

(English version below)

Sujet de thèse: modélisation structure-fonction des interactions plante-plante et bilan carbone-azote des associations à base de légumineuses

Thèse financée par l'institut de convergence CLAND¹ et le métaprogramme INRAE DIGIT-BIO²

Résumé du sujet

L'association d'une culture avec une légumineuse est un levier majeur pour réduire notre dépendance aux engrais de synthèse. Une telle pratique agroécologique modifie considérablement le bilan global de carbone (C) et d'azote (N) au sein de l'agroécosystème. Cependant, les conséquences de cette pratique sur le climat mondial restent incertaines en raison de notre faible compréhension des mécanismes écophysologiques des plantes en association. Par exemple, la réduction des émissions de N₂O prétendument causée par la réduction des apports d'azote minéral peut dépendre fortement de la quantité et de la concentration en azote des résidus de légumineuses générés au fil du temps. Le potentiel de séquestration du carbone dans le sol peut également dépendre en grande partie de la manière dont les plantes répartissent les assimilats carbonés et azotés entre les parties aériennes et racinaires, plusieurs travaux indiquant que les matières organiques issues des racines contribuent 2 à 5 fois plus au stockage du carbone dans le sol que les résidus de cultures. Pour mieux quantifier le bénéfice des associations avec des légumineuses pour le climat, il faut donc mieux comprendre comment l'acquisition et l'allocation des ressources en C et en N par les plantes sont modifiées par les interactions entre plantes.

L'un des défis à relever pour améliorer les modèles de surface et de climat à grande échelle est l'intégration multi-échelle des processus, du génotype jusqu'à l'échelle mondiale (Peng et al., 2020). Des résultats récents ont montré l'intérêt de la modélisation des cultures intégrant les interactions entre la culture, l'environnement et la gestion pour améliorer les simulations à l'échelle mondiale (Müller et al., 2019 ; Wu et al., 2016). En revanche, la prise en compte de la sous-échelle pour l'intégration des processus physiologiques fins est encore peu explorée. L'utilisation de modèles de plantes tels que les Functional-Structural Plant Models (FSPM) ou modèles structure-fonction, permettant d'intégrer les processus de l'organe à la plante, représente une opportunité pour aborder des questions telles que l'amélioration de la simulation des interactions entre C et N en réponse au stress et à la gestion (Peng et al., 2020). Depuis une dizaine d'année, plusieurs modèles FSPM aériens et racinaires génériques ont été construits (Barillot et al., 2016, Garin et al., 2014, Louarn et Faverjon 2018 ; Braghieri et al., 2020). Pourtant, il n'existe actuellement aucun modèle structure-fonction pour modéliser la compétition pour la lumière et l'azote d'une population de plantes de grande culture jusqu'au rendement, elle soit ou non associée avec une légumineuse.

La thèse proposée vise à répondre à ce défi dans le cas d'une association entre un colza et une légumineuse gélive dans un contexte de diversification des cultures pour l'agroécologie. L'objectif est d'améliorer la modélisation de la gestion du C et du N au sein du système plante-sol dans le contexte de l'association. À cette fin, le doctorant concevra tout d'abord un nouveau modèle mécaniste (à partir d'un prototype existant) qui stimulera la croissance des plantes et les interactions carbone-azote entre parties aériennes et racinaires, en réponse à la disponibilité en lumière et en azote à l'échelle de l'organe et sur l'ensemble du cycle de culture. Ceci constituera le premier livrable de la thèse. Ensuite, la régulation de l'architecture 3D des plantes en fonction des ressources en C et N et des conditions environnementales sera introduite, tout en maintenant l'efficacité des calculs

pour permettre la simulation des associations dans un temps raisonnable. L'explicitation de ces processus de rétroaction, qui sont nécessaires pour la simulation de la compétition entre plantes et pourtant souvent absents des modèles de plantes, constituera la deuxième originalité de la thèse. Le modèle sera calibré pour des cultures pures et en association avec une légumineuse, puis utilisé pour simuler l'effet de la compétition sur le rendement mais aussi sur des variables d'état telles que la dynamique de la surface foliaire, de la biomasse végétale, de la distribution de l'azote dans la canopée et des résidus de culture sur l'ensemble du cycle de culture. Enfin, dans une phase plus exploratoire, une approche de méta-modélisation sera initiée afin de simplifier le FSPM, pour pouvoir générer rapidement une simulation fiable de ces variables de sortie à une plus grande échelle. Cette approche permettra une connexion plus facile aux modèles régionaux ou globaux de surface terrestre tels que ORCHIDEE (Krinner et al., 2005). La thèse visera à produire un modèle végétal aussi générique que possible, en utilisant la combinaison colza/féverole comme cas d'étude.

Le modèle produit pourra être utilisé pour identifier les périodes critiques du cycle pour la gestion des phénomènes de compétition/facilitation, les traits architecturaux déterminant le succès des associations colza/féverole, les bilans C et N de l'association et leur effet sur les propriétés du couvert en réponse à la diversification des cultures. Cela améliorera considérablement notre compréhension du fonctionnement des associations de plantes, et permettra de comprendre par simulation comment les associations de légumineuses peuvent modifier le rendement, la production de biomasse et la morphologie des plantes, ainsi que le bilan de C et N dans le système sol-plante. Le travail de méta-modélisation sera un premier pas vers le changement d'échelle de la plante au peuplement et l'interaction avec les approches à grande échelle, permettant une meilleure intégration de la plasticité et de la dynamique du C et du N des plantes en association dans les modèles de surface à grande échelle.

Questions de recherche proposées au candidat

La thèse s'articulera autour de trois questions :

- (i) Comment l'association modifie-t-elle la compétition pour les ressources lumineuses et azotées et les règles d'allocation du carbone et de l'azote entre parties aériennes et racinaires ? En construisant et en utilisant un FSPM de colza, le doctorant devra caractériser les interactions entre les compartiments aériens et racinaires et leur variabilité au sein du colza pur ou associé à la féverole.
- (ii) En retour, quel est l'effet des changements d'allocation sur les processus de morphogenèse ? En introduisant les processus de rétroaction dans le modèle, la thèse explorera dans un deuxième temps l'impact de la rétroaction de l'allocation sur l'accès de la plante aux ressources en lumière et nutriments. Le travail de thèse se concentrera en particulier sur la durée de vie et l'expansion des feuilles, la régulation de la ramification et la morphogenèse des racines.
- (iii) Comment prendre en compte ces régulations de manière parcimonieuse dans une approche de modélisation structure-fonction et permettre le changement d'échelle de la plante à la canopée ? L'objectif est de simuler, de manière modulaire au sein d'un modèle cohérent, à la fois la morphogenèse aérienne et racinaire, l'interception de la lumière (via des modèles biophysiques) et la dynamique de capture et de distribution des flux de C et N dans le système (via des modèles d'écophysiologie). Un degré supplémentaire de simplification sera abordé, en fonction de l'avancement de la thèse, par une approche de méta-modélisation afin de réaliser une intégration des processus de l'échelle de la plante à celle du peuplement. Cette

simplification sera un point clé par la suite pour permettre les interactions entre les approches structure-fonction et les modèles à plus grande échelle (modèle de culture ou modèle global comme ORCHIDEE).

Calendrier prévisionnel

Le travail nécessitera des séjours à Grignon et à Montpellier dans chacun des deux laboratoires impliqués, selon les modalités suivantes:

- **Année 1** (2021-2022) (Montpellier, missions à Grignon) : appropriation de la bibliographie et des outils de modélisation OpenAlea, construction du prototype de modèle sur données existantes, rédaction d'un premier article.
- **Année 2** (2022-2023) (Grignon, missions à Montpellier) : expérimentation à Grignon pour obtenir des données visant à affiner les lois de réponse du fonctionnement sur l'architecture et à réaliser une première évaluation du modèle. Rédaction d'un second article.
- **Année 3** (2023-2024) (Grignon, missions à Montpellier) : fin de l'implémentation des modules de rétroaction, test des stratégies d'up-scaling, rédaction du manuscrit et d'un troisième article.

Encadrement de la thèse et unités d'accueil

La thèse se déroulera entre les UMR ECOSYS à Grignon jusqu'à la rentrée 2022 puis à Saclay (INRAE, AgroParisTech, Université Paris-Saclay) et AGAP à Montpellier (INRAE, CIRAD, INRIA), qui ont des compétences reconnues en écophysiologie et modélisation des plantes (voir références). Elle sera inscrite à l'école doctorale ABIES (AgroParisTech Université- Paris-Saclay).

Directrice de thèse : A. Jullien (ECOSYS, AgroParisTech), alexandra.jullien@agroparistech.fr

Co-encadrants : C. Richard-Molard (ECOSYS, INRAE), celine.richard-molard@inrae.fr

C. Pradal (AGAP, CIRAD), math-info, Christophe.pradal@cirad.fr

F. Rees (ECOSYS, INRAE), frederic.rees@inrae.fr

Candidatures et profil recherché :

- Les candidatures sont ouvertes immédiatement pour un recrutement en sept./oct. 2021.
- Envoyer CV et lettre de motivation aux quatre encadrants indiqués ci-dessus.
- Profil recherché : écophysiologiste/agronome/biologiste avec une expérience en modélisation et un goût pour les approches systémiques ou modélisateur math/info avec une expérience et des connaissances solides en écophysiologie ou biologie.

Les références citées dans le texte, ainsi que les dernières publications des encadrants sont disponibles à la fin de la version anglaise de ce document.

PhD proposal: Functional-structural modelling of plant-to-plant interactions and C, N budget in legume-based associations.

PhD granted by Convergence Institut CLAND¹ and the INRAE DIGIT-BIO metaprogramm²

Summary

Associating a cash crop with a leguminous plant is a major lever for reducing our dependence on synthetic fertilizers. Such agroecological practice dramatically alters the overall carbon (C) and nitrogen (N) budget within the agroecosystem. However, the consequences this may have on global climate remain uncertain because of our poor understanding of plant physiological changes. For example, the reduction in N₂O emissions allegedly caused by the reduction in mineral N inputs may strongly depend on the amount and N-concentration of the legume residues generated over time. The potential of soil C sequestration may also largely depend on how plants allocate C and N resources between shoots and roots, as several works indicate that root-derived plant materials contribute 2 to 5 times more to soil C storage than the shoot residues. Understanding how legume associations will benefit the climate therefore requires a better understanding of how the acquisition and allocation of C and N resources by the plants is modified by plant-to-plant interactions.

One of the challenges for improving large-scale surface and climate models is the multi-scale integration of processes from genotype to global scale (Peng et al., 2020). Recent results have shown the value of crop modelling integrating crop, environment and management interactions to improve global scale simulations (Müller et al., 2019; Wu et al., 2016). On the other hand, the consideration of sub-scale for the integration of fine physiological processes is still under-explored. However, the use of plant models such as Functional-Structural Plant Models (FSPM), integrating processes from the organ to the plant, represents an opportunity to address issues such as improving the simulation of C and N interactions in response to stress and management (Peng et al., 2020). Over the past decade, several generic models of aerial and root FSPM have been built (Barillot et al., 2016, Garin et al., 2014, Louarn and Faverjon 2018; Braghieri et al., 2020). Yet, there is currently no structure-function model to model the competition for light and nitrogen of a field crop population to yield, if it is associated with a legume or not.

The PhD proposed here aims to address this challenge in the case of an association between an oilseed rape plant and a legume in the context of crop diversification for agroecology. The objective is to improve the modelling of C and N management within the plant-soil system in the context of the association. To this end, the PhD student will first design a new, mechanistic FSPM (starting from an existing prototype) that will stimulate plant growth and shoot-root interactions for C and N, in response to their availability at the organ scale and over the entire crop cycle. This will constitute the first deliverable of the thesis. Next, the regulation of plant 3D architecture as a function of plant C and N resources and environmental conditions will be introduced, while maintaining computational efficiency to allow the simulation of associations in a manageable amount of time. Explicating these feedback processes, which are necessary for the simulation of plant-plant competition and yet often absent in plant models, will represent the second original result of the PhD. The model will be calibrated for cash crops in pure stand and in association with a legume, and then used to simulate

¹ <https://cland.lsce.ipsl.fr/>

² <https://www.inrae.fr/nous-connaitre/metaprogrammes#digitbio> (Digital biology for exploring and predicting life)

the effect of competition on yield but also on state variables such as the dynamics of leaf surface, plant biomass, N distribution within the canopy and crop shoot and root residues over the whole crop cycle. Finally, in an exploratory phase, a meta-modelling approach will be attempted in order to simplify the FSPM, so that it can quickly generate a reliable simulation of these variables as a function of plant growth conditions at a larger scale. This approach will allow an easier connection to regional or global land surface models such as ORCHIDEE (Krinner *et al.*, 2005). The PhD will aim to produce a plant model that is as generic as possible, using the oilseed rape/faba bean combination as a case study.

Eventually, this new model will simulate how legume associations can modify plant yield and biomass production, plant morphology and C and N budget within the soil-plant system. This will significantly improve our understanding of the functioning of plant associations, and also enable a better integration of plant plasticity and C and N dynamics in the context of crop-legume association within large-scale surface models.

Research questions proposed to the candidate

The PhD will focus on three questions:

- (i) How does the association modify the competition for light and nitrogen resources and the rules of carbon and nitrogen allocation between aerial and root parts? By building and using an oilseed rape FSPM, the PhD student will characterize the interactions between the above-ground and root compartments and their variability within winter oilseed rape in pure stand or associated with faba bean.
- (ii) In turn, what are the effects of CN allocation changes on morphogenesis processes? By introducing feedback processes into the model, the thesis will explore in a second step the impact of allocation feedback on the plant access to light and nutrient resources. The PhD will focus on leaf lifespan and expansion, branching regulation and root morphogenesis.
- (iii) How to take into account these regulations in a parsimonious way in a FSPM approach so as to allow upscaling from the plant to the canopy scales? The objective will be to simulate, in a modular way within a coherent model, both aerial and root morphogenesis, light interception (via biophysical models) and the dynamics of capture and distribution of C and N fluxes in the system (via ecophysiological models). A further degree of simplification will be addressed, depending on the progress of the PhD work, through a meta-modeling approach in order to achieve an integration of processes from the plant to the stand scale. This simplification will be a key point later on to allow interactions between structure-function approaches and larger scale models (crop model or global model like ORCHIDEE).

Previsionnal schedule

The work will require stays in Grignon, Saclay and Montpellier in each of the two laboratories involved, as follows:

- **Year 1** (2021-2022) (Montpellier, missions in Grignon): appropriation of bibliography and OpenAlea modeling tools, construction of the model prototype from existing data. Writing of the first article.
- **Year 2** (2022-2023) (Saclay, missions in Montpellier): experimentation in Grignon to obtain data necessary to refine the feedback response laws of functioning on plant architecture and to realize a first evaluation of the model. Writing of a second paper.
- **Year 3** (2023-2024) (Saclay, missions in Montpellier): end of the implementation of the feedback modules, test of the up-scaling strategies, writing of the manuscript and of a third article.

PhD supervision and location.

The PhD will be carried out between the UMR ECOSYS in Grignon up to October 2022 and then Saclay (INRAE, AgroParisTech, Université Paris-Saclay) and AGAP in Montpellier (INRAE, CIRAD, INRIA), which have recognized competences in plant ecophysiology and modeling (see supervisor references). It will be enrolled in the ABIES doctoral school (AgroParisTech Université-Paris-Saclay).

PhD supervisor: A. Jullien (ECOSYS, AgroParisTech), alexandra.jullien@agroparistech.fr

Co-supervisors: C. Richard-Molard (ECOSYS, INRAE), celine.richard-molard@inrae.fr

F. Rees (ECOSYS, INRAE), frederic.rees@inrae.fr

C. Pradal (AGAP, CIRAD), math-info, Christophe.pradal@cirad.fr

Applications:

- Applications are open immediately for recruitment in Sept/Oct 2021.
- Send CV and cover letter to the four supervisors indicated above.
- Applicant profile: ecophysioleologist / agronomist / biologist with experience in modeling and a fondness for systems approaches or math/info modeler with experience and solid knowledge in ecophysiology or biology.

References cited

Barillot, R., Chambon, C., & Andrieu, B. (2016). *Annals of Botany*, 118, 997-1013

Garin, G., Fournier, C., Andrieu, B., Houlès, V., Robert, C., & Pradal, C. (2014). *Annals of Botany*, 114(4), 795-812

Louarn, G., & Faverjon, L. (2018). *Annals of Botany*, 121(5), 875–896

Peng, B., Guan, K., Tang, J. et al. (2020) *Nat. Plants* 6, 338–348

Müller, C., Elliott, J., Kelly, D. et al. (2019) *Sci Data* 6, 50

Wu, X., N. Vuichard, P. Ciais, et al. (2016) *Geoscientific Model Development*, European Geosciences Union, 9 (2), 857 - 873.

Krinner G., Viogy N., de Noblet-Ducoudré N., et al. (2005) *Global Biogeochemical Cycles*, American Geophysical Union, 19 (GB1015), 1-33

Supervisor references

Brault V., Lévy-Leduc C., Mathieu A., Jullien A. (2018). Change-point estimation in the multivariate model taking into account the dependence: Application to the vegetative development of oilseed rape. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, Ref.: Ms. No. JABE-D-17-00115R2.

Jullien A., Mathieu A., Allirand J.-M., Pinet A., de Reffye P., Ney B., Cournède P.-H. (2011). Characterization of the interactions between architecture and source:sink relationships in Winter Oilseed Rape (*Brassica Napus* L.) using the GreenLab model. *Annals of Botany*, 107 (5) 765-779.

Lecarpentier C., Pagès L., Richard-Molard, C. (2021). Genotypic Diversity and Plasticity of Root System Architecture in response to Nitrogen Availability in Oilseed Rape (*Brassica napus*). *Plus One* (in press).

Vazquez-Carrasquer V., Laperche A, Bissuel C, Chelle M, Richard-Molard C (2021) Nitrogen Uptake Efficiency, mediated by fine root growth, early determines temporal and genotypic variations in Nitrogen Use Efficiency of winter oilseed rape. *Frontiers in Plant Science* (in press).

Reyes F., Pallas B., Pradal C., Vaggi F., Zanotelli D., Tagliavini M., Gianelle D., Costes E. (2019). MuSCA: A multi-scale source–sink carbon allocation model to explore carbon allocation in plants. An application to static apple tree structures. *Annals of Botany* <https://doi.org/10.1093/aob/mcz122>

Takahashi, H., & Pradal, C. (2021). Root phenotyping: important and minimum information required for root modeling in crop plants. *Breeding Science*, 71(1), 109-116.