



HAL
open science

Un modèle architecturé 3D pour l'étude de la compétition pour la lumière à l'intérieur des associations variétales de blé

Christophe Lecarpentier, Romain Barillot, Isabelle Goldringer, Jerome
Enjalbert, Bruno Andrieu

► To cite this version:

Christophe Lecarpentier, Romain Barillot, Isabelle Goldringer, Jerome Enjalbert, Bruno Andrieu. Un modèle architecturé 3D pour l'étude de la compétition pour la lumière à l'intérieur des associations variétales de blé. Colloque présentant les méthodes et résultats du projet Climagie (métaprogramme ACCAF), Nov 2015, Poitiers, France. 223 p. hal-01236559

HAL Id: hal-01236559

<https://hal.science/hal-01236559>

Submitted on 1 Dec 2015

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.

16-17 novembre 2015 - Poitiers

Actes du colloque présentant les méthodes et résultats du projet Climagie
(métaprogramme ACCAF)

ADAPTATION DES PRAIRIES SEMÉES AU CHANGEMENT CLIMATIQUE

Coordinateurs : Jean-Louis Durand, Jérôme Enjalbert, Laurent Hazard,
Isabelle Litrico, Catherine Picon-Cochard, Marie-Pascale Prudhomme, Florence Volaire



UN MODÈLE ARCHITECTURÉ 3D POUR L'ÉTUDE DE LA COMPÉTITION POUR LA LUMIÈRE À L'INTÉRIEUR DES ASSOCIATIONS VARIÉTALES DE BLÉ

A 3D MODEL TO STUDYING THE COMPETITION FOR LIGHT IN CULTIVAR MIXTURES OF WHEAT CROPS

Christophe Lecarpentier¹, Romain Barillot^{2,3}, Isabelle Goldringer¹,
Jérôme Enjalbert¹, Bruno Andrieu^{2,3}

christophe.lecarpentier@moulon.inra.fr

¹Inra, UMR 0320 / UMR 8120 Génétique Quantitative et Évolution – Le Moulon, F-91190 Gif- sur-Yvette, France, ²Inra, UMR1402 ECOSYS, F-78850 Thiverval-Grignon, France, ³AgroParisTech, UMR1402 ECOSYS, F-78850 Thiverval-Grignon, France

RÉSUMÉ

Un nouveau modèle de blé est élaboré pour tester virtuellement la production d'un grand nombre de mélanges variétaux et ainsi d'orienter la constitution du mélange optimal selon les conditions climatiques. Le modèle est individu-centré et basé sur le modèle /ADEL-blé/qui simule la dynamique de l'architecture 3D d'une plante de blé. La précocité est simulée à partir de l'approche du modèle de production /Sirius/ pour simuler l'induction florale et ses conséquences sur la morphogenèse aérienne. Le modèle d'interaction végétation / rayonnement /Caribu/ couplé au modèle de la plante permet une simulation de la compétition pour la lumière. Le modèle est actuellement validé pour le tallage d'une variété en pure. Les développements en cours concernent la validation de la croissance de la surface foliaire, et le nombre de grains par épi.

INTRODUCTION

Avéré depuis de nombreuses années maintenant, le changement climatique se traduit notamment par des événements climatiques extrêmes de plus en plus fréquents, résultant en une stochasticité environnementale accrue. De plus, le système agricole intensif est remis en cause pour les impacts environnementaux qu'il provoque et c'est pourquoi, il devient nécessaire de réduire l'utilisation des engrais et pesticides (Plan Ecophyto 2018), mais aussi l'irrigation ou les interventions coûteuses en énergies fossiles. Dans ce contexte où l'augmentation de la stochasticité environnementale s'ajoute à une nécessaire

diminution du contrôle anthropique des agrosystèmes, il est essentiel de mettre au point des systèmes de cultures capables de tamponner la variabilité environnementale.

De précédentes études ont pu montrer que la diversité qu'elle soit fonctionnelle ou en nombre d'espèces permettait une augmentation de la production de biomasse (Tilman *et al.*, 1997). Accroître la diversité au sein des cultures a de nombreux effets positifs tels qu'une augmentation de la production (Crawford et Rudgers, 2012) ainsi que des autres services écosystémiques fournis par la parcelle (Newton, Begg et Swanston, 2009). L'augmentation de la diversité peut se faire à différents niveaux : (1) l'augmentation du nombre d'espèces cultivées dans un paysage, (2) l'augmentation du nombre et surtout de la diversité des variétés utilisées au sein d'une espèce et (3) l'utilisation d'associations d'espèces ou de variétés à l'intérieur d'une même parcelle.

Dans cette étude, nous avons choisi de nous axer sur l'accroissement de la diversité intra-parcelle, à l'échelle intra-spécifique. L'utilisation d'associations variétales (AV) a fait l'objet de nombreuses études, qui montrent que les associations variétales peuvent permettre une augmentation significative du rendement par rapport à la moyenne des composantes en pur (Gallandt *et al.*, 2001 ; Essah et Stoskopf, 2002 ; Ostergaard *et al.*, 2005 ; Kiær *et al.*, 2009) et ceci pour de nombreuses espèces de céréales (blé, orge, avoine, riz, etc.) de l'ordre de 0.5 à 5 % (Smithson et Lenne, 1996). L'intérêt des mélanges variétaux pour diminuer l'impact de plusieurs bio-agresseurs simultanément a été souligné dans de nombreuses études, car il est possible de combiner des variétés résistantes à des bio-agresseurs différents. (Finckh *et al.*, 2000; King et Lively, 2012 ; Wolfe, 1985; Tooker et Frank, 2012). Si les AV peuvent offrir également une meilleure stabilité des rendements, une augmentation de la fertilité des sols, un meilleur contrôle des adventices ou une augmentation de la diversité de la macro/méso/micro-faune aérienne et du sol (Chateil *et al.*, 2013), ces services écosystémiques ont été peu étudiés.

C'est sur le blé, troisième céréale la plus cultivée au monde et céréale la plus cultivée en France qui représente donc un enjeu majeur de l'agronomie, que nous étudions actuellement l'intérêt des mélanges variétaux. Il s'avère que c'est une plante qui semble adaptée à la culture en mélange : d'après Smithson et Lenne (1996), sur plus de 200 essais, les rendements de blé en mélange sont généralement supérieurs aux moyennes des mêmes variétés cultivées en monoculture d'environ 4 %.

Avec près de 380 variétés de blé tendre inscrites au catalogue, l'assemblage de variétés relève d'une combinatoire quasi infinie (il existe plus de 72 000 combinaisons binaires de ces variétés, près de 900 millions de combinaisons quaternaires !), qui épuise rapidement les capacités expérimentales des instituts techniques, coopératives et des organismes de

recherche. L'intérêt d'une approche par modélisation de l'interaction et de la complémentarité des variétés dans un mélange est donc une des solutions envisageables (cf. Arnaud Gauffreteau et al., dans ce numéro, pour une approche complémentaire par idéotypage).

PRÉSENTATION DU MODÈLE

L'objet de ce travail est de modéliser les interactions de la partie aérienne d'un peuplement de blé génétiquement hétérogène, afin d'identifier les caractéristiques architecturales qui peuvent contribuer à une meilleure utilisation des ressources lumineuses. Afin de représenter au mieux la compétition pour la lumière entre les plantes, nous avons choisi une approche individu centrée avec une représentation explicite de l'architecture. Notre modèle reprend plusieurs aspects du modèle Adel-blé (Fournier *et al.*, 2003) qui simule la dynamique de l'architecture 3D d'une plante de blé. Toutefois dans Adel-blé, la représentation de la plasticité des plantes se fonde sur la caractérisation expérimentale des peuplements. Dans notre travail, nous proposons et évaluons des règles de comportement simples permettant de simuler les composantes essentielles de la plasticité de l'architecture aérienne chez le blé : le tallage, le nombre de feuilles par axe, les dimensions foliaires le long d'un axe, la dynamique de tallage et le nombre de feuilles par axe, eux mêmes liés à la date de passage du stade végétatif au stade reproducteur. Nous utilisons pour cela le module de précocité de Sirius (Jamieson *et al.*, 1998 ; He *et al.*, 2012).

Aperçu global du modèle

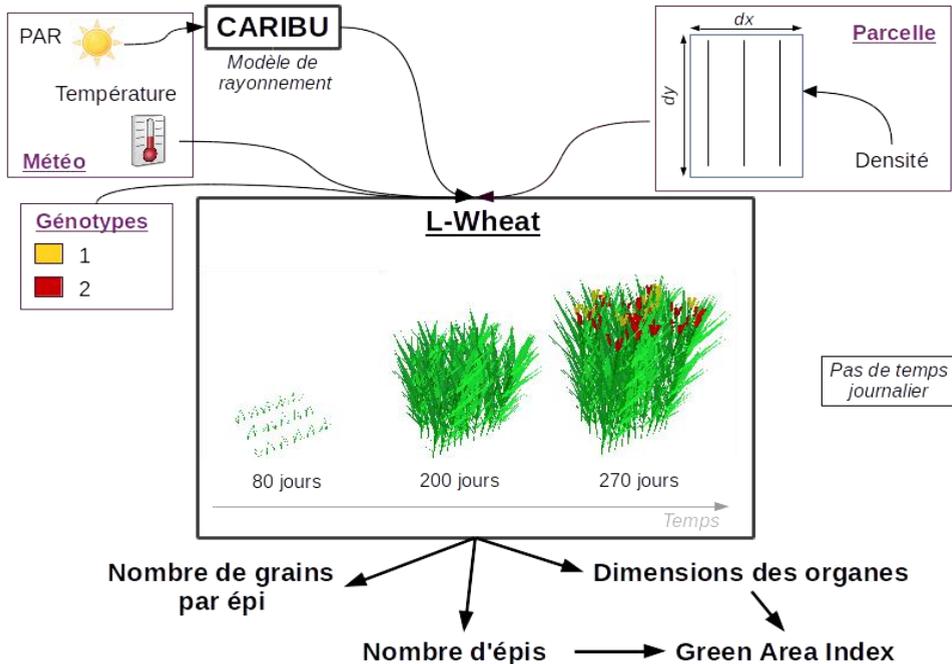


Figure 1 : aperçu global du fonctionnement du modèle.

Le modèle simule le cycle complet de chaque plante, du semis à la maturité avec un pas de temps journalier. L'ensemble des processus sont dépendants de la température, le modèle accumule donc les températures à chaque jour sous forme de somme des températures depuis le semis (en degrés jour).

Sont spécifiés en entrée (1) des fichiers météo contenant des données de température et de rayonnement global à partir duquel est estimé la quantité journalière de radiations photosynthétiquement actives interceptées par m^2 de sol, (2) des informations spatiales (dimensions de la parcelle, distance inter-rang et densité de semis) permettant de construire la parcelle virtuelle et (3) la liste des génotypes à semer sur la parcelle. A l'aide de ces entrées, sont estimés à chaque pas de temps le développement de chaque plante (nombre d'axes, dimensions de chaque organe, rayonnement intercepté par chaque axe) et en fin de cycle, le nombre de grains produits par épi. Toutes ces sorties nous permettent de calculer le Green Area Index (GAI) de la parcelle pour ainsi évaluer le modèle.

Les caractères les plus notablement impactés par la compétition pour la lumière au cours du développement du blé sont (1) l'élaboration du nombre final d'épi et (2) la surface foliaire des feuilles. Pour simuler l'impact de cette compétition, nous insérons des règles de plasticité avec des boucles de rétro-action dans les règles de développement du modèle. Le calcul du nombre de grains par individu est une résultante directe de l'expression de toutes ces plasticités.

Afin de simuler la compétition pour la lumière, le modèle de développement végétal est couplé à un modèle de rayonnement : **Caribu** (Chelle et Andrieu, 1998), qui calcule par projection la quantité de PAR interceptée au niveau de chaque organe à partir de la quantité journalière en μmol de PAR intercepté par m^2 .

Notons que nous nous plaçons uniquement dans des conditions de rayonnement diffus. Il est important de noter également que même si la modélisation du développement des mélanges variétaux est le but de la conception de ce modèle, actuellement le modèle est calibré en culture pure.

Le deuxième but majeur de ce modèle est d'être couplé avec un modèle de génétique évolutive permettant ainsi des études de parcelle en mélange sur plusieurs générations, et dans des environnements climatiques contrastés. La valeur reproductive de chaque plante est estimée par le nombre de grains qu'elle produit ; en découle une valeur reproductive moyenne de chaque génotype présent sur la parcelle. Pour estimer la quantité de graines de la génération $n+1$ à semer, le modèle se fonde sur la simulation de la production de grain de chaque plante au sein du peuplement. Le nombre de grains par individu est calculé à partir du nombre de talles fertiles et du nombre de grains par épi, que nous supposons être proportionnels au rayonnement intercepté par la talle durant une fenêtre de temps correspondant à la formation des grains (Fischer, 1985).

Description de la plante

Le modèle est développé en langage L-Py (Boudon *et al.*, 2012), hybride entre les L-systèmes (Prusinkiewicz, 1998) et le python. De par les propriétés des L-systèmes, la plante est décrite comme un assemblage de différents modules chacun indépendant et autonome suivant des lois d'action qui leur sont propres.

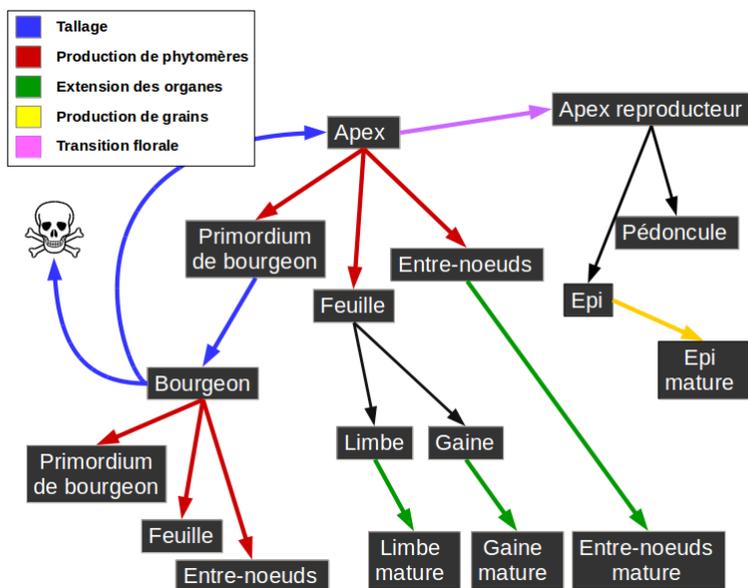


Figure 2 : présentation de l'ensemble des modules intervenant au cours du cycle.

Chaque « type d'organe » est représenté par un module différent : $\{Apex, Primordium de Bourgeon, Bourgeon, Feuille (indifférenciée), Gaine, Limbe, Entre-nœuds, Pédoncule, Épi\}$, les grands processus éco-physiologiques impliqués dans le développement végétal du blé sont réalisés par l'ensemble de ces 9 modules (figure 2).

À chaque plastochrone, l'Apex produit un phytomère végétatif composé d'un primordium de bourgeon, d'une feuille indifférenciée et d'un entre-nœud. L'apex produit n phytomères végétatifs, n représentant le nombre final de feuille sur chaque axe estimé à partir des conditions de température et de photopériode. Une fois que le dernier phytomère végétatif est produit, l'Apex passe en mode reproducteur en effectuant sa transition florale. Le tallage est piloté par le Bourgeon qui dès son initiation par l'Apex, reste à l'état de primordium pendant un plastochrone. Ensuite, il produit des phytomères végétatifs à chaque plastochrone jusqu'à ce qu'il ait la possibilité de débourrer. Si le Bourgeon réussit à débourrer, il devient Apex, sinon il meurt et disparaît ainsi que toutes les structures qu'il a produites. La Feuille indifférenciée représente la feuille en croissance cachée à l'intérieur de la gaine précédente et à son émergence se différencie en une Gaine et un Limbe qui chacun grandiront jusqu'à atteindre leur taille finale. L'Entre-nœud suit le même processus d'extension en grandissant jusqu'à sa longueur finale. La date d'épiaison (moment d'apparition de l'épi) est calculée en fonction de la date de transition florale et

donc du nombre final de feuilles. Chaque Épi produit indépendamment des grains jusqu'à la maturité de la plante en fonction de l'environnement lumineux de l'intégralité de l'axe.

Intégration de la plasticité

Plasticité des surfaces foliaires

Dans ce modèle, la plasticité des surfaces foliaires se produit à deux endroits. Les limbes des feuilles de rosette ont des longueurs dépendantes du régime de température alors que l'ensemble des limbes ont des largeurs dépendant de la quantité de rayonnement captée par la feuille précédente.

A ce jour, la plasticité des largeurs des feuilles n'est pas encore implémentée, les feuilles ont une dimension mesurée expérimentalement, sur la variété Soissons. L'incrément de longueur finale entre deux limbes successifs est calculé en fonction des conditions de température journalière moyenne. La température a un impact à partir du moment où le primordium de la feuille en question est produit par l'apex jusqu'à son émergence.

Plasticité de la dynamique de tallage

Le tallage est un processus qui se déroule en 3 étapes : (1) l'émission des talles, (2) l'arrêt de l'émergence des talles et (3) la régression d'une partie des talles produites. L'enchaînement chronologique entre ces trois étapes est séquentiel et est approché dans le modèle de la manière suivante.

L'émission des talles est synchronisée avec l'émergence des feuilles avec un décalage de 2 phyllochrones (Masle-Meynard, 1982). Lorsque la troisième feuille du brin-maître émerge, la première feuille de la première talle (talle du coléoptile) apparaît à l'aisselle de la première feuille du brin-maître. De la même manière, lorsque la troisième feuille de la talle du coléoptile émerge, la première feuille de la première talle secondaire apparaît à l'aisselle de la première feuille de la talle du coléoptile.

L'arrêt du tallage est piloté par un signal de détection de la densité du peuplement mimant un signal de qualité de la lumière de type rouge clair – rouge sombre (Evers et al., 2007). Un sous-peuplement de plantes considérées comme voisines est défini pour chaque plante de la parcelle. Dès que le LAI de ce sous-peuplement de plantes voisines dépasse un certain seuil : le LAIcritique, la plante cible n'émettra plus aucune talle (Simon *et al.*, 1989).

La régression de talles est gérée directement par la quantité de rayonnement captée par axe et un axe nécessite une quantité seuil de rayonnement pour survivre à partir de la

montaison, phase où les axes entrent en compétition les uns avec les autres. A partir de la montaison, la quantité de radiations photosynthétiquement actives (PAR) captées par chaque axe est intégrée sur des fenêtres successives de 100°C jours. Au terme de chaque fenêtre de temps, la quantité de rayonnement interceptée par la talle considérée comme la plus faible (la plus jeune avec l'ordre le plus élevé) est comparée à un seuil critique : PARseuil. Si l'axe en question a intercepté moins de rayonnement que nécessaire pour sa survie, il meurt.

La plasticité sur le tallage se fait ainsi à deux niveau : à l'arrêt du tallage et lors de la régression des talles.

Plasticité de l'élaboration du nombre de grains

Le nombre de grains par épi est estimé selon les conditions de température et de rayonnement perçues par tous les organes de la talle. Rayonnement intercepté par axe par jour et température journalière sont intégrés sur une fenêtre de temps d'une trentaine de jour avant la floraison puis moyennés.

RÉSULTATS

L'enjeu majeur du modèle développé est de prédire de manière cohérente le nombre d'épis produits et maintenus par plante à maturité pour différentes densités de semis.

Dynamique du nombre de talles

Calibration des paramètres d'arrêt du tallage et de régression des talles

Pour calibrer les paramètres d'arrêt du tallage et de régression des talles, nous avons utilisé les données récoltées lors de la campagne 2013/2014 sur un essai réalisé dans le cadre du projet Wheatamix (<http://www6.inra.fr/wheatamix>) à Grignon où 60 génotypes ont été semés à deux densités {30 pl/m² et 150 pl/m²}.

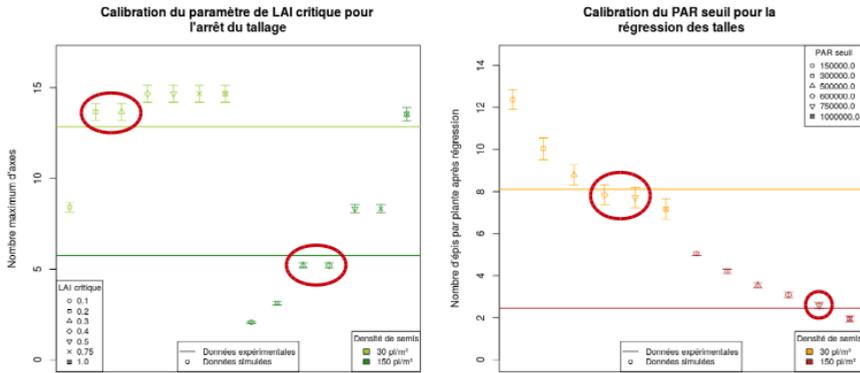


Figure 3 : calibration des deux paramètres fondamentaux du tallage. À gauche la calibration du LAI critique sur 7 valeurs différentes de LAI critique à deux densités. À droite, calibration du PAR seuil sur 6 valeurs de PAR seuil à deux densités. Chacune des 26 simulations contenait entre 30 et 45 plantes pour prévenir les effets stochastiques.

Aujourd'hui les dimensions foliaires simulées par le modèle sont calibrées uniquement pour la variété : « Soissons » ; nous nous concentrons donc sur cette variété. Plusieurs simulations ont été lancées en faisant varier les paramètres LAIcritique (pour l'arrêt du tallage) et PARseuil (pour la régression des talles) dans un intervalle précis (entre 0,1 et 1 pour le LAIcritique et entre 50 000 et 1 000 000 μmol de PAR intercepté par cm^2 de plante pour le PARseuil). Pour chaque simulation, le nombre de talles en mars simulé est comparé au nombre de talles en mars relevé expérimentalement et le nombre d'épis simulé est comparé au nombre d'épis dénombrés expérimentalement. Les valeurs de LAIcritique et de PARseuil permettant d'avoir les écarts les plus faibles entre résultats simulés et expérimentaux ont été retenues et utilisées dans le modèle par la suite. Ici, il est important d'utiliser la même valeur de paramètre quelle que soit la densité et les meilleures valeurs de paramètre sont $\{\text{LAIcritique} = 0,3, \text{PARseuil} = 750\ 000 \mu\text{mol PAR par m}^2 \text{ par jour}\}$.

Tests du modèle en culture pure sur plusieurs densités de culture

Pour tester la dynamique de tallage de notre modèle, nous avons reproduit par simulation un essai densité comme celui de Darwinkel (1978) où la variété néerlandaise Lely a été semée à 7 densités $\{5 \text{ pl/m}^2, 25 \text{ pl/m}^2, 50 \text{ pl/m}^2, 100 \text{ pl/m}^2, 200 \text{ pl/m}^2, 400 \text{ pl/m}^2, 800 \text{ pl/m}^2\}$.

Dans chaque cas, le nombre total de talles produites par plante et le nombre d'épis par plante ont été mesurés. L'essai numérique est composé de 5 répétitions et le nombre maximum de talles ainsi que le nombre final d'épis sont comparés entre simulation et expérimentation à chacune de ces densités.

Il est important de noter que cette expérimentation à laquelle nous comparons nos données de simulation a été réalisée aux Pays-Bas avec une variété locale. La simulation, bien que semée rigoureusement à la même date, s'est déroulée avec un climat de région parisienne pour une variété de type « Soissons ».

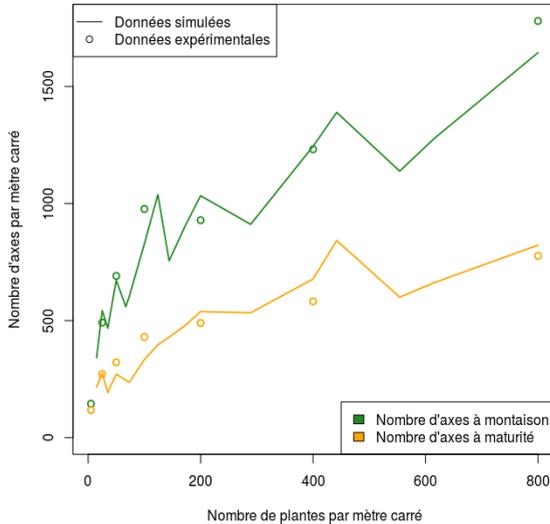


Figure 4 : densité maximum de talles et densité d'épis simulées par le modèle à plusieurs densités au sein d'une large fourchette (de 20 à 800 pl/m²).

Même si l'arrêt du tallage semble piloté par un signal de qualité de la lumière (Evers et al., 2007) l'approximation faite dans le modèle passant par un LAI critique semble tout de même permettre une bonne prédiction de l'arrêt de la production de ramification comme cela a été proposé par Simon *et al.*, (1989) et par conséquent une bonne prédiction du nombre maximal de talles avant régression. De plus, même si les mécanismes de régression restent peu connus, l'approximation faite dans le modèle permet donc de prédire assez bien le nombre d'épis après régression.

PERSPECTIVES

Maintenant que le modèle semble calibré pour une variété en ce qui concerne la dynamique de tallage, deux étapes restent cruciales pour une bonne validation : (1) une vérification des bonnes dynamiques de LAI du couvert global et (2) une bonne prédiction du nombre de grains par épi.

Ceci fait, le modèle pourra être paramétré en termes de dimensions foliaires et de tallage pour d'autres variétés, afin de concevoir des parcelles virtuelles en mélange. Ainsi nous pourrons étudier les interactions entre des plantes phénotypiquement très contrastées en termes de hauteur et de précocité.

BIBLIOGRAPHIE

Frédéric Boudon, Christophe Pradal, Thomas Cokelaer, Przemyslaw Prusinkiewicz et Christophe Godin. 2012. « L-Py: An L-System Simulation Framework for Modeling Plant Architecture Development Based on a Dynamic Language ». *Frontiers in Plant Science* 3. doi:10.3389/fpls.2012.00076.

Carole Chateil, Isabelle Goldringer, Léa Tarallo, Christian Kerbirou, Isabelle Le Viol, Jean-François Ponge, Sandrine Salmon, Sophie Gachet et Emmanuelle Porcher. 2013. « Crop genetic diversity benefits farmland biodiversity in cultivated fields ». *Agriculture, Ecosystems & Environment* 171 (mai): 25-32. doi:10.1016/j.agee.2013.03.004.

Chelle M. et Andrieu B. 1998. « The nested radiosity model for the distribution of light within plant canopies ». *Ecological Modelling* 111 (1): 75-91.

Crawford K.M. et Rudgers J.A. 2012. « Plant species diversity and genetic diversity within a dominant species interactively affect plant community biomass ». *Journal of Ecology*. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2745.2012.02016.x/full>.

Darwinkel A. 1978. « Patterns of tillering and grains production of winter wheat at a wide range of plant densities ». *Netherlands Journal of Agricultural Science* 26: 383-98.

Essah C. et Stoskopf N.C. 2002. « Mixture performance of phenotypically contrasting barley cultivars ». *Canadian Journal of Plant Science* 82 (1): 1-6.

Evers J., Jochem B., Vos J., Chelle M., Andrieu B., Fournier C. et Paul C. Struik. 2007. « Simulating the effects of localized red:far-red ratio on tillering in spring wheat (*Triticum aestivum*) using a three-dimensional virtual plant model ». *New Phytologist* 176 (2): 325-36. doi:10.1111/j.1469-8137.2007.02168.x.

Finckh M.R., Gacek E.S., Goyeau H., Lannou C., Merz U., Mundt C.C., Munk L. et al., 2000. « Cereal variety and species mixtures in practice with emphasis on disease resistance ». *Agronomie* 20: 813-37.

Fischer R.A. 1985. « Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature ». *The Journal of Agricultural Science* 105 (02): 447-61.

Fournier C., Andrieu B., Ljutovac S. et Saint-Jean S., 2003. « ADEL-wheat: a 3D architectural model of wheat development ». *Plant growth modeling and applications*. Beijing: Tsinghua University Press/Springer-Verlag, 54-63.

Gallandt E.R., Dofing S.M., Reisenauer P.E. et Donaldson E. 2001. « Diallel Analysis of Cultivar Mixtures in Winter Wheat ». *Crop Science* 41 (3): 792. doi:10.2135/cropsci2001.413792x.

He, Jianqiang, Jacques Le Gouis, Pierre Stratonovitch, Vincent Allard, Oorbessy Gaju, Emmanuel Heumez, Simon Orford, et al., 2012. « Simulation of Environmental and Genotypic Variations of Final Leaf Number and Anthesis Date for Wheat ». *European Journal of Agronomy* 42 (octobre): 22-33. doi:10.1016/j.eja.2011.11.002.

Jamieson, P. D., M. A. Semenov, I. R. Brooking, et G. S. Francis. 1998. « Sirius : a mechanistic model of wheat response to environmental variation ». *European Journal of Agronomy* 8: 161-79.

- Kiær, L. P., I. M. Skovgaard, et H. Østergaard. 2009. « Grain yield increase in cereal variety mixtures: A meta-analysis of field trials ». *Field crops research* 114 (3): 361 73.
- King K.C. et Lively C.M. 2012. « Does genetic diversity limit disease spread in natural host populations? ». *Heredity* 109 (4): 199 203. doi:10.1038/hdy.2012.33.
- Masle-Meynard, Josette. 1982. « Elaboration du nombre d'épis d'un peuplement de blé d'hiver en situation de compétition pour l'azote II. Modélisation du nombre d'épis ». *Agronomie* 2 (1): 17 24.
- Newton A.C., Begg G.S., et Swanston J.S. 2009. « Deployment of diversity for enhanced crop function ». *Annals of Applied Biology* 154 (3): 309 22. doi:10.1111/j.1744-7348.2008.00303.x.
- Ostergaard H., Kristensen K. et Jensen J.W. 2005. « Stability of variety mixtures of spring barley ». *Organic Plant Breeding Strategies and the Use of Molecular Markers*. about:home.
- Prusinkiewicz, Przemyslaw. 1998. « Modeling of spatial structure and development of plants : a review ». *Scientia Horticulturae*, 113 49.
- Simon, J.C., Gastal F., Lemaire G. et others. 1989. « Compétition pour la lumière et morphologie du trèfle blanc (*Trifolium repens* L.): émission des feuilles et des ramifications ». *Agronomie* 9 (4): 383 89.
- Smithson, J.B., et Lenne J.M. 1996. « Varietal mixtures: a viable strategy for sustainable productivity in subsistence agriculture ». *Annals of Applied Biology* 128 (1): 127 58.
- Tilman, David, Johannes Knops, David Wedin, Peter Reich, Mark Ritchie, et Evan Siemann. 1997. « The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes ». *Science* 277 (5330): 1300 1302.
- Tooker, John F. et Steven D. Frank. 2012. « Genotypically diverse cultivar mixtures for insect pest management and increased crop yields ». Édité par Ingolf Steffan-Dewenter. *Journal of Applied Ecology* 49 (5): 974 85. doi:10.1111/j.1365-2664.2012.02173.x.
- Wolfe, M.S. 1985. « The current status and prospects of multiline cultivars and variety mixtures for disease resistance ». *Annual Review of Phytopathology* 23 (1): 251 73.