



La compétition pour les ressources entre plantes : des clés pour choisir les cultures et variétés pour contrôler les adventices

Delphine Moreau, Laurène Perthame, Nathalie Colbach

► To cite this version:

Delphine Moreau, Laurène Perthame, Nathalie Colbach. La compétition pour les ressources entre plantes : des clés pour choisir les cultures et variétés pour contrôler les adventices. *Innovations Agronomiques*, 2020, 81, pp.19-32. 10.15454/qrwv-7344 . hal-03151794

HAL Id: hal-03151794

<https://hal.inrae.fr/hal-03151794>

Submitted on 1 Jun 2021

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

La compétition pour les ressources entre plantes : des clés pour choisir les cultures et variétés pour contrôler les adventices

Moreau D.¹, Perthame L.¹, Colbach N.¹

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

Correspondance : delphine.moreau@inrae.fr

Résumé

La compétition se met en place lorsque des plantes exploitent, en même temps, un pool commun de ressources (lumière, eau, minéraux) dont la quantité est insuffisante pour satisfaire les besoins de toutes les plantes. Il s'agit d'un processus majeur à l'origine de la nuisibilité directe des adventices pour la production. Une stratégie de gestion des adventices pourrait consister à piloter la compétition en faveur de la culture pour favoriser la régulation biologique (plutôt que chimique) des adventices. Dans cette perspective, cet article vise à faire le point sur les connaissances disponibles sur la compétition culture-adventice. En particulier, il synthétise les avancées récentes issues du projet CoSAC sur (1) les stratégies de compétition pour la lumière, recensées au sein d'une large gamme d'espèces cultivées et adventices et (2) les caractéristiques biologiques de la compétition pour l'azote et de leur variabilité entre espèces. Cet article montre comment l'intégration de ces connaissances dans un modèle mécaniste de simulation fournit un outil unique pour identifier les caractéristiques majeures des cultures qui expliquent leur compétitivité vis-à-vis des adventices. Nous discutons de ces résultats en termes de caractéristiques biologiques des cultures que les agriculteurs pourraient semer et que les sélectionneurs pourraient cibler afin de favoriser la régulation biologique des adventices.

Mots-clés : Régulation biologique, Variabilité interspécifique, Stratégie de compétition, Modèle de simulation

Abstract : Plant-plant competition for resources – how to choose crops and varieties for weed control

Competition occurs when plants share a common resource pool (light, water, minerals) whose quantity is too low to support the requirements of all plants. Competition is a key process explaining weed harmfulness for crop production. A weed management option could be to drive competition in favour of crops to promote biological (rather than chemical) weed biological regulation. In this perspective, this article synthesizes recent advances gained from the CoSAC project on (1) the light competition strategies existing among a large panel of crop and weed species and (2) the biological characteristics involved in nitrogen competition, and their associated inter-species variability. This article shows how integrating this knowledge into a mechanistic simulation model provides a unique tool to identify key crop characteristics explaining their competitive ability with weeds. These results are discussed in terms of plant characteristics that farmers could sow in their fields and that crop breeders could target to promote biological weed regulation.

Keywords: Biological regulation, Inter-species variability, Competition strategy, Simulation model

Introduction

La compétition se met en place lorsque plusieurs plantes exploitent, en même temps, un pool commun de ressources (lumière, eau et/ou minéraux) dont la quantité est insuffisante pour satisfaire les besoins de toutes les plantes (Zimdahl, 2004). La compétition pour les ressources est généralement considérée comme centrale dans les interactions culture-adventice, à l'origine de la nuisibilité directe des adventices pour la production agricole, notamment des pertes de rendement et de qualité des récoltes (Zimdahl, 2004). La lumière est souvent considérée comme la principale ressource pour laquelle plantes cultivées et adventices sont en compétition dans les systèmes conventionnels tempérés (Wilson et Tilman, 1993). La compétition pour les ressources du sol peut néanmoins être prédominante dans certaines situations (Satorre et Snaydon, 1992). Et son rôle pourrait s'accroître avec l'évolution vers des systèmes de culture utilisant moins d'herbicides et d'azote minéral, et dans le contexte du changement climatique avec une ressource en eau moins pléthorique et plus fluctuante.

Pendant longtemps, réduire la nuisibilité des adventices a consisté à éliminer la compétition entre plantes cultivées et adventices en (1) supprimant la majorité des compétiteurs potentiels via les herbicides et (2) en minimisant l'impact des compétiteurs résiduels via la fourniture de ressources, comme les engrais azotés minéraux. Une stratégie innovante de gestion des adventices pourrait consister à piloter la compétition, en faveur de la culture et au détriment des adventices, pour favoriser la régulation biologique (plutôt que chimique) des adventices (Renton et Chauhan, 2017). Cette nouvelle vision de la compétition, vue non plus comme processus à minimiser mais plutôt comme un processus à piloter, s'inscrit pleinement dans les principes de l'agroécologie qui consiste à valoriser les régulations biologiques et la diversité fonctionnelle pour minimiser le recours aux intrants chimiques (Zimdahl, 2004).

L'aptitude à la compétition diffère entre espèces végétales (Tilman et al., 1999) selon leurs caractéristiques biologiques. Ainsi, optimiser le choix des espèces/variétés cultivées (qu'il s'agisse de cultures de rente ou de service¹), en fonction de leurs caractéristiques biologiques relatives à la compétition, fait partie des leviers pour piloter la compétition (Sardana et al., 2017). Jusqu'à maintenant, ce levier a été peu exploité dans une optique de régulation des adventices, principalement en raison d'un manque de connaissances sur les caractéristiques biologiques clefs à cibler pour favoriser la régulation des adventices. Dans ce cadre, l'article vise, à partir des acquis du projet CoSAC (www.projet-cosac.fr), à (1) faire le point sur les connaissances disponibles sur la compétition culture-adventices, en particulier sur les processus et caractéristiques biologiques impliqués, (2) montrer comment on peut mobiliser ces connaissances pour identifier des leviers de régulation des adventices et (3) discuter de ces résultats en termes de caractéristiques biologiques des cultures que les agriculteurs pourraient semer et que les sélectionneurs pourraient cibler afin de favoriser la régulation des adventices.

1. Quels sont les processus clefs de la compétition ?

1.1 L'importance de la date de levée : être rapide mais pas trop

La phénologie joue un rôle important en déterminant sur quelle période de leur cycle les plantes coexistent et peuvent entrer en compétition. Les adventices les plus nuisibles sont ainsi généralement celles qui lèvent au même moment que la culture ; les retardataires impactent peu la culture tandis que celles levant en interculture sont détruites avant le semis de la culture (voir Colbach et al., dans ce même numéro).

Les processus déterminant la date et la densité de levée des adventices et des cultures ont été déjà bien étudiés dans le passé (exemple de modèle de levée des cultures, Dürr et al., 2001 ; exemple de modèle de levée des adventices, Gardarin et al., 2012 ; synthèse dans Colbach et Moreau, 2018). En résumé, la

¹ Les cultures de services sont, contrairement aux cultures de rente, cultivées pour fournir des services autres que la production agricole (par exemple, limiter l'érosion des sols et la lixiviation des nitrates).

date et l'abondance de levée des plantes cultivées dépend de la date et densité de semis, avec des variations dépendant des conditions environnementales (température, humidité, structure du sol). En revanche, la date de levée des adventices résulte d'une part d'un cycle saisonnier d'induction et de levée de dormance, propre à chaque espèce, qui détermine la saison potentielle de levée, et d'autre part des conditions environnementales qui déterminent la date effective de germination des semences et de levée des plantules. La densité de levée des adventices en culture dépend de multiples facteurs : (1) de la quantité de semences adventices produites dans les cultures précédentes, (2) de la disparition de ces semences au fil des saisons due au vieillissement, aux maladies, à la prédation et à la germination infructueuse notamment en été, (3) du niveau de dormance des semences au moment du semis de la culture, (4) de la profondeur des semences (les semences à la surface du sol ou enfouies profondément germent moins bien), et (5) de la mortalité pré-levée des semences germées résultant notamment de la compaction du sol et de la profondeur des semences.

1.2 La compétition pour la lumière: être rapide et gros ou être flexible

La lumière étant une ressource unidirectionnelle, elle est nécessairement limitante dans un couvert végétal, en particulier pour les plantes situées dans les strates inférieures du couvert. C'est pourquoi elle joue un rôle central dans les interactions culture-adventice (Wilson et Tilman, 1993).

L'accumulation de biomasse par un couvert cultivé en fonction de la lumière perçue et de sa surface foliaire est un processus bien étudié dans le passé et qui dépend de plusieurs paramètres biologiques : le coefficient d'extinction du rayonnement dans le couvert, l'efficacité de conversion du rayonnement en biomasse, et les exigences thermiques de l'espèce (Monteith, 1969 ; Monsi et Saeki, 2005). Le coefficient d'extinction est plus élevé pour les dicotylédones (de 0.45 à 1.13) que pour les monocotylédones (de 0.29 à 0.86, Monteith, 1969). En revanche, l'efficacité de conversion est généralement plus élevée pour les monocotylédones que pour les dicotylédones. Elle est aussi plus élevée pour les plantes en C4² (comme par exemple le maïs, les sétaires ou les amarantes) par rapport aux plantes en C3 (comme par exemple les chénopodes ou les géraniums).

Mais pour bien comprendre la compétition entre cultures et adventices, il faut analyser ce processus au niveau de la plante individuelle puisque les couverts culture-adventice sont hétérogènes, notamment à cause de la diversité des espèces adventices, de leurs distributions et des cohortes de levée successives. Une plante donnée ne reçoit pas la même quantité de lumière en fonction de sa morphologie et de la position et la morphologie de ces voisines. Or, l'ombrage d'une plante a deux conséquences : une réduction de la production de biomasse et une modification de la morphologie pour s'adapter à cet ombrage ou y échapper. Comprendre cette plasticité morphologique est essentielle pour comprendre la compétition culture-adventices pour la lumière.

Pour ce faire, notre équipe a étudié une large gamme d'espèces cultivées et adventices en serre et parcelles jardinées (Colbach et al., in revision). Lorsque les plantes sont jeunes et espacées, elles ne se gênent pas. Leur croissance est exponentielle et dépend essentiellement de la température, de la surface foliaire à la levée de la plante ainsi que du taux de croissance relatif de l'espèce (RGR ou relative growth rate). Ces deux paramètres augmentent avec le poids des semences et leur teneur en lipides, la température de base, et le type de croissance (épigée vs. hypogée). Parmi les espèces étudiées, la surface foliaire initiale est ainsi bien plus élevée pour les espèces cultivées (1,19 cm²) que les adventices (0,22 cm²) alors qu'en moyenne, leur RGR est similaire (0,023 et 0,021 cm²·cm⁻²·°Cjour⁻¹, respectivement). Ceci reflète un effet de la sélection variétale pour des grosses graines.

² Les plantes C3 et C4 fixent le carbone de la photosynthèse sous forme de molécules à trois et quatre atomes de carbone, respectivement.

Pour mimer l'ombrage provenant des différentes plantes voisines, des plantes individuelles ont été suivies sous et hors de filets d'ombrage. Des variables morphologiques décrivant le volume de la plante et la répartition de surface foliaire en fonction de la hauteur ont été mesurées à différents stades. La comparaison des valeurs en condition ombrée et non ombrée a permis de déterminer, pour chaque espèce et stade, la morphologie potentielle des plantes en l'absence d'ombrage et la modification de cette morphologie en réponse à l'ombrage (Figure).

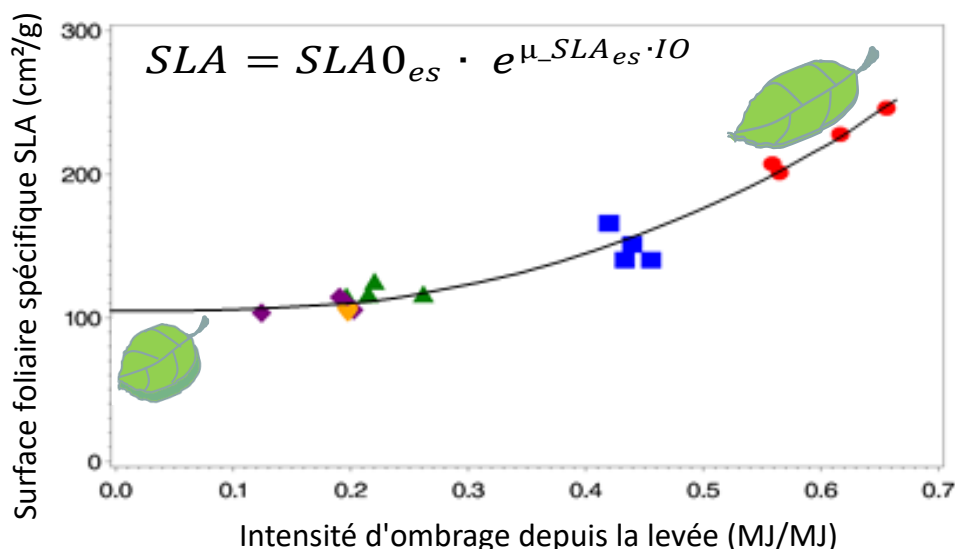


Figure 1 : Variation de variables d'état morphologique des plantes en fonction de l'intensité d'ombrage. Exemple de la surface foliaire spécifique (SLA) mesurée sur des plantes de colza cultivées sous différents niveaux d'ombrage au stade rosette à Dijon. Les symboles sont les mesures sur plantes individuelles, la courbe montre l'équation non-linéaire ajustée aux observations permettant d'estimer la valeur potentielle du SLA en condition non-ombrée ($SLA_{0_{es}} = 107 \text{ cm}^2/\text{g}$) et la réponse à l'ombrage du SLA (1.07, sans unité) (basé sur Munier-Jolain et al., 2014).

Parmi les espèces et variétés étudiées, la caractéristique morphologique la plus plastique est la surface foliaire spécifique (surface foliaire par unité de biomasse foliaire) et la hauteur spécifique (hauteur par unité de biomasse aérienne), toutes deux augmentant avec l'ombrage (Tableau 1). Généralement, les dicotylédones non-légumineuses réagissent plus à l'ombrage que les monocotylédones. En outre, les cultures réagissent moins que les adventices, ce qui suggère que la sélection variétale a favorisé des variétés présentant une morphologie relativement stable.

Au final, deux stratégies contrastées se dessinent face à la compétition pour la lumière : soit occuper le terrain tôt, avec un bon taux de couverture pour étouffer les retardataires, soit être flexible pour échapper à l'ombre provenant des plantes plus rapides (issues de la première stratégie).

Tableau 1 : Typologie de réponses à l'ombrage identifiées pour 25 espèces adventices et 30 espèces et variétés cultivées. Paramètres déterminant la compétition pour la lumière, mesurés en parcelles jardinées, comparant la morphologie des plantes à différents niveaux d'ombrage en l'absence d'autres stress biotiques et abiotiques (basé sur Colbach et al., in revision).

Variables d'état des plantes	Unité	Morphologie de la plante résultant d'une valeur de paramètre		Variation relative moyenne lorsque l'ombrage augmente de 0 à 75% ^s					Raison de cette réponse à l'ombrage
		Faible	Élevée	Cultures (nb d'espèces)	Adventices				
				Céréales (8)	Lég. (17)	Autres (5) ^s	Mono (6)	Dico (19) ^{&}	
Surface foliaire spécifique SLA (surface foliaire de la plante/biomasse foliaire)	cm²/g			1.38	1.31	1.73	1.46	1.52	Augmente la surface d'interception de la lumière avec des feuilles plus larges et fines
Ratio de biomasse foliaire LBR (biomasse foliaire de la plante/biomasse aérienne)	g/g			1.05	0.97	0.86	1.10	1.00	Augmente soit la surface d'interception de la lumière en augmentant la biomasse foliaire au détriment des tiges, soit la biomasse des tiges pour augmenter la hauteur des plantes et se rapprocher de la lumière
Hauteur spécifique (allométrique) de la plante HM (hauteur de la plante/biomasse aérienne)	cm/g			1.39	1.23	1.49	1.71	1.41	Atteindre la lumière en augmentant la hauteur des plantes
Largeur spécifique (allométrique) de la plante WM (largeur de la plante/biomasse aérienne)	cm/g			1.16	1.20	1.20	1.21	1.29	Éviter l'ombre des voisines en poussant latéralement
Hauteur relative médiane foliaire RLH (hauteur relative de la plante sous laquelle se situe 50% de la surface foliaire)	cm/cm			1.04	1.00	0.98	1.04	1.00	Atteindre la lumière en transférant la surface foliaire vers le haut de la plante

Lég = légumineuses ; Dico = Dicotylédones ; Mono = Monocotylédones,

[§] Pour une plante p au jour j , chaque variable morphologique V_{pj} est calculée comme $V_{pj} = \mathbf{V0}_{es} e^{\mu_{Ves} \cdot IO_{pj}}$ où $\mathbf{V0}_{es}$ est la valeur potentielle de la variable pour l'espèce e en conditions non-ombrées, μ_{Ves} est la réponse de l'espèce au stade s , et IO_{pj} est l'intensité d'ombrage. En expérimentation, IO_{pj} est $1 - \%$ de lumière interceptée par le filet d'ombrage (Munier-Jolain et al., 2014). Les valeurs de ces colonnes sont $\mu_{V_{mean}} \cdot 0.75$, en utilisant des valeurs moyennées sur toutes les espèces et stades, par type de cultures et adventices respectivement.

[§] Brassicacées, Asteracées, Boraginacées

[&] Amaranthacées, Apiacées, Asteracées, Brassicacées, Caryophyllacées, Cucurbitacées, Euphorbiacées, Geraniacées, Malvacées, Plantaginacées, Polygonacées, Rubiacées, Solanacées

1.3 La compétition pour les ressources du sol

Selon les systèmes de culture et le pédoclimat, les éléments minéraux et/ou l'eau peuvent également être des ressources limitantes et affecter les interactions culture-adventice. L'aptitude à la compétition pour les ressources du sol, comme l'azote, dépend de différents processus biologiques (Figure 2) :

- **La dynamique de mise en place et de croissance des racines** joue un rôle clef dans les zones de sols prospectées (qui peuvent être plus ou moins riches en azote), le volume de sol prospecté et la distribution des racines au sein de ce volume (Malamy, 2005 ; Hodge et al., 2009 ; Pagès, 2016). En parallèle, **la capacité de prélèvement** par les racines est déterminante dans le prélèvement des différentes formes d'azote disponibles dans le sol (essentiellement nitrate et ammonium, et parfois aussi azote organique).
- La **dynamique de la demande en azote** est fonction de la croissance aérienne (Lemaire et al., 1984).
- La **capacité des plantes à valoriser l'azote prélevé** (en particulier quand il est prélevé en quantité insuffisante) pour la mise en place et la croissance des organes aériens ainsi que pour la photosynthèse (Vos et van der Putten, 1998 ; Vos et al., 2005).

Les connaissances sur l'aptitude à la compétition des espèces adventices et cultivées sont moins nombreuses pour les ressources du sol que pour la lumière. En effet, la compétition pour les ressources du sol est moins systématique dans les parcelles agricoles, en particulier dans les systèmes de culture mobilisant les engrais minéraux, et dans les climats tempérés où la ressource en eau a pendant longtemps été peu limitante. La compétition pour les ressources du sol a donc par le passé suscité moins d'intérêt de la part des scientifiques. En outre, les processus sous-jacents sont plus difficiles à mesurer compte tenu du caractère peu accessible des racines. Face à ces lacunes de connaissances, le projet CoSAC a permis des avancées notables. Il a été le premier à analyser la diversité des comportements entre espèces pour les différents processus déterminants de la compétition pour l'azote.

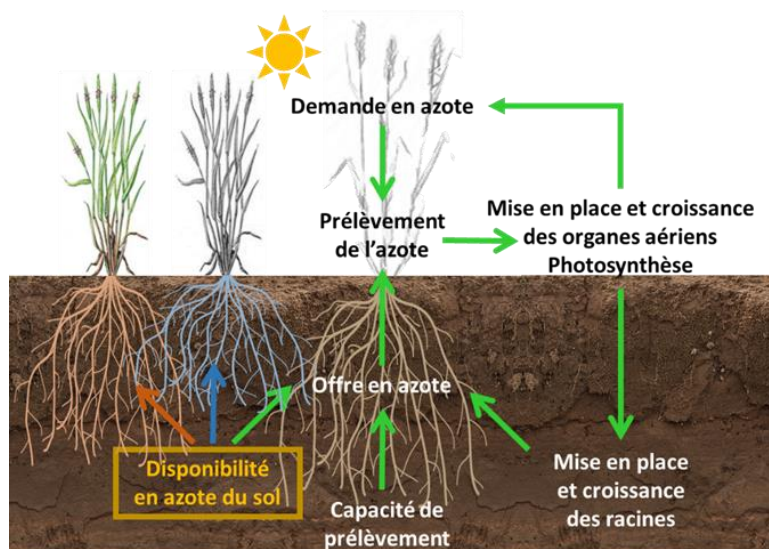


Figure 2 : Processus-clefs impliqués dans la compétition pour l'azote.

1.3.1 La dynamique de mise en place et de croissance des racines

La dynamique de mise en place et de croissance des racines a été caractérisée pour un panel d'espèces adventices (et quelques espèces cultivées) dans des expérimentations en pots (pour faciliter le prélèvement des racines) en plante individuelle. En utilisant les paramètres d'un modèle d'architecture racinaire (Pagès et al., 2014) comme cribles pour comparer les espèces, nous avons mis en évidence

une grande variabilité interspécifique au niveau de l'émission des racines, leur élongation et leur ramification. Cette variabilité est illustrée en Figure pour la distance inter-ramification et les diamètres racinaires apicaux minimums et maximums qui ont respectivement varié d'un facteur 3, 2 et 4 entre espèces. Il est intéressant de noter que nous n'avons pas identifié de différences dans les valeurs de paramètres entre espèces cultivées vs. adventices. Une étude menée sur un plus grand nombre de paramètres racinaires (Moreau et al., 2017) aboutit à la même conclusion. Ce résultat suggère que l'amélioration variétale chez les espèces d'intérêt agronomique n'a pas indirectement sélectionné des valeurs particulières de paramètres racinaires.

En mobilisant les connaissances en écologie sur les liens entre caractéristiques biologiques et fonctionnement des espèces, les connaissances que nous avons acquises (Figure) ont fourni des premières indications sur leur aptitude à la compétition. Par exemple, il est connu que les racines avec un diamètre plus large peuvent pénétrer des horizons de sol plus durs et s'allonger plus rapidement (Eissenstat, 1992 ; Pages, 1995), ce qui leur permet d'avoir accès aux ressources du sol plus profondes, comme l'eau et les nitrates lixiviés (Dunbabin et al., 2013). Parallèlement, les espèces qui combinent une forte densité de racines à des racines fines ont généralement une meilleure capacité à prélever les nutriments peu mobiles, comme le phosphore (Eissenstat, 1992; Pages, 2011) en raison d'une forte colonisation du volume de sol par de nombreuses racines fines, et d'une lente élongation racinaire associée à une exploration préférentielle des couches superficielles de sol où se trouvent généralement les nutriments peu mobiles (Ge et al., 2000). Ainsi, le panic pied de coq (code EPPO : ECHCG en Figure 3) et le blé tendre (TRZAS), avec leur aptitude à produire des racines à gros diamètre, pourraient être de bons compétiteurs pour les ressources mobiles, comme l'eau et les nitrates. Par ailleurs, la vulpie queue de rat (VLPMY), le panic pied de coq (ECHCG), le vulpin des champs (ALOMY), avec des racines au diamètre fin et des courtes distances inter-ramification (c'est-à-dire avec une forte densité de racines latérales) pourraient être adaptées à l'acquisition de ressources peu mobiles, comme le phosphore.

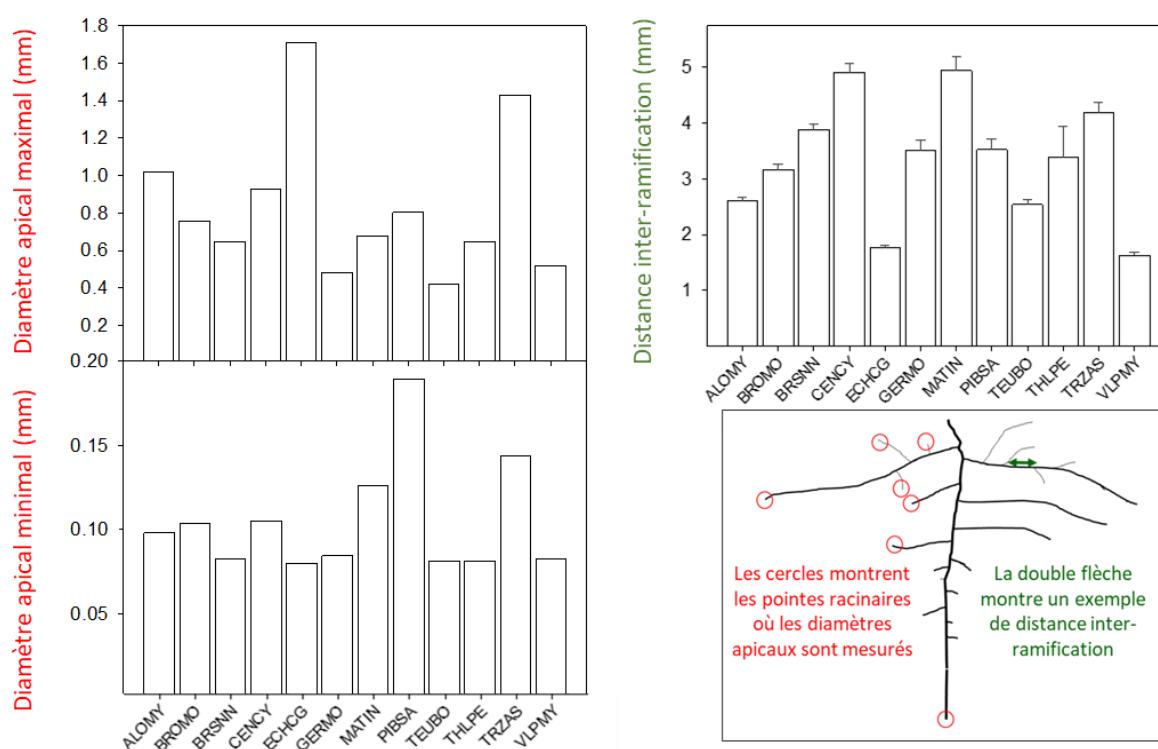


Figure 3 : Variabilité interspécifique des diamètres apicaux minimums et maximums et de la distance inter-ramification (basé sur Moreau et al., 2017). Ces paramètres ont été mesurés dans des expérimentations en pots. Les espèces sont représentées par leur code EPPO.

1.3.2 La dynamique de la demande en azote

La demande en azote a, par le passé, été bien étudiée à l'échelle du couvert végétal (Greenwood et al., 1990). Mais, comme indiqué précédemment, pour bien comprendre la compétition culture-adventice, les processus doivent être caractérisés au niveau de la plante individuelle, en raison de l'hétérogénéité des couverts. Des expérimentations ont été menées en serre sur un panel d'espèces adventices et cultivées que nous avons expérimentées, en plante individuelle, à 4-5 niveaux de disponibilité en azote (pour mimer différents niveaux d'accès à l'azote) et 2 niveaux de rayonnement (pour mimer deux positions différentes dans le couvert : plante dominante ou dominée). Cette étude a montré que la demande en azote à l'échelle de la plante est proportionnelle à la biomasse foliaire (Perthame et al., 2020). Pour la première fois, nous avons mis en évidence que cette proportion est relativement stable pour une espèce donnée, quel que soit son niveau d'accès à la lumière, mais diffère entre espèces. Par exemple, la quantité d'azote aérienne par unité de biomasse foliaire qui est nécessaire pour que la plante soit à un niveau optimal de nutrition azotée est plus élevée pour le vulpin que pour le géranium (données non présentées). Cette moindre dépendance à l'azote du géranium pour produire une unité de biomasse foliaire pourrait lui conférer un avantage en situation de compétition pour l'azote.

1.3.3 La capacité des plantes à valoriser l'azote assimilé pour la mise en place et la croissance des organes aériens

En situation de disponibilité en azote limitante, un avantage compétitif peut aussi être obtenu par la capacité des plantes à adapter leur morphologie. Dans les mêmes expérimentations que celles décrites paragraphe précédent, nous avons caractérisé la plasticité morphologique des plantes en réponse à l'azote. Les caractéristiques morphologiques les plus plastiques sont (1) la surface foliaire spécifique (SLA, surface foliaire par unité de biomasse foliaire) augmentant avec l'intensité du stress azoté (Figure 4), et (2) le ratio de biomasse de feuille (LBR, proportion de feuilles dans la biomasse aérienne) qui, selon les espèces, augmente ou diminue avec l'intensité du stress azoté. L'intensité des réponses varie selon les espèces. La réponse du SLA augmente avec la nitrophilie des espèces³. A ce stade, nous n'avons pas identifié de différences notables entre espèces adventices vs. cultivées.

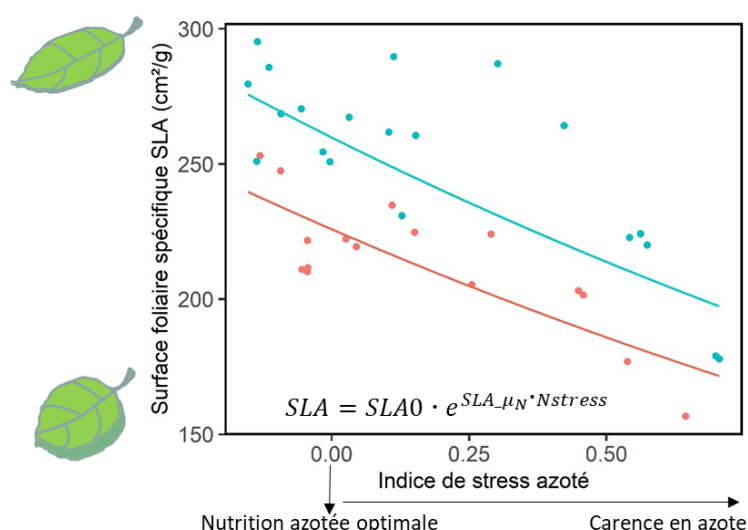


Figure 4 : Variation de la surface foliaire spécifique (SLA) avec le niveau de stress azoté, mesurée sur des plants de blé, cultivés en serre sous différents niveaux d'azote et deux niveaux de rayonnement (ombré et non-ombré, en bleu et rouge respectivement). Les symboles sont les mesures sur plantes individuelles, la courbe montre l'équation non-linéaire ajustée aux observations permettant d'estimer la valeur potentielle du SLA et la réponse du SLA au stress azoté.

³ Les espèces nitrophiles sont préférentiellement trouvées sur des sols riches en azote, contrairement aux espèces oligotrophes (Ellenberg, 1974).

2. Comment mobiliser ces connaissances pour identifier les caractéristiques biologiques des cultures favorisant la régulation des adventices ?

2.1 S'appuyer sur la « simple » connaissance des traits des espèces

En tant que telle, la connaissance des caractéristiques biologiques des espèces relatives à leur aptitude à la compétition peut aider à faire des hypothèses sur leur comportement, et ainsi à choisir celles qui pourraient être les plus adaptées à la régulation des adventices par compétition. C'est l'approche qui a été développée par Tardy et al. (2015) et (2017) pour choisir des espèces de plantes de services à associer au bananier pour réguler les adventices. Par la mobilisation de connaissances en écologie sur les liens entre caractéristiques biologiques et fonctionnement des espèces (par exemple, les espèces avec une forte capacité à produire de la surface par unité de biomasse aérienne ont une bonne aptitude à couvrir le sol, ou encore les espèces avec une grande hauteur sont compétitives pour la lumière), ces auteurs ont déterminé la combinaison de caractéristiques biologiques de l'espèce idéale théorique (idéotype) à associer. La confrontation entre (1) les caractéristiques biologiques qu'ils ont mesurées sur un panel d'espèces candidates et (2) les caractéristiques biologiques de l'idéotype a permis d'identifier les espèces qui se rapprochaient le plus de l'idéotype et qui semblaient les plus adaptées à associer au bananier. Cette approche est intéressante car elle s'appuie sur des caractéristiques biologiques relativement faciles à mesurer. Cependant, elle ne permet pas de prendre en compte la complexité du système et de ses interactions. En effet, les caractéristiques biologiques mesurées peuvent prendre des valeurs très différentes pour une espèce donnée, selon le système de culture, le pédoclimat, les caractéristiques de la flore adventice.

2.2 Utiliser un modèle mécaniste

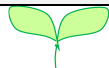
Les modèles mécanistes, basés sur une représentation des processus biophysiques déterminant la dynamique des adventices dans les systèmes de culture, sont des outils cruciaux pour synthétiser les connaissances sur la compétition cultures-adventices et plus largement pour appréhender la complexité des effets des techniques culturales sur la dynamique des adventices (Colbach et al., 2019a). Les résultats des expérimentations analytiques conduites au fil des années par notre équipe ont ainsi été intégrés dans le modèle de recherche FLORSYS (Gardarin et al., 2012 ; Munier-Jolain et al., 2013 ; Colbach et al., 2014 ; Mézière et al., 2015). Ce modèle mécaniste simule la démographie, la croissance et la reproduction des flores adventices et des couverts cultivés à partir du système de culture et du pédoclimat. Il évalue l'impact des adventices à la fois sur la production agricole et sur la biodiversité. Par la suite, FLORSYS a été utilisé comme champ expérimental virtuel pour (1) pour diagnostiquer des techniques culturales, (2) démêler les effets cumulatifs et interactifs des systèmes de culture dans des réseaux de parcelles agricoles virtuelles, (3) soutenir la conception de systèmes de culture (Colbach et al., 2019a).

Ici, nous avons utilisé le modèle plus particulièrement pour identifier les paramètres des adventices et cultures qui déterminent la perte de rendement des cultures due à la compétition pour la lumière (Tableau 2). Pour cela, nous avons constitué un réseau de 272 parcelles virtuelles basées sur des enquêtes en exploitation agricole, statistiques agricoles, stations expérimentales etc. Deux séries de simulations ont été réalisées. Chaque parcelle a été simulée avec FLORSYS sur 30 ans et répétée avec 10 scénarios climatiques, considérant que les ressources du sol étaient non limitantes, d'abord en partant d'un stock semencier adventice typique régional, puis sans adventice. La comparaison du rendement des simulations avec et sans adventice donne alors la perte de rendement due à la compétition avec les adventices (pour la lumière).

Le Tableau 2 résume les paramètres de morphologie potentielle et de réponse à l'ombrage les plus influents en termes de rendement. Ainsi, les adventices les plus nuisibles, toutes cultures et tous systèmes de culture confondus, sont celles qui sont déjà larges à la levée et grandes en fin de cycle. Leur

réponse à l'ombrage importe peu dans la mesure où elles ont pris le dessus sur leurs voisines dès le départ. En revanche, les cultures ayant la perte de rendement la plus faible, toutes adventices et tous systèmes de culture confondus, sont celles qui répondent fortement à l'ombrage dès la levée, en augmentant leur hauteur de plante par unité biomasse et en produisant des feuilles plus larges et fines. Leur deuxième caractéristique est un fort recouvrement (avec des feuilles fines et larges et des plantes larges) jusqu'à la fin du cycle, en l'absence d'ombrage, limitant ainsi la croissance des adventices tardives.

Tableau 2 : Identification des paramètres de morphologie des adventices et des cultures qui déterminent leur nuisibilité pour la production. Coefficients de corrélation de Pearson entre paramètres des espèces et perte de rendement annuelle simulée sur 272 systèmes de culture, 27 années et 10 répétitions climatiques. Pour les adventices, estimation par analyses RLQ et 4th corner liant les matrices de paramètres adventices, densités adventices et indicateur de nuisibilité simulés. Seules les corrélations > 0.10 (adventices) ou 0.35 (cultures) et significatives à $p=0.05$ sont listées (basé sur Colbach et al., 2019b).

Paramètres des morphologie		Stade	Adventices		Cultures		
			Corrélation paramètre – perte	Type conduisant à une perte de rendement	Corrélation paramètre – perte	Type conduisant à une perte de rendement	
				Faible		Élevée	Faible
A. Paramètres de croissance précoce							
Surface foliaire à la levée (cm²)		0.21					
B. Paramètres de morphologie potentielle des plantes en condition sans ombrage 							
Surface foliaire spécifique SLA (cm²/g)	Post-levée	0.19					
	Reproduction	-0.21			-0.45		
Hauteur de plante spécifique HM (cm/g)	Fin végétatif et reproduction	0.20					
Largeur de plante spécifique WM (cm/g)	Végétative & reproduction				-0.44		
Impact de la bio-masse sur la largeur des plantes	Reproduction	-0.20					
Hauteur relative médiane foliaire RLH (cm/cm)	Fin végétatif	-0.19					
C. Paramètres déterminant la réponse à l'ombrage 							
Capacité μ_{HM} à augmenter la hauteur de plante spécifique					-0.36		
Capacité μ_{SLA} à augmenter la surface foliaire spécifique					-0.37		

Les modèles tel que FLORSYS sont des outils très puissants mais ils restent toujours une simplification de la réalité, négligeant des processus et avec des imprécisions sur les valeurs des paramètres. Il est donc

indispensable d'évaluer ("valider") ces modèles pour établir dans quelles conditions ils peuvent être utilisés et avec quelles précautions. FLORSYS a ainsi été évalué à partir de données à dire d'experts et en comparaison à des observations de terrain d'adventices (densité, biomasse, stock semencier) et de cultures (densité, biomasse, rendement) dans une large gamme de systèmes et de pédoclimats (Colbach et al., 2016). Généralement, les rendements, les stocks semenciers et les densités adventices observés sont correctement prédits et classés en fonction des systèmes de culture et des espèces adventices, surtout à l'échelle de la rotation.

3. Discussion et conclusion

Le projet CoSAC a permis des avancées notables sur la connaissance des stratégies de compétition pour la lumière au sein d'un large panel d'espèces. Il a fourni des connaissances originales sur les caractéristiques biologiques clefs de la compétition pour l'azote et de leur variabilité pour un panel d'espèces cultivées et adventices. En faisant un focus sur la compétition pour la lumière, pour laquelle les connaissances sont actuellement plus nombreuses, l'approche originale d'expérimentation virtuelle (mobilisant le modèle FLORSYS) a permis d'identifier les caractéristiques biologiques des adventices les plus nuisibles. Cette approche a également mis en avant les caractéristiques clefs des cultures dont le rendement est le moins impacté par les adventices. Alors que ce type d'analyse n'avait à notre connaissance jamais été mené, ces informations pourraient jouer un rôle crucial pour guider les agriculteurs sur le choix des espèces/variétés à semer. Elles pourraient aussi orienter les sélectionneurs sur les caractéristiques-clefs à cibler pour favoriser la régulation biologique des adventices par compétition. En effet, encore aujourd'hui les sélectionneurs manquent de critères sur lesquels s'appuyer pour évaluer l'aptitude à la compétition des espèces/variétés. Ainsi, les résultats de ces travaux ouvrent des perspectives prometteuses pour aider au pilotage des rapports compétitifs culture-adventice. Au préalable de nouvelles études doivent être menées :

Les caractéristiques biologiques identifiées dans nos travaux comme déterminantes dans la compétition culture-adventice correspondent à des paramètres de modèles qui peuvent être difficiles à mesurer en routine par les sélectionneurs. Pour que les résultats de nos travaux gagnent en opérationnalité, il s'agira d'analyser les corrélations entre ces paramètres difficiles à mesurer et d'autres traits plus faciles d'accès. Ce type d'analyse est en cours dans le Casdar RAID (2018-2022, www.florad.org) dans le cas précis du pois protéagineux. Les informations qui en découleront seront essentielles non seulement pour identifier des cribles pertinents pour la sélection de nouvelles variétés, mais aussi pour caractériser le grand nombre de variétés actuellement disponibles sur leur aptitude à réguler les adventices. C'est sur cette base qu'il sera possible de guider les agriculteurs sur le choix des variétés à semer pour favoriser la régulation des adventices.

Dans le projet CoSAC, les caractéristiques clefs des cultures dont le rendement est le moins impacté par les adventices ont été identifiées « toutes espèces cultivées » et « toutes situations de production » confondues. Il s'agira par la suite de mener cette approche par espèce et par situation de production pour affiner les grilles de conseils qui pourront être délivrées aux agriculteurs et aux sélectionneurs. Il est en effet probable que les caractéristiques biologiques des cultures qui sont les plus importantes varient selon l'espèce cultivée et selon la situation de production. Cette question fera nécessairement appel à des simulations, en simulant des variétés existantes et virtuelles pour des combinaisons de cultures et systèmes de culture données. Le Casdar RAID crible ainsi actuellement des variétés de pois. Ce projet tente aussi une approche complémentaire consistant à mobiliser des algorithmes d'optimisation pour traquer de manière ciblée des combinaisons idéales de paramètres variétaux permettant de réguler les adventices dans un type de système de culture donné, en modifiant pas-à-pas les caractéristiques de variétés existantes jusqu'à aboutir à des idéotypes.

En ce qui concerne la compétition pour les ressources du sol, il sera nécessaire (1) de poursuivre la caractérisation de la diversité des traits liés à la compétition pour l'azote sur un plus grand nombre

d'espèces et (2) d'engager une démarche similaire pour la compétition pour l'eau. Ces travaux qui seront menés dans le projet Ecophyto COPRAA⁴ (2021-2023), permettront d'enrichir notre connaissance des traits-clefs à cibler pour favoriser la régulation biologique des adventices dans des systèmes de culture limitant le recours aux engrais azotés minéraux, dans des conditions de disponibilité en eau moins pléthorique.

Enfin, cet article s'est focalisé sur l'importance du choix des espèces/variétés cultivées pour favoriser la régulation biologique des adventices. Mais, même sans parler des techniques culturales pour limiter la densité et/ou déterminer la date de levée et la composition de la flore adventice, d'autres leviers sont possibles pour manipuler les rapports compétitifs, parmi lesquels la densité de semis et l'arrangement spatial. En outre, moduler la disponibilité en ressources est également une option pour moduler les rapports compétitifs entre plantes. Si les possibilités de moduler les quantités de lumière et d'eau sont relativement limitées (sauf en cas d'irrigation mais cette technique n'est pas accessible pour bon nombre d'agriculteurs et doit être limitée dans le contexte plus général de la préservation des ressources en eau), les possibilités de manipuler la disponibilité en azote sont multiples via les techniques de fertilisation azotée. En effet, les apports d'azote peuvent être modulés par la quantité d'azote apporté, le calendrier des apports, la forme de l'azote apporté ou encore sa localisation (par exemple sur le rang de semis). Raisonner le choix des espèces/variétés semées de manière conjointe aux modalités de fertilisation azotée constitue une piste de recherche intéressante (explorée dans la thèse de Laurène Perthame) pour favoriser la régulation biologique des adventices dans des systèmes de culture plus durables.

Remerciements

Ces travaux ont été financés par INRAE, l'ANR CoSAC (ANR-15-CE18-0007), le projet H2020 ReMIX (N 7272171) et par le Casdar RAID (fonds issus du Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, avec la contribution financière du compte d'affectation spéciale 'Développement agricole et rural').

Références bibliographiques

- Colbach N., Bertrand M., Busset H., Colas F., Dugué F., Farcy P., Fried G., Granger S., Meunier D., Munier-Jolain N.M., Noilhan C., Strbik F., Gardarin A., 2016. Uncertainty analysis and evaluation of a complex, multi-specific weed dynamics model with diverse and incomplete data sets. *Environmental Modelling & Software* 86: 184-203. doi: <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2016.09.020>.
- Colbach N., Collard A., Guyot S.H.M., Mézière D., Munier-Jolain N.M., 2014. Assessing innovative sowing patterns for integrated weed management with a 3D crop:weed competition model. *Eur J Agron* 53: 74-89. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.eja.2013.09.019>.
- Colbach N., Cordeau S., Queyrel W., Maillot T., Villerd J., Moreau D., 2019a. Du champ virtuel au champ réel - ou comment utiliser un modèle de simulation pour diagnostiquer des stratégies de gestion durables des adventices? *Agronomie, Environnement et Sociétés* 9: 111-128.
- Colbach N., Gardarin A., Moreau D., 2019b. The response of weed and crop species to shading: which parameters explain weed impacts on crop production? *Field Crops Research* 238: 45-55. doi: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.04.008>.
- Colbach N., Moreau D., 2018. Les processus impliqués dans la dynamique démographique des communautés adventices en réponse aux systèmes de culture. In: B. Chauvel, H. Darmency, N. Munier-Jolain, A. Rodriguez (Eds) *Gestion durable de la flore adventice des cultures*. Éditions Quae.
- Colbach N., Moreau D., Dugué F., Gardarin A., Strbik F., Munier-Jolain N., 2020. The response of weed and crop species to shading. How to predict their morphology and plasticity from species traits and ecological indexes? *Eur J Agron* 121: 126158.

⁴ Connaissances et outils pour des démarches préventives et opérationnelles en gestion agroécologique des adventices (Plan Ecophyto II+)

- Colbach N., Petit S., Chauvel B., Deytieux V., Lechenet M., Munier-Jolain N.M., Cordeau S., 2020. Relations entre niveau d'usage d'herbicides, flore adventice et rendement : analyse critique des méthodes et synthèse des acquis. *Innovations Agronomiques* 81, 1-17.
- Dunbabin V.M., Postma J.A., Schnepf A., Pagès L., Javaux M., Wu L., Leitner D., Chen Y.L., Rengel Z., Diggle A.J., 2013. Modelling root–soil interactions using three–dimensional models of root growth, architecture and function. *Plant and Soil* 372: 93-124.
- Dürr C., Aubertot J.N., Richard G., Dubrulle P., Duval Y., Boiffin J., 2001. SIMPLE: A model for SIMulation of PLant Emergence predicting the effects of soil tillage and sowing operations. *Soil Science Society of America Journal* 65: 414-423.
- Eissenstat D.M., 1992. Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *Journal of Plant Nutrition* 15: 763-782.
- Ellenberg H., 1974. Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas. *Scripta geobotanica* IX: 1-97.
- Gardarin A., Durr C., Colbach N., 2012. Modeling the dynamics and emergence of a multispecies weed seed bank with species traits. *Ecol Modell* 240: 123-138. doi: [10.1016/j.ecolmodel.2012.05.004](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.05.004).
- Ge Z., Rubio G., Lynch J.P., 2000. The importance of root gravitropism for inter-root competition and phosphorus acquisition efficiency: results from a geometric simulation model. *Plant and Soil* 218: 159-171.
- Greenwood D.J., Lemaire G., Gosse G., Cruz P., Draycott A., Neeteson J.J., 1990. Decline in Percentage N of C3 and C4 Crops with Increasing Plant Mass. *Ann Bot* 66: 425-436.
- Hodge A., Berta G., Doussan C., Merchan F., Crespi M., 2009. Plant root growth, architecture and function. *Plant and Soil* 321: 153-187.
- Lemaire G., Salette J., Sigogne M., Terrasson J.-P., 1984. Relation entre dynamique de croissance et dynamique de prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères. I.--Etude de l'effet du milieu. *Agronomie* 4: 423-430.
- Malamy J., 2005. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture. *Plant, Cell & Environment* 28: 67-77.
- Mézière D., Petit S., Granger S., Biju-Duval L., Colbach N., 2015. Developing a set of simulation-based indicators to assess harmfulness and contribution to biodiversity of weed communities in cropping systems. *Ecological Indicators* 48: 157-170. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.07.028](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.07.028).
- Monsi M., Saeki T., 2005. On the factor light in plant communities and its importance for matter production. *Annals of Botany* 95: 549-567. doi: [10.1093/aob/mci052](https://doi.org/10.1093/aob/mci052).
- Monteith J.L., 1969. Light interception and radiative exchange in crop stands. In: JD Eastin, F. A. Haskins, C. Y. Sullivan, C. H.M. Van Bavel, RC Dinauer (Eds) *Symposium on Physiological Aspects of Crop Yield*. University of Nebraska, Lincoln, US.
- Moreau D., Abiven F., Busset H., Matejcek A., Pagès L., 2017. Effects of species and soil-nitrogen availability on root system architecture traits. Study on a set of weed and crop species. *Annals of Applied Biology* 171: 103-116.
- Munier-Jolain N.M., Collard A., Busset H., Guyot S.H.M., Colbach N., 2014. Investigating and modelling the morphological plasticity of weeds in multi-specific canopies. *Field Crops Research* 155: 90-98. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2013.09.018](https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.09.018).
- Munier-Jolain N.M., Guyot S.H.M., Colbach N., 2013. A 3D model for light interception in heterogeneous crop:weed canopies. Model structure and evaluation. *Ecol Modelling* 250: 101-110. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.10.023](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.10.023).
- Pagès L., 1995. Growth-patterns of the lateral roots of young oak (*Quercus robur*) tree seedlings - Relationship with apical diameter. *New Phytologist* 130: 503-509. doi: [10.1111/j.1469-8137.1995.tb04327.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb04327.x).
- Pagès L., 2011. Links between root developmental traits and foraging performance. *Plant Cell and Environment* 34: 1749-1760. doi: [10.1111/j.1365-3040.2011.02371.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02371.x).
- Pagès L., 2016. Branching patterns of root systems: comparison of monocotyledonous and dicotyledonous species. *Ann Bot* 118: 1337-1346. doi: [10.1093/aob/mcw185](https://doi.org/10.1093/aob/mcw185).

- Page s L., B cel C., Boukcim H., Moreau D., Nguyen C., Voisin A.-S., 2014. Calibration and evaluation of ArchiSimple, a simple model of root system architecture. *Ecol Modell* 290: 76-84.
- Perthame L., Colbach N., Brunel-Muguet S., Busset H., Lilley J.M., Matejcek A., Moreau D., 2020. Quantifying the nitrogen demand of individual plants in heterogeneous canopies: a case study with crop and weed species. *Eur J Agron* 119.
- Renton M., Chauhan B.S., 2017. Modelling crop-weed competition: Why, what, how and what lies ahead? *Crop Protection* 95: 101-108. doi: <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2016.09.003>.
- Sardana V., Mahajan G., Jabran K., Chauhan B.S., 2017. Role of competition in managing weeds: An introduction to the special issue. *Crop Protection* 95, 1-7.
- Satorre E., Snaydon R., 1992. A comparison of root and shoot competition between spring cereals and *Avena fatua* L. *Weed Res* 32: 45-55.
- Tardy F., Damour G., Dorel M., Moreau D., 2017. Trait-based characterisation of soil exploitation strategies of banana, weeds and cover plant species. *PLoS one* 12: e0173066.
- Tardy F., Moreau D., Dorel M., Damour G., 2015. Trait-based characterisation of cover plants' light competition strategies for weed control in banana cropping systems in the French West Indies. *Eur J Agron* 71: 10-18. doi: <https://doi.org/10.1016/j.eja.2015.08.002>.
- Tilman E.A., Tilman D., Crawley M.J., Johnston A.E., 1999. Biological weed control via nutrient competition: Potassium limitation of dandelions. *Ecol Appl* 9: 103-111. doi: 10.2307/2641171.
- Vos J., Van Der Putten P., Birch C., 2005. Effect of nitrogen supply on leaf appearance, leaf growth, leaf nitrogen economy and photosynthetic capacity in maize (< i> Zea mays</i> L.). *Field Crops Research* 93: 64-73.
- Vos J., van der Putten P.E.L., 1998. Effect of nitrogen supply on leaf growth, leaf nitrogen economy and photosynthetic capacity in potato. *Field Crops Research* 59: 63-72. doi: 10.1016/s0378-4290(98)00107-5.
- Wilson S.D., Tilman D., 1993. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology* 74: 599-611.
- Zimdahl R.L., 2004. *Weed Management Using the Principles of Competition*. Weed-Crop Competition. Blackwell Publishing Professional.

Cet article est publi  sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0).



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « *Innovations Agronomiques* », la date de sa publication, et son URL ou DOI).