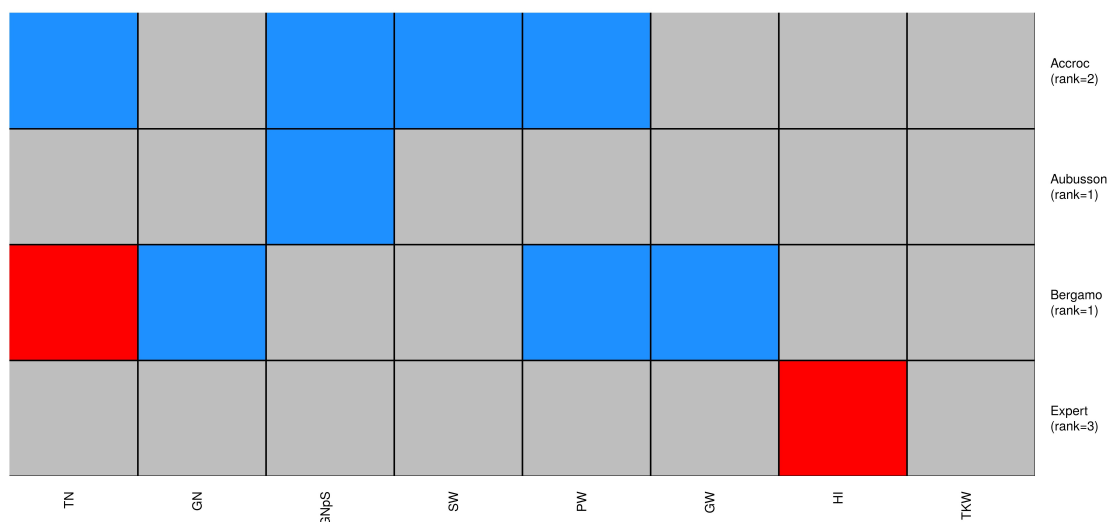


FIGURE 4.8 – Heatmap de la plasticité intra-génotype en mélange versus pur sur différents traits à la récolte, en termes de variance, pour les différents génotypes des différents mélanges pour la saison 2019-2020. Les différences significatives issues de tests en bootstrap sont représentées en rouge (respectivement en bleu) quand le CV est plus important en mélange (resp. en pur), et en gris si la différence n'est pas significative.

Sur la Figure 4.8, on constate que les trois cas sont présents : variabilités égales en pur et en mélange, mais aussi des variabilités supérieures et inférieures en mélange. On remarque que pour les variétés dominantes Aubusson et Bergamo on observe surtout des cas de canalisation environnementale (réduction de variabilité phénotypique) en mélange. Toutefois ces signaux sont également présents pour la variété dominée Accroc. On observe également des signaux de dé-canalisation pour Bergamo sur le nombre de talles et pour Expert sur l'indice de récolte HI avec des diminutions de coefficients de variation en mélange significatives.

4.4.5 Convergence phénotypique inter-génotype

Pour les variétés du mélange 1 (Figure 4.9), deux cas significatifs de convergence phénotypique sont observés en mélange (TN, GNpS) avec des normes qui se resserrent, mais il ne semble pas y avoir de tendance pour les autres variables avec des normes de réactions globalement stables entre pur et mélange. Ces normes de réactions pour les données observées sont visibles sur la Figure 2.7 du chapitre 2.

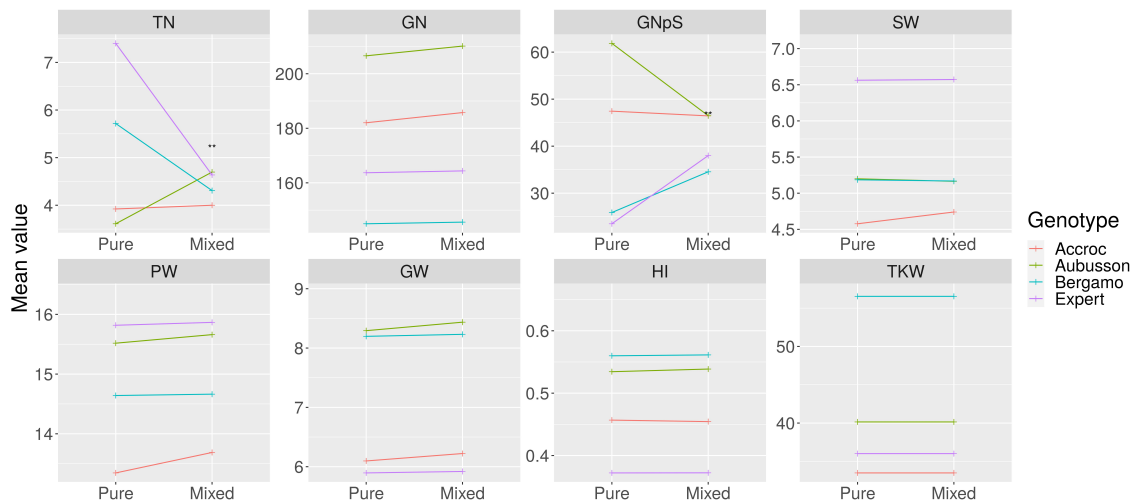


FIGURE 4.9 – Normes de réaction en pure versus mélange pour différentes variables à la récolte pour les variétés du mélange 1 en 2019-2020 et 2020-2021. Les étoiles indiquent des différences de CV inter-génotypes significatives, * si supérieure en mélange, ** si inférieure

4.4.6 Comparaison avec les analyses sur données expérimentales

On peut d'abord constater que les rendements relatifs totaux sont différents. En effet, les données observées montraient un underyielding de 0.92 pour le mélange 1 alors que les données simulées montrent un overyielding de 1.01 pour le mélange 1.

Les relations de dominance sont partiellement retrouvées dans les simulations. En effet pour le mélange 1 Aubusson est bien une variété dominante, toutefois dans les données observées Bergamo est dominée et Expert est dominante, alors que c'est l'inverse qu'on observe dans les simulations.

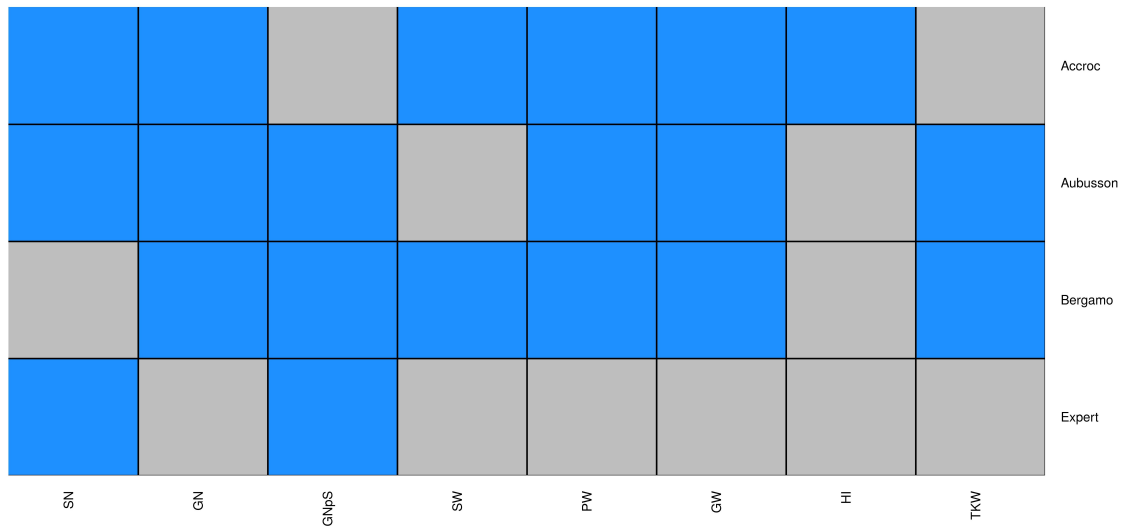


FIGURE 4.10 – Heatmap des comparaisons de résultats de tests d'égalité de moyennes entre pur et mélange pour chaque variété du mélange 1 entre les données observées et simulées. Les cases grises (respectivement bleues) représentent des résultats de tests identiques (resp. différents) entre observations et simulation en terme de significativité et de sens.

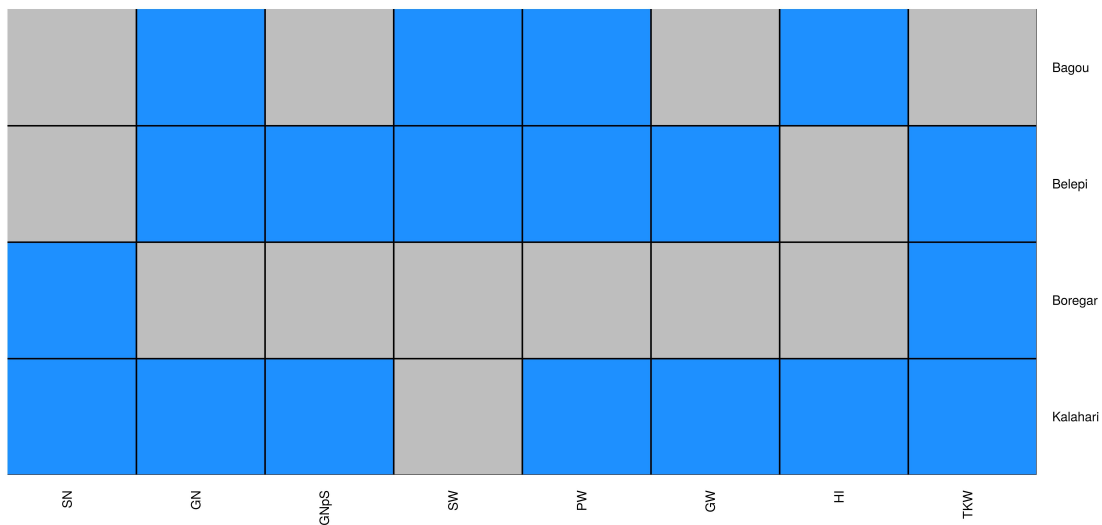


FIGURE 4.11 – Heatmap des comparaisons de résultats de tests d'égalité de CVs entre pur et mélange pour chaque variété du mélange 2 entre les données observées et simulées. Les cases grises (respectivement bleues) représentent des résultats de tests identiques (resp. différents) entre observations et simulation en terme de significativité et de sens.

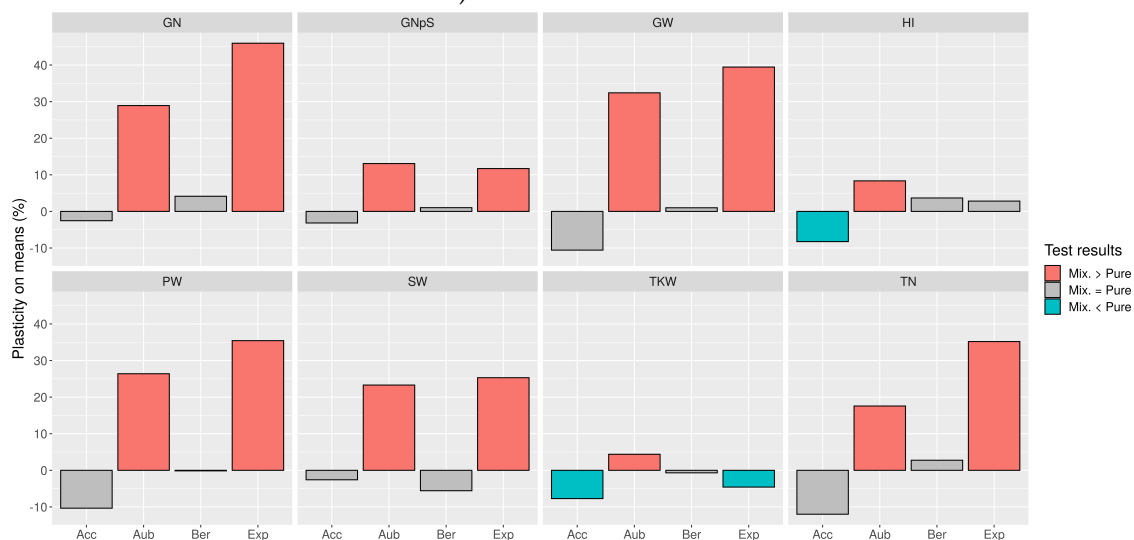
Avec les heatmaps des Figures 4.10 et 4.11 on peut constater que les résultats de plasti-

cité différent considérablement entre les données observées et simulées. Malgré tout on peut constater que les réactions plastiques de la variété Expert sont globalement bien simulées, même si son statut de variété dominante n'est pas retrouvé. Toutefois beaucoup de différences subsistent pour les autres variétés, même si l'on peut quand même noter que les réactions plastiques sur l'indice de récolte HI sont correctes pour Aubusson et Bergamo. Il semble que si le modèle soit capable de gérer la plasticité au niveau de l'arrêt du tallage, ce n'est pas le cas pour la phase de régression qui est toujours de même intensité entre pur et mélange, alors même que cette plasticité peut influencer la dominance des variétés en mélange. En effet, dans les données expérimentales la variété Expert est dominante car la phase de régression est plus faible en mélange, et Boregar est dominée car la phase régression est plus forte en mélange.

Des indices de plasticité ont également été calculés à la fois sur les données observées et simulées pour comparer l'amplitude des différences de moyennes et de coefficients de variation (CV) sur les deux types de données. Ces indices sont calculés pour un génotype g et une variable v (TN, PH, PW, SW, GW, GN, GNpS, TKW, HI) donnés tels que $pm_{g,v} = (v_{g,mix} - v_{g,pur}) / v_{g,pur} \cdot 100$ pour la moyenne, et $pcv_{g,v} = (CV(v_{g,mix}) - CV(v_{g,pur})) / CV(v_{g,pur}) \cdot 100$ pour le coefficient de variation (CV), où $v_{g,mix}$ correspond aux valeurs de la variable v en mélange pour le génotype g et $v_{g,pur}$ correspond aux valeurs de la variable v en pur pour le génotype g .



A) Données simulées

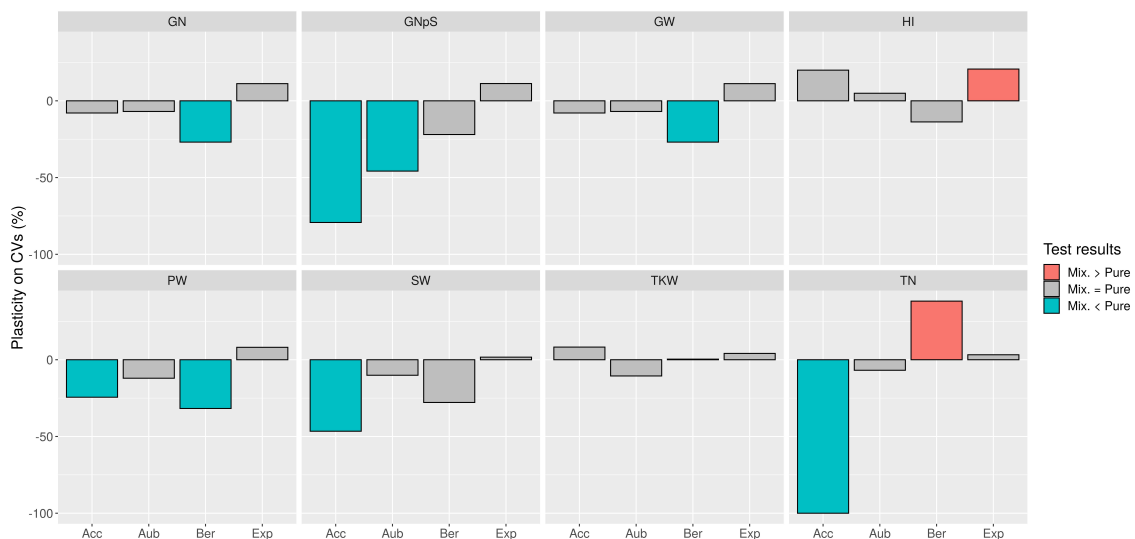


B) Données observées

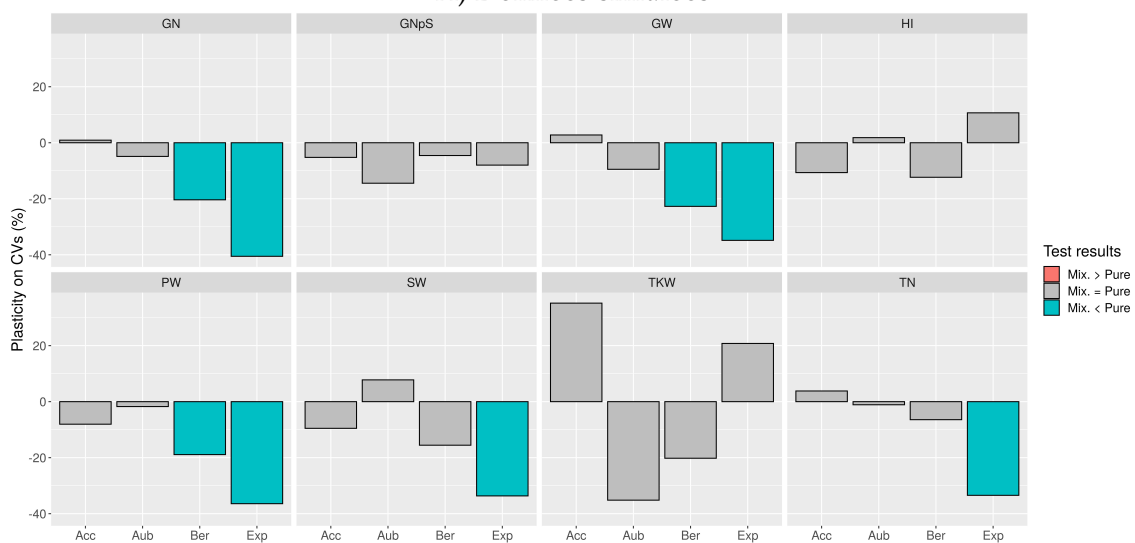
FIGURE 4.12 – Indices de plasticité en pur versus mélange sur la moyenne pour différentes variables à la récolte.

Concernant les ordres de grandeur sur ces différences de moyenne, la Figure 4.12 représente les indices de plasticité sur la moyenne pour les différentes variables étudiées à la récolte pour chaque variété du mélange 1, et les valeurs des indices sont détaillées dans la Table 4.S2. On peut constater que pour les données observées, l'amplitude de la plasticité est entre 20 et 40% pour la plupart des variables, mais un peu plus faible pour le nombre de grains par épi (GNpS), l'indice de récolte (HI) et le PMG (TKW). Avec les données simulées on retrouve un ordre de grandeur similaire pour le nombre de talles

(TN) autour de 30%, toutefois la plasticité observée pour le nombre de grains par épi va jusqu'à 62%, ce qui est bien plus élevé que pour les données observées (jusqu'à 13%). De plus pour les autres variables, l'ordre de grandeur des indices de plasticité est plus faible pour les données simulées (inférieur à 5%).



A) Données simulées



B) Données observées

FIGURE 4.13 – Indices de plasticité en pur versus mélange sur le CV pour différentes variables à la récolte.

Concernant les différences de variabilité, on retrouve bien plus de cas de différences significatives dans les données simulées. De plus, dans les données observées on retrouve des signaux de canalisation pour Expert, ce qui n'est pas le cas dans les données simulées.

Concernant les ordres de grandeur de ces différences de CV, la Figure 4.13 représente les indices de plasticité sur le CV pour les différentes variables étudiées à la récolte pour chaque variété du mélange 1, et les valeurs des indices sont détaillées dans la Table 4.S3. On peut constater que pour les données observées, ces indices ont un ordre de grandeur entre -20 et -40% pour la plupart des variables, et un peu plus faible (inférieur à 15%) pour l'indice de récolte (HI) et le nombre de grains par épi (GNpS). Avec les données simulées on retrouve des ordres de grandeur similaire pour la plupart des variables, à part pour le nombre de talle (TN) qui va jusqu'à -100% et le nombre de grains par épi (GNpS) qui va jusqu'à -79%.

Concernant les différences de variabilité inter-génotypique, on retrouve quelques cas de convergence phénotypique sur les données simulées mais beaucoup moins nombreux que sur les données observées.

4.5 Analyse de sensibilité en mélange

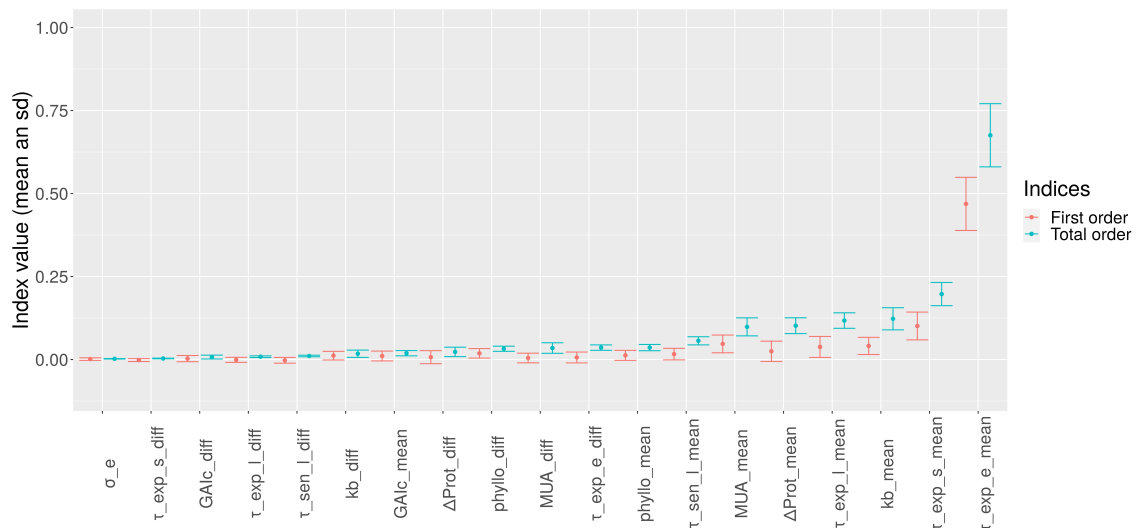
Afin d'étudier l'impact de différents paramètres sur la performance d'un mélange, un mélange binaire équilibré de deux variétés fictives est simulé sous les conditions climatiques de 2019-2020 au Moulon, Gif-sur-Yvette. Comme proposé dans (Blanc et al., 2021a), les paramètres sont étudiés via leur valeur moyenne et leur différentiel entre les deux variétés simulées. Ces modalités multiplient donc par deux le nombre de paramètres à étudier, les paramètres à étudier ont donc été sélectionnés pour limiter le nombre de simulations à réaliser. Les neuf paramètres les plus influents identifiés par l'analyse de sensibilité en pur décrite dans le chapitre 3 ont donc été choisis et sont décrits dans la Table 4.1. Pour chacun de ces paramètres, la valeur moyenne et le différentiel sont tirés dans des lois uniformes. Les différentiels varient indépendamment entre les différents paramètres entre 0 et 40% autour de leurs valeurs moyennes. Les valeurs moyennes sont tirées dans des lois uniformes dont les bornes sont décrites dans la Table 4.1. Par ailleurs, l'écart-type sur la date d'émergence fait également partie des paramètres étudiés mais avec une valeur commune aux deux variétés tirée dans une loi uniforme entre $0^{\circ}Cd$ et $50^{\circ}Cd$. Les autres paramètres sont fixés aux valeurs de la variété Expert pour 2019-2020 décrites dans la Table 4.S1. La sortie d'intérêt est le poids de grains à la récolte qui est étudié à travers sa moyenne et sa variance à l'échelle de la parcelle, mais aussi avec les différences de moyennes et de variances entre les deux variétés. En effet, nous avons défini la dominance des variétés en mélange sur le poids de grains moyen et cette analyse nous

permettra donc de mieux comprendre quels paramètres impactent le plus les relations de dominance en mélange. L'analyse de sensibilité a été réalisée avec le package Julia GlobalSensitivityAnalysis avec 1000 lancements, soit 40 000 simulations avec différentes combinaisons de paramètres.

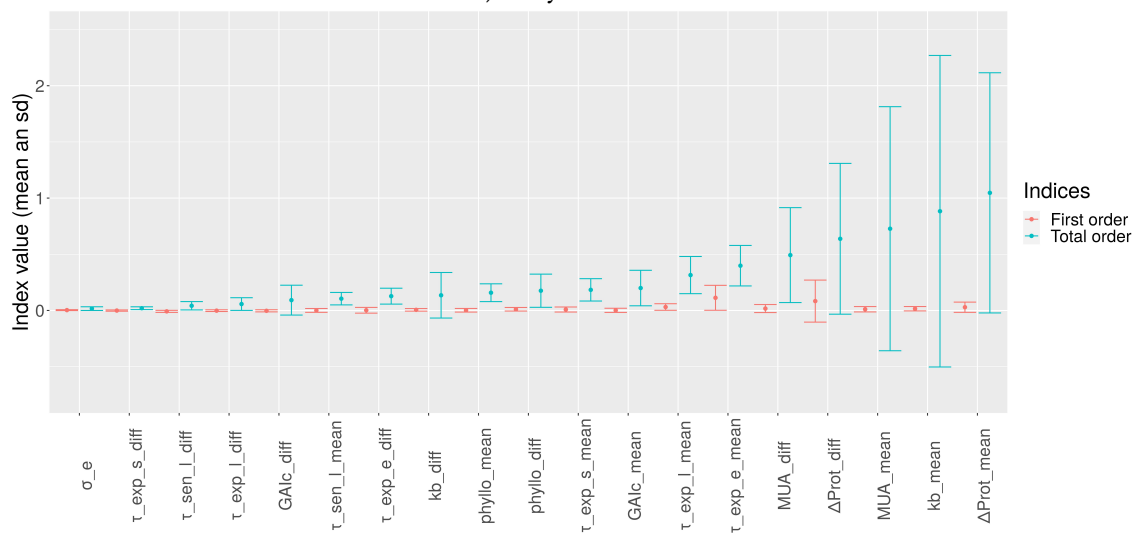
Paramètre	Gamme de variation de la moyenne
GAI_c	[0.2, 1.8]
Δ_{prot}	[500, 2000]
τ_{exp}^l	[1, 8]
τ_{sen}^l	[500, 2000]
τ_{exp}^s	[1, 8]
MUA	[30, 90]
$phyllo$	[77.6, 116.4]
k_b	[0.28, 0.90]
τ_{exp}^e	[500, 3000]

TABLE 4.1 – Table des distributions des valeurs moyennes de paramètres génotype-dépendants étudiés pour l'analyse de sensibilité globale

A l'échelle de la parcelle, l'impact des différents paramètres sur la moyenne et la variance du poids de grains à la récolte sont représentés sur les figures 4.14.A et 4.14.B, et les valeurs des indices de Sobol sont détaillées dans la table 4.S4. On peut constater que les valeurs moyennes des paramètres sont plus influentes que leurs différentiels. La moyenne du poids de grains est surtout impactée par les valeurs moyennes des paramètres τ_{exp}^e , τ_{exp}^s , k_b , Δ_{prot} et MUA . La variance du poids de grains est surtout influencée par les valeurs moyennes des paramètres Δ_{prot} , k_b et MUA mais aussi par les différentiels sur les valeurs Δ_{prot} et MUA .



A) Moyenne GW

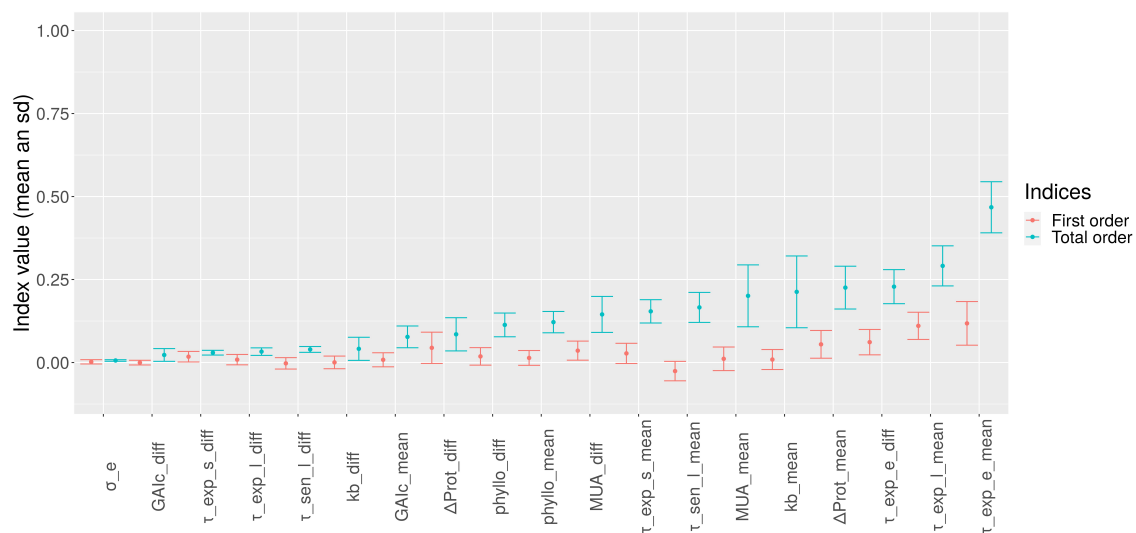


B) Variance GW

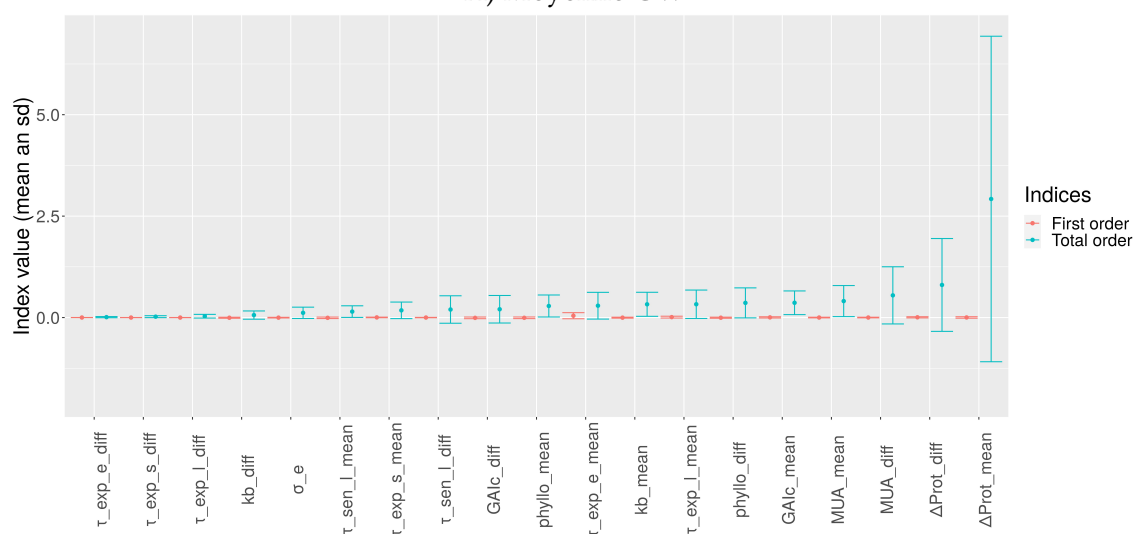
FIGURE 4.14 – Indices de Sobol avec intervalles de confiance à 95% de différents paramètres sur la moyenne et la variance du poids de grains (GW) à la récolte sur l'ensemble de la parcelle

A l'échelle des variétés en mélange, l'impact des différents paramètres sur les différences de moyennes et de variances du poids de grains à la récolte entre les deux variétés sont représentés sur les figures 4.15.A et 4.15.B, et les valeurs des indices de Sobol sont détaillées dans la table 4.S5. La différence de moyenne sur le poids de grains est surtout impactée par les valeurs moyennes des paramètres τ_{exp}^e et τ_{exp}^l avec des indices de Sobol supérieurs à 0.25 tandis que de nombreux paramètres présentent des indices compris

entre 0.10 et 0.25, avec parmi eux des valeurs moyennes et des différentiels. La différence de variance sur le poids de grains est surtout influencée par la valeur moyenne du paramètre Δ_{prot} , mais aussi par les valeurs moyennes et les différentiels des paramètres MUA , GAI_c et $phyllo$. Globalement on constate que la plupart des paramètres ont une influence non nulle sur la moyenne et la variance de la différence de poids de grains entre variétés à la récolte.



A) Moyenne GW



B) Variance GW

FIGURE 4.15 – Indices de Sobol avec intervalles de confiance à 95% de différents paramètres sur les différences de moyenne et de variance de poids de grains (GW) à la récolte entre les deux variétés

4.6 Discussion

4.6.1 Simulations aléatoires

La valeur la plus élevée de $\sigma_e = 50^\circ Cd$ correspond à une variation de ± 20 jours, ce qui est assez élevé puisqu'en moyenne on a une variation sur une semaine des dates de levée pour un même génotype (Gan et al., 1992). Malgré cela, la variabilité générée sur la biomasse au cours du temps est trop faible. Ce comportement n'est pas aberrant car il y a d'autres sources de variabilité qui pourraient être incluses dans WHEAMM sur l'émergence des talles (Blanc et al., 2021b) et des organes mais aussi sur la survie des organes (Kang et al., 2008; Letort, 2008). Par ailleurs, il est envisageable que certains paramètres présentent une grande variabilité inter-individuelle, comme c'est le cas pour le phyllochrone chez la betterave qui présente un comportement moyen stable entre environnements (saisons, densité, conditions hydrauliques, azote) mais une variabilité inter-individuelle forte (de Reffye et al., 2009).

4.6.2 Simulations en mélange

Certaines variétés sont visuellement mieux prédites que d'autres, en se basant sur les valeurs de RMSE, il s'agit des variétés tardives (Bergamo, Expert) dans le mélange 1 et des variétés plus grandes (Belepi, Kalahari) dans le mélange 2. Toutefois cela n'est pas représentatif de la qualité visuelle des prédictions dans certains cas, comme la biomasse aérienne pour Bergamo et Expert qui est sous-estimée ou celle de Boregar qui est quant à elle mieux prédite. En effet, les valeurs de RMSE ne rendent pas bien compte des différences de qualité de prédiction observées visuellement. Cette mauvaise capacité de la RMSE calculée à rendre compte des aspects visuels de l'adéquation entre simulations et observations avait déjà été observée dans le chapitre 3, et cela pourrait être amélioré en modifiant le calcul de la RMSE notamment en modifiant le poids de différentes variables et/ou de différents pas de temps. La qualité variable des prédictions en mélange est certainement liée à de mauvaises spécifications du modèle évoquées dans le chapitre 3 concernant la réversibilité et le caractère non progressif de la régression des talles.

4.6.3 Analyse des données simulées en pur versus mélange

L'extension de WHEAMM de la version "plante moyenne" du chapitre 3 à la version "plantes individuelles" dans ce chapitre, avec la simulation d'une compétition pour la lu-

mière hétérogène en mélange permet de simuler des relations de dominance entre variétés, en partie retrouvées dans les données réelles. Toutefois, l'analyse des données simulées a montré que WHEAMM n'est pas capable de rendre compte de la performance des mélanges, puisque les données simulées du mélange 1 présentent une situation d'overyielding, contrairement aux données observées qui ont montré une situation d'underyielding. En effet, la plupart des variétés simulées en mélange ont un poids de grains moyen plus élevé qu'en pur, ce qui ne correspond pas à la réalité expérimentale. Toutefois, l'intensité des réactions plastiques reste très faible pour le poids de grains à la récolte (2% pour Accroc et Aubusson, 0% pour Bergamo et Expert), même si des différences significatives de moyennes ont été détectées. Ce comportement pourrait être dû à un biais de modélisation sur les formalismes de compétition qui ne génèrent pas de différences assez fortes entre plantes avec le formalisme utilisé de partition de disques.

Les relations de dominance entre variétés simulées en mélange sont partiellement retrouvées pour Aubusson, mais elles ne sont pas en adéquation complète avec les données expérimentales.

Concernant la plasticité phénotypique intra-génotype, on observe les trois cas possibles de plasticité. Par ailleurs ces résultats ne semblent pas particulièrement liés aux relations de dominance en mélange. De plus, les réactions plastiques simulées diffèrent considérablement des observations expérimentales pour la plupart des variétés. Pour la variété Expert on observe également une compensation entre arrêt du tallage et régression : l'arrêt du tallage en simulation est trop précoce, ainsi avec une régression plus faible le nombre final de talles est assez réaliste, mais la dynamique n'est pas précise. Ces observations indiquent que le formalisme de réaction plastique d'arrêt du tallage en réponse au GAI de proximité implémenté dans le modèle manque peut-être de justesse. En outre, ce comportement est certainement lié aux misspécifications sur le tallage dues à la réversibilité de la régression des talles et son déroulement non progressif détectées dans le chapitre 3. De plus, l'intensité des réactions plastiques en mélange est trop faible sur les données simulées pour la plupart des variables, ce qui peut être dû à une mauvaise simulation de la compétition pour la lumière trop peu contrastée entre plantes de variétés différentes.

Concernant les différences de variabilité intra-génotype qui correspondent à des différences de canalisation environnementale, on a bien les trois cas possibles, et il est déjà

satisfaisant que le modèle puisse générer ces cas et pas seulement systématiquement plus de variabilité en mélange qu'en pur avec une plus forte hétérogénéité du voisinage. Les résultats des différences de CV sont toutefois différents des résultats expérimentaux. Il n'y a pas de lien entre dominance en mélange et différence de variabilité entre pur et mélanges.

Concernant les différences de variabilité inter-génotype qui correspondent à des différences de canalisation génétiques, les données expérimentales montraient toutefois de nombreuses tendance de convergence phénotypique en mélange visuellement identifiables. Or pour les données simulées, ces cas sont très peu nombreux, ce qui montre que le modèle n'est pas tout à fait capable de simuler l'ensemble de ces comportements.

4.6.4 Analyse de sensibilité en mélange

Globalement, tous les paramètres étudiés ont une influence non nulle sur les sorties étudiées, surtout les valeurs moyennes de paramètres. Les paramètres les plus influents qui ressortent de cette analyse de sensibilité sont les temps d'extension des feuilles τ_{exp}^l et des épis τ_{exp}^e , le délai entre la régression de deux talles successives Δ_{prot} et la masse par unité de surface MUA (l'inverse de la surface spécifique foliaire SLA). Il n'est pas surprenant que les paramètres d'extension des organes soient influents car ils correspondent au temps pendant lequel de la biomasse est allouée à ces organes, un temps d'extension plus long permet donc d'accumuler plus de biomasse et il est logique que cela soit avantageux. Le délai entre la régression de deux talles successives Δ_{prot} permet également de limiter la régression des talles et impacte donc le nombre d'épis et le rendement à la récolte. La masse par unité de surface MUA fait écho aux dimensions foliaires qui avaient été identifiées comme paramètre clé dans le modèle WALTER pour la performance des mélanges avec une analyse de sensibilité (Blanc et al., 2021a). En effet, les plantes avec une valeur de surface foliaire spécifique plus importante (et donc une valeur de masse par unité de surface plus faible) peuvent produire des feuilles plus larges qui peuvent capturer plus de lumière (Anten and Vermeulen, 2016). Étant donné l'importance de certains paramètres, déjà identifiés dans les analyses de sensibilité précédentes, il serait pertinent de réaliser une inférence statistique des paramètres du modèle avec un algorithme bayésien afin de quantifier la distribution de l'incertitude autour des estimations de ces paramètres et de pouvoir ensuite tester si les estimations d'un même paramètre sont significativement différentes entre deux génotypes, ou pour un même génotype entre pur et mélange.

4.6.5 Perspectives

En perspectives, il est nécessaire de résoudre les limites du modèle identifiées dans le chapitre précédent, notamment concernant les formalismes de tallage. Nous aimerions également réaliser une inférence conjointe des paramètres du modèles sur les données en purs et en mélanges. Toutefois ce type de méthode est difficilement applicable pour le moment en raison du temps de calcul, qui bien que raisonnable (700 secondes pour un peuplement), reste trop élevé pour utiliser des méthodes de calibration automatique. Pour résoudre ce problème, des développements de parallélisation sont en cours, mais il est aussi envisageable d'utiliser un métamodèle pour réduire le temps de simulation (Blanc et al., 2021b). L'utilisation d'un métamodèle pour la calibration de WHEAMM sur les données du dispositif PerfoMix s'avère toutefois plus complexe car elle s'effectue à l'échelle de la plante sur plusieurs variables, contrairement à WALTer qui a été uniquement calibré sur des données de tallage à l'échelle de la parcelle (Darwinkel, 1978). Une fois amélioré et calibré, WHEAMM pourra alors être utilisé pour étudier et comparer par simulation différents designs expérimentaux de mélange, pépinière versus micro-parcelle par exemple et une plus grande gamme de géotypes.

4.7 Annexes

4.7.1 Table des valeurs de paramètres pour les différents génotypes en 2019-2020

Paramètre	Accroc	Aubusson	Bagou	Belepi	Bergamo	Boregar	Expert	Kalahari
GAI_c	0.32	0.45	1.68	0.47	0.4	1.71	0.49	0.27
T_k	0.98	0.37	0.85	0.98	0.85	0.5	0.37	0.85
Δ_{prot}	2000	1996	1387	1729	1962	1414	1401	1404
τ_{exp}^l	2.9	3.5	1.6	1.6	2.3	2.2	1.7	1.7
τ_{init}^e	1161	1265	938	935	1199	791	973	1203
τ_{sen}^l	1484	1663	1275	1943	1054	1054	1048	856
k_b	0.87	0.88	0.87	0.87	0.91	0.86	0.87	0.98
MUA	54	53	53	54	66	54	55	65
a_h	0.19	-0.36	-0.08	-0.67	0.09	0.14	-0.12	0.13
b_h	2.3	-1.42	-1.98	3.79	1.98	1.48	-1.74	1.8
f_{eg}	0.7	0.8	0.5	0.66	0.87	0.64	0.64	1
q_0	0.033	0.04	0.045	0.034	0.057	0.032	0.036	0.049
τ_{exp}^e	2994	2968	2995	2515	2716	3000	2726	2811
s_e	3.7	3.7	8.6	3.2	10	2.7	2.5	5.5
s_s	8	9.5	6.5	5.6	5.1	5.3	6.6	6.2
<i>phyllo</i>	99	99	99	99	99	99	99	99
τ_{init}	200	200	200	200	200	200	200	200
τ_{exp}^s	3.06	3.06	3.06	3.06	3.06	3.06	3.06	3.06
α_b	2	2	2	2	2	2	2	2
α_s	4	4	4	4	4	4	4	4
α_e	4	4	4	4	4	4	4	4
β_b	5	5	5	5	5	5	5	5
β_s	4	4	4	4	4	4	4	4
β_e	4	4	4	4	4	4	4	4
s_b	1	1	1	1	1	1	1	1
PA_{max}	4	4	4	4	4	4	4	4
RUE	2.8	2.8	2.8	2.8	2.8	2.8	2.8	2.8
$dGAIp$	1	1	1	1	1	1	1	1
NR_{MS}	8	8	13	13	13	13	13	13

TABLE 4.S1 – Table des valeurs de paramètres pour les différents génotypes en 2019-2020 issus de la calibration de la version "plante moyenne" de WHEAMM en pur utilisées pour les simulations en mélange

Schéma de l'infinetisation des parcelles de mélange

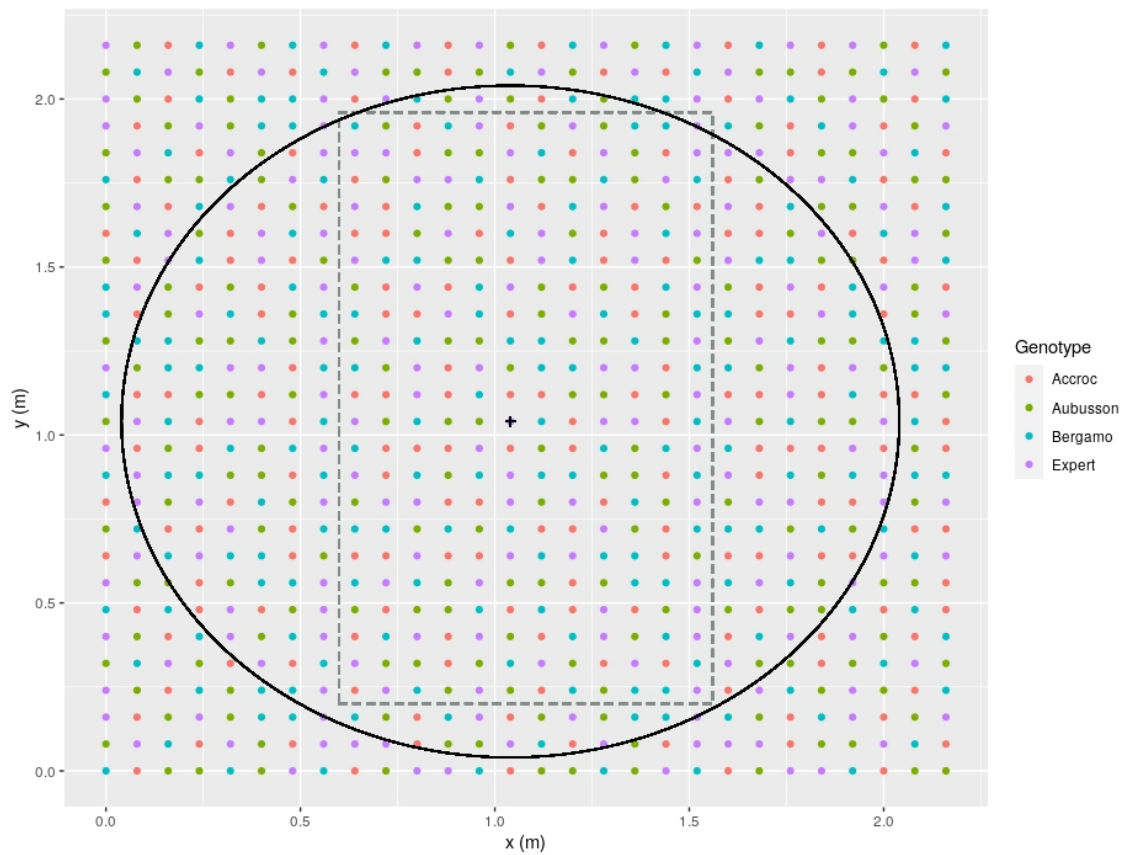


FIGURE 4.S1 – Schéma de l'infinetisation du mélange 1. Les pointillés représente la nano-parcelle initiale et le cercle représente la surface de calcul du GAI de proximité pour la plante centrale.

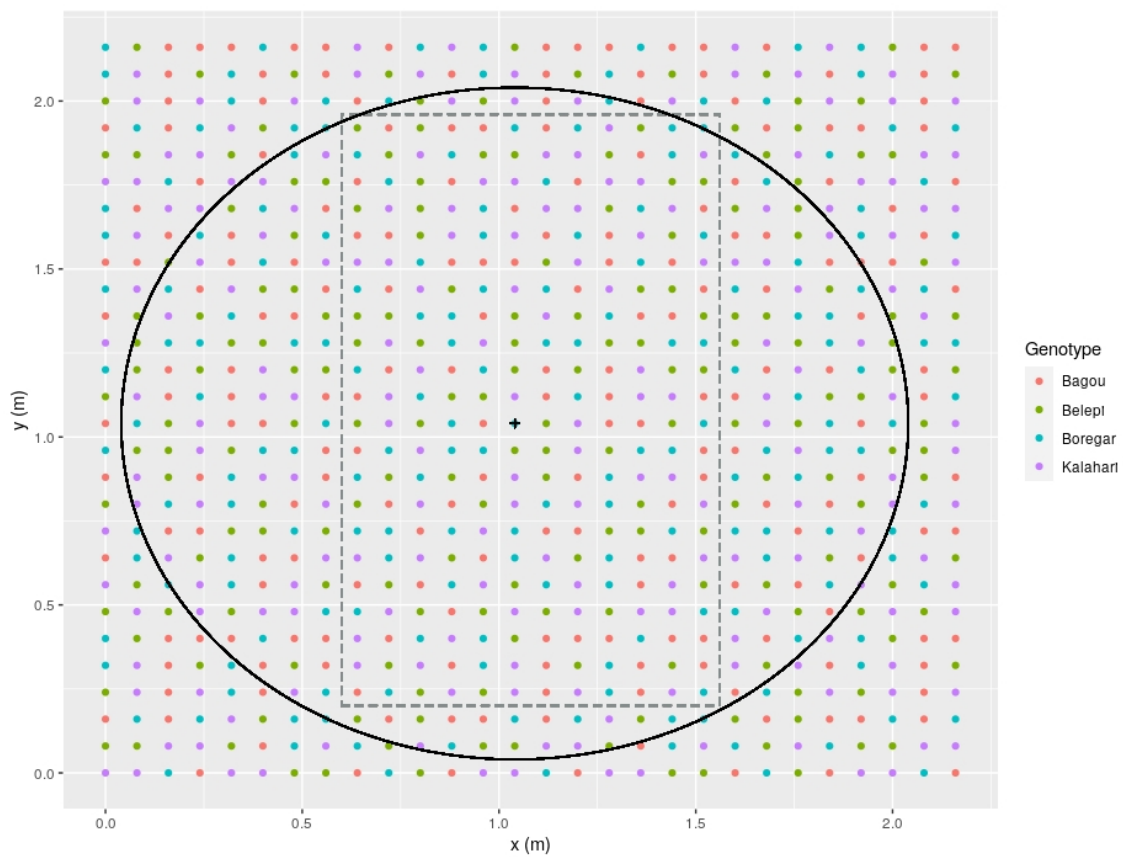


FIGURE 4.S2 – Schéma de l’infinetisation du mélange 2. Les pointillés représente la nano-parcelle initiale et le cercle représente la surface de calcul du GAI de proximité pour la plante centrale.

4.7.2 Figures des variables par plante pour différentes valeurs de σ_e pour le génotype Expert en 2019-2020

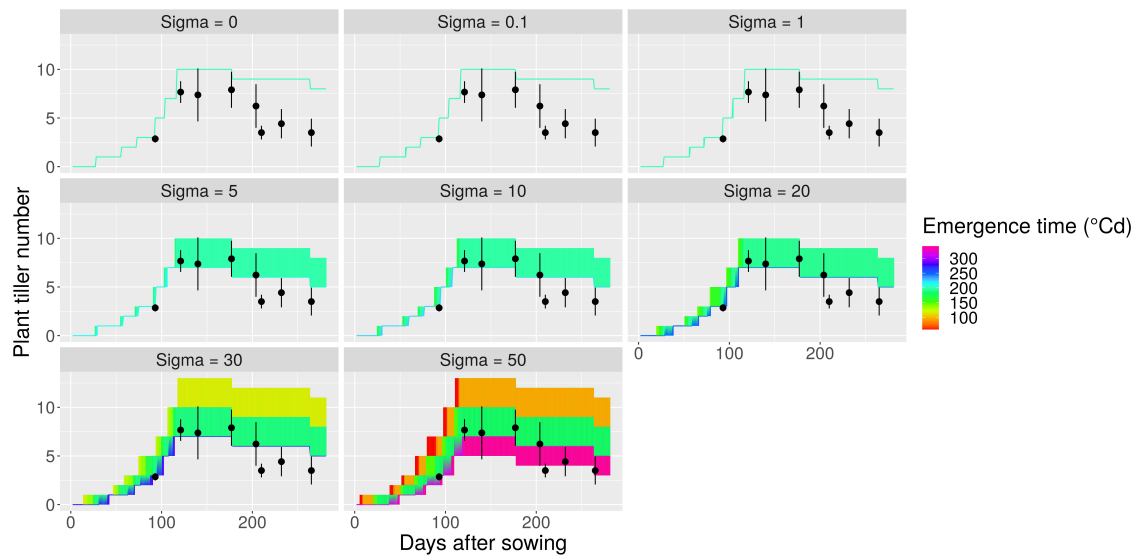


FIGURE 4.S3 – Nombre de tiges par plante pour différentes valeurs de σ_e pour le génotype Expert en 2019-2020. Les points noirs correspondent aux valeurs observées moyennes et les barres noirs correspondent à l'écart-type autour de la moyenne observée.

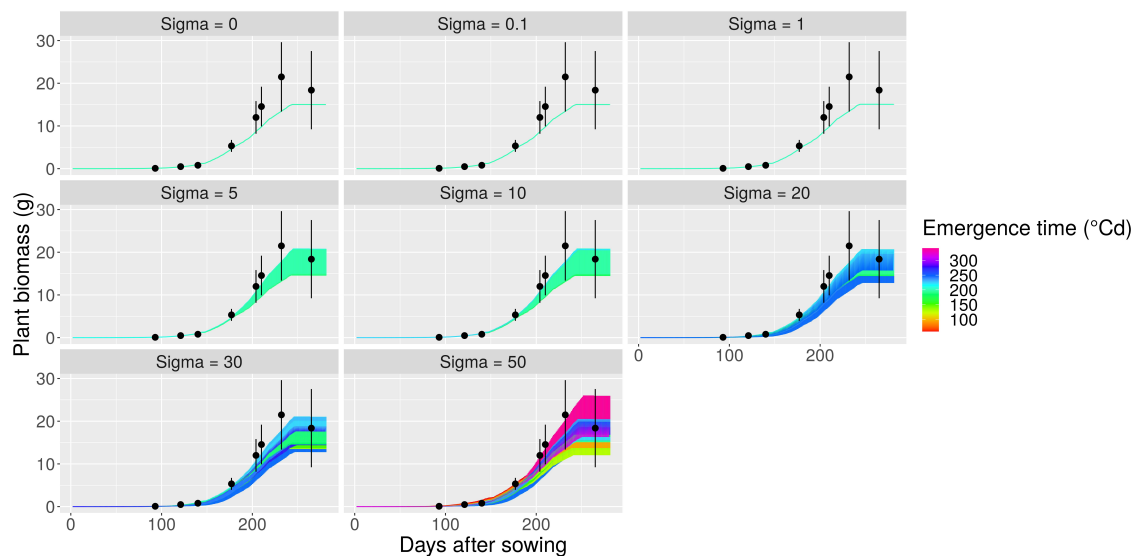


FIGURE 4.S4 – Biomasse aérienne par plante pour différentes valeurs de σ_e pour le génotype Expert en 2019-2020. Les points noirs correspondent aux valeurs observées moyennes et les barres noirs correspondent à l'écart-type autour de la moyenne observée.

4.7.3 Figures des valeurs de RMSE par variable pour chaque variété en mélange en 2019-2020

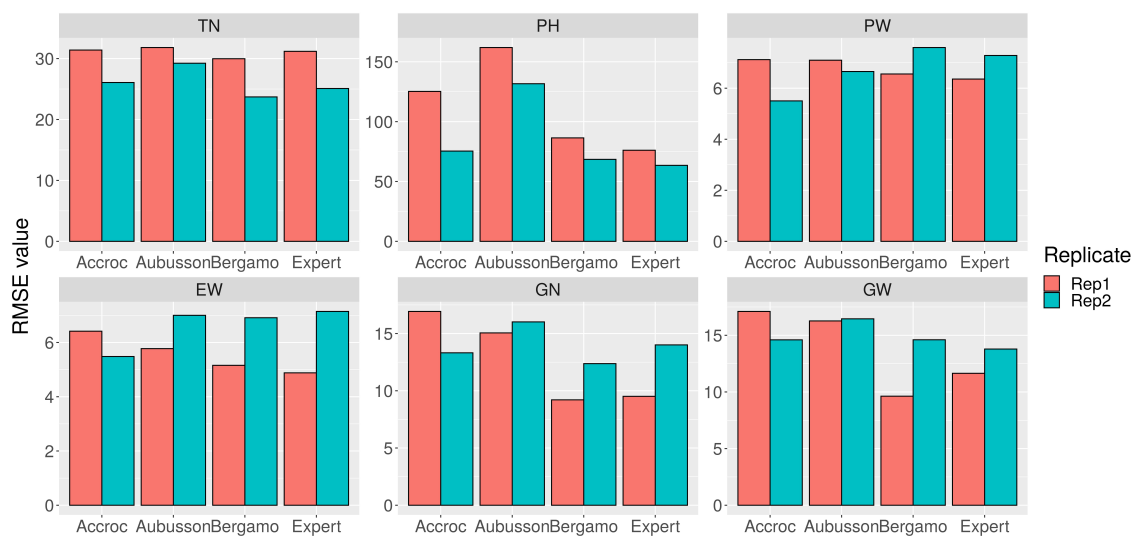


FIGURE 4.5.5 – Valeurs de RMSE par variable pour chaque variété des deux réplicats du mélange 1 en 2019-2020

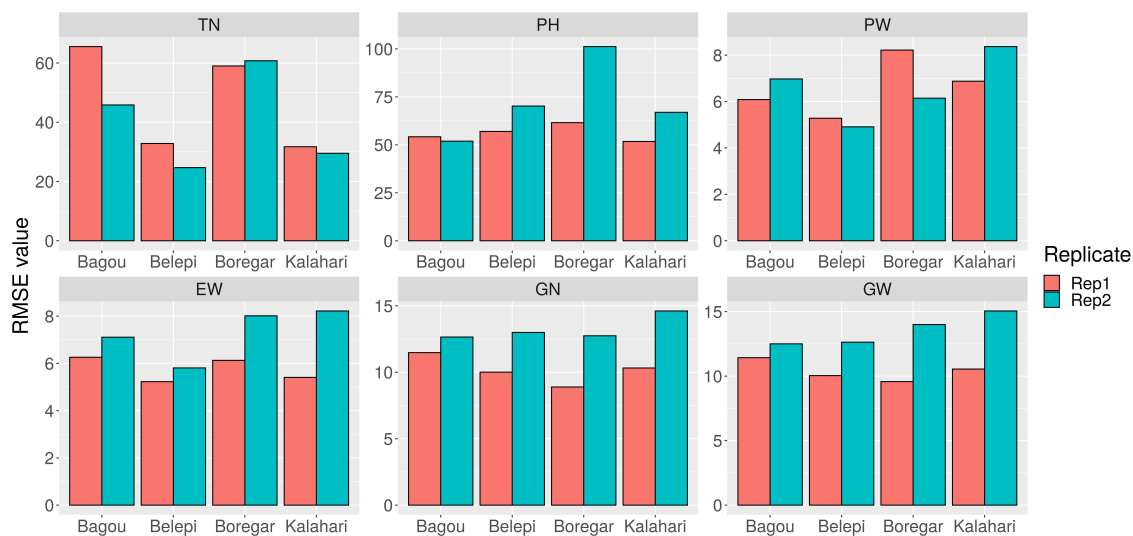


FIGURE 4.5.6 – Valeurs de RMSE par variable pour chaque variété des deux réplicats du mélange 2 en 2019-2020

4.7.4 Figures des dynamiques de hauteur en pure et en mélange en 2019-2020

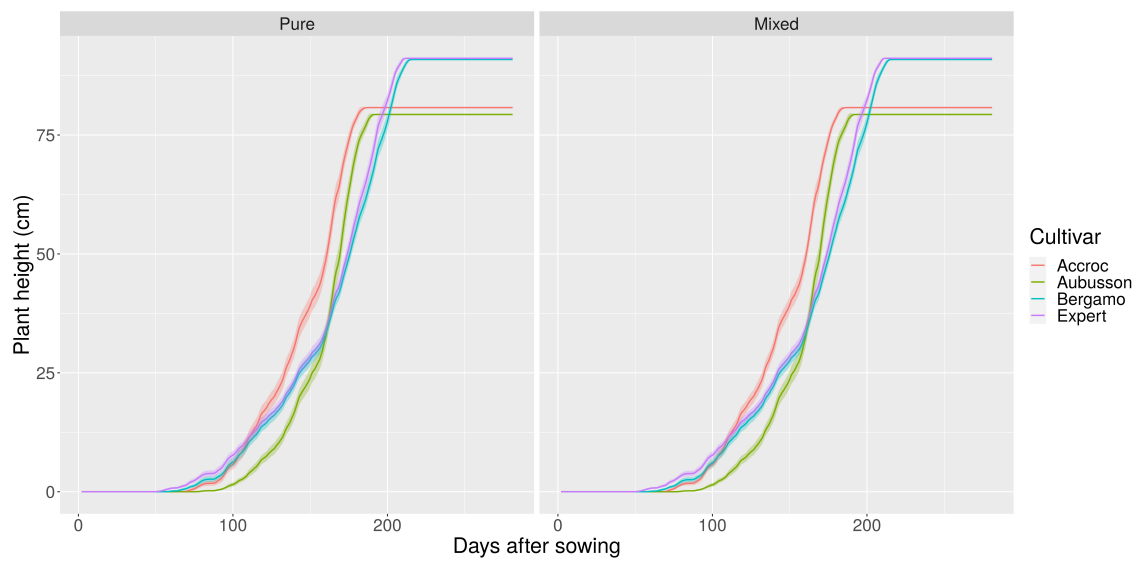


FIGURE 4.S7 – Dynamiques de hauteur moyennes simulées en pure et en mélange pour les variétés du mélange 1 en 2019-2020. Les rubans correspondent aux écart-types autour des valeurs moyennes.

4.7.5 Figures des dynamiques de tallage en pur vs mélange pour chaque variété en 2019-2020

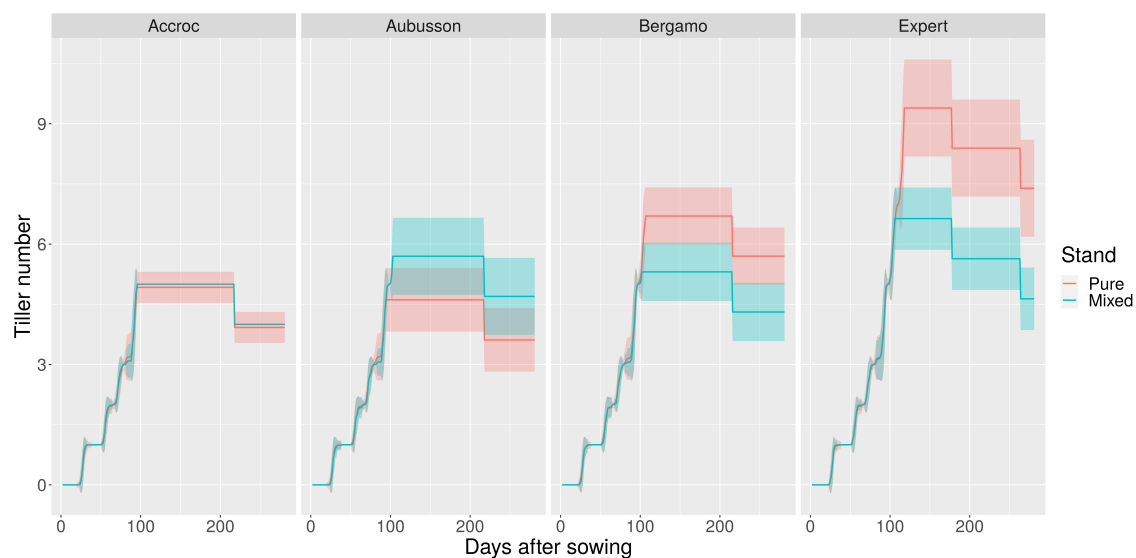


FIGURE 4.S8 – Dynamiques de tallage moyennes simulées en pur vs mélange pour chaque variété du mélange 1 en 2019-2020. Les rubans correspondent aux écart-types autour des valeurs moyennes.

4.7.6 Table des indices de plasticité sur la moyenne et le CV entre pur et mélange pour chaque variété pour différentes variables à la récolte

	Variable	Accroc	Aubusson	Bergamo	Expert
Simulations	TN	2	30	-25	-37
	GN	2	2	0	0
	GNpS	-2	-25	33	62
	SW	4	-1	0	0
	PW	3	1	0	0
	GW	2	2	0	0
	HI	-1	1	0	0
	TKW	0	0	0	0
	Observations	TN	-12	18	3
GN		-3	29	4	46
GNpS		-3	13	1	12
SW		-3	23	-6	25
PW		-10	26	0	35
GW		-11	32	1	39
HI		-8	8	4	3
TKW		-8	4	-1	-5

TABLE 4.S2 – Table des indices de plasticité sur la moyenne entre pur et mélange pour chaque variété pour différentes variables à la récolte

	Variable	Accroc	Aubusson	Bergamo	Expert
Simulations	TN	-100	-7	38	3
	GN	-8	-7	-27	11
	GNpS	-79	-46	-22	11
	SW	-47	-10	-28	2
	PW	-24	-12	-32	8
	GW	-8	-7	-27	11
	HI	20	5	-14	21
	TKW	8	-11	0	4
Observations	TN	4	-1	-6	-33
	GN	1	-5	-20	-41
	GNpS	-5	-14	-5	-8
	SW	-10	8	-16	-34
	PW	-8	-2	-19	-36
	GW	3	-9	-23	-35
	HI	-11	2	-12	11
	TKW	35	-35	-20	21

TABLE 4.S3 – Table des indices de plasticité sur le CV entre pur et mélange pour chaque variété pour différentes variables à la récolte

4.7.7 Tables indices de Sobol pour analyse de sensibilité en mélange

Variable	Paramètre	Type	Indice ordre 1	Indice ordre total
Moyenne GW	GAI_c	Moyenne	0.011 ± 0.015	0.019 ± 0.008
		Différentiel	0.003 ± 0.009	0.007 ± 0.006
	Δ_{prot}	Moyenne	0.025 ± 0.03	0.102 ± 0.024
		Différentiel	0.007 ± 0.02	0.023 ± 0.014
	τ_{exp}^l	Moyenne	0.038 ± 0.032	0.117 ± 0.023
		Différentiel	-0.001 ± 0.008	0.008 ± 0.003
	τ_{sen}^l	Moyenne	0.016 ± 0.017	0.056 ± 0.012
		Différentiel	-0.002 ± 0.009	0.011 ± 0.002
	τ_{exp}^s	Moyenne	0.101 ± 0.042	0.197 ± 0.035
		Différentiel	-0.002 ± 0.004	0.003 ± 0.001
	τ_{exp}^e	Moyenne	0.469 ± 0.08	0.676 ± 0.095
		Différentiel	0.006 ± 0.016	0.036 ± 0.008
	MUA	Moyenne	0.047 ± 0.027	0.098 ± 0.027
		Différentiel	0.005 ± 0.015	0.035 ± 0.016
$phyllo$	Moyenne	0.013 ± 0.015	0.036 ± 0.009	
	Différentiel	0.019 ± 0.014	0.032 ± 0.008	
k_b	Moyenne	0.041 ± 0.026	0.123 ± 0.033	
	Différentiel	0.012 ± 0.013	0.017 ± 0.011	
σ_e			0.001 ± 0.004	0.002 ± 0.001
Variance GW	GAI_c	Moyenne	0.001 ± 0.019	0.199 ± 0.158
		Différentiel	-0.003 ± 0.009	0.092 ± 0.133
	Δ_{prot}	Moyenne	0.029 ± 0.046	1.047 ± 1.069
		Différentiel	0.083 ± 0.187	0.638 ± 0.671
	τ_{exp}^l	Moyenne	0.031 ± 0.029	0.315 ± 0.166
		Différentiel	-0.002 ± 0.008	0.057 ± 0.056
	τ_{sen}^l	Moyenne	0 ± 0.017	0.105 ± 0.055
		Différentiel	-0.008 ± 0.009	0.042 ± 0.037
	τ_{exp}^s	Moyenne	0.008 ± 0.022	0.183 ± 0.099
		Différentiel	-0.001 ± 0.006	0.02 ± 0.012
	τ_{exp}^e	Moyenne	0.113 ± 0.111	0.398 ± 0.18
		Différentiel	0.001 ± 0.026	0.127 ± 0.071
	MUA	Moyenne	0.011 ± 0.024	0.727 ± 1.086
		Différentiel	0.017 ± 0.036	0.492 ± 0.422
$phyllo$	Moyenne	0.002 ± 0.016	0.158 ± 0.079	
	Différentiel	0.011 ± 0.016	0.176 ± 0.148	
k_b	Moyenne	0.015 ± 0.019	0.883 ± 1.386	
	Différentiel	0.005 ± 0.011	0.135 ± 0.203	
σ_e			0.003 ± 0.004	0.016 ± 0.016

TABLE 4.S4 – Tables des valeurs d’indices de Sobol de différents paramètres sur la moyenne et la variance du poids de grains (GW) à la récolte à l’échelle de la parcelle

Variable	Paramètre	Type	Indice ordre 1	Indice ordre total
Moyenne GW	GAI_c	Moyenne	0.008 ± 0.021	0.077 ± 0.033
		Différentiel	0 ± 0.007	0.023 ± 0.019
	Δ_{prot}	Moyenne	0.055 ± 0.042	0.226 ± 0.064
		Différentiel	0.044 ± 0.047	0.085 ± 0.05
	τ_{exp}^l	Moyenne	0.11 ± 0.041	0.291 ± 0.06
		Différentiel	0.009 ± 0.016	0.033 ± 0.011
	τ_{sen}^l	Moyenne	-0.026 ± 0.029	0.166 ± 0.045
		Différentiel	-0.003 ± 0.017	0.039 ± 0.009
	τ_{exp}^s	Moyenne	0.027 ± 0.03	0.154 ± 0.035
		Différentiel	0.018 ± 0.016	0.03 ± 0.007
	τ_{exp}^e	Moyenne	0.118 ± 0.066	0.468 ± 0.077
		Différentiel	0.061 ± 0.038	0.228 ± 0.051
	MUA	Moyenne	0.011 ± 0.036	0.201 ± 0.093
		Différentiel	0.036 ± 0.029	0.145 ± 0.054
$phyllo$	Moyenne	0.014 ± 0.022	0.122 ± 0.032	
	Différentiel	0.018 ± 0.026	0.113 ± 0.036	
k_b	Moyenne	0.009 ± 0.03	0.213 ± 0.108	
	Différentiel	0 ± 0.019	0.041 ± 0.035	
σ_e			0.002 ± 0.006	0.006 ± 0.002
Variance GW	GAI_c	Moyenne	0.005 ± 0.015	0.364 ± 0.292
		Différentiel	-0.007 ± 0.021	0.205 ± 0.339
	Δ_{prot}	Moyenne	0.002 ± 0.018	2.923 ± 4.011
		Différentiel	0.006 ± 0.015	0.804 ± 1.144
	τ_{exp}^l	Moyenne	0.011 ± 0.023	0.328 ± 0.35
		Différentiel	0 ± 0.002	0.034 ± 0.046
	τ_{sen}^l	Moyenne	-0.006 ± 0.018	0.147 ± 0.143
		Différentiel	0 ± 0.005	0.199 ± 0.339
	τ_{exp}^s	Moyenne	0.004 ± 0.007	0.178 ± 0.204
		Différentiel	0 ± 0.002	0.022 ± 0.024
	τ_{exp}^e	Moyenne	0.046 ± 0.075	0.292 ± 0.33
		Différentiel	0.001 ± 0.001	0.01 ± 0.014
	MUA	Moyenne	0 ± 0.008	0.406 ± 0.383
		Différentiel	0.001 ± 0.008	0.547 ± 0.704
$phyllo$	Moyenne	-0.006 ± 0.02	0.285 ± 0.271	
	Différentiel	-0.004 ± 0.013	0.362 ± 0.37	
k_b	Moyenne	-0.002 ± 0.012	0.327 ± 0.296	
	Différentiel	-0.004 ± 0.013	0.061 ± 0.102	
σ_e			-0.002 ± 0.008	0.117 ± 0.139

TABLE 4.S5 – Tables des valeurs d'indices de Sobol de différents paramètres sur les différences de moyenne et de variance de poids de grains (GW) à la récolte entre les deux variétés.

Bibliographie

- S. Amiri and S. Zwanzig. An Improvement of the Nonparametric Bootstrap Test for the Comparison of the Coefficient of Variations. *Communications in Statistics - Simulation and Computation*, 39(9) :1726–1734, Sept. 2010. ISSN 0361-0918, 1532-4141. doi : 10.1080/03610918.2010.512693. URL <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/03610918.2010.512693>.
- N. P. Anten and P. J. Vermeulen. Tragedies and Crops : Understanding Natural Selection To Improve Cropping Systems. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(6) :429–439, June 2016. ISSN 01695347. doi : 10.1016/j.tree.2016.02.010. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534716000550>.
- E. Blanc. *Modélisation des conséquences évolutives de la compétition pour la lumière dans des populations composites de blé*. PhD thesis, Université Paris-Saclay, Gif-sur-Yvette, Dec. 2021.
- E. Blanc, P. Barbillon, C. Fournier, C. Lecarpentier, C. Pradal, and J. Enjalbert. Functional–Structural Plant Modeling Highlights How Diversity in Leaf Dimensions and Tiller-ing Capability Could Promote the Efficiency of Wheat Cultivar Mixtures. *Frontiers in Plant Science*, 12 :734056, Sept. 2021a. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2021.734056. URL <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2021.734056/full>.
- E. Blanc, J. Enjalbert, and P. Barbillon. Automatic calibration of a functional-structural wheat model using an adaptive design and a metamodeling approach. preprint, bioRxiv, July 2021b.
- J. Borg, L. Kiær, C. Lecarpentier, I. Goldringer, A. Gauffreteau, S. Saint-Jean, S. Barot, and J. Enjalbert. Unfolding the potential of wheat cultivar mixtures : A meta-analysis perspective and identification of knowledge gaps. *Field Crops Research*, 221 :298–313, May 2018. ISSN 03784290. doi : 10.1016/j.fcr.2017.09.006.
- N. Brisson, P. Gate, D. Gouache, G. Charmet, F.-X. Oury, and F. Huard. Why are wheat yields stagnating in Europe? A comprehensive data analysis for France. *Field Crops Research*, 119(1) :201–212, Oct. 2010. ISSN 03784290. doi : 10.1016/j.fcr.2010.07.012. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0378429010001929>.
- M. Chelle, B. Andrieu, and K. Bouatouch. Nested radiosity for plant canopies. *The Visual*

-
- Computer*, 14(3) :109–125, July 1998. ISSN 01782789. doi : 10.1007/s003710050127. URL <http://link.springer.com/10.1007/s003710050127>.
- P.-H. Cournède, Y. Chen, Q. Wu, C. Baey, and B. Bayol. Development and Evaluation of Plant Growth Models : Methodology and Implementation in the PYGMALION platform. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, 8(4) :112–130, 2013. ISSN 0973-5348, 1760-6101. doi : 10.1051/mmnp/20138407. URL <http://www.mmnp-journal.org/10.1051/mmnp/20138407>.
- I. Dahlin, L. P. Kiær, G. Bergkvist, M. Weih, and V. Ninkovic. Plasticity of barley in response to plant neighbors in cultivar mixtures. *Plant and Soil*, 447(1-2) :537–551, Feb. 2020. ISSN 0032-079X, 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-019-04406-1. URL <http://link.springer.com/10.1007/s11104-019-04406-1>.
- A. Darwinkel. Patterns of tillering and grain production of winter wheat at a wide range of plant densities. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 26(4) :383–398, Nov. 1978. ISSN 0028-2928. doi : 10.18174/njas.v26i4.17081. URL <https://library.wur.nl/ojs/index.php/njas/article/view/17081>.
- P. de Reffye, S. Lemaire, N. Srivastava, F. Maupas, and P.-H. Cournède. Modeling Inter-Individual Variability in Sugar Beet Populations. Beijing, China, 2009. IEEE. URL <https://hal.inria.fr/inria-00537646>.
- P. de Reffye, B. Hu, M. Kang, V. Letort, and M. Jaeger. Two decades of research with the GreenLab model in agronomy. *Annals of Botany*, 127(3) :281–295, Feb. 2021. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcaa172. URL <https://academic.oup.com/aob/article/127/3/281/5910892>.
- T. Flatt. The Evolutionary Genetics of Canalization. *The Quarterly Review of Biology*, 80(3) :287–316, Sept. 2005. ISSN 0033-5770, 1539-7718. doi : 10.1086/432265. URL <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/432265>.
- J. A. Fordyce. The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity. *Journal of Experimental Biology*, 209(12) :2377–2383, June 2006. ISSN 1477-9145, 0022-0949. doi : 10.1242/jeb.02271. URL <https://journals.biologists.com/jeb/article/209/12/2377/9395/The-evolutionary-consequences-of-ecological>.

-
- A. Forsman. Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and species. *Heredity*, 115(4) :276–284, Oct. 2015. ISSN 0018-067X, 1365-2540. doi : 10.1038/hdy.2014.92. URL <http://www.nature.com/articles/hdy201492>.
- C. Fournier, B. Andrieu, S. Ljutovac, and S. Saint-Jean. ADEL-Wheat : a 3D Architectural Model of wheat development. Oct. 2003.
- H. Fréville, P. Roumet, N. O. Rode, A. Rocher, M. Latreille, M. Muller, and J. David. Preferential helping to relatives : A potential mechanism responsible for lower yield of crop variety mixtures? *Evolutionary Applications*, 12(9) :1837–1849, Oct. 2019. ISSN 1752-4571, 1752-4571. doi : 10.1111/eva.12842. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/eva.12842>.
- Y. Gan, E. H. Stobbe, and J. Moes. Relative Date of Wheat Seedling Emergence and Its Impact on Grain Yield. *Crop Science*, 32(5) :1275–1281, Sept. 1992. ISSN 0011-183X, 1435-0653. doi : 10.2135/cropsci1992.0011183X003200050042x. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2135/cropsci1992.0011183X003200050042x>.
- S. Gliessman. *Agroecology : The Ecology of Sustainable Food Systems*. CRC Press, 2014.
- J. Guntrip and R. M. Sibly. Phenotypic plasticity, genotype-by-environment interaction and the analysis of generalism and specialization in *Callosobruchus maculatus*. *Heredity*, 81(2) :198–204, Aug. 1998. ISSN 0018-067X, 1365-2540. doi : 10.1046/j.1365-2540.1998.00354.x.
- B. Hallgrímsson, R. M. Green, D. C. Katz, J. L. Fish, F. P. Bernier, C. C. Roseman, N. M. Young, J. M. Cheverud, and R. S. Marcucio. The developmental-genetics of canalization. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 88 :67–79, Apr. 2019. ISSN 10849521. doi : 10.1016/j.semcdb.2018.05.019. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1084952117302872>.
- S. Hatt, S. Artru, D. Brédart, L. Lassois, F. Francis, E. Haubruge, S. Garré, P. M. Stassart, M. Dufrêne, A. Monty, and F. Boeraeve. Towards sustainable food systems : the concept of agroecology and how it questions current practices. A review. *Biotechnologie, Agromonie, Société et Environnement*, 20(Special issue 1) :215–224, 2016. ISSN 1370-6233.
- T. Hothorn, F. Bretz, and P. Westfall. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, 50(3) :346–363, 2008.

-
- H. Kahiluoto, J. Kaseva, J. Balek, J. E. Olesen, M. Ruiz-Ramos, A. Gobin, K. C. Kersebaum, J. Takáč, F. Ruget, R. Ferrise, P. Bezak, G. Capellades, C. Dibari, H. Mäkinen, C. Nendel, D. Ventrella, A. Rodríguez, M. Bindi, and M. Trnka. Decline in climate resilience of European wheat. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(1) :123–128, Jan. 2019. ISSN 0027-8424, 1091-6490. doi : 10.1073/pnas.1804387115. URL <http://www.pnas.org/lookup/doi/10.1073/pnas.1804387115>.
- M. Kang, P. Cournède, P. de Reffye, D. Auclair, and B. Hu. Analytical study of a stochastic plant growth model : Application to the GreenLab model. *Mathematics and Computers in Simulation*, 78(1) :57–75, June 2008. ISSN 03784754. doi : 10.1016/j.matcom.2007.06.003. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0378475407002029>.
- C. Lecarpentier, R. Barillot, E. Blanc, M. Abichou, I. Goldringer, P. Barbillon, J. Enjalbert, and B. Andrieu. WALTer : a three-dimensional wheat model to study competition for light through the prediction of tillering dynamics. *Annals of Botany*, 123(6) :961–975, June 2019. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcy226.
- V. Letort. *Adaptation of the GreenLab growth model to plants with complex architectures and multi-scale analysis of source-sink relationships for parametric identification*. PhD thesis, Ecole Centrale Paris, 2008. URL <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00365172>.
- A. Lindenmayer. Mathematical models for cellular interactions in development I. Filaments with one-sided inputs. *Journal of Theoretical Biology*, 18(3) :280–299, Mar. 1968. ISSN 00225193. doi : 10.1016/0022-5193(68)90079-9. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0022519368900799>.
- A. Mathieu, T. Vidal, A. Jullien, Q. Wu, C. Chambon, B. Bayol, and P.-H. Cournède. A new methodology based on sensitivity analysis to simplify the recalibration of functional–structural plant models in new conditions. *Annals of Botany*, 122(3) : 397–408, Aug. 2018. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcy080. URL <https://academic.oup.com/aob/article/122/3/397/5040132>.
- P. Migliorini and A. Wezel. Converging and diverging principles and practices of organic agriculture regulations and agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37(6) :63, Dec. 2017. ISSN 1774-0746, 1773-0155. doi : 10.1007/s13593-017-0472-4. URL <http://link.springer.com/10.1007/s13593-017-0472-4>.
- H.-P. Piepho. An Algorithm for a Letter-Based Representation of All-Pairwise Comparisons. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 13(2) :456–466, June 2004. ISSN

-
- 1061-8600, 1537-2715. doi : 10.1198/1061860043515. URL <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1198/1061860043515>.
- P. Prusinkiewicz and A. Lindenmayer. *The Algorithmic Beauty of Plants*. Springer New York, New York, NY, 1990. ISBN 978-1-4613-8476-2. URL <https://doi.org/10.1007/978-1-4613-8476-2>. OCLC : 852791706.
- R. Péliissier, L. Buendia, A. Brousse, C. Temple, E. Ballini, F. Fort, C. Violle, and J.-B. Morel. Plant neighbour-modulated susceptibility to pathogens in intraspecific mixtures. *Journal of Experimental Botany*, 72(18) :6570–6580, Sept. 2021. ISSN 0022-0957, 1460-2431. doi : 10.1093/jxb/erab277. URL <https://academic.oup.com/jxb/article/72/18/6570/6298513>.
- B. Schauburger, T. Ben-Ari, D. Makowski, T. Kato, H. Kato, and P. Ciais. Yield trends, variability and stagnation analysis of major crops in France over more than a century. *Scientific Reports*, 8(1) :16865, Dec. 2018. ISSN 2045-2322. doi : 10.1038/s41598-018-35351-1.
- J. Schmitt. REACTION NORMS OF MORPHOLOGICAL AND LIFE-HISTORY TRAITS TO LIGHT AVAILABILITY IN IMPATIENS CAPENSIS. *Evolution*, 47(6) :1654–1668, Dec. 1993. ISSN 0014-3820, 1558-5646. doi : 10.1111/j.1558-5646.1993.tb01258.x. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1558-5646.1993.tb01258.x>.
- G. A. F. Seber and C. J. Wild. *Nonlinear regression*. Wiley series in probability and statistics. Wiley-Interscience, Hoboken, N.J, 2003. ISBN 978-0-471-47135-6.
- S. E. Sultan. Phenotypic plasticity in plants : a case study in ecological development. *Evolution and Development*, 5(1) :25–33, Jan. 2003. ISSN 1520-541X, 1525-142X. doi : 10.1046/j.1525-142X.2003.03005.x. URL <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1525-142X.2003.03005.x>.
- B. Zhang and D. L. DeAngelis. An overview of agent-based models in plant biology and ecology. *Annals of Botany*, 126(4) :539–557, Sept. 2020. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcaa043. URL <https://academic.oup.com/aob/article/126/4/539/5805513>.

5.1 Apport de la thèse sur l'étude expérimentale des interactions plante-plante dans les mélanges de variétés de blé

5.1.1 Relations de dominance en mélange

Le dispositif expérimental original mis en place au cours de cette thèse a permis l'étude de la plasticité phénotypique en mélange à l'échelle de la plante individuelle dans des conditions réelles au champ, à la récolte mais aussi tout au long de la croissance avec un suivi dynamique de la hauteur et surtout du tallage de façon non destructive. La collecte de ces données nous a permis de décomposer le rendement en ses composantes, notamment le nombre d'épis qui découle directement des dynamiques de tallage, et ainsi de comprendre les relations de dominance entre génotypes en mélange à la récolte. La collecte de données à l'échelle de la plante nous a permis d'analyser des différences de variabilité aux échelles intra- et inter-génotypes permettant d'étudier des différences de canalisation environnementale et génétique entre purs et mélanges, ce qui n'avait jamais été traité auparavant pour l'analyse des mélanges. Nos mélanges avaient été conçus avec des hétérogénéités de hauteur et de précocité car ce sont deux traits importants dans la compétition pour la lumière qui sont souvent étudiés dans les mélanges de variétés ([Borg](#)

et al., 2018). En effet, des différences de hauteur ou de précocité entre variétés peuvent induire de la compétition pour la lumière car une variété plus précoce sera avantagée par rapport à une variété plus tardive (Javad Faraji, 2011), au moins pendant la première partie du cycle (avant épiaison) si la variété précoce a une hauteur finale plus petite. C'est pourquoi il est conseillé de mélanger des variétés avec des hauteurs finales et des précocités homogènes (Dai et al., 2012), bien qu'il ait été montré que le contrôle de certaines maladies puisse être favorisé par des différences de hauteur en mélange (Vidal et al., 2017). Il est donc attendu que les variétés plus hautes et/ou plus précoces dominent le couvert en mélange, et soient donc dominantes à la récolte en terme de rendement (poids de grain). Or, nous avons pu constater avec notre expérimentation que ce n'est pas le cas, ces caractéristiques ne sont pas corrélées à la dominance en mélange. En effet, ces caractéristiques ont été supplantées par des réponses plastiques sur le tallage et l'allocation de biomasse.

5.1.2 Stabilité des mélanges

Dans le cadre de notre dispositif expérimental nous avons constaté des interactions GxE importantes, aussi en interaction avec l'effet mélange, ce qui pose donc la question de la prédictibilité des performances des mélanges, même dans un même environnement au cours du temps. Le nombre limité de génotypes et d'années étudiés ne nous permettent pas de conclure quant à la stabilité de nos mélanges, malgré un attendu de meilleure stabilité de ces derniers par rapport aux monocultures (Reiss and Drinkwater, 2018). Toutefois, les relations de dominance entre variétés en mélange sont restées stables entre les deux années d'expérimentation, indiquant une autre forme de stabilité sur la proportion des variétés en mélange à la récolte dont l'estimation est donc pertinente.

5.1.3 Limites du dispositif expérimental

Notre dispositif expérimental est toutefois limité par le nombre de génotypes étudiés, le nombre d'associations en mélanges et la taille des parcelles. De plus, les notations dynamiques en mélange étant suffisamment lourdes pour l'étude des traits aériens, nous n'avons pas étudié de traits racinaires, pour lesquels nous manquons de méthode de phénotypage non-destructive au champ. La collecte de données de surface foliaire pendant la croissance en pur et en mélange serait un atout, notamment pour caractériser les phénotypes "stay-green", mais ces notations sont très lourdes et pour le moment il n'existe

pas de méthode de phénotypage non-destructive accessible à l'échelle de la plante individuelle. Les conclusions de notre expérimentation restent donc peu généralisables. On peut toutefois imaginer un passage à l'échelle sur des centaines de parcelles, mais avec de nouvelles technologies pour un semis de précision des variétés en mélange mais aussi de phénotypage haut-débit à l'échelle de la plante individuelle au cours de la croissance avec des drones (Liu et al., 2016; Holman et al., 2016). Toutefois, l'utilisation de telles technologies n'est pas envisageable pour le moment. Une approche de modélisation avec l'utilisation de modèles de plantes structure-fonction (FSPM) constitue alors une alternative efficace pour étudier la combinatoire importante posée par les mélanges.

Afin de valider le réalisme des modèles de plantes, il est essentiel de confronter leurs simulations avec des données réelles, et le jeu de données ainsi collecté au cours de l'expérimentation PerfoMix est unique pour la calibration de modèles en mélange de variétés de blé tendre. Il s'agit d'un aspect important car la calibration automatique des modèles de plantes est un exercice difficile, notamment à cause du manque de données, qui a d'ailleurs clairement été identifié comme limite pour l'utilisation de FSPMs par Gaudio et al. (2019). Ici ce sont les seules données qui existent avec la spatialisation de chaque plante en mélange sur des parcelles au champ avec un suivi du tallage pendant toute la croissance.

5.2 Apports de la thèse pour la modélisation structure-fonction des peuplements hétérogènes de blé

5.2.1 Avantages et limites de WHEAMM

La conception d'un nouveau FSPM, WHEAMM, permet de simuler des plantes de blé à l'échelle individuelle. Pour une utilisation en pur dans des peuplements mono-variétaux, le modèle a pu être calibré sur les données des deux années de l'expérimentation PerfoMix. Les simulations se sont avérées satisfaisantes mais perfectibles, notamment avec de potentielles misspécifications identifiées sur les formalismes de tallage, en particulier concernant la réversibilité et l'aspect non progressif de la régression des talles. Par ailleurs, d'autres limites ont également été identifiées avec l'absence de puits racinaires, d'activité photosynthétique des épis, ou encore de la simulation du nombre final de feuilles

avec un module de précocité dédié. Des sources de stochasticité ont été intégrées dans WHEAMM sur la date de levée, comme dans WALTER (Blanc, 2021), afin de simuler de la variabilité inter-individuelle mais ce n'est pas une source suffisante, que ce soit en pur ou en mélange.

La validation du modèle, c'est-à-dire l'utilisation de paramètres calibrés pour effectuer des simulations dans un autre environnement, a été réalisée en pur, sur une autre année et à une densité plus élevée. Les simulations issues de ces validations ont montré des ordres de grandeurs cohérents mais n'ont pas permis de retrouver les comportements attendus. En effet, la validation sur une autre année a des valeurs plus élevées de RMSE, et la validation à une densité plus élevée n'a pas permis de retrouver les attendus théoriques sur le tallage et le rendement à l'échelle de la plante et de la parcelle. Cette validation du modèle a également été réalisée en mélange en 2019-2020, et elle a également montré des résultats avec un ordre de grandeur cohérent, notamment pour le mélange 1 contrasté en terme de précocité, permettant de retrouver certaines réactions plastiques observables expérimentalement.

Si l'architecture 3D minimaliste de WHEAMM est un avantage certain pour la rapidité des simulations, cela complique considérablement la modélisation de la compétition pour la lumière. En effet la plupart des FSPMs qui modélisent la compétition pour la lumière et son impact sur l'architecture aérienne utilisent des modules de radiosité (Chelle et al., 1998) qui permettent de calculer l'interception lumineuse par le couvert 3D digitalisé. Il a donc été nécessaire d'utiliser une méthode d'approximation de la compétition pour la lumière pour WHEAMM. Nous avons utilisé la méthode de Cournède et al. (2007) qui consiste à approximer les plantes sous forme de disques de surface S_p , généralement approximée à l'inverse de la densité S_d qui correspond à l'espace disponible autour d'une plante pour qu'elle se développe, puis à calculer des proportions de dominance sur les surfaces d'intersection de disques de plantes en compétition. Cette méthode a été très peu utilisée, mais elle permet bien de simuler la compétition pour la lumière dans des couverts qui peuvent être hétérogènes et dont l'architecture 3D simulée est peu détaillée. Le calcul de surfaces d'intersections de disques est d'ailleurs un problème compliqué avec peu de solutions numériques efficaces disponibles. L'implémentation de cette méthode a donc nécessité différents efforts logiciels avec l'utilisation du package R *sf* (Pebsma, 2018) qui permet de calculer les intersections entre disques avant de lancer une simulation, mais dans un protocole qui manque d'automatisation et offre donc peu de flexibilité. L'implémentation de cette méthode dans WHEAMM a été validée pour l'utilisation en

pur, et elle semble également valide en mélange. Nous avons toutefois pu observer que l'intensité des réactions plastiques en mélanges était trop faible pour certaines variables, ce qui pourrait être causé par une simulation de la compétition trop peu contrastée entre plantes de variétés différentes. Il serait donc pertinent de comparer les sorties de cette méthode avec les sorties de FSPMs utilisant des modules de radiosité pour complètement la valider. Ce travail de comparaison a notamment été entamé avec le modèle WALTER (couplé au module de radiosité Caribu) en collaboration avec Christian Fournier et Christophe Pradal. L'approximation de la surface des disques $S_p \approx S_d = 1/d$ peut également être discutée. En effet cette surface est constante au cours du temps, ce qui n'est pas réaliste, et des évolutions de cette surface au cours du temps ont été testées dans (Cournède et al., 2007). On pourrait également envisager que cette surface puisse prendre des valeurs génotype-dépendantes, ou bien pourrait être reliée à des traits architecturaux comme le port de la plante, le nombre d'axes ou encore le nombre de feuilles. Le modèle WALTER pourrait encore une fois être utile pour explorer ces différentes options.

Parmi les améliorations possibles, la plus importante est de résoudre les misspécifications sur les formalismes de tallage. Par la suite, de nouvelles sources de stochasticité pourraient être considérées, notamment pour l'émergence des talles (Lecarpentier, 2017; Blanc, 2021). Un compartiment racinaire pourrait ensuite être ajouté au modèle avec une force de puit dédiée, ou en fonction des relations connues entre le développement aérien et le développement racinaire (Klepper et al., 1984). Il serait ensuite pertinent d'étudier plus en détails la simulation de la compétition pour la lumière pour complètement la valider et potentiellement l'améliorer. Finalement, un module de précocité pourrait également être intégré à WHEAMM pour mieux gérer la précocité qui est un trait important à prendre compte dans la conception des mélanges de variétés. Pour l'instant, comme dans WALTER, la précocité est gérée en fixant manuellement le nombre de feuilles finales sur l'axe principal mais il serait possible d'implémenter un module de précocité comme dans Sirius (Jamieson et al., 1998; He et al., 2012). D'après (He et al., 2012), cela nécessite de mesurer trois traits : le phyllochrone, la réponse de la vernalisation à la température et l'effet de la photopériode sur la production des feuilles.

5.2.2 Intérêt de WHEAMM par rapport aux modèles existants

Contrairement aux FSPMs déjà existants pour le blé, tout comme WALTer (Lecarpentier et al., 2019), WHEAMM permet de prendre en compte la plasticité des dynamiques de tallage, ce qui n'est pas le cas pour ADEL-blé (Fournier et al., 2003), CN-Wheat (Gauthier et al., 2020) et GreenLab-blé (Kang et al., 2007), en réponse à la compétition pour la lumière (Cournède et al., 2007) qui n'était pas prise en compte dans la version initiale de GreenLab-blé de base. WHEAMM permet également de simuler les dynamiques d'allocation de biomasse et le rendement explicitement, contrairement à WALTer (Lecarpentier et al., 2019), le tout avec un temps de simulation très raisonnable (contrairement à ADEL, CN-wheat et WALTer). EcoMeristem aurait été une bonne option avec son formalisme sources-puits et les développements récents sur les dynamiques de tallage (Larue et al., 2019), toutefois dans EcoMeristem l'interception lumineuse est simulée à l'échelle du couvert, à la façon d'un *crop model*, ce qui n'est pas adapté pour étudier compétition pour la lumière dans un couvert hétérogène. WHEAMM présente de nombreux points communs avec WALTer mais leurs utilisations sont complémentaires : WALTer permet d'étudier des aspects spécifiques de l'architecture aérienne du blé alors que WHEAMM permet d'étudier l'ensemble des fonctions de la plante de façon plus intégrative mais moins détaillée. Le modèle WALTer pourrait par exemple être utile pour raffiner la simulation de la compétition pour la lumière avec WHEAMM, notamment en comparant les surfaces foliaires exposées entre les deux modèles. En effet, WALTer est calqué sur ADEL-blé et dessine correctement l'architecture 3D des différents organes, ce qui peut constituer une référence pour WHEAMM.

5.2.3 Réflexion autour des bonnes pratiques de modélisation

L'analyse de sensibilité et la calibration sont essentielles et font partie des bonnes pratiques de modélisation car la conception d'un modèle repose sur son analyse, l'estimation de ces paramètres et sa validation (Cournède et al., 2013). Concernant la calibration, pour la plupart des FSPMs elle est réalisée seulement manuellement, ce qui est très subjectif, la calibration automatique est donc préférable. Si les FSPMs sont peu calibrés de façon automatique en raison de leur temps de calcul important, les *crop models* sont généralement calibrés en routine, mais pour autant les pratiques de calibrations sont très variées et il n'existe pas de consensus (Wallach et al., 2021). Il est toutefois conseillé de prendre en considération l'ensemble du processus de calibration : le choix des valeurs initiales de

paramètres, le choix des données à inclure dans la fonction de coût (c'est-à-dire le calcul de l'indicateur à minimiser, souvent la RMSE), la forme de la fonction de coût, le choix des paramètres à estimer et le choix des algorithmes d'optimisation. Notre démarche de modélisation gagnerait donc à explorer ces différents aspects. Nous avons notamment pu observer que nos résultats de calibration étaient sensibles aux valeurs initiales de paramètres, notre démarche gagnerait donc à effectuer une calibration pour différents ensembles de valeurs initiales de paramètres échantillonnés dans l'hypercube latin. La forme de fonction de coût est également un élément essentiel et différentes formules de RMSE peuvent être imaginées avec des standardisations différentes (pour égaliser les effets des différentes variables prises en compte dans la RMSE). Par ailleurs, ce calcul de RMSE peut aussi être modulé en modifiant les poids liés aux différentes variables (pour gagner en précision sur le tallage par exemple), ou aux différents pas de temps (pour gagner en précision à la récolte) mais ces différentes options doivent encore être explorées. Nous avons d'ailleurs pu observer en pur comme en mélange que les valeurs de RMSE n'étaient pas toujours représentatives de l'adéquation visuelle entre les simulations et les observations, et il pourrait donc être pertinent d'explorer des modifications du calcul de RMSE. Notre algorithme d'optimisation de recuit simulé est tout à fait adapté et évite les optima locaux (Goffe et al., 1994), toutefois d'autres algorithmes pourraient être envisagés : descente de gradient, algorithmes génétiques (Quilot-Turion et al., 2012), stratégies d'évolution naturelles, notamment dans le cadre du développement du package Julia GalacticOptim qui vise à uniformiser l'utilisation de différentes méthodes d'optimisation. Par ailleurs, même si une approche fréquentiste est adaptée dans notre cas pour effectuer des prédictions, une approche bayésienne serait également pertinente pour quantifier l'incertitude de l'estimation des paramètres et étudier sa propagation aux prédictions du modèle. Une approche bayésienne permettrait également de comparer les distributions de paramètres entre différents génotypes pour établir s'il s'agit de paramètres génotype-dépendants ou non.

Un avantage certain de WHEAMM est la rapidité des simulations. La version "plante moyenne" de WHEAMM permet de simuler une plante moyenne dans un couvert homogène du semis à la récolte en moins de 10 secondes. Ainsi, l'analyse de sensibilité du modèle peut être réalisée en quelques minutes, et sa calibration automatique en quelques heures. Cette version "plante moyenne" ne permet pas de simuler des plantes individuelles dans des couverts hétérogènes comme les mélanges de variétés, mais elle présente un intérêt certain pour la simulation des peuplements en pur. Cette version "plante moyenne"

de WHEAMM pourrait avoir une utilisation similaire à celle des *crop models*, à la différence que les différents organes de la plante sont explicitement simulés, et non regroupés sous forme de compartiments à l'échelle de la parcelle. La version "plante individuelle" de WHEAMM est moins rapide, car elle simule un plus grand nombre de plantes, mais le temps de simulation reste raisonnable, environ 700 secondes pour simuler 784 plantes sur un *thread* unique, mais l'utilisation du *multi-threading* permet de diminuer ce temps de simulations en distribuant la simulation des plantes sur différents coeurs à chaque pas de temps (387 secondes avec 4 coeurs). Ce temps de simulation reste très inférieur aux autres FSPMs de blé comme WALTer (30 minutes pour 100 plantes). La rapidité des simulations rend WHEAMM très adapté à une utilisation en routine sur des jeux de données importants. Toutefois l'analyse de sensibilité de la version "plante individuelle" est plus longue (quelques jours en distribuant les simulations sur différents noeuds d'un cluster), et la calibration automatique devient alors difficile à envisager sans *multi-threading*. L'utilisation de *multi-threading* pour répartir les plantes sur différents coeurs pourrait permettre de réaliser une calibration automatique sur la version "plante individuelle" de WHEAMM mais requiert des efforts logiciels (incompatibilité de certaines fonctions d'optimisation qui ne peuvent pas être parallélisées). Si la calibration automatique des FSPMs est rare en raison de leur temps de calcul important, le modèle WALTer a tout de même été calibré de façon automatique pour ajuster les dynamiques de tallage dans des peuplements mono-variétaux à différentes densités avec une approche de métamodélisation (Blanc et al., 2021). Toutefois, WHEAMM est calibré à l'échelle de la plante individuelle alors que WALTer est calibré à l'échelle de la parcelle, et WHEAMM est calibré sur un plus grand nombre de variables (nombre de talles, biomasse aérienne, poids des épis, hauteur, surface et poids des feuille, poids et nombre de grains), générant une complexité plus importante. L'utilisation de métamodèles comme dans WALTer pourrait donc être solution pour calibrer la version "plante individuelle" de WHEAMM, notamment avec une calibration conjointe entre purs et mélanges, mais la complexité de l'échelle de la plante et du nombre de variables à prendre en compte nécessite certains développements. Par ailleurs, dans cette thèse, le chapitre 4 présente pour la première fois une confrontation de simulations en mélanges à des données expérimentales, d'une part en raison du peu de modèles qui peuvent simuler des mélanges de variétés de blé, et d'autre part car un tel jeu de données n'existait pas auparavant, même si la calibration conjointe entre purs et mélanges n'a pas été effectuée.

Pour citer Gelman and Shalizi (2013), "we build a model out of available parts and drive

it as far as it can take us, and then a little farther. When the model breaks down, we take it apart, figure out what went wrong, and tinker with it, or else try a radically new design. [...] The point of falsifying a model is not to learn that the model is false but rather to learn the ways in which a model is false." En effet, le processus de conception de modèle, prenant en compte la formalisation et les hypothèses sur les processus modélisés, l'analyse de sensibilité, la calibration et la validation d'un modèle (Cournède et al., 2013) est autant, si ce n'est plus important que le modèle en lui-même, car c'est ce cycle de modélisation qui permet de faire évoluer les hypothèses du modèle et donc les connaissances sur les processus ainsi modélisés. Dans notre cas, WHEAMM n'est pas un modèle complètement abouti mais le cycle de modélisation que nous avons mis en place nous a permis, et nous permettra encore dans le futur, d'identifier les limites du modèles, notamment les limites de certaines théories de départ. L'identification de ces limites va nous permettre d'améliorer le modèle mais aussi de remettre en questions certaines théories. L'analyse de sensibilité en pur du chapitre 3 a montré l'importance des paramètres GAI_c et τ_{sen}^l . Il semble donc d'autant plus important de prêter attention à ces paramètres. Il pourrait donc être pertinent de bien faire attention à la modélisation du Green Area Index de proximité, et d'étudier l'effet du paramètre $dGAI_p$ conjointement au paramètre GAI_c , qui jusque là a toujours été fixé à $1m$ (Lecarpentier et al., 2019). Le paramètre de sénescence des feuilles prend des valeurs réalistes (de 1219 à $1809^\circ Cd$ avec une moyenne de $1057^\circ Cd$) par rapport au paramètre de sénescence fixé à $895^\circ Cd$ dans Robert et al. (2018), mais la modélisation du processus de sénescence pourrait toutefois être améliorée en prenant en compte une sénescence graduelle de façon linéaire ou sigmoïdale (Christopher et al., 2014), ce qui rajouterait trois paramètres au modèle. L'analyse de sensibilité en mélange a également montré l'importance du paramètre de temps d'extension des épis τ_{exp}^e et des feuilles τ_{exp}^l et du délai de sénescence Δ_{prot} sur la différence de performance entre variétés à la récolte, indiquant qu'il est particulièrement important de bien estimer ces paramètres mais aussi de prêter une attention particulière aux formalismes dans lesquels ils sont impliqués.

5.3 Intérêt de l'approche interdisciplinaire de la thèse

5.3.1 Etude des relations causales entre le rendement et ses composantes

Les mélanges sont le plus souvent étudiés avec des approches phénoménologiques. On peut citer les modèles GMA-SMA (Forst et al., 2019) qui permet d'estimer des indicateurs d'aptitude générale au mélange (GMA pour *General Mixing Ability*) pour chaque génotype, et des indicateurs d'aptitude spécifique au mélange (SMA pour *Specific Mixing Ability*) entre deux génotypes. Les modèles DGE-IGE (Bijma, 2014) peuvent également être utilisés pour estimer des effets génétiques directs (DGE) propres à l'effet du génotype sur le rendement, et indirects (IGE) propres aux effets du génotype sur les autres génotypes associés. Il s'agit de modèles "reverse" basés sur des causalités connues ou suspectées pour les estimer sous la forme d'un modèle. Ces modèles étudient le rendement, ou bien ses différentes composantes, mais au final les variables traitées sont étudiées sur un plan d'égalité et non connectées par des relations causales.

L'approche de ma thèse consiste à décortiquer les relations causales entre les composantes du rendement, elle mêmes liées à des aspects dynamiques au cours de la croissance. C'est pourquoi notre dispositif expérimental s'est concentré sur un petit nombre de génotypes et de mélanges afin de pouvoir collecter un grand nombre de données pendant la croissance et des différentes composantes du rendements à la récolte à l'échelle de la plante individuelle, ce qui est expérimentalement beaucoup plus coûteux que de mesurer le rendement sur des essais de micro-parcelles classiques sur lesquelles se basent les modèles GMA-SMA, ou les pépinières classiquement utilisées pour les modèles DGE-IGE (seulement pour des mélanges binaires et ternaires).

Afin de pouvoir explorer plus largement ces relations causales entre rendement et ses composantes, nous nous sommes tournés vers une approche de modélisation mécaniste, complémentaire à notre expérimentation. En effet, notre dispositif expérimental peut difficilement être poussé à une plus grande échelle, l'utilisation de modèles de plante permet donc d'étudier une plus grande combinatoire de variétés et de mélanges. L'utilisation de modèles comme WHEAMM permet également d'explorer l'effet de différents paramètres, et de mettre en évidence les paramètres et formalismes jouant un rôle important dans les relations de dominance entre variétés en mélange, comme le temps d'extension des

feuilles et des épis. Les résultats de ces analyses peuvent guider les choix de futures expérimentations. Toutefois le développement de modèles ne peut se faire sans données expérimentales auxquelles confronter les simulations. C'est là tout l'enjeu de la calibration et de la validation du modèle. La modélisation permet donc d'étudier *in silico* un plus grand nombre de peuplements mais aussi de cibler certains traits d'intérêt pour guider la conception de futures expérimentations, tandis que les données expérimentales sont indispensables pour concevoir un modèle réaliste.

5.3.2 Confrontation du modèle à la réalité expérimentale

La confrontation de WHEAMM aux données expérimentales ne permet pas de complètement valider le modèle sur l'ensemble du dispositif PerfoMix, que ce soit en pur ou en mélange. En effet, la simulation des dynamiques de tallage peut être améliorée pour l'ensemble des variétés en pur, et la validation du modèle sur une autre année, une autre densité ou en mélange présente des résultats contrastés. On pourrait d'ailleurs supposer que si le modèle calibré en pur échoue à prédire le comportement des plantes en mélanges, c'est parce que certains processus ne sont pas pris en compte dans le modèle comme l'émission de composés volatiles (Ninkovic et al., 2019; Brosset and Blande, 2022). WHEAMM permet toutefois de capturer le comportement de certaines variétés en pur, et d'un des mélanges étudiés du dispositif PerfoMix. En effet les simulations pour le mélange 1 (contraste de précocité) en 2019-2020 se sont avérées assez réalistes car elles ont permis de prédire l'homogénéisation des dynamiques de tallage entre variétés en mélange, ce qui est une propriété émergente du modèle. De plus le modèle a été capable de générer en mélange des comportements de plasticité phénotypique et de canalisation environnementale contrastés à l'échelle intra-génotype, conduisant à des relations de dominance entre les variétés simulées en mélange partiellement communes à celles observées. Ainsi, même si WHEAMM ne permet pas de reproduire les différents comportements plastiques observés en mélange, il s'agit d'un modèle qui a la capacité de générer différents types de comportements en mélange, ce qui est encourageant pour la suite.

5.3.3 Réflexion autour des sources de plasticité étudiées

Nous nous sommes essentiellement concentrés sur le tallage et la plasticité de ses dynamiques en réponse à la compétition pour la lumière dans ma thèse. Tout d'abord, concernant le tallage et ses différentes phases, nous avons maintenu une phase d'émission auto-

matique en synchronisation avec l'émission des feuilles, mais dans certains modèles cette phase peut être stochastique (Fournier et al., 2003) tandis que d'autres modèles sources-puits ont opté pour une émission plastique en réponse à la disponibilité en biomasse de la plante (Mathieu et al., 2009; Evers et al., 2010; Larue et al., 2019). Pour l'arrêt du tallage, le formalisme implémenté dans WHEAMM basé sur un signal de GAI de proximité, inspiré de WALTer (Lecarpentier et al., 2019) semble pertinent, d'autant plus en considérant la nature de notre modèle. En effet, de récents développements permettent de calculer directement le ratio R : FR dans un couvert avec un module de radiosité (Couturier et al., 2022), mais ce type de module est incompatible avec WHEAMM dont l'architecture aérienne 3D n'est pas assez détaillée. La plasticité de la régression des talles en réponse à la compétition pour la lumière est directement liée à la méthode de compétition qui va favoriser certaines plantes qui intercepteront plus de lumière et pourront produire plus de biomasse. La priorisation des axes en fonction de leur âge crée une compétition entre puits qui va générer de la plasticité (Larue et al., 2019), de la même façon que dans (Mathieu et al., 2009). De plus, la plasticité introduite sur le tallage génère de la plasticité sur d'autres variables comme les surfaces foliaires ou le nombre de grains. Si le tallage est notre principale préoccupation car il s'agit du trait le plus plastique chez le blé (Lecarpentier, 2017), d'autres sources de plasticité peuvent être envisagées, notamment pour la phénologie avec un module de précocité, précédemment évoqué.

5.3.4 Limites de l'approche globale

Notre approche présente plusieurs limites, que ce soit au niveau de l'expérimentation comme de la modélisation. Tout d'abord, nous avons seulement étudié des variétés élites pour lesquelles la diversité cultivée est très faible, ce qui n'est peut-être donc pas le meilleur cadre pour observer des effets de diversité (Barot et al., 2017). L'utilisation de différents types de variétés, incluant des variétés anciennes comme dans le projet Whea-tamix (Dubs et al., 2018), pourrait permettre de mobiliser une diversité fonctionnelle plus importante. Par ailleurs, notre approche se concentre exclusivement sur le rendement mais il serait pertinent de prendre en compte d'autres services éco-systémiques comme la qualité des grains, avec la teneur en protéine, qui peut être optimisée par d'autres traits que la performance (Montazeaud et al., 2020), mais aussi le contrôle des agents pathogènes, la tolérance des stress biotiques, la compétitivité face aux adventices, l'efficacité d'utilisation des ressources ou encore la régulation des cycles biogéochimiques (Barot et al., 2017).

5.4 Perspectives

5.4.1 Consolidation de l'approche de modélisation

Dans un premier temps, le plus important est de régler les différentes misspécifications identifiées et de tester l'implémentation d'autres sources de variabilité en plus de la date de levée, en premier lieu sur l'émergence des talles (Lecarpentier et al., 2019; Blanc, 2021). A plus long terme, il pourrait également être envisageable d'implémenter d'autres types d'interactions entre plantes comme la compétition pour l'azote et l'eau. Il serait également intéressant de prendre en compte l'effet des maladies pour les étudier de façon conjointe avec les aspects de compétition et de dominance en mélange, une expérimentation est d'ailleurs actuellement en cours au Moulon avec des essais en mélanges constitués de variétés contrastées en terme de capacité compétitive et de résistance à la septoriose dans le cadre du projet ANR MoBiDiv.

Ensuite, nous aimerions consolider notre approche de calibration en explorant les différents choix possibles de calculs de RMSE, de valeurs initiales de paramètres et d'algorithmes. Il serait également intéressant d'inférer les paramètres de WHEAMM avec un algorithme bayésien pour estimer la distribution des paramètres (Logothetis et al., 2022), afin d'évaluer si ces valeurs de paramètres sont significativement différentes entre plusieurs variétés. C'est d'ailleurs ce type d'algorithme qui a été utilisé pour la calibration automatique de WALTer (Blanc et al., 2021). A terme, nous aimerions réaliser l'inférence conjointe des paramètres de WHEAMM en pur et en mélange, avec une parallélisation du modèle ou bien l'utilisation d'un métamodèle (Currin et al., 1991) comme dans WALTer (Blanc et al., 2021).

Nous aimerions également aller plus loin dans l'analyse de sensibilité en mélange avec l'étude du rendement relatif total ainsi que de la plasticité phénotypique et de la canalisation en mélange. Nous aimerions également réaliser une analyse de sensibilité sur des mélanges composés d'un plus grand nombre de variétés pour étudier les relations de dominance de façon plus approfondie.

5.4.2 Applications possibles de WHEAMM

Une fois que WHEAMM sera corrigé, recalibré et véritablement validé avec des simulations de rendements réalistes mais aussi de la variance inter-plante et inter-génotype cohérente, il pourra être utilisé pour de nombreuses applications. Tout d'abord, WHEAMM pourra être utilisé pour agrandir *in silico* le dispositif PerfoMix en simulant une plus grande combinatoire de mélanges et permettre d'étudier le lien entre plasticité phénotypique et performance des mélanges à une plus grande échelle. WHEAMM pourra également être utilisé pour étudier le lien entre performance individuelle et performance du peuplement, en pur et en mélange afin d'apporter des éléments sur le compromis qui peut exister entre fitness individuelle et performance du groupe (Weiner, 2019) et de mieux comprendre comment sélectionner des variétés moins compétitives et plus coopératives pour les mélanges (Murphy et al., 2017). WHEAMM pourrait également simuler différents designs expérimentaux de mélanges, notamment pour comparer les designs classiques de microparcelle et ceux de pépinière souvent utilisés pour étudier les mélanges en séparant les variétés (Dahlin et al., 2020; Montazeaud et al., 2020).

Une autre perspective serait d'évaluer les sorties des approches "trait-blind" de modèles GMA-SMA (Forst et al., 2019) et/ou DGE-IGE (Bijma, 2014) sur des données simulées par WHEAMM. Une analyse de sensibilité pourrait notamment être réalisée pour étudier les effets de certains paramètres de WHEAMM sur l'aptitude au mélange de différents génotypes.

L'analyse des mélanges pourrait être poussée à une échelle plus fine que l'aspect binaire pur versus mélange, que ce soit par expérimentation ou modélisation, pour décorréler les effets des différentes variétés et de leur traits dans le voisinage des plantes en mélange.

WHEAMM pourrait être utilisé en support pour la sélection de mélange, de la même façon que les *crop models* sont utilisés pour la sélection de variétés en pur pour faire le lien entre des informations génétiques (sous forme de paramètres) et le rendement en prenant en compte un certain nombre de traits intermédiaires comme la dynamique de tallage, le développement de la surface foliaire, etc (Cooper et al., 2021). WHEAMM pourra être utilisé pour identifier les variables clé à considérer comme traits d'intérêt et ainsi améliorer l'efficacité des schémas de sélection en mélanges (Quilot et al., 2004). L'utilisation de tels

modèles écophysiologiques peut également être couplée avec des méthodes de détection de QTLs afin de mieux comprendre les bases génétiques de la performance des peuplements (Quilot et al., 2005; Barrasso et al., 2019).

5.4.3 Couplage avec des modèles de génétique des populations

Finalelement, WHEAMM pourrait aussi être couplé avec un modèle de génétique des populations comme GenoWALT (Blanc, 2021), ce qui a été fait avec WALTer pour étudier l'évolution de peuplements hétérogènes au cours de cycles de resemis pendant plusieurs générations. WHEAMM pourrait être plus adapté que WALTer avec des simulations beaucoup plus rapides et une simulation plus réaliste du rendement, qui est seulement approximé dans WALTer. En couplage avec GenoWALT, WHEAMM pourrait alors être utilisé pour étudier l'évolution de variétés-populations en gestion dynamique, notamment pour tester différentes pratiques culturales ou méthodes de sélection humaine pour maintenir la diversité dans ces populations et éviter des évènements de tragédie des communs comme l'augmentation de la hauteur au cours des générations (Montazeaud, 2019). Un tel couplage pourrait également être intéressant dans le cadre de l'action des trieurs à façon du STAFF (Syndicat des Trieurs A Façon Français) dont le rôle est de trier, nettoyer et sélectionner des échantillons de grains issus de multiplication chez des agriculteurs pour ensuite pouvoir effectuer des resemis sans racheter des semences certifiées. En effet, si les populations échantillonnées sont hétérogènes (variétés-populations ou mélanges) alors les proportions variétales ne changent pas seulement entre le semis et la récolte chez l'agriculteur, mais aussi à chaque étape d'échantillonnage pendant le processus de tri. Le couplage de WHEAMM et GenoWALT pourrait donc être utilisé pour suivre ce processus *in silico*.

Par ailleurs, dans un cadre plus global de sélection participative décentralisée dans les fermes, WHEAMM pourrait être couplé au modèle de génétique des populations Crop-MetaPop (Thomas et al., 2021; Rouger, 2022) qui modélise différentes métapopulations de variétés-populations dans un réseau de ferme en prenant en compte les échanges de semences entre agriculteurs. En effet, l'intégration de WHEAMM à cette démarche pourrait permettre une prise en compte plus fine des aspects génétiques, écophysiologiques et environnementaux sur la fitness des plantes dans des variétés-populations.

Bibliographie

- S. Barot, V. Allard, A. Cantarel, J. Enjalbert, A. Gauffreteau, I. Goldringer, J.-C. Lata, X. Le Roux, A. Niboyet, and E. Porcher. Designing mixtures of varieties for multifunctional agriculture with the help of ecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37(2) :13, Apr. 2017. ISSN 1774-0746, 1773-0155. doi : 10.1007/s13593-017-0418-x. URL <http://link.springer.com/10.1007/s13593-017-0418-x>.
- C. Barrasso, M.-M. Memah, M. Génard, and B. Quilot-Turion. Model-based QTL detection is sensitive to slight modifications in model formulation. *PLOS ONE*, 14(10) :e0222764, Oct. 2019. ISSN 1932-6203. doi : 10.1371/journal.pone.0222764. URL <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0222764>.
- P. Bijma. The quantitative genetics of indirect genetic effects : a selective review of modelling issues. *Heredity*, 112(1) :61–69, Jan. 2014. ISSN 0018-067X, 1365-2540. doi : 10.1038/hdy.2013.15. URL <http://www.nature.com/articles/hdy201315>.
- E. Blanc. *Modélisation des conséquences évolutives de la compétition pour la lumière dans des populations composites de blé*. PhD thesis, Université Paris-Saclay, Gif-sur-Yvette, Dec. 2021.
- E. Blanc, J. Enjalbert, and P. Barbillon. Automatic calibration of a functional-structural wheat model using an adaptive design and a metamodelling approach. preprint, bioRxiv, July 2021.
- J. Borg, L. Kiær, C. Lecarpentier, I. Goldringer, A. Gauffreteau, S. Saint-Jean, S. Barot, and J. Enjalbert. Unfolding the potential of wheat cultivar mixtures : A meta-analysis perspective and identification of knowledge gaps. *Field Crops Research*, 221 :298–313, May 2018. ISSN 03784290. doi : 10.1016/j.fcr.2017.09.006.
- A. Brosset and J. D. Blande. Volatile-mediated plant–plant interactions : volatile organic compounds as modulators of receiver plant defence, growth, and reproduction. *Journal of Experimental Botany*, 73(2) :511–528, Jan. 2022. ISSN 0022-0957, 1460-2431. doi : 10.1093/jxb/erab487. URL <https://academic.oup.com/jxb/article/73/2/511/6430062>.
- M. Chelle, B. Andrieu, and K. Bouatouch. Nested radiosity for plant canopies. *The Visual Computer*, 14(3) :109–125, July 1998. ISSN 01782789. doi : 10.1007/s003710050127. URL <http://link.springer.com/10.1007/s003710050127>.

-
- J. T. Christopher, M. Veyradier, A. K. Borrell, G. Harvey, S. Fletcher, and K. Chenu. Phenotyping novel stay-green traits to capture genetic variation in senescence dynamics. *Functional Plant Biology*, 41(11) :1035, 2014. ISSN 1445-4408. doi : 10.1071/FP14052. URL <http://www.publish.csiro.au/?paper=FP14052>.
- M. Cooper, O. Powell, K. P. Voss-Fels, C. D. Messina, C. Gho, D. W. Podlich, F. Technow, S. C. Chapman, C. A. Beveridge, D. Ortiz-Barrientos, and G. L. Hammer. Modelling selection response in plant-breeding programs using crop models as mechanistic gene-to-phenotype (CGM-G2P) multi-trait link functions. *in silico Plants*, 3(1) :diaa016, Jan. 2021. ISSN 2517-5025. doi : 10.1093/insilicoplants/diaa016. URL <https://academic.oup.com/insilicoplants/article/doi/10.1093/insilicoplants/diaa016/6053748>.
- P.-H. Cournède, A. Mathieu, F. Houllier, D. Barthelemy, and P. de Reffye. Computing Competition for Light in the GREENLAB Model of Plant Growth : A Contribution to the Study of the Effects of Density on Resource Acquisition and Architectural Development. *Annals of Botany*, 101(8) :1207–1219, Aug. 2007. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcm272.
- P.-H. Cournède, Y. Chen, Q. Wu, C. Baey, and B. Bayol. Development and Evaluation of Plant Growth Models : Methodology and Implementation in the PYGMALION platform. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, 8(4) :112–130, 2013. ISSN 0973-5348, 1760-6101. doi : 10.1051/mmnp/20138407. URL <http://www.mmnp-journal.org/10.1051/mmnp/20138407>.
- A. Couturier, E. Frak, Q. Rambaud, G. Louarn, R. Barillot, J.-L. Durand, A. Escobar-Gutiérrez, and D. Combes. How much do radiative transfer models influence red :far-red simulation and subsequent modelling of plant photomorphogenesis? *in silico Plants*, 4(2) :diac013, July 2022. ISSN 2517-5025. doi : 10.1093/insilicoplants/diac013. URL <https://academic.oup.com/insilicoplants/article/doi/10.1093/insilicoplants/diac013/6651177>.
- C. Currin, T. Mitchell, M. Morris, and D. Ylvisaker. Bayesian Prediction of Deterministic Functions, with Applications to the Design and Analysis of Computer Experiments. *Journal of the American Statistical Association*, 86(416) :953–963, Dec. 1991. ISSN 0162-1459, 1537-274X. doi : 10.1080/01621459.1991.10475138. URL <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/01621459.1991.10475138>.

-
- I. Dahlin, L. P. Kiær, G. Bergkvist, M. Weih, and V. Ninkovic. Plasticity of barley in response to plant neighbors in cultivar mixtures. *Plant and Soil*, 447(1-2) :537–551, Feb. 2020. ISSN 0032-079X, 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-019-04406-1. URL <http://link.springer.com/10.1007/s11104-019-04406-1>.
- J. Dai, J. J. Wiersma, and D. L. Holen. Performance of Hard Red Spring Wheat Cultivar Mixtures. *Agronomy Journal*, 104(1) :17–21, Jan. 2012. ISSN 0002-1962, 1435-0645. doi : 10.2134/agronj2011.0123. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.2134/agronj2011.0123>.
- F. Dubs, X. Le Roux, V. Allard, B. Andrieu, S. Barot, A. Cantarel, C. d. Vallavielle-Pope, A. Gauffreteau, I. Goldringer, C. Montagnier, T. Pommier, E. Porcher, S. Saint-Jean, J. Borg, S. Bourdet-Massein, D. Carmignac, A. Duclouet, E. Forst, N. Galic, L. Gerard, M. Hugoni, A. Hure, A. Larue, J.-C. Lata, C. Lecarpentier, M. Leconte, E. L. Saux, I. L. Viol, P. L’hote, P. Lusley, M. Mouchet, A. Niboyet, R. Perronne, E. Pichot, S. Pin, S. Salmon, D. Tropée, A. Vergnes, T. Vidal, and J. Enjalbert. *An experimental design to test the effect of wheat variety mixtures on biodiversity and ecosystem services*. July 2018. URL <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01843564>.
- J. B. Evers, J. Vos, X. Yin, P. Romero, P. E. L. van der Putten, and P. C. Struik. Simulation of wheat growth and development based on organ-level photosynthesis and assimilate allocation. *Journal of Experimental Botany*, 61(8) :2203–2216, May 2010. ISSN 1460-2431, 0022-0957. doi : 10.1093/jxb/erq025. URL <https://academic.oup.com/jxb/article-lookup/doi/10.1093/jxb/erq025>.
- E. Forst, J. Enjalbert, V. Allard, C. Ambroise, I. Krissaane, T. Mary-Huard, S. Robin, and I. Goldringer. A generalized statistical framework to assess mixing ability from incomplete mixing designs using binary or higher order variety mixtures and application to wheat. *Field Crops Research*, 242 :107571, Oct. 2019. ISSN 03784290. doi : 10.1016/j.fcr.2019.107571. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0378429018311675>.
- C. Fournier, B. Andrieu, S. Ljutovac, and S. Saint-Jean. ADEL-Wheat : a 3D Architectural Model of wheat development. Oct. 2003.
- N. Gaudio, A. J. Escobar-Gutiérrez, P. Casadebaig, J. B. Evers, F. Gérard, G. Louarn, N. Colbach, S. Munz, M. Launay, H. Marrou, R. Barillot, P. Hinsinger, J.-E. Bergez, D. Combes, J.-L. Durand, E. Frak, L. Pagès, C. Pradal, S. Saint-Jean, W. Van Der Werf, and E. Justes. Current knowledge and future research opportunities for modeling

-
- annual crop mixtures. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 39(2) :20, Apr. 2019. ISSN 1774-0746, 1773-0155. doi : 10.1007/s13593-019-0562-6. URL <http://link.springer.com/10.1007/s13593-019-0562-6>.
- M. Gauthier, R. Barillot, A. Schneider, C. Chambon, C. Fournier, C. Pradal, C. Robert, and B. Andrieu. A functional structural model of grass development based on metabolic regulation and coordination rules. *Journal of Experimental Botany*, 71(18) :5454–5468, Sept. 2020. ISSN 0022-0957, 1460-2431. doi : 10.1093/jxb/eraa276. URL <https://academic.oup.com/jxb/article/71/18/5454/5851451>.
- A. Gelman and C. R. Shalizi. Philosophy and the practice of Bayesian statistics : *Philosophy and the practice of Bayesian statistics*. *British Journal of Mathematical and Statistical Psychology*, 66(1) :8–38, Feb. 2013. ISSN 00071102. doi : 10.1111/j.2044-8317.2011.02037.x. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.2044-8317.2011.02037.x>.
- W. L. Goffe, G. D. Ferrier, and J. Rogers. Global optimization of statistical functions with simulated annealing. *Journal of Econometrics*, 60(1-2) :65–99, Jan. 1994. ISSN 03044076. doi : 10.1016/0304-4076(94)90038-8.
- J. He, J. Le Gouis, P. Stratonovitch, V. Allard, O. Gaju, E. Heumez, S. Orford, S. Griffiths, J. W. Snape, M. J. Foulkes, M. A. Semenov, and P. Martre. Simulation of environmental and genotypic variations of final leaf number and anthesis date for wheat. *European Journal of Agronomy*, 42 :22–33, Oct. 2012. ISSN 11610301. doi : 10.1016/j.eja.2011.11.002. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1161030111001183>.
- F. H. Holman, A. B. Riche, A. Michalski, M. Castle, M. J. Wooster, and M. J. Hawkesford. High Throughput Field Phenotyping of Wheat Plant Height and Growth Rate in Field Plot Trials Using UAV Based Remote Sensing. *Remote Sensing*, 8(12), 2016. doi : 10.3390/rs8121031. URL <https://www.mdpi.com/2072-4292/8/12/1031>.
- P. Jamieson, M. Semenov, I. Brooking, and G. Francis. Sirius : a mechanistic model of wheat response to environmental variation. *European Journal of Agronomy*, 8(3-4) : 161–179, Apr. 1998. ISSN 11610301. doi : 10.1016/S1161-0301(98)00020-3. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1161030198000203>.
- Javad Faraji. Wheat cultivar blends : A step forward to sustainable agriculture. *AFRICAN JOURNAL OF AGRICULTURAL RESEARCH*, 6(33), Dec. 2011. ISSN 1991637X. doi : 10.5897/AJARX11.047. URL <http://www.academicjournals.org/AJAR/abstracts/abstracts/abstracts2011/30%20Dec/Faraji.htm>.

-
- M. Kang, J. B. Evers, J. Vos, and P. de Reffye. The Derivation of Sink Functions of Wheat Organs using the GREENLAB Model. *Annals of Botany*, 101(8) :1099–1108, Aug. 2007. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcm212. URL <https://academic.oup.com/aob/article-lookup/doi/10.1093/aob/mcm212>.
- B. Klepper, R. K. Belford, and R. W. Rickman. Root and Shoot Development in Winter Wheat ¹. *Agronomy Journal*, 76(1) :117–122, Jan. 1984. ISSN 0002-1962, 1435-0645. doi : 10.2134/agronj1984.00021962007600010029x. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.2134/agronj1984.00021962007600010029x>.
- F. Larue, D. Fumey, L. Rouan, J.-C. Soulié, S. Roques, G. Beurier, and D. Luquet. Modelling tiller growth and mortality as a sink-driven process using Ecomeristem : implications for biomass sorghum ideotyping. *Annals of Botany*, 124(4) :675–690, Oct. 2019. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcz038.
- C. Lecarpentier. *Plasticité de l'architecture aérienne du blé en réponse à la compétition pour la lumière au sein de cultures pures ou d'associations variétales : caractérisation expérimentale et développement d'un modèle 3D*. PhD thesis, Paris-Saclay, Gif-sur-Yvette, Jan. 2017.
- C. Lecarpentier, R. Barillot, E. Blanc, M. Abichou, I. Goldringer, P. Barbillon, J. Enjalbert, and B. Andrieu. WALTER : a three-dimensional wheat model to study competition for light through the prediction of tillering dynamics. *Annals of Botany*, 123(6) :961–975, June 2019. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcy226.
- T. Liu, W. Wu, W. Chen, C. Sun, X. Zhu, and W. Guo. Automated image-processing for counting seedlings in a wheat field. *Precision Agriculture*, 392(406), 2016. doi : 10.1007/s11119-015-9425-6. URL <https://doi.org/10.1007/s11119-015-9425-6>.
- D. Logothetis, S. Malefaki, S. Trevezas, and P.-H. Cournède. Bayesian Estimation for the GreenLab Plant Growth Model with Deterministic Organogenesis. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics*, 27(1) :63–87, Mar. 2022. ISSN 1085-7117, 1537-2693. doi : 10.1007/s13253-021-00468-w. URL <https://link.springer.com/10.1007/s13253-021-00468-w>.
- A. Mathieu, P. H. Cournède, V. Letort, D. Barthélémy, and P. de Reffye. A dynamic model of plant growth with interactions between development and functional mechanisms to study plant structural plasticity related to trophic competition. *Annals of Botany*, 103

-
- (8) :1173–1186, June 2009. ISSN 1095-8290, 0305-7364. doi : 10.1093/aob/mcp054. URL <https://academic.oup.com/aob/article-lookup/doi/10.1093/aob/mcp054>.
- G. Montazeaud. *Diversité vs uniformité : Combiner les approches écologiques et évolutives pour concevoir des systèmes de culture durables*. PhD thesis, Université de Montpellier, Dec. 2019.
- G. Montazeaud, C. Violle, P. Roumet, A. Rocher, M. Ecartot, F. Compan, G. Maillet, F. Fort, and H. Fréville. Multifaceted functional diversity for multifaceted crop yield : Towards ecological assembly rules for varietal mixtures. *Journal of Applied Ecology*, 57(11) : 2285–2295, Nov. 2020. ISSN 0021-8901, 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.13735. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2664.13735>.
- G. P. Murphy, C. J. Swanton, R. C. Van Acker, and S. A. Dudley. Kin recognition, multilevel selection and altruism in crop sustainability. *Journal of Ecology*, 105(4) :930–934, July 2017. ISSN 0022-0477, 1365-2745. doi : 10.1111/1365-2745.12787. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2745.12787>.
- V. Ninkovic, M. Rensing, I. Dahlin, and D. Markovic. Who is my neighbor ? Volatile cues in plant interactions. *Plant Signaling & Behavior*, 14(9) :1634993, Sept. 2019. ISSN 1559-2324. doi : 10.1080/15592324.2019.1634993. URL <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/15592324.2019.1634993>.
- E. Pebesma. Simple Features for R : Standardized Support for Spatial Vector Data. *The R Journal*, 10(1) :439–446, 2018. doi : 10.32614/RJ-2018-009. URL <https://doi.org/10.32614/RJ-2018-009>.
- B. Quilot, M. Génard, J. Kervella, and F. Lescourret. Analysis of genotypic variation in fruit flesh total sugar content via an ecophysiological model applied to peach. *Theoretical and Applied Genetics*, 109(2) :440–449, July 2004. ISSN 0040-5752, 1432-2242. doi : 10.1007/s00122-004-1651-7. URL <http://link.springer.com/10.1007/s00122-004-1651-7>.
- B. Quilot, J. Kervella, M. Génard, and F. Lescourret. Analysing the genetic control of peach fruit quality through an ecophysiological model combined with a QTL approach. *Journal of Experimental Botany*, 56(422) :3083–3092, Dec. 2005. ISSN 1460-2431, 0022-0957. doi : 10.1093/jxb/eri305. URL <http://academic.oup.com/jxb/article/56/422/3083/749480/Analysing-the-genetic-control-of-peach-fruit>.

-
- B. Quilot-Turion, M.-M. Ould-Sidi, A. Kadrani, N. Hilgert, M. Génard, and F. Lescourret. Optimization of parameters of the ‘Virtual Fruit’ model to design peach genotype for sustainable production systems. *European Journal of Agronomy*, 42 :34–48, Oct. 2012. ISSN 11610301. doi : 10.1016/j.eja.2011.11.008. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1161030111001250>.
- E. R. Reiss and L. E. Drinkwater. Cultivar mixtures : a meta-analysis of the effect of intraspecific diversity on crop yield. *Ecological Applications*, 28(1) :62–77, Jan. 2018. ISSN 1051-0761, 1939-5582. doi : 10.1002/eap.1629. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/eap.1629>.
- C. Robert, G. Garin, M. Abichou, V. Houlès, C. Pradal, and C. Fournier. Plant architecture and foliar senescence impact the race between wheat growth and *Zymoseptoria tritici* epidemics. *Annals of Botany*, 121(5) :975–989, Apr. 2018. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcx192. URL <https://academic.oup.com/aob/article/121/5/975/4823816>.
- B. Rouger. *Coconstruction et évaluation de scénarios de gestion dynamique de la biodiversité cultivée dans des réseaux paysans et jardiniers à l’aide de la modélisation participative ; application à deux études de cas sur la tomate et sur le blé tendre en France*. PhD thesis, Université Paris Cité, Gif-sur-Yvette, 2022.
- M. Thomas, A. Miramon, A. K. Naino Jika, B. Rouger, F. Hospital, C. Noûs, and I. Goldringer. CropMetaPop : a population genetics program to simulate the evolution of crop metapopulations. preprint, bioRxiv, Jan. 2021.
- T. Vidal, A.-L. Boixel, B. Durand, C. de Vallavieille-Pope, L. Huber, and S. Saint-Jean. Reduction of fungal disease spread in cultivar mixtures : Impact of canopy architecture on rain-splash dispersal and on crop microclimate. *Agricultural and Forest Meteorology*, 246 :154–161, Nov. 2017. ISSN 01681923. doi : 10.1016/j.agrformet.2017.06.014. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0168192317302137>.
- D. Wallach, T. Palosuo, P. Thorburn, Z. Hochman, E. Gourdain, F. Andrianasolo, S. Asseng, B. Basso, S. Buis, N. Crout, C. Dibari, B. Dumont, R. Ferrise, T. Gaiser, C. Garcia, S. Gayler, A. Ghahramani, S. Hiremath, S. Hoek, H. Horan, G. Hoogenboom, M. Huang, M. Jabloun, P.-E. Jansson, Q. Jing, E. Justes, K. C. Kersebaum, A. Klosterhalfen, M. Launay, E. Lewan, Q. Luo, B. Maestrini, H. Mielenz, M. Moriondo, H. Nariman Zadeh, G. Padovan, J. E. Olesen, A. Poyda, E. Priesack, J. W. M. Pullens, B. Qian, N. Schütze, V. Shelia,

A. Souissi, X. Specka, A. K. Srivastava, T. Stella, T. Streck, G. Trombi, E. Wallor, J. Wang, T. K. Weber, L. Weihermüller, A. de Wit, T. Wöhling, L. Xiao, C. Zhao, Y. Zhu, and S. J. Seidel. The chaos in calibrating crop models : Lessons learned from a multi-model calibration exercise. *Environmental Modelling & Software*, 145 :105206, Nov. 2021. ISSN 13648152. doi : 10.1016/j.envsoft.2021.105206.

J. Weiner. Looking in the Wrong Direction for Higher-Yielding Crop Genotypes. *Trends in Plant Science*, 24(10) :927–933, Oct. 2019. ISSN 13601385. doi : 10.1016/j.tplants.2019.07.001. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1360138519301645>.

Conclusion générale

Au cours de cette thèse, nous avons pu étudier les mélanges de variétés de blé tendre à l'échelle de la plante individuelle avec un dispositif expérimental original. Ce nouveau dispositif a permis de décomposer le rendement en ses composantes, notamment le nombre d'épis qui découle directement des dynamiques de tallage, et ainsi de comprendre les relations de dominance entre génotypes en mélange à la récolte. Les données ainsi collectées en pur et en mélange constituent un jeu de données unique en mélange avec un suivi à l'échelle de la plante individuelle, notamment pour les dynamiques de tallage. Les limites de ce dispositif sont résolues avec la conception d'un nouveau FSPM appelé WHEAMM (WHEAt Model for Mixtures), conçu pour simuler des plantes de blé tendre dans des couverts hétérogènes comme les mélanges de variétés, en prenant en compte spécifiquement la compétition pour la lumière et son effet sur le tallage. Ces deux approches complémentaires d'expérimentation et de modélisation sont complémentaires puisque WHEAMM pourra permettre de simuler des jeux de données plus importants que notre dispositif expérimental, mais aussi guider la mise en place de futurs dispositifs, tandis que le jeu de données expérimentales que nous avons collecté est indispensable pour confronter WHEAMM à la réalité expérimentale pour sa calibration et sa validation, deux étapes essentielles dans un cycle de modélisation. En effet, dans un cycle de modélisation constitué des étapes de conception du modèle, d'analyse de sensibilité, de calibration et de validation, les allers-retours sont fréquents entre les différentes étapes. Grâce à des temps de simulations très courts, les différentes étapes d'analyse de sensibilité, de calibration automatique et de validation de WHEAMM ont ainsi pu être réalisées sur des peuplements purs mono-variétaux, ce qui a montré que même si de nombreuses

simulations sont satisfaisantes, certains aspects liés au tallage mériteraient d'être revus. C'est ainsi ce cycle de modélisation qui nous a permis d'identifier les potentielles limites et misspécifications de WHEAMM, nous permettant de faire évoluer les hypothèses du modèle et donc les connaissances sur les processus ainsi modélisés. WHEAMM a ensuite été utilisé pour simuler des peuplements en mélanges de variétés à partir des paramètres calibrés en monoculture, et même si certaines variétés ne sont pas correctement prédites en mélange, nous avons pu retrouver la convergence phénotypique entre géotypes au niveau du tallage mais aussi partiellement les relations de dominance entre variétés en mélanges. Ce travail de thèse ouvre des perspectives sur l'utilisation de modèles comme WHEAMM sur des dispositifs expérimentaux de génétique quantitative.