



HAL
open science

Caractérisation fonctionnelle et performances d'une céréale vivace (*Thinopyrum intermedium*): une alternative agroécologique pour les systèmes de grandes cultures d'Europe occidentale.

Olivier Duchene

► To cite this version:

Olivier Duchene. Caractérisation fonctionnelle et performances d'une céréale vivace (*Thinopyrum intermedium*): une alternative agroécologique pour les systèmes de grandes cultures d'Europe occidentale.. Sciences agricoles. Institut agronomique, vétérinaire et forestier de France, 2020. Français. NNT: 2020IAVF0025 . tel-03185018

HAL Id: tel-03185018

<https://pastel.hal.science/tel-03185018v1>

Submitted on 30 Mar 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.

NNT : 2020IAVF0025

THESE DE DOCTORAT

préparée à l'Institut des sciences et industries du vivant et de l'environnement (AgroParisTech)

pour obtenir le grade de

Docteur de l'Institut agronomique vétérinaire et forestier de France

Spécialité : Sciences agronomiques

École doctorale n° 581

Agriculture, alimentation, biologie, environnement et santé (ABIES)

par

Olivier DUCHÊNE

**Caractérisation fonctionnelle et performances d'une céréale vivace
(*Thinopyrum intermedium*) : une alternative agroécologique pour les
systèmes de grandes cultures d'Europe occidentale.**

Directeur de thèse : Christophe DAVID

Co-encadrement de la thèse : Florian CELETTE

Thèse présentée et soutenue à Paris, le 11 décembre 2020 :

Composition du jury :

M. Philippe TIXIER, Chercheur, Cirad

M. Sylvain PLANTUREUX, Professeur, ENSAIA

M. Michel DURU, Directeur de Recherche, INRAE

Mme Aurélie METAY, Maître de Conférences, Institut Agro - Montpellier SupAgro

M. Jean-Yves COLOMB, Agriculteur, Groupe Oxyane

M. Florian CELETTE, Enseignant-Chercheur, ISARA

M. Christophe DAVID, Professeur, ISARA

Président

Rapporteur & Examineur

Rapporteur & Examineur

Examinatrice

Examineur

Co-encadrant & Examineur

Directeur de thèse

Unité Agroécologie et Environnement - ISARA

23 rue Jean Baldassini

69007 Lyon

À mes compagnons de cordée qui, chacun à leur altitude, m'ont tantôt guidé tantôt suivi,
sécurisant le chemin qui m'a conduit jusqu'ici

Aux agronomes de « la stratégie de croissance » et aux écologues de « l'indice de récolte »
qui ont nourri mon enthousiasme et motivé mon travail

« Il faut avoir une parfaite conscience de ses propres limites, surtout si on veut les élargir »

Antonio Gramsci, *Lettres de prison* (1947)

« Il ne faudrait pas mettre toutes les plantes dans le même panier »

Lisa Doumenc

« La seule chose qu'il faut voir, c'est que chaque fois qu'il y a un pas de fait en avant, il se peut que ça recule un brin, mais jamais d'autant. Ça montre qu'il n'y a rien de gaspillé, en fin de compte, malgré que des fois on pourrait croire le contraire »

John Steinbeck, *Les raisins de la colère* (1938)

Remerciements

A l'étape de rédiger les remerciements, je m'aperçois que cette partie doit remercier. Sans blague. Qui ? Vous allez le savoir. Pourquoi ? Personne ne le sait véritablement, hormis que les personnes nommées ont accompagné la production et l'accouchement d'une thèse de doctorat, mais dont la réalité de leur aide ou de leur rôle reste souvent bien floue. C'est pourquoi je tiens d'abord à vous partager les motivations de mes remerciements indépendamment des noms qui viendront ensuite se succéder dans cette liste. De cette manière, j'espère pouvoir en conserver l'intention originale ; celle de témoigner d'un parcours qui m'a satisfait et enrichi pour d'innombrables raisons qui ne peuvent être récitées, dédiées à une personne, et être contées comme si elles étaient partageables.

J'ai eu la chance de réaliser cette thèse entouré de personnes prévenantes, curieuses, disponibles, confiantes, réconfortantes et enthousiastes. Bien sûr, la rigueur de certains m'a poussé à travailler davantage ; et les divergences de points de vue avec d'autres m'ont exhorté à être plus convaincant ou à questionner mes choix, un peu plus. Mais quels qu'aient été les périodes et les moments qui ont jalonné ce travail, j'ai bénéficié d'oreilles à l'écoute de mon travail et de mes envies, et d'approbations sincères lorsque mon parcours et mes projets se tournaient vers d'autres endroits que l'agronomie.

En plus de ma présence à l'ISARA, ma thèse m'a amené à côtoyer et à travailler avec des équipes de recherches bien au-delà de mon foyer d'accueil initial. Cette ouverture et ces collaborations opportunistes ont été une des facettes, je le crois, les plus intéressantes et bénéfiques de ma thèse. J'ai parfois l'impression qu'elles m'ont permise de faire d'une thèse trois ou quatre coups.

Bien que le travail d'analyse proposé tout au long de ces pages ne puisse le refléter entièrement, mon sujet d'étude m'a offert une opportunité relativement peu fréquente. Celle de s'associer à la naissance d'une thématique, de bénéficier de toute l'attention portée à un nouveau-né et d'être emporté par l'élan d'une initiative toute neuve. A la croisée des disciplines, et interrogeant le périmètre même de l'agriculture telle qu'elle est connue et pratiquée aujourd'hui, étudier les céréales vivaces avait tout pour rassasier mes appétits omnivores et euryphages.

Je suis plus qu'heureux d'avoir fait un doctorat qui, au cas où il n'aurait pas comblé les objectifs de la recherche scientifique, a pu au moins combler l'essentiel de mes attentes. Gardons cette satisfaction en guise d'antienne, ou comme refrain entêté à la mélodie de mes remerciements qui suivent.

Tout d'abord, je tiens à remercier les personnes qui ont participé à la conduite des expérimentations et à la collecte des données qui ont servi à rédiger cette thèse. Sans eux, point de doctorat et point de sciences.

Cela commence naturellement par les agriculteurs qui n'ont pas hésité à participer à cette thèse. Patrice Barrey, Guillaume Jordan, Didier Boichon, Roland et Francis Badin, Philippe et Bénédicte Rimaud, tous ont été suffisamment curieux et joueur pour accepter d'utiliser des terres et du temps pour faire pousser une culture jusqu'ici inconnue. Le mérite leur revient. On ne peut pas dire que leur métier ne soit pas déjà mouvementé, chahuté et plein de rebondissements. Ils ont pourtant tout fait pour trouver les bonnes parcelles, les bonnes idées et les bons équipements pour accompagner ce travail. Ils ont aussi été, encore une fois, la preuve que l'innovation est un processus qui leur appartient aussi.

En Belgique, à Gembloux AgroBio-Tech, Laura Fagnant a assuré, avec l'aide de ses collègues, le suivi d'un essai qui a débuté en 2017 lors du lancement de ma thèse. Après la rédaction de son travail de fin d'étude sur le sujet, elle continue encore aujourd'hui à faire vivre cet essai et construit de nouvelles expérimentations dans le cadre de la thèse de doctorat qu'elle débute sur les céréales vivaces. L'enthousiasme, le sérieux, et la gentillesse de Laura m'ont permis de bénéficier d'un échange

enrichissant et d'initiatives que je n'aurais pas pu porter moi-même. Je lui suis extrêmement reconnaissant de son travail, et j'espère que je pourrais à mon tour lui apporter du soutien dans les années qui viennent pour son travail de doctorat.

Sur la ferme expérimentale d'Arvalis – Institut du Végétal, à Pusignan, j'ai eu le plaisir d'être accompagné et soutenu par Yves Pousset, Thibaut Ray, Stacy Bourrely et André Folliet. Leur accueil et leur curiosité ont largement participé à la qualité du réseau qui appuie mon travail aujourd'hui. Je remercie bien volontiers Alexandra Dutay d'avoir rejoint cette équipe pour quelques mois lors de son stage, et d'avoir passé autant de temps à suivre les cultures et à regrouper un jeu de données qui a fourni de nombreuses pistes de réflexion pour les études et analyses à venir.

Sur le site de Crouel de l'INRAE, je suis heureux d'avoir eu un interlocuteur aussi disponible et prévenant qu'Alain Chassin. Sur les sites accueillis par Secobra Recherches dans les Yvelines et la Marne, je remercie Florent Cornut et ses recrues de m'avoir apporté leur appui et pour avoir assuré la gestion d'essais que je n'aurais pu suivre sans eux.

A l'ISARA, je dois un immense merci à Justine de Vettor, Esther Fouillet, Mélissa Pugibet et Fleurine France pour avoir choisi de venir travailler quelques mois sur les essais de la région lyonnaise. Au-delà du travail qu'elles ont accompli, leur bonne humeur et leur humour ont sauvé les journées passées sur le terrain et dans les laboratoires. J'espère qu'elles auront pu bénéficier de leur séjour sur ce projet de recherche autant qu'elles m'ont permis de produire cette thèse.

Le travail de terrain et de laboratoire n'aurait jamais été possible à l'ISARA sans Thomas Lhuillery et Adeline Cadiergues. Bien qu'ils ne la sollicitent jamais, Thomas et Adeline forcent l'admiration (la mienne en tout cas). Après plus de quatre années passées à accompagner Thomas dans les champs, je n'ai pas de bonne manière d'exprimer son rôle dans la fin de ma formation d'étudiant et dans mon parcours de doctorant. Qu'il neige, qu'il pleuve, ou qu'il fasse une température caniculaire, Thomas assurera les observations et les protocoles d'expérimentation dans les essais. Il accompagne et prend en charge plus de stagiaires et de doctorants que le meilleur des enseignants ou des chercheurs. Il est armé d'une volonté, d'une endurance, et d'un humour à vous faire ravalier vos petites plaintes et vos courbatures de bureaucrate. Sur le terrain, ou sur un mur d'escalade, passer du temps avec Thomas est un remède à la mélancolie. J'aimerais un jour pouvoir lui rendre au centuple l'énergie, les efforts et le temps qu'il m'a consacré.

Concernant Adeline, elle ne mérite pas moins d'éloges. Malgré le fait que je sois coupable de lui avoir fourni un travail très fastidieux (laver et analyser des racines fines d'un millimètre ou moins), son enthousiasme et sa méticulosité à toute épreuve rendent n'importe quel protocole envisageable. Son regard affuté, sa persévérance et ses initiatives ont sauvé plusieurs fois des jeux d'échantillons ô combien pénibles à obtenir. Au-delà de son aide précieuse, vous ne trouverez pas de personne plus dévouée à son entourage et plus attentionnée qu'Adeline ; c'est un réel plaisir de travailler à ses côtés.

En sortant un peu du terrain et des laboratoires, l'aboutissement de ce travail de thèse doit énormément à de nombreuses personnes. Je ne pourrai pas toutes les citer, mais voici, dans les paragraphes qui suivent, un échantillon essentiel des personnes à qui cette thèse doit des remerciements, une révérence, une levée de chapeau, ou un petit coup de menton discret mais complice.

Merci à Olivier Roiseux chez Walagri, au jury du concours ABIES, à la coopérative agricole Oxyane, à la Compagnie Nationale du Rhône, au pôle Céréales Vallée, et au fonds de dotation Terra Isara pour avoir

intialement rendu ma thèse de doctorat possible, à travers le financement de mon poste et des expérimentations qui ont été réalisées.

Membres de mon comité de suivi de thèse, je remercie aussi Chantal Loyce, Thierry Langin, Bernard Bodson, Philippe Gate, et François Gastal pour avoir suivi les avancées de mon travail et pour m'avoir aiguillé dans mes ambitions et mes questions de recherche.

Je remercie l'initiateur de ce travail, mon directeur de thèse Christophe David, pour la confiance et l'estime qu'il m'a portées du premier au dernier jour. Le fait qu'il m'ait confié ce sujet, sur lequel à peu près rien n'a été simple (de l'importation des semences jusqu'à la gestion des récoltes), et qu'il m'ait accordé une si grande autonomie, a été pour moi une opportunité de développer une thématique peu commune et de m'investir au-delà de l'installation de quelques expérimentations. La place qu'il m'a donnée dans ce projet, la liberté de travail et de prise de décision dont j'ai bénéficié, ont été autant d'éléments que j'ai perçus comme le témoignage de sa considération et de sa confiance. J'espère qu'il est aussi satisfait que moi du chemin parcouru.

Je suis très reconnaissant aux chercheurs Lee Dehaan, Tim Crews, Doug Cattani, Matt Ryan, Sandra Wayman, Linda-Maria Martensson, Grégoire Freschet et Benjamin Dumont de m'avoir épaulé dans cette thèse. Je les remercie d'avoir donné vie à nos collaborations scientifiques, d'avoir donné de la hauteur à mon travail et d'avoir élargi de manière aussi satisfaisante le périmètre de ma thèse. Ils m'ont donné à apercevoir l'un des meilleurs aspects de la recherche scientifique : celui d'un travail à plusieurs voix, international, mutualisé et collaboratif. Ils ne m'ont pas simplement aidé ou guidé dans mon doctorat, ils y ont pris part et s'y sont associés pleinement. Je leur dois cette satisfaction vibrante d'avoir constaté que derrière les éventuelles querelles de clochers, guerres de budget ou d'égo, la recherche scientifique est une discipline qui protège des fondamentaux qui sont ailleurs à la dérive. C'est une discipline dans laquelle la connaissance est un bien commun, le collectif une nécessité, les compétences partout, les différences la norme, les frontières une illusion.

A cette liste de remerciements déjà longue, je peux ajouter Manon, Agathe, Anabelle, Laura, Justine, Julie, Coralie, Sarah, Mathilde, Eva, Alice, Vincent, Damien et Edouard pour avoir formé ce groupe de doctorants, pilier du quotidien. J'y intègre aussi mes amis (que je ne vais pas tous nommer... !), du monde des sciences ou d'ailleurs, qui ont chacun tenté de m'orienter, de valider mes choix, de comprendre ce que je faisais, ou, à minima, d'être disponible pour ouvrir une bouteille de vin en signe d'acquiescement ou de solidarité quoi qu'il arrive. Parmi eux, certains ont été les grands témoins, derrière le rideau, de cette thèse. Leur présence constante explique à bien des niveaux ce que j'ai pu faire ces trois dernières années. Une thèse est souvent donnée ou racontée comme un épisode douloureux d'une vie. Je n'irai pas jusqu'à dire que chaque journée était une réussite, mais dans mon cas, j'ai réalisé cette thèse avec plaisir et avec des ressources inattendues, pour beaucoup grâce à eux.

J'ai une pensée aussi pour ma famille qui a assuré, depuis bien plus longtemps que quiconque, le rôle de comité de pilotage, de conseiller, et de service-après-vente du parcours qui m'a amené jusqu'ici. Même si je navigue seul depuis un moment déjà, j'ai la chance d'être entouré par eux, toujours intéressés, curieux, et prêts à aider s'il le faut. Je les remercie d'avoir porté autant d'attention à mon travail, et même d'avoir tenté quelques relectures ambitieuses ! Leur soutien pour cette thèse est le reflet de bien d'autres de leurs mérites. Je ne peux que les remercier d'avoir été si compréhensif, d'avoir encadré le collégien agité que j'étais, d'avoir soutenu mes choix dès le lycée, d'avoir acquiescé en fermant les yeux lorsque je choisissais des voies loin du confort et de la sécurité, et de me témoigner autant d'affection.

Enfin, je dois une fière chandelle à Florian Celette qui a assuré le co-encadrement de cette thèse. Il me faudrait bien des lignes pour restituer l'ampleur de son soutien et de son aide. Si mon calendrier ne me joue pas des tours, Florian m'a suivi depuis 2015 dans mon investigation approfondie de l'agronomie. Il l'a fait avec une disponibilité jamais démentie. Scientifiquement, il est a été un pilier et une ressource abondante. Humainement, il a été un compère de premier choix. Tout au long de son accompagnement, Florian m'a laissé divaguer dans les thématiques et les concepts quand j'en avais le besoin ou l'envie. A l'inverse, il a toujours su me proposer un cadre quand je le demandais. Il a eu du répondant pour traiter mes questions, de la tempérance pour raisonner mes agitations, et il a su traduire avec justesse mes réflexions et mes hésitations qui ont amplement dépassé les questions agronomiques. Qu'il se rassure, je ne lui voue pas encore de culte, mais je le remercie sincèrement pour ce qu'il m'a permis de faire depuis plusieurs années.

Et pour achever ces remerciements, j'aimerais dire à Lisa combien sa présence a été indispensable. L'un à côté de l'autre, libres mais liés par des objectifs partagés. Comme dans nos courses alpines, en fonction de la forme du jour, elle laisse l'autre passer en tête pour que son élan s'exprime, ou au contraire elle lui trace le chemin quand il peine à avancer. Avec un mouflage rapide, elle le sort d'un mauvais pas, et avec ses discours sans mots elle lui témoigne avec élégance sa fierté, son admiration ou ses encouragements. Nos parcours sont bien différents, ils se touchent sans se confondre, ils cheminent indépendamment et se nouent autour des projets qui comptent. Elle a fait et fini cette thèse autant que moi.

Table des matières

TABLE DES FIGURES ET TABLEAUX	VII
ABBREVIATIONS	IX
INTRODUCTION	1
RÉFÉRENCES	7
CHAPITRE 1. VERS L'INTEGRATION DE CEREALES VIVACES DANS LES SYSTEMES DE CULTURE EUROPEENS ?	9
1. PERENNIAL GRAINS: AN AGROECOLOGICAL INNOVATION FOR WESTERN EUROPE?	10
2. PERENNIAL GRAIN: POTENTIAL TO PROVIDE ECOSYSTEM SERVICES FOR WESTERN EUROPE	13
2.1. VALUATION OF BOTH GRAIN AND FORAGE BIOMASS.....	13
2.2. PROMOTING SOIL HEALTH, FERTILITY AND WATER QUALITY.....	14
2.3. CONTROL AND PEST MANAGEMENT.....	15
3. WHAT WOULD FIT THE WESTERN EUROPEAN CONTEXT?	15
3.1. INTEGRATION OF AN ADAPTIVE CROP IN THE FARMSCAPE.....	16
3.2. ENHANCING SERVICES VIA THE DURATION OF THE PERENNIAL PHASE IN THE ROTATION.....	17
3.3. EUROPEAN TREND FOR CONSERVATION POLICIES AND PRACTICES.....	18
3.4. A SPRINGBOARD TO PERENNIAL GRAINS.....	18
3.5. RESTORE MIXED FARMING AND GRASSLANDS VALUE.....	19
4. CONCLUSION	19
REFERENCES	20
CHAPITRE 2. CADRE CONCEPTUEL, METHODOLOGIQUE, ET QUESTIONS DE RECHERCHE DE LA THESE	26
1. PROBLEMATIQUE GENERALE DE LA THESE	27
2. ANALYSE DES PERFORMANCES DE <i>THINOPYRUM INTERMEDIUM</i> : APPROCHE FONCTIONNELLE ET SERVICES ECOSYSTEMIQUES	28
3. SYNDROME DE TRAITS ET FORMES DE CROISSANCE	31
4. QUESTIONS DE RECHERCHE DE LA THESE	33
5. LE RESEAU DE PARCELLES EXPERIMENTALES	35
6. CYCLE CULTURAL DE <i>THINOPYRUM INTERMEDIUM</i>	38
REFERENCES	42
CHAPITRE 3. DÉVELOPPEMENT ET PRODUCTION RACINAIRES	45
1. INTRODUCTION	46
2. MATERIAL & METHODS	49
2.1. SITE, SOIL AND SAMPLING DESCRIPTION.....	49
2.2. ROOT TRAITS.....	53
2.3. ABOVEGROUND BIOMASS.....	53
2.4. SOIL MICROBIAL ANALYSIS.....	54
2.5. STATISTICAL ANALYSIS.....	54

3. RESULTS	54
3.1. ABOVE AND BELOWGROUND CROPS BIOMASS.....	54
3.2. ROOT COLONIZATION OF THE SOIL PROFILE.....	55
3.3. SPECIFIC ROOT LENGTH, DIAMETER, TISSUE DENSITY, AND LENGTH DENSITY	57
3.4. SOIL MICROBIAL PLFA AND NLFA MARKERS.....	57
4. DISCUSSION	59
4.1. RAPID ROOTING AND MICROBIAL PATTERN CHANGES.....	59
4.2. A RANGE OF INFLUENCES ON SOIL FUNCTIONING AND SERVICES SUPPLY.....	60
4.3. ARE TWO YEARS ENOUGH TO CONSIDER SOIL GAINS AND SERVICES SUPPLY?.....	61
REFERENCES	62

CHAPITRE 4. CARACTERISATION DU DEVELOPPEMENT PHENOLOGIQUE..... 68

1. INTRODUCTION	69
2. MATERIALS AND METHODS	71
2.1. VERNALIZATION REQUIREMENTS UNDER SHORT-DAYS OF DIFFERENT WARM-COOL SEASON FORAGE GRASSES AND ANNUAL CEREAL GRAINS.....	71
2.2. EXPERIMENTAL SITES AND DATA COLLECTION.....	73
2.3. GROWING-DEGREE-DAY CALCULATION	74
2.4. CROP MODELLING.....	75
2.5. CROP MODEL INVERSION	78
2.6. SOFTWARE AVAILABILITY	80
3. RESULTS	81
3.1. GROWING-DEGREE DAY ACCUMULATION TO FLOWERING FROM FEBRUARY 1 BASE 0°C	81
3.2. IWG SENSITIVITY TO VERNALIZATION AND PHOTOPERIOD	81
3.3. PARAMETER SAMPLING USING DREAM ALGORITHM	82
3.4. MODEL PERFORMANCE.....	83
3.5. DEVELOPMENT DYNAMICS FROM DIFFERENT SITES AND LIMITING ENVIRONMENTAL CONDITIONS	85
4. DISCUSSION	87
4.1. TILLER PRIMORDIA INDUCTION (PRIMARY INDUCTION).....	87
4.2. TILLER GROWTH AND FLOWERING (SECONDARY INDUCTION)	88
4.3. TILLER ELONGATION: A CRUCIAL CONTEXT-DEPENDENT TRAIT TO MANAGE PRODUCTION	89
4.4. SCALING UP THE USE OF <i>Th. INTERMEDIUM</i> GRAIN PRODUCTION BY DESIGNING AND PAIRING ECOTYPES WITH GEOGRAPHIES FOR OPTIMIZED FLOWERING INDUCTION.....	91
5. SUPPLEMENTARY INFORMATION	92
REFERENCES	94

CHAPITRE 5. CROISSANCE ET PRODUCTION DE BIOMASSE 100

1. INTRODUCTION	101
2. MATERIEL & METHODES	102
2.1. CARACTERISTIQUES DES SITES.....	103
2.2. ACCUMULATION DE TEMPERATURE	104
2.3. PRELEVEMENTS ET ANALYSE DE BIOMASSE	104
2.4. INDICATEURS D'AZOTE DISPONIBLE ET EFFICIENCE D'USAGE	104

2.5.	RESSOURCE HYDRIQUE ET EFFICIENCE PLUVIOMETRIQUE	106
2.6.	ANALYSES STATISTIQUES.....	106
3.	RESULTATS ET DISCUSSION	108
3.1.	DYNAMIQUE ET PRODUCTION DE BIOMASSE	108
3.2.	INFLUENCE DES CONDITIONS ABIOTIQUES SUR LA CROISSANCE.....	109
3.3.	INFLUENCE DE CONDITIONS BIOTIQUES DE CROISSANCE : COMPETITION AVEC LES ADVENTICES.....	114
3.4.	SYNTHESE DES CONDITIONS DE CULTURE SUR LE RESEAU ET DES PRODUCTIONS REALISEES	118
4.	CONCLUSION	119
	RÉFÉRENCES	120
	CHAPITRE 6. RENDEMENT EN GRAINS	124
1.	INTRODUCTION.....	125
2.	MATERIEL & METHODES	126
2.1.	CARACTERISTIQUES DES SITES ET VARIABLES ETUDIEES	126
2.2.	BIOMASSE, RENDEMENT, INDICE DE RECOLTES ET COMPOSANTES DE RENDEMENT.....	128
2.3.	CONDITIONS DE CROISSANCE.....	128
2.4.	ANALYSES STATISTIQUES.....	130
3.	RESULTAT	133
3.1.	INDICE DE RECOLTE	133
3.2.	COMPOSANTES DU RENDEMENT	133
3.3.	INFLUENCE DES CONDITIONS DE CROISSANCE	137
4.	DISCUSSION	139
4.1.	CYCLE DE CULTURE ET ELABORATION DU RENDEMENT.....	139
4.2.	LE RENDEMENT EN GRAINS CHEZ UNE GRAMINEE VIVACE : CHALLENGE ECOPHYSIOLOGIQUE	139
4.3.	PEUPEMENT JUVENILE ET PEUPEMENT MATURE	140
5.	CONCLUSION	141
	REFERENCES	141
	DISCUSSION GENERALE	145
1.1.	APPAREIL RACINAIRE	146
1.2.	APPAREIL AERIEN	146
1.3.	PRODUCTION CEREALIERE	148
2.	QUELS SERVICES DANS LE CADRE D'UNE IMPLANTATION TEMPORAIRE DANS LES SYSTEMES DE GRANDES CULTURES ?.....	150
3.	COHERENCE DU SYSTEME DE PRODUCTION ET SYNDROME DE DOMESTICATION	152
4.	CONCLUSION	154
	REFERENCES	155
	ANNEXES.....	159

Table des figures et tableaux

CHAPITRE 1. VERS L'INTEGRATION DE CEREALES VIVACES DANS LES SYSTEMES DE CULTURE EUROPEENS ?

Figure 1.1. Total production of small grain cereals (1000 tons) in Western Europe.	11
Figure 1.2. Proportion (%) of arable lands used for small grain cereal production in Western Europe.....	12
Figure 1.3. Grain-forage biomass production of IWG at the spring growth peak, and at early post-harvest regrowth.	13
Figure 1.4. Designing perennial and annual crops landscape.....	17

CHAPITRE 2. CADRE CONCEPTUEL, METHODOLOGIQUE, ET QUESTIONS DE RECHERCHE DE LA THESE

Figure 2.1. Modèle conceptuel utilisé dans ce travail de thèse.....	30
Figure 2.2. Plan général et structure du travail de thèse.....	34
Figure 2.3. Carte des parcelles expérimentales.....	36
Figure 2.4. Dispositif expérimental en réseau de parcelles.....	37

CHAPITRE 3. DEVELOPPEMENT ET PRODUCTION RACINAIRES

Figure 3.1. Influence of root traits and microbial indicators on soil ecosystem processes.....	48
Table 3.1. Baseline soil profile characteristics.....	50
Figure 3.2. Climatic conditions, sampling periods and crop sequence on the experimental site during two crop seasons.....	51
Figure 3.3. Sampling design.....	52
Figure 3.4. Mean root dry biomass (a) and aboveground dry biomass (b) measured under annual and perennials grains during two crop seasons.....	55
Figure 3.5. Mean root colonization of the soil profile observed at the second crop season, under intermediate wheatgrass and annual winter rye.....	56
Figure 3.6. Morphological root traits under annual wheat and intermediate wheatgrass, and between annual rye and the perennial during the first and second growing seasons.....	57
Figure 3.7. The PLFA and NLFA markers in annual wheat and intermediate wheatgrass, and between annual rye and the intermediate wheatgrass during the first and second growing seasons.....	58
Figure 3.8. NLFA to PLFA marker ratio indicating AMF.....	59

CHAPITRE 4. CARACTERISATION DU DEVELOPPEMENT PHENOLOGIQUE

Table 4.1. Winter annual grains, annual and perennial grasses vernalization requirements under short-days. .	71
Table 4.2. Experimental sites locations and climatic situations.....	74
Figure 4.1. Plot of the soil temperature against air temperature.....	77
Table 4.3. Table of the parameter being optimised.....	79
Table 4.4. Growing degree day accumulation from February 1 to flowering (°C, base 0).....	81
Figure 4.2. Representation of the posterior probability density functions for the Sensi _{phot} (A) and Sensi _{vern} (B) parameters.....	82
Table 4.5. Descriptor of the posterior distribution function.....	82
Table 4.6. Model performances.....	83
Figure 4.3. Observed and simulated phenology.....	84
Figure 4.4. Simulated GDD _t , SFV, SFP and UPVT for the Maubec French site.....	85
Figure 4.5. Simulated GDD _t , SFV, SFP and UPVT for the Carman-LN Canadian site.....	86
Figure 4.6. Simulated GDD _t , SFV, SFP and UPVT for the Salina US site.....	87
Figure 4.7. Thinopyrum intermedium phenological development milestones and environmental drivers.....	89
Figure S1: Posterior distributions of the sampled parameters at the second step of the sampling process.....	92
Table S2. Matrix of correlation between the parameters evaluated.....	93

CHAPITRE 5. CROISSANCE ET PRODUCTION DE BIOMASSE

Tableau 5.1. Production de biomasse aériennede Thinopyrum intermedium reportée dans la littérature (tonnes de MS/ha).....	101
--	-----

Tableau 5.2. Caractéristiques pédoclimatiques des sites étudiés	103
Tableau 5.3. Critère d'information d'Aikake corrigé pour les différents modèles testés pour l'analyse de la production de biomasse en fonction des conditions abiotiques de culture	107
Tableau 5.4. Critère d'information d'Aikake corrigé pour les différents modèles testés pour l'analyse de la production de biomasse en fonction de la biomasse d'adventices	107
Figure 5.1. Dynamique de croissance de Th. intermedium lors de l'année d'implantation et de repousse	108
Figure 5.2. Production de biomasse aérienne à la récolte en fonction de la fourniture azotée du sol lors de l'année d'implantation et de repousse	109
Figure 5.3. Efficience azotée de Th. intermedium lors de l'année d'implantation et de repousse	111
Figure 5.4. Production de biomasse en fonction du remplissage moyen de la réserve facilement utilisable du sol lors de l'année d'implantation et de repousse	112
Figure 5.5. Efficience pluviométrique de Th. intermedium lors de l'année d'implantation et de repousse	113
Figure 5.6. Dynamique de croissance de Th. intermedium et des adventices lors de l'année d'implantation et de repousse	114
Figure 5.7. Biomasse de Th. intermedium en fonction de la biomasse d'adventices au début de l'élongation	115
Tableau 5.5. Composition floristique des prélèvements de biomasse d'adventices	116
Figure 5.8. Biomasse de Th. intermedium en fonction de la biomasse d'adventices au stade floraison	117
Tableau 5.6. Synthèse des principaux de facteurs de croissance évalués et des performances observées.	118

CHAPITRE 6. RENDEMENT EN GRAINS

Tableau 6.1. Caractéristiques principales des sites étudiés.	127
Tableau 6.2. Significativité des effets de premier ordre liés aux composantes du rendement, et aux conditions de croissance sur le rendement en grains mesuré.	131
Figure 6.1. Diagramme des relations de causalité du modèle PLS-PM.....	132
Figure 6.2. Indice de récolte lors de l'année d'implantation et lors de l'année de repousse	133
Figure 6.3. Diagramme des coefficients de relation du modèle PLS-PM.....	134
Figure 6.4. Densité d'épis (a), nombre de grains.épi ⁻¹ (b), nombre de grains.m ⁻² (c), et PMG (d) lors de l'année d'implantation et lors de l'année de repousse.	135
Figure 6.5. Rendement-grain à 15% d'humidité lors de l'année d'implantation et lors de l'année de repousse.	137

DISCUSSION GENERALE

Figure 7.1. Traits et services associés à Th. intermedium.....	149
Figure 7.2. Schéma représentant le panorama théorique des services proposés par l'intégration de praires temporaires dans les systèmes de culture (Martin et al., 2020).....	151

Abréviations

AMF : Arbuscular mycorrhizal fungi
CAU : Coefficient apparent d'utilisation
DJ : Degré-jour (°C)
DM : Dry matter (kg/ha)
EF : Model efficiency
ETM : Evapotranspiration maximale (mm)
GDD : Growing degree day (°C)
IR : Indice de récolte
IWG : Intermediate wheatgrass
Kc : Coefficient cultural
LD : Long days
LT : Low temperatures
Mh : Minéralisation de l'humus (kg N/ha)
MO : Matière organique
MS : Matière sèche (kg/ha)
ND : Normalized deviation
NLFA : Neutral lipid fatty acid
PLFA : Phospholipid fatty acid
PMG : Poids de mille grains (g)
PP : Précipitations (mm)
PUE : Efficience d'utilisation pluviométrique
RAD : rayonnement intercepté (J.cm⁻²)
RD : Average root diameter (mm)
RFU : Réserve facilement utilisable
RLD : Root length density (cm.cm⁻³)
RmRFU : Remplissage moyen de la RFU (%)
RMSE : Root mean square error
RSH : Reliquat sortie d'hiver
RTD : Root tissue density (g.cm⁻³)
RU : Réserve utile (mm)
SFP : Slowdown Factor accounting for Photoperiod
SFV : Slowdown Factor accounting for Vernalization
SD : Short days
SRL : Specific root length (m.g⁻¹)
TFP : Type fonctionnel de plantes
UPVT : Photo-Vernalo-Thermic Units

Introduction

De toutes les activités humaines, il en est peu qui ait une histoire aussi longue et déterminante que l'agriculture. Bien qu'il ne nous appartienne pas ici d'en faire le récit, notons tout de même que les céréales, depuis les plus primitives jusqu'aux variétés modernes les plus *performantes* – selon des critères essentiellement productifs –, occupent une place centrale dans l'organisation de la production alimentaire, et de fait, des sociétés humaines (Scott, 2019). Bien que leur statut ait changé depuis les premières peuplades d'agriculteurs et les premières « sociétés-Etats », la culture des céréales n'est pas uniquement vivrière ou commerciale, elle est politique. Encore aujourd'hui, l'importance des stocks de grains fait partie de l'arsenal des puissances étatiques dans la guerre économique internationale.

« Je crois que la clé du lien entre l'Etat et les céréales, c'est le fait que seules ces dernières peuvent servir de base à l'impôt, de par leur visibilité, leur divisibilité, leur « évaluabilité », leur « stockabilité », leur transportabilité et leur « rationabilité ». [...] Pour apprécier les avantages uniques des céréales, il faut se mettre à la place d'un collecteur d'impôts de l'Antiquité, qui privilégiait avant tout la facilité et l'efficacité de l'appropriation de l'excédent ».

Scott, 2019

Le recours massif aux cultures céréalières pour assurer la production alimentaire a eu pour conséquence de structurer une grande partie de l'agriculture en une vaste entreprise d'opérations de travail du sol, de semis et de récolte répétées annuellement (Crews et al., 2016). L'intensification et l'industrialisation de ces opérations au cours de la 'Révolution Verte' de la deuxième moitié du XX^{ème} siècle ont ensuite exacerbé les caractéristiques uniques de l'écosystème des champs cultivés : un système écologique fortement anthropisé, simplifié à l'extrême, où la survie et la productivité des cultivars sélectionnés dépend de l'apport exogène de fertilisants pour soutenir la croissance des cultures, et d'interventions fréquentes (produits phytosanitaires et interventions mécaniques) pour contrôler les bataillons de bio-agresseurs (adventices, ravageurs, maladies). Le résultat de ce modèle d'agriculture est contrasté. Les rendements obtenus pour les principales cultures n'ont jamais été aussi importants (Schauberger et al., 2018). Les apports scientifiques de l'agronomie, les progrès de la sélection et la rationalisation du système de production ont achevé, en quelques dizaines d'années, la transformation d'un outil de production vieillissant, peu perméable aux progrès techniques et scientifiques, en un outil industriel et économique de première importance (Daviron 2019, Cornu et al., 2018). Malgré les succès de ce modèle capable de fournir des denrées alimentaires en quantités suffisantes (voire excédentaires), les contraintes imposées par le changement climatique, les rendements stagnants, et le coût économique et environnemental associé à cette production est devenu insoutenable (Brisson et al., 2010 ; Chapin III et al., 2000 ; Díaz et al., 2006 ; Millennium Ecosystem Assessment, 2005). La liste des impasses économiques et écologiques qui questionnent l'avenir de l'agriculture est longue. Elle concerne chacun des maillons de la production, et se répercute sur la société toute entière. Elle comprend l'investissement nécessaire au machinisme, à l'industrie phytosanitaire, au développement d'un matériel végétal d'élite, hautement productif et résistant aux maladies ; et elle intègre les coûts directs ou indirects engendrés par la pollution des eaux, les émissions de carbone, ou l'érosion des sols et de la biodiversité.

“Annual-based arable agroecosystems experience among the greatest frequency, extent, and magnitude of disturbance regimes of all terrestrial ecosystems. [...] These practices effectively shift the farmed ecosystems to early stages of secondary succession [...]”

Crews et al., 2016

Bien sûr, cela fait maintenant plusieurs décennies que des efforts importants sont réalisés pour (re)construire un modèle d'agriculture réaffirmant l'intérêt de préserver et valoriser les processus écologiques indispensables à la sauvegarde des ressources naturelles et au fonctionnement d'un écosystème capable d'assurer une production alimentaire qui ne soit pas débitrice de son environnement. Dans cette démarche, le terme *Agroécologie* s'est imposé pour représenter les pratiques, les travaux, voire les courants idéologiques, dévoués à la conquête d'une agriculture dont la productivité serait issue de la valorisation et de l'optimisation du fonctionnement écologique de l'agroécosystème, plutôt que de son exploitation et de son artificialisation. Si l'agroécologie fait ses premiers pas dès la première moitié du 20^e siècle, elle connaît un développement pratique et théorique à partir des années 1960-70, puis devient un courant scientifique incontournable au 21^{ème} siècle (Wezel et al, 2011). Le livre *Agroécologie, les bases scientifiques d'une agriculture alternative* publié en 1983 par Miguel Altieri (Altieri, 1983) fait certainement parti des principaux jalons marquant la formalisation complète et l'expansion de ce courant scientifique réunissant agronomie et écologie. Bien que les sciences agronomiques telles qu'existantes au 20^e siècle ne se soient jamais détachées de l'étude des interactions écologiques opérant dans les champs cultivés (Hénin, 1967), l'agriculture moderne et intensive d'après-guerre s'est davantage construite sur les progrès de la chimie et l'artificialisation des agroécosystèmes plutôt que sur la promotion des fonctionnements et régulations écologiques naturels. L'agroécologie se glisse alors dans cet interstice : un cadre formel pour défendre une agriculture et une agronomie basée la compréhension et l'utilisation des mécanismes écologiques plutôt que sur la force pétrochimique pour assurer une production alimentaire.

In trying to improve agricultural production, most scientists have disregarded a key point in the development of a more self-sufficient and sustaining agriculture: a deep understanding of the nature of agroecosystems and the principles by which they function.

Given this limitation, agroecology has emerged as the discipline that provides the basic ecological principles for how to study, design and manage agroecosystems that are both productive and natural resource conserving [...].

Altieri, 2002

L'agronomie est une écologie appliquée à la production des peuplements de plantes cultivées et à l'aménagement des terrains agricoles

Hénin, 1967

L'agroécologie propose un cadre d'étude systémique réaffirmant l'existence et l'importance des composantes agronomique, écologique, économique et sociale dans l'étude des systèmes agricoles, puis alimentaires (Francis et al 2003). A l'échelle de la parcelle, l'étendue de la définition *des pratiques agroécologiques* est variable et peut regrouper une large gamme de pratiques ayant pour point commun de chercher à limiter la dégradation de la biodiversité cultivée et auxiliaire, et des ressources naturelles telles que le sol ou l'eau. Elles sont définies par Wezel et al. (2014) comme l'ensemble des pratiques s'appuyant sur des processus biologiques et écologiques d'intérêt. Pour la plupart, ces pratiques (e.g. association de cultures, plantes de services, agroforesterie, lutte biologique, réduction du travail du sol, utilisation de produits de protection et de fertilisation organiques etc.) sont fréquemment retrouvées dans les formes d'agriculture *traditionnelles*, nommément *agriculture vivrière*, ou *de subsistance*. Cependant, le défi posé à l'agroécologie consiste à les informer d'un cadre technique et scientifique robuste et précis, à les ajuster aux outils de production moderne, et à décliner leur potentiel pour chaque situation étudiée. La perspective dessinée ici implique, non pas d'abandonner les pratiques agroécologiques à un savoir empirique et à une agriculture traditionnelle, mais d'en faire des leviers de gestion indispensables à une agriculture moderne, productive, de

précision et durable. L'agriculture biologique a notamment été un premier modèle permettant la conception, l'application et l'évaluation de pratiques agroécologiques (Besson, 2007 ; Michelsen, 2001).

La majorité des systèmes de grandes cultures, produisant essentiellement des céréales, repose sur des graminées annuelles. Un long corpus scientifique est disponible pour démontrer l'inévitable primauté des graminées annuelles parmi les cultures domestiquées (Cox et al., 2006 ; Crews and DeHaan, 2015 ; DeHaan et al., 2005 ; DeHaan and Van Tassel, 2014 ; Van Tassel et al., 2010 ; Whyte, 1977). Si les graminées vivaces ont sans aucun doute participé au régime alimentaire et aux récoltes d'*Homo sapiens* pendant de long millénaires, quelques faits essentiels nous permettent de rappeler les principaux processus à l'origine de la sélection de céréales annuelles dans les champs : i) dans les premiers bassins historiques de domestication des cultures, le réchauffement de la planète environ 11 000 ans avant notre ère doit avoir privilégié le développement de graminées à dispersion grainière, capable de survivre pendant des périodes prolongées sous forme de graines et possédant suffisamment de réserves ; ii) l'annualité, l'autogamie, et le pool génétique initial des ancêtres de nos céréales actuelles ont permis à l'Homme d'imposer une contrainte de sélection (consciente ou inconsciente) bien plus forte, rapide et efficace que sur les graminées vivaces ; iii) si la productivité absolue des graminées vivaces peut être nettement supérieure à celle de leurs consœurs annuelles, la possibilité de ne pas effectuer de cycle grainier chaque année et la multiplicité des organes *puits* (végétatifs ou reproductifs) limitent a priori le développement d'une masse de graines similaire aux individus annuels, ou de manière trop fluctuante et variable.

All recognize that high seed yields are a basic requirement for successful widespread adoption of perennial grain crops. The fact that no major grain crop is perennial is often used as evidence that perennials simply can't produce high yields of seeds. However, that all major grain crops are annuals may be more a result of their evolutionary history with humans than their oft-cited 'biology' as better seed bearers.

Glover, 2005

We suggest that the simplest explanation for the absence of perennial herbs with high reproductive effort is that, while biophysically possible, this lifeform could not have evolved by natural selection.

Van Tassel et al., 2010

Une des limites associées à l'utilisation quasi exclusive de ces graminées annuelles est que leur croissance s'étale sur 8 à 9 mois maximum. Elles laissent le sol nu ou partiellement couvert pendant de longues périodes, parfois de plus de 6 mois. L'importance des dommages générés par l'utilisation intensive d'intrants sur les écosystèmes et la santé humaine a conduit à une profonde remise en cause de ce système agricole dit « conventionnel » par une part toujours plus importante de la population (y compris agricole). Ceci conduit à promouvoir différentes alternatives pour tenter d'améliorer le bilan environnemental des systèmes de production, sans dégrader leur bilan économique. Parmi celles-ci, l'allongement et la diversification des rotations avec l'utilisation de cultures secondaires – dites *de diversification* (e.g. seigle, épeautre, tournesol, lin, féverole, pois, sorgho) –, la réintégration de cultivars moins sensibles aux maladies ou aux aléas climatiques, le désherbage mécanique de précision, la diminution du travail du sol et l'utilisation de cultures associés et couverts végétaux font partie des principaux leviers mobilisés pour faciliter la gestion des bio-agresseurs, réduire les besoins de fertilisation et protéger le sol (Duru et al., 2015; Malézieux et al., 2009; Wezel et al., 2014).

Plus récemment, les progrès réalisés dans la domestication et la sélection de graminées vivaces adaptées à une production céréalière, offrent une alternative aux cultures annuelles pour les systèmes céréaliers (Cox et al., 2010, 2006 ; DeHaan et al., 2018). La culture de graminées vivaces céréalières – *les céréales vivaces* – marquerait une rupture déterminant dans la production alimentaire. Elles permettraient en effet la récolte de grains et de fourrages valorisables économiquement, tout en maximisant la protection du sol, le stockage de carbone, l'utilisation des ressources, et en rendant plus fine la frontière entre cultures céréalières et prairies fourragères. Le cadre théorique développé autour des céréales vivaces offre des perspectives *agroécologiques* séduisantes et inédites (Crews, 2016 ; Glover, 2005 ; Jackson, 2002). Une question est alors inévitable à ce stade : si les céréales vivaces sont plus intéressantes que les céréales annuelles, pourquoi n'opère-t-on pas un changement rapide de modèle ?

The world's natural terrestrial biomes comprise primarily perennial plants in mixtures [...], whereas more than two-thirds of global cropland is sown to monocultures of annual crops. Conversion from natural to agricultural landscapes dramatically changes the plant communities that are integral to ecosystem processes. Perennial plants are highly efficient and responsive micromanagers of soil, nutrients, and water. In contrast, annual crops require seedbed preparation, precisely timed inputs and management, and good weather during narrow time windows. With shorter growing seasons and less extensive root systems, annual crops provide less protection against soil erosion, manage water and nutrients less effectively, store less carbon below ground, and are less resilient to pests and abiotic stresses than are perennial plant communities [...].

Cox et al., 2006

Les possibilités de la sélection *artificielle* moderne – au sens d'une sélection dirigée par l'Homme indépendamment du processus d'évolution naturelle – ont récemment remis les céréales vivaces dans l'horizon des possibilités agricoles destinées à l'alimentation humaine. Certains travaux, notamment sur le riz (*O. sativa*, et *O. longistaminata* principalement) en Asie, démontrent les vastes possibilités, concrètes et immédiates, offertes par la réhabilitation et la sélection de nouveaux cultivars vivaces (Hill, 2010 ; Huang et al., 2018). En revanche, les travaux concernant les céréales à pailles sont, pour la plupart, encore loin d'application agricoles et alimentaires. La complexité des génomes des céréales, et la forte pléiotropie associée à de nombreux traits agronomiques indispensables à leur culture moderne, ont jusqu'ici limité les résultats obtenus par l'hybridation de céréales annuelles avec leur parents génétiques non domestiqués et vivaces (e.g. *Secale cereale* x *Secale montanum*, *Triticum spp.* X *Thynopyrum spp.*). Typiquement, les géotypes obtenus les plus intéressants parviennent à produire des rendements substantiels, mais indiquent un manque de vigueur à la repousse pénalisant fortement la longévité de la culture et des rendements, y compris à court terme (Cox et al., 2010). Bien qu'encore inaboutie, cette voie de sélection présente l'avantage d'être rapide et pourrait progresser significativement avec l'appui des outils de géotypage en plein développement, capables d'informer le processus de sélection des sous-jacents génétiques liés aux critères phénotypiques mesurés.

Parallèlement à ces travaux, l'observation de certaines graminées vivaces présentant des prédispositions particulièrement intéressantes à la domestication (rendements en grains relativement importants, et synchronisme de la floraison au sein d'une population par exemple) a motivé la sélection *de novo* de nouvelles céréales à partir de ces graminées (DeHaan et al., 2018 ; Wagoner and Schaeffer, 1990). Depuis une quinzaine d'années, le développement et la multiplication de nouvelles populations de *Thinopyrum intermedium* ((Host) Barkworth & D.R. Dewey) proposant de meilleurs potentiels de rendement que leurs homologues non sélectionnés est, à ce jour, un exemple parmi les plus prometteurs quant aux perspectives d'utilisation d'une nouvelle espèce céréalière dans nos

systèmes agricoles. Mais la sélection *de novo* d'une céréale à partir d'une graminée éloignée du panel des cultivars agricoles implique un recul génétique considérable vis-à-vis des gènes de domestication et des génotypes modernes très productifs. Ce travail de sélection est d'autant plus ambitieux qu'il doit, en plus de favoriser des traits de domestication, maintenir les caractéristiques support du caractère pérenne de la céréale sélectionnée. De ce fait, le processus en question est extrêmement chronophage et requiert des programmes de sélection probablement très longs avant d'espérer obtenir des cultivars rivalisant avec les céréales annuelles en termes de rendement, voire présentant les mêmes facilités de conduite au champ.

« Nombre d'espèces végétales sont assez exigeantes quant à leur environnement et leur période préférée de croissance. Mais les plus susceptibles d'être domestiquées, outre leur valeur nutritionnelle, sont des espèces « généralistes » capables de prospérer sur des sols remués [...], de pousser en rangs serrés, et se prêtant facilement au stockage. Le problème de l'agriculteur potentiel, c'est que la pression exercée par la sélection naturelle sur les plantes sauvages favorise des caractéristiques hostiles à leur mise en culture. Ainsi, les graines des céréales sauvages sont généralement de petites tailles et se brisent facilement [...]. Leur maturation est irrégulière ; leurs semences peuvent rester longtemps dormantes tout en finissant par germer ; elles ont de nombreux appendices, des barbes, des glumes, des téguments épais [...]. Autant de traits sélectionnés à l'état sauvage que le cultivateur doit « contre-sélectionner ». On sait que les principales mauvaises herbes qui affectent le blé et l'orge [...] possèdent justement ces caractéristiques. Il semble que l'avoine ait commencé sa carrière agricole en tant que mauvaise herbe (une espèce inévitable qui parodiait son hôte cultivé) dans les champs labourés avant de devenir elle-même une culture auxiliaire. »

Scott, 2019

Nous l'avons compris, bien que les céréales vivaces soient désormais l'objet de recherches actives et prometteuses, il n'est pas envisageable, dans l'immédiat, d'imaginer le remplacement et la substitution du modèle historique de culture de céréales *annuelles* par un modèle *vivace*. Bien que les décennies à venir, voire les siècles, puissent soulever à nouveau cette hypothèse, elle semble irréaliste dans le cadre de recherches appliquées menées à court terme, questionnant directement l'organisation actuelle des systèmes agricoles.

En revanche, la disponibilité de graminées telle que *Th. intermedium*, assimilée à une céréale vivace en raison des rendements en grains pluriannuels, valorisables en alimentation humaine ou animale, représente une opportunité inédite d'associer une production céréalière à des objectifs simultanés de production fourragère et de *services écosystémiques* supplémentaires. Nous détaillerons par la suite (Chapitre 2) cette notion de services écosystémiques, où il s'agit ici d'intégrer des performances écologiques utiles au fonctionnement global de l'agroécosystème (e.g. fertilité du sol, rétention d'eau).

Le travail de thèse réalisé ici propose d'étudier cette innovation agroécologique et de questionner, à partir d'une population de *Th. intermedium*, les performances, l'intérêt et les perspectives d'utilisation de céréales vivaces dans les systèmes de culture d'Europe de l'ouest. Ces recherches étant inédites en France, balbutiantes en Europe, et s'appuyant sur une littérature Nord-Américaine très récente (l'essentiel des références impliquant une production céréalière au champ à partir d'une graminée vivace étant publiées après 2015), de nombreuses connaissances manquent au diagnostic du fonctionnement, des performances et de la conduite d'une céréale vivace. En amont de ce diagnostic, un examen du contexte agricole d'Europe occidentale et du rôle que pourraient jouer les céréales vivaces *a priori* s'impose. Cet examen nous donnera un cadre contextuel et les pistes de recherche et

de développement potentiellement crédible pour l'intégration des céréales vivaces des les systèmes de grandes cultures européens.

Références

- Altieri, M.A., 2002.** Agroecology: the science of natural resource management for poor farmers in marginal environments. *Agriculture, ecosystems & environment* 93, 1–24.
- Altieri, M.A., 1983.** *Agroecology: the scientific basis of alternative agriculture*, Westview special studies in agriculture science and policy. Westview Press, Boulder, Colo.
- Besson, Y., 2007.** Histoire de l'agriculture biologique : une introduction aux fondateurs, Sir Albert Howard, Rudolf Steiner, le couple Müller et Hans Peter Rusch, Masanobu Fukuoka (These de doctorat). Troyes.
- Brisson, N., Gate, P., Gouache, D., Charmet, G., Oury, F.-X., Huard, F., 2010.** Why are wheat yields stagnating in Europe? A comprehensive data analysis for France. *Field Crops Research* 119, 201–212. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2010.07.012>
- Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., Díaz, S., 2000.** Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234–242. <https://doi.org/10.1038/35012241>
- Cornu, P., Valceschini, E., Maeght-Bournay, O., 2018.** L'histoire de l'Inra, entre science et politique. éditions Quae.
- Cox, T.S., Glover, J.D., Tassel, V., L, D., Cox, C.M., DeHaan, L.R., 2006.** Prospects for Developing Perennial Grain Crops. *BioScience* 56, 649–659. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[649:PFDPGC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[649:PFDPGC]2.0.CO;2)
- Cox, T.S., Van Tassel, D.L., Cox, C.M., DeHaan, L.R., 2010.** Progress in breeding perennial grains. *Crop and Pasture Science* 61, 513. <https://doi.org/10.1071/CP09201>
- Crews, T.E., 2016.** Closing the Gap between Grasslands and Grain Agriculture. *Kan. JL & Pub. Pol'y* 26, 274.
- Crews, T.E., Blesh, J., Culman, S.W., Hayes, R.C., Jensen, E.S., Mack, M.C., Peoples, M.B., Schipanski, M.E., 2016.** Going where no grains have gone before: From early to mid-succession. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 223, 223–238. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.03.012>
- Crews, T.E., DeHaan, L.R., 2015.** The Strong Perennial Vision: A Response. *Agroecology and Sustainable Food Systems* 39, 500–515. <https://doi.org/10.1080/21683565.2015.1008777>
- Daviron, B., 2019.** Biomasse : Une histoire de richesse et de puissance. Ed. Quae.
- DeHaan, L., Christians, M., Crain, J., Poland, J., 2018.** Development and Evolution of an Intermediate Wheatgrass Domestication Program. *Sustainability* 10, 1499. <https://doi.org/10.3390/su10051499>
- DeHaan, L.R., Van Tassel, D.L., 2014.** Useful insights from evolutionary biology for developing perennial grain crops1. *American Journal of Botany* 101, 1801–1819. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400084>
- DeHaan, L.R., Van Tassel, D.L., Cox, T.S., 2005.** Perennial grain crops: A synthesis of ecology and plant breeding. *Renewable Agriculture and Food Systems* 20, 5–14. <https://doi.org/10.1079/RAF200496>
- Díaz, S., Fargione, J., Iii, F.S.C., Tilman, D., 2006.** Biodiversity Loss Threatens Human Well-Being. *PLOS Biology* 4, e277. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040277>
- Duru, M., Therond, O., Fares, M., 2015.** Designing agroecological transitions; A review. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 1237–1257. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0318-x>
- Francis, C., Lieblein, G., Gliessman, S., Breland, T.A., Creamer, N., Harwood, R., Salomonsson, L., Helenius, J., Rickerl, D., Salvador, R., Wiedenhoft, M., Simmons, S., Allen, P., Altieri, M., Flora, C., Poincelot, R., 2003.** *Agroecology: The Ecology of Food Systems*. *Journal of Sustainable Agriculture* 22, 99–118. https://doi.org/10.1300/J064v22n03_10
- Glover, J.D., 2005.** The necessity and possibility of perennial grain production systems. *Renewable Agriculture and Food Systems* 20, 1–4. <https://doi.org/10.1079/RAF200499>
- Hénin, S., 1967.** Les acquisitions techniques en production végétale et leur application. *Économie rurale* 74, 37–44. <https://doi.org/10.3406/ecoru.1967.1989>
- Hill, R.D., 2010.** The cultivation of perennial rice, an early phase in Southeast Asian agriculture? *Journal of Historical Geography* 36, 215–223. <https://doi.org/10.1016/j.jhg.2009.09.001>
- Huang, G., Qin, S., Zhang, S., Cai, X., Wu, S., Dao, J., Zhang, J., Huang, L., Harnpichitvitaya, D., Wade, L.J., Hu, F., 2018.** Performance, Economics and Potential Impact of Perennial Rice PR23 Relative to Annual Rice Cultivars at Multiple Locations in Yunnan Province of China. *Sustainability* 10, 1086. <https://doi.org/10.3390/su10041086>
- Jackson, W., 2002.** Natural systems agriculture: a truly radical alternative. *Agriculture, ecosystems & environment* 88, 111–117.

- Malézieux, E., Crozat, Y., Dupraz, C., Laurans, M., Makowski, D., Ozier-Lafontaine, H., Rapidel, B., Tourdonnet, S., Valantin-Morison, M., 2009.** Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 29, 43–62. <https://doi.org/10.1051/agro:2007057>
- Michelsen, J., 2001.** Recent Development and Political Acceptance of Organic Farming in Europe. *Sociologia Ruralis* 41, 3–20. <https://doi.org/10.1111/1467-9523.00167>
- Millennium Ecosystem Assessment (Ed.), 2005.** Ecosystems and human well-being: synthesis. Island Press, Washington, DC.
- Schauberger, B., Ben-Ari, T., Makowski, D., Kato, T., Kato, H., Ciaï, P., 2018.** Yield trends, variability and stagnation analysis of major crops in France over more than a century. *Scientific Reports* 8, 16865. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35351-1>
- Scott, J.C., 2019.** Homo Domesticus: Une histoire profonde des premiers États. La Découverte.
- Van Tassel, D.L., DeHaan, L.R., Cox, T.S., 2010.** Missing domesticated plant forms: can artificial selection fill the gap?: Missing domesticated plant forms. *Evolutionary Applications* 3, 434–452. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00132.x>
- Wagoner, P., Schaeffer, J.R., 1990.** Perennial grain development: Past efforts and potential for the future. *Critical Reviews in Plant Sciences* 9, 381–408. <https://doi.org/10.1080/07352689009382298>
- Wezel, A., Bellon, S., Doré, T., Francis, C., Vallod, D., David, C., 2011.** Agroecology as a Science, a Movement and a Practice, in: Lichtfouse, E., Hamelin, M., Navarrete, M., Debaeke, P. (Eds.), *Sustainable Agriculture Volume 2*. Springer Netherlands, pp. 27–43. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0394-0_3
- Wezel, A., Casagrande, M., Celette, F., Vian, J.-F., Ferrer, A., Peigné, J., 2014.** Agroecological practices for sustainable agriculture. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 34, 1–20. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0180-7>
- Whyte, R.O., 1977.** The botanical neolithic revolution. *Hum Ecol* 5, 209–222. <https://doi.org/10.1007/BF00891278>

Chapitre 1. Vers l'intégration de céréales vivaces
dans les systèmes de culture européens ?

Integrating multipurpose perennial grains crops in Western European farming systems

Olivier DUCHENE*, Florian CELETTE¹, Matthew R. RYAN², Lee R. DEHAAN³, Timothy E. CREWS³, Christophe DAVID¹

¹ ISARA, Research Unit Agroecology and Environment, 23 Rue Jean Baldassini, 69364 Lyon cedex 07, France

² Soil and Crop Sciences Section, School of Integrative Plant Science, Bradfield Hall, Cornell University, Ithaca, NY 14853, USA

³ The Land Institute, 2440 E. Water Well Rd., Salina, KS, 67401, USA

* Corresponding author: Phone.: +33 (0)4 27 85 85 65. E-mail: olduchene@isara.fr

Declarations of interest: none.

Keywords: perennial grains, intermediate wheatgrass, multifunctionality, agroecology, innovation, diversification

<https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106591>

Duchene, O., Celette, F., Ryan, M.R., DeHaan, L.R., Crews, T.E., David, C., 2019. *Integrating multipurpose perennial grains crops in Western European farming systems*. *Agric. Ecosyst. Environ.* 284, 106591. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106591>

Abstract. Western European agriculture is largely defined by the high level of productivity of its cereal grain production. Such productivity is largely a result of farm specialization and intensification. This approach however has led to environmental problems and farm sensitivity to climatic and economic hazards. Recently, perennial grains have been promoted as a potential alternative, particularly with intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*). Perennial grains bring new perspectives and innovation, and can contribute to both system diversification and environmental performance. Above all, the value of year-round ground cover and root activity, as well as the ability to harvest both grain and forage production, offers a large range of interest and potential application for such a grain crop. Realization of the potential benefits from perennial grains depends on the development of suitable seed material and the identification of tangible economic and environmental benefits coming from the integration of perennial grains into crop rotations. Although more work is needed, perennial grains are compatible with the current European interests and policies for food security, soil health, water quality, and farmer interest in innovative practices and sustainable cropping systems.

1. Perennial grains: an agroecological innovation for Western Europe?

Most of the human food supply is provided by annual cereal crops. Western Europe includes some of the most productive regions for cereal grains in the world. With about 30 million hectares that produce more than 40 million tons of grain, France represents the largest country in terms of agricultural area and is the largest producer of small grain cereals (Eurostat, 2018) (Fig. 1.1). Wheat is the most commonly cultivated cereal crop. For example, in France, wheat is grown on 73% of cropland used for small grain production (Fi. 2, red section of the pie chart). Average wheat yield is over 7 Mg ha⁻¹ in conventional and 3 Mg ha⁻¹ in organic systems (Agreste, 2018; FranceAgriMer, 2012). Grain farming is characterized by high yields and intensive management. The productivity is facilitated by extensive use of inputs under low-diversity and short term crop rotations (Mudgal et al., 2010). Unfortunately, these crops are widely associated with environmental degradation due to soil disturbance prior to sowing and the fertilizers and pesticides that are applied to support production (Power, 2010). The main ecosystem disservices include soil erosion, nutrient runoff or leaching, pest spread and resistance (pathogens, weed and insects), loss of biodiversity and organic matter depletion (Crews et al., 2016; Crews and Peoples, 2005). Europe loses about 970 million tons of soil per year via soil water erosion,

with an average of about 2.5 t ha⁻¹ yr⁻¹ considering the European Union’s erosion-prone lands (Panagos et al., 2015). Considering both the mean soil loss rate and the area concerned, France accounts for 11.85% of the total soil loss, the third highest share in Western Europe (Panagos et al., 2015). Much of the soil lost from agricultural fields ends up in surface waters where it negatively impacts water quality. Pesticides and nutrients can also contaminate surface and ground water. A recent broad assessment in France highlighted that 53% of surface water has pesticide concentration higher than the European threshold of 0.1 mg L⁻¹, and 43% of ground water has nitrate concentration higher than the European threshold of 25 mg L⁻¹ (Michon, 2016).

Innovations are needed to overcome tradeoffs between crop production and environmental goals. Adebisi et al. (2016) termed these innovations “radical transformative technologies” as “their architecture, functionality, component principles and underlying science markedly depart from existing agricultural systems” and suggests perennial grains as one of these “radical transformations”. While other regions such as North America and Australia have been conducting research on perennial grain crops for more than a decade, similar research is still rare in Western Europe (Hayes et al., 2018). Recently a research program in France was set up in 2017.

Figure 1.1. Total production of small grain cereals (1000 tons) in Western Europe. Circles size and numbers inside indicate the average yield of wheat by country (tons ha⁻¹). Figure created from European online data (Eurostat, 2018).

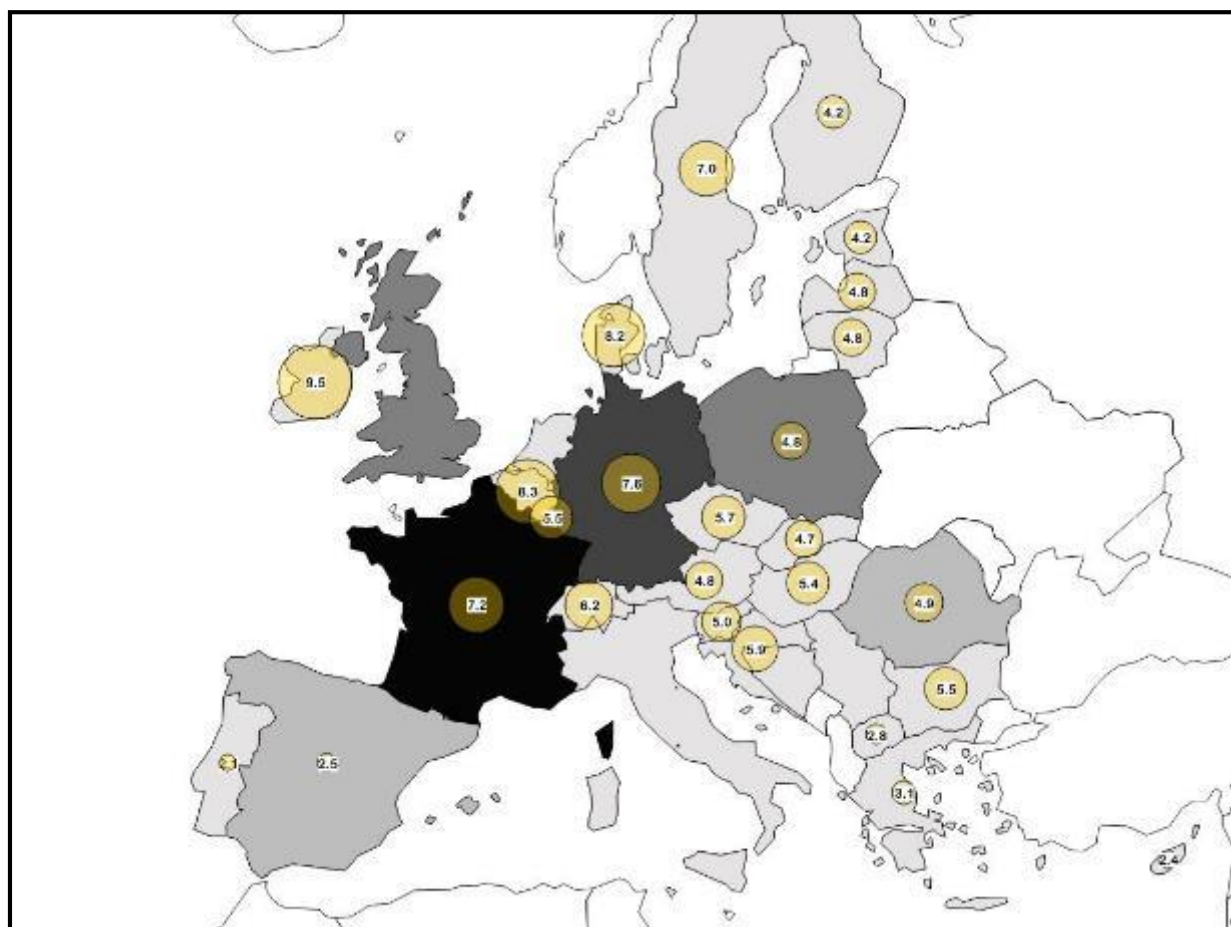
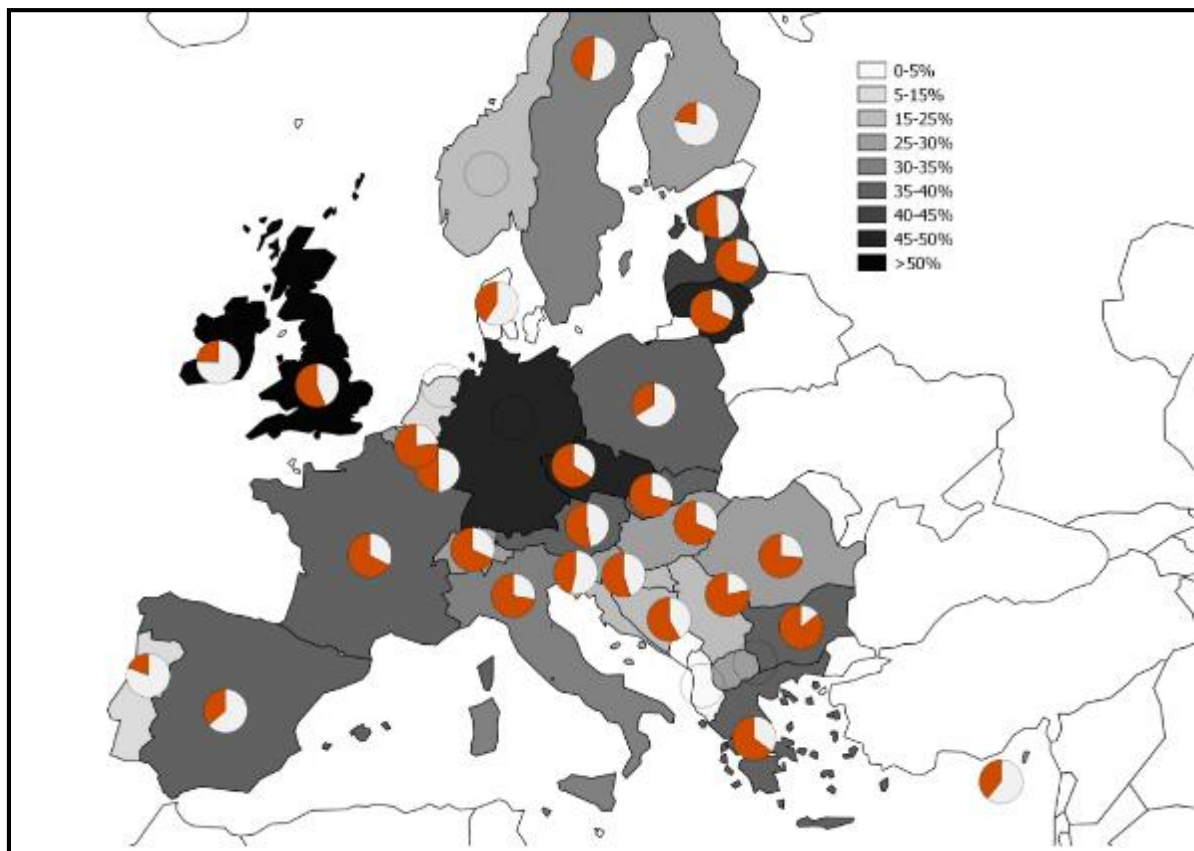


Figure 1.2. Proportion (%) of arable lands used for small grain cereal production in Western Europe. Red shares of pie charts indicate the proportion of wheat fields. Figure created from European on line data (Eurostat, 2018).



With a dedicated breeding program at The Land Institute (TLI), Kansas, USA, the perennial wheat-relative, intermediate wheatgrass (IWG), *Thinopyrum intermedium*, marketed as “Kernza”, is a promising deep-rooted forage-grain producing crop (DeHaan and Ismail, 2017). It demonstrates good longevity and high biomass production along with significant grain yields compared to other perennial grasses (DeHaan et al., 2005). Kernza® is already being used as an ingredient in US food products, and as such IWG is the most documented perennial grain prototype and presents a unique opportunity to discuss the potential of perennial grains in the Western European farming context¹. This review used the available literature published after 2000. Papers were targeted using the scientific search engines Web of Science, Google Scholar and Science Direct, and were found through using “perennial grain”, “perennial crop”, “Kernza”, “Intermediate wheatgrass”, “Thinopyrum intermedium”, “perennial wheat” and “perennial grass” as keywords. Complementary and related papers were then used to support discussion (e.g. the European agricultural context; the development of organic, conservation or agroecological practices; nature and importance of grassland services).

¹ The crop is currently under « novel food » registration process in Europe

Figure 1.3. Grain-forage biomass production of IWG at the spring growth peak (photo 1, June 15, 2018, field experiment in Southern France), and at early post-harvest regrowth (photo 3, September 13, 2018, same field experiment). IWG head before flowering period (photo 2).



2. Perennial grain: potential to provide ecosystem services for Western Europe

Although current breeding efforts are promising and suggest further yield improvements will be forthcoming, IWG is currently unable to compete with annual counterparts in terms of grain productivity, mainly due to low harvest index which is around 0.10 (Culman et al., 2013; DeHaan et al., 2018). In contrast, perennial grain accessions obtained from the hybridization of domesticated varieties with close perennial relatives, most often using crosses between wheat (*Triticum L.*) and perennial Triticeae from the *Thinopyrum* genus, could be markedly higher yielding but also experience much lower perenniality and regrowth vigor (Cox et al., 2006; Hayes et al., 2018). Currently, plant breeders are working to improve breeding strategies and agronomic traits of perennial grains, including yield, threshability, favorable phenology, shattering rate, and plant persistence (Cox et al., 2010; DeHaan et al., 2018, 2014, 2005; Hayes et al., 2012; Kantar et al., 2016). In the meantime, one approach to increase feasibility of perennial grains in Western Europe is to focus on multifunctionality and different benefits that perennial grain crops might provide beyond grain production, including forage production, protection of soil resources, regeneration of soil health, conservation of biodiversity, and improvement of agroecosystem resilience (Ryan et al., 2018).

2.1. Valuation of both grain and forage biomass

IWG is a cool season crop being developed for both grain and forage production. In contrast to certain crossed lines (x *Triticum*), IWG produces smaller seeds than annual grains such as wheat (thousand-kernel-weight = 7-8 g for naked seeds compared to 30-40 g for winter wheat). To date, breeding efforts have allowed grain yields from 300 to 1500 kg ha⁻¹ in field experiments and tend to decline over time as the stand fills in and plants become sod bound (Culman et al., 2013; Hayes et al., 2017; Jungers et al., 2017; Pugliese, 2017; Tautges et al., 2018). IWG is also a productive forage crop that can produce biomass comparable to grasslands (e.g., 12 Mg ha⁻¹, Jungers et al., (2017)). Compared with annual cereals, the biomass production is strengthened by the efficient use of solar radiation, nutrients, and water during the post-harvest regrowth (Bell et al., 2008; Cattani and Asselin, 2017). Interestingly, harvesting forage does not cause yield penalties if it is done before stem elongation or after grain harvest (Larkin et al., 2014; Lee et al., 2009; Pugliese, 2017; Pugliese et al., 2019). Higher quality of forage biomass is found in the spring when the relative mass of leaves in regard to stems is the highest (Jungers et al., 2018). But still, post-harvest crop residue has been shown suitable for mature beef cattle feed, which do not need to gain weight during winter. When fed with 50% of IWG residue, completed by 50% grass-alfalfa haylage, the average dry matter intake was similar to normal predicted

values, with no body condition decrease (Favre, 2019). Considering the economic cost of high quality forage and the strategic objective to match with the dietary need of mature cows, but not to exceed it, IWG post-harvest residue could offer a beneficial, low-cost forage source. Thus, managing IWG for both grain and forage production could be a viable option in mixed farming systems. This dual-purpose management and investigation of plant resource allocation to the different plant organs is an active area of research, as there may be different ways to optimize interactions between forage and grain production (Pugliese et al., 2019). For instance, choice in grain harvest method could be made depending either on the optimization of grain yields or crop residue quality (Favre, 2019). When the entire plant is swathed, leaf loss could lower residue forage quality, while direct combining grain could mean heterogeneous grain maturity and losses due to grain shattering. A meta-analysis that examined the performance of different perennial grain genotypes over twenty-one locations across four continents (Hayes et al., 2018), including IWG and perennial wheat derived from *Th. intermedium*, suggests that milder climates like in Western Europe, compared with colder climates of higher latitudes such as Northern US and Canada, are favorable for both grain and forage production in the establishment year. In the second and later years of growth, the *Th. intermedium* demonstrated the strongest longevity.

Grain quality is also an important factor dictating economic value. IWG generally expresses an interesting nutritional profile with higher protein, carotenoids, and fiber concentration than in annual wheat (Tyl and Ismail, 2018). While this is mostly the result of a significantly lower ratio of starch (endosperm) compared to bran, the protein composition of the grain is also different, notably including a higher proportion of gliadins and fewer glutenins of high molecular weight producing different bread-making quality (Marti et al., 2016; Tyl and Ismail, 2018; Zhang et al., 2015). Finally, this biomass could also find a useful end as bioenergy feedstock (Jungers et al., 2017; Wang et al., 2014). Similar to perennial bioenergy crops (e.g., switchgrass - *Panicum virgatum*, miscanthus - *Miscanthus sinensis*), IWG has several valuable characteristics including its capability of high biomass production and carbohydrate concentration (e.g., hemicellulose), and its ability to grow in various soil and climatic conditions (Jungers et al., 2017). Although biomass production is lower than miscanthus (Clifton-Brown et al., 2004), IWG production is comparable to switchgrass, which is currently being grown in Western Europe (Lee et al., 2009; Lewandowski et al., 2003).

2.2. Promoting soil health, fertility and water quality

Compared to annual grains, the larger and more persistent root system of perennial grains can have a positive impact on soil health with positive effect on soil porosity, aggregate stability, water infiltration, nutrient cycles and microbial activity (Crews et al., 2016; Crews and Brookes, 2014; Culman et al., 2010; DuPont et al., 2014; Rasche et al., 2017). Water quality can also be improved by transitioning from annual to perennial grain production in sensitive watershed areas. Increased water and nitrogen uptake from soil were observed under IWG, which can prevent leaching and losses due to water runoff, leading to efficient prevention of surface and ground water contamination (Culman et al., 2013; Jungers et al., 2019; Sainju et al., 2017a). Permanent plant cover is also an important lever to increase carbon inputs and storage into soil and to control soil erosion and runoff in sensitive areas (Ryan et al., 2018). Although time is required before increases in soil carbon are detectable and changes are hard to measure in most situations due to strong influence of land management (Necpalova et al., 2014; Sprunger et al., 2017), previous research on IWG and other perennial grasses has shown 12 to 16 times greater root biomass carbon and nitrogen content compared with annual spring wheat and higher levels of carbon and nitrogen in soil compared to other perennial grasses, such as switchgrass and smooth brome grass - *Bromus inermis* (Sainju et al., 2017b). Such efficiency of IWG roots for nitrogen uptake is particularly important in a context of limited nitrogen inputs in organic systems or low-input

systems (Lasisi et al., 2018). However, additional data will be necessary to understand detailed nitrogen dynamics and determine what happens during crop growth in terms of nitrogen efficiency, and what happens when the crop is tilled in terms of availability, balance and leaching risk. Looking at carbon exchange and balance, de Oliveira et al. (2018) suggest that IWG has good potential as a carbon sink in the long term. This is consistent with the conclusions of Crews and Rumsey (2017) indicating that the conversion from annual to perennial grains could potentially accumulate up to 1.7 t ha⁻¹ year⁻¹ of soil organic carbon. Earlier observations from long-term experiments have indicated also that never-tilled perennial grass fields could maintain over 4 t ha⁻¹ more root carbon and 43 t ha⁻¹ more soil carbon than in annual croplands (Glover et al., 2010). Research is needed to understand the specific and cumulative impacts of IWG and no-till practices on soil health and carbon sequestration across different soil and climate conditions.

2.3. Control and pest management

Once well-established, IWG weed competitiveness could be very substantial over its lifetime due to permanent soil cover, light interception, and nutrient use (Dick et al., 2018). Also, the *Thinopyrum* genus has already been shown responsible for better tolerance or resistance to important plant pathogens, such as fusarium head blight (Li et al., 2017; Mo et al., 2017; Singh et al., 2017). Diversifying perennial grain crops with intercropping or the implementation of insectary strips could further limit the development and spread of crop pests, and be part of an efficient strategy of pest control. Interestingly, the use of crop mixtures could enable different mechanisms including resource dilution, disruption of spatial host density and proximity, or conservation of natural enemies. Of course, farmers may also choose to rotate perennial grains with other annual crops, which could help manage more challenging pests. Generally, in spite of attractive perspectives, more investigations and long-time experiments are required to make conclusions about pest issues and identify specific influences and appropriate management strategies. Notably, weed management during the establishment year can be highly challenging as IWG is slow to emerge and does not cover the whole soil surface and has delayed stem elongation and flowering period compared to annual cereal grains (Jungers et al., 2018). This early weed sensitivity may contradict the low-input purpose since herbicide need could expand during this time. In response, work is currently ongoing to engineer intercrop mowers to allow mechanical weeding or mowing of intercropped legumes. In contrast to fields that have been managed with conventional practices for years, the larger weed-seed bank usually found in organic systems could make IWG establishment particularly sensitive or problematic. Cultural management practices such as altering sowing date, sowing rate, inter-row spacing, and intercropping could contribute to weed suppression in organic cropping systems. Regardless of the management systems, farmers should aim to select fields with low populations of weeds. Differences in farming practices and climate between continental or northern regions of North America and milder climates (oceanic) of Western European countries might result in different weed infestation issues. Like in the case of *Alopecurus myosuroides* (blackgrass) found in Europe, the capacity to adapt establishment choices and weed control practices would be crucial to deal with a specific weed context and history (Chauvel et al., 2001; Moss, 1980; Moss et al., 2007).

3. What would fit the Western European context?

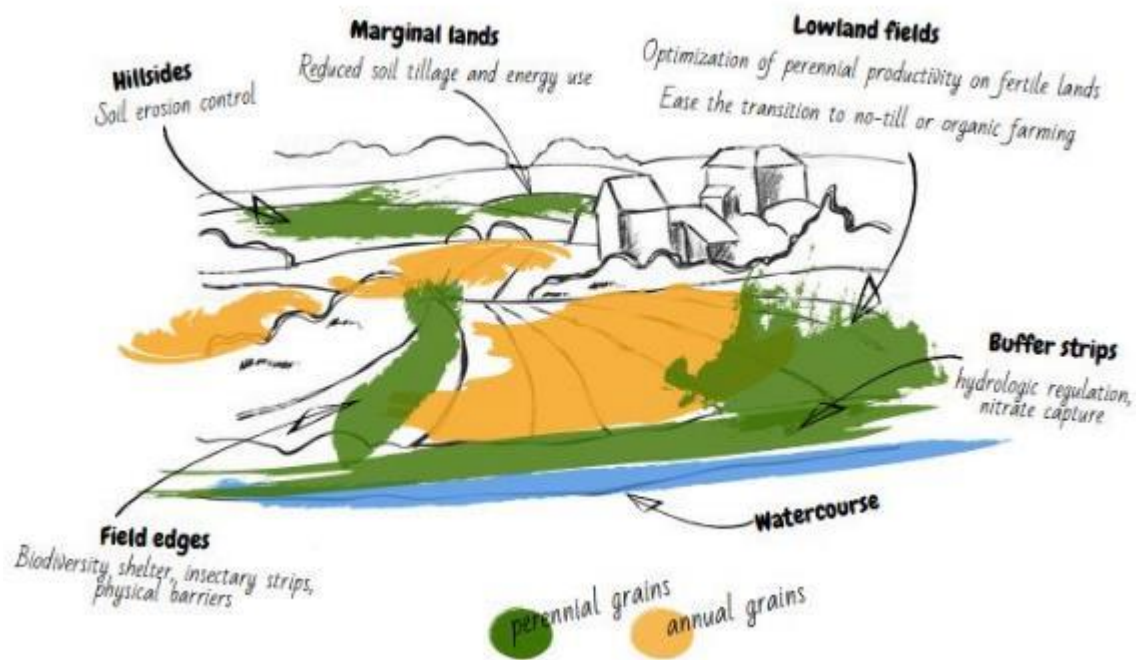
Perennial grains potentially provide answers to existing challenges in Western Europe (e.g., soil erosion control, nitrate leaching reduction), but many challenges still need to be faced before integrating perennial grains into farming systems. Scattered references and “prototypes” like IWG (i.e., crops in development and partially domesticated) are not definitive in tackling the issue of perennial grains use

in European agriculture. The development of improved plant materials, including increased grain yields, non-shattering inflorescences and earliness of reproductive stage induction would significantly further perennial grains development and use. To date, no perennial grain is registered in the common seed catalogue in Europe, limiting their use in farm fields. Despite the ease adaptation to existing equipment in fields, questions also remain about their integration and compatibility with existing farming systems. Depending on production priorities, agricultural policy, and market opportunities, farmers might choose to grow perennial grains for a variety of reasons including: (1) environmental goals (water protection, carbon sequestration, maintaining soil health and biodiversity); (2) cropping system strategies (crop diversification, promoting soil fertility, operating costs reduction); and (3) production objectives and value (forage-grain dual use). The delivery and relative benefits of ecosystem services might vary across farms and across fields within farms, and thus spatial placement of perennial grains should be optimized depending on the ecosystem services that are sought (Corry, 2018).

3.1. Integration of an adaptive crop in the farmscape

As IWG currently produces lower yields than annual grains, one approach is to focus on strategically integrating this crop in areas where annual grains cause problems, such as on sloped fields with intense soil erosion, marginal lands where potential of production is limited, along field edges to improve functional biodiversity, or as riparian buffers to preserve water quality (Fig. 1.3). This approach could be supported by the hypothesis of Asbjornsen et al., (2014) that suggests there is a ‘disproportionate benefit’ of including perennials in areas where annual crops are widely grown. Even small areas of perennial grass may provide significant gains (Helmets et al., 2012; Hernandez-Santana et al., 2013; Zhou et al., 2014). For instance, results from Hernandez-Santana et al., (2013) suggest that only 10% of a field dedicated to prairie strips allows mitigation of most surface runoff, sediment transport and nutrient losses (Cacho et al., 2017). Similarly, Panagos et al. (2015) reported that grass margins and field edges are one of the most significant practices to help in reduction of soil loss, due to their intrinsic efficiency and easy application. Perennial grains also limit soil tillage while providing provisioning services in the form of grain or forage, and thus can be attractive in more productive landscape positions such as lowland crop fields. This would be particularly true in sensitive fields such as watershed protection areas. In contrast to shallow marginal soils, productive lowland fields that have good water reserves, good soil fertility, and that are suitable for machine use would be sought to optimize yields and crop management. Secure plant growth and performance in those favorable lands would also be necessary in a context where seed is scarce and farmers are dedicating time to learning a new cropping system.

Figure 1.4. Designing perennial and annual crops landscape



3.2. Enhancing services via the duration of the perennial phase in the rotation

Western European agriculture covers a large range of climatic conditions (from the Scandinavian climate to arid Southern regions, from oceanic contexts to Mediterranean or more continental situations), including all kinds of soils and land profiles. Potential issues of resource depletion (e.g., groundwater recharge), or pest management over illustrate the important need for better identifying suitable growth contexts, productivity objectives and appropriate duration of perennial phases in fields (Bell et al., 2010; Tautges et al., 2018; Vico and Brunsell, 2017; Weißhuhn et al., 2017). Alternating between perennials and annuals will require balancing soil conservation and tillage periods and understanding the magnitude and persistence of services supply depending on the duration of the perennial phase (Ryan et al. 2018). Based on crop-pasture observations, a perennial phase of three years could be worthwhile since gains might arise due to soil fertility improvement (Bell et al., 2010; Franco et al., 2018; Franzluebbers et al., 2014). Soil protection from erosion occurs as soon as plant cover is developed. However, the timing and magnitude of the potential effects on soil compaction and porosity are unclear. Considering carbon sequestration and soil organic carbon gains, no visible improvements can be planned in the short term due to the large influence of many interacting factors, even if increase could be underway (Necpalova et al., 2014; Sprunger et al., 2017; Syswerda et al., 2011; Wander, 2004). However, the periodic use of a perennial phase in the crop rotation will likely improve soil carbon in the long term (Franzluebbers et al., 2014; King and Blesh, 2018), suggesting larger soil carbon gains than carbon losses to the atmosphere during the conversion back to annuals (Grandy and Robertson, 2007). Finally, the assumed increase of root exudation should enable beneficial processes related to soil-plant interactions (e.g., microbial biofertilization or phytostimulation, in Rasche et al., 2017). Within a short time frame (over one or two years), microbial changes are likely to be some of the most visible changes in soil due to perennial roots.

3.3. European trend for conservation policies and practices

The last decades have seen the development of new policies and eagerness for agroecological practices in Western Europe. In *Threats to Soil Quality in Europe*, Montanarella et al. (2008) emphasized how “there has been a surge of concern and attention in Europe to soil degradation processes [...] leading to the adoption by the European Commission in September 2006 of the Thematic Strategy for Soil Protection [...]. One of the most innovative aspects [...] is the recognition of the multifunctionality of soils.” The EU Nitrates Directive (1991) and the directive on the sustainable use of pesticides (2009) provide a global framework to promote water, soil and health protection by preventing synthetic input transfers from agricultural sources. These directives mostly imply the monitoring of environmental impacts and the implementation of action programs by the Member States. For instance, the use of extensive practices (e.g., grass margins) in vulnerable riparian and watershed areas has been largely integrated in most of the Member States as an obligation. Under the EU’s Common Agricultural Policy (CAP), payments to farmers have been established after 2005 by the Member States in order to promote a set of beneficial agro-environmental practices for Good Agricultural and Environmental Condition (GAEC), such as cover cropping, keeping plant residues, reduced soil tillage, protection of sloping areas and implantation of grass margins (Matthews, 2013). These policies do not include perennial grains as yet as they do not exist in European fields but it makes sense to devise soil conservation approaches, including IWG use, as it would fulfill many current requirements (soil cover, reduced soil tillage, protection of sensitive areas). The expansion of organic and conservation practices in European farming systems are also demonstrating how farmers seek new means to move forward in farming sustainability. In 2016, more than 12 million European hectares were under organic farming (Le Douarin, 2017) and the development of conservation practices is also expressing a net upward trend. Four hundred thousand hectares were managed by conservation practices in France in 2001 and rose to 630,000 hectares in 2006. As a consequence, the share of no-till cereal crop systems has increased from 21% to 34% during the same period (Schaller, 2013). Notwithstanding that the adoption of organic or conservation practices are likely to be related to economic reasons in one way or another (Napier, 2010), environmental concerns and specific soil care are increasingly becoming part of the decision process (Casagrande et al., 2016; Peigné et al., 2016; Wilson and Hart, 2000). But the current absence of a European market, value chain and economic references for perennial grains is actually hindering the informed process of balancing incentives and disincentives that should finally lead to farmer choice, strategy and crop profitability.

3.4. A springboard to perennial grains

Given the recent changes and trends in EU land management, it is likely that perennial grains will be valued for their effects on soil and water quality. Providing farmers with incentives based on valuable services coming from perennials at the farm (soil fertility) or society level (water quality, climate change mitigation), while their cultivation could agree with EU Directives (nitrates or pesticides), would allow the restoration of “unproductive” vulnerable and restricted areas (e.g., watershed or riparian zones) to grain-forage production fields. This should not promote the conversion of native vegetation or wildlands, but allow for production of perennial fields in sensitive or unprofitable areas for annual grain production. This would shift the issue of grain yield reduction compared to annual counterparts, to the opportunity of additional grain production permitted by perennial grains. Also, one current use for IWG could be as a transitional crop from conventional to organic production. In order to combine the benefits of weed management history of conventional fields and the willingness to promote organic practices and reduced chemical use, growing IWG on transitional fields, either conventional or organic, could make sense. The same logic should also apply to new fields managed with no or reduced

tillage where the transition period could result in soil compaction increase (Peigné et al., 2018; Vian et al., 2009). The benefit of year-round cover and deep rooted grain plants would also make IWG a strategical transitional crop.

3.5. Restore mixed farming and grasslands value

Both organic and conservation systems have potential for integration of perennial grains. Market variations, volatile prices and production costs due to input use are endangering the profitability of a large set of farming systems, especially conventional systems using high inputs, since the calculation of their gross margins over years could suffer from chronic reductions (Pacini et al., 2003; Pimentel et al., 2005). Valuing ecosystem services and harvesting both grain and forage from perennial grain systems enhances the economic outlook for these new systems. The opportunity of grain-forage dual-use management of IWG makes mixed (crop-livestock) systems naturally privileged. The forage biomass will find use for animal feeding, as could the grain even if use in the human diet would bring additional economic value. This adaptability to produce both grain and forage also offers valuable plasticity in fields to respond to yearly variability and hazards in terms of climatic conditions, plant performances or market opportunities. Current concerns about climatic changes, repeated drought periods and earlier ending of the growing seasons increases forage demand for self-sufficiency and influence farming strategies to strengthen farm adaptability (Chang et al., 2017; Lurette et al., 2013; Nettier et al., 2010; Volaire et al., 2014). Dealing with this issue, the IWG production of forage biomass at summer or during post-harvest regrowth represents a strong asset and value. As the current absence of truly perennial grain which maintains grain yields over years, the IWG model suggests a climax grain production the first harvested years (Tautges et al., 2018) and then declines due to changes in the availability and/or allocation of resources, or lack of persistence and over-wintering. Thus, the dual-use purpose could also be considered on a multiyear basis, taking profits either from grain or forage depending on what is worth more. However, the importance of mixed farming in Western European countries (crop and livestock) is significantly lower than arable croplands, and has been decreasing. In France, the 2010 agricultural census indicated that only 13% of the French agricultural holdings, and only 16% of the agricultural lands, are involved in mixed farming, while arable croplands account for 35% (Agreste, 2010). Due to this specialization, the conservation of grass fields that help in maintaining ecological functions is arduous. Less than 15% of the total European land is dedicated to grass fields. The decline in grasslands is due to their lack of revenue relative to staple crop production in the context of intensification and productive agriculture development. Bypassing or limiting the gap between grain and forage field profits, perennial grains have potential to help reverse this trend if they can increase the economic returns from perennial grass/legume fields.

4. Conclusion

The tremendous interest in perennial grains that is growing in many places has not yet fully transformed into research or practical applications in Western Europe. This makes it difficult to couple perennial grains progress to local farming systems opportunities. The introduction of new crops for the purpose of diversification and a new economic scenario has already been suggested either in North America or Europe, and includes many different crops (e.g., quinoa, hemp, buckwheat, miscanthus, switchgrass, etc.; Krupinsky et al., 2002; Mudgal et al., 2010). But the introduction of perennial grains would provide an unprecedented opportunity to better value grasslands from combining forage and environmental conservation with the production of high value grains. However, farmer adoption of innovative and transformative practices is an interactive and multifactorial process. The preconditions for such adoption have been gathered within a four imperative measures process, including: 1) farmer

willingness and motivation; 2) an existing demand; 3) farmer's ability to implement the new practice; and 4) the legitimation or recognition of the practice (Runhaar, 2017; Schoonhoven and Runhaar, 2018). Despite that we have seen the current expansion and eagerness from farmers to society for sustainable development of agriculture, perennial grains are not legitimized yet by agricultural standards and policies. The reality and rapidity of the increase in yield through breeding, the availability of seed and the creation of value chains will define the accuracy of perennial grains adoption and legitimation. While there is no market demand in Europe yet, the investment and food processing from US companies such as General Mills or Patagonia Provisions are encouraging signs of the emerging value of perennial grains in Western Europe. In the meantime, important knowledge gaps need to be filled to establish and deepen perennial grain research in Western Europe. As prime research areas to determine relevant farming situations for perennial grains integration, we suggest 1) quantifying growth and performance under different soil and climate conditions; 2) characterizing the environmental gains and tangible benefits in relation with plant age and duration in field; 3) developing basic field management guidelines and techniques; 4) identifying best-case scenarios for perennial grains use in terms of purposes, locations, and coherent farming systems; 5) characterizing food and feed value to evaluate global crop economics; and 6) setting up European breeding and selection programs in order to provide materials adapted to European conditions.

References

- Adebiyi, J., Schmitt Olabisi, L., Snapp, S., 2016.** Understanding perennial wheat adoption as a transformative technology: evidence from the literature and farmers. *Renew. Agric. Food Syst.* 31, 101–110. <https://doi.org/10.1017/S1742170515000150>
- Agreste, 2018.** Bilan annuel 2017 [WWW Document]. URL <http://agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/R2418A10.pdf> (accessed 3.24.19).
- Agreste, 2010.** Recensement agricole 2010 : exploitations agricoles et superficie agricole utilisée par orientation technico-économique [WWW Document]. URL <http://agreste.agriculture.gouv.fr/recensement-agricole-2010/resultats-donnees-chiffrees/> (accessed 10.25.18).
- Asbjornsen, H., Hernandez-Santana, V., Liebman, M., Bayala, J., Chen, J., Helmers, M., Ong, C.K., Schulte, L.A., 2014.** Targeting perennial vegetation in agricultural landscapes for enhancing ecosystem services. *Renew. Agric. Food Syst.* 29, 101–125. <https://doi.org/10.1017/S1742170512000385>
- Bell, L.W., Byrne (nee Flugge), F., Ewing, M.A., Wade, L.J., 2008.** A preliminary whole-farm economic analysis of perennial wheat in an Australian dryland farming system. *Agric. Syst.* 96, 166–174. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2007.07.007>
- Bell, L.W., Wade, L.J., Ewing, M.A., 2010.** Perennial wheat: a review of environmental and agronomic prospects for development in Australia. *Crop Pasture Sci.* 61, 679. <https://doi.org/10.1071/CP10064>
- Cacho, J.F., Negri, M.C., Zumpf, C.R., Campbell, P., 2017.** Introducing perennial biomass crops into agricultural landscapes to address water quality challenges and provide other environmental services: Integrating perennial bioenergy crops into agricultural landscapes. *Wiley Interdiscip. Rev. Energy Environ.* e275. <https://doi.org/10.1002/wene.275>
- Casagrande, M., Peigné, J., Payet, V., Mäder, P., Sans, F.X., Blanco-Moreno, J.M., Antichi, D., Bàrberi, P., Beeckman, A., Bigongiali, F., Cooper, J., Dierauer, H., Gascoyne, K., Grosse, M., Heß, J., Kranzler, A., Luik, A., Peetsmann, E., Surböck, A., Willekens, K., David, C., 2016.** Organic farmers' motivations and challenges for adopting conservation agriculture in Europe. *Org. Agric.* 6, 281–295. <https://doi.org/10.1007/s13165-015-0136-0>
- Cattani, D., Asselin, S.R., 2017.** Extending the Growing Season: Forage Seed Production and Perennial Grains. *Can. J. Plant Sci.* <https://doi.org/10.1139/CJPS-2017-0212>
- Chang, J., Ciais, P., Viovy, N., Soussana, J.-F., Klumpp, K., Sultan, B., 2017.** Future productivity and phenology changes in European grasslands for different warming levels: implications for grassland management and carbon balance. *Carbon Balance Manag.* 12, 11. <https://doi.org/10.1186/s13021-017-0079-8>
- Chauvel, B., Guillemain, J.P., Colbach, N., Gasquez, J., 2001.** Evaluation of cropping systems for management of herbicide-resistant populations of blackgrass (*Alopecurus myosuroides* Huds.). *Crop Prot.* 20, 127–137. [https://doi.org/10.1016/S0261-2194\(00\)00065-X](https://doi.org/10.1016/S0261-2194(00)00065-X)

- Clifton-brown John C., Stampfl Paul F., Jones Michael B., 2004.** Miscanthus biomass production for energy in Europe and its potential contribution to decreasing fossil fuel carbon emissions. *Glob. Change Biol.* 10, 509–518. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2003.00749.x>
- Corry, R.C., 2018.** Designed strategic redeployment of perennial cover in North American farm landscapes. *J. Soil Water Conserv.* 73, 132A-139A. <https://doi.org/10.2489/jswc.73.5.132A>
- Cox, T.S., Glover, J.D., Tassel, V., L, D., Cox, C.M., DeHaan, L.R., 2006.** Prospects for Developing Perennial Grain Crops. *BioScience* 56, 649–659. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[649:PFDPGC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[649:PFDPGC]2.0.CO;2)
- Cox, T.S., Van Tassel, D.L., Cox, C.M., DeHaan, L.R., 2010.** Progress in breeding perennial grains. *Crop Pasture Sci.* 61, 513. <https://doi.org/10.1071/CP09201>
- Crews, T.E., Blesh, J., Culman, S.W., Hayes, R.C., Jensen, E.S., Mack, M.C., Peoples, M.B., Schipanski, M.E., 2016.** Going where no grains have gone before: From early to mid-succession. *Agric. Ecosyst. Environ.* 223, 223–238. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.03.012>
- Crews, T.E., Brookes, P.C., 2014.** Changes in soil phosphorus forms through time in perennial versus annual agroecosystems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 184, 168–181. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.11.022>
- Crews, T.E., Peoples, M.B., 2005.** Can the Synchrony of Nitrogen Supply and Crop Demand be Improved in Legume and Fertilizer-based Agroecosystems? A Review. *Nutr. Cycl. Agroecosystems* 72, 101–120. <https://doi.org/10.1007/s10705-004-6480-1>
- Crews, T.E., Rumsey, B., 2017.** What Agriculture Can Learn from Native Ecosystems in Building Soil Organic Matter: A Review. *Sustainability* 9, 578. <https://doi.org/10.3390/su9040578>
- Culman, S.W., DuPont, S.T., Glover, J.D., Buckley, D.H., Fick, G.W., Ferris, H., Crews, T.E., 2010.** Long-term impacts of high-input annual cropping and unfertilized perennial grass production on soil properties and belowground food webs in Kansas, USA. *Agric. Ecosyst. Environ.* 137, 13–24. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.11.008>
- Culman, S.W., Snapp, S.S., Ollenburger, M., Basso, B., DeHaan, L.R., 2013.** Soil and Water Quality Rapidly Responds to the Perennial Grain Kernza Wheatgrass. *Agron. J.* 105, 735. <https://doi.org/10.2134/agronj2012.0273>
- De Oliveira, G., Brunzell, N.A., Sutherlin, C.E., Crews, T.E., DeHaan, L.R., 2018.** Energy, water and carbon exchange over a perennial Kernza wheatgrass crop. *Agric. For. Meteorol.* 249, 120–137. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.11.022>
- DeHaan, L., Christians, M., Crain, J., Poland, J., 2018.** Development and Evolution of an Intermediate Wheatgrass Domestication Program. *Sustainability* 10, 1499. <https://doi.org/10.3390/su10051499>
- DeHaan, L.R., Ismail, B.P., 2017.** Perennial Cereals Provide Ecosystem Benefits. *Cereal Foods World* 62, 278–281. <https://doi.org/10.1094/CFW-62-6-0278>
- DeHaan, L.R., Van Tassel, D.L., Cox, T.S., 2005.** Perennial grain crops: A synthesis of ecology and plant breeding. *Renew. Agric. Food Syst.* 20, 5–14. <https://doi.org/10.1079/RAF200496>
- DeHaan, L.R., Wang, S., Larson, S., Cattani, D., Zhang, X., Kantarski, T., 2014.** Current efforts to develop perennial wheat and domesticate *Thinopyrum intermedium*. *Perenn. CROPS FOOD Secur.* 72.
- Dick, C., Cattani, D., Entz, M., 2018.** Kernza Intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) grain production as influenced by legume intercropping and residue management. *Can. J. Plant Sci.* 98, 1376–1379.
- DuPont, S.T., Beniston, J., Glover, J.D., Hodson, A., Culman, S.W., Lal, R., Ferris, H., 2014.** Root traits and soil properties in harvested perennial grassland, annual wheat, and never-tilled annual wheat. *Plant Soil* 381, 405–420. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2145-2>
- Eurostat, 2018.** Crop production in EU [WWW Document]. URL http://appsso.eurostat.ec.europa.eu/nui/show.do?dataset=apro_cpshr&lang=en (accessed 10.8.18).
- Favre, J.R., 2019.** Effect of harvest timing on forage yield and nutritive value of annual and perennial grain and forage crops: oat and Kernza intermediate wheatgrass. Wisconsin-Madison.
- FranceAgriMer, 2012.** Variétés et rendement descéréales biologiques.
- Franco, J.G., Duke, S.E., Hendrickson, J.R., Liebig, M.A., Archer, D.W., Tanaka, D.L., 2018.** Spring Wheat Yields Following Perennial Forages in a Semiarid No-Till Cropping System. *Agron. J.* 0, 0. <https://doi.org/10.2134/agronj2018.01.0072>
- Franzluebbers, A.J., Sawchik, J., Taboada, M.A., 2014.** Agronomic and environmental impacts of pasture–crop rotations in temperate North and South America. *Agric. Ecosyst. Environ.* 190, 18–26. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.09.017>
- Glover, J.D., Culman, S.W., DuPont, S.T., Broussard, W., Young, L., Mangan, M.E., Mai, J.G., Crews, T.E., DeHaan, L.R., Buckley, D.H., 2010.** Harvested perennial grasslands provide ecological benchmarks for

- agricultural sustainability. *Agric. Ecosyst. Environ.* 137, 3–12. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.11.001>
- Grandy, A.S., Robertson, G.P., 2007.** Land-Use Intensity Effects on Soil Organic Carbon Accumulation Rates and Mechanisms. *Ecosystems* 10, 59–74. <https://doi.org/10.1007/s10021-006-9010-y>
- Hayes, R., Wang, S., Newell, M., Turner, K., Larsen, J., Gazza, L., Anderson, J., Bell, L., Cattani, D., Frels, K., Galassi, E., Morgounov, A., Revell, C., Thapa, D., Sacks, E., Sameri, M., Wade, L., Westerbergh, A., Shamanin, V., Amanov, A., Li, G., 2018.** The Performance of Early-Generation Perennial Winter Cereals at 21 Sites across Four Continents. *Sustainability* 10, 1124. <https://doi.org/10.3390/su10041124>
- Hayes, R.C., Newell, M.T., Crews, T.E., Peoples, M.B., 2017.** Perennial cereal crops: An initial evaluation of wheat derivatives grown in mixtures with a regenerating annual legume. *Renew. Agric. Food Syst.* 32, 276–290. <https://doi.org/10.1017/S1742170516000260>
- Hayes, R.C., Newell, M.T., DeHaan, L.R., Murphy, K.M., Crane, S., Norton, M.R., Wade, L.J., Newberry, M., Fahim, M., Jones, S.S., Cox, T.S., Larkin, P.J., 2012.** Perennial cereal crops: An initial evaluation of wheat derivatives. *Field Crops Res.* 133, 68–89. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.03.014>
- Helmets, M.J., Zhou, X., Asbjornsen, H., Kolka, R., Tomer, M.D., Cruse, R.M., 2012.** Sediment Removal by Prairie Filter Strips in Row-Cropped Ephemeral Watersheds. *J. Environ. Qual.* 41, 1531. <https://doi.org/10.2134/jeq2011.0473>
- Hernandez-Santana, V., Zhou, X., Helmets, M.J., Asbjornsen, H., Kolka, R., Tomer, M., 2013.** Native prairie filter strips reduce runoff from hillslopes under annual row-crop systems in Iowa, USA. *J. Hydrol.* 477, 94–103. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2012.11.013>
- Jungers, J.M., DeHaan, L.H., Mulla, D.J., Sheaffer, C.C., Wyse, D.L., 2019.** Reduced nitrate leaching in a perennial grain crop compared to maize in the Upper Midwest, USA. *Agric. Ecosyst. Environ.* 272, 63–73. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.11.007>
- Jungers, J.M., DeHaan, L.R., Betts, K.J., Sheaffer, C.C., Wyse, D.L., 2017.** Intermediate Wheatgrass Grain and Forage Yield Responses to Nitrogen Fertilization. *Agron. J.* 109, 462–472. <https://doi.org/10.2134/agronj2016.07.0438>
- Jungers, J.M., Frahm, C.S., Tautges, N.E., Ehlike, N.J., Wells, M.S., Wyse, D.L., Sheaffer, C.C., 2018.** Growth, development, and biomass partitioning of the perennial grain crop *Thinopyrum intermedium*: Growth, development, and biomass partitioning of a perennial grain crop. *Ann. Appl. Biol.* <https://doi.org/10.1111/aab.12425>
- Kantar, M.B., Tyl, C.E., Dorn, K.M., Zhang, X., Jungers, J.M., Kaser, J.M., Schendel, R.R., Eckberg, J.O., Runck, B.C., Bunzel, M., Jordan, N.R., Stupar, R.M., Marks, M.D., Anderson, J.A., Johnson, G.A., Sheaffer, C.C., Schoenfuss, T.C., Ismail, B., Heimpel, G.E., Wyse, D.L., 2016.** Perennial Grain and Oilseed Crops. *Annu. Rev. Plant Biol.* 67, 703–729. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043015-112311>
- King, A.E., Blesh, J., 2018.** Crop rotations for increased soil carbon: perenniality as a guiding principle. *Ecol. Appl.* 28, 249–261. <https://doi.org/10.1002/eap.1648>
- Krupinsky, J.M., Bailey, K.L., McMullen, M.P., Gossen, B.D., Turkington, T.K., 2002.** Managing Plant Disease Risk in Diversified Cropping Systems. *Agron. J.* 94, 198–209. <https://doi.org/10.2134/agronj2002.1980>
- Larkin, P.J., Newell, M.T., Hayes, R.C., Aktar, J., Norton, M.R., Moroni, S.J., Wade, L.J., 2014.** Progress in developing perennial wheats for grain and grazing. *Crop Pasture Sci.* 65, 1147–1164. <https://doi.org/10.1071/CP13330>
- Lasisi, A.A., Akinremi, O.O., Tenuta, M., Cattani, D., 2018.** Below-ground plant biomass and nitrogen uptake of perennial forage grasses and annual crops fertilized with pig manures. *Agric. Ecosyst. Environ.* 268, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.08.006>
- Le Douarin, S., 2017.** Le Bio dans l’Union Européenne, Les Carnets de l’Agence Bio. ed. Agence Bio.
- Lee, D., Owens, V.N., Boe, A., Koo, B.-C., 2009.** Biomass and seed yields of big bluestem, switchgrass, and intermediate wheatgrass in response to manure and harvest timing at two topographic positions. *GCB Bioenergy* 1, 171–179. <https://doi.org/10.1111/j.1757-1707.2009.01008.x>
- Lewandowski, I., Scurlock, J.M.O., Lindvall, E., Christou, M., 2003.** The development and current status of perennial rhizomatous grasses as energy crops in the US and Europe. *Biomass Bioenergy* 25, 335–361. [https://doi.org/10.1016/S0961-9534\(03\)00030-8](https://doi.org/10.1016/S0961-9534(03)00030-8)
- Li, X., Jiang, X., Chen, X., Song, J., Ren, C., Xiao, Y., Gao, X., Ru, Z., 2017.** Molecular cytogenetic identification of a novel wheat-Agropyron elongatum chromosome translocation line with powdery mildew resistance. *PLOS ONE* 12, e0184462. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0184462>
- Lurette, A., Aubron, C., Moulin, C.-H., 2013.** A simple model to assess the sensitivity of grassland dairy systems to scenarios of seasonal biomass production variability. *Comput. Electron. Agric.* 93, 27–36. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2013.01.008>

- Marti, A., E Bock, J., Pagani, M., Ismail, B., Seetharaman, K., 2016.** Structural characterization of proteins in wheat flour doughs enriched with intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) flour. *Food Chem.* 194, 994–1002. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2015.08.082>
- Matthews, A., 2013.** Greening agricultural payments in the EU's Common Agricultural Policy. *Bio-Based Appl. Econ.* 2, 1-27–27. <https://doi.org/10.13128/BAE-12179>
- Michon, J., 2016.** Concentrations en nitrates d'origine agricole dans les cours d'eau et les eaux souterraines (données 2014-2015).
- Mo, Q., Wang, C. y., Chen, C. h., Wang, Y. j., Zhang, H., Liu, X. l., Ji, W. q., 2017.** Molecular cytogenetic identification of a wheat-*Thinopyrum ponticum* substitution line with stripe rust resistance. *Cereal Res. Commun.* 45, 564–573. <https://doi.org/10.1556/0806.45.2017.037>
- Montanarella, L., Rusco, E., Tóth, G., European Commission, Joint Research Centre, Institute for Environment and Sustainability, 2008.** Threats to soil quality in Europe. Publications Office, Luxembourg.
- Moss, S.R., 1980.** The agro-ecology and control of black-grass, *Alopecurus myosuroides* Huds., in modern cereal growing systems. *ADAS Q. Rev.* 170–191.
- Moss, S.R., Perryman, S.A.M., Tatnell, L.V., 2007.** Managing Herbicide-resistant Blackgrass (*Alopecurus myosuroides*): Theory and Practice. *Weed Technol.* 21, 300–309. <https://doi.org/10.1614/WT-06-087.1>
- Mudgal, S., Lavelle, P., Cachia, F., Somogyi, D., Majewski, E., Fontaine, L., Bechini, L., Debaeke, P., 2010.** Environmental impacts of different crop rotations in the european union. European comission.
- Napier, T.L. (Ed.), 2010.** Human dimensions of soil and water conservation: a global perspective. Nova Science Publishers, New York.
- Necpalova, M., Anex, R.P., Kravchenko, A.N., Abendroth, L.J., Del Grosso, S.J., Dick, W.A., Helmers, M.J., Herzmann, D., Lauer, J.G., Nafziger, E.D., Sawyer, J.E., Scharf, P.C., Stroock, J.S., Villamil, M.B., 2014.** What does it take to detect a change in soil carbon stock? A regional comparison of minimum detectable difference and experiment duration in the north central United States. *J. Soil Water Conserv.* 69, 517–531. <https://doi.org/10.2489/jswc.69.6.517>
- Nettier, B., Dobremez, L., Coussy, J.-L., Romagny, T., 2010.** Attitudes of livestock farmers and sensitivity of livestock farming systems to drought conditions in the French Alps. *J. Alp. Res. Rev. Géographie Alp.* <https://doi.org/10.4000/rga.1307>
- Pacini, C., Wossink, A., Giesen, G., Vazzana, C., Huirne, R., 2003.** Evaluation of sustainability of organic, integrated and conventional farming systems: a farm and field-scale analysis. *Agric. Ecosyst. Environ.* 95, 273–288. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(02\)00091-9](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(02)00091-9)
- Panagos, P., Borrelli, P., Poesen, J., Ballabio, C., Lugato, E., Meusburger, K., Montanarella, L., Alewell, C., 2015.** The new assessment of soil loss by water erosion in Europe. *Environ. Sci. Policy* 54, 438–447. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2015.08.012>
- Peigné, J., Casagrande, M., Payet, V., David, C., Sans, F.X., Blanco-Moreno, J.M., Cooper, J., Gascoyne, K., Antichi, D., Bàrberi, P., Bigongiali, F., Surböck, A., Kranzler, A., Beeckman, A., Willekens, K., Luik, A., Matt, D., Grosse, M., Heß, J., Clerc, M., Dierauer, H., Mäder, P., 2016.** How organic farmers practice conservation agriculture in Europe. *Renew. Agric. Food Syst.* 31, 72–85. <https://doi.org/10.1017/S1742170514000477>
- Peigné, J., Vian, J.-F., Payet, V., Saby, N.P.A., 2018.** Soil fertility after 10 years of conservation tillage in organic farming. *Soil Tillage Res.* 175, 194–204. <https://doi.org/10.1016/j.still.2017.09.008>
- Pimentel, D., Hepperly, P., Hanson, J., Douds, D., Seidel, R., 2005.** Environmental, Energetic, and Economic Comparisons of Organic and Conventional Farming Systems. *BioScience* 55, 573. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0573:EEAECO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0573:EEAECO]2.0.CO;2)
- Power, A.G., 2010.** Ecosystem services and agriculture: tradeoffs and synergies. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 365, 2959–2971. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0143>
- Pugliese, J.Y., 2017.** Above-and Belowground Response to Managing Kernza (*Thinopyrum intermedium*) as a Dual-Use Crop for Forage and Grain. The Ohio State University.
- Pugliese, J.Y., Culman, S.W., Sprunger, C.D., 2019.** Harvesting forage of the perennial grain crop kernza (*Thinopyrum intermedium*) increases root biomass and soil nitrogen cycling. *Plant Soil.* <https://doi.org/10.1007/s11104-019-03974-6>
- Rasche, F., Blagodatskaya, E., Emmerling, C., Belz, R., Musyoki, M.K., Zimmermann, J., Martin, K., 2017.** A preview of perennial grain agriculture: knowledge gain from biotic interactions in natural and agricultural ecosystems. *Ecosphere* 8, n/a-n/a. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2048>
- Runhaar, H., 2017.** Governing the transformation towards 'nature-inclusive' agriculture: insights from the Netherlands. *Int. J. Agric. Sustain.* 15, 340–349. <https://doi.org/10.1080/14735903.2017.1312096>

- Ryan, M.R., Crews, T.E., Culman, S.W., DeHaan, L.R., Hayes, R.C., Jungers, J.M., Bakker, M.G., 2018. Managing for Multifunctionality in Perennial Grain Crops 11.
- Sainju, U.M., Allen, B.L., Lenssen, A.W., Ghimire, R.P., 2017a. Root biomass, root/shoot ratio, and soil water content under perennial grasses with different nitrogen rates. *Field Crops Res.* 210, 183–191. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.05.029>
- Sainju, U.M., Allen, B.L., Lenssen, A.W., Mikha, M., 2017b. Root and soil total carbon and nitrogen under bioenergy perennial grasses with various nitrogen rates. *Biomass Bioenergy* 107, 326–334. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2017.10.021>
- Schaller, N., 2013. L'agriculture de conservation.
- Schoonhoven, Y., Runhaar, H., 2018. Conditions for the adoption of agro-ecological farming practices: a holistic framework illustrated with the case of almond farming in Andalusia. *Int. J. Agric. Sustain.* 16, 442–454. <https://doi.org/10.1080/14735903.2018.1537664>
- Singh, M., Mallick, N., Chand, S., Kumari, P., Sharma, J.B., Sivasamy, M., Jayaprakash, P., Prabhu, K.V., Jha, S.K., Vinod, 2017. Marker-assisted pyramiding of Thinopyrum-derived leaf rust resistance genes Lr19 and Lr24 in bread wheat variety HD2733. *J. Genet.* 96, 951–957. <https://doi.org/10.1007/s12041-017-0859-7>
- Sprunger, C.D., Culman, S.W., Robertson, G.P., Snapp, S.S., 2017. Perennial grain on a Midwest Alfisol shows no sign of early soil carbon gain. *Renew. Agric. Food Syst.* 1–13. <https://doi.org/10.1017/S1742170517000138>
- Sywerda, S.P., Corbin, A.T., Mokma, D.L., Kravchenko, A.N., Robertson, G.P., 2011. Agricultural Management and Soil Carbon Storage in Surface vs. Deep Layers. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 75, 92–101. <https://doi.org/10.2136/sssaj2009.0414>
- Tautges, N.E., Jungers, J.M., DeHaan, L.R., Wyse, D.L., Sheaffer, C.C., 2018. Maintaining grain yields of the perennial cereal intermediate wheatgrass in monoculture v. bi-culture with alfalfa in the Upper Midwestern USA. *J. Agric. Sci.* 1–16. <https://doi.org/10.1017/S0021859618000680>
- Tyl, C., Ismail, B.P., 2018. Compositional evaluation of perennial wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) breeding populations. *Int. J. Food Sci. Technol.* <https://doi.org/10.1111/ijfs.13925>
- Vian, J.F., Peigne, J., Chaussod, R., Roger-Estrade, J., 2009. Effects of four tillage systems on soil structure and soil microbial biomass in organic farming. *Soil Use Manag.* 25, 1–10. <https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2008.00176.x>
- Vico, G., Brunzell, N.A., 2017. Tradeoffs between water requirements and yield stability in annual vs. perennial crops. *Adv. Water Resour.* 112, 189–202. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2017.12.014>
- Volaire, F., Barkaoui, K., Norton, M., 2014. Designing resilient and sustainable grasslands for a drier future: Adaptive strategies, functional traits and biotic interactions. *Eur. J. Agron.* 52, 81–89. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2013.10.002>
- Wander, M., 2004. Soil Organic Matter Fractions and Their Relevance to Soil Function, in: Magdoff, F., Weil, R. (Eds.), *Soil Organic Matter in Sustainable Agriculture*. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9780203496374.ch3>
- Wang, G.-J., Nyren, P., Xue, Q.-W., Aberle, E., Eriksmoen, E., Tjelde, T., Liebig, M., Nichols, K., Nyren, A., 2014. Establishment and Yield of Perennial Grass Monocultures and Binary Mixtures for Bioenergy in North Dakota. *Agron. J.* 106, 1605–1613. <https://doi.org/10.2134/agronj14.0068>
- Weißhuhn, P., Reckling, M., Stachow, U., Wiggering, H., 2017. Supporting Agricultural Ecosystem Services through the Integration of Perennial Polycultures into Crop Rotations. *Sustainability* 9, 2267. <https://doi.org/10.3390/su9122267>
- Wilson, G.A., Hart, K., 2000. Financial Imperative or Conservation Concern? EU Farmers' Motivations for Participation in Voluntary Agri-Environmental Schemes. *Environ. Plan. Econ. Space* 32, 2161–2185. <https://doi.org/10.1068/a3311>
- Zhang, X., Ohm, J.-B., Haring, S., DeHaan, L.R., Anderson, J.A., 2015. Towards the understanding of end-use quality in intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*): High-molecular-weight glutenin subunits, protein polymerization, and mixing characteristics. *J. Cereal Sci.* 66, 81–88. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2015.10.008>
- Zhou, X., Helmers, M.J., Asbjornsen, H., Kolka, R., Tomer, M.D., Cruse, R.M., 2014. Nutrient removal by prairie filter strips in agricultural landscapes. *J. Soil Water Conserv.* 69, 54–64. <https://doi.org/10.2489/jswc.69.1.54>

Chapitre 2. Cadre conceptuel, méthodologique, et questions de recherche de la thèse

Ce chapitre propose d'identifier la problématique générale de cette thèse, ainsi que le cadre conceptuel et méthodologique utilisé. Il détaillera ensuite les questions de recherche formulées pour ce travail.

1. Problématique générale de la thèse

Ce travail de thèse adresse la problématique suivante :

Dans la perspective d'améliorer la durabilité des systèmes de culture et de maintenir une production céréalière, ce travail s'intéresse à **l'insertion de la céréale vivace *Th. intermedium* dans les rotations culturales sur le modèle d'une insertion temporaire de 2 à 4 ans**. Dans ce cadre, la fourniture de services écosystémiques dépend de la rapidité du développement de la culture et des caractéristiques de son développement (traits aériens et racinaires). Une implantation de courte durée impose de distinguer les performances d'un peuplement « juvénile », au cours de la première année d'implantation, de celles d'un peuplement « mature », capable d'assurer une production de grains et la régénération du couvert. **Ce travail évaluera donc le développement et les caractéristiques fonctionnelles de la culture au cours des deux premières années de son implantation, en distinguant l'année d'implantation et l'année de repousse suivante.**

Cette logique d'implantation temporaire dans le cadre d'une rotation de cultures permet d'imposer un cadre tel que :

- L'insertion d'une céréale vivace intègre les logiques de développement associées à la diversification et/ou au rallongement des rotations de cultures
- L'intégration d'une céréale vivace présente l'intérêt d'intégrer une production fourragère dans le système de culture. En conséquence, cette pratique peut intéresser les systèmes de grandes cultures strictes mais aussi les systèmes de polyculture-élevage grâce à la double production de grains et de fourrages,
- Le principe de rotation permet de conserver les leviers de gestion des bioagresseurs *via* l'alternance des cultures et de maintenir une production en grains, généralement déclinante au bout de quelques années de culture de ces céréales vivaces, et ainsi de conserver la logique économique de la rotation basée sur les séquences de culture réservées aux cultures annuelles de rente classiques, à plus fort potentiel de production.

Pour évaluer la croissance et les performances de *Th. intermedium*, le travail décrit dans les chapitres suivants s'appuie sur l'étude d'une population correspondant au 3^e cycle de sélection du matériel végétal initial, issu des travaux coordonnés par *The Land Institute* (Kansas, US ; <https://landinstitute.org/>) à partir de 2003 (Dehaan et al., 2018). Le 1^{er} cycle correspond à la réception et à la mise en pépinière des populations originales ; le 2nd cycle, initié par la sélection de 2466 plantes en 2006, correspond à la sélection et à la multiplication de groupes *élites*, présentant les meilleurs traits reproductifs – les grains les plus lourds et les meilleurs rendements par épi principalement. Le 3^e cycle, initié par le transfert de 4800 plants en 2009, correspond à la poursuite de la démarche réalisée lors 2nd cycle, en ajoutant un critère de sélection lié à une taille plus réduite des plantes, permettant de limiter les risques de verse physiologique. Bien que ce travail de thèse s'appuie sur une population issue du 3^{ème} cycle de sélection, ce processus se poursuit aujourd'hui et continue (cycle 7), par de nouveaux cycles, à sélectionner les individus présentant les meilleures capacités de rendement en grains.

2. Analyse des performances de *Thinopyrum intermedium* : approche fonctionnelle et services écosystémiques

L'étude des performances de *Th. intermedium* requiert, avant toute autre chose, de s'accorder sur la notion de *performances*. Le terme n'est pas employé ici comme indicateur unique des rendements produits par la culture, mais au sens de l'évaluation de son fonctionnement agronomique et écologique et de son utilité pour l'homme dans la gestion des agroécosystèmes. Pour parler et catégoriser ces performances, nous nous référons au concept désormais très utilisé des *services écosystémiques*, employé dès le chapitre 1.

Popularisé depuis l'Évaluation des Écosystèmes pour le Millénaire (Millennium Ecosystem Assessment, 2005), ce cadre d'analyse positionne les écosystèmes comme support des activités humaines *via* la production de leurs *services*, indispensables à notre développement et à notre survie. Ces services peuvent être divisés en trois catégories, respectivement *services de régulation et maintenance* (fonctionnement basique des écosystèmes et modulation des flux), *de production* (produits fournis : eau, alimentation, fibres, etc), *et culturels* (intérêt paysager, patrimonial, récréatif, etc. ; Haines-Young and Potschin, 2018 ; Zhang et al., 2007). Nous laisserons volontairement de côté les services culturels qui ne sont pas considérés ici comme des critères de performance d'une culture de *Th. intermedium*. D'un point de vue purement anthropocentré, la formulation de ce cadre d'analyse permet de mettre en relation les différents rôles que peut assurer la biodiversité et les écosystèmes pour maintenir les fonctions utiles aux sociétés humaines.

La définition de services écosystémiques fait *de facto* appel à la dimension fonctionnelle de la biodiversité. Contrairement aux approches *taxinomique* (quelles espèces ?) et *phylogénétique* (quels liens de parenté entre les individus ?) de la biodiversité, l'approche *fonctionnelle* s'intéresse aux fonctions remplies par les organismes vivants dans un écosystème. Ces fonctions déterminent le niveau de production des services écosystémiques rendus. Ces fonctions participent toutes aux capacités de croissance, de survie et de reproduction de l'individu ou des populations concernées. Elles sont relatives à tous les processus liés au fonctionnement de la plante : acquisition des ressources, exsudation racinaire, décomposition, croissance, dissémination des graines, etc. Dans de nombreux cas, lorsque les fonctions ne sont pas mesurables facilement, l'étude de ces fonctions passe par l'intermédiaire de *traits fonctionnels*. Par exemple, la capacité à intercepter la lumière peut être estimée par la hauteur végétative de la plante, sa compétitivité à l'installation par la phénologie, ou l'absorption de nutriments par la densité racinaire, etc. Les caractéristiques d'une plante liées à ses fonctions sont appelés *traits* (Fig. 2.1). Dans la suite de ce travail, la notion de traits renverra systématiquement à la définition telle que proposée dans Violle et al. (2007), où un trait correspond à *toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable au niveau de l'individu, de la cellule à l'organisme entier, sans qu'il soit fait référence à aucun autre niveau d'organisation ni à aucun autre facteur du milieu*. Cette définition exclue donc qu'une caractéristique spécifiquement associée à un facteur du milieu soit définie comme un trait. La réponse au pâturage d'une graminée fourragère n'est, par exemple, pas un trait. Il s'agit bien d'une *performance*, au sens défini plus haut, correspondant à la réponse coordonnée de plusieurs *traits* de la plante (e.g. vitesse de croissance, etc.). Parmi les traits observés, les traits *d'effet* peuvent être considérés comme les traits déterminant l'effet du peuplement végétal sur l'agroécosystème ; alors que les traits *de réponse* sont définis comme les traits associés à la réponse du peuplement aux facteurs biotiques et abiotiques de son milieu de croissance (Lavorel et Garnier, 2002 ; Fig. 2.1).

Nous voyons que le recours aux traits fonctionnels offre un outil très utile pour décrire et estimer les performances ou services réalisés par un peuplement végétal sans que ceux-ci aient été tous mesurés

directement, précisément et exhaustivement. Même si les traits les plus souvent mesurés (e.g. longueur racinaire) ne sont pas nécessairement toujours les plus capables de représenter les processus physiologiques sous-jacents (e.g. taux d'exsudation ; Freschet et al., 2020), cette approche a connu un développement très important dans les travaux d'écologie fonctionnelle, mais aussi en agronomie (e.g. Tribouillois et al., 2015 ; Wendling et al., 2016). Son intérêt repose essentiellement dans la conduite d'études comparatives, intégrant des gammes de variations des traits mesurés, et ancrées dans un contexte de croissance donné ; Frechet et al., 2020). Développée pour répondre au besoin de simplification et d'évaluation d'écosystèmes complexes, cette approche a nécessairement une volonté de réduction des paramètres quantifiés pour ne retenir que les déterminants principaux des processus étudiés, capables de justifier de la grandeur et l'importance de tel ou tel flux, de telle ou telle aptitude écologique, de telle ou telle interaction (Garnier and Navas, 2013).

Les travaux conduits ces quarante dernières années ont permis de s'accorder sur le fait que les propriétés fonctionnelles des espèces étaient les principales forces explicatives des propriétés des écosystèmes et des services générés (De Bello et al., 2010 ; Díaz et al., 2007 ; Díaz and Cabido, 2001 ; Grime, 1977 ; Lavorel and Garnier, 2002). L'essor des recherches concernant les déterminants fonctionnels de la production des services ont notamment fourni une matrice de relations entre traits fonctionnels des plantes, processus et services écosystémiques (De Bello et al., 2010). Il est en effet remarquable que l'analyse comparative des traits fonctionnels chez les végétaux démontre un pouvoir de représentation et une capacité à inférer des propriétés des écosystèmes de manière aussi satisfaisante (e.g. Cornwell et al., 2008 ; Fort et al., 2015b, 2015a, 2015b ; Fort and Freschet, 2020 ; Henneron et al., 2020 ; Navas and Violle, 2009 ; Prieto et al., 2016), et avec autant de perspectives de développement (Faucon et al., 2017 ; Wood et al., 2015).

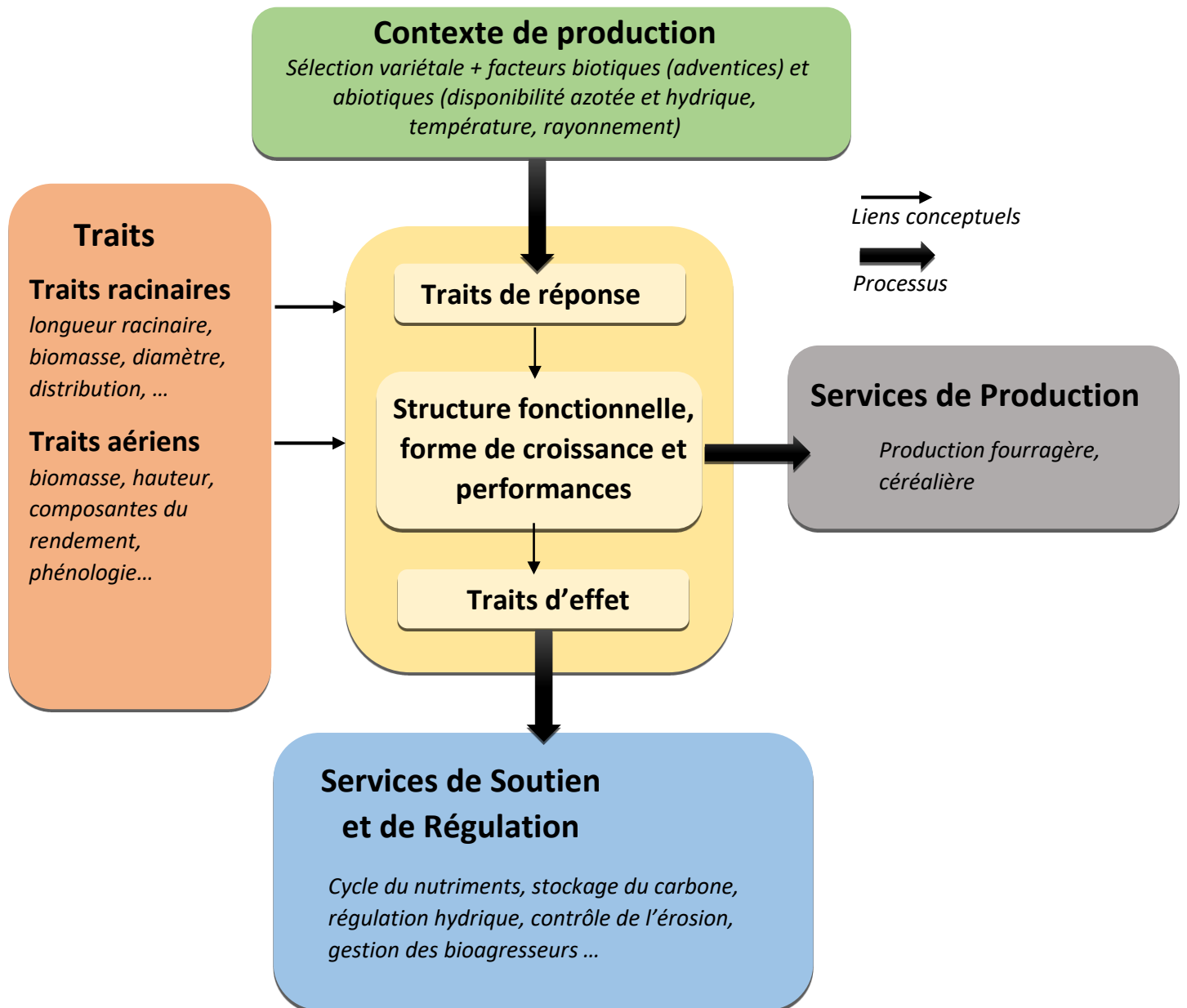
En accord avec les hypothèses de dominance (*mass ratio effect* ; Grime, 1998 ; Smith and Knapp, 2003) et de complémentarité (Petchey and Gaston, 2006) les propriétés des écosystèmes seraient largement reliées aux traits des espèces dominantes, et d'autre part, à la présence d'espèces différentes impliquant d'autres niches écologiques et d'autres capacités de capture et d'utilisation des ressources (divergence de traits). Dans les agroécosystèmes, l'optimisation des processus de complémentarité, proposant qu'une production de biomasse supérieure puisse être produite via l'optimisation de l'utilisation des ressources disponibles (et non par l'addition de nouvelles ressources) est un des principes phares de l'agroécologie (Malézieux et al., 2009).

Dans les agroécosystèmes, les objectifs de la sélection variétale et de l'agronomie du XX^e siècle ont concentré leurs efforts sur l'optimisation d'un nombre restreint de traits, sur un nombre limité d'espèces, pour améliorer des paramètres essentiellement productifs et la valorisation des intrants de synthèse. Les progrès de la modélisation (e.g. Artru et al., 2018 ; Coucheney et al., 2015 ; Newbery et al., 2016 ; Ruget et al., 2009 ; Tribouillois et al., 2018) sont révélateurs des capacités de compréhension mécaniste et de la précision de description atteinte pour quelques espèces cultivées dans un milieu de croissance particulier (un champ) – même si la prise en compte d'objets plus complexes (cultures associées, système de culture, paysage, territoire) soit encore une large voie de progrès (Doltra et al., 2019 ; Louarn and Song, 2020 ; Newbery et al., 2016).

L'étude de populations de *Th. intermedium*, partiellement domestiquées et peu caractérisées, insérées dans un nouvel environnement et soumises à des facteurs de milieux inédits, représente à la fois une opportunité et une contrainte analytique. Certains formalismes mécanistes peuvent être transposés facilement à l'étude de cette espèce compte-tenu de sa nature commune avec nombre de graminées et de processus physiologiques bien identifiés. En revanche, l'appropriation globale des outils de modélisation requiert l'utilisation d'une base de données expérimentales encore en construction. D'autre part, l'influence encore modérée de la sélection variétale sur les traits de *Th. intermedium*

représente une opportunité d'étudier les caractéristiques originales de la structure fonctionnelle de l'espèce. Cette compréhension est un prérequis fondamental pour faciliter la gestion de son intégration dans un système de grandes cultures.

Figure 2.1. Modèle conceptuel utilisé dans ce travail de thèse



3. Syndrome de traits et formes de croissance

L'étude des structures fonctionnelles des plantes a conduit à dresser des *typologies fonctionnelles* ou à décrire des *formes de croissance*, c'est-à-dire à regrouper des espèces ou des individus en fonction d'un niveau de similarité fonctionnelle, plutôt qu'à décrire avec une infime précision chacune de ces espèces ou individus. Cette typologie des plantes peut être établie suivant de nombreux critères et d'après différents axes de variations prédéfinis. La gestion des ressources, le port de la plante et ses capacités de reproduction (LSH for Leaf-Height-Seed), formulées initialement par Westoby (1998) sont trois dimensions fréquemment reprises et acceptées pour caractériser le fonctionnement des plantes. L'étude des traits fonctionnels a notamment démontré l'existence de compromis écophysologiques et biophysiques inhérents à différentes formes de croissance des végétaux. La co-variation d'un ensemble de traits liés à ces compromis (syndrome de traits) est associée au spectre économique des plantes (Wright et al., 2004). Ce spectre économique positionne les espèces ou les individus d'après les compromis réalisés lors de l'acquisition, l'allocation et la conservation des ressources disponibles dans le système.

Le spectre économique foliaire est particulièrement reconnu et a fait l'objet d'une quantité importante d'études ayant permis de confirmer avec robustesse l'existence d'un syndrome de traits foliaires [e.g. surface spécifique (SSF), teneur en matière sèche (TMSF), durée de vie (DF), teneur en azote (TNF), vitesse de la photosynthèse (PR) ; Grime, 1977 ; Reich et al., 1997 ; Wright et al., 2004]. A titre d'exemple, l'observation généralisée d'une corrélation négative entre vitesse de photosynthèse et la durée de vie des feuilles illustrent le compromis existant entre le coût requis par une activité métabolique importante et la fabrication de tissus structurels (Wright et al., 2004). Plus récemment, l'exploration de traits racinaires a montré l'existence de syndromes de traits similaires [e.g. longueur spécifique (LSR), diamètre moyen (DR), densité des tissus (DTR), teneur azotée (TNR)], caractérisant un spectre économique racinaire (Craine et al., 2005 ; Freschet et al., 2010 ; McCormack et al., 2012). Les traits donnés ici en guise d'exemples sont loin de représenter la diversité des traits mesurables chez la plante ; ils représentent plutôt les syndromes de traits les plus fréquemment mesurés en raison de la simplicité de la méthodologie requise (Freschet et al., 2020).

D'après les notions décrites ci-dessus, les principaux syndromes de traits mesurés chez les végétaux ont conduit à l'acceptation d'une terminologie relative à différentes formes de croissance suivant un continuum entre une stratégie d'acquisition (ou de capture) ou une stratégie de conservation des ressources (Grime, 1977 ; Reich et al., 1992 ; Wright et al., 2004). D'un côté la gestion des ressources et la stature de la plante est reliée à une activité photosynthétique et une productivité primaire nette importante, basée sur une acquisition intense des ressources, un investissement relativement faible en composés et structures de défense, à une durée de vie des organes courte et à une décomposition rapide des tissus. De l'autre côté, la croissance et la production de biomasse repose davantage sur une activité photosynthétique plus modérée mais plus stable dans le temps, et sur une production d'organes dont la durée de vie est plus longue et la décomposition plus lente. Cet axe acquisition-conservation est fréquemment associé à une différenciation entre espèces à croissance rapide (« live fast and die young ») ou lente (« slow and steady ») (Reich, 2014). D'un point de vue du fonctionnement de l'écosystème cet axe de variation acquisition-conservation permet de rendre compte du rôle de la croissance des plantes dans la gestion et la dynamique des ressources du système. Les capacités de croissance rapide et de forte acquisition des ressources soutiennent des cycles biogéochimiques et une dégradation des matières organiques rapides, des systèmes à forte disponibilité de nutriments (sols fertiles), et un retour sur investissement rapide ; à l'inverse, les plantes à croissance plus lente et investissant dans la durée, sont reliées à des flux plus modérés et des changements d'états moins rapides et fréquents (Reich, 2014). Bien sûr, les variations de la forme de croissance des plantes

occupent de nombreuses dimensions et ne doivent pas être résumées sur le seul axe acquisition-conservation.

Nous remarquons que la valeur des traits reproductifs grainiers (structure des épis, taille des grains, nombre de grains), pourtant indissociable de la caractérisation des capacités de survie et de dissémination des plantes dans les écosystèmes naturels, n'a que peu de place dans le corpus scientifique dédié au positionnement des espèces dans le continuum *acquisition-conservation*. L'investissement dans les grains est plutôt débattu dans le cadre d'un compromis entre les investissements dans des organes de survie végétatifs ou de reproduction sexuée, séparant notamment les espèces vivaces des espèces annuelles (DeHaan et al., 2005 ; González-Paleo et al., 2016 ; Van Tassel et al., 2010 ; Vico et al., 2016). Bien que les travaux sur les céréales vivaces aient indiqué que ce compromis puisse être dépassé dans le cadre d'une sélection artificielle à destination d'un agroécosystème (intégrant suffisamment de ressources disponibles et peu de compétiteurs ; Crews and DeHaan, 2015), peu d'efforts ont été dédiés à l'unification de ces deux perspectives de travail.

4. Questions de recherche de la thèse

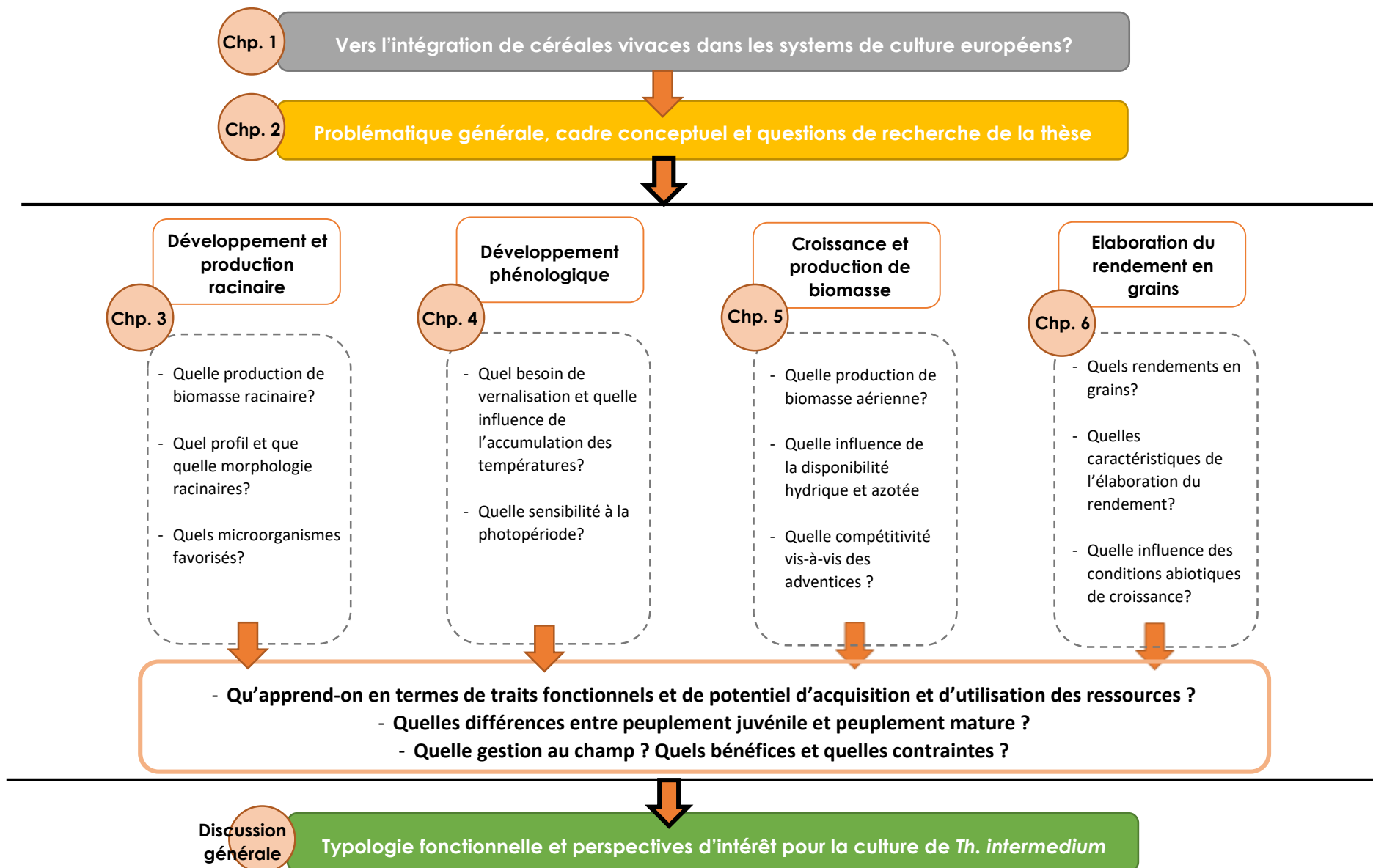
D'après l'approche générale et le modèle conceptuel (Fig. 2.1) présentée plus haut, le traitement de la problématique proposée s'articulera autour des trois questions de recherche suivantes :

- 1) **Quelles sont les principaux traits du développement racinaire de *Th. intermedium* et leur évolution au cours des deux premiers cycles de croissance ? Que nous apprennent-elles en termes de performances de la culture ?**
- 2) **Quelles sont les principaux traits du développement aérien de *Th. intermedium* et leur évolution au cours des deux premiers cycles de croissance ? Que nous apprennent-elles en termes de performances de la culture ?**
- 3) **Quelle est l'influence du contexte de culture (sélection variétale, pratiques culturales, conditions pédoclimatiques) sur les performances de *Th. intermedium* ?**

Les deux premiers cycles de croissance font référence au cycle de croissance d'un peuplement juvénile (issu de la germination de la graine) et au cycle de croissance suivant une reprise de végétation d'un peuplement mature (issu des organes végétatifs de survie). Le traitement des différentes questions de recherche s'articulera selon **quatre chapitres (3 à 6)**, avant d'être l'objet d'une appréciation transversale dans la discussion générale (Fig. 2.2). La première question de recherche s'appuiera exclusivement sur le **chapitre 3** de ce manuscrit. Celui-ci proposera une description fonctionnelle du système racinaire de la culture et de son influence potentielle sur l'écosystème sol. Le développement aérien de la culture étant composé de périodes de croissance végétative et reproductive, d'une production fourragère et céréalière, les deuxième et troisième questions de recherche s'appuieront sur **les chapitres 4, 5 et 6** centrés sur les processus en jeu et les performances mesurées (Fig. 2.2). **Le chapitre 4** étudiera le développement phénologique de la culture et les mécanismes d'induction responsables des phases de croissance de la plante ; le **chapitre 5** diagnostiquera la production de biomasse aérienne totale de la culture et l'influence des conditions de croissance (eau, azote et adventices) auxquelles elle est soumise ; alors que le **chapitre 6** analysera l'élaboration du rendement en grains en identifiant les principaux facteurs d'influence. A la suite de ces analyses, **un chapitre de discussion générale** nous permettra d'apprécier la caractérisation fonctionnelle réalisée et les performances de la culture. Nous identifierons les principales perspectives agroécologiques d'intérêt liées au développement des céréales vivaces ainsi que les priorités de recherches identifiées pour les années à venir.

Afin que l'essentiel des travaux de cette thèse puissent être abordés et lus de manière séparée et autonome, les chapitres 3 à 6 seront tous proposés sous la forme d'articles scientifiques publiés, soumis ou en cours de consolidation.

Figure 2.2. Plan général et structure du travail de thèse



5. Le réseau de parcelles expérimentales

Pour instruire les questions de recherches posées par ce travail de thèse, un réseau de 12 parcelles expérimentales (F1-12) a été établi en France et en Belgique (Fig. 2.3) pour étudier, en plein champ, les performances de culture de *Th. intermedium*. Les essais correspondent à des surfaces variant de 0.15 à 1ha, implantées pour 8 parcelles en septembre-octobre 2017 et pour 4 parcelles en septembre-octobre 2018 (F3, F6, F7, F9 ; Annexe 3). Les différents essais ont été mis en œuvre sur des stations de recherche (F8 à F12) ou bien directement chez les agriculteurs-expérimentateurs partenaires du projet de recherche (F1 à F7 ; Fig. 2.4). L'ensemble du réseau d'expérimentation a permis de caractériser le fonctionnement, le développement et les performances de la culture dans des conditions pédoclimatiques contrastées, intégrant un gradient géographique latitudinale (50.334° à 45.459° Nord), des cumuls de température et de précipitations différents, et des profils de sols hétérogènes. La moyenne annuelle de température en 2018 et 2019 des situations les plus chaudes est égale à 14,4 et 14,1 °C (1,9 et 1,6°C au dessus des normales calculées sur la période 1981-2010), contre 11,1 et 11,3°C pour les situations les plus froides (1 et 1,2°C au dessus des normales). Le cumul annuel des précipitations en 2018 et 2019 est égal à 807 et 772 mm dans les situations les plus arrosés contre 525 et 493 mm dans les situations les plus sèches. La figure 2.4 précise l'emplacement des différents sites, supports des différentes analyses intégrées dans les différents chapitres de ce travail.

Les sites en stations de recherche intègrent un plan d'expérimentation factoriel, utilisé en fonction de sa pertinence dans les analyses réalisées dans les chapitres 3 à 6 de la thèse. Les sites présents chez les agriculteurs-expérimentateurs sont conçus sous forme d'essais en blocs en s'adaptant aux équipements et aux contraintes de chaque situation. La conduite de culture est la plus homogène possible entre les sites (e.g. fertilisation azotée au printemps) et s'appuie sur des règles décisions communes (e.g. déclenchement de la fertilisation une fois le redressement de la culture observée, niveau de compétition avec les adventices acceptable ou non). Par exemple, les sites F1, F5 et F7, présents chez des agriculteurs-expérimentateurs, ont été détruits dès l'année d'implantation en avril en raison d'un développement trop important d'adventices sur les parcelles, incompatible avec les objectifs de gestion des agriculteurs. Parmi celles-ci, deux des parcelles (F1 et F7) correspondent à des situations conduites en agriculture biologique (Fig. 2.4). La très forte présence de ray-grass sur la parcelle F6 a conduit à réaliser une fauche de nettoyage au printemps 2019 lors de l'année d'implantation, empêchant ainsi la collecte des données lors de la floraison et de la récolte 2019.

Figure 2.3. Carte des parcelles expérimentales

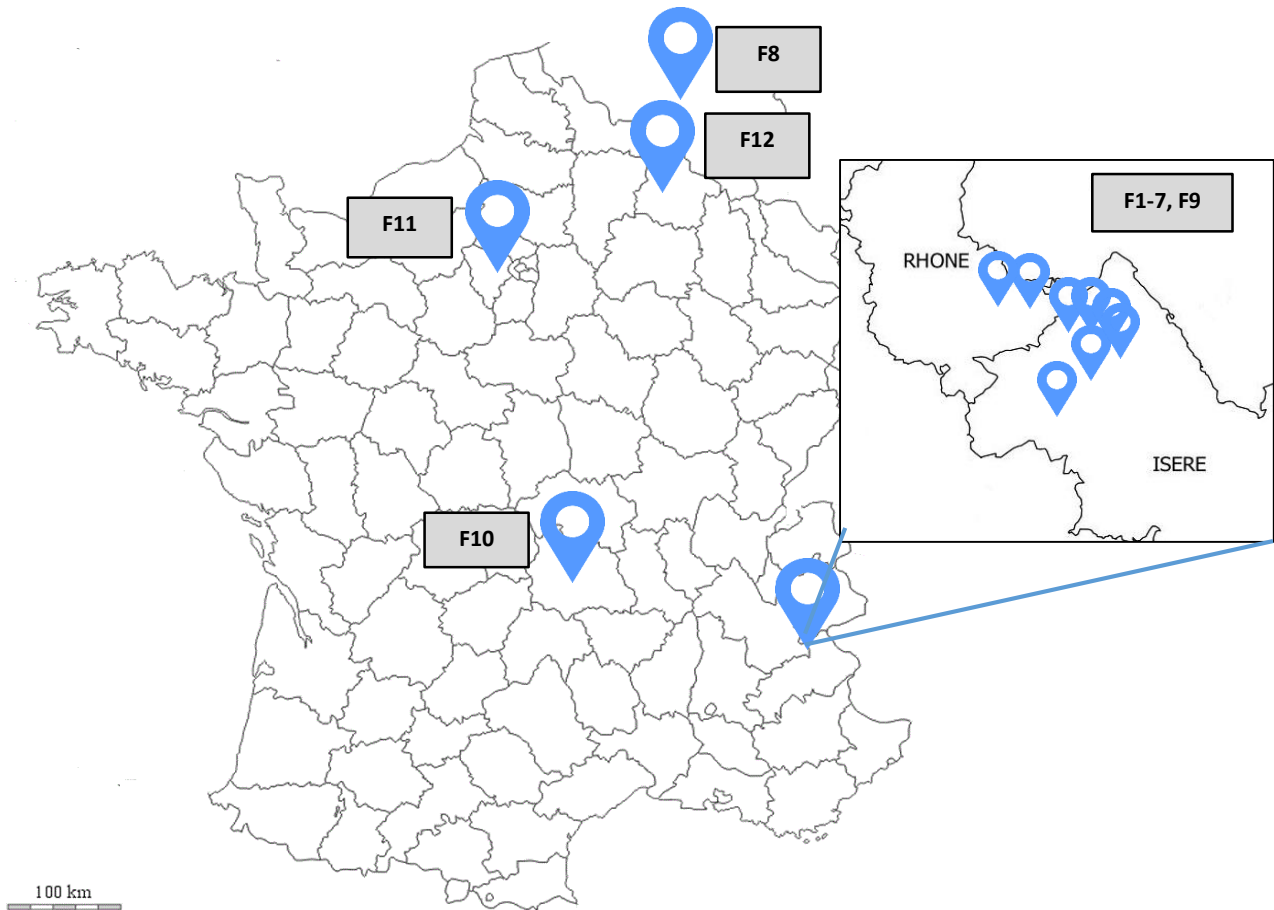
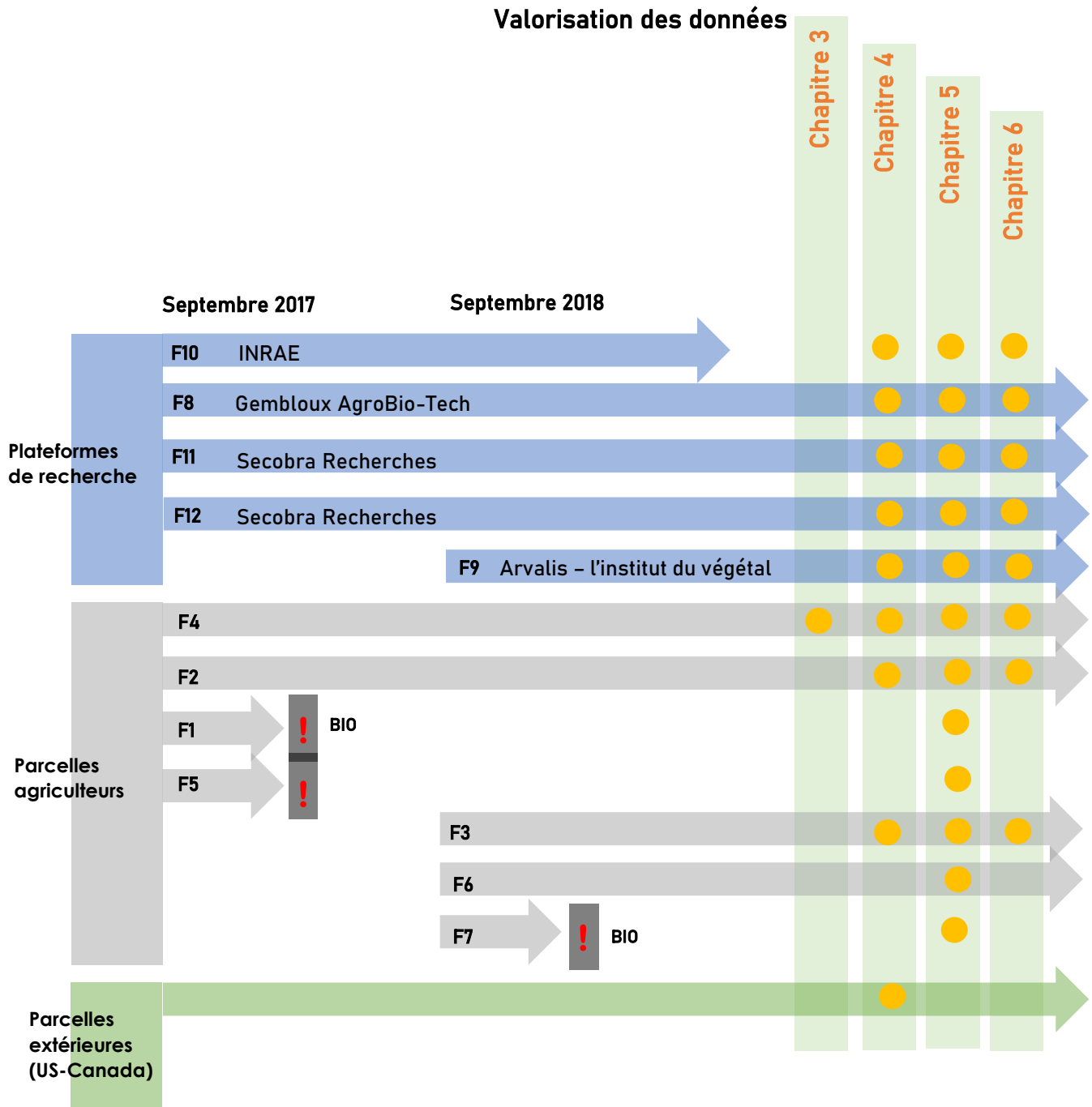


Figure 2.4. Dispositif expérimental en réseau de parcelles, et valorisation de données dans la thèse. Les symbole « ! » indiquent les sites détruits lors de l'année d'implantation en avril suite à un salissement trop important des parcelles.



6. Cycle cultural de *Thinopyrum intermedium*



Emergence 7 jours après semis

Emergence 4 semaines après semis



Tallage – mi février



Fin tallage – fin mars



Compétition forte avec le développement d'adventices – fin février



Montaison - Mai



Développement extrême d'adventices - Fauche de nettoyage fin avril sur autochargeuse



Epiaison fin mai avec forte concurrence adventices



Fin d'épiaison



Fin d'épiaison



Profil cultural post-épiaison



Floraison

Maturation – remplissage des grains



Andainage et récolte



Grains non triés / décortiqués



Grains triés / décortiqués

Références

- Ansquer, P., Theau, J.-P., Cruz, P., Viegas, J., Al Haj Khaled, R., Duru, M., 2004.** Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies à flore complexe. Vers la construction d'outils de gestion. *Fourrages* 179, 353–368.
- Artru, S., Dumont, B., Ruget, F., Launay, M., Ripoche, D., Lassois, L., Garré, S., 2018.** How does STICS crop model simulate crop growth and productivity under shade conditions? *Field Crops Res.* 215, 83–93. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.10.005>
- Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H.C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V.T., Godoy, O., Hobbie, S.E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Pérez-Harguindeguy, N., Qested, H.M., Santiago, L.S., Wardle, D.A., Wright, I.J., Aerts, R., Allison, S.D., Bodegom, P.V., Brovkin, V., Chatain, A., Callaghan, T.V., Díaz, S., Garnier, E., Gurvich, D.E., Kazakou, E., Klein, J.A., Read, J., Reich, P.B., Soudzilovskaia, N.A., Vaieretti, M.V., Westoby, M., 2008.** Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecol. Lett.* 11, 1065–1071. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01219.x>
- Coucheney, E., Buis, S., Launay, M., Constantin, J., Mary, B., García de Cortázar-Atauri, I., Ripoche, D., Beaudoin, N., Ruget, F., Andrianarisoa, K.S., Le Bas, C., Justes, E., Léonard, J., 2015.** Accuracy, robustness and behavior of the STICS soil–crop model for plant, water and nitrogen outputs: Evaluation over a wide range of agro-environmental conditions in France. *Environ. Model. Softw.* 64, 177–190. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2014.11.024>
- Craine, J.M., Lee, W.G., Bond, W.J., Williams, R.J., Johnson, L.C., 2005.** Environmental Constraints on a Global Relationship Among Leaf and Root Traits of Grasses. *Ecology* 86, 12–19. <https://doi.org/10.1890/04-1075>
- Crews, T.E., DeHaan, L.R., 2015.** The Strong Perennial Vision: A Response. *Agroecol. Sustain. Food Syst.* 39, 500–515. <https://doi.org/10.1080/21683565.2015.1008777>
- Cruz, P., Lezana, L., Durante, M., Jaurena, M., Figari, M., Bittencourt, L., Theau, J.-P., Massa, E., Viegas, J., Ferreira de Quadros, F.L., 2019.** A functional classification of 63 common Poaceae in the “Campos” grasslands of South America. *Ecol. Austral* 29, 239–248. <https://doi.org/10.25260/EA.19.29.2.0.727>
- Cruz, P., Theau, J.P., Lecloux, E., Jouany, C., Duru, M., 2010.** Typologie fonctionnelle de graminées fourragères pérennes: une classification multitraits. *Fourrages* 201, 11–17.
- De Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., Martins da Silva, P., Potts, S.G., Sandin, L., Sousa, J.P., Storkey, J., Wardle, D.A., Harrison, P.A., 2010.** Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodivers. Conserv.* 19, 2873–2893. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9850-9>
- DeHaan, L., Christians, M., Crain, J., Poland, J., 2018.** Development and Evolution of an Intermediate Wheatgrass Domestication Program. *Sustainability* 10, 1499. <https://doi.org/10.3390/su10051499>
- DeHaan, L.R., Van Tassel, D.L., Cox, T.S., 2005.** Perennial grain crops: A synthesis of ecology and plant breeding. *Renew. Agric. Food Syst.* 20, 5–14. <https://doi.org/10.1079/RAF200496>
- Díaz, S., Lavorel, S., Chapin, F.S., Tecco, P.A., Gurvich, D.E., Grigulis, K., 2007.** Functional Diversity — at the Crossroads between Ecosystem Functioning and Environmental Filters, in: Canadell, J.G., Pataki, D.E., Pitelka, L.F. (Eds.), *Terrestrial Ecosystems in a Changing World, Global Change — The IGBP Series*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 81–91. https://doi.org/10.1007/978-3-540-32730-1_7
- Díaz, S., Cabido, M., 2001.** Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.* 16, 646–655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Doltra, J., Gallejones, P., Olesen, J.E., Hansen, S., Frøseth, R.B., Krauss, M., Stalenga, J., Jończyk, K., Martínez-Fernández, A., Pacini, G.C., 2019.** Simulating soil fertility management effects on crop yield and soil nitrogen dynamics in field trials under organic farming in Europe. *Field Crops Res.* 233, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2018.12.008>
- Duru, M., Al Haj Khaled, R., Ducourtieux, C., Theau, J.P., de Quadros, F.L.F., Cruz, P., 2008a.** Do plant functional types based on leaf dry matter content allow characterizing native grass species and grasslands for herbage growth pattern? *Plant Ecol.* 201, 421–433. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9516-9>
- Duru, M., P, P.C., Raouda, A.H.K., Ducourtieux, C., Theau, J.P., 2008b.** Relevance of Plant Functional Types based on Leaf Dry Matter Content for Assessing Digestibility of Native Grass Species and Species-Rich Grassland Communities in Spring. *Agron. J.* 100, 1622–1630. <https://doi.org/10.2134/agronj2008.0003>
- Faucon, M.-P., Houben, D., Lambers, H., 2017.** Plant Functional Traits: Soil and Ecosystem Services. *Trends Plant Sci.* 22, 385–394. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.01.005>
- Fort, F., Cruz, P., Catrice, O., Delbrut, A., Luzarreta, M., Stroia, C., Jouany, C., 2015a.** Root functional trait syndromes and plasticity drive the ability of grassland Fabaceae to tolerate water and phosphorus shortage. *Environ. Exp. Bot.* 110, 62–72. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.09.007>

- Fort, F., Freschet, G.T., 2020.** Plant ecological indicator values as predictors of fine-root trait variations. *J. Ecol.* 108, 1565–1577. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13368>
- Fort, F., Jouany, C., Cruz, P., 2015b.** Hierarchical traits distances explain grassland Fabaceae species' ecological niches distances. *Front. Plant Sci.* 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00063>
- Freschet, G.T., Cornelissen, J.H.C., Logtestijn, R.S.P.V., Aerts, R., 2010.** Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *J. Ecol.* 98, 362–373. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01615.x>
- Freschet, G.T., Roumet, C., Comas, L.H., Weemstra, M., Bengough, A.G., Rewald, B., Bardgett, R.D., De Deyn, G.B., Johnson, D., Klimešová, J., Lukac, M., McCormack, M.L., Meier, I.C., Pagès, L., Poorter, H., Prieto, I., Wurzbürger, N., Zadworny, M., Bagniewska-Zadworna, A., Blancaflor, E.B., Brunner, I., Gessler, A., Hobbie, S.E., Iversen, C.M., Mommer, L., Picon-Cochard, C., Postma, J.A., Rose, L., Ryser, P., Scherer-Lorenzen, M., Soudzilovskaia, N.A., Sun, T., Valverde-Barrantes, O.J., Weigelt, A., York, L.M., Noûs, C., Stokes, A., 2020.** Root traits as drivers of plant and ecosystem functioning: current understanding, pitfalls and future research needs. *New Phytol.*
- Garnier, E., Navas, M.-L., 2013.** Diversité fonctionnelle des plantes: traits des organismes, structure des communautés, propriétés des écosystèmes : cours. De Boeck, Bruxelles.
- González-Paleo, L., Vilela, A.E., Ravetta, D.A., 2016.** Back to perennials: Does selection enhance tradeoffs between yield and longevity? *Ind. Crops Prod.* 91, 272–278. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2016.07.018>
- Grime, J.P., 1998.** Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J. Ecol.* 86, 902–910. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>
- Grime, J.P., 1977.** Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.* 111, 1169–1194.
- Haines-Young, R. and M.B. Potschin, 2018.** Common International Classification of Ecosystem Services (CICES) V5.1 and Guidance on the Application of the Revised Structure. Available from www.cices.eu
- Henneron, L., Cros, C., Picon-Cochard, C., Rahimian, V., Fontaine, S., 2020.** Plant economic strategies of grassland species control soil carbon dynamics through rhizodeposition. *J. Ecol.* 108, 528–545. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13276>
- Jouany, C., Cruz, P., Daufresne, T., Duru, M., 2011.** Biological Phosphorus Cycling in Grasslands: Interactions with Nitrogen, in: Bünemann, E., Oberson, A., Frossard, E. (Eds.), *Phosphorus in Action: Biological Processes in Soil Phosphorus Cycling, Soil Biology*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 275–294. https://doi.org/10.1007/978-3-642-15271-9_11
- Lavorel, S., Garnier, E., 2002.** Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16, 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Louarn, G., Song, Y., 2020.** Two decades of functional–structural plant modelling: now addressing fundamental questions in systems biology and predictive ecology. *Ann. Bot.* 126, 501–509. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa143>
- Malézieux, E., Crozat, Y., Dupraz, C., Laurans, M., Makowski, D., Ozier-Lafontaine, H., Rapidel, B., Tourdonnet, S., Valantin-Morison, M., 2009.** Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 29, 43–62. <https://doi.org/10.1051/agro:2007057>
- Maris, V., 2014.** *Nature à vendre*. Editions Quæ, Versailles Cedex (c/o Inra - RD 10 78026).
- McCormack, M.L., Adams, T.S., Smithwick, E.A.H., Eissenstat, D.M., 2012.** Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. *New Phytol.* 195, 823–831. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04198.x>
- Millennium Ecosystem Assessment (Ed.), 2005.** *Ecosystems and human well-being: synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Navas, M.-L., Violle, C., 2009.** Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities? *Community Ecol.* 10, 131–137. <https://doi.org/10.1556/ComEc.10.2009.1.15>
- Newbery, F., Qi, A., Fitt, B.D., 2016.** Modelling impacts of climate change on arable crop diseases: progress, challenges and applications. *Curr. Opin. Plant Biol., Biotic interactions* 32, 101–109. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.07.002>
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2006.** Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol. Lett.* 9, 741–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Prieto, I., Stokes, A., Roumet, C., 2016.** Root functional parameters predict fine root decomposability at the community level. *J. Ecol.* 104, 725–733. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12537>
- Reich, P.B., 2014.** The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *J. Ecol.* 102, 275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>

- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S., 1997.** From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 94, 13730–13734. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.25.13730>
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S., 1992.** Leaf Life-Span in Relation to Leaf, Plant, and Stand Characteristics among Diverse Ecosystems. *Ecol. Monogr.* 62, 365–392. <https://doi.org/10.2307/2937116>
- Ruget, F., Satger, S., Volaire, F., Lelièvre, F., 2009.** Modeling Tiller Density, Growth, and Yield of Mediterranean Perennial Grasslands with STICS. *Crop Sci.* 49, 2379–2385. <https://doi.org/10.2135/cropsci2009.06.0323>
- Smith, M.D., Knapp, A.K., 2003.** Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecol. Lett.* 6, 509–517. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00454.x>
- Tribouillois, H., Constantin, J., Justes, E., 2018.** Analysis and modeling of cover crop emergence: Accuracy of a static model and the dynamic STICS soil-crop model. *Eur. J. Agron.* 93, 73–81. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2017.12.004>
- Tribouillois, H., Fort, F., Cruz, P., Charles, R., Flores, O., Garnier, E., Justes, E., 2015.** A Functional Characterisation of a Wide Range of Cover Crop Species: Growth and Nitrogen Acquisition Rates, Leaf Traits and Ecological Strategies. *PLOS ONE* 10, e0122156. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122156>
- Van Tassel, D.L., DeHaan, L.R., Cox, T.S., 2010.** Missing domesticated plant forms: can artificial selection fill the gap?: Missing domesticated plant forms. *Evol. Appl.* 3, 434–452. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00132.x>
- Vico, G., Manzoni, S., Nkurunziza, L., Murphy, K., Weih, M., 2016.** Trade-offs between seed output and life span - a quantitative comparison of traits between annual and perennial congeneric species. *New Phytol.* 209, 104–114. <https://doi.org/10.1111/nph.13574>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007.** Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Wendling, M., Büchi, L., Amossé, C., Sinaj, S., Walter, A., Charles, R., 2016.** Influence of root and leaf traits on the uptake of nutrients in cover crops. *Plant Soil* 409, 419–434. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-2974-2>
- Westoby, M., 1998.** A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* 199, 213–227. <https://doi.org/10.1023/A:1004327224729>
- Wood, S.A., Karp, D.S., DeClerck, F., Kremen, C., Naeem, S., Palm, C.A., 2015.** Functional traits in agriculture: agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends Ecol. Evol.* 30, 531–539. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.013>
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., Villar, R., 2004.** The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Zhang, W., Ricketts, T.H., Kremen, C., Carney, K., Swinton, S.M., 2007.** Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecol. Econ., Special Section - Ecosystem Services and Agriculture* 64, 253–260. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.02.024>

Chapitre 3. Développement et production racinaires

Ce chapitre propose une description fonctionnelle du système racinaire de la culture et de son influence potentielle sur l'écosystème sol dans le cadre d'une insertion dans un rotation culturale dominée par la culture de céréales annuelles.

Introducing perennial grain in grain crops rotation: the role of rooting pattern in soil quality management.

Olivier DUCHENE¹, Florian CELETTE¹, Ana BARREIRO², Linda-Maria DIMITROVA-MÅRTENSSON², Grégoire T. FRESCHET³, Christophe DAVID¹

¹ ISARA, Agroecology and Environment Research Unit, 23 Rue Jean Baldassini, 69364, Lyon cedex 07, France

² Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Biosystems and Technology P.O. Box 103, SE-230 53 Alnarp, Sweden

³ Station d'Ecologie Théorique et Expérimentale, CNRS, Université Toulouse III, 2 route du CNRS, 09200 Moulis, France

Keywords: perennial grains, rooting system, root traits, soil microbial indicators, soil quality, arbuscular mycorrhiza, crops rotation

<https://doi.org/10.3390/agronomy10091254>

Duchene, O., Celette, F., Barreiro, A., Dimitrova Mårtensson, L.-M., Freschet, G.T., David, C., 2020. Introducing Perennial Grain in Grain Crops Rotation: The Role of Rooting Pattern in Soil Quality Management. *Agronomy* 10, 1254. <https://doi.org/10.3390/agronomy10091254>

Abstract

The use of the perennial grain intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth & D.R. Dewey) may have the potential to sustain soil health and fertility through the development of an extensive root system. However, references are scarce to demonstrate its potential influence in a context of a limited perennial grain growth phase, integrated into annual grain crops succession. This study aims at determining how early a perennial crop rooting system differs from that of an annual crop through root development and root traits and microbial indicators. Our results indicate that the two-year-old intermediate wheatgrass promotes a denser and deeper rooting system with proportionally more root biomass and length deeper in the soil profile. From the first growing season, the perennial grain demonstrated a suite of root traits typical of a more resource-conservative strategy, and more belowground-oriented resource allocation. Soil fungal biomass indicators were enhanced. AMF indicators were notably found improved at 1m depth during the second growing season. This study provides evidence that grain-based agriculture can benefit from the potential of deeper and long-lived root systems of intermediate wheatgrass to manage soils. The periodic use of a short-term perennial phase in the crop rotation has the potential to improve soil functioning in the long term.

1. Introduction

The recent development of perennial grain breeding programs has highlighted the value of the wheat wild-relative 'intermediate wheatgrass' (DeHaan et al., 2018; *Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth & D.R. Dewey) to support the transition to multifunctional agroecological systems (Duchene et al., 2019; Ryan et al., 2018). In addition to its ability to produce an interesting forage-grain dual income (Favre et al., 2019; Jungers et al., 2017), its regrowth capacity for several years would achieve a substantial production at minimal soil and environmental costs (Crews, 2016). In contrast to the recurrent use of annual crops, the use of intermediate wheatgrass has been suggested to sustain soil fertility through the development of an extensive root system beneficial to a range of soil functions (Crews, 2016; Crews et al., 2018; DeHaan, 2015). The extended lifetime of perennial grains improves the capacity to access soil resources through higher colonization of deep soil horizons (Culman et al., 2013; Thorup-Kristensen et al., 2020; Vico and Brunsell, 2017) and increased resource allocation

towards belowground plant growth (Sainju et al., 2017a). The use of perennial crops is likely to have a range of effects on ecosystem processes and the provision of ecosystem services due to the large differences in plant traits between annuals and perennials (DuPont et al., 2014; Henneron et al., 2020; Roumet et al., 2006). These includes the promotion of the soil organic carbon pool (Dignac et al., 2017; DuPont et al., 2014; Poirier et al., 2018), better retention of nutrients (de Vries and Bardgett, 2016), higher water storage capacity and uptakes (Vico and Brunzell, 2017), improved soil stabilization and aggregation (Culman et al., 2010; Stokes et al., 2009), lower soil disturbance, and a shift of soil microbial communities (Chantigny et al., 1997; Culman et al., 2010; DuPont et al., 2014; McKenna et al., 2020).

Greater investment in below-ground biomass with intermediate wheatgrass has been demonstrated several times (Sainju et al., 2017a; Sprunger et al., 2018), including greater root carbon and nitrogen content, and was associated with benefits observed on leaching reduction and enhanced soil microbiota (Culman et al., 2013; McKenna et al., 2020; Sainju et al., 2017b; Sprunger et al., 2019). In spite of the increasing literature on perennial grains and intermediate wheatgrass, studies have not thoroughly investigated issues associated with rooting patterns. Data on intermediate wheatgrass often involve aging stands (> two years old) rather than new plantings (< two years old). Compared to long-term grasslands (Culman et al., 2010; DuPont et al., 2014), the integration of a perennial grain into grain crop rotation may be implemented over a short timeframe (2 to 3 years as a maximum). This would likely lead to a smaller impact on soil processes and properties (Martin et al., 2020). Therefore, it remains uncertain if the short-term use of a perennial grain can effectively enable increased belowground productivity, influence soil microbiology, or allow the establishment of root-microbe symbiosis, which are needed to confer the benefits of intermediate wheatgrass on the soil. The value of integrating a perennial phase within a grain crop rotation is then strongly dependent on the rapidity of rooting system development and its capacity to sustain soil services.

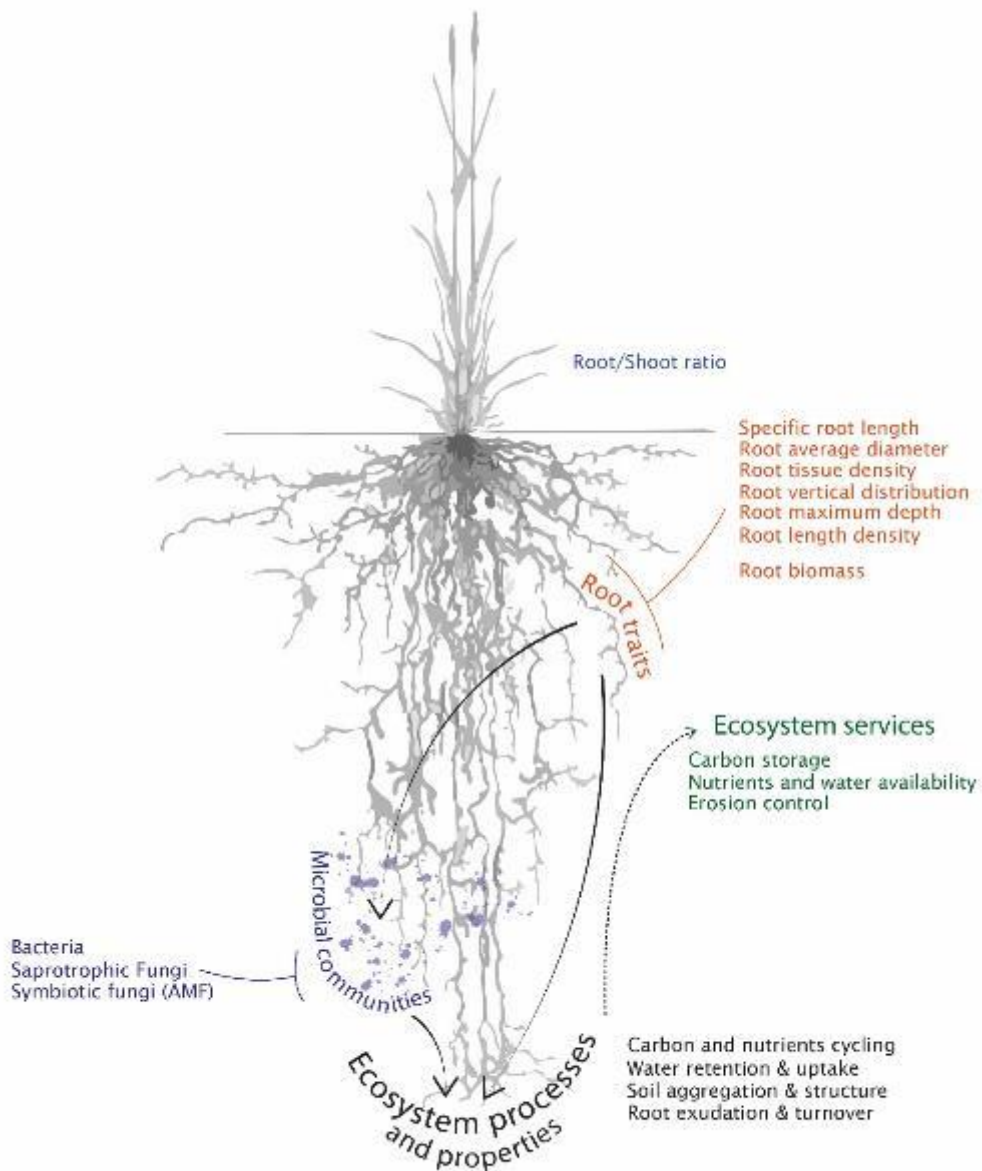
Amount, and timing of these benefits are currently the cornerstone to ensure desirable and profitable use of intermediate wheatgrass, especially as grain yields are much lower compared to annual counterparts and might counteract the potential benefits to the soil (Culman et al., 2013; Jungers et al., 2017; Tautges et al., 2018). The dynamic of perennial rooting systems in cropping systems is therefore critical to design the 'safe operating space' (Martin et al., 2020) that takes advantage of a maximum services while limiting drawbacks from disservices (e.g. grain yields penalties).

In studying rooting systems, morphological root traits (e.g. specific length, length density, tissue density, diameter, vertical distribution) are used and recognized as good indicators of plant-soil processes (e.g. exudation, water and nutrients uptakes, tissue decomposability) and are useful in discussing the ecosystem services likely to be provided by plant communities (e.g. soil aggregation, water retention, carbon storage) (Fig. 3.1) (Bardgett et al., 2014; Craine et al., 2003, 2002, 2001; Freschet and Roumet, 2017). Complementarily, soil microbial indicators have been used to inform about soil-root interactions. Microbial biomass, community structure and catabolic diversity are particularly used to investigate carbon and nitrogen cycles and used as proxies for inputs of litter and root-derived compounds to soil (Bardgett and McAlister, 1999; Degens et al., 2000; Fontaine et al., 2003; Grigulis et al., 2013; van der Heijden et al., 2008). Mycorrhizal fungi are beneficial root symbionts that participate in root system functioning, and impact the soil through its hyphal network (Averill et al., 2014; Gianinazzi et al., 2010; Phillips et al., 2013).

Here we investigated root system development and changes in root traits of young stands of intermediate wheatgrass, from establishment to the next cropping season, comparing it to a continual annual grains crop rotation, to assess the potential to improve soil components within a limited period after establishment. We determined how rooting pattern, early root development, and a range of root

traits, differ in perennial and annual crops, in the topsoil to deeper soil layers. We further tested the impact of root systems on soil microbial communities, including arbuscular mycorrhiza, through the evaluation of microbial indicators. More specifically, we hypothesized that intermediate wheatgrass would demonstrate, first, denser and deeper rooting pattern as compared to annual grains, indicating higher belowground investments. Additionally, under young perennial plants there would already be an increase in microbial organism groups, indicating an improvement in soil functioning.

Figure 3.1. Influence of root traits and microbial indicators on soil ecosystem processes



2. Material & Methods

2.1. Site, soil and sampling description

The experiment was been conducted on a no-tilled field, managed under direct sowing and using with a three-year rotation of annual grains, rapeseed - winter wheat – winter rye/barley. The experimental site (F4) was located at Maubec (50°37'N, 4°48'E), South-East of France. The soil was a brown luvisol (FAO, 2014), with main properties including a sandy-loam texture, 2.4% of organic matter, C:N ratio of 9.0 and a pH of 6.7 in the 0-30cm layer, with no significant differences among the plots used for comparing the annual and perennial treatments (see Table 3.1). The first and second years of our trial were characterized by 733 and 746 mm of annual precipitation, and 12 and 13°C of annual average daily temperature, respectively (Fig. 3.2). Looking at the spring periods, the first and second years were characterized by 179 mm and 92 mm of rainfall, respectively, and 17.9°C and 16°C of average daily temperature, respectively. To allow real-size management practices and farming purposes over years, and based on the homogenous soil characteristics (Table 3.1), the field has been divided into two halves (along a north-south axis), one to grow the perennial grain 'intermediate wheatgrass Kernza®' (seed material provided by The Land Institute, a non-profit organization, Salina, Kansas, USA) and the other to maintain the regular annual grain rotation (Fig. 3.3). The experiment was established in fall 2017 and studied during two consecutive years (Fig. 3.2). After the rapeseed harvest, intermediate wheatgrass was sown on the perennial treatment and winter wheat (*Triticum aestivum*), followed by winter rye (*Secale cereale*) the second year, for the annual treatment. One post-emergence broadleaf herbicide application was used at each annual and perennial crop establishment to minimize weed development. Data were collected through 6 replicated sampling zones equally spread along an east-west transect on each crop treatment, which was identified as the only natural field gradient due to a slight slope (~3%) and water drainage direction. All samples were collected along this 90m east-west sampling transect and 20 m away from the perennial-annual treatment boundary (Fig. 3.3). Six pairs (row + inter-row) of soil cores were taken at the end of the first spring (June 6, 2018), the regrowth period (November 20, 2018) and the second spring (June 13, 2019). Four soil profiles were dug at the end of the second spring (June 14, 2019). Soil cores and soil profiles were obtained in June to avoid unfavourable sampling in dry conditions later in summer, and as root systems growth is greatly reduced after flowering, especially for annuals which are harvested a few weeks later. Each soil core (8 cm of diameter) to 100 cm depth was divided into four sections to distinguish between the 0-10, 10-30, 30-60, and 60-100 cm soil layers (Fig. 3.3). All soil cores were analysed for root biomass, root traits, and microbial indicators as described below. All soil profiles were dug down to 160 cm depth and include two additional soil layers, 100-130 and 130-160cm, to analyse root colonization and distribution over a greater depth. Soil samples dedicated to root measurements were stored at -20°C until further processing, whereas samples dedicated to microbial analysis were stored at 4°C and processed within 24 hours.

Soil depth layer (cm)	Soil Texture	Crop treatment	Organic matter	Total Nitrogen	Phosphorus	C:N ratio	pH	Biological activity traces	Macro-porosity
			(g kg ⁻¹)						
0-30	Sandy loam	Annual	23.8 (1.5)	1.4 (0;5)	0.04 (0.006)	8.3 (0.3)	6.7 (0.04)	Strong	High
		Perennial	24.6 (0.9) NS	1.9 (0.4) NS	0.03 (0.01) NS	9.7 (0.4) NS	6.8 (0.04) NS		
30-60	Sandy clay loam	Annual	9.7 (0.9)	0.7 (0.1)	0.01 (0.003)	8.4 (0.05)	6.7 (0.02)	Strong	High
		Perennial	9.9 (0.6) NS	0.6 (0.2) NS	0.01 (0.002) NS	8.2 (0.08) NS	7.0 (0.04) NS		
60-100	Silty clay loam	Annual	5.7 (0.6)	0.4 (0;08)	0.009 (0.002)	6.0 (0.09)	7.2 (0.03)	Moderate	Moderate
		Perennial	6.0 (0.7) NS	0.4 (0.1) NS	0.01 (0.004) NS	5.4 (0.04) NS	6.8 (0.02) NS		
100-160	Clay loam		-	-	-	-	-	Low	Low – temporary hydromorphy

Table 3.1. Baseline soil profile characteristics (numbers in brackets indicate standard errors). Both perennial and annual crops areas are characterized through 6 different soil samples, and compared by means comparison (Student tests). P-value are indicated as follow: NS = no significant (p-value > 0.05), S = significant (p-value < 0.05)

Figure 3.2. Climatic conditions (cumulated rainfall, T min, T max), sampling periods and crop sequence on the experimental site during two crop seasons, from September 2017 to August 2019.

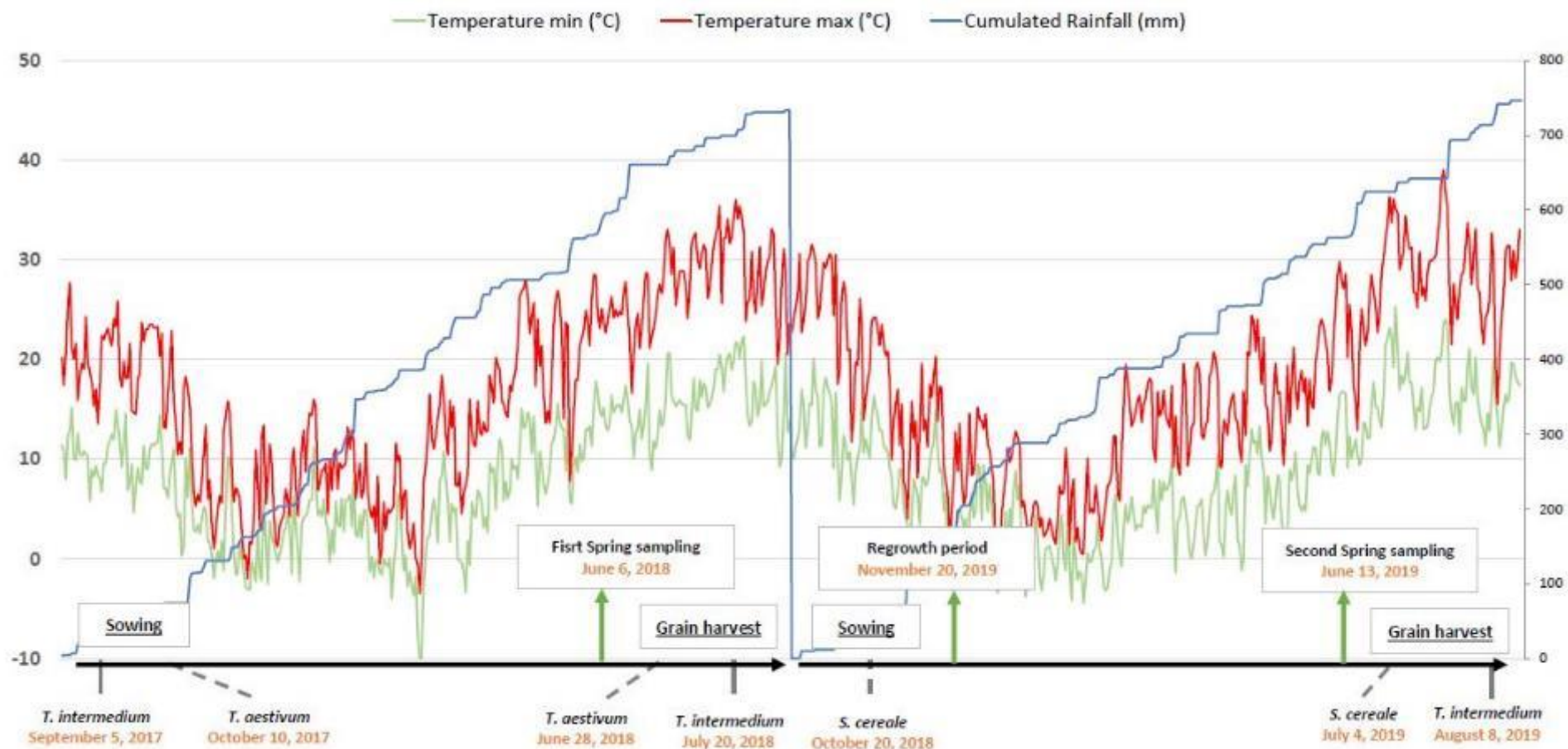
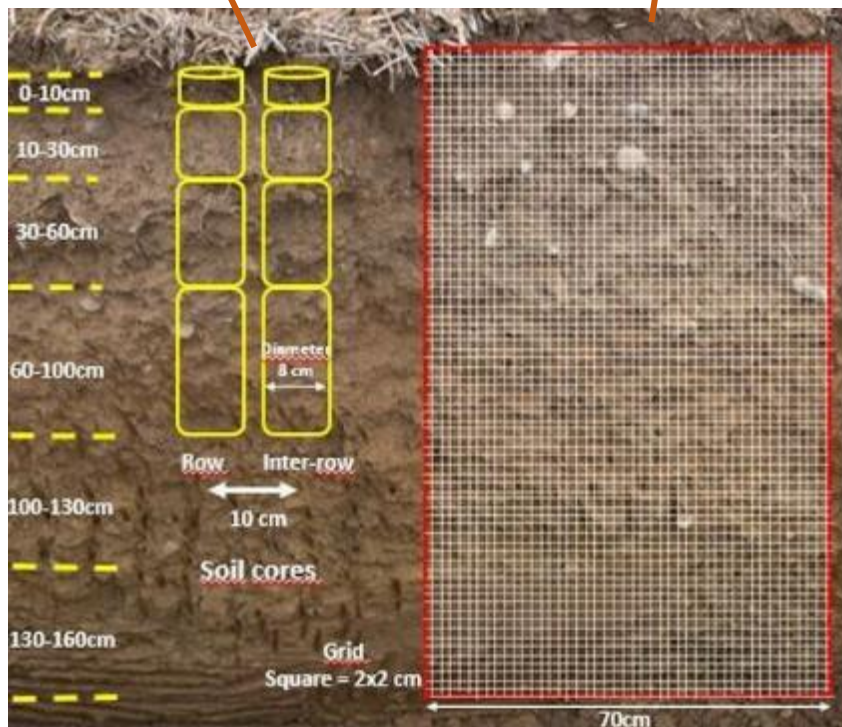
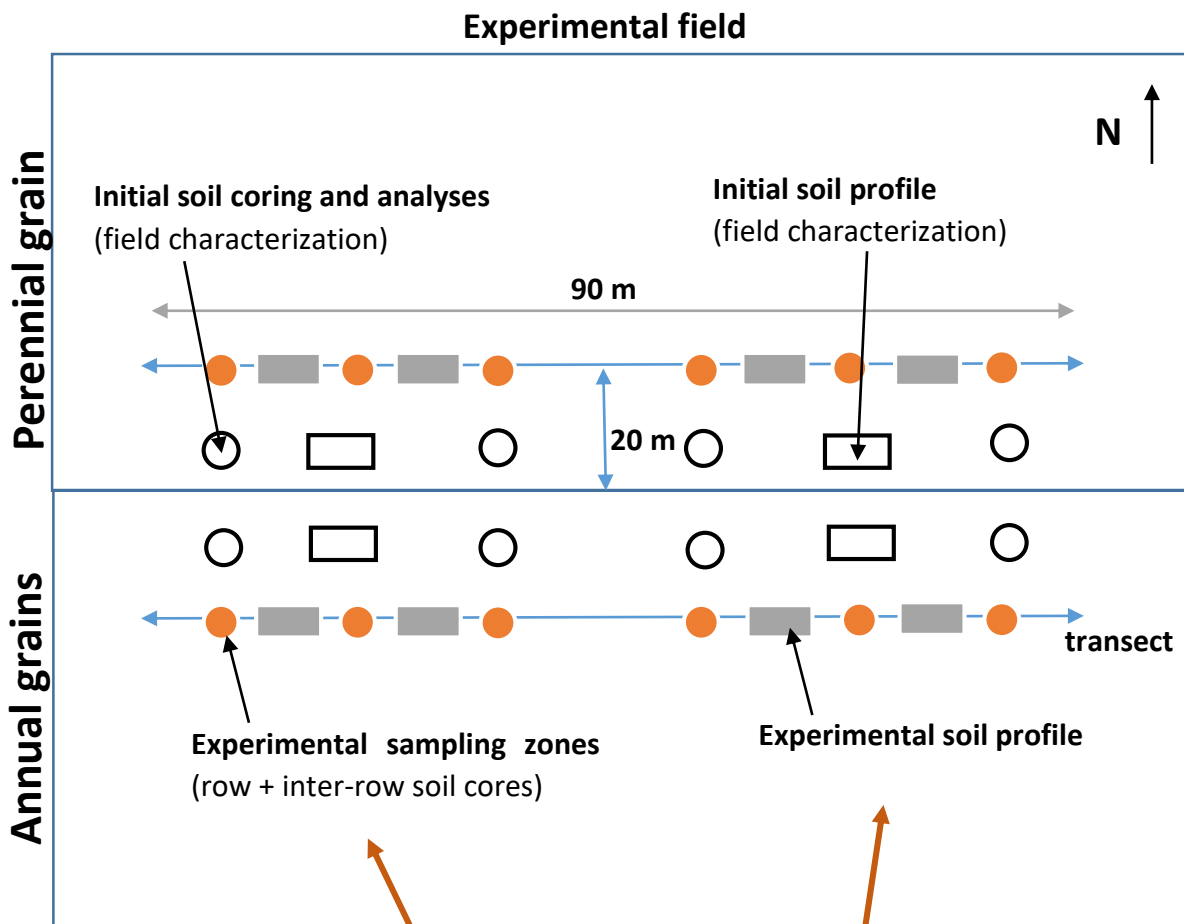


Figure 3.3. Sampling design



2.2. Root traits

2.2.1. Root biomass

Root biomass was measured on each replicated soil cores, for 0-10, 10-30, 30-60 and 60-100 cm depths. After a brief soaking (15 minutes) where soil samples were placed in buckets filled with water, soil was washed off the roots under running water over a set of two sieves of 1 and 0.2 mm mesh-size. After the soil had been removed, all roots (only roots of the first to third order were present) were collected from sieves manually and considered as fine-roots. Roots were then transferred and spread in a flat tray filled with water in order to remove any remaining impurities. Roots were not sorted between live and dead roots. Roots were oven-dried for 48 hours at 60°C and weighed. Finally, the root biomass of each soil sample was determined by averaging the root mass of the row and inter-row samples.

2.2.2. Specific root length, average root diameter, root tissue density, and root length density

Sub-samples of roots were taken after washing for the root biomass described above for the purpose of root morphology measurements. Roots were spread in a flat transparent tray to avoid any roots overlapping, digitized at 600 dpi with a flatbed scanner (Epson V800 Pro) and analysed using a digital image analysis system (WinRhizo, version 2019; Regent Instrument) to obtain root length, root diameter and root volume. Root volume measurements were calculated from the sum of root volumes per diameter class (by 0.05 mm steps). Root dry mass was obtained after oven-drying scanned roots for 48 hours at 60°C. From these estimates, we calculated average root diameter (mm), specific root length (m g^{-1}) and root tissue density (g cm^{-3}). Root length density (cm cm^{-3}) was obtained by multiplying root biomass in the soil core section by its estimated specific root length and dividing it by the volume of the soil core section.

2.2.3. Maximum rooting depth, % of soil colonized by roots, % of total root observations

In each soil profile replicate, a 70 cm wide and 160 cm deep grid of 2x2 cm squares was placed and fixed along the soil profile with the top of the grid at the soil surface level. Each 2x2 cm square of the grid was observed and defined by the presence or absence of roots, generating a two-dimensional map of the root system along the soil profile. The number of grid cells where at least one root was observed was recorded for each of the 0-10, 10-30, 30-60, 60-100, 100-130, 130-160 cm soil layer. The maps were used to analyse differences in vertical root distribution. We calculated both the percentage of grid cells with roots within each soil layer and the percentage represented by each soil layer in the total number of grid cells observations with roots (from 0 to 160 cm). Finally, the maximum rooting depth was determined as the maximum depth at which roots were observed.

2.3. Aboveground biomass

Aboveground biomass was sampled on June 18, 2018 and June 20, 2019. Those times corresponded to the grain filing period of the annual wheat and rye, respectively in year 2018 and 2019, whereas it represented the flowering period of intermediate wheatgrass. An additional aboveground biomass sampling was performed on November 21, 2018 for the perennial grain treatment, corresponding to the end of its post-harvest regrowth period. Aboveground biomass was sampled in each treatment close to each soil core pair. Dry matter (DM) was determined by taking samples by cutting all plant tissue 5 cm above the soil surface in a 0.5 m² quadrat, drying at 80°C for 48h and then weighing. Root to shoot ratio was then determined by scaling root biomass and aerial biomass per unit ground area sampled and dividing root biomass by shoot biomass.

2.4. Soil microbial analysis

Phospholipid and neutral lipid fatty acids (PLFAs and NLFAs) are cell-wall compounds, which can be used to study microbial communities and estimate microbial biomass. Fatty acids (referred hereafter as “markers”) were extracted from 0-10, 10-30, 30-60, 60-100 cm soil layers using the protocol of Frostegård and Bååth (1996) using CHCl_3 :MeOH:citrate buffer (1:2:0.8 v/v/v) and detected by gas chromatography with a flame ionization detector (GC-17A, Shimadzu). The sum of the markers considered to be predominantly of bacterial origin (i14:0, i15:0, a15:0, 15:0, i16:0, 16:1 ω 9, 16:1 ω 7t, i17:1 ω 8, i17:0, a17:0, 17:0, cy17:0, 18:1 ω 7 and cy19:0), was used as an index of the bacterial biomass. The sum of the markers 18:1 ω 9, 18:2 ω 6 and 16:1 ω 5 was used to calculate total fungal biomass, where the marker 18:1 ω 9 is a general fungal indicator, 18:2 ω 6 is indicative for saprotrophic fungi (Frostegård et al., 2011; Frostegård and Bååth, 1996; Zelles, 1999), and 16:1 ω 5 for arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) (Olsson et al., 1995). The marker N-16:1 ω 5 (neutral lipid) is used to control for the validity of the marker P-16:1 ω 5 (phospholipid) as an AMF indicator, since the ratio between the two is high in AMF (Olsson et al., 1999) and because N-16:1 ω 5 is highly correlated with AMF spore counts (Sharma and Buyer, 2015). Therefore, the final ratio between the markers N-16:1 ω 5 and P-16:1 ω 5 is used an overall indicator of AMF structure abundance (Vestberg et al., 2012).

2.5. Statistical analysis

Consistently with the 6 replicated sampling zones, each analysis is performed on 12 measures (6 annuals and 6 perennials) for each sampling period, with the exception of i) the post-harvest regrowth (fall) period that only concerns the perennial treatment, and ii) measures of root colonization (Fig. 3) which have only four replications per treatment due to the difficulty to perform soil profiles. Statistical analysis was conducted in R (R core team, 2013). All above and belowground variables were analysed for differences between perennial and annual grain treatments using mixed models (lmerTest package, Kuznetsova et al., 2019). Crop treatment, soil depth and their respective interactions were treated as fixed effects. The absence of a randomized split-block design due to farming constraints could then imply that a crop treatment effect might also reveal a location effect. However, the initial field design was carefully chosen to ensure soil homogeneity, and initial soil profiles were performed to confirm similar soil characteristics, depth and nature of deep soil layers (Table 3.1). The amount of sampling points (6 replicates per treatments along the transect at each sampling period) was defined to take account of potential variability. Sampling period, sampling replicates and interactions with the other factors were treated as random effects. The covariance structure assigned in the repeated measures statement was compound symmetry. When crop treatment effect was found significant (p -value < 0.05), means were compared between annual and perennial treatment with an adjusted Tukey’s pairwise means comparison (post-hoc analysis, $\alpha = 0.05$). Analyses of the % of soil colonized by roots, % of total root observations and the maximal rooting depth did not include a sampling period factor due to the unique data collection period performed at the second spring growing season. All graphics were produced with ggplot2 package.

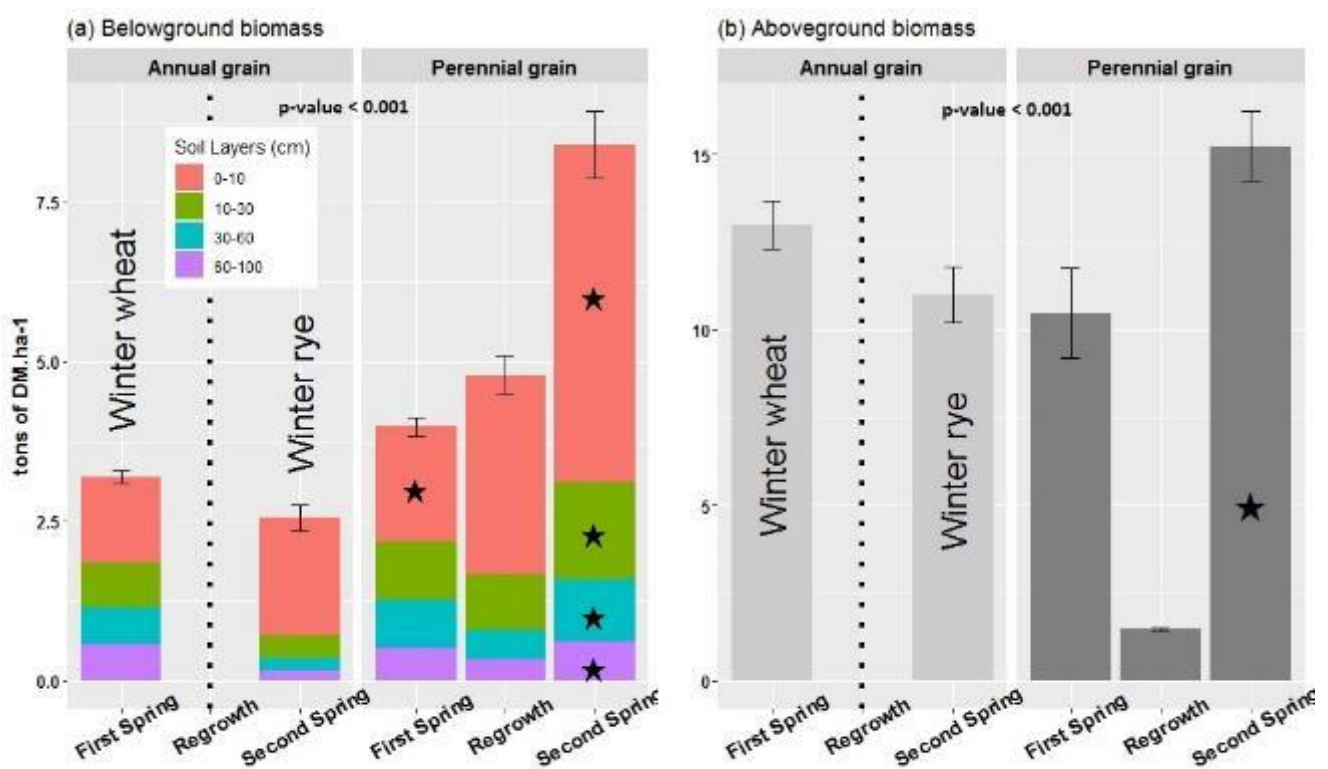
3. Results

3.1. Above and belowground crops biomass

Higher root biomass was observed under the perennial grain compared to annual wheat at 0-10 cm depth in June 2018 (first spring) (Fig. 3.4). Perennial root expansion was observed during the regrowth period, with higher total root biomass compared to the values observed during first spring. Overall,

between the end of the first and second spring growing seasons, perennial above and belowground biomass increased by 52% and 111%, respectively. Consequently, root biomass was higher under the perennial treatment in each soil layer, leading to more than three fold higher total root biomass (5.3 tonnes more of dry roots hectare⁻¹) compared to annual rye at the same time. Aboveground biomass of perennial grain was also 39.4% higher compared to annual rye. The perennial root biomass at second spring was also significantly higher as compared to the overall root biomass production of annual grains (annual wheat roots + annual rye roots) during the two growing seasons (p -value < 0.001). Looking at root to shoot ratio, perennial roots represented 38.6% of the aerial biomass produced at first spring growing season, against 24.4% for the annual wheat at the same time; while increasing to 55.3% at second spring time (June 2019), against 22.9% for the annual rye. This greater belowground allocation of the perennial coupled with lower grain yields led to a lower harvest index (p -value < 0.001, data not shown). Grain yields were respectively for the perennial and annual treatment 1.3 and 7.8 t/ha in the first year, and 1.2 against 8.1 t/ha in the second year.

Figure 3.4. Mean root dry biomass (a) and aboveground dry biomass (b) measured under annual and perennials grains during two crop seasons. Statistical differences (post-hoc analyses) between annual and perennial grains are indicated by ★. Error bars indicate standard errors, from 0 to 100cm depth.

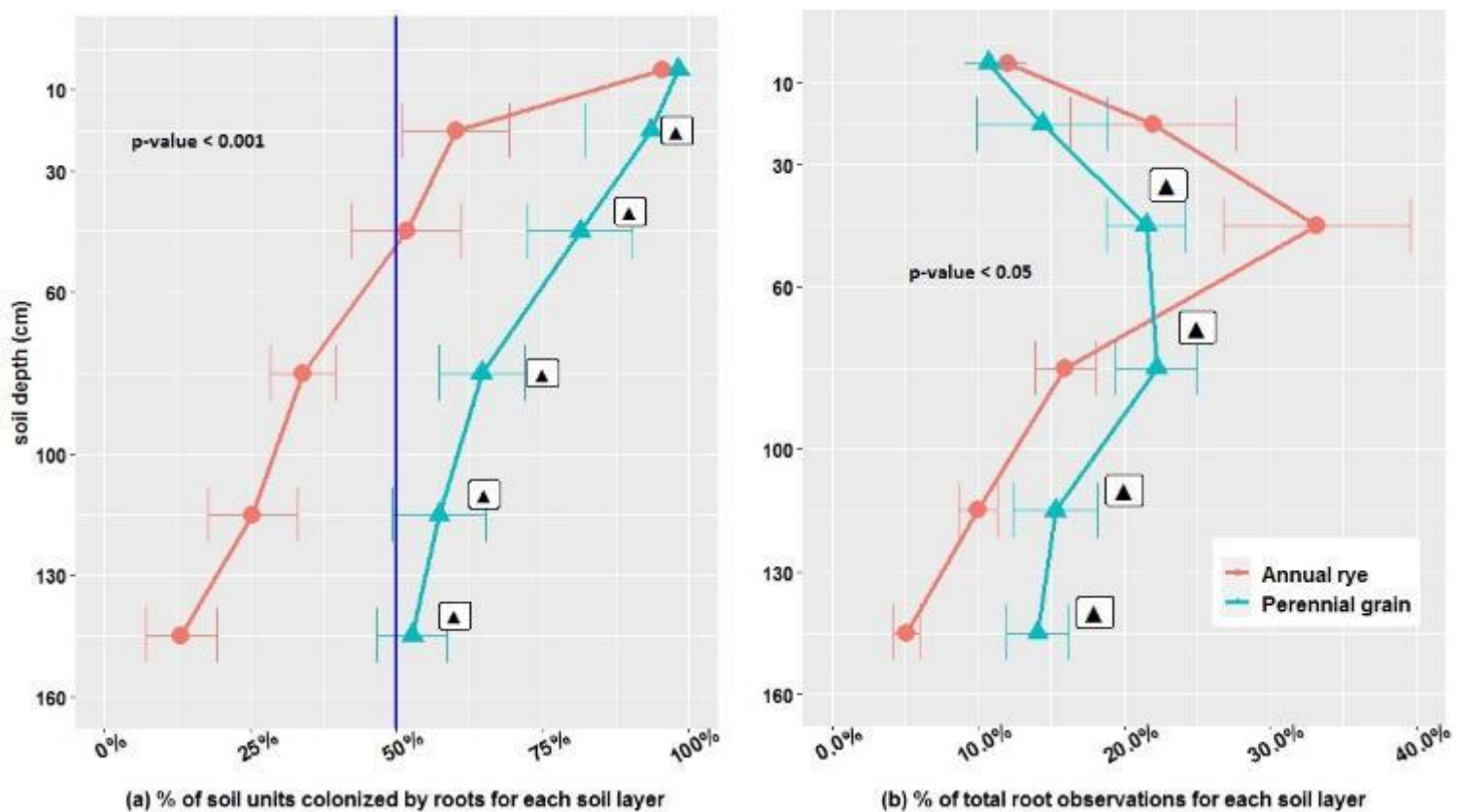


3.2. Root colonization of the soil profile

The % of soil colonized by roots (Fig. 3.5a) and % of total in each soil depth (Fig. 3.5b) observed in the second spring growing season both indicated a significant effect of crop treatment. Except for the topsoil layer (0-10 cm), all soil layers had significantly higher colonization under perennial grain cultivation. The perennial root system showed a thorough soil colonization until 60cm, with 96 and 83% of colonized soil for the 10-30 and 30-60 cm soil layers, respectively, whereas annual root system showed only 62 and 54% of soil colonized soil for the same layers. Similarly, for the deeper soil layers

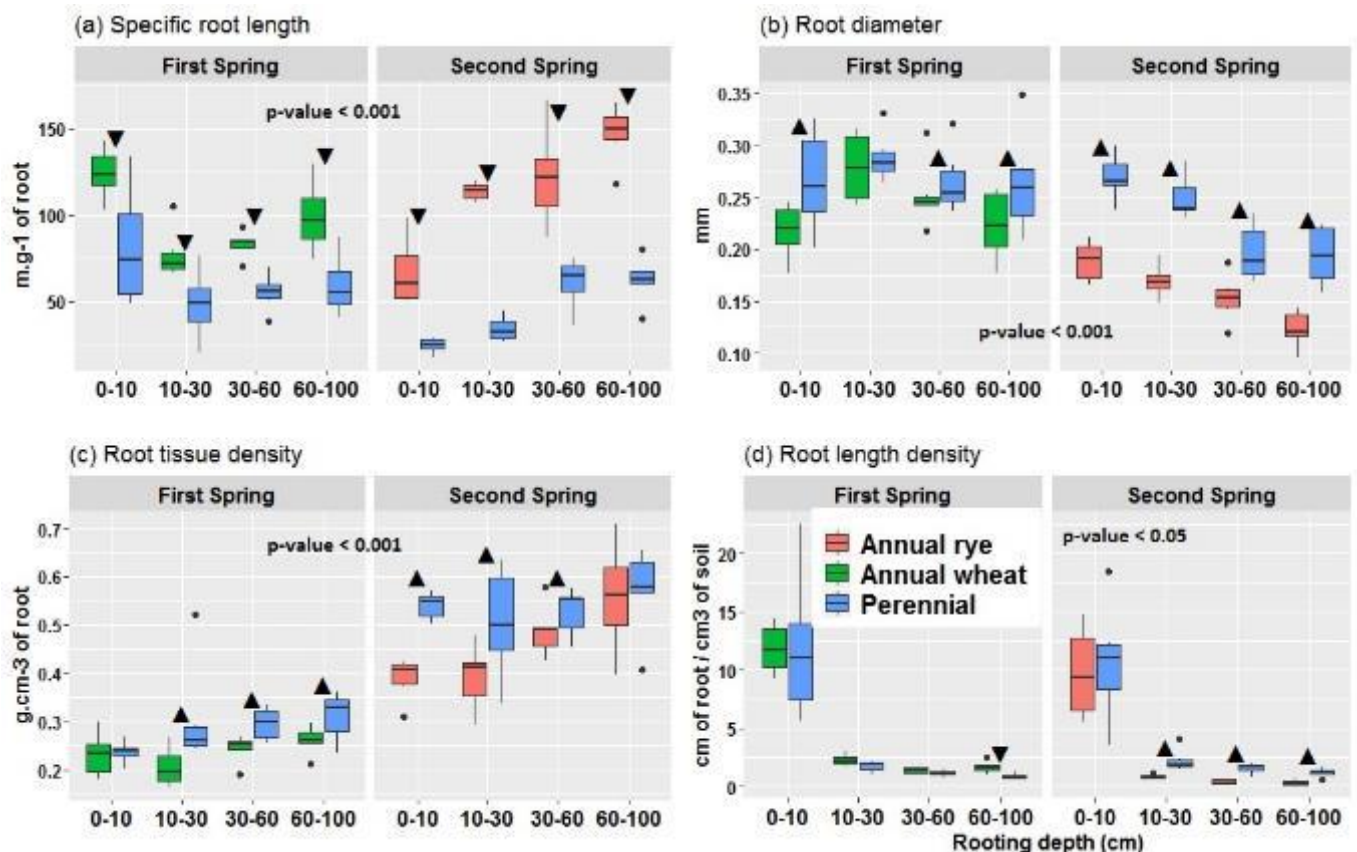
of 60-100, 100-130 and 130-160 cm, the perennial root system colonized as much as 66, 58 and 54% of the observed soil profile, respectively, whereas the annual root system showed relatively low soil colonization of 35, 27 and 14%, respectively, at these depths. The maximum rooting depth of annual grain (141.5 cm +/- 6.8 SE) was less than that of the perennial grain, where the maximum rooting depth was >160cm in each soil profile replicate. The root vertical distribution indicates that the perennial root system showed a more even distribution as compared to the annual root system (Fig. 3.5b). The annual root system had a stronger preferential allocation of annual roots in upper soil layers (on average, 68% of the annual root system is found between 0 and 60 cm, while it is only 47% for the perennial root system). In contrast, as much as 30% of the perennial root system was found in the deeper soil layers (100-160 cm), as compared to only 16% for the annual grains.

Figure 3.5. Mean root colonization of the soil profile observed at the second crop season, under intermediate wheatgrass and annual winter rye. Standard errors are represented by error bars. Statistical differences (post-hoc analyses) between annual and perennial grains are indicated by ▲.



3.3. Specific root length, diameter, tissue density, and length density

Figure 3.6. Morphological root traits under annual wheat and intermediate wheatgrass, and between annual rye and the perennial during the first and second growing seasons. P-values refer to the difference between perennial and annual crop treatment. Statistical significant differences (post-hoc analyses) are illustrated by ▲ (higher values for the perennial grain) or ▼ (lower value for the perennial grain).

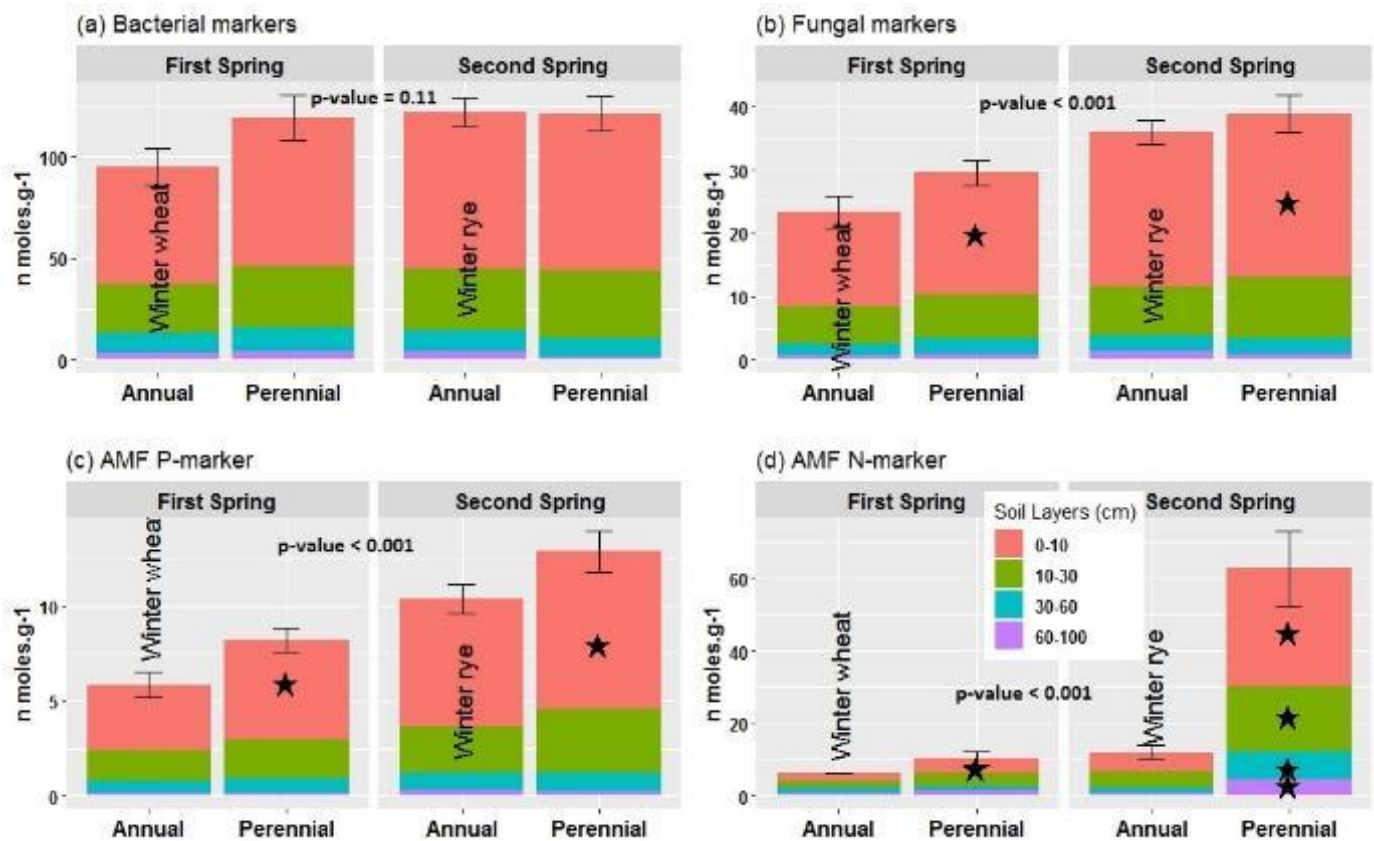


Specific root length (SRL), mean root diameter (RD) and root tissue density (RTD) all demonstrate the different rooting patterns between annual and perennial grains, where annuals have higher SRL (Fig. 3.6a) but a lower RD and RTD (Fig. 3.6b, c). In general, SRL increased and RD and RTD decreased with soil depth. In comparison to SRL, RD and RTD, the root length density (RLD) is associated to a given volume of soil. Significant differences between annual and perennial grains were mainly observed the second year (Fig. 3.6d), as the higher RLD under the perennial grain (from 10 to 100cm) was associated with increased root biomass (Fig. 3.4) RLD was higher for each crop in the 0-10 cm soil layer due to highest concentration of roots in the top layer (Fig. 3.4). Differences between annual and perennial grains through volume-based root measures (root biomass, RLD) were associated with perennial growth duration (establishment-regrowth), while single root traits are associated with annual-perennial crop type, independent of growth duration.

3.4. Soil microbial PLFA and NLFA markers

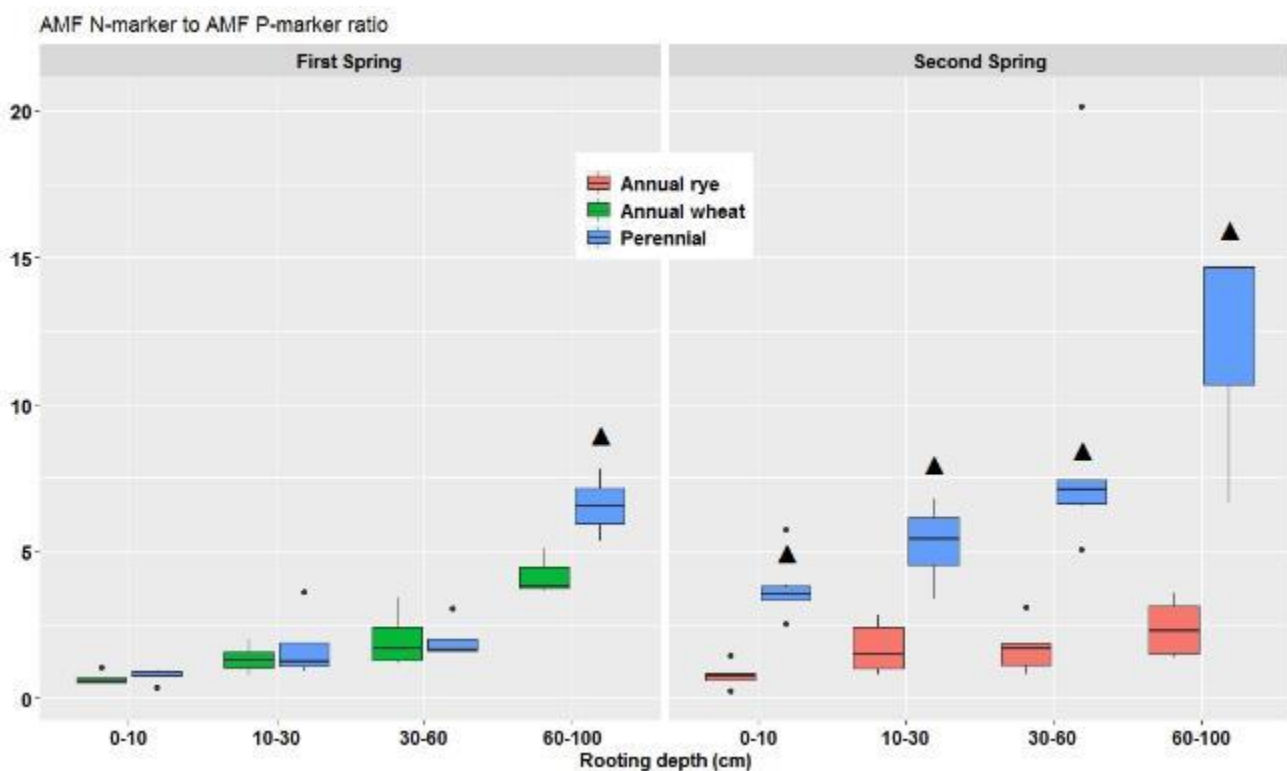
Bacterial markers did not respond to the crop treatment (Fig. 3.7a), while both the overall fungal markers (Fig. 3.7b) and AMF markers did (Fig. 3.7c, d). Fungal markers, including AMF, at 0-10 cm depth were higher under the perennial treatment in both first and second spring samplings compared to the annual crops, winter wheat and winter rye respectively (Fig. 3.7b, c, d). The abundance of AMF

Figure 3.7. The PLFA and NLFA markers in annual wheat and intermediate wheatgrass, and between annual rye and the intermediate wheatgrass during the first and second growing seasons. Statistical differences (post-hoc analyses) between annual and perennial grains are indicated by ★. Error bars indicate standard errors, from 0 to 100cm depth.



N-marker was higher for each soil layer from 0 to 100 cm depth in the second spring, showing five times greater abundance compared to the annual winter rye. The ratio between the two AMF markers (N- to P-marker) was significantly higher than the annual crop in all soil layers under intermediate wheatgrass in the second experimental year and in the deepest soil layer (60-100 cm) in the first experimental year (Fig. 3.8). The ratio between the two markers generally increased with soil depth ($p\text{-value} < 0.001$).

Figure 3.8. NLFA to PLFA marker ratio indicating AMF. Statistical differences (post-hoc analyses) are illustrated by ▲.



4. Discussion

4.1. Rapid rooting and microbial pattern changes

Compared to annual crops, and within two years after establishment, stands of intermediate wheatgrass showed a denser and deeper rooting system profile. This highlights how perennial grains allocates more assimilates to belowground parts. Total root biomass produced by intermediate wheatgrass after two years was higher than the sum of the root biomass produced by both annual crops during the two growing seasons. Furthermore, the dense and deep root system observed with intermediate wheatgrass demonstrates the ability of the perennial grain to explore the entire soil profile and subsoil layers, permitting access to a greater amounts of soil resources and suggesting a potential impact of its root functioning on a larger volume of soil. Intermediate wheatgrass was able to produce higher amounts of root biomass, in the topsoil layer by the first spring, and then in the entire soil profile during the following growing season including the fall period, as compared to the annual grains succession.

Another important aspect of perennial grain rooting pattern lies in the higher average root diameter and tissue density. These traits are generally related to more resource-conservative strategy (Bergmann et al., 2020; Roumet et al., 2016) and suggest enhanced root storage functions and inputs of more recalcitrant root tissue in soil (Freschet and Roumet, 2017). These functional ‘conservative’ traits have been described in grasslands as traits favoring slower recycling, higher nutrients residence time in tissues, and promoting ecosystem nutrient cycles closure, rather than leaks outside the system (Garnier and Navas, 2013). The lower specific root length of intermediate wheatgrass reflects two additional trends. First, this lower SRL coincides with higher root to shoot ratio, suggesting that the

higher cost of soil exploration per unit root biomass is at least partly compensated by higher relative investment of perennial grains towards the root system (Freschet et al., 2015). Second, lower specific root length, resulting in lower competitive ability for resource acquisition per unit of root, may generally reflect a tendency of perennial grains to rely more on mycorrhizal symbionts for their soil resource acquisition (Bergmann et al., 2020; Comas et al., 2012). This pattern is indeed confirmed by our finding that AMF biomass in the soil increases under perennial grains, as discussed below.

The hypothesis of increased abundance of soil microbial communities under intermediate wheatgrass is partially fulfilled. While no significant impact of intermediate wheatgrass was observed on bacterial markers, fungal abundance seems to slightly but significantly increase rapidly in the topsoil layers. This promotion of fungal communities likely stems from a change in root litter and organic matter quality in the soil (Li et al., 2019; Neely et al., 1991; Sauvadet et al., 2017), reflecting more recalcitrant compounds, in comparison to more readily decomposable substrates which favour to bacterial growth (Grayston et al., 2001). Interestingly, the increase of AMF biomass markers is indicative of the deeper change to the 1m depth. Higher values of the AMF N-marker of AMF compared to P-marker may be linked to a substantial sporulation process (Sharma and Buyer, 2015) under the perennial grain, hypothetically linked to either a host-specific AMF growth response (Davison et al., 2011), or a greater responsiveness of perennial plants to AMF colonization (Boerner, 1992). Furthermore, the ratio of N- to P- AMF markers is assumed to be greatly influenced by crop mycotrophy, where higher ratios, as observed in perennial rooting system, indicating a higher level of AMF biomass in soil (Vestberg et al., 2012). Hence, evidence of improved mycorrhizal structures at depth within a short timeframe is meaningful in that it suggests to further considering the importance of soil exploration and interactions under perennial grains. Increasing plant-mycorrhizal fungi associations deeper in the soil would imply that mycorrhizal associations can trade-off with the use of high specific root length (Comas et al., 2012; Liu, 2009) and enhance the overall root-hyphae length density in the soil. This suggests therefore an even greater zone of influence of the intermediate wheatgrass root system, where roots measurements offer only a partial image of the rooting actions and processes developed in both the top and subsoil layers after intermediate wheatgrass establishment.

4.2. A range of influences on soil functioning and services supply

Extending soil cover with intermediate wheatgrass is surely the first parameter that drives soil protection and erosion control (Montgomery, 2007). Additionally, both higher root length density and fungal biomass act to improve soil cohesion and aggregation (Chantigny et al., 1997; Gyssels et al., 2005; Stokes et al., 2009), leading to multiple benefits including carbon and nitrogen retention (Jastrow and Miller, 2018; Sanaullah et al., 2011; Wright et al., 2012), water infiltration and holding capacity (Noguchi et al., 1997), and soil stability and resistance to soil water erosion (Baets et al., 2007; Gyssels et al., 2005; Le Bissonnais et al., 2018).

Larger root biomass means higher amounts of carbon and nitrogen allocated to the whole root system (Sainju et al., 2017b; Sprunger et al., 2019). However, while root biomass and litter inputs are ultimately the main driver of carbon and nitrogen inputs to the soil (Fornara and Tilman, 2008; Kätterer et al., 2011; Rasse et al., 2005; Vries and Bardgett, 2016), root traits and rooting depth are also critical to assess the impact of roots on carbon storage and nutrient availability in soil (Freschet et al., 2018; Philippot et al., 2009). In this study, as compared to the regular root litter inputs from annual crops after each growing season, the longer lifespan and higher biomass of perennial roots would imply lower organic matter inputs available for nitrifying bacteria in the short-term (Craine et al., 2002). In contrast, annual and fast-growing species would be more prone to rapidly increase nitrogen mineralization *via* higher tissue turnover (Orwin et al., 2010). Short-term benefits from perennial roots

may occur through the reduction of the denitrification process by better nitrate uptake, enabled by higher root length density and soil exploration (Abalos et al., 2014). Its contribution to soil nitrogen accumulation may turn out to be substantial in the medium term (> 2-3 years) as root litter inputs should increase with time, or following crop destruction resulting in massive root litter input (Necpalova et al., 2014). But prior to crop destruction, the increased soil colonization of subsoil layers can be useful to mine leached nutrients, as well as to capture groundwater in times of water shortage (Culman et al., 2013; Jungers et al., 2019; Sutherlin et al., 2019). The greater soil exploration and water capture allowed by perennials may however result first in mitigating yields variability and improve resiliency rather than increasing grain yields (De Oliveira et al., 2018; Vico and Brunsell, 2017) due to the high root-shoot ratio and the low grain harvest index.

Carbon inputs into subsoil layers may lead to more protected carbon stocks, particularly via organo-mineral associations but also, on the shorter-term, via lower decomposition rates in deeper soil layers (Poirier et al., 2014; Prieto et al., 2016; Rasse et al., 2005; Sanaullah et al., 2011). Higher root tissue density of intermediate wheatgrass compared to annual counterparts and in deeper soil layers also implies a slower root decomposition rate (Freschet et al., 2012) and therefore medium-term build-up of soil organic carbon (Poirier et al., 2018). In contrast, short-term root exudation rate from live roots of intermediate wheatgrass may have been reduced as compared to annual grains, by the lower specific root length (Guyonnet et al., 2018), its slow-growing strategy and a lower net primary productivity allocated aboveground (Poorter et al., 2012). Such lower exudation rates would limit the rhizosphere priming effect (Henneron et al., 2020; Huo et al., 2017) but would also reduce the amount of labile carbon entering the soil, with a currently unknown outcome on the balance between carbon inputs and outputs.

Among potential benefits from greater abundance of mycorrhiza, is the ability to access nutrient pools and to enhance soil aggregation (Barea et al., 2002; Johansson et al., 2004; Rillig et al., 2002). Overall, an increase in the abundance of fungal communities have also been observed in less disturbed and extensively managed habitats with better regulation of ecosystem processes, nutrient cycling (Bardgett and McAlister, 1999; de Vries et al., 2006), and carbon storage in the soil (Bailey et al., 2002; Clemmensen et al., 2013; Six et al., 2006). More generally, microorganisms are providing the first source of long-term stabilized organic matter through microbial residues produced from the decomposition and metabolization of labile carbon (Cotrufo et al., 2015; Haddix et al., 2016). The potential increased activity of fungal communities in mineral subsoil layers due to the deep perennial root carbon inputs could be especially valuable for long-term carbon stabilization, which is, in part, facilitated by organo-mineral bonds (Haddix et al., 2016).

4.3. Are two years enough to consider soil gains and services supply?

Intermediate wheatgrass root traits and the large variability of processes affected by them (Fig. 3.1) points to two main highlights: i) denser and deeper rooting system of intermediate wheatgrass generates multiple rapid benefits on soil protection, stability, and water and nutrient availability, and ii) promotes carbon and nitrogen allocation belowground with higher residence time. However, no clear insight on whether soil health and fertility gains will be tangible in the short-term, as microbial changes were weak and mostly limited to the top soil layer (except for AMF indicators). Such uncertainties of root litter cycling imply either that carbon and nitrogen soil status would not benefit visibly from a short perennial phase integration into the crop succession, which may limit the use of perennial grains to specific vulnerable zones (e.g. erosion, leaching); or that perennial rooting would need repeated and regular integration into annual systems to be of significance, and involves important afterlife effects. Previous works suggest a clear potential for using a repeated perennial

crop-grass phase in annual grain rotation (Lemaire et al., 2015), where benefits may be substantial on the subsequent yields of following crops (Grover et al., 2009) and/or visible through increase of soil carbon and nitrogen stocks (Franzluebbers et al., 2014; King and Blesh, 2018). The rooting pattern of intermediate wheatgrass would suggest this to be especially notable at depth.

The design of the study presented in this paper did not include the testing of the subsequent effects of large perennial root inputs, as soil measurements were made before the incorporation of the whole intermediate wheatgrass root system into the soil (in contrast to annual wheat). This issue still needs to be addressed over a longer-term perspective (DuPont et al., 2014; Necpalova et al., 2014), but suggests that an overall positive effect of perennial wheatgrass on soil functioning may be stronger than measured herein.

Overall, it is important to consider that productive and sustainable fields rely more on the ability to maintain a functional regulation between storage (immobilization) and mineralization (mobilization) processes of carbon and nutrients in soils, rather than on one or another process separately. The balance between high C:N soil, often less intensively-managed, and low C:N soil, intensively managed, has been seen as a fundamental trade-off between production and environmental purposes (Lemaire et al., 2015; Soussana and Lemaire, 2014). Fields that carry the capacity to ensure soil protection, to store carbon and to sustain nitrogen availability require a high degree of ecological engineering. Indeed, plant-soil interactions are context-dependent and are influenced by the crop choice and sequence, and by management practices (e.g. balance between carbon harvested and returned). Therefore the role of a short-term perennial grain phase in a crop rotation may be to improve the synchrony between nutrient availability and plant demand (Crews and Peoples, 2005) through increased nutrient retention, diversified organic matter quality and the recruitment of microorganisms.

Interestingly, the perennial grain growth period would also provide an additional grain economic value as compared to the use and of ley pastures, which are already encouraged to sustain cropping system resilience (Martin et al., 2020). Depending on the nature and magnitude of services required – or disservices to avoid, the duration of the perennial phase must be a guiding operating tool and a focal area for further research (Martin et al., 2020).

References

- Abalos, D., Deyn, G.B.D., Kuyper, T.W., Groenigen, J.W. van, 2014.** Plant species identity surpasses species richness as a key driver of N₂O emissions from grassland. *Global Change Biology* 20, 265–275. <https://doi.org/10.1111/gcb.12350>
- Averill, C., Turner, B.L., Finzi, A.C., 2014.** Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. *Nature* 505, 543–545. <https://doi.org/10.1038/nature12901>
- Baets, S.D., Poesen, J., Knapen, A., Galindo, P., 2007.** Impact of root architecture on the erosion-reducing potential of roots during concentrated flow. *Earth Surface Processes and Landforms* 32, 1323–1345. <https://doi.org/10.1002/esp.1470>
- Bailey, V.L., Smith, J.L., Bolton, H., 2002.** Fungal-to-bacterial ratios in soils investigated for enhanced C sequestration. *Soil Biology and Biochemistry* 34, 997–1007. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00033-0](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00033-0)
- Bardgett, R.D., Hobbs, P.J., Frostegård, Å., 1996.** Changes in soil fungal:bacterial biomass ratios following reductions in the intensity of management of an upland grassland. *Biol Fert Soils* 22, 261–264. <https://doi.org/10.1007/BF00382522>
- Bardgett, R.D., McAlister, E., 1999.** The measurement of soil fungal:bacterial biomass ratios as an indicator of ecosystem self-regulation in temperate meadow grasslands. *Biol Fert Soils* 29, 282–290. <https://doi.org/10.1007/s003740050554>

- Bardgett, R.D., Mommer, L., De Vries, F.T., 2014.** Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 29, 692–699. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.10.006>
- Barea, J.-M., Azcón, R., Azcón-Aguilar, C., 2002.** Mycorrhizosphere interactions to improve plant fitness and soil quality. *Antonie Van Leeuwenhoek* 81, 343–351. <https://doi.org/10.1023/A:1020588701325>
- Bergmann, J., Weigelt, A., van der Plas, F., Laughlin, D.C., Kuyper, T.W., Guerrero-Ramirez, N., Valverde-Barrantes, O.J., Bruelheide, H., Freschet, G.T., Iversen, C.M., 2020.** The fungal collaboration gradient dominates the root economics space in plants. *bioRxiv*.
- Boerner, R.E.J., 1992.** Plant life span and response to inoculation with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 1, 153–161. <https://doi.org/10.1007/BF00203289>
- Bunn, A., Korpela, M., n.d.** An Introduction to dplr 16.
- Chantigny, M.H., Angers, D.A., Prévost, D., Vézina, L.-P., Chalifour, F.-P., 1997.** Soil Aggregation and Fungal and Bacterial Biomass under Annual and Perennial Cropping Systems. *Soil Science Society of America Journal* 61, 262–267. <https://doi.org/10.2136/sssaj1997.03615995006100010037x>
- Clemmensen, K.E., Bahr, A., Ovaskainen, O., Dahlberg, A., Ekblad, A., Wallander, H., Stenlid, J., Finlay, R.D., Wardle, D.A., Lindahl, B.D., 2013.** Roots and Associated Fungi Drive Long-Term Carbon Sequestration in Boreal Forest. *Science* 339, 1615–1618. <https://doi.org/10.1126/science.1231923>
- Comas, L.H., Mueller, K.E., Taylor, L.L., Midford, P.E., Callahan, H.S., Beerling, D.J., 2012.** Evolutionary Patterns and Biogeochemical Significance of Angiosperm Root Traits. *International Journal of Plant Sciences* 173, 584–595. <https://doi.org/10.1086/665823>
- Cotrufo, M.F., Soong, J.L., Horton, A.J., Campbell, E.E., Haddix, M.L., Wall, D.H., Parton, W.J., 2015.** Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss. *Nature Geosci* 8, 776–779. <https://doi.org/10.1038/ngeo2520>
- Craine, J.M., Froehle, J., Tilman, D.G., Wedin, D.A., Iii, F.S.C., 2001.** The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos* 93, 274–285. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.930210.x>
- Craine, J.M., Tilman, D., Wedin, D., Reich, P., Tjoelker, M., Knops, J., 2002.** Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology* 16, 563–574. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00660.x>
- Craine, J.M., Wedin, D.A., Chapin III, F.S., Reich, P.B., 2003.** The dependence of root system properties on root system biomass of 10 North American grassland species. *Plant and Soil* 250, 39–47. <https://doi.org/10.1023/A:1022817813024>
- Crews, T.E., 2016.** Closing the Gap between Grasslands and Grain Agriculture. *Kan. J. & Pub. Pol’y* 26, 274.
- Crews, T.E., Carton, W., Olsson, L., 2018.** Is the future of agriculture perennial? Imperatives and opportunities to reinvent agriculture by shifting from annual monocultures to perennial polycultures. *Global Sustainability* 1. <https://doi.org/10.1017/sus.2018.11>
- Crews, T.E., Peoples, M.B., 2005.** Can the Synchrony of Nitrogen Supply and Crop Demand be Improved in Legume and Fertilizer-based Agroecosystems? A Review. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 72, 101–120. <https://doi.org/10.1007/s10705-004-6480-1>
- Culman, S.W., DuPont, S.T., Glover, J.D., Buckley, D.H., Fick, G.W., Ferris, H., Crews, T.E., 2010.** Long-term impacts of high-input annual cropping and unfertilized perennial grass production on soil properties and belowground food webs in Kansas, USA. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 137, 13–24. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.11.008>
- Culman, S.W., Snapp, S.S., Ollenburger, M., Basso, B., DeHaan, L.R., 2013.** Soil and Water Quality Rapidly Responds to the Perennial Grain Kernza Wheatgrass. *Agronomy Journal* 105, 735. <https://doi.org/10.2134/agronj2012.0273>
- Davison, J., Öpik, M., Daniell, T.J., Moora, M., Zobel, M., 2011.** Arbuscular mycorrhizal fungal communities in plant roots are not random assemblages. *FEMS Microbiol Ecol* 78, 103–115. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01103.x>
- De Oliveira, G., Brunzell, N.A., Sutherlin, C.E., Crews, T.E., DeHaan, L.R., 2018.** Energy, water and carbon exchange over a perennial Kernza wheatgrass crop. *Agricultural and Forest Meteorology* 249, 120–137. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.11.022>
- De Vries, F.T., Hoffland, E., van Eekeren, N., Brussaard, L., Bloem, J., 2006.** Fungal/bacterial ratios in grasslands with contrasting nitrogen management. *Soil Biology and Biochemistry* 38, 2092–2103. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.01.008>
- Degens, B.P., Schipper, L.A., Sparling, G.P., Vojvodic-Vukovic, M., 2000.** Decreases in organic C reserves in soils can reduce the catabolic diversity of soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 189–196. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00141-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00141-8)

- DeHaan, L., 2015.** Perennial crops are a key to sustainably productive agriculture, in: Food Security : Production and Sustainability.
- DeHaan, L., Christians, M., Crain, J., Poland, J., 2018.** Development and Evolution of an Intermediate Wheatgrass Domestication Program. *Sustainability* 10, 1499. <https://doi.org/10.3390/su10051499>
- Dignac, M.-F., Derrien, D., Barré, P., Barot, S., Cécillon, L., Chenu, C., Chevallier, T., Freschet, G.T., Garnier, P., Guenet, B., Hedde, M., Klumpp, K., Lashermes, G., Maron, P.-A., Nunan, N., Roumet, C., Basile-Doelsch, I., 2017.** Increasing soil carbon storage: mechanisms, effects of agricultural practices and proxies. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 37. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0421-2>
- Duchene, O., Celette, F., Ryan, M.R., DeHaan, L.R., Crews, T.E., David, C., 2019.** Integrating multipurpose perennial grains crops in Western European farming systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 284, 106591. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106591>
- DuPont, S.T., Beniston, J., Glover, J.D., Hodson, A., Culman, S.W., Lal, R., Ferris, H., 2014.** Root traits and soil properties in harvested perennial grassland, annual wheat, and never-tilled annual wheat. *Plant Soil* 381, 405–420. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2145-2>
- FAO, 2014.** **World reference base for soil resources 2014:** international soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. FAO, Rome.
- Favre, J.R., Castiblanco, T.M., Combs, D.K., Wattiaux, M.A., Picasso, V.D., 2019.** Forage nutritive value and predicted fiber digestibility of Kernza intermediate wheatgrass in monoculture and in mixture with red clover during the first production year. *Animal Feed Science and Technology* 258, 114298. <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2019.114298>
- Fontaine, S., Mariotti, A., Abbadie, L., 2003.** The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? *Soil Biology and Biochemistry* 35, 837–843. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00123-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00123-8)
- Fornara, D.A., Tilman, D., 2008.** Plant functional composition influences rates of soil carbon and nitrogen accumulation. *Journal of Ecology* 96, 314–322. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01345.x>
- Franzluebbers, A.J., Sawchik, J., Taboada, M.A., 2014.** Agronomic and environmental impacts of pasture–crop rotations in temperate North and South America. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 190, 18–26. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.09.017>
- Freschet, G.T., Aerts, R., Cornelissen, J.H.C., 2012.** A plant economics spectrum of litter decomposability: *Afterlife effects of the plant economics spectrum*. *Functional Ecology* 26, 56–65. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01913.x>
- Freschet, G.T., Kichenin, E., Wardle, D.A., 2015.** Explaining within-community variation in plant biomass allocation: a balance between organ biomass and morphology above vs below ground? *Journal of Vegetation Science* 26, 431–440. <https://doi.org/10.1111/jvs.12259>
- Freschet, G.T., Roumet, C., 2017.** Sampling roots to capture plant and soil functions. *Funct Ecol* 31, 1506–1518. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12883>
- Freschet, G.T., Violle, C., Roumet, C., Garnier, E., 2018.** Interactions between soil and vegetation: structure of plant communities and soil functioning., in: *Soils within the Critical Zone: Ecology*.
- Frostegård, A., Bath, E., 1996.** The use of phospholipid fatty acid analysis to estimate bacterial and fungal biomass in soil. *Biology and Fertility of soils* 22, 59–65.
- Frostegård, Å., Tunlid, A., Bååth, E., 2011.** Use and misuse of PLFA measurements in soils. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 1621–1625. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.11.021>
- Garnier, E., Navas, M.-L., 2013.** Diversité fonctionnelle des plantes: traits des organismes, structure des communautés, propriétés des écosystèmes : cours. De Boeck, Bruxelles.
- Gianinazzi, S., Gollotte, A., Binet, M.-N., van Tuinen, D., Redecker, D., Wipf, D., 2010.** Agroecology: the key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services. *Mycorrhiza* 20, 519–530. <https://doi.org/10.1007/s00572-010-0333-3>
- Grayston, S.J., Griffith, G.S., Mawdsley, J.L., Campbell, C.D., Bardgett, R.D., 2001.** Accounting for variability in soil microbial communities of temperate upland grassland ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 33, 533–551. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00194-2](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00194-2)
- Grigulis, K., Lavorel, S., Krainer, U., Legay, N., Baxendale, C., Dumont, M., Kastl, E., Arnoldi, C., Bardgett, R.D., Poly, F., Pommier, T., Schloter, M., Tappeiner, U., Bahn, M., Clément, J.-C., 2013.** Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *Journal of Ecology* 101, 47–57. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12014>
- Grover, K.K., Karsten, H.D., Roth, G.W., 2009.** Corn Grain Yields and Yield Stability in Four Long-Term Cropping Systems. *Agronomy Journal* 101, 940–946. <https://doi.org/10.2134/agronj2008.0221x>

- Guyonnet, J.P., Cantarel, A.A.M., Simon, L., Haichar, F. el Z., 2018.** Root exudation rate as functional trait involved in plant nutrient-use strategy classification. *Ecology and Evolution* 8, 8573–8581. <https://doi.org/10.1002/ece3.4383>
- Gyssels, G., Poesen, J., Bochet, E., Li, Y., 2005.** Impact of plant roots on the resistance of soils to erosion by water: a review. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment* 29, 189–217. <https://doi.org/10.1191/0309133305pp443ra>
- Haddix, M.L., Paul, E.A., Cotrufo, M.F., 2016.** Dual, differential isotope labeling shows the preferential movement of labile plant constituents into mineral-bonded soil organic matter. *Global Change Biology* 22, 2301–2312. <https://doi.org/10.1111/gcb.13237>
- Henneron, L., Cros, C., Picon-Cochard, C., Rahimian, V., Fontaine, S., 2020.** Plant economic strategies of grassland species control soil carbon dynamics through rhizodeposition. *Journal of Ecology* 108, 528–545. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13276>
- Huo, C., Luo, Y., Cheng, W., 2017.** Rhizosphere priming effect: A meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry* 111, 78–84. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.04.003>
- Jastrow, J.D., Miller, R.M., 2018.** Soil aggregate stabilization and carbon sequestration: feedbacks through organomineral associations. *Soil processes and the carbon cycle* CRC Press, 207–223.
- Johansson, J.F., Paul, L.R., Finlay, R.D., 2004.** Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. *FEMS Microbiology Ecology* 48, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.femsec.2003.11.012>
- Jungers, J.M., DeHaan, L.H., Mulla, D.J., Sheaffer, C.C., Wyse, D.L., 2019.** Reduced nitrate leaching in a perennial grain crop compared to maize in the Upper Midwest, USA. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 272, 63–73. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.11.007>
- Jungers, J.M., DeHaan, L.R., Betts, K.J., Sheaffer, C.C., Wyse, D.L., 2017.** Intermediate Wheatgrass Grain and Forage Yield Responses to Nitrogen Fertilization. *Agronomy Journal* 109, 462–472. <https://doi.org/10.2134/agronj2016.07.0438>
- Kätterer, T., Bolinder, M.A., Andrén, O., Kirchmann, H., Menichetti, L., 2011.** Roots contribute more to refractory soil organic matter than above-ground crop residues, as revealed by a long-term field experiment. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 141, 184–192. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.02.029>
- King, A.E., Blesh, J., 2018.** Crop rotations for increased soil carbon: perenniality as a guiding principle. *Ecological Applications* 28, 249–261. <https://doi.org/10.1002/eap.1648>
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P.B., Christensen, R.H.B., Jensen, S.P., 2019.** ImerTest: Tests in Linear Mixed Effects Models.
- Le Bissonnais, Y., Prieto, I., Roumet, C., Nespoulous, J., Metayer, J., Huon, S., Villatoro, M., Stokes, A., 2018.** Soil aggregate stability in Mediterranean and tropical agro-ecosystems: effect of plant roots and soil characteristics. *Plant Soil* 424, 303–317. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3423-6>
- Lemaire, G., Gastal, F., Franzluebbers, A., Chabbi, A., 2015.** Grassland–Cropping Rotations: An Avenue for Agricultural Diversification to Reconcile High Production with Environmental Quality. *Environmental Management* 56, 1065–1077. <https://doi.org/10.1007/s00267-015-0561-6>
- Li, Y., Bezemer, T.M., Yang, J., Lü, X., Li, X., Liang, W., Han, X., Li, Q., 2019.** Changes in litter quality induced by N deposition alter soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry* 130, 33–42. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.11.025>
- Liu, W., 2009.** Correlation between specific fine root length and mycorrhizal colonization of maize in different soil types. *Front. Agric. China* 3, 13–15. <https://doi.org/10.1007/s11703-009-0004-3>
- Martin, G., Durand, J.-L., Duru, M., Gastal, F., Julier, B., Litrico, I., Louarn, G., Médiène, S., Moreau, D., Valentin-Morison, M., Novak, S., Parnaudeau, V., Paschalidou, F., Vertès, F., Voisin, A.-S., Cellier, P., Jeuffroy, M.-H., 2020.** Role of ley pastures in tomorrow’s cropping systems. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 40. <https://doi.org/10.1007/s13593-020-00620-9>
- McKenna, T.P., Crews, T.E., Kemp, L., Sikes, B.A., 2020.** Community structure of soil fungi in a novel perennial crop monoculture, annual agriculture, and native prairie reconstruction. *PLOS ONE* 15, e0228202. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228202>
- Montgomery, D.R., 2007.** Soil erosion and agricultural sustainability. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 13268–13272.
- Necpalova, M., Anex, R.P., Kravchenko, A.N., Abendroth, L.J., Del Grosso, S.J., Dick, W.A., Helmers, M.J., Herzmann, D., Lauer, J.G., Nafziger, E.D., Sawyer, J.E., Scharf, P.C., Stroock, J.S., Villamil, M.B., 2014.** What does it take to detect a change in soil carbon stock? A regional comparison of minimum detectable

- difference and experiment duration in the north central United States. *Journal of Soil and Water Conservation* 69, 517–531. <https://doi.org/10.2489/jswc.69.6.517>
- Neely, C.L., Beare, M.H., Hargrove, W.L., Coleman, D.C., 1991.** Relationships between fungal and bacterial substrate-induced respiration, biomass and plant residue decomposition. *Soil Biology and Biochemistry* 23, 947–954. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(91\)90175-J](https://doi.org/10.1016/0038-0717(91)90175-J)
- Noguchi, S., Nik, A.R., Kasran, B., Tani, M., Sammori, T., Morisada, K., 1997.** Soil Physical Properties and Preferential Flow Pathways in Tropical Rain Forest, Bukit Tarek, Peninsular Malaysia. *Journal of Forest Research* 2, 115–120. <https://doi.org/10.1007/BF02348479>
- Olsson, P.A., Bååth, E., Jakobsen, I., Söderström, B., 1995.** The use of phospholipid and neutral lipid fatty acids to estimate biomass of arbuscular mycorrhizal fungi in soil. *Mycological Research* 99, 623–629. [https://doi.org/10.1016/S0953-7562\(09\)80723-5](https://doi.org/10.1016/S0953-7562(09)80723-5)
- Olsson, P.A., Thingstrup, I., Jakobsen, I., 1999.** Estimation of the biomass of arbuscular mycorrhizal fungi in a linseed [®]eld. *Soil Biology and Biochemistry* 9.
- Orwin, K.H., Buckland, S.M., Johnson, D., Turner, B.L., Smart, S., Oakley, S., Bardgett, R.D., 2010.** Linkages of plant traits to soil properties and the functioning of temperate grassland. *Journal of Ecology* 98, 1074–1083. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01679.x>
- Philippot, L., Hallin, S., Börjesson, G., Baggs, E.M., 2009.** Biochemical cycling in the rhizosphere having an impact on global change. *Plant Soil* 321, 61–81. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9796-9>
- Phillips, R.P., Brzostek, E., Midgley, M.G., 2013.** The mycorrhizal-associated nutrient economy: a new framework for predicting carbon–nutrient couplings in temperate forests. *New Phytologist* 41–51. [https://doi.org/10.1111/nph.12221@10.1002/\(ISSN\)1469-8137\(CAT\)VirtualIssues\(VI\)ScalingRootProcessesGlobalImpacts](https://doi.org/10.1111/nph.12221@10.1002/(ISSN)1469-8137(CAT)VirtualIssues(VI)ScalingRootProcessesGlobalImpacts)
- Poirier, V., Angers, D.A., Whalen, J.K., 2014.** Formation of millimetric-scale aggregates and associated retention of ¹³C–¹⁵N-labelled residues are greater in subsoil than topsoil. *Soil Biology and Biochemistry* 75, 45–53. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.03.020>
- Poirier, V., Roumet, C., Munson, A.D., 2018.** The root of the matter: Linking root traits and soil organic matter stabilization processes. *Soil Biology and Biochemistry* 120, 246–259. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.02.016>
- Poorter, H., Niklas, K.J., Reich, P.B., Oleksyn, J., Poot, P., Mommer, L., 2012.** Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control: Tansley review. *New Phytologist* 193, 30–50. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x>
- Prieto, I., Stokes, A., Roumet, C., 2016.** Root functional parameters predict fine root decomposability at the community level. *Journal of Ecology* 104, 725–733. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12537>
- Rasse, D.P., Rumpel, C., Dignac, M.-F., 2005.** Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilisation. *Plant and Soil* 269, 341–356. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-0907-y>
- Rillig, M.C., Wright, S.F., Eviner, V.T., 2002.** The role of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin in soil aggregation: comparing effects of five plant species. *Plant and Soil* 238, 325–333.
- Roumet, C., Birouste, M., Picon-Cochard, C., Ghestem, M., Osman, N., Vrignon-Brenas, S., Cao, K., Stokes, A., 2016.** Root structure–function relationships in 74 species: evidence of a root economics spectrum related to carbon economy. *New Phytologist* 210, 815–826. <https://doi.org/10.1111/nph.13828>
- Roumet, C., Urcelay, C., Díaz, S., 2006.** Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. *New Phytologist* 170, 357–368. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01667.x>
- Ryan, M.R., Crews, T.E., Culman, S.W., DeHaan, L.R., Hayes, R.C., Jungers, J.M., Bakker, M.G., 2018.** Managing for Multifunctionality in Perennial Grain Crops. *BioScience* 68, 294–304.
- Sainju, U.M., Allen, B.L., Lenssen, A.W., Ghimire, R.P., 2017a.** Root biomass, root/shoot ratio, and soil water content under perennial grasses with different nitrogen rates. *Field Crops Research* 210, 183–191. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.05.029>
- Sainju, U.M., Allen, B.L., Lenssen, A.W., Mikha, M., 2017b.** Root and soil total carbon and nitrogen under bioenergy perennial grasses with various nitrogen rates. *Biomass and Bioenergy* 107, 326–334. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2017.10.021>
- Sanauallah, M., Chabbi, A., Leifeld, J., Bardoux, G., Billou, D., Rumpel, C., 2011.** Decomposition and stabilization of root litter in top- and subsoil horizons: what is the difference? *Plant Soil* 338, 127–141. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0554-4>
- Sauvadet, M., Chauvat, M., Brunet, N., Bertrand, I., 2017.** Can changes in litter quality drive soil fauna structure and functions? *Soil Biology and Biochemistry* 107, 94–103. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.12.018>

- Sharma, M.P., Buyer, J.S., 2015.** Comparison of biochemical and microscopic methods for quantification of arbuscular mycorrhizal fungi in soil and roots. *Applied Soil Ecology* 95, 86–89. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.06.001>
- Six, J., Frey, S.D., Thiet, R.K., Batten, K.M., 2006.** Bacterial and Fungal Contributions to Carbon Sequestration in Agroecosystems. *Soil Science Society of America Journal* 70, 555–569. <https://doi.org/10.2136/sssaj2004.0347>
- Soussana, J.-F., Lemaire, G., 2014.** Coupling carbon and nitrogen cycles for environmentally sustainable intensification of grasslands and crop-livestock systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment, Integrated Crop-Livestock System Impacts on Environmental Processes* 190, 9–17. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.10.012>
- Sprunger, C.D., Culman, S.W., Peralta, A.L., DuPont, S.T., Lennon, J.T., Snapp, S.S., 2019.** Perennial grain crop roots and nitrogen management shape soil food webs and soil carbon dynamics. *Soil Biology and Biochemistry* 137, 107573. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107573>
- Sprunger, C.D., Culman, S.W., Robertson, G.P., Snapp, S.S., 2018.** How Does Nitrogen and Perenniality Influence Belowground Biomass and Nitrogen Use Efficiency in Small Grain Cereals? *Crop Science* 0, 0. <https://doi.org/10.2135/cropsci2018.02.0123>
- Stokes, A., Atger, C., Bengough, A.G., Fourcaud, T., Sidle, R.C., 2009.** Desirable plant root traits for protecting natural and engineered slopes against landslides. *Plant and Soil* 324, 1–30. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0159-y>
- Sutherlin, C., Brunzell, N., de Oliveira, G., Crews, T., R. DeHaan, L., Vico, G., 2019.** Contrasting Physiological and Environmental Controls of Evapotranspiration over Kernza Perennial Crop, Annual Crops, and C4 and Mixed C3/C4 Grasslands. *Sustainability* 11, 1640. <https://doi.org/10.3390/su11061640>
- Tautges, N.E., Jungers, J.M., DeHaan, L.R., Wyse, D.L., Sheaffer, C.C., 2018.** Maintaining grain yields of the perennial cereal intermediate wheatgrass in monoculture v. bi-culture with alfalfa in the Upper Midwestern USA. *The Journal of Agricultural Science* 1–16. <https://doi.org/10.1017/S0021859618000680>
- Thorup-Kristensen, K., Halberg, N., Nicolaisen, M., Olesen, J.E., Crews, T.E., Hinsinger, P., Kirkegaard, J., Pierret, A., Dresbøll, D.B., 2020.** Digging Deeper for Agricultural Resources, the Value of Deep Rooting. *Trends in Plant Science*. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.12.007>
- Van der Heijden, M.G.A., Bardgett, R.D., van Straalen, N.M., 2008.** The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11, 296–310. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x>
- Vestberg, M., Palojarvi, A., Pitkänen, T., Kaipainen, S., Puolakka, E., Keskitalo, M., 2012.** Neutral lipid fatty acid analysis is a sensitive marker for quantitative estimation of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soil with crops of different mycotrophy. *Agricultural and Food Science* 21, 12–27. <https://doi.org/10.23986/afsci.4996>
- Vico, G., Brunzell, N.A., 2017.** Tradeoffs between water requirements and yield stability in annual vs. perennial crops. *Advances in Water Resources* 112, 189–202. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2017.12.014>
- Vries, F.T. de, Bardgett, R.D., 2016.** Plant community controls on short-term ecosystem nitrogen retention. *New Phytologist* 210, 861–874. [https://doi.org/10.1111/nph.13832@10.1111/\(ISSN\)1469-8137.ROOT_TRAITS](https://doi.org/10.1111/nph.13832@10.1111/(ISSN)1469-8137.ROOT_TRAITS)
- Wright, A., Schnitzer, S.A., Dickie, I.A., Gunderson, A.R., Pinter, G.A., Mangan, S.A., Reich, P.B., 2012.** Complex facilitation and competition in a temperate grassland: loss of plant diversity and elevated CO2 have divergent and opposite effects on oak establishment. *Oecologia* 171, 449–458. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2420-y>
- Zelles, L., 1999.** Fatty acid patterns of phospholipids and lipopolysaccharides in the characterisation of microbial communities in soil: a review. *Biol Fertil Soils* 29, 111–129. <https://doi.org/10.1007/s003740050533>

Chapitre 4. Caractérisation du développement phénologique

Ce chapitre propose d'étudier le développement phénologique de la culture et les mécanismes d'induction responsables des différentes phases de croissance de la plante. Le développement phénologique est identifié comme un paramètre clé dans la caractérisation des performances de la culture dans un contexte géographique donné.

Phenological development of *Thinopyrum intermedium* reveals the importance of photoperiod for reproductive growth and effects of environment on agronomic performance

Olivier DUCHENE*^{1§}, Benjamin DUMONT^{2§}, Douglas J. CATTANI³, Laura FAGNANT², Brandon SCHLAUTMAN⁴, Lee R. DEHAAN⁴, Spencer BARRIBALL⁴, Jacob M. JUNGERS⁵, Valentin D. PICASSO⁶, Christophe DAVID¹, Florian CELETTE¹

¹ ISARA, Agroecology and Environment Research Unit, 23 Rue Jean Baldassini, 69364, Lyon cedex 07, France

² ULiege - Gembloux AgroBio-Tech, Plant Sciences Axis, Crop Science lab., B- 5030 Gembloux, Belgium

³ Department of Plant Science, University of Manitoba, 66 Dafoe Road, Winnipeg, Manitoba, Canada R3T 2N2.

⁴ The Land Institute, 2440 E. Water Well Rd., Salina, KS, 67401, USA

⁵ Department of Agronomy and Plant Genetics, University of Minnesota, St. Paul, MN 55108, USA

⁶ Department of Agronomy, University of Wisconsin – Madison, 1575 Linden Dr., Madison, WI, 53706, USA

Keywords: *Thinopyrum intermedium*; perennial grains; flowering induction; photoperiod; modelling

Duchene, O., Dumont, B., Cattani, D.J., Fagnant, L., Schlautman, B., Dehaan, L.R., Barriball, S., Jungers, J.M., Picasso, V.D., David, C., Celette, F., 2020. Phenological development of *Thinopyrum intermedium* reveals the importance of photoperiod for reproductive growth and effects of environment on agronomic performance. Agriculture and Forest Meteorology, accepted with major revisions.

Abstract

Intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth & D.R. Dewey) is being developed for use as a new perennial grain crop through breeding and agronomic research. However, progress has been hampered by lack of understanding of environmental requirements for flowering and grain production. Therefore, we constructed a phenology model for IWG adapted from the STICS soil crop model. The model was compliant (RMSE= ~0.03) with experimental results. Optimal vernalizing temperature was found at 3-4°C, and daylength below 13h strongly hampered reproductive development. Heat units and photoperiod combined effects lead to potentially significant latitudinal differences in GDD requirements. Therefore, timing and duration of vegetative vs reproductive growth may differ between environments and change tiller elongation earliness, weed competitiveness, management timing, and stress conditions during phases critical to grain yield. Accurate phenology models will enable optimal field management and inform future breeding strategies. However, plasticity may lead to divergent ideotypes under various agroecosystems.

1. Introduction

The wheat-relative intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth & D.R. Dewey) (IWG) is a winter-hardy cool-season perennial grass, which has recently undergone development as a perennial grain by several breeding programs (Bajgain et al., 2020). Improved IWG populations have been released by *The Land Institute* (Salina, Kansas, USA) under the trade name Kernza® (DeHaan et al., 2018). Such perennial grains may be an interesting option to support the transition to agroecological systems thanks to their perenniality which permits production of forage and grain for several years with minimum soil erosion and environmental costs (Duchene et al., 2019; Ryan et al., 2018). Featuring large and deep roots, year-round soil cover, increased resource use efficiency and extended growing season (Cattani and Asselin, 2018a; DeHaan, 2015; Glover et al., 2010;

Sprunger et al., 2018), the ‘perennialization’ of cropping systems would be one cornerstone of sustainable agriculture (Crews, 2016).

However, the low relative grain yield (Jungers et al., 2018, 2017; Tautges et al., 2018) is limiting the introduction and adoption of IWG into grain systems and crop rotations. Seed production is the result of the interaction between genotype and growth conditions. Breeding efforts have been mostly dedicated to improving shatter resistance and free-threshing seeds, with larger seed mass and seed number per head (DeHaan et al., 2018). Little attention has been paid to IWG phenological milestones that determine its growth cycle (inductive transition), from the initiation of inflorescence primordia to seed maturity. Current worldwide endeavors and interest in IWG production is driving the need for deeper investigation of the environmental requirements associated with IWG yield and yield components. Filling this knowledge gap would provide direction in targeting specific breeding strategies, suitable growing contexts, and best crop management practices to optimize IWG grain production.

Winter annual herbaceous grains, like winter wheat, and most perennial grasses have a dual induction requirement for flowering (Cooper and Calder, 1964; Heide, 1994). The primary induction includes exposure to winter conditions, including low temperatures (LT) and short daylength (SD), which is followed by a secondary induction that includes a period of transition to longer days (LD) and higher temperatures (HT; Heide, 1994). Primary induction is usually discussed as the vernalization process, corresponding to a chilling treatment that induce reproductive primordia (Seppänen et al., 2013). Cold resistance is gradually improved through low-temperature acclimation, and then gradually lost with time, cooler temperatures and vernalization saturation (Fowler et al., 1996; Limin and Fowler, 2006). The secondary induction follows as a critical accumulation of heat units (growing degree-day) and increased daylengths that stimulate a crop’s phasic development, tiller growth and flowering (Basu et al., 2012; Chouard, 1960; Trione and Metzger, 1970).

In winter grain crops and forage grasses, the achievement of primary induction (vernalization) needs either LT or SD, but sometimes requires both (e.g. *Bromus inermis*), or has a preferential temperature/photoperiod inductive pathway (e.g. *Phleum nodosum*, *Agrostis canina*; Cooper and Calder, 1964; Halevy, 1989). Temperature and photoperiod are interactive factors since a change in one parameter can modify inductive requirements of the other (Halevy, 1989; Heide, 1994; Limin and Fowler, 2006; Mahfoozi et al., 2000; Ritchie, 1991). However, warm-season perennial grasses (e.g. *Panicum virgatum*, *Andropogon gerardii*), and certain cool-season species (e.g. *Phleum pratense*) do not require vernalization to achieve flowering (Table 4.1). Moreover, population diversity, breeding, and plant life-history in fields leads to a certain variability or heterogeneity of inductive requirements among the same species, with the potential formation of cultivars or local ecotypes (Dubcovsky et al., 2006; Cooper and Calder, 1964; Jokela et al., 2015; Palit et al., 2014).

The transition from winter dormancy to spring growth and flowering (secondary induction) vary greatly among perennial grasses in terms of timing and environmental requirements (Ansquer et al., 2009). Flowering earliness generally differentiates fast growing species with generally lower requirements. Conversely, late maturing species generally require greater heat unit accumulation, associated with higher phyllochrons, to achieve flowering (Duru et al., 1993, 2008b; Frank and Bauer, 1995). Photoperiod mediation of the growth period is observable in many species, with different degrees of importance, late flowering and single induction grasses would depend solely on photoperiod responsiveness (Castro et al., 2011; Esbroeck et al., 2003; Mitchell et al., 1997). Linking plant phenology to whole plant growth and resource use strategy, fast or slow growing patterns of forage grasses appears to be associated with several functional traits (e.g. organ turnover rate, specific leaf area, biomass density, leaf nitrogen concentration, net primary productivity; Cruz et al., 2010; Duru et al.,

2008, 2009; Ryser and Lambers, 1995; Shipley, 2006) which, when combined, determine the resource-conservative or acquisitive growth strategies of these grass species in their native ecosystems.

This study used a large pool of phenological field observations from various regions and across different cropping seasons to evaluate IWG phasic development *in situ*. The use of integrative crop modelling concepts is then a powerful way to provide a more holistic understanding of the crop growth dynamic within a specific environment. Coupling field observations and modeling approaches notably enables the analysis of complex biotic and abiotic interactions through the integration of growth function and process-based data.

The objective was to accurately characterize the converging drivers of phenological development of IWG populations in diverse growth environments. In particular, three questions were addressed: i) How sensitive is IWG to vernalization and what are its vernalization requirements?; ii) How sensitive is IWG to photoperiod during secondary induction and what are the photoperiod thresholds of IWG?; and iii) How fast does IWG develop in various agronomic conditions? These questions were examined through field-based measurement analysis and crop model inversion of IWG phenological development. IWG phenology and environmental requirements are discussed and compared to the existing literature on perennial grasses and annual winter grain crops, with the purpose to better place IWG growth among already characterized functional groups. Overall, this work aims to evaluate opportunities and challenges in terms of adequacy and integration of IWG as a perennial grain into farming systems.

2. Materials and methods

To characterize IWG phenological responses to contrasted growing environments, and compare its behavior to known perennial grasses or annual grain crops characterized in the literature (section 2.1), a database was constructed with experiments conducted across Western Europe and North America (section 2.2). In an attempt to better understand crop response to those conditions, field result analysis was coupled with crop modeling approaches. Classic field result analysis, consisting of comparing phenological stages and degree-day accumulation starting February 01 (shown to minimize GDD accumulation variability and corresponding to plant changes in assimilate allocation; Ansquer et al., 2009; Peacock, 1976), was first conducted (section 2.3). Crop modeling approaches were then deployed to further ascertain the impacts of vernalization and photoperiod on the phenological development (section 2.4).

2.1. Vernalization requirements under short-days of different warm-cool season forage grasses and annual cereal grains

Winter grains and forage grasses have a range of primary inductive requirements (vernalization) described in the literature (Table 4.1). Each species is characterized by its vernalizing temperatures (range), required duration of exposure (weeks), and sensitivity to photoperiod.

Table 4.1. Winter annual grains, annual and perennial grasses vernalization requirements under short-days. Flowering earliness is indicated as reported in Cruz et al. (2010), where earliness is given as a class of growing degree-day (GDD) accumulation in base 0 from February 1 under Western European growing context. Flowering earliness of *Panicum virgatum* and *Andropogon gerardii* are reported in other literature from North American regions (GDD accumulation was calculated here from February 1 also).

	Flowering earliness (GGD)	Temperature range of vernalization (°C)	Weeks of exposure to low temperatures (LT)	Effect of daylength (LG: long days; SD: short days)	References
Perennial					
<i>Dactylis glomerata</i>	Medium (1200)	9 - 21	8-10	LD increase LT requirements and exposure (0-3°C)	(Cooper and Calder, 1964; Davidson and Milthorpe, 1965; Heide, 1994, 1987)
<i>Bromus inermis</i>	NA	6 - 24	4-6	LD inhibit vernalization	(Brown et al., 1986; Gall, 1947; Heide, 1994, 1984; Heide et al., 1987)
<i>Phleum pratense</i>	Late (1600)	Not required	-	Continuous LD allow flowering	(Cooper and Calder, 1964; Heide, 1994; Jokela et al., 2015)
<i>Panicum virgatum</i>	Extremely late (>2000)				(Casler, 2012; Castro et al., 2011; Esbroeck et al., 1997; Sanderson et al., 1997)
<i>Andropogon gerardii</i>					(Mitchell et al., 1997)
<i>Lolium perenne</i>	Early (900)	3 - 15	12-16	LD increase LT requirements. Certain accessions have no specific requirements	(Aamlid, 2000; Cooper and Calder, 1964; Heide, 1994; Hunt and Halligan, 1981)
<i>Brachypodium pinnatum</i>	Very late (1700)	Undetermined		LD might increase LT requirements or inhibit vernalization	(Cooper and Calder, 1964; Khan and Stace, 1999)
<i>Deschampsia caespitosa</i>					(Cooper and Calder, 1964; Halevy, 1989)
<i>Festuca pratensis</i> (now <i>Schedonorus pratensis</i>)	Medium (1200)	3 - 15	16-20	LD increase LT requirements	(Cooper and Calder, 1964; Heide, 1994)
<i>Agrostis capillaris</i>	Late (1600)	3 - 12	15		
<i>Poa pratensis</i>	Medium (1200)	3 - 18	6-10		(Cooper and Calder, 1964; Heide, 1994, 1980; Heide et al., 1987)
<i>Alopecurus pratensis</i>	Early (900)	6 - 18	6	Little or only partially affected by LD	(Cooper and Calder, 1964; Heide, 1994, 1986)
Annual					
<i>Alopecurus agrestis</i> (<i>myosuroides</i>)	Early (900)	Not mandatory	-	Continuous LD allow flowering	(Chauvel et al., 2002, 2000; Cooper and Calder, 1964; Heide, 1994)

<p><i>Triticum aestivum</i>, <i>Secale cereale</i> <i>Hordeum vulgare</i></p>	<p>Medium</p>	<p>-4:11. Optimum 4:8</p>	<p>1-6</p>	<p>LD might increase LT requirements</p>	<p>(Dubcovsky et al., 2006; Hänsel, 1953; Luo, 2011; Mahfoozi et al., 2000; Porter and Gawith, 1999; Trione and Metzger, 1970)</p>
---	---------------	-------------------------------	------------	--	--

2.2. Experimental sites and data collection

2.2.1. Site description and experimental conditions

From 2012 to 2019, IWG field experiments were conducted in four countries (USA, Canada, France and Belgium). Data were thus respectively collected under Köppen climate (Peel et al., 2007) type Dfb in Canada (humid continental climate conditions), type Dfa in the USA (hot summer continental climate conditions) and type Cfb in France and Belgium (temperate climatic conditions characterized by warm summers). These climatic contexts allowed evaluation of various temperature patterns and seasonal conditions to assess the accumulation of heat units and vernalization requirements. Furthermore, latitudes of the different sites ranged between 38.77°N and 50.56°N (Table 4.2) inducing contrasted photoperiods.

2.2.2. Data collection

For each location, precipitation and average temperatures were measured daily. IWG growth stages were measured at the field level, representing the dominant growth stage of the stand, and were rated using the BBCH scale (Hess et al., 1997) and the timing of each observation was reported in DAE/DAH unit (day after emergence/ day after last harvest). In this paper the focus was put on four main phenological stages:

- stem elongation (BBCH 30), which characterize the end the juvenile phase and the beginning of shoot development;
- flag leaf (BBCH 39) accounts for the end of foliar development;
- flowering (anthesis) (BBCH 65) represents the end of shoot development and the beginning of grain filling;
- maturity (BBCH 89), which stands for the end of grain filling and the cessation of the reproductive cycle.

A total of 137 phenological observations were recorded on these main phenological stages.

Table 4.2. Experimental sites locations and climatic situations. For each field, sowing date, breeding accession and years during which observations were performed are reported. TLI-C3, C4, C5: germplasm from The Land Institute breeding program, Cycle 3, 4 and 5. UMN: germplasm from the University of Minnesota breeding program.

Country	Location	GPS coordinates		Germplasm origin	Sowing date	Observations year	Köppen Climate classification	Nitrogen inputs in spring [S] or fall [F] (kg N.ha ⁻¹)	Calibration [C] or validation [V] site
		Long.	Lat.						
Belgium	Gembloux (F8)	4.7063	50.5664	TLI-C3	2017/09/22	2018-2019	Cfb	S 50-100	C
France	Maubec (F4)	5.1433	45.3323	TLI-C3	2017/09/05	2018-2019	Cfb	S 50	V
France	Chozeau (F2)	5.1251	45.4250	TLI-C3	2017/09/20	2018-2019	Cfb	S 80	C
France	Crouel (F10)	3.5130	45.4638	TLI-C3	2017/10/19	2018-2019	Cfb	S 0-50-100 F 0- 50	C
France	Pusignan (F9)	5.0419	45.4350	TLI-C3	2018/09/18	2019	Cfb	S 120	C
France	Lieudieu (F3)	5.0920	45.2746	TLI-C3	2018/09/12	2019	Cfb	S 50-100	C
France	Maule (F11)	1.8320	48.9176	TLI-C3	2017/09/07	2019	Cfb	S 0-100	C
Canada	Carman-bn	- 98,0455	49,4963	TLI-C3	2011/05/15	2012-2014	Dfb	S 0 - F 50	C
Canada	Carman-pt	- 98,0455	49,4963	TLI-C3	2015/05/21	2016-2019	Dfb	S 0 - F 50	C
Canada	Carman-sift	- 98,0455	49,4963	TLI-C3	2017/05/19	2018-2019	Dfb	S 0 - F 50 Or S 50 - F 0	C
Canada	Carman-ln	- 98,0455	49,4963	TLI-C3	2015/05/28	2016-2018	Dfb	S 0 - F 50	V
Canada	Winnipeg-cb	- 97,1258	49,8100	TLI-C3	2015/05/28	2016-2019	Dfb	S 0 - F 50	C
Canada	Winnipeg-pt	- 97,1219	49,8139	TLI-C3	2015/09/01	2016-2019	Dfb	S 0 - F 50 Or S 50 - F 0	C
US	Saint Paul	- 93,1753	44,9883	TLI-C4	2014/09/05	2015-2018	Dfa	S40	C
US	Salina	- 97,5688	38,7706	TLI-C5	2017/09/25	2018-2019	Dfa	S80	C
US	Rosemount	- 93,0713	44,6850	UMN	2015/09/04	2016	Dfa	S40	C

2.3. Growing-degree-day calculation

Following the approach of Ansquer et al. (2009), growing-degree-day (GDD) in base 0 was computed as:

$$T_{mean}(i) = \frac{T_{max}(i) - T_{min}(i)}{2} \quad \text{Eq. 1}$$

$$GDD(i) = T_{mean}(i) - T_{base} \quad \text{Eq. 2}$$

In which i is a given day, T_{max} , T_{min} and T_{mean} are respectively the maximal, minimal and mean air temperature recorded for day i and T_{base} is the base temperature (assumed to be 0 in this case,).

As in Ansquer et al. (2009), and as usually done for perennial crops, the sum of GDD is usually computed starting Feb. 01 in France. In this paper, the sum of GDD was computed from February, 01 and accumulated up to grain maturity (BBCH 89).

2.4. Crop modelling

The crop model approach deployed in this paper adopts the formalisms used in the widely validated STICS soil-crop model (Brisson et al., 2009, 2002, 1998). We propose here a short description of the different formalisms. Further details are found in Brisson et al. (2008).

2.4.1. Phenological development

As for many crop models, the simulation of succession of different phenological stages is driven by the accumulation of “*development units*”. To compute these from the STICS model, we kept the impacts of temperature, photoperiod and cold requirements, while we set aside the slowing impacts of water and nitrogen stress. The *development units* considered here are computed at the daily time step as follows:

$$UPVT(i) = GDD_t(i) \cdot SFP(i) \cdot SFV(i) \quad \text{Eq. 3}$$

In which i is the considered day, $UPVT$ are Photo-Vernalo-Thermic Units ($UPVT$ in short), GDD_t are the growing degrees-days limited by thresholds, SFP is a Slowdown Factor accounting for Photoperiod, and SFV is a Slowdown Factor accounting for Vernalization.

Under this formalization, the accumulation of development units is firstly driven by the widely-accepted concept of growing degrees-days (Durand, 1967). Comparing to the simple Eq. 2, the concept of growing degree-day used here (GDD_t) is adapted to account for minimal, optimal and maximal temperature thresholds (Eq. 4). Photoperiod (Eq.5) and cold requirement (Eq.6) are used to slow down the accumulation of development units; as suggested by Brisson and Delecolle (1992), these effects are computed as a rate applied per unit of thermal time, implying the use of multiplicative terms in eq.3.

Finally, the last step of phenological development simulation was to sum $UPVT$ over the cropping season. To do so, $UPVT$ were summed starting from the day of emergence (establishment year) or the day following previous harvest (other years) up to the harvest of the considered crop season. Regarding the simulation of one particular stage (BBCH 30, 39, 65 or 89 – see section “Data collection”), the model calibration involved retrieving the sum of $UPVT$ that was required to reach a specific stage while optimizing the model performances (see section “Assessment of model performance”).

2.4.2. Effect of temperature

The impacts of temperature respond to a triangular function (Eq.4)

$$\left\{ \begin{array}{ll} GDD_t(i) = 0 & \text{if } T_{mean}(i) \leq DT_{min} \text{ or } T_{mean}(i) \geq DT_{max} \\ GDD_t(i) = T_{mean}(i) - DT_{min} & \text{if } DT_{min} < T_{mean}(i) \leq DT_{opt} \\ GDD_t(i) = \frac{DT_{opt} - DT_{min}}{DT_{opt} - DT_{max}} \cdot (T_{mean}(i) - DT_{max}) & \text{if } DT_{opt} < T_{mean}(i) < DT_{max} \end{array} \right.$$

Eq. 4

In which DT_{min} , DT_{opt} and DT_{max} are the minimal, optimal and maximal temperature to allow for crop development. In particular, here, DT_{min} is the equivalent of T_{base} proposed at equation 2.

Under such conditions, the effects of temperature on crop development are linearly increasing between DT_{min} and DT_{opt} and are linearly decreasing between DT_{opt} and DT_{max} . DT_{opt} and DT_{max} have been proposed in Brisson et al. (2008) to account for the slowdown in crop development that can be observed under hot conditions.

2.4.3. Photoperiod factor

Using classic astronomical functions, the photoperiod (PhotoP(i) in Eq.5) can be calculated on the basis of the calendar days and the latitude (Sellers, 1965). Based on the photoperiod, the slow-down photoperiodic effect SFP(i) can then be calculated using Eq. 5.

$$\begin{cases} SFP(i) = \frac{(PhotoP(i)-PhotoP_{sat})}{(PhotoP_{sat}-PhotoP_{base})} + 1 \\ SFP(i) = (1 - Sensi_{phot}) \cdot \max(\min(SFP(i), 1), 0) \end{cases} \quad \text{Eq. 5}$$

In which PhotoP_{base} is the photoperiod below which there is no development, PhotoP_{sat} is the saturation photoperiod, above which there is no limitation and Sensi_{phot} is the sensitivity to photoperiod. The second term of Eq.5 ensures that SFP(i) is mathematically bounded between 0 and 1.

We assumed that IWG would be a long-day plant (Heide, 1994) similar to other grassland species and most annual grain crops such as wheat, barley and rye. This implies that PhotoP_{base} would be lower than PhotoP_{sat}. Furthermore, Eq. 5 introduces a parameter that accounts for the sensitivity to photoperiod, as different species or varieties are known to respond differently to photoperiod.

2.4.4. Cold requirements

The cold requirement routine is a two-step procedure, in which the vernalizing value of a given day is firstly computed (VV(i) in Eq.6), and then the slow-down factor SFV(i) is calculated as the ratio of completion of the total vernalization requirements (Eq.7). We furthermore adapted the formalism proposed in STICS to introduce a sensitivity parameter to vernalization, as for Eq. 5, to determine what would be the degree of sensitivity of IWG to vernalization requirement.

$$VV(i) = \max\left(1 - \left[\frac{T_{vern} - T_{mean}(i)}{Ampli_{vern}}\right]^2, 0\right) \quad \text{Eq. 6}$$

$$\begin{cases} SFV(i) = \frac{[\sum_{j=D_{emer} \text{ or } D_{harv}}^i VV(j)] - VV_{min}}{VV_{req} - VV_{min}} \\ SFV(i) = (1 - Sensi_{vern}) \cdot \max(\min(SFV(i), 1), 0) \end{cases} \quad \text{Eq. 7}$$

In these equations, T_{vern} is the temperature to reach an optimal vernalization value during a given day, $Ampli_{vern}$ is the amplitude of the vernalizing effect, D_{emer} and D_{harv} are respectively the day of emergence (during the IWG establishment year) or the day of the last harvest (for any other year), VV_{min} is the minimum number of vernalizing days (fixed at 1 for this analysis), VV_{req} is the total number of required vernalizing day and $Sensi_{vern}$ is the sensitivity to vernalization. As for Eq.5, the second term of Eq.7 ensures that SFV (i) is mathematically bounded between 0 and 1.

Therefore, once initiated ($\sum VV(i) > VV_{min}$), the vernalization routine proposed in STICS considers that the “resting state” during winter time is not total and allows for a partial accumulation of development units. Furthermore, in this formalism, incomplete vernalization requirements ($\sum VV(i) < VV_{req}$) would

slow the development of crops but would thus allow evolving in the phenology, leading eventually to flowering and maturity at a slower rate, without stopping it and preventing ears to be fertile.

2.4.5. Snow cover correction

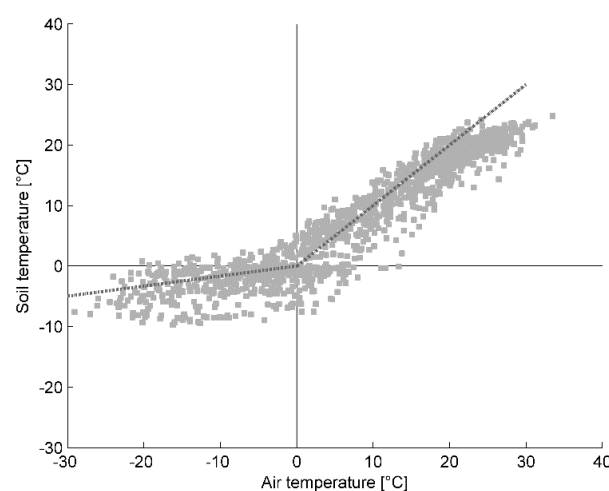
Due to their climatic conditions (climate type Dfb), Canadian sites are prone to significant snowfalls and snow cover during winter. As suggested by Jégo et al., (2014) using crop models in northern areas of Canada, Scandinavia or Russia requires accurately simulating the impacts of snow cover and soil freezing on soil processes, survival and growth of (perennial) crops. Snow cover indeed changes the energy budget of the soil surface by increasing the albedo, reducing the soil heat flux and the surface roughness, and modifying the soil temperature and water content profiles (Jégo et al., 2014).

In their paper, previous authors compared three snow modules, more or less complex in their representation of snow accumulation and melting. As we did not require the same level of complexity, we considered a simpler approach based on a simple temperature threshold (Eq. 8). Based on records obtained at Winnipeg, Canada, experimental sites regarding air temperature and soil temperature (Fig. 4.1), a bilinear model was adjusted (Eq. 8).

$$\begin{cases} T_{corr}(i) = T_{mean}(i) & \text{if } T_{mean}(i) > 0^{\circ}\text{C} \\ T_{corr}(i) = 0.165.T_{mean}(i) & \text{if } T_{mean}(i) < 0^{\circ}\text{C} \end{cases} \quad \text{Eq. 8}$$

Within climate type Dfb, this correction ($R^2=0.369$) was considered sufficient to mimic the impact of snow insulation, which in turn allowed proper estimates of the effective temperature sensed by the crop during the effective period of vernalization. Based on existing snow model (Jego et al., 2014) and the recorded data (Fig. 4.1), “0°C” was considered a robust and coherent threshold. It was furthermore to constrain the regressions through the origins [0,0]. The slope of the trend on records reported in the upper right quadrant of Fig. 4.1 was quite logically forced to 1, while the slope of the trend on records reported in the lower left quadrant was fit through automatic regression, resulting in a coefficient of 0.165.

Figure 4.1. Plot of the soil temperature against air temperature (light grey square marker) in Canada, Winnipeg, from January 2015 to September 2019. Bi-linear regression (dark grey dashed line) corresponds to the plot of Eq. 8. The correction of negative temperatures corresponds to the regression $y=0.165x$ ($R^2=0.369$).



2.5. Crop model inversion

2.5.1. The DREAM sampling algorithm

Since the works of Metropolis (Metropolis et al., 1953) and later Hastings (1970), Bayesian approaches have greatly improved to sample the most relevant parameter posterior distribution, notably through the use of Markov Chain Monte Carlo (MCMC) simulations (Metropolis et al., 1953). While a lot of research was devoted to improve Metropolis-Hastings approach up to the late 1990's, algorithms remained long inefficient when confronted with very heavy tails posterior distribution and with posterior model output prediction surfaces that contained multiple local optima. Based on Ter Braak's work (2006), research was conducted that successively lifted the different limitations and enhanced considerably the efficiency of Bayesian MCMC genetic sampling procedures. The Differential Evolution Adaptive Metropolis (DREAM) algorithm developed by Vrugt et al. (2009) is a follow-up of the DE-MC method (Ter Braak, 2006), and integrates the advantages of the Shuffled Complex Evolution Metropolis (SCEM-UA) global optimization algorithm (Vrugt et al., 2003).

The DREAM algorithm is probably one of the most advanced MCMC algorithms. Detailed descriptions of the DREAM algorithm have been published, e.g. in Vrugt et al. (2009) and Vrugt (2016). Recently, Dumont et al. (2014) coupled for the first time the DREAM algorithm with a complex crop model (STICS in this case). This section presents a summary of the algorithm but we refer to papers for a detailed description.

The advantages of DREAM are summarized here:

- DREAM incorporates a self-adaptive randomized subspace sampling routine;
- It can maintain a detailed balance and ergodicity that has proven effective to accommodate a heavy-tailed and multimodal target;
- It solves limitations such as the need to choose the starting values and the unlimited number of parameters that could be optimized at the same time;
- By integrating a formal approach to specify the likelihood function and explicitly consider the residual errors statistical model, DREAM allows separation of behavioural solutions from non-behavioural ones.

The last characteristic has been proven particularly effective in the case of crop model parameter sampling (Dumont et al., 2014). Indeed, in agricultural research, the (model) errors are most of the time correlated, non-stationary and non-Gaussian. As stated by Wallach et al. (2006), site-year characteristics have a strong influence on observations and observations/model errors. When several measurements are performed at different dates in a given site-year, observations and (model) residuals will most often be auto-correlated.

2.5.2. Sampling procedure

With regard to the DREAM options, the toolbox ran a maximum of 5,000 evaluation functions multiplied by the number of sampled parameters. Preliminary tests concluded that convergence was easily ensured with such a rule. The number of Markov chains was fixed at two times the number of parameters to be sampled, following Vrugt et al. (2009). Following the observation made by Dumont et al. (2014), to improve the convergence of the algorithm when coupled with a crop model, a standard error was considered on recorded data to compute the likelihood function. It was decided to use a fixed sigma of 5 days, which is among the greatest standard error generally observed at BBCH 65 due to the temporal sprawl of the flowering stage. Other options of the DREAM toolbox were kept as the original release.

The initial values and the prior distribution were determined as specified in Table 4.3, based on parameters as defined within the STICS model, literature review (Table 4.1) or expert knowledge. Other parameters of the phenology model were kept at a fixed value: DT_{opt} and DT_{max} were respectively fixed at 35 and 45°C, and VV_{min} was fixed at 1 equivalent-day

Table 4.3. Table of the parameter being optimised

Parameter	Initial value	A priori	Origin of the initial value
DT_{min}	0	[0 - 15]	Grassland / Wheat STICS parameter
$Sensi_{vern}$	0	[0 - 1]	Mathematical limit
VV_{req}	35	[20 - 100]	Grassland STICS parameter
T_{vern}	5	[-5 - 15]	Ryegrass STICS parameter
$Ampli_{vern}$	7.5	[1 - 20]	Ryegrass STICS parameter
$Sensi_{phot}$	0	[0 - 1]	Mathematical limit
$PhotoP_{base}$	8	[1 - 12]	Grassland / Wheat STICS parameter
$PhotoP_{sat}$	20	[13 - 24]	Grassland / Wheat STICS parameter
$\Sigma UPVT_{BBCH30}$	215	[0 - 600]	Preliminary test
$\Sigma UPVT_{BBCH39}$	345	[200 - 1000]	Preliminary test
$\Sigma UPVT_{BBCH65}$	700	[400 - 1200]	Preliminary test
$\Sigma UPVT_{BBCH89}$	1500	[800 - 2000]	Preliminary test

Regarding the sampling of parameters, a two-step procedure was set up. First, the sensitivity of IWG to vernalization and photoperiod was assessed. All model parameters were optimized (Table 4.3) on all site-year combinations (Table 4.2), including the set dedicated to validation. However, the data treatment was then only focused on those two sole parameters, namely $Sensi_{phot}$ and $Sensi_{vern}$, to determine whether or not IWG is sensitive to them. In a second step, once the sensitivity of IWG was determined, the sensitivity parameters were fixed and the calibration/validation process was then launched considering all other remaining parameters. In this second step, the sites were respectively dedicated to calibration or validation following Table 4.2.

2.5.3. Data analysis and parameter uncertainty

Assessing the posterior distribution of the model parameters using MCMC simulations, as performed with DREAM, lead to several chains that contained all the necessary information about model parameters.

We first analyzed the marginal posterior distribution function (PDF) to retrieve the main information regarding sampled parameters, i.e. the posterior means, medians, the main percentiles. We furthermore looked at the correlation coefficients between the generated parameter samples. To do so, the last 500 values of each chain, where stationarity had been achieved, were kept to process data.

To further use the crop model as research or decision-support tools, it is necessary to summarize the marginal posterior probability distribution function (PDF) in one parameter estimate. A first solution would be to select, among the chains, the parameter set that offers the optimal solution, i.e. the one that optimizes the convergence criterion. However, provided convergence has achieved a stationary distribution, from a statistical/methodological point of view, the information contained in each chain has statistically the same relevance. It was therefore decided to use the medians of the distributions to evaluate the overall model performance.

2.5.4. Assessment of model performance

There is a need to define criteria that will help determine whether or not a model is ‘acceptable’, in pursuit of set objectives and its ability to represent reality (Loague and Green, 1991). Three main statistical criteria were used to assess model performance namely the root mean square error (RMSE), the model efficiency (EF) and the normalized deviation (ND). These criteria are defined in equations 9, 10 and 11.

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2} \quad \text{Eq. 9}$$

$$EF = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2}{\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2} \quad \text{Eq. 10}$$

$$ND = \frac{\sum_{i=1}^n (\hat{y}_i) - \sum_{i=1}^n (y_i)}{\sum_{i=1}^n (y_i)} \quad \text{Eq. 11}$$

In these equations, n is the number of observations, y_i is the i^{th} observation, \bar{y} is the average of observation and \hat{y}_i is the simulated value corresponding to the i^{th} observation.

RMSE, EF and ND are rarely used alone for evaluating model quality. Different authors (Beaudoin et al., 2008; Brisson et al., 2002; Dumont et al., 2014) used RMSE, EF and ND jointly, on the basis that model calibration or validation is accurate if the RMSE is relatively low compared with the mean of the observations, and if $EF > 0.5$ and $|ND| < 0.1$

2.6. Software availability

The software programs (this phenological model and DREAM) are libraries of Matlab® functions. The full version of the current release of the STICS soil-crop model is accessible at https://www6.paca.inrae.fr/stics_eng/. The functions of the phenological model presented in this paper, which shares similarities with the STICS model, can be obtained by contacting the authors (Benjamin.Dumont@uliege.be). The DREAM source codes were obtained from the developer (jasper@uci.edu). Interested users should contact him directly.

3. Results

3.1. Growing-degree day accumulation to flowering from February 1 base 0°C

Table 4.4. Growing degree day accumulation from February 1 to flowering (°C, base 0)

Regions	GGD accumulation range (°C, base 0)	Mean
Europe	1527-1885	1628.9c
Canada	952-1379	1160.2a
USA	1234-1610	1436.5b

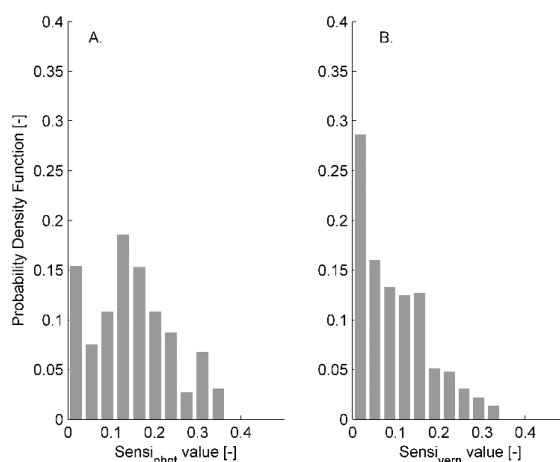
When computing *eq.1 and 2*, GDD accumulation to flowering demonstrates a large variability (from 952 to 1885) between fields and years, covering most of the GDD range used in Cruz et al. (2010), belonging either to *early, medium, or late forage grass species*. Meanwhile, values are however clustered by growth regions. European conditions (Cfb Koppen climate classification) are showing the highest GDD values, while Canadian conditions (Dfb) represent the lowest and USA (Dfa) provides intermediate values. Therefore, GDD values are more likely relevant at a given regional scale to identify a plant growth pattern within the region, rather than useful to characterize the overall plant phenological drivers. This latter consideration highlights the need for more refined tools to simulate and evaluate IWG phenological growth.

3.2. IWG sensitivity to vernalization and photoperiod

First, the inverse-model approach was used to determine whether or not IWG would be considered sensitive to photoperiod and vernalization. The posterior distributions of the two sensitivity parameters tended towards “0”, indicating a high degree of sensitivity to both mechanisms (Fig. 4.2).

The median and confidence interval at 10 and 90% of the Sensi_{phot} parameter were found to be 0.139 [0.019 – 0.292], while the Sensi_{vern} parameter were found to be 0.085 [0.009 – 0.222]. Prior to these results, IWG was considered being highly sensitive to both induction mechanisms and the two parameters were fixed to 0 to maximize its sensitivity on the model.

Figure 4.2. Representation of the posterior probability density functions for the $Sensi_{phot}$ (A) and $Sensi_{vern}$ (B) parameters.



3.3. Parameter sampling using DREAM algorithm

Table 4.5 summarizes the main descriptor of the posterior distribution function of the different parameters, namely the best parameter set, the median parameter set and its 10%-90% confidence interval. Table S2 presents the correlation matrix between the parameters.

Table 4.5. Descriptor of the posterior distribution function

Parameter	Best	Median	CI [10%-90%]
DT_{min}	0.35	0.32	[0.08 – 0.92]
VV_{req}	57.84	66.07	[30.28 – 78.72]
T_{vern}	3.65	4.16	[-2.18 – 5.36]
$Ampli_{vern}$	5.82	7.13	[5.82 – 12.77]
$PhotoP_{base}$	9.83	10.02	[9.41 – 10.95]
$PhotoP_{sat}$	21.09	18.21	[15.73 – 22.60]
$\Sigma UPVT_{BBCH30}$	125.90	162.54	[104.42 – 219.13]
$\Sigma UPVT_{BBCH39}$	368.26	267.21	[253.23 – 472.54]
$\Sigma UPVT_{BBCH65}$	587.75	764.29	[544.43 – 1097.36]
$\Sigma UPVT_{BBCH89}$	1501.00	1342.08	[1274.99 – 1809.75]

Among the parameters optimized, DT_{min} tends towards “0” indicating that no growth is achieved below this value, as found in other crops and grasses. T_{vern} indicates the optimal vernalization temperature is reached around 3.6°C, which tends to be similar or lower than other temperate forage grasses or annual grain crops. $Ampli_{vern}$ indicated that vernalizing conditions are (partially) met between ~-2.2 and ~+9.4°C. The total cold requirements (VV_{req}) were found to be equal to 58 days, which would be a

more grass-like type (Table 4.1), since most annual grain crops are capable of vernalization with shorter cold periods. However, it is worth mentioning that some annual cultivars of winter wheat might require a similar amount of vernalizing days (Gate, 1995). Finally, we found that photoperiod was unlocked starting at 9.8 hours and would not be limiting anymore over 21.1 hours of daylength. This daylength range implies that the SFP formalism takes a value of 0.4 around 14.5h daylength, and 0.3 around 13h daylength. In other words, below 13h, the temperature accumulation strongly slows down by a coefficient <0.3. Overall, the optimized parameters confirm the relevance of a temperature-daylength coupled formalism to represent IWG phenological development under various growing conditions.

The correlation matrix (Table S2) indicates the level of correlation between parameters during the optimization process. A strong interdependency is observed between the sums of UPVT, which are also strongly correlated to PhotoP_{sat}. The limited contrast on upper photoperiod values in the dataset generates uncertainty on the parameter PhotoP_{sat}, that leads to lower reliability on the different ΣUPVT due to the high correlation of both parameters. This might be solved by integrating new observations gathered at Northern sites (e.g. Sweden), to precisely determine the saturation upper limit of the photoperiod effect.

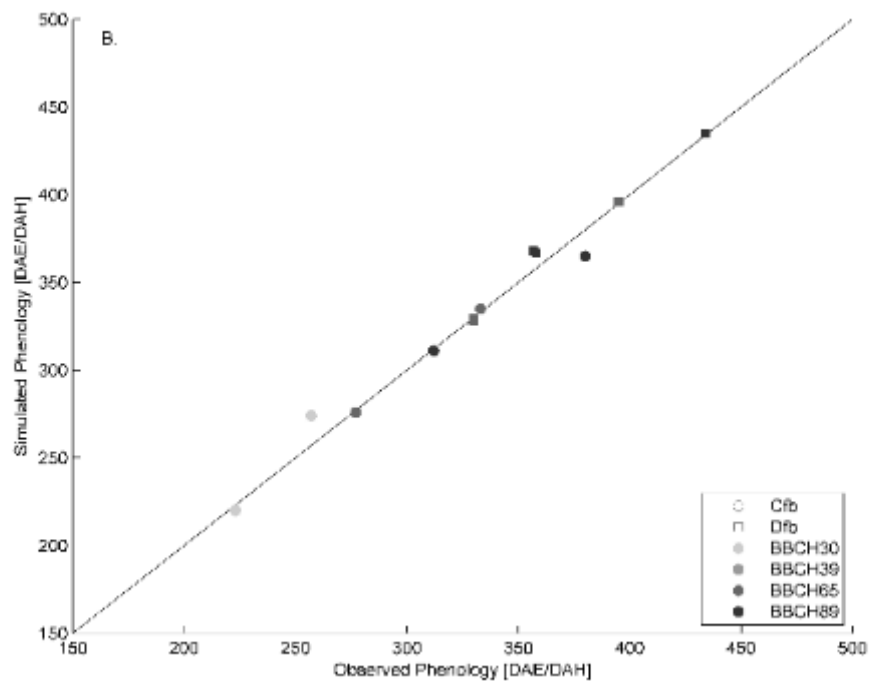
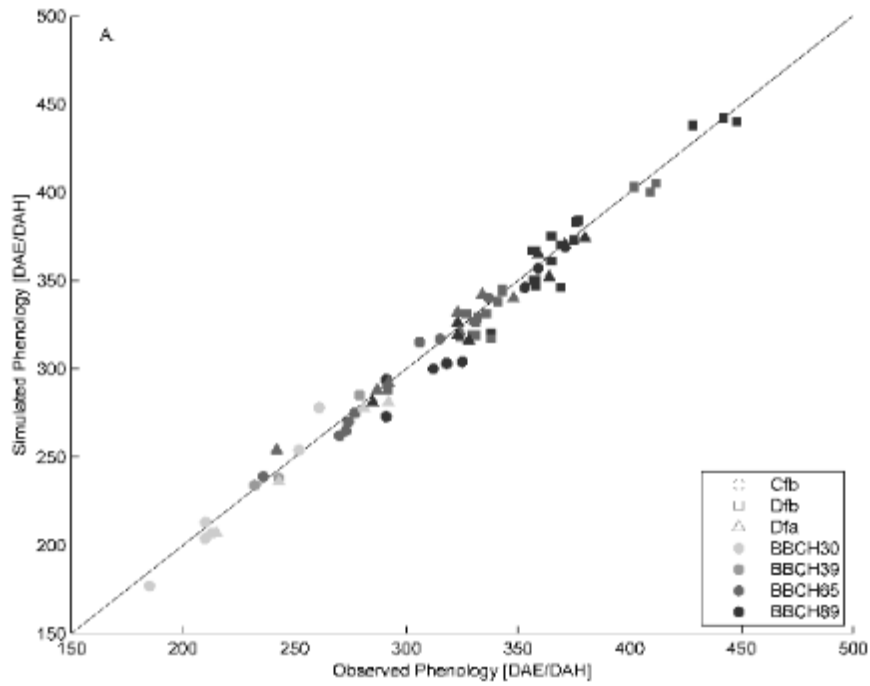
3.4. Model performance

The model exhibited high performance both under calibration and validation datasets (Fig. 4.3 and Table 4.6). The RMSE were respectively of 9.7 and 8.4 days, which respectively corresponded to a 2.6% and 2.4% RRMSE (RMSE relative to the average of respective observations). Model efficiencies were close to 1, which is the upper theoretical threshold, indicative of a near perfect fit of the model against observations. Finally, the normalized deviations, which indicate the tendency to over- or underestimate observations, were very close to “0” and far below the 0.1 acceptance threshold. As can be seen in Fig. 4.3, the simulated phenology (DAE/DAH at which the stage is supposed to occur) is almost perfectly aligned on the 1:1 line with the observed phenology.

Table 4.6. Model performances

	Criteria Calibration	Validation
RMSE	8.584	7.842
EF	0.976	0.981
ND	-0.009	0.005

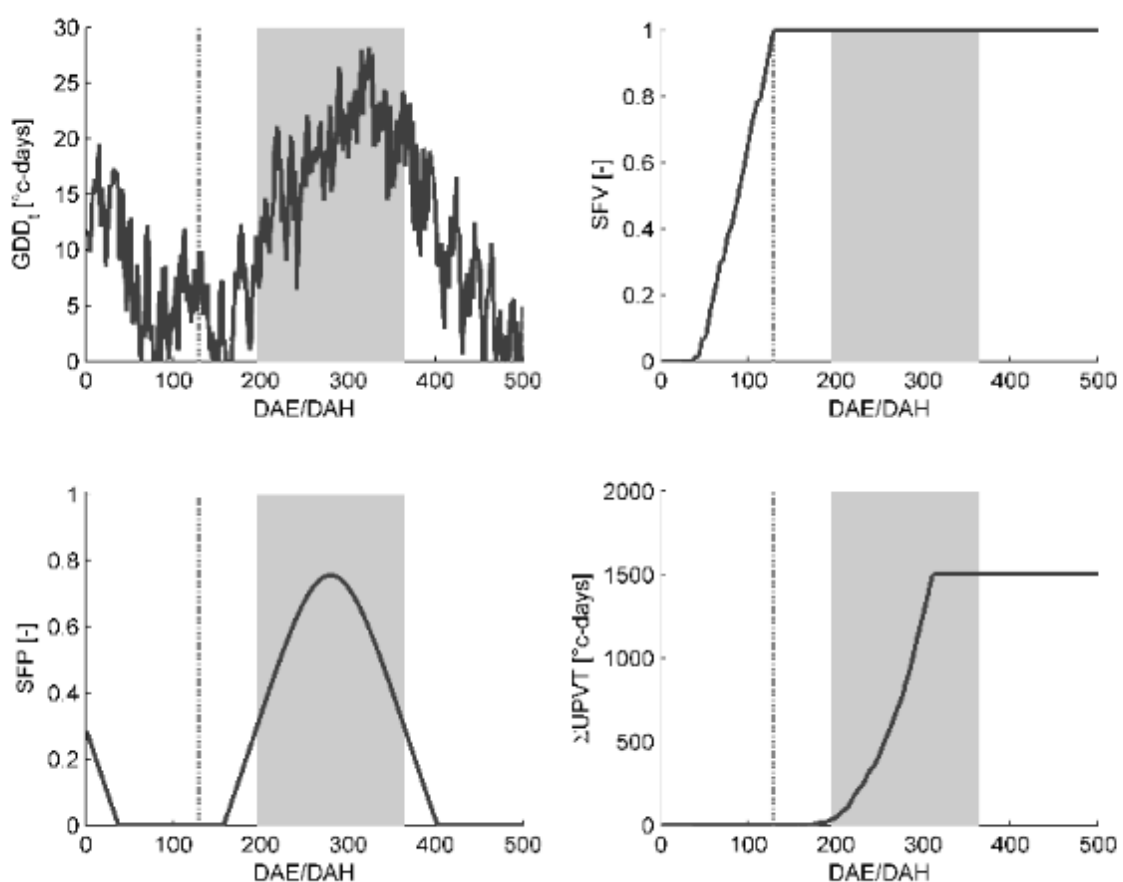
Figure 4.3. Observed and simulated phenology for the calibration (A) and validation (B) datasets. Climate type Cfb is represented by circles (o), climate type Dfb is represented by squares (□) and climate type Dfa is represented by triangle (Δ). Intensity of grey varies with simulated crop stage in BBCH scale, with lighter grey being stem extension (BBCH 30) and darker grey being maturity (BBCH 89).



3.5. Development dynamics from different sites and limiting environmental conditions

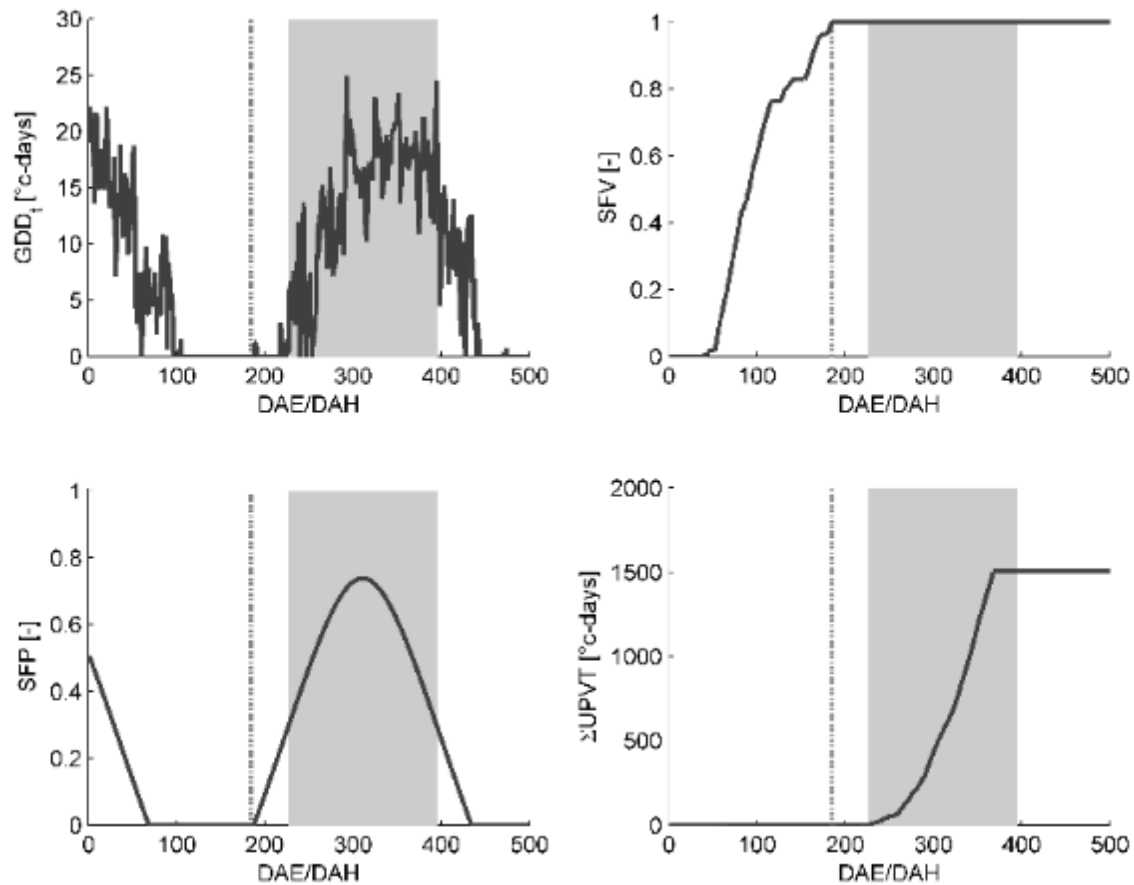
Comparing the two validation sites (Maubec-18: Cfb climate, and Carman-LN-17: Dfb climate) and one calibration site (Salina: Dfa climate), the dynamic of UPVT accumulation is expressing the combined status of the SFV, SFP and GDD parameters. The period of UPVT accumulation between sites indicates the development of reproductive growth of *Th. intermedium*, which correspond to the progression from BBCH30 to BBCH89 stages.

Figure 4.4. Simulated GDD_t, SFV, SFP and UPVT for the Maubec French site (validation site) over the season 2018 (establishment year). Light grey dashed line represents the day where cold requirement is fully met. Light grey shaded area represents the period for which SFP is greater than 0.3. UPVT accumulation was stopped when maturity was reached.



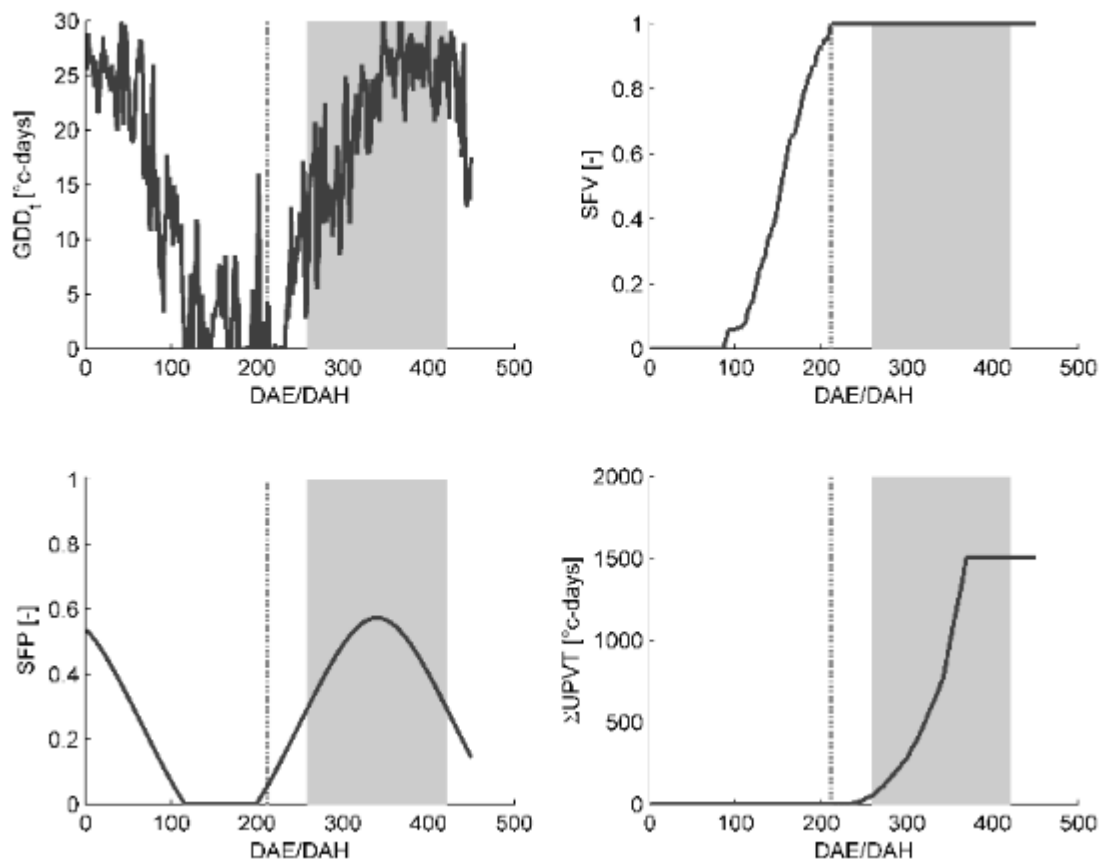
Under Cfb climate (temperate European conditions, e.g. Maubec-18, Fig. 4.4), fulfillment of vernalization requirements was reached in early January (~140 DAE) after around 90 days of SFV accumulation. However, UPVT accumulation encompasses a period of about 110 days corresponding to the period between March and July. Despite early GDD accumulation, the SFP coefficient was below 0.3 (<13h daylength) until 200 DAE (mid-March), strongly limiting UPVT accumulation. This would represent a period of about two months between vernalization achievement and significant reproductive growth, which means that early development and secondary induction of *Th. intermedium* was limited by the photoperiod mediation and short daylength.

Figure 4.5. Simulated GDD_t, SFV, SFP and UPVT for the Carman-LN Canadian site (validation site) over the season 2017 (second growing year). Light grey dashed line represent the day where cold requirement is fully met. Light grey shaded area represent period for which SFP is greater than 0.3. UPVT accumulation was stopped when maturity was reached.



Under Dfb climate (Canadian conditions, e.g. Carman-LN-17, Fig. 4.5), fulfillment of vernalization requirements was reached in March (~190 DAH) after around 140 days of SFV accumulation. UPVT accumulation encompasses a period of about 150 days corresponding to the period between April and September. This start of reproductive growth corresponds to both the start of GDD accumulation and the increased daylength (>13h, grey zones in the figure 4.5) In other words, *Th. intermedium* early development (prior to April) would have been limited by both GDD and short daylength, indicating a notable temperature-daylength coupling.

Figure 4.6. Simulated GDD_t , SFV, SFP and UPVT for the Salina US site (calibration site) over the season 2017 (second growing year). Light grey dashed line represents the day where cold requirements is fully met. Light grey shaded area represents the period for which SFP is greater than 0.3. UPVT accumulation was stopped when maturity was reached.



Under Dfa climate (continental US conditions, e.g. Salina-19, Fig. 4.6): fulfillment of vernalization requirements was also reached in March (~210 DAH) after around 120 days of SFV accumulation. UPVT accumulation encompasses a period of about 130 days corresponding to the period between April and July. The start of reproductive growth corresponds to the increased daylength (>13h, grey zones in Fig. 4.6), while GDD was never the limiting factor. In other words, *Th. intermedium* early development would have been mostly limited by short daylengths.

4. Discussion

4.1. Tiller primordia induction (primary induction)

Th. intermedium appears to be highly dependent on the vernalizing process. The requirements for low temperatures (LT) is almost mandatory for tiller induction, but our study was not calibrated to uncover the potential influence of contrasted daylength (SD-LD) on these requirements. With vernalizing temperatures between -2.2 and 9.4 °C (optimum at 3-4°C), for a period of exposure corresponding to 58 days at least (Table 4.5), LT requirements are similar to winter cereal grain crops and other vernalizing cool-season grasses (*Lolium perenne*, *Festuca pratensis*, *Poa pratensis*, *Agrostis capillaris*) (Table 4.1), although certain species would have greater vernalizing success than IWG under cooler temperatures (e.g. *Dactylis glomerata*, *Bromus inermis*), shorter periods of exposure (annual grains),

or longer periods of exposure (other perennial grasses). Depending on climatic conditions, earliness of vernalization fulfillment might differ significantly and substantially influence dormancy break. Considering the large and general trend where LD increase LT requirements (if not inhibiting) in various vernalizing grasses, we can hypothesize that *Th. intermedium* would behave similarly (Heide, 1987, 1984) and might require an increased vernalization treatment under longer daylengths.

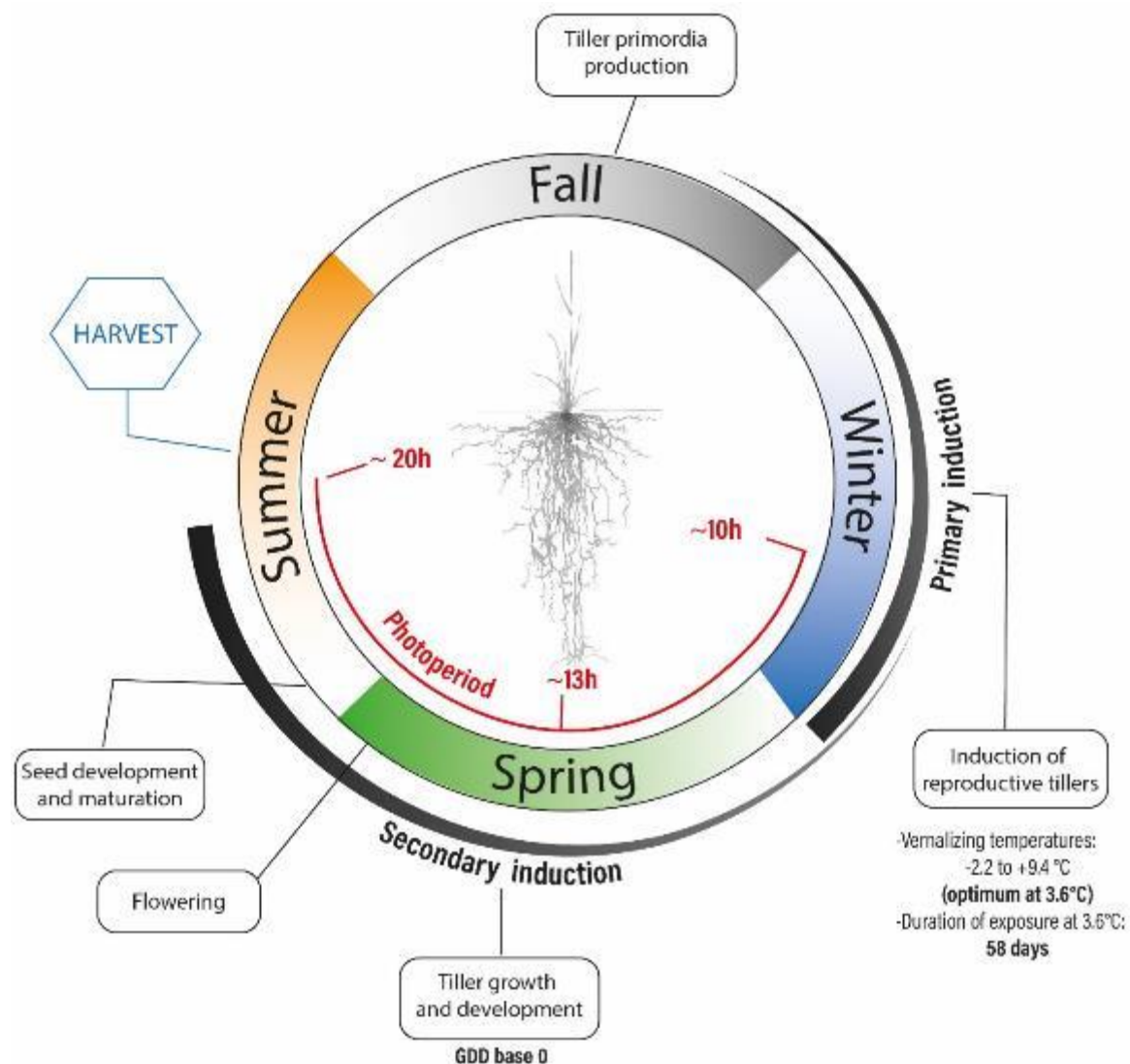
Interestingly, no significant discrepancy was observed at the sward level in the phenology model between the different germplasm origins (TLI, UMN) and breeding cycles tested (TLI-C3, C4, C5). Among the populations considered, it is notable that the Canadian sites grew experimental populations that were *de facto* selected for increased winter survival capacity (Cattani, 2017; Cattani and Asselin, 2018b). Therefore, their similar fitness with respect to the phenology model indicates that either: i) cold tolerance of *Th. intermedium* may not be tightly linked to the vernalization process (Seppänen et al., 2013); and/or ii) differences in vernalizing requirements were too subtle to be detected; and/or iii) the integration of winter snow-cover into the model, and the induced air temperature corrections, masks a potential discrepancy.

4.2. Tiller growth and flowering (secondary induction)

Following vernalization achievement, the accumulation of heat units (GDD base 0, Table 4.5) that triggers break of dormancy, plant growth and flowering were strongly associated with a photoperiod-mediated process (Fig 4.7). Such daylength induction confirms that primary induction must be followed by a secondary induction - including daylength responsiveness - that starts the reproductive growth period (stem elongation and flowering). Across all sites and years, initiation of anthesis was observed between June 14 and July 2. In spite of the contrasted growing conditions and accumulated GDD reported in Table 4.4, this relatively synchronized flowering period, would confirm the influence of photoperiod regulation on growth rate and demonstrate the misrepresentation of GDD concept alone to explain *Th. intermedium* phenological development in the various growing regions.

Such a photoperiod mediation process is widely known and observed in forage grasses and cereal grains, but the degree of sensitivity varies. The proposed phenological model indicates the potential for reproductive growth between 9.8 and 21.1h daylength (Table 4.5), but we noted that new observations on Northern regions would likely lower the saturation upper limit of the photoperiod effect. According to the demonstration of UPVT accumulation (Fig. 4.4, 4.5, 4.6), plant phenological development from BBCH30 generally began around 13h of daylength. Earlier development (under 10-12h daylength) was however possible with temperatures above 0°C, but was strongly limited due to the combination of low GDD and SFPI coefficient <0.3, or may have resulted in vegetative growth rather than reproductive tiller development.

Figure 4.7. *Thinopyrum intermedium* phenological development milestones and environmental drivers.



4.3. Tiller elongation: a crucial context-dependent trait to manage production

In production fields, flowering earliness is a critical factor since it provides a good representation of the whole growth cycle timing and stages (Ansquer et al., 2009a), driving the field operations agenda (e.g. fertilization). In spite of the variability of flowering earliness due to different growth rates and stem elongation, particularly influenced by N availability, the calculation of GDD under similar climatic and daylength contexts has been demonstrated as a robust method to predict flowering periods of different cool-season forage grasses (Ansquer et al., 2009a). Therefore, it has been accepted as one of the main criteria that distinguish different plant growth strategies under similar situations and low-input systems (Ansquer et al., 2009a; Cruz et al., 2010; Duru et al., 2009).

Under French and Belgium temperate conditions, GDD calculation until flowering (Table 4.4) indicate that *Th. intermedium* belongs to the slow-growing and more 'conservative' plants commonly found in these regions (e.g. *Brachypodium sp.*, *Agropyron sp.*, *Deschampsia cespitosa*, *Phleum pratense*) compared to earlier plants (e.g. *Alopecurus pratense*, *Lolium perenne*, *Festuca pratense*). These later flowering species are generally characterized by taller stands, longer leaf lifespan, lower leaf area per

mass unit, lower leaf nitrogen concentration and relative growth rate (Ansquer et al., 2009b; Cruz et al., 2010; Duru et al., 2005, 1995; Ryser and Lambers, 1995). In low input fields, slow establishment and a slow growing canopy can result in weed infestations and poor grain filling in dry conditions in late summer. As a result, slow-growing species like IWG may be better suited to higher altitude fields or higher latitude situations often characterized by delayed growth season.

On the other hand, the *Th. intermedium* flowering period in the North American continental context might be seen as relatively early (lower GDD accumulation) compared to warm-season grasses *Panicum virgatum*, *Andropogon gerardii* and *Sorghastrum nutans* commonly found under harsh growing conditions of the *Northern Great Plains Tallgrass Prairie*. Those species are described as very conservative, capable of high biomass production and very efficient in nitrogen recycling and use (Friesen and Cattani, 2017). Conversely, *Th. intermedium* would require higher nitrogen concentration and require more nitrogen availability to ensure optimal reproductive growth under similar conditions. Compared to warm-season grasses, the more acquisitive traits of *Th. intermedium* would be favorable to quicker plant growth and establishment in fields in situations of suitable resource availability.

If vernalization is more quickly achieved under Cfb climate, the timing of secondary induction relative to the loss of cold hardiness in the spring could be the difference in observed response between Western Europe and the Northern Great Plains of North America and its continental climate. If a plant loses its cold acclimation and the plant has yet to reach the inductive day length (or gdd accumulation combination), nutrients and water may be used for new vegetative tiller recruitment. Internode elongation will be both energy and water demanding. When induction conditions are met, nutrients (including water) may be diverted from reproductive growth to support excessive vegetative growth, reducing seed yield. Thus, timing of secondary induction and spring regrowth will be critical to optimizing the response to fertilization. For instance, if dormancy is broken and growth begins potentially in February (in France) and the flowering response is primarily to longer days (>13hr daylength), the pre-reproductive growth will be much longer duration than in Manitoba, Canada, where cold tolerance and dormancy will still be intact at that time of year. Therefore, growth will appear to be quicker in Manitoba as less time, if any, elapses between the resumption of growth in the spring and the onset of reproductive growth.

Under situations with prolonged non-reproductive growth after winter time, as observed in western European conditions, the ability of other species to respond to early fertility boost and grow reproductively may provide an advantage to weed species, e.g. perennial ryegrass (*Lolium perenne*). Selection for earlier flowering in these growth environments, potentially achieved through different and possibly interrelated methods (e.g. reducing phyllochron through reduced leaf length and appearance rate, or by altering daylength requirements) would then alter this timing relationship, and should move anthesis earlier in the growing season and potentially reduce the stressful influences from a later secondary induction timing. Extreme heat during anthesis, as experienced in France in 2019, is an excellent example of the risks of later flowering that can exacerbate already reduced grain yields of this new perennial crop.

The flowering induction process is critical to understanding environmental requirements that support *Th. intermedium* reproductive growth, however it is primarily relevant when linked to flowering and reproductive growth rate traits within a specific growth situation. The understanding of the phenology will therefore inform agronomic practices.

4.4. Scaling up the use of *Th. intermedium* grain production by designing and pairing ecotypes with geographies for optimized flowering induction

Model compliance is based on IWG overall sward growth, without taking inter- and intra-individual heterogeneity into account. However, individual discrepancy in flowering period has been observed within fields. The observation of slower tillers, with delayed heading and flowering, calls for further research on axillary bud production and induction, linked to vegetative growth periods and resource availability dynamics. Also, with spring seedings, flowering in summer has been observed without previous winter vernalization, although seed harvest would not be profitable due to the timing and the limited amount of flowering observed. Such heterogeneity is regularly observed in perennial grasses, and might indicate a potential breeding opportunity to develop ideotypes with favorable phenology for specific target populations of environments. In the meantime, the effect of reducing population diversity must be taken into account in order to define appropriate thresholds that maintain the benefits of population diversity in fields (e.g. resilience, longevity). Breeding for a more uniform ideotype may alter plant growth and might expose the crop to other issues not historically associated with the species. For example, greater *Th. intermedium* earliness in breaking in dormancy in the spring carries the risk of injury under later occurring adverse climatic conditions or seed productivity decline (Cattani, 2017). Likewise, breeding toward more acquisitive plant traits associated with quicker growth may also bring new drawbacks such as increased disease problems (increased leaf moisture), reduced longevity or increased susceptibility to drought. More conservative plants typically have higher water use efficiency (De Oliveira et al., 2019, 2018), while acquisitive plants utilize water quickly to grow rapidly.

Influence of management practices such as fertilization illustrates the plasticity of acquisitive-conservative plant functional types in managed growth environments, which potentially can be very different in terms of resource availability, competitive interactions and climatic effects as compared to the native growth habitat of the plant. Among the most studied practices, nitrogen fertilization of forage grasses, was shown to be responsible for improving leaf elongation rate and leaf area (Gastal and Durand, 2000) thus potentially impacting the overall plant growth rate, assimilation, and tillering (Mitchell et al., 1998; Poorter and Remkes, 1990; Shipley, 2006; Simon and Lemaire, 1987). Similarly, the management of defoliation practices might widely influence plant growth, notably due to influence on carbon and nitrogen fluxes and reserves (Ferraro and Oesterheld, 2002; Gastal et al., 2010; Gastal and Lemaire, 2015; Hunter et al., 2020; Medina-Roldán and Bardgett, 2011). The usually large ontogenic plasticity of forage grasses also reinforces the influence of defoliation, which result in disturbed phytomers. According to Nelson (2000), most cool-season grasses demonstrate interrelated vegetative (leaf) growth and tillering, whereas vegetative growth improvement (biomass) generally reduces tillering and lengthens the phyllochron, likely due to increased light interception and competition to the detriment of axillary (tiller) bud activation (Simon and Lemaire, 1987). Thus, significant non-reproductive growth under favorable environmental conditions might ultimately lead to fewer tillers. This would be similar to observed situations under aging (three-four years old), or “sod-bound” *Th. intermedium* stands, where tillering activity is strongly reduced (Hunter et al., 2020; Tautges et al., 2018), and may require strategic canopy disturbance to maintain reproductive tillers. Thus, a large field of research remains open to determine the interactions between agronomic management and directed breeding, with plant plasticity, including reproductive growth rate, timing and intensity, to optimize its reproductive potential.

5. Supplementary information

Figure S1: Posterior distributions of the sampled parameters at the second step of the sampling process.

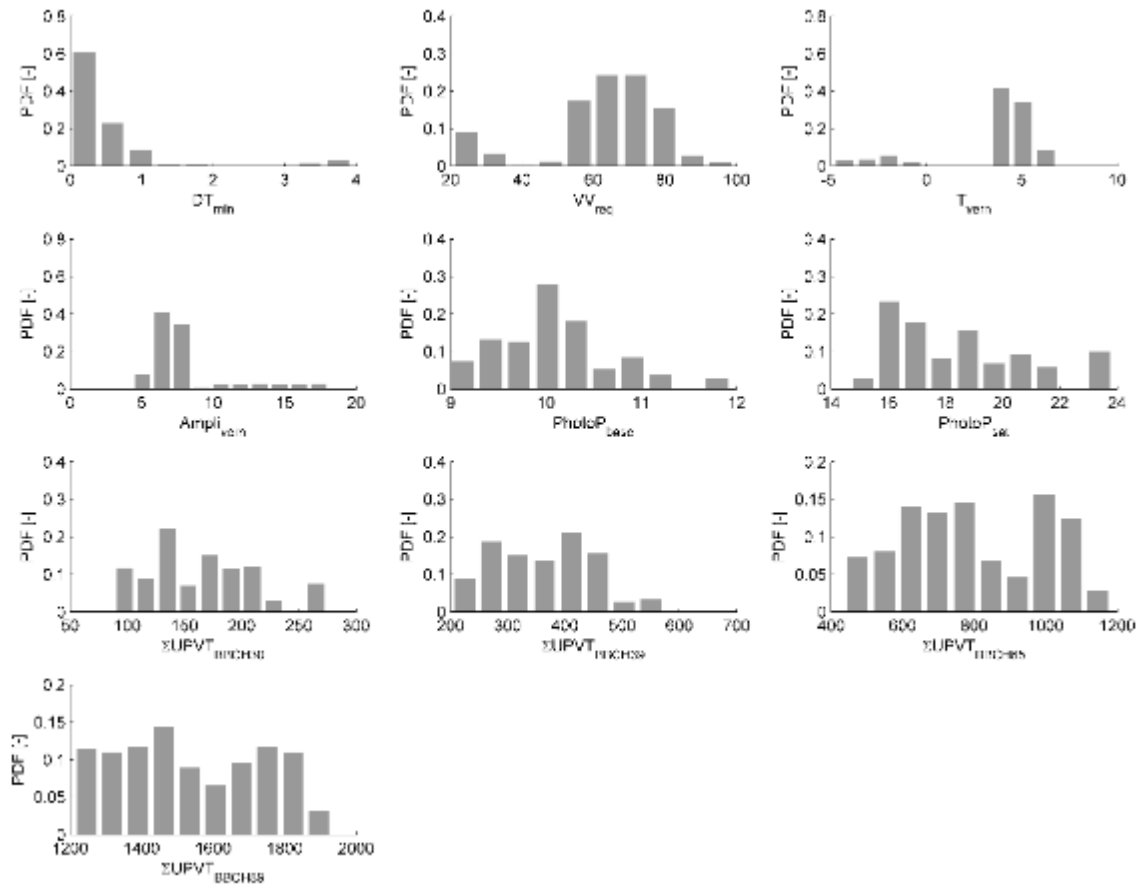


Table S2. Matrix of correlation between the parameters evaluated.

	DT_{min}	VV_{req}	T_{vern}	$Ampli_{vern}$	$PhotoP_{base}$	$PhotoP_{sat}$	$\Sigma UPVT_{BBCH30}$	$\Sigma UPVT_{BBCH39}$	$\Sigma UPVT_{BBCH65}$	$\Sigma UPVT_{BBCH89}$
DT_{min}	-									
VV_{req}	0.26	-								
T_{vern}	0.10	0.04	-							
$Ampli_{vern}$	-0.04	0.23	-0.87	-						
$PhotoP_{base}$	0.35	0.43	0.31	-0.17	-					
$PhotoP_{sat}$	-0.21	-0.24	-0.18	0.07	-0.47	-				
$\Sigma UPVT_{BBCH30}$	-0.33	-0.25	-0.09	0.06	-0.23	-0.65	-			
$\Sigma UPVT_{BBCH39}$	-0.25	-0.01	0.06	-0.05	0.21	-0.82	0.81	-		
$\Sigma UPVT_{BBCH65}$	-0.05	-0.07	0.07	0.00	0.32	-0.93	0.81	0.91	-	
$\Sigma UPVT_{BBCH89}$	-0.23	-0.00	0.04	0.00	0.23	-0.86	0.85	0.94	0.97	-

References

- Aamlid, T., 2000.** Primary and Secondary Induction Requirements for Flowering of Contrasting European Varieties of *Lolium perenne*. *Annals of Botany* 86, 1087–1095. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1275>
- Ansquer, P., Duru, M., Theau, J.P., Cruz, P., 2009.** Functional traits as indicators of fodder provision over a short time scale in species-rich grasslands. *Ann Bot* 103, 117–126. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn215>
- Ansquer, P., Khaled, R.A.H., Cruz, P., Theau, J.-P., Therond, O., Duru, M., 2009.** Characterizing and predicting plant phenology in species-rich grasslands. *Grass and Forage Science* 64, 57–70. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2008.00670.x>
- Basu, S., Parya, M., Dutta, S.K., Jena, S., Maji, S., Nath, R., Mazumdar, D., Chakraborty, P.K., 2012.** Effect of growing degree day on different growth processes of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Crop and Weed*, 8, 18–22.
- Beaudoin, N., Launay, M., Sauboua, E., Ponsardin, G., Mary, B., 2008.** Evaluation of the soil crop model STICS over 8 years against the “on farm” database of Bruyères catchment. *European Journal of Agronomy* 29, 46–57. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2008.03.001>
- Brisson, N., Delecolle, R., 1992.** Developpement et modeles de simulation de cultures. *Agronomie* 12, 253–263.
- Brisson, N., Launay, M., Mary, B. (Eds.), 2009.** Conceptual basis, formalisations and parameterization of the STICS crop model, Quae. ed, Update Sciences and technologies.
- Brisson, N., Mary, B., Ripoche, D., Jeuffroy, M.H., Ruget, F., Nicoullaud, B., Gate, P., Devienne-Barret, F., Antonioletti, R., Durr, C., Richard, G., Beaudoin, N., Recous, S., Tayot, X., Plenet, D., Cellier, P., Machet, J.-M., Meynard, J.M., Delécolle, R., 1998.** STICS: a generic model for the simulation of crops and their water and nitrogen balances. I. Theory and parameterization applied to wheat and corn. *Agronomie* 18, 311–346. <https://doi.org/10.1051/agro:19980501>
- Brisson, N., Ruget, F., Gate, P., Lorgeou, J., Nicoullaud, B., Tayot, X., Plenet, D., Jeuffroy, M.-H., Bouthier, A., Ripoche, D., Mary, B., Justes, E., 2002.** STICS: a generic model for simulating crops and their water and nitrogen balances. II. Model validation for wheat and maize. *Agronomie* 22, 69–92. <https://doi.org/10.1051/agro:2001005>
- Brown, W.F., Moser, L.E., Klopfenstein, T.J., 1986.** Development and validation of a dynamic model of growth and quality for cool season grasses. *Agricultural Systems* 20, 37–52. [https://doi.org/10.1016/0308-521X\(86\)90034-X](https://doi.org/10.1016/0308-521X(86)90034-X)
- Casler, M.D., 2012.** Switchgrass Breeding, Genetics, and Genomics, in: Monti, A. (Ed.), *Switchgrass, Green Energy and Technology*. Springer London, London, pp. 29–53. https://doi.org/10.1007/978-1-4471-2903-5_2
- Castro, J.C., Boe, A., Lee, D.K., 2011.** A Simple System for Promoting Flowering of Upland Switchgrass in the Greenhouse. *Crop Science* 51, 2607–2614. <https://doi.org/10.2135/cropsci2011.03.0142>
- Cattani, D., 2017.** Selection of a perennial grain for seed productivity across years: Intermediate wheatgrass as a test species. *Canadian Journal of Plant Science* 97. <https://doi.org/10.1139/CJPS-2016-0280>
- Cattani, Douglas, Asselin, S.R., 2018a.** Has Selection for Grain Yield Altered Intermediate Wheatgrass? *Sustainability* 10, 688. <https://doi.org/10.3390/su10030688>
- Cattani, Doug, Asselin, S.R., 2018b.** Extending the Growing Season: Forage Seed Production and Perennial Grains. *Can. J. Plant Sci.* 98, 235–246. <https://doi.org/10.1139/CJPS-2017-0212>
- Chauvel, B., Munier-Jolain, N., Letouzé, A., Grandgirard, D., 2000.** Developmental patterns of leaves and tillers in a black-grass population (*Alopecurus myosuroides* Huds.). *Agronomie* 20, 247–257. <https://doi.org/10.1051/agro:2000124>
- Chauvel, B., Munier-Jolain, N.M., Grandgirard, D., Gueritaine, G., 2002.** Effect of vernalization on the development and growth of *Alopecurus myosuroides*. *Weed Research* 42, 166–175. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.2002.00276.x>
- Chouard, P., 1960.** Vernalization and its Relations to Dormancy. *Annual Review of Plant Physiology* 11, 191–238. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.11.060160.001203>
- Cooper, J.P., Calder, D.M., 1964.** The Inductive Requirements for Flowering of Some Temperate Grasses. *Grass and Forage Science* 19, 6–14. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.1964.tb01133.x>
- Crews, T.E., 2016.** Closing the Gap between Grasslands and Grain Agriculture. *Kan. J. L. & Pub. Pol’y* 26, 274.
- Cruz, P., Theau, J.P., Lecloux, E., Jouany, C., Duru, M., 2010.** Typologie fonctionnelle de graminées fourragères pérennes: une classification multitraits. *Fourrages* 201, 11–17.
- Davidson, J.L., Milthorpe, F.L., 1965.** The Effect of Temperature on the Growth of Cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). *Ann Bot* 29, 407–417. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083962>

- De Oliveira, G., Brunzell, N.A., Crews, T.E., DeHaan, L.R., Vico, G., 2019.** Carbon and water relations in perennial Kernza (*Thinopyrum intermedium*): An overview. *Plant Science* 110279. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110279>
- De Oliveira, G., Brunzell, N.A., Sutherlin, C.E., Crews, T.E., DeHaan, L.R., 2018.** Energy, water and carbon exchange over a perennial Kernza wheatgrass crop. *Agricultural and Forest Meteorology* 249, 120–137. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.11.022>
- DeHaan, L., 2015.** Perennial crops are a key to sustainably productive agriculture, in: *Food Security : Production and Sustainability*.
- DeHaan, L., Christians, M., Crain, J., Poland, J., 2018.** Development and Evolution of an Intermediate Wheatgrass Domestication Program. *Sustainability* 10, 1499. <https://doi.org/10.3390/su10051499>
- Dubcovsky, J., Loukoianov, A., Fu, D., Valarik, M., Sanchez, A., Yan, L., 2006.** Effect of Photoperiod on the Regulation of Wheat Vernalization Genes VRN1 and VRN2. *Plant Mol Biol* 60, 469–480. <https://doi.org/10.1007/s11103-005-4814-2>
- Duchene, O., Celette, F., Ryan, M.R., DeHaan, L.R., Crews, T.E., David, C., 2019.** Integrating multipurpose perennial grains crops in Western European farming systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 284, 106591. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106591>
- Dumont, B., Leemans, V., Mansouri, M., Bodson, B., Destain, J.-P., Destain, M.-F., 2014.** Parameter identification of the STICS crop model, using an accelerated formal MCMC approach. *Environmental Modelling & Software* 52, 121–135. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2013.10.022>
- Durand, R., 1967.** Action de la température et du rayonnement sur la croissance. *Ann. Physiol. Vég.* 5–27.
- Duru, M., Al Haj Khaled, R., Ducourtieux, C., Theau, J.P., de Quadros, F.L.F., Cruz, P., 2008a.** Do plant functional types based on leaf dry matter content allow characterizing native grass species and grasslands for herbage growth pattern? *Plant Ecology* 201, 421–433. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9516-9>
- Duru, M., Ducrocq, H., Tirilly, V., 1995.** Modeling growth of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.) and tall fescue (*Festuca arundinacea* schreb.) at the end of spring in relation to herbage nitrogen status. *Journal of Plant Nutrition* 18, 2033–2047. <https://doi.org/10.1080/01904169509365042>
- Duru, M., Justes, E., Langlet, A., Tirilly, V., Rouziès, S., Sos, L., Viard, R., 1993.** Comparaison des dynamiques d'apparition et de mortalité des organes de fétuque élevée, dactyle et luzerne (feuilles, talles et tiges). *Agronomie* 13, 237–252. <https://doi.org/10.1051/agro:19930401>
- Duru, M., P, P.C., Raouda, A.H.K., Ducourtieux, C., Theau, J.P., 2008b.** Relevance of Plant Functional Types based on Leaf Dry Matter Content for Assessing Digestibility of Native Grass Species and Species-Rich Grassland Communities in Spring. *Agronomy Journal* 100, 1622–1630. <https://doi.org/10.2134/agronj2008.0003>
- Duru, M., Tallowin, J., Cruz, P., 2005.** Functional diversity in low input grassland farming systems: characterisation, effect and management, in: *Integrating Efficient Grassland Farming and Biodiversity*. Tartu, pp. 199–210.
- Esbroeck, G.A.V., Hussey, M.A., Sanderson, M.A., 2003.** Variation between Alamo and Cave-in-Rock Switchgrass in Response to Photoperiod Extension. *Crop Science* 43, 639–643. <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.6390>
- Esbroeck, G.A.V., Hussey, M.A., Sanderson, M.A., 1997.** Leaf Appearance Rate and Final Leaf Number of Switchgrass Cultivars. *Crop Science* 37, 864–870. <https://doi.org/10.2135/cropsci1997.0011183X003700030028x>
- Ferraro, D.O., Oesterheld, M., 2002.** Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos* 98, 125–133. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980113.x>
- Fowler, D.B., Limin, A.E., Wang, S.-Y., Ward, R.W., 1996.** Relationship between low-temperature tolerance and vernalization response in wheat and rye. *Canadian Journal of Plant Science* 76, 37–42. <https://doi.org/10.4141/cjps96-007>
- Frank, A.B., Bauer, A., 1995.** Phyllochron Differences in Wheat, Barley, and Forage Grasses. *Crop Science* 35, 19–23. <https://doi.org/10.2135/cropsci1995.0011183X003500010004x>
- Friesen, P.C., Cattani, D.J., 2017.** Nitrogen use efficiency and productivity of first year switchgrass and big bluestem from low to high soil nitrogen. *Biomass and Bioenergy* 107, 317–325. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2017.10.016>
- Gall, H.J.F., 1947.** Flowering of Smooth Brome Grass Under Certain Environmental Conditions. *Botanical Gazette* 109, 59–71. <https://doi.org/10.1086/335456>
- Gastal, F., Dawson, L.A., Thornton, B., 2010.** Responses of plant traits of four grasses from contrasting habitats to defoliation and N supply. *Nutr Cycl Agroecosyst* 88, 245–258. <https://doi.org/10.1007/s10705-010-9352-x>

- Gastal, F., Durand, J.-L., 2000.** Effects of nitrogen and water supply on N and C fluxes and partitioning in defoliated swards, in: *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*. pp. 15–39.
- Gastal, F., Lemaire, G., 2015.** Defoliation, Shoot Plasticity, Sward Structure and Herbage Utilization in Pasture: Review of the Underlying Ecophysiological Processes. *Agriculture* 5, 1146–1171. <https://doi.org/10.3390/agriculture5041146>
- Gate, P., 1995.** *Ecophysiologie du blé*. Tec & Doc-Lavoisier.
- Glover, J.D., Reganold, J.P., Bell, L.W., Borevitz, J., Brummer, E.C., Buckler, E.S., Cox, C.M., Cox, T.S., Crews, T.E., Culman, S.W., DeHaan, L.R., Eriksson, D., Gill, B.S., Holland, J., Hu, F., Hulke, B.S., Ibrahim, A.M.H., Jackson, W., Jones, S.S., Murray, S.C., Paterson, A.H., Ploschuk, E., Sacks, E.J., Snapp, S., Tao, D., Tassel, D.L.V., Wade, L.J., Wyse, D.L., Xu, Y., 2010.** Increased Food and Ecosystem Security via Perennial Grains. *Science* 328, 1638–1639. <https://doi.org/10.1126/science.1188761>
- Halevy, A.H., 1989.** *Handbook of Flowering*. CRC Press.
- Hänsel, H., 1953.** Vernalisation of Winter Rye by Negative Temperatures and the Influence of Vernalisation upon the Lamina Length of the First and Second Leaf in Winter Rye, Spring Barley, and Winter Barley. *Ann Bot* 17, 417–432. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083360>
- Hastings, W.K., 1970.** Monte Carlo sampling methods using Markov chains and their applications. *Biometrika* 57, 97–109. <https://doi.org/10.1093/biomet/57.1.97>
- Heide, O.M., 1994.** Control of flowering and reproduction in temperate grasses. *New Phytologist* 128, 347–362. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb04019.x>
- Heide, O.M., 1987.** Photoperiodic control of flowering in *Dactylis glomerata*, a true short-long-day plant. *Physiologia Plantarum* 70, 523–529. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1987.tb02853.x>
- Heide, O.M., 1986.** Primary and secondary induction requirements for flowering in *Alopecurus pratensis*. *Physiologia Plantarum* 66, 251–256. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1986.tb02416.x>
- Heide, O.M., 1984.** Flowering requirements in *Bromus inermis*, a short-long-day plant. *Physiologia Plantarum* 62, 59–64. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1984.tb05923.x>
- Heide, O.M., 1980.** Studies on flowering in *Poa pratensis* L. ecotypes and cultivars. *Meldinger fra Norges Landbrukshogskole* 59.
- Heide, O.M., Bush, M.G., Evans, L.T., 1987.** Inhibitory and promotive effects of gibberellic acid on floral initiation and development in *Poa pratensis* and *Bromus inermis*. *Physiologia Plantarum* 69, 342–350. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1987.tb04298.x>
- Hess, M., Barralis, G., Bleiholder, H., Buhr, L., Eggers, T., Hack, H., Stauss, R., 1997.** Use of the extended BBCH scale—general for the descriptions of the growth stages of mono- and dicotyledonous weed species. *Weed Research* 37, 433–441. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.1997.d01-70.x>
- Hunt, W.F., Halligan, G., 1981.** Growth and Developmental Responses of Perennial Ryegrass Grown at Constant Temperature. I. Influence of Light and Temperature on Growth and Net Assimilation. *Functional Plant Biol.* 8, 181–190. <https://doi.org/10.1071/pp9810181>
- Hunter, M.C., Sheaffer, C.C., Culman, S.W., Jungers, J.M., 2020.** Effects of defoliation and row spacing on intermediate wheatgrass I: Grain production. *Agronomy Journal*. <https://doi.org/10.1002/agj2.20128>
- J. A. Vrugt, C. J.F. ter Braak, C. G.H. Diks, B. A. Robinson, J. M. Hyman, D. Higdon, 2009.** Accelerating Markov Chain Monte Carlo Simulation by Differential Evolution with Self-Adaptive Randomized Subspace Sampling. *International Journal of Nonlinear Sciences and Numerical Simulation* 10, 273–290. <https://doi.org/10.1515/IJNSNS.2009.10.3.273>
- Jégo, G., Chantigny, M., Pattey, E., Bélanger, G., Rochette, P., Vanasse, A., Goyer, C., 2014.** Improved snow-cover model for multi-annual simulations with the STICS crop model under cold, humid continental climates. *Agricultural and Forest Meteorology* 195–196, 38–51. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.05.002>
- Jokela, V., Trevaskis, B., Seppänen, M.M., 2015.** Genetic variation in the flowering and yield formation of timothy (*Phleum pratense* L.) accessions after different photoperiod and vernalization treatments. *Front. Plant Sci.* 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00465>
- Jungers, J.M., DeHaan, L.R., Betts, K.J., Sheaffer, C.C., Wyse, D.L., 2017.** Intermediate Wheatgrass Grain and Forage Yield Responses to Nitrogen Fertilization. *Agronomy Journal* 109, 462–472. <https://doi.org/10.2134/agronj2016.07.0438>
- Jungers, J.M., Frahm, C.S., Tautges, N.E., Ehlike, N.J., Wells, M.S., Wyse, D.L., Sheaffer, C.C., 2018.** Growth, development, and biomass partitioning of the perennial grain crop *Thinopyrum intermedium*: Growth, development, and biomass partitioning of a perennial grain crop. *Annals of Applied Biology*. <https://doi.org/10.1111/aab.12425>

- Khan, M.A., Stace, C.A., 1999.** Breeding relationships in the genus *Brachypodium* (Poaceae: Pooideae). *Nordic Journal of Botany* 19, 257–269. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1999.tb01108.x>
- Limin, A.E., Fowler, D.B., 2006.** Low-temperature tolerance and genetic potential in wheat (*Triticum aestivum* L.): response to photoperiod, vernalization, and plant development. *Planta* 224, 360–366. <https://doi.org/10.1007/s00425-006-0219-y>
- Loague, K., Green, R.E., 1991.** Statistical and graphical methods for evaluating solute transport models: Overview and application. *Journal of Contaminant Hydrology, Validation of Flow and Transport Models for the Unsaturated Zone* 7, 51–73. [https://doi.org/10.1016/0169-7722\(91\)90038-3](https://doi.org/10.1016/0169-7722(91)90038-3)
- Luo, Q., 2011.** Temperature thresholds and crop production: a review. *Climatic Change* 109, 583–598. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0028-6>
- Mahfoozi, S., Limin, A.E., Hayes, P.M., Hucl, P., Fowler, D.B., 2000.** Influence of photoperiod response on the expression of cold hardiness in wheat and barley. *Can. J. Plant Sci.* 80, 721–724. <https://doi.org/10.4141/P00-031>
- Medina-Roldán, E., Bardgett, R.D., 2011.** Plant and soil responses to defoliation: a comparative study of grass species with contrasting life history strategies. *Plant Soil* 344, 377–388. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0756-4>
- Metropolis, N., Rosenbluth, A.W., Rosenbluth, M.N., Teller, A.H., Teller, E., 1953.** Equation of State Calculations by Fast Computing Machines. *J. Chem. Phys.* 21, 1087–1092. <https://doi.org/10.1063/1.1699114>
- Mitchell, R.B., Moore, K.J., Moser, L.E., Fritz, J.O., Redfearn, D.D., 1997.** Predicting Developmental Morphology in Switchgrass and Big Bluestem. *Agronomy Journal* 89, 827–832. <https://doi.org/10.2134/agronj1997.00021962008900050018x>
- Mitchell, R.B., Moser, L.E., Moore, K.J., Redfearn, D.D., 1998.** Tiller Demographics and Leaf Area Index of Four Perennial Pasture Grasses. *Agronomy Journal* 90, 47–53. <https://doi.org/10.2134/agronj1998.00021962009000010009x>
- Nelson, C.J., 2000.** Shoot morphological plasticity of grasses: leaf growth vs. tillering. *Grassland ecophysiology and grazing ecology* 101–126.
- Palit, R., Bai, Y., Romo, J., Coulman, B., Pierre, R.S., 2014.** Variations in vernalization requirements among ecotypes of *Festuca hallii*. *Grass and Forage Science* 70, 353–364. <https://doi.org/10.1111/gfs.12101>
- Peacock, J.M., 1976.** Temperature and Leaf Growth in Four Grass Species. *Journal of Applied Ecology* 13, 225–232. <https://doi.org/10.2307/2401942>
- Peel, M.C., Finlayson, B.L., McMahon, T.A., 2007.** Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions* 4, 439–473.
- Poorter, H., Remkes, C., 1990.** Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* 83, 553–559. <https://doi.org/10.1007/BF00317209>
- Porter, J.R., Gawith, M., 1999.** Temperatures and the growth and development of wheat: a review. *European Journal of Agronomy* 10, 23–36. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(98\)00047-1](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(98)00047-1)
- Ritchie, J.T., 1991.** Wheat Phasic Development, in: *Modeling Plant and Soil Systems*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 31–54. <https://doi.org/10.2134/agronmonogr31.c3>
- Ryan, M.R., Crews, T.E., Culman, S.W., DeHaan, L.R., Hayes, R.C., Jungers, J.M., Bakker, M.G., 2018.** Managing for Multifunctionality in Perennial Grain Crops. *BioScience* 68, 294–304.
- Ryser, P., Lambers, H., 1995.** Root and leaf attributes accounting for the performance of fast- and slow-growing grasses at different nutrient supply. *Plant Soil* 170, 251–265. <https://doi.org/10.1007/BF00010478>
- Sanderson, M.A., West, C.P., Moore, K.J., Stroup, J., Moravec, J., 1997.** Comparison of Morphological Development Indexes for Switchgrass and Bermudagrass. *Crop Science* 37, 871–878. <https://doi.org/10.2135/cropsci1997.0011183X003700030029x>
- Sellers, W.D., 1965.** *Physical climatology*, University of Chicago. ed.
- Seppänen, M.M., Korhonen, P., Jokela, V., Isoahti, M., Virkajärvi, P., 2013.** The role of vernalization in freezing tolerance and tiller composition of forage grasses. The role of grasslands in a green future: threats and perspectives in less favoured areas. *Proceedings of the 17th Symposium of the European Grassland Federation, Akureyri, Iceland, 23-26 June 2013* 297–299.
- Shipley, B., 2006.** Net assimilation rate, specific leaf area and leaf mass ratio: which is most closely correlated with relative growth rate? A meta-analysis. *Functional Ecology* 20, 565–574. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01135.x>
- Simon, J.C., Lemaire, G., 1987.** Tillering and leaf area index in grasses in the vegetative phase. *Grass and Forage Science* 42, 373–380. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.1987.tb02127.x>

- Sprunger, C.D., Culman, S.W., Robertson, G.P., Snapp, S.S., 2018.** How Does Nitrogen and Perenniality Influence Belowground Biomass and Nitrogen Use Efficiency in Small Grain Cereals? *Crop Science* 0, 0. <https://doi.org/10.2135/cropsci2018.02.0123>
- Tautges, N.E., Jungers, J.M., DeHaan, L.R., Wyse, D.L., Sheaffer, C.C., 2018.** Maintaining grain yields of the perennial cereal intermediate wheatgrass in monoculture v. bi-culture with alfalfa in the Upper Midwestern USA. *The Journal of Agricultural Science* 1–16. <https://doi.org/10.1017/S0021859618000680>
- Ter Braak, C.J.F., 2006.** A Markov Chain Monte Carlo version of the genetic algorithm Differential Evolution: easy Bayesian computing for real parameter spaces. *Stat Comput* 16, 239–249. <https://doi.org/10.1007/s11222-006-8769-1>
- Trione, E.J., Metzger, R.J., 1970.** Wheat and Barley Vernalization in a Precise Temperature Gradient1. *Crop Science* 10, 390–392. <https://doi.org/10.2135/cropsci1970.0011183X001000040023x>
- Vrugt, J.A., 2016.** Markov chain Monte Carlo simulation using the DREAM software package: Theory, concepts, and MATLAB implementation. *Environmental Modelling & Software* 75, 273–316. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2015.08.013>
- Vrugt, J.A., Gupta, H.V., Bouten, W., Sorooshian, S., 2003.** A Shuffled Complex Evolution Metropolis algorithm for optimization and uncertainty assessment of hydrologic model parameters. *Water Resources Research* 39. <https://doi.org/10.1029/2002WR001642>
- Wallach, D., Makowski, D., Jones, J.W. (Eds.), 2006.** Evaluation, analysis, parameterization and applications, in: *Working with Dynamic Crop Models*. Academic Press.

Chapitre 5. Croissance et production de biomasse

Ce chapitre diagnostique la production de biomasse aérienne de la culture et l'influence des conditions de croissance (facteurs abiotiques eau et azote, et facteur biotique lié à la compétition avec les adventices) auxquelles elle est soumise.

1. Introduction

D'importants progrès ont été réalisés pour la domestication *de novo* de graminées vivaces, capables d'assurer une production combinée ou séquentielle de grains et de fourrages sur plusieurs années. La sélection de la variété Kernza[®], *Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth & D.R. Dewey, conduite par le Land Institute (Kansas, USA, DeHaan et al., 2018) s'avère particulièrement prometteuse dans le développement de nouvelles céréales vivaces. Ce type de céréale est intéressante pour garantir une couverture continue du sol, favoriser une activité photosynthétique prolongée, et développer des systèmes racinaires profonds (Glover et al., 2010a, 2010b). Comparativement aux cultures annuelles, ces propriétés suggèrent une meilleure capacité d'acquisition et d'utilisation des ressources trophiques eau-lumière-nutriments (Crews, 2016). Ces fonctions pourraient être particulièrement bénéfiques à la gestion durable des ressources et laisse espérer une culture résiliente face à des aléas climatiques toujours plus fréquents et intenses (e.g. épisode de stress hydriques et de fortes précipitations ; Frich et al., 2002 ; Klein Tank et al., 2002 ; Porter et al., 2014 ; Trenberth et al., 2007).

L'essentiel de l'assimilation réalisée par la plante étant d'abord valorisée sous forme de biomasse aérienne (Hunter et al., 2020a; Jungers et al., 2018), cette dernière est un indicateur important des performances de la culture et de la réponse aux conditions de croissance auxquelles elle est soumise. Valorisée pour la production de fourrages (Favre et al., 2019; Annexe 1), ou source de biomasse énergétique (Cacho et al., 2017; Jungers et al., 2017), la production de biomasse de *Th. intermedium* a fait l'objet d'une attention croissante dans la littérature scientifique (Tableau 5.1).

Tableau 5.1. Production de biomasse aérienne de *Thinopyrum intermedium* reportée dans la littérature (tonnes de MS/ha)

	Année de production			
	Année d'implantation (juvenile)	1 ^{ère} année de repousse	2 ^{ème} année de repousse	3 ^{ème} année de repousse
Références	<i>t MS.ha⁻¹</i>			
Culman et al., 2013; Sprunger et al., 2018	4-5	15-20	4-6	11-12
Jungers et al., 2017; Tautges et al., 2018	-	12-16	5-12	5-9
Pugliese et al., 2019	5-7	4-7	7-10	-
Hunter et al., 2020b	9-12	5-9	6-10	
Favre et al., 2019	6	-	-	-
Zimbric et al., 2020	5-6	5-6	5-6	-
Dick et al., 2018	7-8	7-8	-	-

Les productions de biomasse observés pour cette espèce dans la littérature témoignent d'une grande variabilité selon les situations (4 à 20 tonnes de matière sèche par hectare ; Tableau 5.1). Cette hétérogénéité questionne les **conditions optimales de production**, et implique d'étudier **l'influence des facteurs abiotiques et biotiques de croissance** et le **potentiel d'utilisation des ressources hydriques et minérales** par la plante. Parmi la diversité des facteurs affectant les conditions de

croissance, l'azote, l'eau et les relations de compétition avec les adventices sont des paramètres clés pour expliquer la variabilité de la production de biomasse (Dick et al., 2018 ; Hayes et al., 2018 ; Jungers et al., 2017 ; Vico and Brunsell, 2017 ; Zimbric et al., 2020).

La culture d'une céréale vivace comme *Th. intermedium* implique une période d'implantation (peuplement juvénile), correspondant à la première année de production après la germination, suivi d'une production saisonnière de biomasse les années suivantes, suite à la reprise de végétation (peuplement mature ; Tableau 5.1). Entre cette année d'implantation et les années de repousse, le comportement d'un peuplement de *Th. intermedium* évolue de manière importante, tant dans la dynamique d'acquisition et d'utilisation des ressources hydriques et minérales (Culman et al., 2013; Vico and Brunsell, 2017), que dans la fourniture de services tels que le contrôle des adventices (Dick et al., 2018; Zimbric et al., 2020) ou la réduction des phénomènes de lixiviation (Culman et al., 2013). De la même manière, cette évolution fonctionnelle de la culture doit également être appréhendée au cours du cycle cultural : la phénologie et la dynamique de croissance du peuplement vont largement déterminer la dynamique d'acquisition et de valorisation des ressources (Chapitre 4; De Oliveira et al., 2018; Jungers et al., 2018), et doivent guider la conduite de la culture.

Dans l'objectif de valoriser ce type de culture dans une rotation céréalière dominée par des espèces annuelles à fort niveau de production, **la sensibilité et la productivité de la céréale vivace lors des premières années de production** est un enjeu crucial, en particulier lorsque la durée d'implantation est limitée (< 4 ans). Dans ce contexte, les faibles niveaux de production et la variabilité des performances pourraient être fortement préjudiciables à l'intégration d'une céréale vivace dans la rotation culturale. Ce travail vise à **caractériser la production de biomasse aérienne de *Th. intermedium* en phase d'implantation (première année dite juvénile) et lors de la seconde année de production sur un réseau de parcelles expérimentales**. L'objectif est d'analyser comment 1) **les conditions abiotiques déterminent un potentiel de croissance**, notamment via la disponibilité des ressources trophiques que sont l'eau et l'azote, 2) comment le **développement d'adventices** et la compétition qu'elles génèrent est susceptible d'affecter ce potentiel.

2. Matériel & Méthodes

Ce travail s'appuie sur le diagnostic agronomique d'un réseau de parcelles comprenant 12 sites expérimentaux (F1 à F12) en station de recherche ou chez des agriculteurs-expérimentateurs. Les 12 sites couvrent une large gamme de conditions pédoclimatiques précisées ci-dessous (Tableau 5.2). L'ensemble de ces sites cultivent une population identique de *Th. intermedium* (Kernza© C3, issue du programme de sélection du Land Institute, Kansas, US), semée entre 15 et 20 kg.ha⁻¹. Les sites F1, F2, F4, F5, F7, F8, F10, F11 et F12 ont été semés à l'automne 2017, et les sites F3, F6 et F9 à l'automne 2018. Les sites F1, F5, et F7 ont été détruits lors de l'année d'implantation avant la floraison en raison d'un couvert végétal très peu développé, soumis à une forte pression d'adventices préjudiciable pour les agriculteurs concernés. Le site F6 n'intègre pas de mesure de biomasse à la récolte et à la floraison en raison d'une fauche réalisée sur l'ensemble du site lors de la période d'élongation afin d'éviter la grenaison des ray-grass dominant la flore adventive. Afin d'analyser un réseau de parcelles le plus homogène possible, les situations étudiées sont toutes fertilisées au printemps, entre 50 et 100 kg N.ha⁻¹ sous forme d'engrais minéraux. Concernant les sites disposant d'une expérimentation factorielle (Annexe 3), un seul traitement expérimental par site a été retenu dans cette analyse afin de conserver un plan expérimental équilibré.

2.1. Caractéristiques des sites

Sites	GPS		Caractéristiques des sols (0-30cm) (Valeurs de RU sur 1m de profondeur)				Sowing date
	Long.	Lat.	Texture	pH	MO (%)	RU (mm)	
F1*	5.278	45.655	Limon-argileux	6.9	2.7	-	26/09/2017
F2	5.1251	45.4250	Limon	7.6	2.1	50	20/09/2017
F3	5.0920	45.2746	Limon-sableux	6.7	1.9	80	18/09/2018
F4	5.1433	45.3323	Limon sableux	6.8	2.4	208	05/09/2017
F5	5.219	45.644	Limon-sableux	6.3	1.9	-	26/09/2017
F6	5.257	45.632	Limon-argileux	8.2	4.6	-	13/09/2018
F7*	5.263	45.668	Limon-sableux	7.1	2.9	-	14/09/2018
F8	4.7063	50.5664	Limon	7.4	1.6	215	22/09/2017
F9	5.0419	45.4350	Sableux	6.7	1.7	85	18/09/2018
F10	3.5130	45.4638	Limon argileux	8.3	2.8	160	19/10/2017
F11	1.8320	48.9176	Limon sableux calcaire	8.3	2.7	140	07/09/2017
F12	4.1628	49.1955	Limon calcaire	8.1	1.4	144	21/09/2017

	Année d'implantation							Année de repousse						
	Phase végétative		Phase élongation		Phase remplissage		Ferti (kg N/ha)	Phase végétative		Phase élongation		Phase remplissage		Ferti (kg N/ha)
	\sum DJ (°C)	\sum PP (mm)	\sum DJ (°C)	\sum PP (mm)	\sum DJ (°C)	\sum PP (mm)		\sum DJ (°C)	\sum PP (mm)	\sum DJ (°C)	\sum PP (mm)	\sum DJ (°C)	\sum PP (mm)	
F1*	890	211	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F2	965	147	1885	455	549	75	50	1497	223	1724	314	736	6	50
F3	1192	279	1707	336	1123	89	120	-	-	-	-	-	-	-
F4	1013	224	1527	431	1120	36	100	1406	289	1612	336	1129	84	100
F5	890	211	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F6	923	212	1612	336	1129	84	100	1394	357	1629	347	1201	27	100
F7*	923	212	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F8	806	254	1574	293	1046	59	100	1173	210	1549	392	821	59	100
F9	1192	225	1610	339	959	26	100	-	-	-	-	-	-	-
F10	496	63	1596	240	1234	70	80	1439	110	1563	147	1116	73	80
F11	1116	306	1574	455	964	13	50	1306	190	1624	327	1062	55	100
F12	859	204	1538	312	1129	39	50	1221	143	1570	244	895	44	50

*Tableau 5.2. Caractéristiques pédoclimatiques des sites étudiés (les sites notés * correspondent aux situations en agriculture biologique). \sum DJ (°C) : somme de degré-jours - \sum PP (mm) : cumul des précipitations - \sum RAD (J/cm²) : cumul du rayonnement*

2.2. Accumulation de température

D'après les travaux de Ansquer et al. (2009), le calcul des degrés-jour, en base 0°C, est réalisé de la manière suivante, à partir du 1^{er} février chaque année :

$$T_{moy}(i) = \frac{T_{max}(i) - T_{min}(i)}{2}$$

$$DJ(i) = T_{moy}(i) - T_{base}$$

2.3. Prélèvements et analyse de biomasse

Les prélèvements de biomasse aérienne ont été réalisés sur une surface de 0.25m² à l'automne (fin novembre), en sortie d'hiver (fin mars), pendant la période d'élongation (fin avril), lors de l'épiaison (fin mai), à la floraison (mi juin à fin juin), et à maturité des grains (mi juillet à fin juillet), en coupant toute la biomasse au-dessus de 5 cm du sol. A la floraison et à la maturité des grains, la hauteur moyenne de végétation est estimée par quadrat en mesurant aléatoirement 20 tiges, de leur base à l'extrémité à la base de l'épi. La biomasse fraîche est ensuite mise à l'étuve à 80°C pendant 48h avant d'être pesée. Chaque prélèvement réalisé est répété 8 à 12 fois en fonction des sites expérimentaux.

Seuls les sites F1, F2, F3, F4, F5, F6 et F7 intègrent des mesures de biomasse d'adventices, associées aux mesures réalisées sur la culture. Pour les prélèvements d'adventices une identification systématique des espèces a été réalisée (type, présence-absence) pour chaque prélèvement.

Les sites F1, F5 et F7 n'intègrent des données que pour la période de sortie d'hiver lors de l'année d'implantation. Le développement important des adventices a conduit les agriculteurs-expérimentateurs à détruire ces parcelles, interrompant le suivi.

2.4. Indicateurs d'azote disponible et efficience d'usage

Afin de qualifier les niveaux de fertilité respectifs de chacun des sites expérimentaux, la fourniture azotée dit *azote disponible* est estimée lors de l'année d'implantation et de repousse à partir de trois paramètres :

- **Les reliquats azotés en sortie d'hiver (RSH)**, indiquant les quantités d'azote minérale présentent sur 0-90cm de profondeur. Le paramètre RSH est uniquement intégré au calcul lors de l'année d'implantation, en ouverture du bilan azoté. Lors l'année suivante, le bilan azoté démarre dès la repousse post-récolte de la culture.
- **La minéralisation de l'humus (Mh)**, Calculée à partir du formalisme utilisée dans l'outil AZOFERT® (Dubrulle et al., 2004). Cette minéralisation est calculée pour l'horizon de surface 0-30cm seul horizon travaillé sur l'ensemble des sites étudiés, contribuant de façon significatif à la minéralisation totale (Fontaine et al., 2007), l'absence de mesures pour les horizons plus profonds est considérée comme acceptable pour l'estimation d'un potentiel de fertilité et de disponibilité de l'azote. Néanmoins, conformément aux formalismes utilisés dans les outils de modélisation agro-environnemental AZOFERT® et STICS (Brisson et al., 2009), un montant forfaitaire est appliqué pour prendre en compte la minéralisation marginale sous l'horizon de surface 0-30cm. Il correspond ici à 30% de la minéralisation calculée sur l'horizon 0-30cm. Le calcul de la minéralisation démarre à l'ouverture du bilan, déterminée par le prélèvement des reliquats à la sortie de l'hiver suivant l'implantation de la culture. En revanche, concernant la repousse, le calcul de la minéralisation est continu, depuis la repousse post-récolte (période

automnale), jusqu'à la récolte suivante. L'intégration de la période automnale permet notamment de prendre en compte le changement de profil racinaire de la culture, et sa capacité à réaliser une croissance végétative et à capturer l'essentiel de l'azote disponible sur l'ensemble du profil de sol (Culman et al., 2013 ; Chapitre 3)

- **La fertilisation azotée disponible (Ferti)**, reportée d'après les quantités d'azote minérale apportées au printemps. Il s'agit en soit d'un potentiel puisque le coefficient apparent d'utilisation n'est pas déterminé.

La minéralisation des amendements organiques et des résidus de culture précédent l'implantation est considéré comme nulle dans le calcul compte tenu des pratiques observées sur les sites. La quasi-totalité des résidus de cultures ayant été exportée lors des deux années précédant la mise en place des essais, et aucun amendement n'été réalisé dans les quatre dernières années, ce poste est considéré comme négligeable. Par simplicité, l'estimation des quantités d'azote non utilisées par la culture n'a pas été intégrée (volatilisation, dénitrification, organisation). Nous avons en tête plusieurs biais dans l'estimation de la fourniture azotée suite à la non prise en compte de i) le CAU (coefficient apparent d'utilisation) permettant d'intégrer la part de la fertilisation effectivement valorisée, ii) la minéralisation de la litière (aérienne ou racinaire) fournie par la culture, ii) la remobilisation éventuelle de réserve racinaire, et iii) l'effet potentiel du système racinaire sur les équilibres de minéralisation-immobilisation de l'azote, notamment des les horizons profonds (Fontaine et al., 2007 ; Liang et al., 2018 ; Salomé et al., 2010). Le paramétrage de la dynamique azotée en culture herbacée pérenne fait l'objet de recherche actives (Cahurel et al., 2018 ; Strullu et al., 2020) et fournira certainement des moyens de correction de cette estimation.

■ **Indicateur N dispo lors de l'année d'implantation (kg N/ha) $N = RSH + Ferti + Mh$**

$$\text{où } Mh = \sum_{i=\text{récolte } n}^{i=RSH+1} \frac{3,287}{(A + 200) \times (0,3 \times CaCO3 + 200) \times e^{(0,115 \times t_i^{\circ} - 10)}} \times Nt \times da \times e \times 1000 \times 1,3$$

■ **Indicateur N dispo lors de l'année de repousse (kg N/ha) $= Ferti + Mh$**

$$\text{où } Mh = \sum_{i=\text{récolte } n+1}^{i=1^{\text{er}} \text{ septembre}} \frac{3,287}{(A + 200) \times (0,3 \times CaCO3 + 200) \times e^{(0,115 \times t_i^{\circ} - 10)}} \times Nt \times da \times e \times 1000 \times 1,3$$

$$\text{où } \left\{ \begin{array}{l} t_i^{\circ} : \text{température journalière moyenne} \\ A : \text{teneur en Argile (\%)} \\ CaCO3 : \text{teneur en calcaire totale (\%)} \\ Nt : \text{Azote total (\%)} \\ da : \text{densité apparente} \\ e : \text{épaisseur de l'horizon (dm)} = 3 \end{array} \right.$$

L'efficacité d'usage de l'azote disponible (NUE) est calculée de la manière suivante, par adaptation des formules usuelles de NUE basée uniquement sur les rendements en grains des céréales (Cohan et al., 2019; Habbib, 2017):

$$NUE = \frac{\text{Biomasse produite}}{\text{Indicateur Azote disponible}}$$

2.5. Ressource hydrique et efficacité pluviométrique

Pour évaluer la disponibilité en eau du sol, les bilans hydriques ont été dressés sur les différents sites afin d'estimer l'assèchement quotidien de la réserve utile du sol (RU_i) sur une profondeur d'un mètre (peu de données disponibles sur les caractéristiques des sols plus en profondeur). La réserve utile maximale (RU_{max}) est calculée à partir des classes de texture des sols, du pourcentage de cailloux présent, de la profondeur de sol et des fonctions de pédo-transfert proposées par Jamagne et al., (1977). Les précipitations (PP) et l'évapotranspiration maximale (ETM) sont collectées à partir des stations météorologiques à proximité des sites, et le coefficient cultural (Kc) est déterminé à partir des références fourragères indiquées dans *Allen and Food and Agriculture Organization of the United Nations* (1998). Le bilan hydrique est calculé à partir du 31 janvier 2016 (en considérant un remplissage complet de la Réserve Utile) afin d'estimer avec plus de précisions l'état hydrique du sol lors du début de la campagne 2017-2018. L'évolution quotidienne de la RU jusqu'à l'été 2019 est calculée de la manière suivante :

$$\text{Réserve utile: } RU_i = RU_{i-1} + (PP - ETM \times Kc), \text{ où } RU_i \in [0; RU_{max}]$$

La RU_i est ensuite déterminée en proportion de la réserve facilement utilisable totale ($RFU = RU_{max} \times 0,6$), et permet le calcul de l'indicateur de stress Ks (Allen and Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1998).

$$\begin{cases} \text{Si } RU_i \geq RFU; Ks_i = 1 \\ \text{Si } RU_i < RFU; Ks_i = \frac{RU_i}{RFU} \end{cases}$$

Le volume proportionnel moyen de remplissage de la RFU sur l'ensemble de la période de croissance (sortie hiver - récolte) est ensuite calculé tel que :

Remplissage moyen de la RFU: $RmRFU$

$$RmRFU (\%) = \frac{\int_{\text{printemps}}^{\text{récolte}} f(Ks_i) d(Ks_i)}{\sum_{i=0}^n i} \times 100$$

L'efficacité d'utilisation hydrique (précipitations) de la culture est déterminée telle que :

$$PUE = \frac{\text{Biomasse aérienne}}{PP}$$

2.6. Analyses statistiques

2.6.1. Dynamique de biomasse aérienne et influence des conditions abiotiques

La production de biomasse est analysée par l'utilisation d'un modèle linéaire mixte (Kuznetsova et al., 2019) afin d'intégrer le facteur aléatoire correspondant à l'effet imbriqué des répétitions de mesures au sein des différents sites étudiés. Une transformation de la variable mesurée au logarithme (base

10) est effectuée pour linéariser les données. Pour cette étude, l'âge de la culture (peuplement juvénile versus peuplement mature), la disponibilité hydrique (RmRFU) et la fourniture azotée du sol (N) sont les facteurs fixes déterminés. Les modèles intégrant un, deux, ou trois facteurs (avec ou sans interactions) ont été testés pour comparer la qualité des modèles en fonction du critère d'information d'Aikake (AIC) corrigé, correspondant à l'AIC adapté aux jeux de données inférieures à plusieurs milliers d'entrées et privilégiant les modèles les plus simples pour une prédiction équivalente (AICc, Burnham and Anderson, 2010). Les modèles les plus parcimonieux correspondent à l'AICc le plus faible. La valeur de $\Delta AICc$ permet de comparer la qualité d'un modèle vis-à-vis du meilleur modèle identifié. Plus cette valeur est faible, plus la qualité des modèles est similaire. D'après les critères indiqués dans le tableau 5.3, les modèles ne prenant pas en compte l'âge de la culture sont à exclure. Pour ce travail, l'analyse de la production de biomasse en fonction des conditions abiotiques de croissance sera réalisée d'après le modèle suivant :

$$\log_{10} \text{Biomasse} \sim (1 | \text{Site/répétition}) + \text{Age de la culture} + \text{Remplissage RFU (RmRFU)} + \text{Fourniture azotée (N)}$$

Tableau 5.3. Critère d'information d'Aikake corrigé pour les différents modèles testés pour l'analyse de la production de biomasse en fonction des conditions abiotiques de culture

	$\log_{10} \text{Biomasse} \sim (1 \text{Site/répétition})$	AICc	$\Delta AICc$
1	+ Age de la culture	-226.13	6.59
2	+ Remplissage RFU	-83.54	149.19
3	+ Fourniture azotée	-74.85	157.87
4	+ Age de la culture + Remplissage RFU	-229.89	2.83
5	+ Age de la culture + Fourniture azotée	-227.50	5.22
6	+ Remplissage RFU + Fourniture azotée	-73.14	159.58
7	+ Age de la culture + Remplissage RFU + Fourniture azotée	-232.72	0
8	+ Age de la culture * Remplissage RFU * Fourniture azotée	-220.26	12.46

2.6.2. Influence des adventices sur la dynamique de biomasse

Les mesures simultanées des biomasses aériennes d'adventices et de la culture sont analysées sur les sites F1, F2, F3, F4, F5, F6 et F7 par l'utilisation d'un modèle linéaire mixte, intégrant le facteur aléatoire correspondant à l'effet imbriqué des répétitions de mesure au sein des différents sites étudiés. Une transformation (logarithme 10) de la biomasse de la culture est effectuée pour linéariser les données. La biomasse d'adventices et la période de mesure (sortie d'hiver et floraison pendant l'année d'implantation et l'année de repousse) sont les facteurs fixes déterminés dans cette étude. D'après le critère AICc (Tableau 5.4), le modèle uniquement informé de la période d'échantillonnage est le plus parcimonieux. A l'inverse, le modèle uniquement informé de la biomasse d'adventices est comparativement de mauvaise qualité pour caractériser la production de biomasse de la culture. Le modèle 3, intégrant les deux facteurs, présente une qualité satisfaisante pour tester l'effet combiné du développement des adventices et de la période de mesure sur la production de biomasse :

$$\log_{10} \text{Biomasse} \sim (1 | \text{Site/répétition}) + \text{Biomasse d'adventices} * \text{Période d'échantillonnage}$$

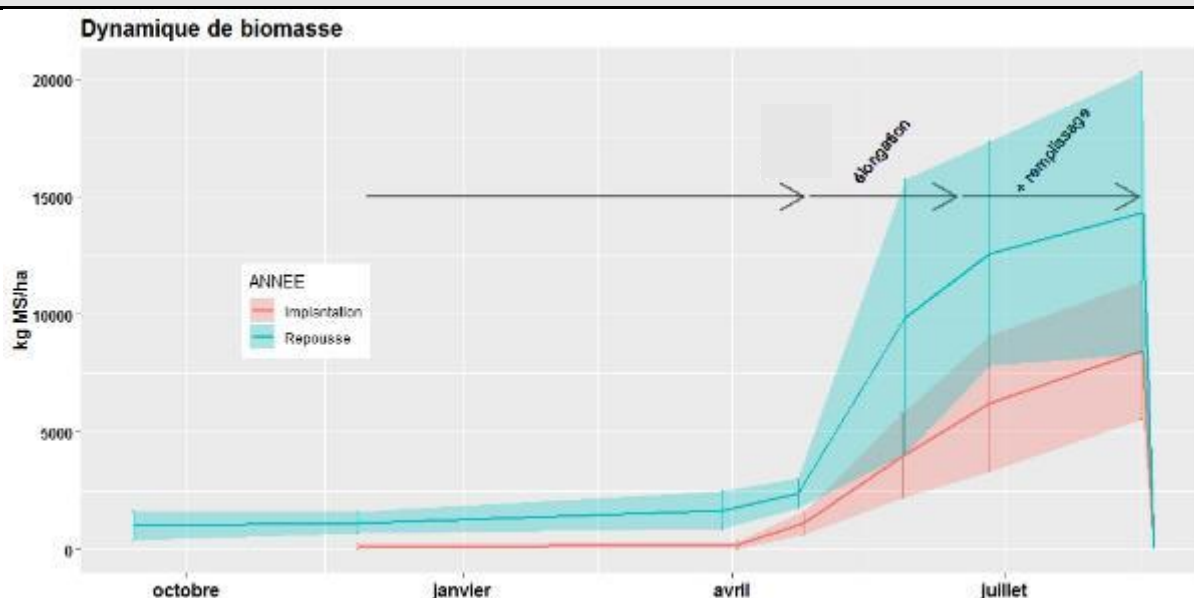
Tableau 5.4. Critère d'information d'Aikake corrigé pour les différents modèles testés pour l'analyse de la production de biomasse en fonction de la biomasse d'adventices

	$\log_{10} \text{Biomasse} \sim (1 \text{Site/répetition})$	AICc	Delta AICc
1	+ Biomasse d'adventices	352.42	338.61
2	+ Période d'échantillonnage	13.81	0
3	+ Biomasse d'adventices * Période d'échantillonnage	95.64	81,83
4	+ Biomasse d'adventices + Période d'échantillonnage	97.68	82,87

3. Résultats et discussion

3.1. Dynamique de croissance et production de biomasse

Figure 5.1. Dynamique de croissance de *Th. intermedium* lors de l'année d'implantation (en rouge) et de repousse (en bleu). Les barres d'erreurs indiquent les écarts-types.



La production de *Th. intermedium* se distingue par une accumulation de biomasse tardive comparativement aux autres graminées fourragères (e.g. *Lolium perenne*, *Dactylis glomerata*) ou de céréales annuelles fréquemment utilisées (*Triticum aestivum*, *Hordeum vulgare*). La période de forte production de biomasse correspond aux mois de mai et juin, soit entre l'observation du début de l'élongation (fin avril), et la floraison de la culture (fin juin, ~1550-1800 DJ). Cette dynamique est le résultat du processus de médiation photopériodique impliqué dans l'induction de la floraison (cf. Chapitre 4). L'achèvement du cycle reproductif (maturité physiologique des grains) et la récolte de la biomasse sont réalisés entre ~2200 et ~2800 DJ en fonction des sites, soit entre mi-juillet et mi-août selon les situations. La hauteur moyenne de la culture à la base de l'épi est de 145cm (sd 16cm). Les épis sont eux longs de 14 à 33cm.

Bien que le développement phénologique de la culture soit comparable lors des années d'implantation et de repousse, la production de biomasse est en revanche significativement différente. L'âge de la culture est identifié comme le principal facteur d'influence du modèle statistique (F value = 53.71, p-value < 0.001), où, en moyenne, 8.46 tonnes de matière sèche par hectare sont produites lors de l'implantation (sd =2.94), contre 14.31 tonnes (sd = 5.98) lors de l'année de repousse (fig. 5.1). L'augmentation soutenue de la production de biomasse est notamment associée à la production moyenne de talles supérieures (508.5 talles/m² contre 609.2 talles/m², respectivement en année

d'implantation et de repousse). Cette différence de production traduit une évolution fonctionnelle de la culture où lors de la repousse, 1) le peuplement est déjà établi (biomasse aérienne à l'automne de 1,14 t MS/ha contre 0,12 t MS/ha à l'implantation), et 2), le système racinaire largement implanté valorise un volume de sol et une quantité de ressources plus importants (Chapitre 3). Ceci conduit à une plus forte production et/ou la croissance d'un plus grand nombre de bourgeons, responsables d'une production de tiges et de feuilles plus importante, améliorant l'activité photosynthétique de la plante.

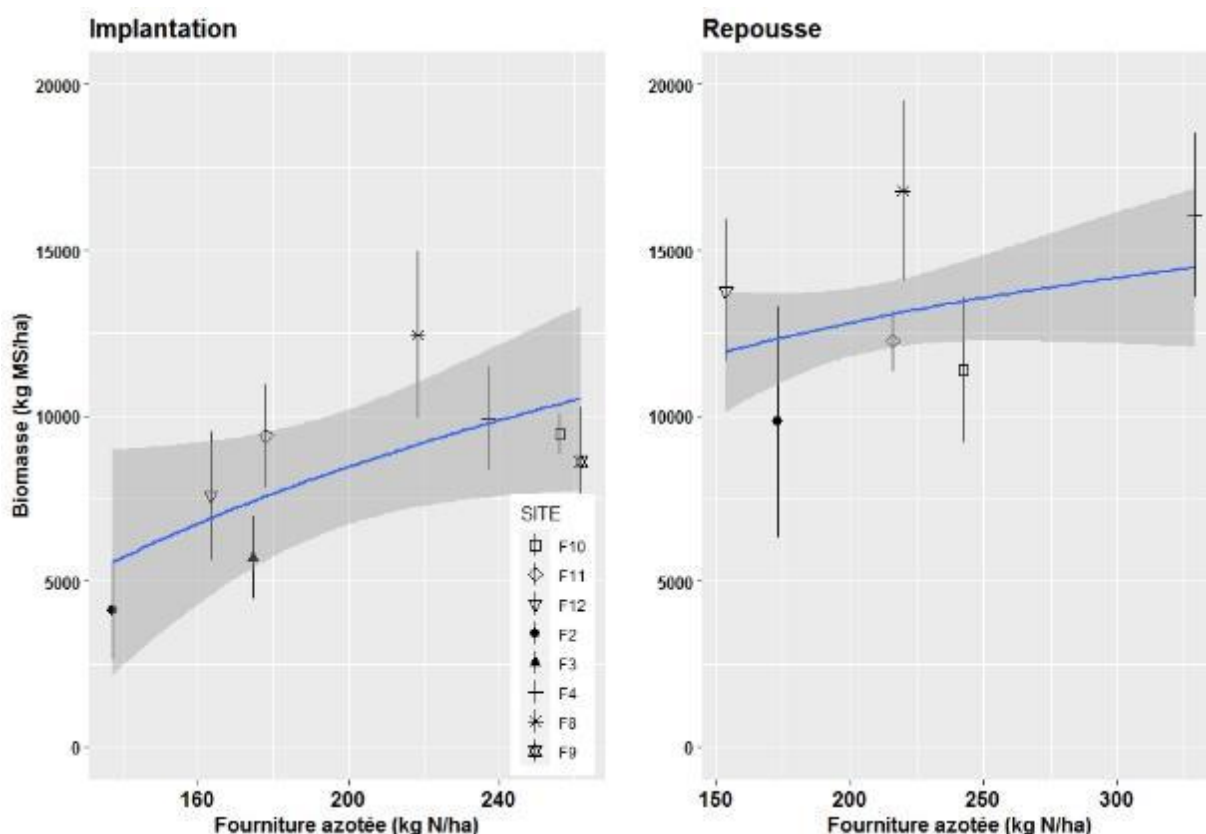
Si le potentiel de production de biomasse diffère ainsi largement entre année d'implantation et année de repousse, les niveaux de biomasse observées sur les différents sites du réseau témoignent d'une grande variabilité, et ce, tant pour l'année d'implantation que pour l'année de repousse. A l'implantation, en moyenne, le site le moins productif (F2) a produit 4.14 tonnes MS/ha, contre 9.93 pour le site le plus productif à fertilisation équivalente (F9). Lors de l'année de repousse, à l'exception du site F11 (9.53 t MS/ha en année 1 ; 8.76 t MS/ha en année 2), l'ensemble des sites a produit davantage de biomasse, malgré une production qui varie encore du simple au double (9.83 à 18.18 t MS/ha en moyenne).

3.2. Influence des conditions abiotiques sur la croissance

3.2.1. Disponibilité azotée

Figure 5.2. Production de biomasse aérienne à la récolte en fonction de la fourniture azotée du sol lors de l'année d'implantation (à gauche 5.2a) et de repousse (à droite 5.2b). Les barres d'erreurs correspondent aux écarts-types

L'effet positif de la disponibilité en azote (F value = 29.19, p-value < 0.001) sur la production de



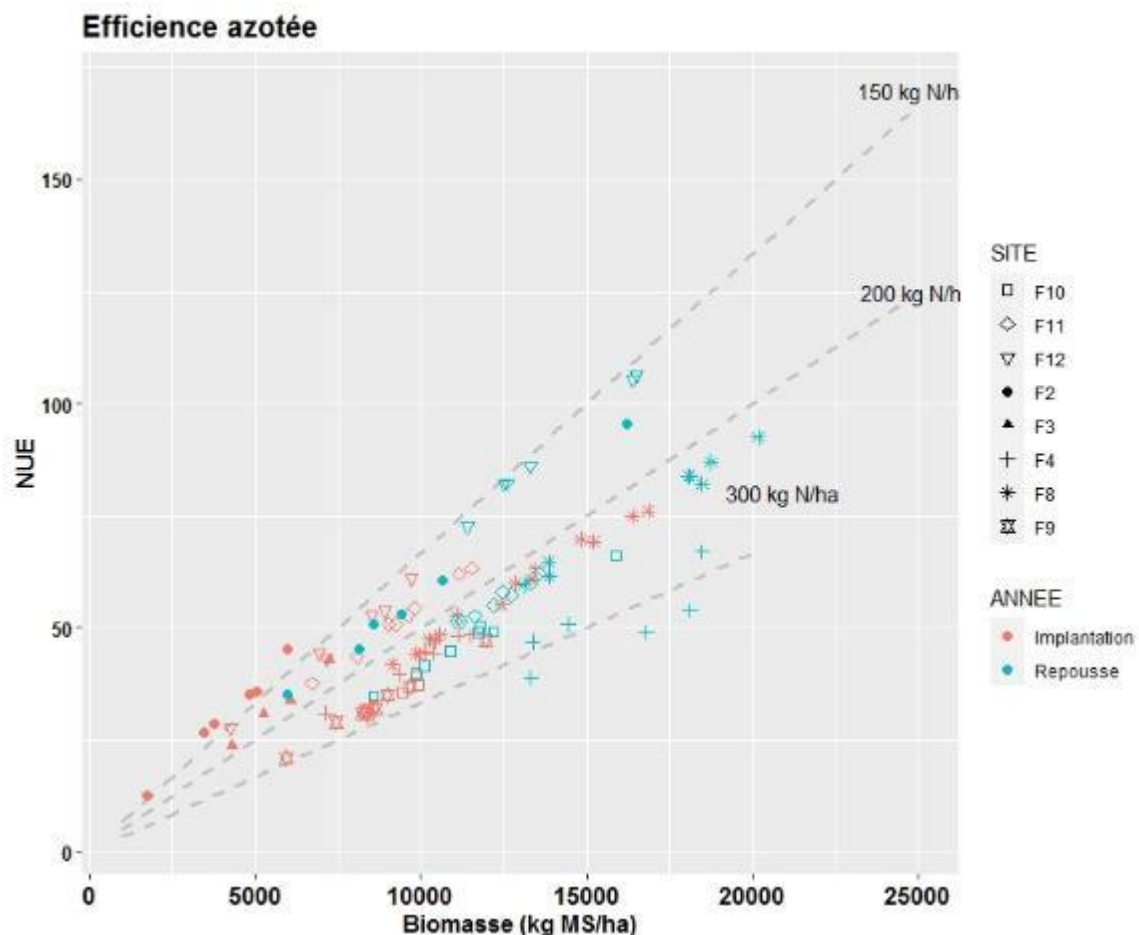
biomasse aérienne de *Th. intermedium* est bien identifié. Cependant, la réponse de la culture à l'azote est inégale en fonction des sites et de l'année étudiée. L'hétérogénéité intra-site témoigne de la

variabilité de développement et de densité du couvert au sein d'une même parcelle. Par ailleurs, la variabilité de production vis-à-vis du potentiel nutritif estimé, en particulier lors de l'année de repousse où la fourniture azotée estimée semble n'avoir qu'un impact marginal sur la productivité du couvert, indique l'importance de préciser les conditions de disponibilité de l'azote dans le cas de couvert pérenne, mal appréhendée par les modèles de gestion de la fertilisation basés sur les cultures annuelles (Cahurel et al., 2018 ; Strullu et al., 2020).

Pendant la phase d'implantation (Fig. 5.2a), le potentiel de fourniture azotée permet de discriminer les sites à faible ou fort potentiel. Cette structuration est toutefois altérée par la forte variabilité observée, où certains sites expriment une production particulièrement forte (F8) ou particulièrement faible (F3, F9, 10) par rapport au volume d'azote considéré. Cette variabilité est d'autant plus forte lors de l'année de repousses (Fig. 5.2b) où, par exemple, la biomasse produite entre les sites F4 et F8 n'est statistiquement pas différente malgré ~100 unités d'azote supplémentaires sur le site F4. Outre l'estimation de la disponibilité azotée, plusieurs facteurs de croissance sont susceptibles d'intervenir sur les potentiels de production. La disponibilité hydrique et la compétition avec les adventices seront analysés dans les sections suivantes.

D'une manière générale, et bien que la courbe de réponse ne représente pas d'inflexion notable, la production de biomasse lors de l'implantation ne semble pas bénéficier des unités d'azote supplémentaires au-delà de ~220 kg par hectare (la position des points expérimentaux sur l'axe y est similaire). Des travaux en cours, notamment ceux menés par l'équipe de Gembloux AgroBioTech, devraient préciser les quantités critiques requises pour la production de biomasse de la culture (Annexe 2). L'analyse de coefficient apparent d'utilisation de l'azote, ainsi que l'évaluation de la typologie fonctionnelle de la culture (rapport tiges-feuilles, taux de matière sèche, durée de vie des feuilles, surface foliaire spécifique, teneur azotée ; Cruz et al., 2019, 2010; Jouany et al., 2011) devraient apporter un regard critique quant à la demande physiologique de la plante. Les teneurs azotées très faibles (<1.5%) de la biomasse aérienne en fin de cycle, et ce malgré les pratiques de fertilisation (Taugtes et al., 2018 ; Annexe 2), suggèrent des besoins faibles liées à une efficacité photosynthétique très élevée et/ou à un ratio d'azote structurel et métabolique différent (Justes et al., 1997).

Figure 5.3. Efficacité azotée de *Th. intermedium* lors de l'année d'implantation (en rouge) et de repousse (en bleu). Les sites sont indiqués par la forme des points. Les droites pointillées indiquent la valeur de NUE pour une biomasse et une fourniture azotée données. Un déplacement vertical au dessus d'une droite correspond à une production constante de biomasse, réalisée avec moins d'azote disponible et donc à une meilleure efficacité.

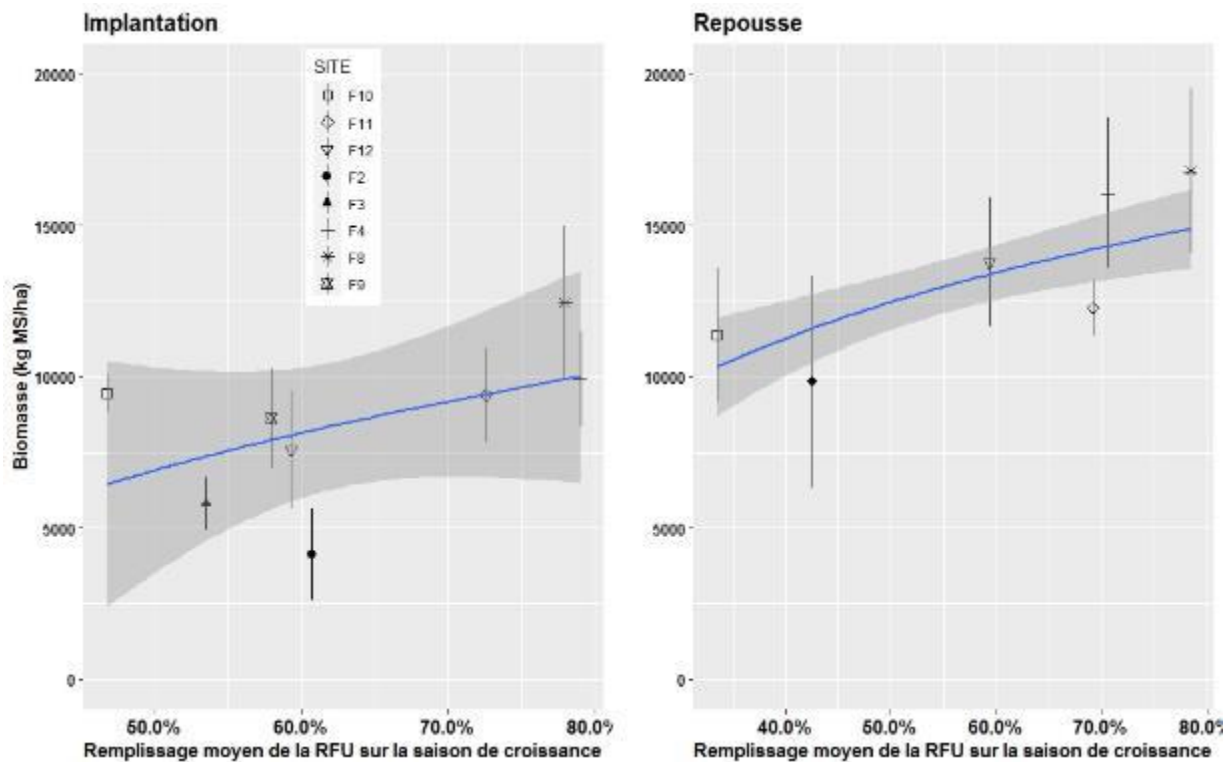


Pour des quantités d'azote équivalentes, la production de biomasse très supérieure lors de l'année de repousse sur plusieurs sites (F2, F4, F10, F12 ; Fig. 5.3) suggère une efficacité d'usage de l'azote supérieure. Toutefois, la fourniture azotée disponible est sûrement supérieure à celle estimée en raison du développement racinaire plus important et d'un apport de litière organique (racines, tiges, feuilles). Toutefois il paraît peu probable que les rapports de biomasse variant du simple au double entre l'implantation et la repousse (e.g. F12) puissent correspondre uniquement à une augmentation proportionnelle de l'azote disponible. L'amélioration de l'efficacité d'usage de l'azote peut être la conséquence du développement racinaire et de la biomasse aérienne supérieure et anticipée dès les premiers mois de repousse post-récolte (Fig. 5.1 ; Chapitre 3), permettant une activité physiologique et une capacité d'utilisation des ressources plus importante, favorable à une meilleure efficacité de conversion du rayonnement intercepté (Bélanger and Gastal, 2000).

Ce contraste important entre la phase d'implantation et la repousse de la culture suggère que le diagnostic du stress azoté de la culture et le pilotage de la fertilisation, doit impérativement prendre en compte cette évolution fonctionnelle, où la sensibilité de la culture peut évoluer. Une évolution des besoins critiques en azote en fonction de l'âge du peuplement a par ailleurs déjà été observée sur d'autres graminées vivaces telles que *Phleum pratense* (Bélanger and Ziadi, 2008).

3.2.2. Disponibilité hydrique

Figure 5.4. Production de biomasse en fonction du remplissage moyen de la réserve facilement utilisable du sol lors de l'année d'implantation (à gauche 5.4a) et de repousse (à droite 5.4b). Les barres d'erreurs correspondent aux écarts-types.

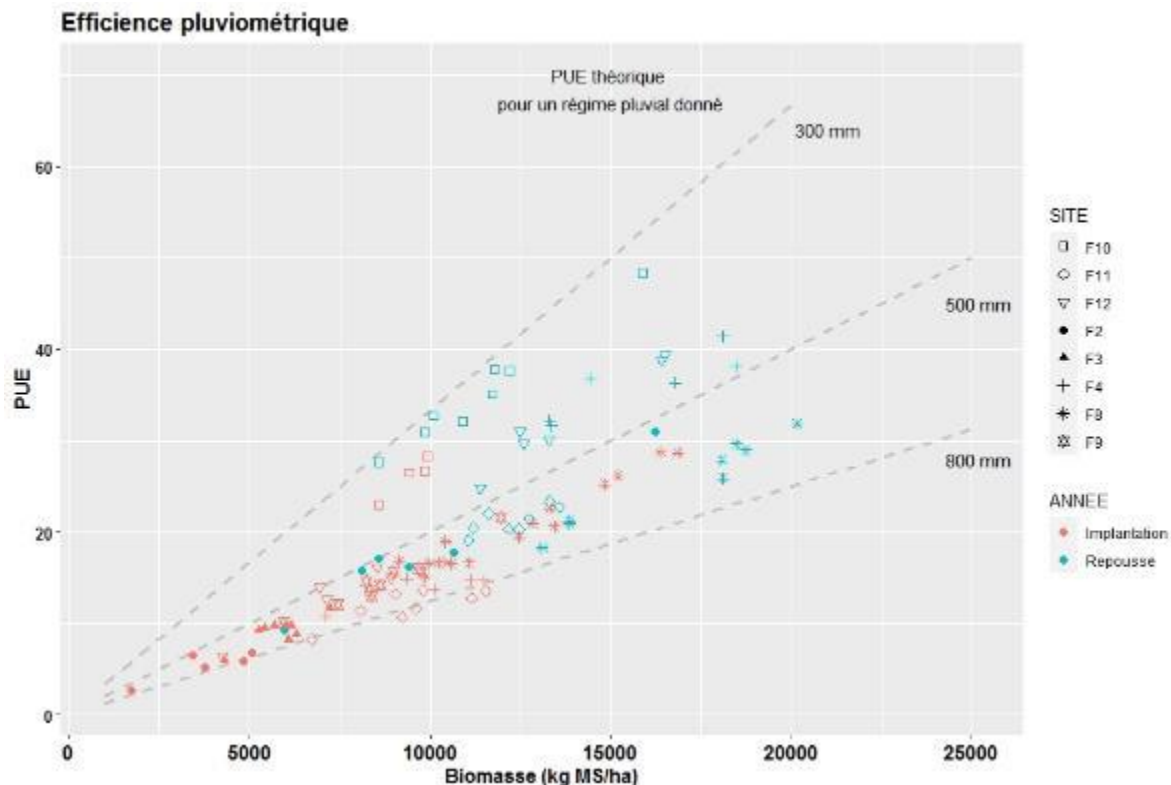


L'effet de la disponibilité hydrique, exprimée en remplissage moyen de la RFU sur la saison de croissance, est très significatif (F value= 31.88, p -value < 0.001) sur la production de biomasse.

Contrairement à la fourniture azotée disponible, cet effet est davantage marqué lors de l'année de repousse, où les niveaux de remplissage discriminent particulièrement les niveaux de production réalisés (Fig. 5.4). Ceci peut être expliqué par les quantités de biomasse nettement supérieures lors de l'année de repousse, à l'origine d'un potentiel de transpiration plus important (De Oliveira et al., 2018; Vico and Brunzell, 2017), et générant une sensibilité plus élevée aux déficits hydriques lors des productions de biomasse importantes.

Indépendamment des fluctuations saisonnières, l'efficacité d'utilisation hydrique de *Th. intermedium* est plus élevée que pour les cultures annuelles et favoriserait la stabilité de la production (De Oliveira et al., 2018; Vico and Brunzell, 2017). En accord avec les résultats proposés par Vico and Brunzell (2017), l'âge et de le développement de la culture sont néanmoins déterminants pour l'appréhension de ces propriétés. L'efficacité pluviométrique est bien supérieure lors de l'année de repousse (Fig. 5.5), et indique que la valorisation de l'eau lors de la phase d'implantation est plus limitée. Ceci peut être la conséquence de contraintes liées à la construction du système racinaire et au cycle de développement tardif, responsables i) d'une allocation défavorable de l'assimilation de carbone et ii) d'un stress hydrique estival mal compensé lors de l'année d'implantation par la valorisation de ressources hydriques captées lors du remplissage hivernal du sol, comme cela peut se produire lors des années de repousse via le développement profond du système racinaire (De Oliveira et al., 2019).

Figure 5.5. Efficience pluviométrique de *Th. intermedium* lors de l'année d'implantation (en rouge) et de repousse (en bleu). Les sites sont indiqués par la forme des points. Les droites pointillées indiquent la valeur de PUE pour une biomasse et une disponibilité hydrique données. Un déplacement vertical au dessus d'une droite correspond à une production constante de biomasse, réalisée avec moins d'eau disponible.

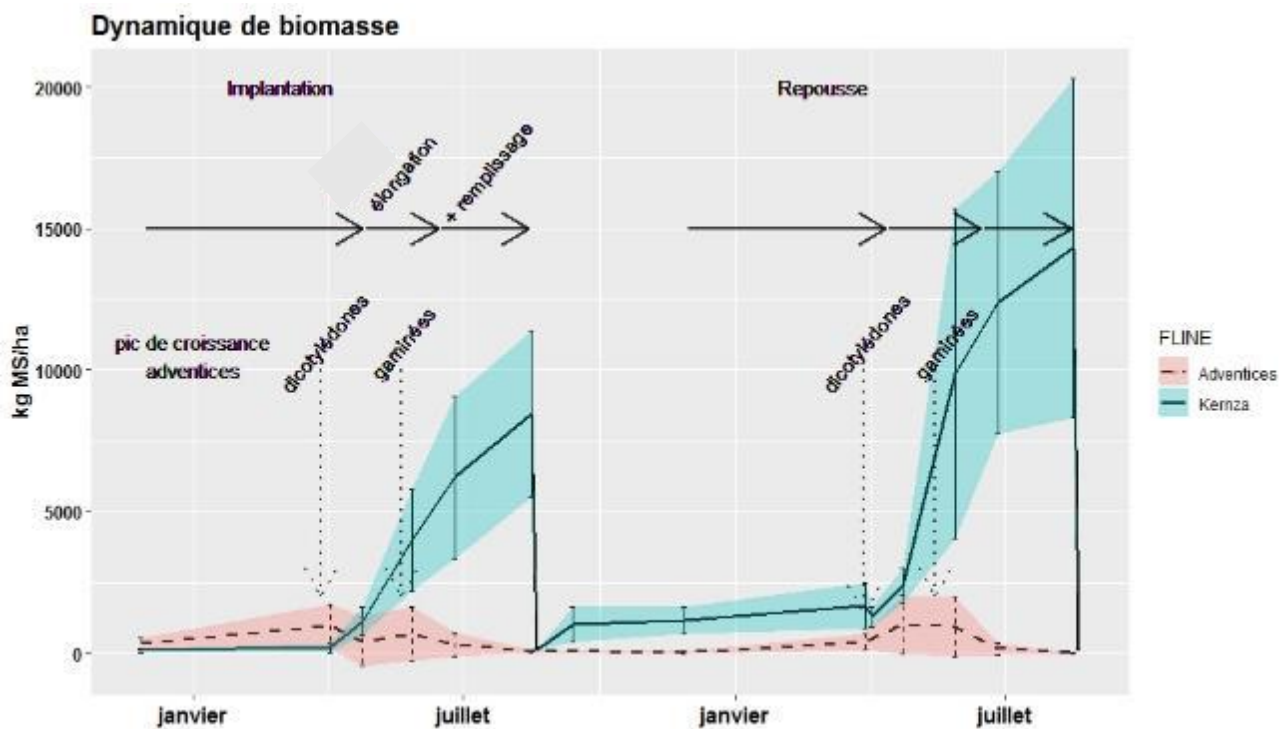


Le couplage des flux et besoins eau-azote indique également que les conditions de nutrition hydrique de la culture affectent en retour sa nutrition azotée. D'après le profil racinaire de *Th. intermedium* (Chapitre 3), caractérisé par des racines épaisses et denses, il est possible que la culture soit particulièrement sensible aux déficits azotés induits par le stress hydrique en raison d'une moindre efficacité racinaire pour l'acquisition des nutriments (longueur spécifique racinaire plus faible) comparativement aux céréales annuelles ou aux graminées fourragères disposant de racines plus fines (Gonzalez-Dugo et al., 2005). La conductance générée par la transpiration du peuplement étant déterminante pour réguler la disponibilité de l'azote pour le système racinaire (Keller, 2005), la fermeture stomatique générée par les déficits hydriques peut alors être doublement préjudiciable à la culture. Plusieurs études ont illustré cette association d'effets entre la disponibilité hydrique et la nutrition azotée en distinguant une modification des besoins azotés critiques en conditions hydriques limitantes (Bélangier et al., 2001; Errecart et al., 2014; Gonzalez-Dugo et al., 2010), du fait d'une réduction des organes foliaires et de l'activité photosynthétique, premiers commanditaires d'azote.

Bien que l'effet combiné de la disponibilité azotée et hydrique permettent d'identifier les sites les plus productifs, la variabilité toujours observée entre les sites et l'hétérogénéité des mesures réalisées démontrent que la caractérisation du pool de ressources disponible n'est pas suffisante. La suite de l'analyse propose d'identifier la sensibilité de la culture au développement des adventices concurrentes pour l'accès aux ressources hydrique et azotée.

3.3. Influence de conditions biotiques de croissance : compétition avec les adventices

Figure 5.6. Dynamique de croissance de *Th. intermedium* et des adventices lors de l'année d'implantation (à gauche) et de repousse (à droite). Les barres d'erreurs indiquent les écarts-types. Les biomasses de la culture correspondent à la courbe pleine (en bleu). Les biomasses d'adventices correspondent à la courbe en pointillée (en rouge).



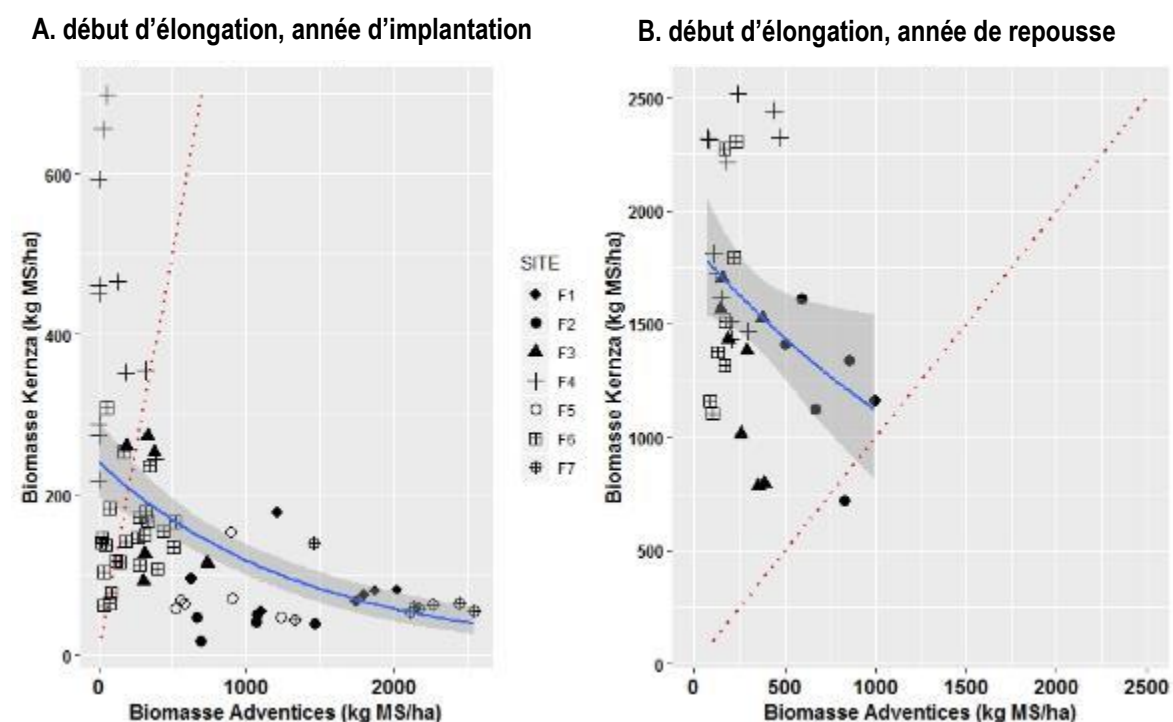
Le développement des adventices représente un paramètre essentiel puisqu'il renseigne sur la compétitivité réelle de la culture vis-à-vis des adventices pour l'accès aux ressources hydriques et azotées du système. En général, la biomasse d'adventices au printemps ne semble pas évoluer fortement entre l'année d'implantation et l'année de repousse (Fig 5.6). En revanche, elle est réduite sur la période automnale lors de la repousse post-récolte de la culture. Il est également notable que la production maximale de biomasse d'adventices ait lieu lorsque la culture est encore peu développée (début élongation). Bien que la production de biomasse de *Th. intermedium* soit essentiellement influencée par la période d'échantillonnage (épi 1 cm vs floraison, année d'implantation vs année de repousse ; F value= 192.78, p-value= 2.2×10^{-16}), la biomasse d'adventices, et son interaction avec la période d'échantillonnage, impactent significativement les performances de la culture (F value= 24.03 et 10.36, p-value= 2.36×10^{-4} et 8.92×10^{-6} respectivement).

Les biomasses d'adventices et de *Th. intermedium* sont corrélées négativement en début d'élongation les deux années, témoignant de relations de compétition, alors que cette corrélation n'est plus significative à la floraison (Fig. 5.7 et 5.8).

Lors de l'année d'implantation, (Fig. 5.7a), le peuplement végétal (*Th. intermedium* + adventices) est caractérisé en début d'élongation par une biomasse de la culture très faible (comprise entre ~ 100 et ~ 700 kg MS/ha), souvent plus faible que celle des adventices (ratio culture/adventices < 1 , Fig. 5.7a). En revanche, la biomasse produite par le peuplement de *Th. intermedium* à la même période lors de

l'année suivante est comprise entre ~750 et ~2500kg MS/ha, et domine cette fois-ci la biomasse d'adventices (ratio culture/adventices > 1, Fig. 5.7b). L'absence de mesures à la repousse sur les sites F1, F5, F7 (dispositifs détruits prématurément) où la flore adventive est fortement développée lors de l'implantation (~500 à ~2500 kg MS/ha) ne permet pas de conclure sur la capacité systématique de la culture à prendre le dessus et à contrôler les adventices l'année suivante lorsque le niveau de salissement initial est très élevé. Nous constatons que sur les parcelles maintenues la seconde année (F2,F3,F4,F6), la biomasse adventive présente en début de cycle n'a pas été réduite systématiquement mais que la culture s'est mieux développée. La poursuite des mesures sur les années suivantes est susceptible d'identifier plus clairement la réduction attendue de la biomasse d'adventices en raison d'une compétition progressive de la culture pour les ressources du système. Lors de l'année d'implantation, les ressources présentes en début de cycle peuvent être mieux valorisées par les adventices que par la culture dont le développement initial est lent et faible (Chapitre. 4).

Figure 5.7. Biomasse de *Th. intermedium* en fonction de la biomasse d'adventices au début de l'élongation lors de l'année d'implantation (a) et de repousse (b). Les lignes pointillées rouges correspondent au ratio biomasse de *Th. intermedium* sur biomasse d'adventices = 1.



Bien que les capacités de la culture à contrôler significativement la biomasse d'adventices en début de cycle ne soient pas démontrées, l'évolution du peuplement végétal a néanmoins impacté la composition floristique des communautés (Tableau 5.5). Sur l'ensemble des sites étudiés, la richesse spécifique a été réduite, en grande partie du fait de la disparition d'un grand nombre d'espèces dicotylédones, notamment printanières. Ceci témoigne de la compétitivité de *Th. Intermedium* vis-à-vis de ces espèces qui se développent lors de la montaison de la culture principale. En revanche, les espèces graminées, vivaces ou annuelles, semblent se maintenir malgré une plus forte biomasse de *Th. Intermedium*. Cette évolution qualitative de la flore adventive peut être expliquée par une compétition plus importante de *Th. intermedium* pour les ressources (eau, azote, lumière) lors de l'année de repousse, et ce dès l'automne. Le maintien des graminées suggère notamment une compétition importante pour la lumière, où les espèces à croissance verticale et à développement rapide sont privilégiées. Ce phénomène correspond à un processus d'assemblage des communautés

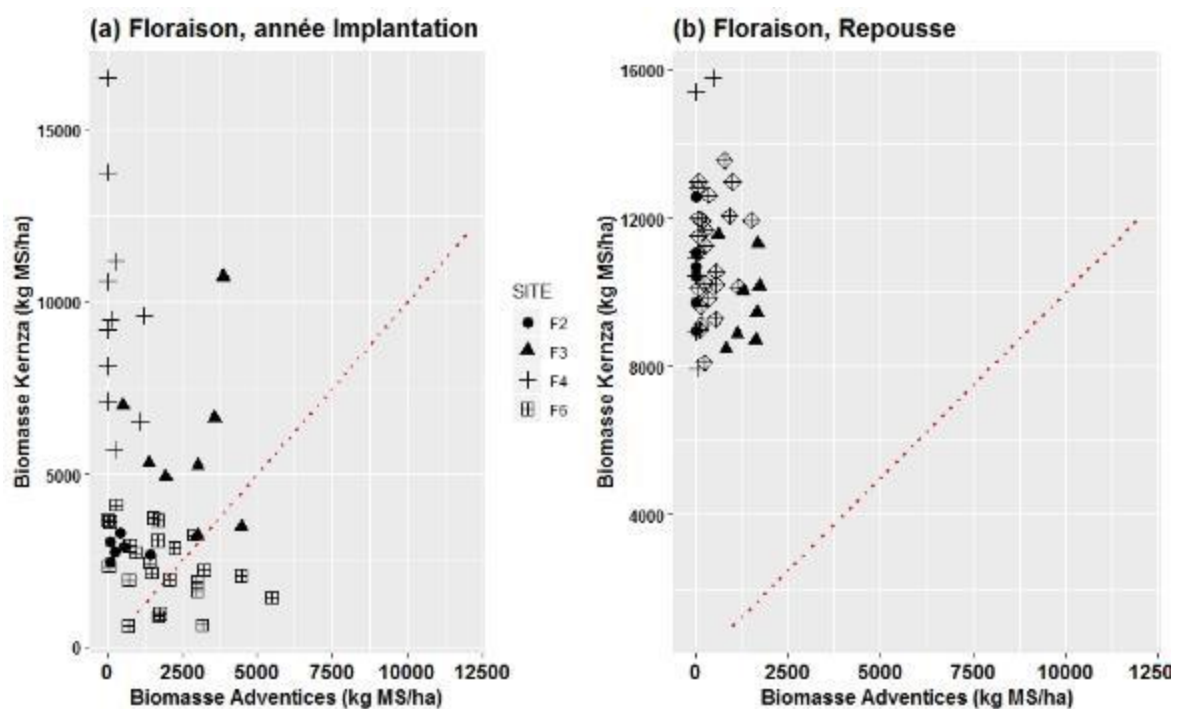
en réponse à un filtre d'habitat, réduisant la diversité des niches écologiques viables, sélectionnant les espèces par 'convergence de traits', et inhibant le développement d'autres en raison d'une compétition trop importante (Grime, 2006). Les résultats présentés dans le tableau 5.5 indique la capacité de la culture à réduire, lors de l'année de repousse, le développement des espèces telles que *Papaver rhoeas*, *Viola tricolor*, *Lamium purpureum*, *Veronica persica*, *Stellaria media* ou *Chenopodium album*, sans intervention de désherbage.

Sites		Année d'implantation, stade début élongation		
		Très haute fréquence d'apparition (>80%)	Haute fréquence d'apparition (>50%)	Richesse spécifique
F1	AB	<i>Holcus lanatus</i> , <i>Poa trivialis</i> , <i>Lolium multiflorum</i> , <i>Veronica persica</i> , <i>Stellaria media</i>	<i>Apera spica-venti</i> , <i>Papaver rhoeas</i> , <i>Senecio vulgaris</i>	22
F2	Conv.	<i>Alopecurus myosuroides</i> , <i>Veronica persica</i> , <i>Stellaria media</i>	<i>Paturin</i> , <i>Papaver rhoeas</i> , <i>Viola tricolor</i> , <i>Lamium purpureum</i>	15
F3	Conv.	<i>Veronica persica</i> , <i>Stellaria media</i> , <i>Viola tricolor</i>	<i>RGA</i> , <i>Cerastium arvense</i> , <i>Senecio vulgaris</i> , <i>Cardamine hirsute</i>	10
F4	Non labour	<i>Lolium perenne</i>	<i>Poa trivialis</i> , <i>Geranium molle</i>	15
F5	Conv.	<i>Veronica persica</i> , <i>Stellaria media</i> , <i>Chenopodium album</i> , <i>Papaver rhoeas</i>	<i>Lolium multiflorum</i> , <i>Apera spica-venti</i> , <i>Poa trivialis</i> , <i>Rumex</i>	13
F6	Conv.	<i>Lolium perenne</i> , <i>Mercurialis</i>	<i>Capsella bursa-pastoris</i> , <i>Sonchus arvensis</i> , <i>Erigeron</i>	16
F7	AB	<i>Arrhenatherum elatius</i> , <i>Holcus lanatus</i>	<i>Veronica arvensis</i> , <i>Chenopodium album</i> , <i>Apera spica-venti</i>	19
		Année de repousse stade début élongation		
F2	Conv.	<i>Alopecurus myosuroides</i>	<i>Poa trivialis</i> , <i>Veronica persica</i> , <i>Stellaria media</i>	9
F3	Conv.	<i>Lolium perenne</i>	-	8
F4	Non labour	<i>Lolium perenne</i> , <i>Poa trivialis</i>	-	7
F6	Conv.	<i>Lolium perenne</i>	-	9

Tableau 5.5. Composition floristique des prélèvements de biomasse d'adventices. Les graminées sont indiquées en gras, et les espèces vivaces en rouge. Les fréquences d'apparition correspondent à la présence de l'espèce au sein d'un quadrat parmi l'ensemble des quadrats observés. **Richesse spécifique** : nombre d'espèces présentes. **AB** : Agriculture Biologique. **Conv** : Agriculture Conventionnelle

Les mesures effectuées à la floraison démontrent une réduction des situations avec des développements extrêmes d'adventices lors de l'année de repousse (F3, F6), mais une réduction significative et générale des adventices n'est pas observée. En effet, en année de repousse, les biomasses adventices sont systématiquement maintenues en dessous de 2,5 t MS.ha⁻¹, alors qu'elles pouvaient dépasser 5 t MS.ha⁻¹ en année d'implantation (Fig. 5.8).

Figure 5.8. Biomasse de *Th. intermedium* en fonction de la biomasse d'adventices au stade floraison lors de l'année d'implantation (a) et de repousse (b). Les lignes pointillées rouges correspondent au ratio biomasse de *Th. intermedium* sur biomasse d'adventices = 1.



Ces résultats doivent être interprétés avec précaution dans la mesure où la période floraison tardive de *Th. intermedium* implique que ces mesures reflètent l'état du peuplement végétal après le 15 juin chaque année (1300-1700 DJ), période où l'essentiel des espèces d'adventices a achevé son cycle de croissance. Si la compétitivité de la culture est plus forte à cette période en raison de son pic de croissance (Fig. 5.1), et peut effectivement diminuer le développement des adventices printanières, le développement du couvert entre l'année d'implantation et l'année de repousse est promoteur d'un double effet dans l'assemblage des communautés du peuplement végétal. Tel que décrit ci-dessus, il sélectionne d'une part les espèces adaptées par leur similarité fonctionnelle avec la culture (e.g. graminées pour l'accès à la lumière en hauteur), tout en favorisant d'autre part une 'divergence de traits' (Grime, 2006; Navas and Violle, 2009), également appelée 'limitation de la similarité' (Garnier and Navas, 2013) ou 'complémentarité' (Justes et al., 2014). Cette divergence de traits est ici particulièrement exprimée à travers la sélection et le maintien d'espèces dont le cycle grainier et le pic de croissance sont plus précoces que celui de la culture (Fig. 5.6; Cruz et al., 2010), limitant ainsi un phénomène de compétition trop exclusif. De ce fait, le développement des espèces à croissance rapide telles que *Alopecurus myosuroides*, *Poa trivialis* ou *Lolium perenne* pourrait s'avérer particulièrement favorisé (Robins and Bushman, 2020), limitant par la même occasion les capacités de contrôle de ces adventices par la culture.

3.4. Synthèse des conditions de culture sur le réseau et des productions réalisées

Tableau 5.6. Synthèse des principaux de facteurs de croissance évalués et des performances observées. Les valeurs notées « - » correspondent à des mesures non disponibles. Les symboles donnés entre parenthèses correspondent à des estimations fiables mais non mesurées directement. Les légendes séparées par le symbole « / » indiquent une évolution entre l'année d'implantation et l'année de repousse suivante.

Sites (* AB)	Disponibilité azotée (kg N/ha)	Disponibilité hydrique (% remplissage moyen de la RU)	Développement adventices au stade « épi 1 cm » lors de l'implantation (t MS/ha)	Production de biomasse
Légendes	+++ : >200 ++ : 150-200 + : <150	+++ : >70 ++ : 50-70 + : <50	+++ : >1.5 ++ : 0.5-1.5 + : <0.5	++++ : >15 +++ : >10 ++ : 7.5-10 + : <7.5
F1*	-	-	+++	(+)
F2	+ / +++	++ / +	++	+ / +++
F3	++	++	+	++ / (++++)
F4	+++	+++	+	++ / +++++
F5	-	-	++	(+)
F6	-	-	+	-
F7*	-	-	+++	(+)
F8	++	+++	(+)	+++ / +++++
F9	+++	++	(+)	++ / (++++)
F10	+++	+	(+)	++ / +++
F11	++ / +++	+++ / ++	(+)	++ / +++
F12	++	++	(+)	++ / +++

Le tableau 5.6 ci-dessus nous permet d'identifier et de synthétiser les tendances générales suivantes :

- Les productions de biomasse les plus faibles (< 7.5 tonnes de MS/ha) concernent les sites (F1, F2, F5, F7) présentant un développement important d'adventices (> 500kg MS/ha)
- Lors de l'année d'implantation, la disponibilité des ressources et le contrôle des adventices est favorable à l'obtention des meilleures performances de production (> 10 tonnes de MS/ha ; F8), même si ces conditions ne sont pas suffisantes pour garantir ces performances (F4, F9, F11). D'autres facteurs doivent être pris en compte (e.g. méthode d'implantation, réussite de l'implantation, etc.),
- La production de biomasse est systématiquement plus importante lors de la seconde année de production, et ce quelle que soient les conditions,
- L'unique situation (F2) où la biomasse produite lors de l'année de repousse est inférieure à 10 tonnes de MS/ha correspond à des conditions de culture défavorables, combinant le

développement d'adventices (> 500 kg MS/ha) et une disponibilité azotée et hydrique la plus faible du réseau d'essais,

- Lors de l'année de repousse, les meilleures performances de production (F4, F8) correspondent aux situations les plus favorables en termes de disponibilité hydrique (remplissage moyen de la réserve utile sur la saison de croissance > 70%).

4. Conclusion

Dans les situations géographiques testées, la dynamique de croissance implique une double conséquence : une faible compétitivité de la culture vis-à-vis des adventices en début de cycle, et une exposition au déficit hydrique en fin de cycle, préjudiciable également à la nutrition minérale.

Le pic de croissance et la production de biomasse particulièrement exposés aux sécheresses estivales (disponibilité hydrique et minérale faible) questionnent le développement de ce type de culture dans des régions où les aléas climatiques et les périodes de sécheresse sont de plus en plus fréquents et intenses. Cette dynamique défavorable peut être compensée par une meilleure efficacité d'utilisation des ressources, diminuant ainsi les besoins critiques de la culture pendant les phases de croissance successives. Lors de la repousse, l'exemple de la production de biomasse sur le site F10 (entre 10 et 14 tonnes de matière sèche par hectare malgré le cumul de pluviométrie inférieur à 350mm sur l'année) témoigne des capacités de résistance de la plante en conditions sèches.

Les performances fonctionnelles de la culture apparaissent fortement associées au développement physiologique de la plante, caractérisé par une période de fonctionnement sub-optimal pour les peuplements en phase d'implantation. L'évolution du système racinaire (Chapitre 3) et de la densité de talles dans le peuplement indiquent des changements de caractéristiques du couvert, rendant une comparaison « toute chose égale par ailleurs » entre deux peuplements d'âges différents peu pertinente. Dans les parties souterraines, le volume de sol exploré, les réserves racinaires, et la modification des conditions de vie dans le sol, doivent modifier les conditions de croissance de la culture dans le temps. Pour les parties aériennes, la production de nouvelles talles issue de rhizomes ou du plateau de tallage modifie de fait la densité du couvert. La production foliaire, associée à la production de méristèmes, impacte la surface photosynthétique utile ainsi que la consommation de nutriments et d'eau. L'évaluation précise du couvert lors de stades précoces (automne, sortie d'hiver) suivants l'implantation ou la reprise de végétation, pourrait représenter un paramètre utile pour l'estimation du potentiel de production lors du cycle grainier suivant, et permettrait d'optimiser le pilotage technique (e.g. fertilisation, fauche, désherbage), en lien avec le potentiel considéré et l'identification du risque de compétition intra et interspécifique.

Cette évolution du peuplement implique deux perceptions très différentes du couvert végétal en fonction de l'utilisation envisagée. Dans la perspective d'une installation de longue durée (> 3 ans), les interactions de compétition intra-spécifique au sein du couvert doivent être intégrées dans la stratégie d'implantation. A l'inverse, dans la perspective d'utilisation défendue ici, l'intérêt d'une implantation de courte durée (<3 ans) repose essentiellement sur le développement rapide et réussi du couvert pour atteindre un peuplement fonctionnel quant à l'acquisition et la valorisation des ressources du système. Dans ce sens, l'étude des conditions d'implantation est indispensable pour améliorer les performances précoces de la culture, et réduire l'hétérogénéité forte de la production intra et inter sites. A l'instar du développement de certaines flores adventives décrites plus haut, le cycle tardif et la désynchronisation entre la croissance et l'offre pédoclimatique offre une opportunité très importante pour concevoir des implantations de cultures associées (e.g. graminées-légumineuses), capables de faciliter la gestion des bioagresseurs, du sol et de la disponibilité en nutriments (Duchene et al., 2017). L'intégration d'une culture associée (éphémère ou permanente, annuelle ou pérenne) permettrait

également de concevoir un système plus attractif en améliorant la productivité totale du peuplement, tamponnant les variations de production d'une des espèces considérées, et diminuant le risque associé à la première année d'implantation de *Th. intermedium*.

Références

- Allen, R.G., Food and Agriculture Organization of the United Nations (Eds.), 1998.** Crop evapotranspiration: guidelines for computing crop water requirements, FAO irrigation and drainage paper. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Bélanger, G., Gastal, F., 2000.** Nitrogen utilization by forage grasses. *Can. J. Plant Sci.* 80, 11–20. <https://doi.org/10.4141/P99-033>
- Bélanger, G., Walsh, J.R., Richards, J.E., Milburn, P.H., Ziadi, N., 2001.** Critical Nitrogen Curve and Nitrogen Nutrition Index for Potato in Eastern Canada. *Am. J. Pot Res* 78, 355–364. <https://doi.org/10.1007/BF02884344>
- Bélanger, G., Ziadi, N., 2008.** Phosphorus and Nitrogen Relationships during Spring Growth of an Aging Timothy Sward. *Agronomy Journal* 100, 1757–1762. <https://doi.org/10.2134/agronj2008.0132>
- Brisson, N., Launay, M., Mary, B. (Eds.), 2009.** Conceptual basis, formalisations and parameterization of the STICS crop model, Quae. ed, Update Sciences and technologies.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2010.** Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2. ed. ed. Springer, New York, NY.
- Cacho, J.F., Negri, M.C., Zumpf, C.R., Campbell, P., 2017.** Introducing perennial biomass crops into agricultural landscapes to address water quality challenges and provide other environmental services: Integrating perennial bioenergy crops into agricultural landscapes. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Energy and Environment* e275. <https://doi.org/10.1002/wene.275>
- Cahurel, J.-Y., Bidaut, F., Crété, X., Damay, N., Dubrulle, P., Dumot, V., Garcia, O., Genevet, B., Goutouly, J.-P., Guilbault, P., Heurtaux, M., Larrieu, J.F., Le Roux, C., Machet, J.-M., Mejean, I., Metay, A., Morvan, G., Plénet, D., Trambouze, W., 2018.** N-Pérennes, un outil de raisonnement de la fertilisation azotée en cultures pérennes : application à la vigne et à certains arbres fruitiers. *Innovations Agronomiques* 63, 433–443. <https://doi.org/10.15454/1.5191200753969443E12>
- Cohan, J.-P., Le Souder, C., Guicherd, C., Lorgeou, J., Du Cheyron, P., Bonnefoy, M., Decarrier, A., Piraux, F., Laurent, F., 2019.** Combining breeding traits and agronomic indicators to characterize the impact of cultivar on the nitrogen use efficiency of bread wheat. *Field Crops Research* 242, 107588. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107588>
- Crews, T.E., 2016.** Closing the Gap between Grasslands and Grain Agriculture. *Kan. JL & Pub. Pol'y* 26, 274.
- Cruz, P., Lezana, L., Durante, M., Jaurena, M., Figari, M., Bittencourt, L., Theau, J.-P., Massa, E., Viegas, J., Ferreira de Quadros, F.L., 2019.** A functional classification of 63 common Poaceae in the “Campos” grasslands of South America. *Ecología Austral* 29, 239–248. <https://doi.org/10.25260/EA.19.29.2.0.727>
- Cruz, P., Theau, J.P., Lecloux, E., Jouany, C., Duru, M., 2010.** Typologie fonctionnelle de graminées fourragères pérennes: une classification multitraits. *Fourrages* 201, 11–17.
- Culman, S.W., Snapp, S.S., Ollenburger, M., Basso, B., DeHaan, L.R., 2013.** Soil and Water Quality Rapidly Responds to the Perennial Grain Kernza Wheatgrass. *Agronomy Journal* 105, 735. <https://doi.org/10.2134/agronj2012.0273>
- De Oliveira, G., Brunsell, N.A., Crews, T.E., DeHaan, L.R., Vico, G., 2019.** Carbon and water relations in perennial Kernza (*Thinopyrum intermedium*): An overview. *Plant Science* 110279-. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110279>
- De Oliveira, G., Brunsell, N.A., Sutherlin, C.E., Crews, T.E., DeHaan, L.R., 2018.** Energy, water and carbon exchange over a perennial Kernza wheatgrass crop. *Agricultural and Forest Meteorology* 249, 120–137. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.11.022>
- DeHaan, L., Christians, M., Crain, J., Poland, J., 2018.** Development and Evolution of an Intermediate Wheatgrass Domestication Program. *Sustainability* 10, 1499. <https://doi.org/10.3390/su10051499>
- Dick, C., Cattani, D., Entz, M., 2018.** Kernza Intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) grain production as influenced by legume intercropping and residue management. *Canadian Journal of Plant Science* 98, 1376–1379.
- Dubrulle, P., Machet, J.M., Damay, N., 2004.** Azofert: a new decision support tool for fertiliser N recommendations., in: *Controlling Nitrogen Flows and Losses*. pp. 500–501.

- Duchene, O., Vian, J.-F., Celette, F., 2017.** Intercropping with legume for agroecological cropping systems: Complementarity and facilitation processes and the importance of soil microorganisms. A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 240, 148–161. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.02.019>
- Errecart, P.M., Agnusdei, M.G., Lattanzi, F.A., Marino, M.A., Berone, G.D., 2014.** Critical Nitrogen Concentration Declines with Soil Water Availability in Tall Fescue. *Crop Science* 54, 318–330. <https://doi.org/10.2135/cropsci2013.08.0561>
- Favre, J.R., Castiblanco, T.M., Combs, D.K., Wattiaux, M.A., Picasso, V.D., 2019.** Forage nutritive value and predicted fiber digestibility of Kernza intermediate wheatgrass in monoculture and in mixture with red clover during the first production year. *Animal Feed Science and Technology* 258, 114298. <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2019.114298>
- Fontaine, S., Barot, S., Barré, P., Bdioui, N., Mary, B., Rumpel, C., 2007.** Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature* 450, 277–280. <https://doi.org/10.1038/nature06275>
- Frich, P., Alexander, L., Della-Marta, P., Gleason, B., Haylock, M., Klein Tank, A., Peterson, T., 2002.** Observed coherent changes in climatic extremes during the second half of the twentieth century. *Climate Research* 19, 193–212. <https://doi.org/10.3354/cr019193>
- Garnier, E., Navas, M.-L., 2013.** Diversité fonctionnelle des plantes: traits des organismes, structure des communautés, propriétés des écosystèmes : cours. De Boeck, Bruxelles.
- Gastal, F., Lemaire, G., 2002.** N uptake and distribution in crops: an agronomical and ecophysiological perspective. *Journal of Experimental Botany* 53, 789–799. <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.370.789>
- Glover, J. D., Culman, S.W., DuPont, S.T., Broussard, W., Young, L., Mangan, M.E., Mai, J.G., Crews, T.E., DeHaan, L.R., Buckley, D.H., 2010a.** Harvested perennial grasslands provide ecological benchmarks for agricultural sustainability. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 137, 3–12. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.11.001>
- Glover, J.D., Reganold, J.P., Bell, L.W., Borevitz, J., Brummer, E.C., Buckler, E.S., Cox, C.M., Cox, T.S., Crews, T.E., Culman, S.W., DeHaan, L.R., Eriksson, D., Gill, B.S., Holland, J., Hu, F., Hulke, B.S., Ibrahim, A.M.H., Jackson, W., Jones, S.S., Murray, S.C., Paterson, A.H., Ploschuk, E., Sacks, E.J., Snapp, S., Tao, D., Tassel, D.L.V., Wade, L.J., Wyse, D.L., Xu, Y., 2010b.** Increased Food and Ecosystem Security via Perennial Grains. *Science* 328, 1638–1639. <https://doi.org/10.1126/science.1188761>
- Gonzalez-Dugo, V., Durand, J.-L., Gastal, F., 2010.** Water deficit and nitrogen nutrition of crops. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 30, 529–544. <https://doi.org/10.1051/agro/2009059>
- Gonzalez-Dugo, V., Durand, J.-L., Gastal, F., Picon-Cochard, C., 2005.** Short-term response of the nitrogen nutrition status of tall fescue and Italian ryegrass swards under water deficit. *Aust. J. Agric. Res.* 56, 1269–1276. <https://doi.org/10.1071/AR05064>
- Grime, J.P., 2006.** Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17, 255–260. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02444.x>
- Habbib, H., 2017.** Impacts des systèmes de cultures sur l’efficience d’utilisation de l’azote chez le blé et le maïs : Influence du travail du sol, des couverts végétaux d’interculture et de l’historique de fertilisation azotée (These de doctorat). Amiens.
- Hayes, R., Wang, S., Newell, M., Turner, K., Larsen, J., Gazza, L., Anderson, J., Bell, L., Cattani, D., Frels, K., Galassi, E., Morgounov, A., Revell, C., Thapa, D., Sacks, E., Sameri, M., Wade, L., Westerbergh, A., Shamanin, V., Amanov, A., Li, G., 2018.** The Performance of Early-Generation Perennial Winter Cereals at 21 Sites across Four Continents. *Sustainability* 10, 1124. <https://doi.org/10.3390/su10041124>
- Hunter, M.C., Sheaffer, C.C., Culman, S.W., Jungers, J.M., 2020a.** Effects of defoliation and row spacing on intermediate wheatgrass I: Grain production. *Agronomy Journal*. <https://doi.org/10.1002/agj2.20128>
- Hunter, M.C., Sheaffer, C.C., Culman, S.W., Lazarus, W.F., Jungers, J.M., 2020b.** Effects of defoliation and row spacing on intermediate wheatgrass II: Forage yield and economics. *Agronomy Journal* n/a. <https://doi.org/10.1002/agj2.20124>
- Jamagne, M., Bétrémieux, R., Bégon, J.C., Mori, A., 1977.** Quelques données sur la variabilité dans le milieu naturel de la réserve en eau des sols. *Bull. Tech. Inf.* 324-325, 627-641
- Jouany, C., Cruz, P., Daufresne, T., Duru, M., 2011.** Biological Phosphorus Cycling in Grasslands: Interactions with Nitrogen, in: Bünemann, E., Oberson, A., Frossard, E. (Eds.), *Phosphorus in Action: Biological Processes in Soil Phosphorus Cycling, Soil Biology*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 275–294. https://doi.org/10.1007/978-3-642-15271-9_11
- Jungers, J.M., DeHaan, L.R., Betts, K.J., Sheaffer, C.C., Wyse, D.L., 2017.** Intermediate Wheatgrass Grain and Forage Yield Responses to Nitrogen Fertilization. *Agronomy Journal* 109, 462–472. <https://doi.org/10.2134/agronj2016.07.0438>

- Jungers, J.M., Frahm, C.S., Tautges, N.E., Ehlke, N.J., Wells, M.S., Wyse, D.L., Sheaffer, C.C., 2018.** Growth, development, and biomass partitioning of the perennial grain crop *Thinopyrum intermedium*: Growth, development, and biomass partitioning of a perennial grain crop. *Annals of Applied Biology*. <https://doi.org/10.1111/aab.12425>
- Justes, E., Bedoussac, L., Corre-Hellou, G., Fustec, J., Hinsinger, P., Jeuffroy, M.-H., Journet, E.-P., Louarn, G., Naudin, C., Pelzer, E., 2014.** Les processus de complémentarité de niche et de facilitation déterminent le fonctionnement des associations végétales et leur efficacité pour l'acquisition des ressources abiotiques. *Innovations agronomiques* 1–24.
- Justes, E., Jeuffroy, M.-H., Mary, B., 1997.** Wheat, Barley, and Durum Wheat, in: *Diagnosis of the Nitrogen Status in Crops*. Springer Science & Business Media, p. 240.
- Keller, M., 2005.** Deficit Irrigation and Vine Mineral Nutrition. *Am J Enol Vitic.* 56, 267–283.
- Klein Tank, A.M.G., Wijngaard, J.B., Können, G.P., Böhm, R., Demarée, G., Gocheva, A., Mileta, M., Pashiardis, S., Hejkrlik, L., Kern-Hansen, C., Heino, R., Bessemoulin, P., Müller-Westermeier, G., Tzanakou, M., Szalai, S., Pálsdóttir, T., Fitzgerald, D., Rubin, S., Capaldo, M., Maugeri, M., Leitass, A., Bukantis, A., Aberfeld, R., Engelen, A.F.V. van, Forland, E., Miletus, M., Coelho, F., Mares, C., Razuvaev, V., Nieplova, E., Cegnar, T., López, J.A., Dahlström, B., Moberg, A., Kirchhofer, W., Ceylan, A., Pachaliuk, O., Alexander, L.V., Petrovic, P., 2002.** Daily dataset of 20th-century surface air temperature and precipitation series for the European Climate Assessment. *International Journal of Climatology* 22, 1441–1453. <https://doi.org/10.1002/joc.773>
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P.B., Christensen, R.H.B., Jensen, S.P., 2019.** ImerTest: Tests in Linear Mixed Effects Models.
- Lemaire, G., Salette, J., 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. <https://doi.org/10.1051/agro:19840503>
- Li, S., Barreiro, A., Jensen, E.S., Zhang, Y., Mårtensson, L.-M.D., 2019.** Early interspecific dynamics, dry matter production and nitrogen use in Kernza (*Thinopyrum intermedium*) – alfalfa (*Medicago sativa* L.) mixed intercropping. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B — Soil & Plant Science* 1–11. <https://doi.org/10.1080/09064710.2019.1686164>
- Liang, Z., Elsgaard, L., Nicolaisen, M.H., Lyhne-Kjærbye, A., Olesen, J.E., 2018.** Carbon mineralization and microbial activity in agricultural topsoil and subsoil as regulated by root nitrogen and recalcitrant carbon concentrations. *Plant and Soil* 433, 65–82. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3826-z>
- Navas, M.L., Violle, C., 2009.** Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities? *COMMUNITY ECOLOGY* 10, 131–137. <https://doi.org/10.1556/ComEc.10.2009.1.15>
- Porter, J.R., Xie, L., Challinor, A.J., Cochran, K., Howden, S.M., Iqbal, M.M., Lobell, D.B., Travasso, M.I., 2014.** Chapter 7: Food Security and Food Production Systems, in: *Food Security and Food Production Systems*. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, pp. 485–533.
- Pugliese, J.Y., Culman, S.W., Sprunger, C.D., 2019.** Harvesting forage of the perennial grain crop kernza (*Thinopyrum intermedium*) increases root biomass and soil nitrogen cycling. *Plant and Soil*. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-03974-6>
- Robins, J.G., Bushman, B.S., 2020.** Turfgrass performance of perennial wheatgrass species when grown as monocultures and mixtures. *Agronomy Journal* n/a. <https://doi.org/10.1002/agj2.20346>
- Salomé, C., Nunan, N., Pouteau, V., Lerch, T.Z., Chenu, C., 2010.** Carbon dynamics in topsoil and in subsoil may be controlled by different regulatory mechanisms. *Global Change Biology* 16, 416–426. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01884.x>
- Sprunger, C.D., Culman, S.W., Robertson, G.P., Snapp, S.S., 2018.** How Does Nitrogen and Perenniality Influence Belowground Biomass and Nitrogen Use Efficiency in Small Grain Cereals? *Crop Science* 0, 0. <https://doi.org/10.2135/cropsci2018.02.0123>
- Strullu, L., Beaudoin, N., Thiébeau, P., Julier, B., Mary, B., Ruget, F., Ripoche, D., Rakotovololona, L., Louarn, G., 2020.** Simulation using the STICS model of C&N dynamics in alfalfa from sowing to crop destruction. *European Journal of Agronomy* 112, 125948. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2019.125948>
- Tautges, N.E., Jungers, J.M., DeHaan, L.R., Wyse, D.L., Sheaffer, C.C., 2018.** Maintaining grain yields of the perennial cereal intermediate wheatgrass in monoculture v. bi-culture with alfalfa in the Upper Midwestern USA. *The Journal of Agricultural Science* 1–16. <https://doi.org/10.1017/S0021859618000680>
- Trenberth, K.E., Jones, P.D., Ambenje, P., Bojariu, R., Easterling, D., Klein Tank, A., Parker, D., Rahimzadeh, F., Renwick, J.A., Rusticucci, M., Soden, B., Zhai, P., 2007.** Observations: Surface and Atmospheric Climate

Change., in: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis: Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge ; New York, pp. 236–336.

Vico, G., Brunzell, N.A., 2017. Tradeoffs between water requirements and yield stability in annual vs. perennial crops. *Advances in Water Resources* 112, 189–202. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2017.12.014>

Zimbric, J.W., Stoltenberg, D.E., Picasso, V.D., 2020. Effective weed suppression in dual-use intermediate wheatgrass systems. *Agronomy Journal* 112. <https://doi.org/10.1002/agj2.20194>

Chapitre 6. Rendement en grains

Ce chapitre analyse l'élaboration du rendement et identifie les principaux facteurs explicatifs des performances obtenues. Les composantes du rendement sont utilisées pour appréhender l'architecture du rendement en grains. Les conditions de croissance (eau, azote, température et rayonnement) lors des phases végétatives, d'élongation, et de remplissage des grains sont évaluées d'après leur influence positive ou négative sur l'élaboration du rendement.

1. Introduction

La possibilité de produire et de valoriser du grain est un élément clé pour définir la valeur économique des 'céréales vivaces'. Ces céréales sont intéressantes dans l'optique de diversifier les systèmes de grandes cultures, où les cultures annuelles sont dominantes, et d'améliorer leurs performances environnementales. Parmi les avantages attendus, la séquestration du carbone, la protection des sols, une meilleure utilisation des ressources hydriques et minérales et la réduction des phénomènes de lixiviation pourraient être particulièrement bénéfiques à la durabilité et à la résilience des agroécosystèmes (Pimentel et al., 2012; Ryan et al., 2018). La domestication directe de populations de *Th. intermedium* [(Host) Barkworth & D.R.Dewey] est prometteuse. Parente des céréales *Triticum spp.*, elle est capable d'assurer une production de grains pluriannuelle utilisable pour l'alimentation humaine (DeHaan et al., 2018; DeHaan and Ismail, 2017). Hexaploïde à pollinisation croisée, cette graminée rhizomateuse possède une inflorescence en épi, composée de multiples épillets sessiles, chacun composé de plusieurs fleurons de structure comparable aux céréales cultivées (caryopse entouré de deux glumelles, lemme et paléole). La fertilité variable de ces épis (Larson et al., 2019) et les indices de récolte très faibles (Cattani and Asselin, 2018) impliquent une productivité fortement pénalisée par une allocation des ressources peu dirigée vers la production grainière et par l'hétérogénéité de celle-ci. Parmi une collection plus vaste de graminées fourragères vivaces, *Th. intermedium* a néanmoins été identifiée pour son potentiel agronomique (taille initiale et récoltabilité des grains, et vigueur à la repousse). L'espèce présente également une forte capacité de tallage, qui peut partiellement compenser la fertilité de ses épis. Un travail de sélection et d'amélioration végétale a débuté sur l'espèce *Th. intermedium* en 1988 au *Rodale Research Center* (Kutztown, PA, USA ; (Wagoner, 1990)), poursuivi depuis 2003 à *The Land Institute* (Salina, KS, USA ; (DeHaan et al., 2018)). Indépendamment du recours récent aux outils de génotypage pour améliorer la compréhension génomique des comportements phénotypique observés, les cycles de sélection sur les traits agronomiques ciblés (nombre de grains par épi, poids des grains, égrainage, etc.) ont permis une nette amélioration des principales composantes du rendement. Comparativement au matériel génétique original, les populations issues du cycle 5 de sélection présentent, en pépinière, des rendements par épi plus élevés de 143%, et une masse par graine supérieure de 60% en comparaison à la population originelle (DeHaan et al., 2018).

Malgré ces progrès, les rendements en grains observés au champ dépassent rarement 1 à 1.5 t. MS/ha (Hunter et al., 2020; Jungers et al., 2017; Tautges et al., 2018) et demeurent largement inférieurs aux potentiels atteints par les céréales annuelles. Malgré une valorisation du grain potentiellement meilleure que pour les céréales annuelles, du fait d'une valeur nutritionnelle intéressante et des spécificités apportées (mode de production vertueux, typicité...), augmenter la productivité en grain de ces céréales vivaces est un enjeu déterminant pour leur insertion dans les systèmes de culture. Bien que le processus de sélection ne détecte à ce jour pas d'opposition forte entre la progression des rendements en grains et la vigueur à la repousse (DeHaan et al., 2018), les potentiels de rendement plus faibles illustrent un processus d'évolution divergeant entre les plantes annuelles et vivaces, caractérisé par un compromis entre l'effort réalisé pour la reproduction sexuée et celui pour assurer les fonctions de survie et de pérennité (González-Paleo et al., 2016; Vico et al., 2016). Par ailleurs, les rendements en grains de *Th. intermedium* observés sont généralement maximaux les premières années de culture (2-3 ans) avant de décliner rapidement (Jungers et al., 2017; Tautges et al., 2018). Les causes de ce déclin sont multiples et incluent des enjeux techniques de gestion (e.g. densité du couvert, compétitions entre les parties végétatives et reproductives) et des limitations génétiques et physiologiques (Frahm et al., 2018; Hunter et al., 2020; Jungers et al., 2017).

Introduire *Th. intermedium* pendant quelques années (3-4 ans) dans une rotation céréalière permettrait de valoriser au maximum la production en grains, tout en répondant aux nombreux enjeux formulés aujourd'hui pour la protection des sols et de l'eau et la diversification des assolements (Kremen and Miles, 2012). Cependant, son intégration dans les systèmes de culture reste aujourd'hui compromise par une forte variabilité des rendements en grain obtenus d'une situation à l'autre et un manque de connaissances quant aux facteurs influençant cette production (Dick et al., 2018; Fernandez et al., *in press*; Hunter et al., 2020; Jungers et al., 2017; Pugliese et al., 2019; Tautges et al., 2018; Zimbric et al., 2020). L'influence des conditions environnementales de croissance est en effet peu étudiée et circonscrite à l'environnement d'étude, *de facto*, centrée sur les conditions nord-américaines. La disponibilité des ressources azotée et hydrique étant les principaux facteurs limitants des systèmes de grandes cultures, l'évaluation de réponses de la culture à différents contextes de croissance en termes de sol, de fertilisation, et d'offre climatique est une priorité.

Afin d'étudier le potentiel d'utilisation de *Th. intermedium* dans le cadre d'une rotation de cultures au sein des systèmes de production d'Europe de l'Ouest (systèmes céréaliers ou systèmes de polyculture élevage), ce travail a pour objectif de **définir les principaux facteurs explicatifs des faibles rendements en grains au cours des deux premières années de production**. Pour cela, ce travail pose les questions suivantes : i) Quelle allocation des ressources pour la production de grains ? ii) Quelle contribution des composantes du rendement sur le potentiel de production iii) Quelle influence des conditions de croissance (eau, azote, température et rayonnement) au cours des phases de croissance (phase végétative, élongation, remplissage) sur l'allocation des ressources et les composantes du rendement ?

2. Matériel & Méthodes

2.1. Caractéristiques des sites et variables étudiées

Ce travail s'appuie sur un réseau de parcelles comprenant 8 sites d'expérimentations menées en plein champ, implantés du 5 septembre au 19 octobre 2017 (6 parcelles) et le 18 septembre 2018 (2 parcelles). Une population de *Th. intermedium* (Cycle 3), sélectionnée et multipliée par The Land Institute (Salina, KS, USA, thelandinstitute.org), baptisée Kernza[®] a été implantée sur l'ensemble des sites à une densité de 18 kg/ha. Les principales caractéristiques des sites sont données dans le Tableau 6.1. Sur 3 sites, seul un traitement, représentant une pratique moyenne (chapitre 5), est suivi au cours des deux années. A l'inverse, plusieurs niveaux de fertilisation au printemps sont testés sur le site F8 de l'Université de Gembloux (3 modalités, 0, 50 et 100 kg N/ha, répétées sur 4 blocs) lors des deux années de production. Lors de l'année de repousse, plusieurs modalités sont également testées sur les sites F3 (2 modalités, 50 et 100 kg N/ha, répétées 4 fois), F4 (2 modalités, 50 et 100 kg N/ha, répétées sur 3 blocs), et F11 (2 modalités, 0 et 100 kg N/ha, répétées sur 4 blocs). Le site F9 intègre deux régimes hydriques (irrigué non limitant et pluvial) sur lequel une pratique commune de fertilisation est appliquée (Tableau 6.1 ; Annexe 3). Dans l'analyse des rendements, ces différents traitements sont intégrés par le biais d'un modèle d'équations structurelles (SEM) pour enrichir la gamme de variations des conditions de disponibilité en azote étudiées sur l'ensemble du réseau.

Sites	GPS		Caractéristiques des sols				Sowing date													
	Long.	Lat.	Texture	pH	MO (%)	Estimated RU (mm)														
F2	5.1251	45.4250	Limon	7.6	2.1	50	20/09/2017													
F3	5.0920	45.2746	Limono-sableux	6.7	1.9	80	18/09/2018													
F4	5.1433	45.3323	Limon sableux	6.8	2.4	208	05/09/2017													
F8	4.7063	50.5664	Limon	7.4	1.6	215	22/09/2017													
F9	5.0419	45.4350	Sableux	6.7	1.7	85	18/09/2018													
F10	3.5130	45.4638	Limon argileux	8.3	2.8	160	19/10/2017													
F11	1.8320	48.9176	Limon sableux calcaire	8.3	2.7	140	07/09/2017													
F12	4.1628	49.1955	Limon calcaire	8.1	1.4	144	21/09/2017													
	Année d'implantation										Année de repousse									
	Phase végétative			Phase élongation				Phase remplissage			Phase végétative			Phase élongation				Phase remplissage		
	ΣDJ (°C)	ΣPP (mm)	ΣRAD (J/cm ²)	ΣDJ (°C)	ΣPP (mm)	ΣRAD (J/cm ²)	Fertilisation (kg N/ha)	ΣDJ (°C)	ΣPP (mm)	ΣRAD (J/cm ²)	ΣDJ (°C)	ΣPP (mm)	ΣRAD (J/cm ²)	ΣDJ (°C)	ΣPP (mm)	ΣRAD (J/cm ²)	Fertilisation (kg N/ha)	ΣDJ (°C)	ΣPP (mm)	ΣRAD (J/cm ²)
F2	965	147	91068	1885	455	179479	50	549	75	103727	1497	223	182101	1724	314	184833	50	736	6	99363
F3	1192	279	90154	1707	336	17756	50/100	1123	89	104021	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F4	1013	224	91068	1527	431	179479	50	1120	36	103727	1406	289	174432	1612	336	169878	50/100	1129	84	98567
F8	806	254	87375	1574	293	164456	0/50/100	1046	59	114109	1173	210	128781	1549	392	166902	0/50/100	821	59	97720
F9	1192	225	91068	1610	411*/339	179480	120	959	26	103728	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F10	496	63	66356	1596	240	172396	80	1234	70	101506	1439	110	202374	1563	147	182263	80	1116	73	102888
F11	1116	306	76155	1574	455	173096	50	964	13	95021	1306	190	161154	1624	327	172612	0/100	1062	55	97192
F12	859	204	75879	1538	312	181693	50	1129	39	100186	1221	143	164949	1570	244	174498	50	895	44	93725

* situation irriguée sur le site F9
 Les sites F1, F5, F6 et F7 discutés dans le chapitre précédent ne sont pas intégrés dans ce chapitre en raison de l'absence de récolte de grains sur ces sites
 ΣDJ (°C) : somme de degré-jours - ΣPP (mm) : cumul des précipitations - ΣRAD (J/cm²) : cumul du rayonnement

Tableau 6.1. Caractéristiques principales des sites étudiés. La phase végétative correspond à la période post-semis (implantation) ou post-récolte (repousse) jusqu'à l'initiation de l'élongation (fin mars). La phase d'élongation est considéré jusqu'à la floraison. La phase de remplissage représente la période entre la floraison et la réco

2.2. Biomasse, rendement, indice de récoltes et composantes de rendement

Sur chacun des sites, des prélèvements sont réalisés à la récolte pour mesurer la biomasse aérienne réduite et le rendement en grains. Pour chaque période d'échantillonnage, les prélèvements sont réalisés 2 fois sur chaque modalité répétée en blocs (F3, F4, F8, F11). Sur les sites n'étudiant pas de traitement factoriel répété, 8 à 12 prélèvements sont réalisés sur l'ensemble du site à chaque échantillonnage (F2, F10, F12). En plus de la biomasse à la récolte et du rendement-grain, les différentes composantes du rendement (densité d'épis.m⁻², nombre de grains.épi⁻¹, nombre de grains.m⁻², poids de mille grains (PMG)) sont mesurées sur les sites F2, F3, F4, F8, F9 et F10, ainsi que les biomasses aériennes totales à la floraison pour les calculs de remobilisation des ressources pour la production de grains post floraison. Les données sont collectées pendant l'année d'implantation et l'année de repousse. Les prélèvements de biomasse ont été réalisés sur une surface de 0.25m², en coupant toute la biomasse au-dessus de 5 cm du sol et en séparant les pailles des épis. Les épis sont comptés. La biomasse fraîche est ensuite mise à l'étuve à 80°C pendant 48h avant d'être pesée. La biomasse totale est obtenue en additionnant la matière sèche (MS) de pailles et d'épis.

Après une première pesée, les épis sont ensuite battus et les grains décortiqués. Les grains nus sont de nouveau placés à l'étude pendant 48h à 60°C puis pesés. L'indice de récolte (IR) est calculé tel que :

$$IR = \frac{MS \text{ grains}}{MS \text{ biomasse totale}}$$

Les rendements grains à 15% d'humidité sont obtenus tel que :

$$\text{Rendement grain (kg. ha}^{-1}\text{)} = MS \text{ grains (kg. ha}^{-1}\text{)} \times 1,15$$

Pour chaque échantillon, cent grains sont comptés puis pesés à nouveau. Le PMG est ensuite obtenu tel que :

$$PMG (g) = MS \text{ 100grains} \times 10$$

Par mètre carré, la densité d'épis, le nombre de grain, et le nombre de grains.épi⁻¹ sont calculés de la manière suivante pour chaque prélèvement de 0.25m²:

$$\text{Densité d'épis (. m}^{-2}\text{)} = \text{nombre d'épis sur } 0,25\text{m}^2 \times 4$$

$$\text{Nombre de grains. m}^{-2} = \frac{\text{rendement grains} \times 10^2}{PMG}$$

$$\text{Nombre de grains.épi}^{-1} = \frac{\text{Nombre de grains. m}^{-2}}{\text{Densité d'épis}}$$

La remobilisation participant à la production de grains est évaluée tel que :

$$\text{Remobilisation} = \frac{MS \text{ grains}}{\text{Biomasse totale à la récolte} - \text{Biomasse totale à la floraison}}$$

2.3. Conditions de croissance

Les conditions de croissance (eau, azote, température et rayonnement) sont chacune reportées sur les deux années de production (implantation et repousse) et distinctement lors des périodes végétatives (période post-semis/post-récolte jusqu'au stade d'élongation), d'élongation (jusqu'à la floraison), et de remplissage des grains (jusqu'à la récolte). Les données journalières de température (°C), de

précipitation (mm) et de rayonnement incident (J/cm²) sont collectées à partir des stations météorologiques sur les stations de recherche ou à partir des stations Météo France les plus proches des sites.

2.3.1. Accumulation de températures

D'après les travaux de Ansquer et al. (2009), le calcul des degrés-jour, en base 0°C, est réalisé de la manière suivante, à partir du 1^{er} février chaque année :

$$T_{moy}(i) = \frac{T_{max}(i) - T_{min}(i)}{2}$$

$$DJ(i) = T_{moy}(i) - T_{base}$$

2.3.2. Indicateur de la fourniture azotée disponible

Conformément au raisonnement appliqué dans le chapitre précédent (Chapitre 5, section 2.4), un potentiel de fourniture azotée est déterminé lors de l'année d'implantation et de repousse de la manière suivante :

■ **Indicateur N dispo lors de l'année d'implantation (kg N/ha) = RSH + Ferti + Mh**

$$\text{où } Mh = \sum_{i=r\acute{e}colte\ n}^{i=RSH+1} \frac{3,287}{(A + 200) \times (0,3 \times CaCO3 + 200) \times e^{(0,115 \times t^{\circ}_i - 10)}} \times Nt \times da \times e \times 1000 \times 1,3$$

■ **Indicateur N dispo lors de l'année de repousse (kg N/ha) N = Ferti + Mh**

$$\text{où } Mh = \sum_{i=r\acute{e}colte\ n+1}^{i=1^{er}\ septembre} \frac{3,287}{(A + 200) \times (0,3 \times CaCO3 + 200) \times e^{(0,115 \times t^{\circ}_i - 10)}} \times Nt \times da \times e \times 1000 \times 1,3$$

où { t°_i : température journalière moyenne
A: teneur en Argile (‰)
CaCO3: teneur en calcaire totale (‰)
Nt: Azote total (‰)
da: densité apparente
e: épaisseur de l'horizon (dm) = 3

2.3.3. Indicateur de la ressource hydrique disponible

Conformément au raisonnement appliqué dans le chapitre précédent (Chapitre 5, section 2.5), un indicateur de disponibilité hydrique déterminé lors de l'année d'implantation et de repousse de la manière suivante :

$$\text{Réserve utile: } RU_i = RU_{i-1} + (PP - ETM \times Kc), \text{ où } RU_i \in [0; RU_{max}]$$

$$\text{où } \left\{ \begin{array}{l} \mathbf{PP} : \text{précipitations journalières} \\ \mathbf{ETM} : \text{Evapotranspiration max} \\ \mathbf{Kc} : \text{Coefficient cultural} \\ \mathbf{RUmax} : \text{Réserve utile max} \end{array} \right.$$

La RU_i est ensuite déterminée en proportion de la réserve facilement utilisable totale ($RFU = RU_{max} \times 0,6$), et permet le calcul de l'indicateur de stress Ks (Allen and Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1998).

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Si } RU_i \geq RFU ; Ks_i = 1 \\ \text{Si } RU_i < RFU ; Ks_i = \frac{RU_i}{RFU} \end{array} \right.$$

Le volume proportionnel moyen de remplissage de la RFU sur l'ensemble de la période de croissance (sortie hiver - récolte) est ensuite calculé tel que :

Remplissage moyen de la RFU: RmRFU

$$RmRFU (\%) = \frac{\int_{printemps}^{récolte} f(Ks_i) d(Ks_i)}{\sum_{i=0}^n i} \times 100$$

2.4. Analyses statistiques

2.4.1. Validation des facteurs du jeu de données

Toutes les analyses ont été réalisées avec le logiciel R (R Core Team, 2018). Après validation des conditions de normalité du jeu de données, et transformation de la variable de rendement au logarithme, deux modèles linéaires mixtes (package lmer ; Kuznetsova et al., 2019) ont été utilisés pour valider l'existence d'un effet des composantes de rendement, et des conditions de croissance sur les rendements obtenus ($\alpha=0,05$). Pour chaque modèle, l'année, le site étudié et les blocs sont intégrés comme facteurs aléatoires.

Le Modèle 1 teste l'effet des différentes composantes du rendement sur le rendement final.

Modèle 1 : $\log_{10}(\text{rendement}) \sim \text{Densité d'épis} * \text{Nombre de grains. épi}^{-1} * \text{PMG} + (1|\text{Site/répétition}) + (1|\text{Année})$

Le modèle 2 teste l'effet des conditions environnementales sur le rendement final.

Modèle 2 : $\log_{10}(\text{rendement}) \sim \sum \text{GDD} * \sum \text{RAD} * \text{RmRFU} * N + (1|\text{Site/répétition}) + (1|\text{Année})$

Le tableau suivant indique les résultats des effets de premier ordre des trois modèles

Facteurs		Num DF	Den DF	F value	P-value
Modèle 1					
Composantes du rendement	Densité d'épis	1	134.92	239.29	< 0.001 ***
	Nombre de grains/épi	1	133.70	150.35	< 0.001 ***
	PMG	1	135.10	93.02	< 0.001 ***
Modèle 2					
Conditions de croissance	GDD	1	75.86	7.25	< 0.01 **
	RAD	1	23.19	3.74	< 0.1 .
	RmRFU	1	22.60	9.49	< 0.01 **
	N	1	63.10	6.66	< 0.05 *

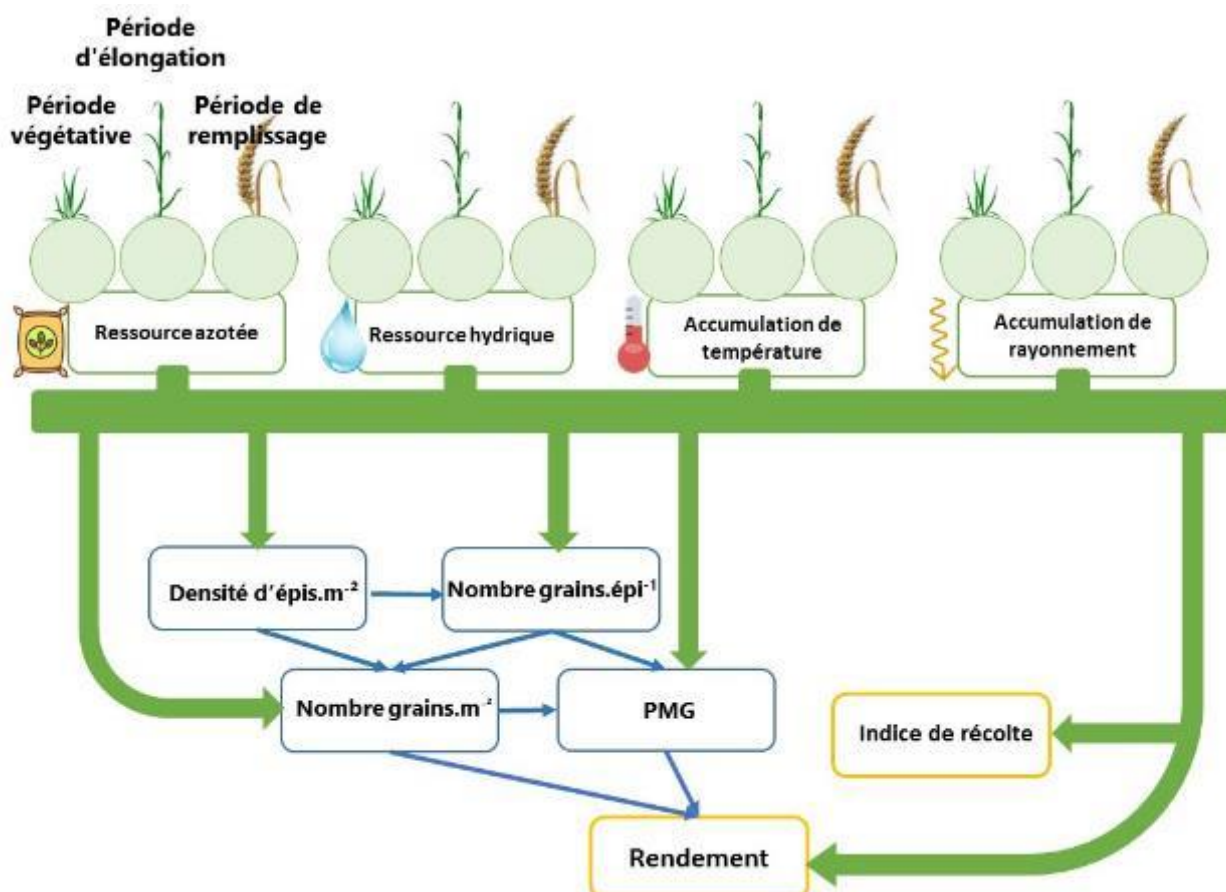
Tableau 6.2. Significativité des effets de premier ordre liés aux composantes du rendement, et aux conditions de croissance sur le rendement en grains mesuré.

La totalité des facteurs ayant un effet significatif sur le rendement en grains sont conservés et utilisés dans l'analyse PLS-PM. Compte-tenu de l'effet très proche de la significativité du rayonnement (p-value = 0.065), celui-ci est également conservé dans l'analyse.

2.4.2. Partial Least Squares Path Modelling (PLS-PM)

L'analyse PLS-PM (package *pls* ; Sanchez, 2013), également appelée "path analysis" ou « régression des moindres carrés partiels », permet l'évaluation simultanée des effets directs et indirects des variables sur le rendement en grains, en intégrant des relations de causalités entre les variables données. La méthode PLS-PM utilise un algorithme itératif sur les bases d'une analyse multidimensionnelle en composantes principales et effectue des régressions linéaires entre ces composantes. Comme d'autres modèles d'équations structurelles (SEM), l'analyse PLS-PM requiert la définition *a priori* d'un diagramme de causalité descendante (effet récursif impossible) entre les variables du modèle, construit à partir d'hypothèses et de connaissances préexistantes (Grace, 2006). L'ajustement par itérations des multiples coefficients de relation a démontré la capacité des analyses par SEM à révéler des effets et tendances non observés dans des analyses uni- et bivariées classiques, où les hypothèses des modèles statistiques reposent sur une distribution de l'erreur *a priori* et non sur des liens de causalité. L'utilisation des moindres carrés partiels pour les calculs de régression permet également de mieux gérer la colinéarité des prédicteurs et n'implique pas que ceux-ci soient fixes. Un atout particulier de ce type d'analyse est la possibilité de définir des variables 'latentes' ou 'manifestes' (Sanchez, 2013). Classiquement, les variables manifestes correspondent à des données observées ou mesurées. A l'inverse, les variables latentes ne sont pas observées directement mais sont estimées d'après d'autres variables mesurées (indicateurs). La contribution de chaque indicateur pour la définition de la variable latente à laquelle il est rattaché est donnée par un coefficient variant entre 0 et 1. Les valeurs proches de 0 indiquent que l'indicateur apporte peu de variabilité et définit peu l'influence de la variable latente. Les valeurs proches de 1 indiquent que l'indicateur participe très fortement à la variabilité et à l'influence de la variable latente à laquelle il est rattaché.

Figure 6.1. Diagramme des relations de causalité du modèle PLS-PM. Les flèches indiquent l'influence possible des paramètres du modèle sur un autre. Les flèches vertes correspondent à l'influence des conditions de croissance (rectangles verts) sur le rendement, ses composantes (rectangles bleus). Les flèches bleues correspondent à l'influence des composantes du rendement. Chacun des facteurs de croissance (eau, azote, température, rayonnement) est caractérisé par une estimation de sa variabilité lors des périodes végétative, d'élongation et de remplissage des grains.



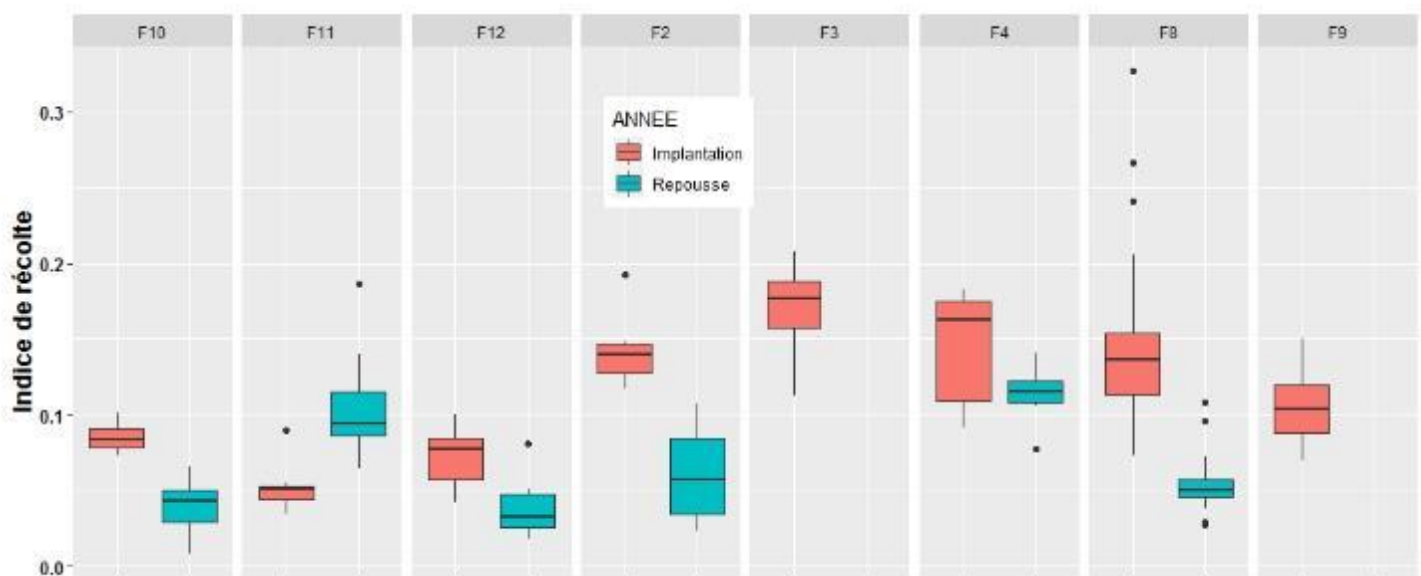
La structure initiale de causalité du modèle (Fig. 6.1) a été déterminée d'après l'hypothèse d'un développement séquentiel des différentes composantes du rendement (Abel et al., 2017), où les composantes les plus tardives sont affectées par les composantes les plus précoces, mais ne les affectent pas en retour (unidirectionalité des relations de causalité). Le rendement en grains est considéré comme étant fonction du nombre d'épis, d'un nombre de grains et de la masse de grains (Altendorf, 2020; Cattani and Asselin, 2018; Hunter et al., 2020). Quatre variables latentes sont déterminées pour caractériser les conditions de croissance (azote, eau, température, rayonnement), chacune intégrant 3 indicateurs que sont les 3 phases de croissances étudiées (végétative, élongation, remplissage). Chacune de ces variables peut affecter les composantes du rendement et l'indice de récolte. Avant la réalisation de l'analyse, toutes les variables ont été standardisées (package scale ; Wickham et al., 2020) afin de permettre une comparaison directe des différents coefficients. L'ajustement et la validation du modèle sont réalisés suivant une procédure de ré-échantillonnage (bootstrap).

3. Résultat

3.1. Indice de récolte

Les indices de récolte de *Th. intermedium* mesurés sont en moyenne de 11,3% de la biomasse totale (Fig. 6.2), et donc bien inférieurs aux indices habituellement observés sur des cultures céréalières (~35-50% ; Unkovich et al., 2010). Ils se rapprochent en revanche des indices de récolte mesurés sur certaines graminées fourragères porte-graine (généralement comprises entre 5 et 20 %) (e.g. *Lolium multiflorum* ; Simić et al., 2009). Les sites F2, F3, F4 et F8 indiquent des indices de récoltes supérieures à la moyenne lors de l'année d'implantation, et correspondant globalement à une production d'épis et de grains par m² plus importante (Fig. 6.4a,c). L'indice de récolte diminue lors de l'année de repousse du fait d'une augmentation plus importante de la biomasse aérienne totale que du rendement en grains (Chapitre 5 ; Fig. 6.5).

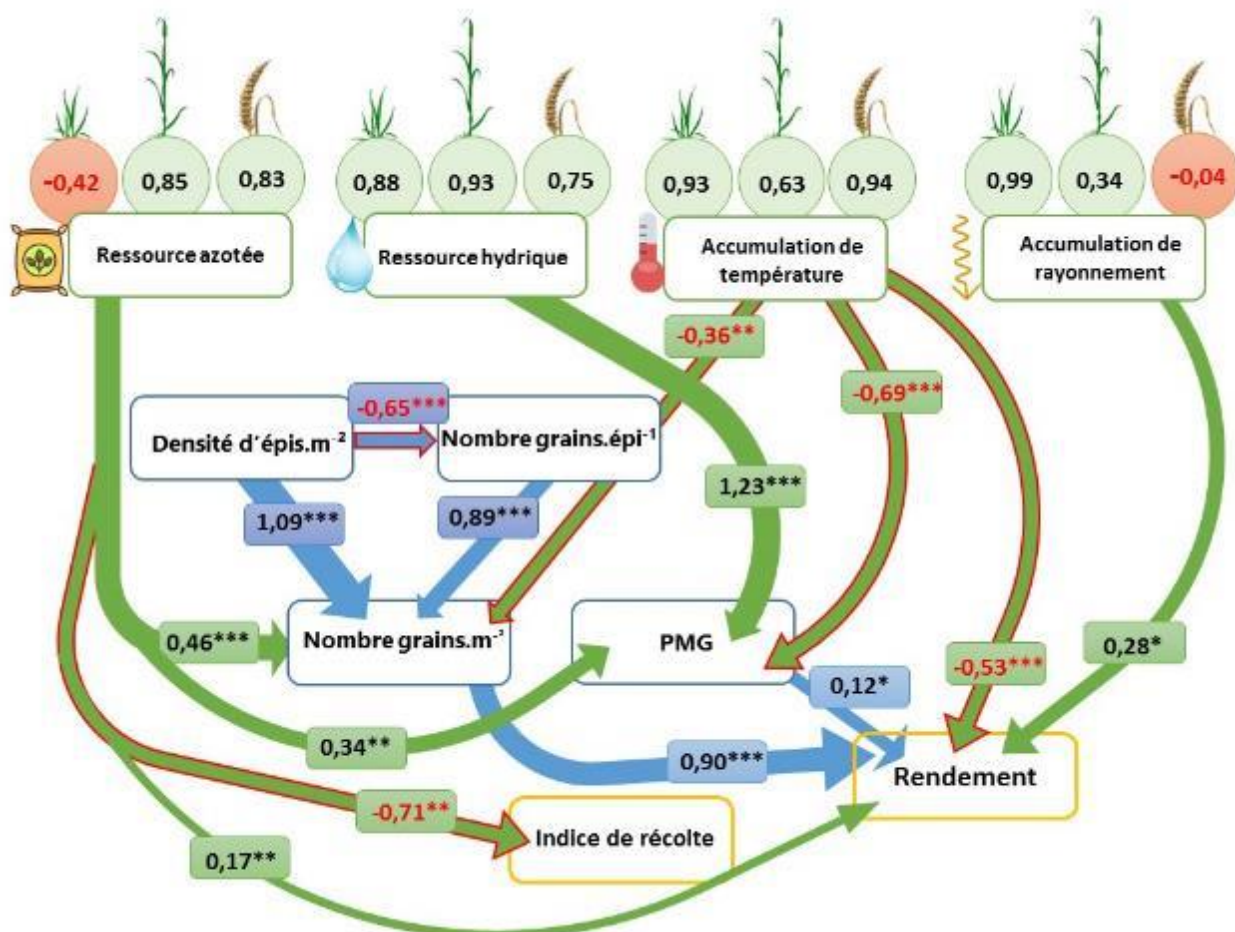
Figure 6.2. Indice de récolte lors de l'année d'implantation (en rouge) et lors de l'année de repousse (en bleu). Les sites ayant été implantés en 2018 (F3 et F9) ne disposent pas de mesure concernant l'année de repousse.



3.2. Composantes du rendement

Le diagramme des coefficients de relations (Fig. 6.3) représente les effets en cascade des différentes variables impactant le rendement en grains. L'effet d'une variable sur le rendement peut être direct ou indirect via l'effet sur des variables intermédiaires. L'effet total peut être considéré comme le cumul des effets directs et indirects.

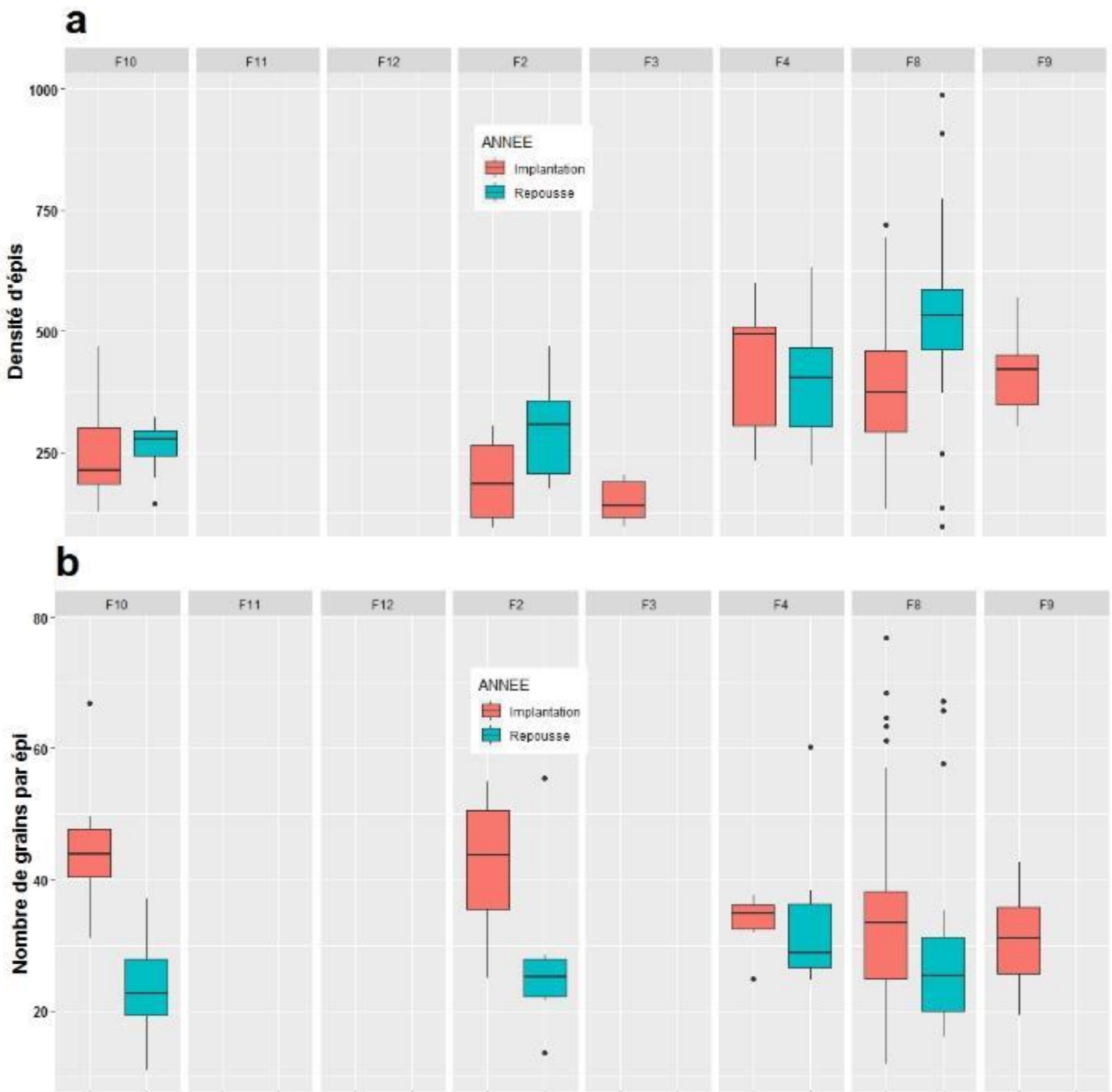
Figure 6.3. Diagramme des coefficients de relation (rectangles) du modèle PLS-PM. Les flèches vertes indiquent une influence des facteurs de croissance. Les flèches bleues indiquent une influence des composanets du rendement. Les coefficients en rouge indiquent les corrélations négatives. Les coefficients de relation non significatifs ne sont pas représentés. Les coefficients de contribution de chaque période de croissance considérée sont donnés dans les cercles au dessus des facteurs. Ils correspondent à l'importance de chaque période pour la détermination du rôle de chaque variable latente (eau, azote, température, rayonnement). Les valeurs proches de 0 indiquent que l'indicateur apporte peu de variabilité et définit peu l'influence de la variable latente. Les valeurs proches de 1 indiquent que l'indicateur participe très fortement à la variabilité et à l'influence de la variable latente à laquelle il est rattaché.

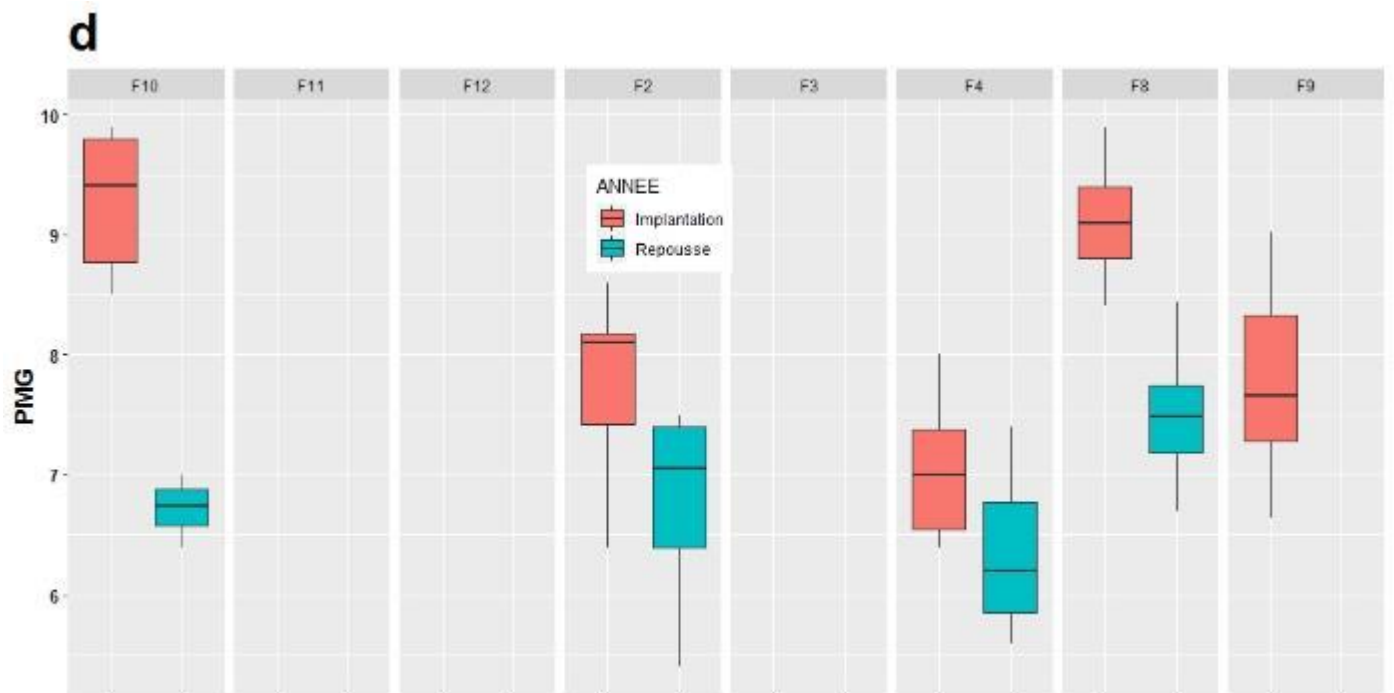
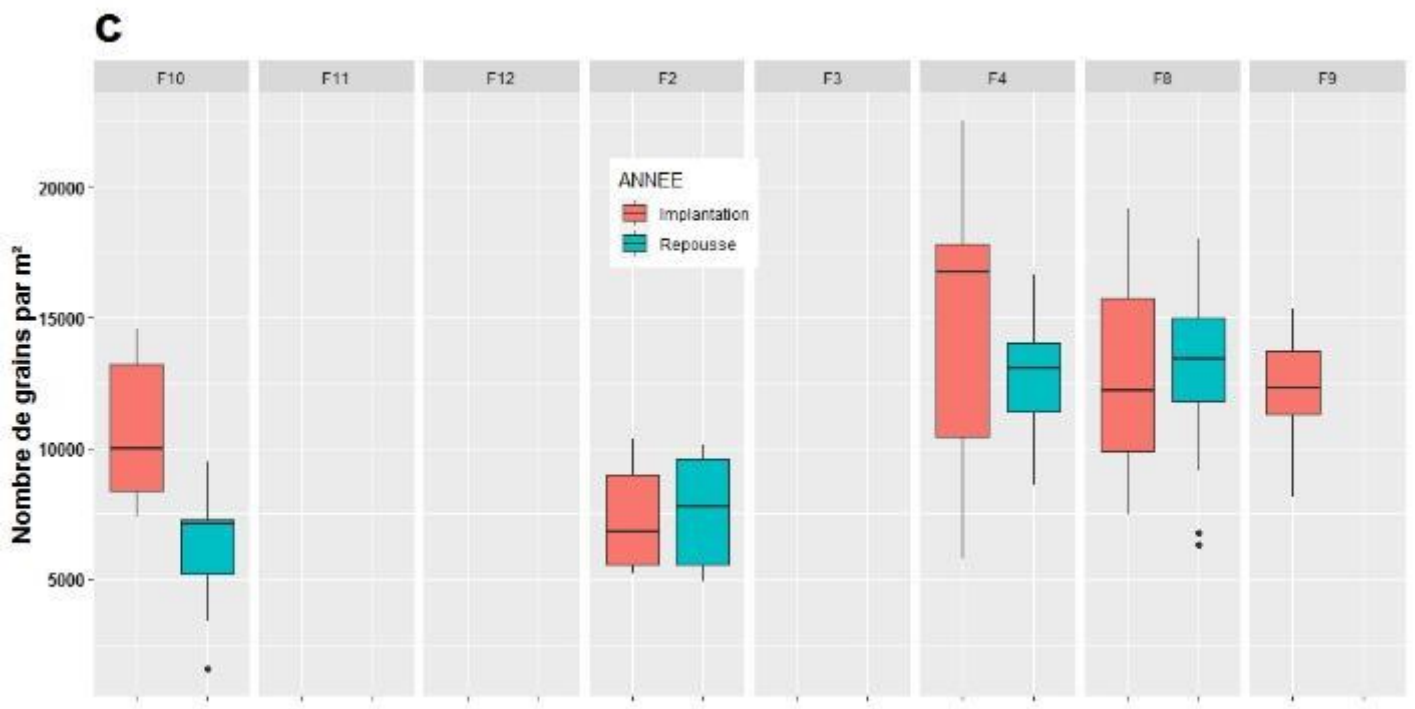


Le rendement en grain moyen observé sur l'ensemble des dispositifs est de 926.4 kg.ha⁻¹ en moyenne. La forte variabilité (écart-type +/- 326.1) de ce rendement en grains est d'abord expliquée par les variations du nombre de grains.m⁻² (coeff. 0.90 ; Fig. 6.3), et à l'inverse très peu par le PMG (coeff. 0.12 ; Fig. 6.3). Cette relation s'observe effectivement à travers la figure 6.4c et 6.5, où les sites présentant les meilleurs rendements finaux, se caractérisent également par un nombre de grains.m⁻² plus élevé, supérieur à 10 000 grains.m⁻² (F4, F8, F9, et F10 ; Fig. 6.4c), correspondant à plus de 375 épis par m² et entre 20 et 40 grains par épi (F4, F8, F9 ; Fig. 6.4a,b). La densité d'épis est plus faible sur le site F10 mais elle est partiellement compensée par un nombre de grain par épi plus important (supérieur à 40 grains par épi). Le PMG n'est pas impacté significativement par la construction des précédentes composantes du rendement (nombre d'épis, nombre de grains). Le nombre de grains est déterminé par la densité d'épis (coeff. 1.09 ; Fig. 6.3) et le nombre de grains par épi (coeff. 0.89 ; Fig. 6.3). Cependant, le nombre de grains par épi est négativement affectée par la densité d'épis (coeff. -0.65 ; Fig. 6.3), indiquant une compétition importante entre talles reproductives. En effet, lors de

l'année d'implantation, les sites présentant les densités d'épis les plus importantes (F4, F8 et F9 ; Fig. 6.4a) correspondent également à un nombre de grains par épi plus faible. En revanche, le nombre de grain par épi est relativement homogène entre les sites lors de l'année de repousse bien que la densité d'épis soit différente.

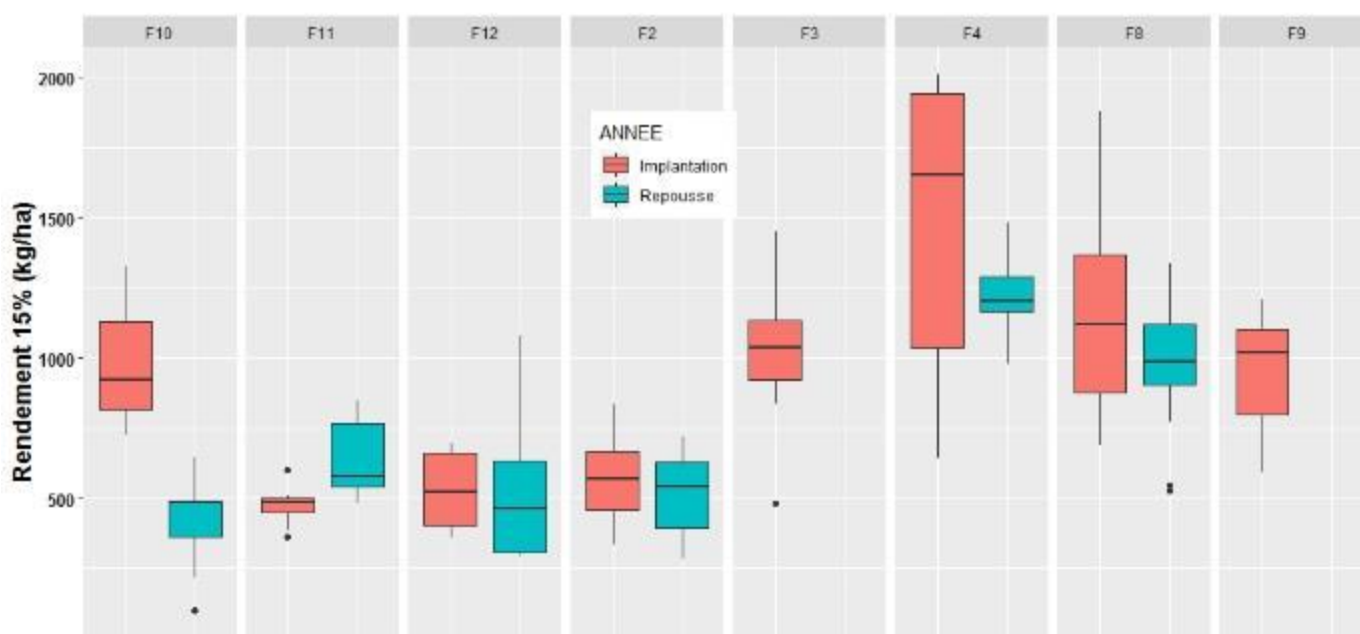
Figure 6.4. Densité d'épis (a), nombre de grains.épi⁻¹ (b), nombre de grains.m⁻² (c), et PMG (d) lors de l'année d'implantation (en rouge) et lors de l'année de repousse (en bleu). Les sites ayant été implantés en 2018 (F3 et F9) ne disposent pas de mesure concernant l'année de repousse.





L'observation des sites dont les composantes de rendement sont mesurées sur deux années indique que la densité d'épis est généralement plus importante lors de l'année de repousse (Fig. 6.4a). A l'inverse, le nombre de grains par épi et le PMG diminuent systématiquement (Fig. 6.4b,d). En raison de la compensation entre le nombre d'épis et le nombre de grains par épi, le nombre de grains par unité de surface est moins variable entre les deux années de production (Fig. 6.4c). Seul le site F10 voit son rendement pénalisé par la chute importante du PMG combinée à la forte diminution du nombre de grains par épi. Les mécanismes de compensation en cascade permettent au rendement d'être relativement stable entre la première et la seconde année de production sur chaque site, toujours à l'exception du site F10 (Fig. 6.5), incluant d'une part une catégorie de sites plus productifs (rendement égal ou supérieur à une tonne de grain par hectare), et une catégorie moins productive (rendement inférieur à une tonne de grains par hectare).

Figure 6.5. Rendement-grain à 15% d'humidité lors de l'année d'implantation (en rouge) et lors de l'année de repousse (en bleu). Les sites ayant été implantés en 2018 (F3 et F9) ne disposent pas de mesure concernant l'année de repousse.



3.3. Influence des conditions de croissance

3.3.1. Influence des températures et du rayonnement

Dans les conditions testées, les situations impliquant les plus fortes accumulations de températures défavorisent les performances de rendement (coeff. -0.53 ; Fig. 6.3). Cet effet est lié à un préjudice sur le PMG (coeff. -0.69 ; Fig. 6.3) lors de la phase de remplissage, mais également sur le nombre de grains (coeff. -0.36 ; Fig. 6.3). Concernant les températures accumulées avant la phase de remplissage des grains, deux hypothèses peuvent alors expliquer le rôle défavorable des situations les plus chaudes: i) une compétition plus forte entre organes végétatifs et reproductifs, et/ou ii) une compétition plus importante avec des populations d'adventices à croissance plus rapide et favorisée par l'accumulation des températures – contrairement à la culture caractérisée par une croissance potentiellement moins rapide et sensible à la photopériode (Chapitre 4, 5). L'absence d'effet significatif sur l'évolution de l'indice de récolte suggère que la deuxième hypothèse serait à privilégier.

Concernant les températures accumulées lors de la phase de remplissage, celles-ci sont sans surprise des facteurs de stress thermique et d'échaudage. Le nombre de jours où la température excède 25°C (période mai-récolte) varie entre 5 et 26 jours suivant les sites et les années considérées (données non représentées). Les situations où le PMG est inférieur à 8 correspondent sans exception aux situations comprenant plus de 16 jours avec une température moyenne supérieure à 25°C. A l'inverse, les deux situations présentant des PMG élevés (>9) correspondent à des situations avec, respectivement, 11 (F10) et 5 jours (F8) de températures extrêmes.

Le rayonnement mesuré ne semble pas être un facteur limitant de l'élaboration du rendement dans la mesure où il n'impacte aucune composante significativement. Son influence toutefois notable sur le rendement final (coeff. 0.28 ; Fig. 6.3) indique que les variations du potentiel de photosynthèse sur les sites étudiés peuvent justifier certaines différences. Cette influence bénéfique est nettement associée aux seules périodes végétatives et d'élongation (la contribution mesurée lors de la période remplissage indique une contribution extrêmement faible ; Fig. 6.3).

1.1.1. Influence de l'eau

La disponibilité en eau apparaît comme étant un critère majeur pour expliquer le remplissage des grains (coeff. 1.23 ; Fig. 6.3), affectant en cascade les composantes de rendement (coeff. indirect 0.21). Les résultats du site F9, intégrant des mesures sur une culture irriguée ou non, confirment nettement l'impact du stress hydrique sur le remplissage du grain. Ainsi, le PMG de la modalité irriguée est égal en moyenne à 8.34g (écart-type 0.49), contre 7.12g (écart-type 0.36) sur la modalité non irriguée (données non représentées). Une différence est également visible sur le rendement final, avec 1.11 t/ha en irrigué, contre 0.77 t/ha non irrigué. Bien qu'aucun effet significatif ne soit détecté sur les composantes plus précoces du rendement, lors de l'année de repousse, les sites F2 et F10 présentant la baisse du nombre de grain par épi la plus importante (Fig. 6.4b), sont tous deux caractérisés par une disponibilité hydrique particulièrement faible dès la sortie d'hiver en raison d'une faible réserve utile du sol (F2) ou d'une pluviométrie quasi nulle (F10, Tableau 1).

1.1.2. Influence de l'azote

La fourniture azotée disponible est bénéfique au nombre de grains par m² (coeff = 0.46 ; Fig. 6.3) et au remplissage des grains (coeff. 0.34 ; Fig. 6.3). Le modèle n'identifie cependant pas si le bénéfice de la fourniture azotée s'exprime particulièrement à travers le nombre d'épis produit ou la fertilité de ces épis (nombre de grains par épi). En revanche, l'étude spécifique des modalités de fertilisation sur le site F8 lors de l'année d'implantation (Fagnant, 2018) a permis de démontrer que les parcelles fertilisées (50 et 100 kg N/ha) permettent d'augmenter significativement le nombre d'épis comparativement aux modalités non fertilisées (> 400, et > 300 épis.m⁻² respectivement). Aucune différence statistique n'est cependant démontrée entre les modalités fertilisées avec 50 ou 100 kg d'azote par hectare. Le poids moyen des épis à la floraison est lui significativement supérieur sur les modalités de fertilisation à 100kg N/ha plutôt qu'à 50 kg N/ha (Fagnant, 2018), indiquant un potentiel de rendement par épi supérieur.

L'augmentation de la fourniture azotée est fortement corrélée à la diminution de l'indice de récolte (coeff. = -0.71 ; Fig. 6.3). Ceci traduit une valorisation de l'azote en premier lieu sur la biomasse végétative, plutôt que sur la production de grain. Pendant la phase de remplissage, la biomasse de grains représente entre 20 et 100% de la biomasse totale produite à cette période (données non représentées), ce qui suggère des phénomènes de remobilisation des parties végétatives vers les grains très faibles. Au contraire, la production de grains est en concurrence avec l'activité et la croissance d'autres organes végétatifs. Une étude précise de la dynamique de disponibilité de l'azote permettrait de mieux appréhender son rôle dans la construction du rendement, et d'identifier l'influence potentiellement différente des ressources disponibles pendant la phase végétative et

pendant la phase reproductive. Cette influence différente est suggérée dans les résultats de ce travail : la disponibilité azotée lors de la phase végétative contribue plus marginalement, et de manière opposée, à l'azote disponible pendant la phase d'élongation (coeff. de contribution -0.42 et 0.85 respectivement, Fig. 6.3).

4. Discussion

4.1. Cycle de culture et élaboration du rendement

Dans les situations observées, le rendement obtenu est principalement conditionné par le nombre de grains produit par la culture. Cette composante permet notamment de discriminer les productions égales ou supérieures à 1 tonne de grains.ha⁻¹ (> ~12 500 grains.m⁻²), des productions inférieures à 1 tonne de grains.ha⁻¹. Ce paramètre est reconnu en production céréalière pour indiquer le succès de l'accumulation de ressources réalisée par la culture jusqu'à la floraison (Sinclair and Jamieson, 2008, 2006) mais aussi partiellement post-floraison (Fischer, 2008).

L'importance donnée à ce paramètre est particulièrement renforcée en raison du cycle de croissance de *Th. Intermedium*. Dans les conditions testées, le processus de médiation photopériodique et le développement tardif de la culture (chapitre 4, 5) impliquent que la période de remplissage des grains se produisent systématiquement dans des situations où le manque d'eau et les fortes chaleurs estivales pénalisent l'accumulation de réserves dans les grains. Les situations hydriques étant bien moins contrastées entre les sites avant cette période, cela explique le faible effet de l'irrigation et de la disponibilité en eau sur les composantes du rendement construites avant l'été. Bien que, de manière générale, le PMG ne soit pas un facteur déterminant du rendement chez les graminées fourragères (Hampton and Fairey, 1997), l'amélioration variétale de *Th. intermedium* en cours, principalement dédiée à la sélection de grains plus gros (DeHaan et al., 2018), accentue par la même occasion la sensibilité de la culture et l'influence des conditions de croissance en fin de cycle. La production d'organes végétatifs post-floraison et la faible remobilisation des organes végétatifs vers les grains renforce d'autant plus le préjudice potentiel de conditions stressantes lors de cette période.

4.2. Le rendement en grains chez une graminée vivace : challenge écophysologique

Nous avons vu que la production du nombre de grains par m² dépend essentiellement de

- i) la production de talles reproductives, responsables de la production d'épis,
- ii) et du nombre de grains par épi, potentiellement limité par une production trop importante d'épis par unité de surface ou par individu.

La densité d'épis, caractérisant la production de talles fertiles, représente une variable d'étude importante chez les graminées fourragères vivaces (Abel et al., 2017; Deleuran et al., 2009, 2010, 2013; Han et al., 2013). Cependant, le nombre de grain par épi peut être un facteur limitant du rendement lorsque la production d'épis est trop élevée et génère une compétition inter-épis (Slafer et al., 2014). De ce fait, le nombre de grains par épi est un facteur essentiel du rendement des graminées fourragères (Abel et al., 2017; Hampton and Fairey, 1997), qui, contrairement aux céréales annuelles, n'ont pas bénéficié des programmes de sélections massifs destinés à améliorer ce paramètre (Philipp et al., 2018; Reynolds et al., 2009). Loin des variétés de blés modernes où la fertilité des fleurons est très importante et où le rendement est optimisé dès l'épillet (Philipp et al., 2018), seulement 37 à 60% des fleurons de *Th. intermedium* produisent des graines (Altendorf, 2020), parfois moins (Larson et al., 2019). Ces chiffres illustrent, comme pour d'autres graminées fourragères, que l'utilisation des unités de reproduction n'est pas optimale. Les raisons de cette infertilité partielle sont certainement

multiples (e.g. compétition pour les ressources, dégénérescence ovulaire, abortion, etc. ; Boelt and Studer, 2010) et encore mal définies.

L'augmentation de la disponibilité azotée, bénéfique au rendement en grains mais principalement valorisée sous forme de biomasse aérienne végétative, est un exemple révélateur de la compétition pour les ressources et de la multitude d'organes puits potentiellement concurrents pour l'allocation des nutriments. Cette situation génère une variabilité de résultats quant à la réponse de *Th. intermedium* à la fertilisation, dont certains peuvent être contradictoires (Fagnant, 2018 ; Fernandez et al., *in press.*; Frahm et al., 2018; Jungers et al., 2017 ; Tautges et al., 2018).

Des travaux précédents ont illustré le rôle de la fourniture azotée pour assurer une production d'épis plus importante, et dont le niveau de fertilité est également amélioré (Loeppky and Coulman, 2002; Thompson and Clark, 1993). Ces travaux confirment les observations réalisées sur le site F8 (Fagnant, 2018). D'après l'étude de Tautges et al. (2018), le rôle de la fourniture azotée et des pratiques de fertilisation seraient déterminants pour le maintien des rendements en grains en raison de la diminution de la teneur azotée de la plante au fur et à mesure de la succession des années de production, suggérant que la minéralisation de l'humus serait insuffisante. A ce titre, l'association de culture avec une légumineuse apparaît un levier de développement prioritaire (Crews and Peoples, 2005; Duchene et al., 2017).

4.3. Peuplement juvénile et peuplement mature

La diminution des rendements de *Th. intermedium* dans le temps implique des modifications d'état des différentes composantes du rendement. A l'échelle de la plante, le rendement en grains représente une partie très minoritaire de la production de biomasse de la plante (5 à 15% de sa biomasse aérienne). Parmi les valeurs obtenues, les indices de récolte les plus élevés correspondent à la première année de production (peuplement juvénile), alors que l'année de repousse (peuplement mature) est caractérisée par une diminution générale de l'indice de récolte. Cette diminution traduit avant tout l'augmentation de la production de biomasse aérienne totale, fortement dominée par la biomasse végétative. Concernant le rendement *stricto sensu*, plusieurs travaux suggèrent que les rendements peuvent être améliorés lors de la deuxième année de croissance (Altendorf, 2020; Cattani and Asselin, 2018), principalement grâce à l'augmentation du nombre d'épis par unité de surface. Cependant, ces résultats sont difficilement généralisables puisqu'ils concernent des plants individualisés, en pépinière, pour lesquels les interactions de compétition sont très limitées et impliquent un comportement difficilement reproductible en peuplement dense (Cattani and Asselin, 2018). Dans notre étude, l'augmentation du nombre d'épis lors de l'année de repousse est effectivement observée, mais elle se traduit également par une diminution du nombre de grains par épi, limitant les rendements. Cette diminution de la fertilité des épis semble être une constante de l'évolution décroissante des rendements de *Th. intermedium* (Altendorf, 2020; Cattani and Asselin, 2018; Hunter et al., 2020), et peut être temporairement compensée par une stratégie d'espacement des individus au champ (largeur de l'inter-rang et densité de semis) pour favoriser la production d'épis (Fernandez et al., *in press*).

Cependant, la baisse inéluctable de l'épiaison, du rendement par épi, et de l'indice de récolte à moyen terme (Fernandez et al., *in press*; Hunter et al., 2020; Jungers et al., 2017; Tautges et al., 2018) démontre une limite physiologique, défavorisant la croissance reproductive, et indépendante des interactions de compétition. D'après ces observations, l'amélioration des rendements de *Th. intermedium* via le processus de sélection pourrait être particulièrement efficace en combinant la sélection des individus les plus productifs (tous traits confondus) à la sélection des traits d'intérêt pour

la 'densification' du rendement par individu (e.g. ratio talles fertiles/végétatives, nombre d'épillets, nombre de fleurons par épillet, fertilité des fleurons).

5. Conclusion

Un des objectifs clés de la culture de céréales vivaces est d'assurer une production de grains économiquement valorisable, sur plusieurs années consécutives. Si le préjudice du déclin des rendements à moyen terme peut être évité dans le cadre d'une implantation de courte durée (2 ans dans le contexte de cette étude), les rendements obtenus demeurent faibles. Le pilotage technique de la culture dans le but de maximiser le nombre de grains est confronté à plusieurs processus écophysologiques et interactions de compétition défavorables (compétition entre les organes végétatifs et reproductifs, compétition entre composantes de rendements). Ces compromis rendent particulièrement complexe l'élaboration d'un itinéraire de culture fiable. Le principal levier d'action au champ semble concerner la gestion de la densité d'épis, résultant des capacités de tallage de la culture et de la fertilité de ces talles. Aussi, l'étude approfondie des conditions d'implantation et de la gestion de la période végétative (fertilisation, désherbage, fauche) précédant l'élongation des talles doit faire l'objet de recherches prioritaires dans les parcelles d'expérimentation.

La réduction de la compétition inter- et intra- individus, ainsi que l'amélioration de la fertilité des épis semblent indispensables dans le double processus en cours, à savoir l'amélioration variétale et l'optimisation de la conduite agronomique de la culture. Compte-tenu de l'hétérogénéité phénotypique des peuplements considérés et de la variabilité à la moyenne des paramètres mesurés, l'évaluation expérimentale des relations de compensations (e.g. l'influence du nombre de grains par épi sur le PMG) nécessite l'identification individuelle des plants et des épis pour déterminer précisément l'importance de mécanismes en jeu.

Enfin, l'évaluation pragmatique de la valeur technologique et nutritionnelle de la production de grains doit s'appuyer sur des échantillons fidèles aux réalités de production au champ, et limiter les projections économiques appuyées par des mesures réalisées en conditions « artificielles » (pépinière) qui peuvent être source de biais quant au développement des composantes de rendement et à leur impact sur les propriétés du grain.

Références

- Abel, S., Gislum, R., Boelt, B., 2017.** Path and correlation analysis of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) seed yield components. *Journal of Agronomy and Crop Science* 203, 338–344. <https://doi.org/10.1111/jac.12202>
- Allen, R.G., Food and Agriculture Organization of the United Nations (Eds.), 1998.** Crop evapotranspiration: guidelines for computing crop water requirements, FAO irrigation and drainage paper. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome
- Altendorf, K.R., 2020.** Phenotypic and Genetic Characterization of Domestication and Yield Component Traits in the Perennial Grain Crop Intermediate Wheatgrass. University of Minnesota.
- Boelt, B., Studer, B., 2010.** Breeding for Grass Seed Yield, in: Boller, B., Posselt, U.K., Veronesi, F. (Eds.), *Fodder Crops and Amenity Grasses, Handbook of Plant Breeding*. Springer, New York, NY, pp. 161–174. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-0760-8_7
- Cattani, D., 2017.** Selection of a perennial grain for seed productivity across years: Intermediate wheatgrass as a test species. *Canadian Journal of Plant Science* 97. <https://doi.org/10.1139/CJPS-2016-0280>
- Cattani, D., Asselin, S., 2018.** Has Selection for Grain Yield Altered Intermediate Wheatgrass? *Sustainability* 10, 688. <https://doi.org/10.3390/su10030688>
- Crews, T.E., Peoples, M.B., 2005.** Can the Synchrony of Nitrogen Supply and Crop Demand be Improved in Legume and Fertilizer-based Agroecosystems? A Review. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 72, 101–120. <https://doi.org/10.1007/s10705-004-6480-1>

- De Oliveira, G., Brunzell, N.A., Crews, T.E., DeHaan, L.R., Vico, G., 2019.** Carbon and water relations in perennial Kernza (*Thinopyrum intermedium*): An overview. *Plant Science* 110279. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110279>
- DeHaan, L., Christians, M., Crain, J., Poland, J., 2018.** Development and Evolution of an Intermediate Wheatgrass Domestication Program. *Sustainability* 10, 1499. <https://doi.org/10.3390/su10051499>
- DeHaan, L.R., Ismail, B.P., 2017.** Perennial Cereals Provide Ecosystem Benefits. *Cereal Foods World* 62, 278–281. <https://doi.org/10.1094/CFW-62-6-0278>
- Deleuran, L.C., Gislum, R., Boelt, B., 2010.** Effect of seed rate and row spacing in seed production of *Festulolium*. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B — Soil & Plant Science* 60, 152–156. <https://doi.org/10.1080/09064710902744463>
- Deleuran, L.C., Gislum, R., Boelt, B., 2009.** Cultivar and row distance interactions in perennial ryegrass. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B — Soil & Plant Science* 59, 335–341. <https://doi.org/10.1080/09064710802176642>
- Deleuran, L.C., Kristensen, K., Gislum, R., Boelt, B., 2013.** Optimizing the number of consecutive seed harvests in red fescue (*Festuca rubra* L.) and perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) for yield, yield components and economic return. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B — Soil & Plant Science* 63, 1–10. <https://doi.org/10.1080/09064710.2012.703229>
- Dick, C., Cattani, D., Entz, M., 2018.** Kernza Intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) grain production as influenced by legume intercropping and residue management. *Canadian Journal of Plant Science* 98, 1376–1379.
- Duchene, O., Vian, J.-F., Celette, F., 2017.** Intercropping with legume for agroecological cropping systems: Complementarity and facilitation processes and the importance of soil microorganisms. A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 240, 148–161. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.02.019>
- Fagnant, L., 2018.** Kernza (*Thinopyrum Intermedium*), une culture céréalière pérenne : Evaluation de ses performances sous différentes nutritions azotées en Belgique (Travail de fin d'études). Gembloux AgroBio-Tech, Université de Liège
- Fernandez, C.W., Ehlke, N., Sheaffer, C.C., Jungers, J.M., in press.** Effects of nitrogen fertilization and planting density on intermediate wheatgrass yield. *Agronomy Journal* n/a. <https://doi.org/10.1002/agj2.20351>
- Fischer, R.A., 2008.** The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson. *Field Crops Research* 105, 15–21. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.04.002>
- Frahm, C.S., Tautges, N.E., Jungers, J.M., Ehlke, N.J., Wyse, D.L., Sheaffer, C.C., 2018.** Responses of Intermediate Wheatgrass to Plant Growth Regulators and Nitrogen Fertilizer. *Agronomy Journal* 0, 0. <https://doi.org/10.2134/agronj2017.11.0635>
- González-Paleo, L., Vilela, A.E., Ravetta, D.A., 2016.** Back to perennials: Does selection enhance tradeoffs between yield and longevity? *Industrial Crops and Products* 91, 272–278. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2016.07.018>
- Grace, J.B., 2006.** *Structural Equation Modeling and Natural Systems*. Cambridge University Press.
- Hampton, J.G., Fairey, D.T., 1997.** Components of seed yield in grasses and legumes. *Forage seed production* 1, 45–69.
- Han, Y., Wang, X., Hu, T., Hannaway, D.B., Mao, P., Zhu, Z., Wang, Z., Li, Y., 2013.** Effect of Row Spacing on Seed Yield and Yield Components of Five Cool-Season Grasses. *Crop Science* 53, 2623–2630. <https://doi.org/10.2135/cropsci2013.04.0222>
- Heide, O.M., 1994.** Control of flowering and reproduction in temperate grasses. *New Phytologist* 128, 347–362. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb04019.x>
- Hunter, M.C., Sheaffer, C.C., Culman, S.W., Jungers, J.M., 2020.** Effects of defoliation and row spacing on intermediate wheatgrass i: Grain production. *Agronomy Journal*. <https://doi.org/10.1002/agj2.20128>
- Jungers, J.M., DeHaan, L.R., Betts, K.J., Sheaffer, C.C., Wyse, D.L., 2017.** Intermediate Wheatgrass Grain and Forage Yield Responses to Nitrogen Fertilization. *Agronomy Journal* 109, 462–472. <https://doi.org/10.2134/agronj2016.07.0438>
- Kremen, C., Miles, A., 2012.** Ecosystem Services in Biologically Diversified versus Conventional Farming Systems: Benefits, Externalities, and Trade-Offs. *Ecology and Society* 17. <https://doi.org/10.5751/ES-05035-170440>
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P.B., Christensen, R.H.B., Jensen, S.P., 2019.** ImerTest: Tests in Linear Mixed Effects Models.
- Larson, S., DeHaan, L., Poland, J., Zhang, X., Dorn, K., Kantarski, T., Anderson, J., Schmutz, J., Grimwood, J., Jenkins, J., Shu, S., Crain, J., Robbins, M., Jensen, K., 2019.** Genome mapping of quantitative trait loci

- (QTL) controlling domestication traits of intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*). *Theor Appl Genet.* <https://doi.org/10.1007/s00122-019-03357-6>
- Loeppky, H.A., Coulman, B.E., 2002.** Crop Residue Removal and Nitrogen Fertilization Affects Seed Production in Meadow Bromegrass. *Agronomy Journal* 94, 450–454. <https://doi.org/10.2134/agronj2002.4500>
- Nelson, C.J., 2000.** Shoot morphological plasticity of grasses: leaf growth vs. tillering. *Grassland ecophysiology and grazing ecology* 101–126.
- Philipp, N., Weichert, H., Bohra, U., Weschke, W., Schulthess, A.W., Weber, H., 2018.** Grain number and grain yield distribution along the spike remain stable despite breeding for high yield in winter wheat. *PLOS ONE* 13, e0205452. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205452>
- Pimentel, D., Cerasale, D., Stanley, R.C., Perlman, R., Newman, E.M., Brent, L.C., Mullan, A., Chang, D., 2012.** Annual vs. perennial grain production. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 161, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.05.025>
- Pugliese, J.Y., Culman, S.W., Sprunger, C.D., 2019.** Harvesting forage of the perennial grain crop kernza (*Thinopyrum intermedium*) increases root biomass and soil nitrogen cycling. *Plant and Soil.* <https://doi.org/10.1007/s11104-019-03974-6>
- R Core Team, 2018.** R: A Language for Statistical Computing.
- Reynolds, M., Foulkes, M.J., Slafer, G.A., Berry, P., Parry, M.A.J., Snape, J.W., Angus, W.J., 2009.** Raising yield potential in wheat. *Journal of Experimental Botany* 60, 1899–1918. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp016>
- Ryan, M.R., Crews, T.E., Culman, S.W., DeHaan, L.R., Hayes, R.C., Jungers, J.M., Bakker, M.G., 2018.** Managing for Multifunctionality in Perennial Grain Crops. *BioScience* 68, 294–304.
- Sanchez, G., 2013.** PLS Path Modeling with R.
- Simić, A., Vučković, S., Maletić, R., Sokolović, D., Djordjević, N., 2009.** The impact of seeding rate and inter-row spacing on Italian ryegrass for seed in the first harvest year. *Turkish journal of agriculture and forestry* 33, 425–433
- Sinclair, T.R., Jamieson, P.D., 2008.** Yield and grain number of wheat: A correlation or causal relationship? *Field Crops Research* 105, 22–26. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.07.003>
- Sinclair, T.R., Jamieson, P.D., 2006.** Grain number, wheat yield, and bottling beer: An analysis. *Field Crops Research* 98, 60–67. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.12.006>
- Slafer, G.A., Savin, R., Sadras, V.O., 2014.** Coarse and fine regulation of wheat yield components in response to genotype and environment. *Field Crops Research* 157, 71–83. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.12.004>
- Tautges, N.E., Jungers, J.M., DeHaan, L.R., Wyse, D.L., Sheaffer, C.C., 2018.** Maintaining grain yields of the perennial cereal intermediate wheatgrass in monoculture v. bi-culture with alfalfa in the Upper Midwestern USA. *The Journal of Agricultural Science* 1–16. <https://doi.org/10.1017/S0021859618000680>
- Thompson, D.J., Clark, K.W., 1993.** Effects of clipping and nitrogen fertilization on tiller development and flowering in Kentucky bluegrass. *Can. J. Plant Sci.* 73, 569–575. <https://doi.org/10.4141/cjps93-077>
- Triboi, E., 1990.** Modèle d'élaboration du poids du grain chez le blé tendre (*Triticum aestivum* em Thell).
- Unkovich, M., Baldock, J., Forbes, M., 2010.** Variability in Harvest Index of Grain Crops and Potential Significance for Carbon Accounting, in: *Advances in Agronomy.* Elsevier, pp. 173–219. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(10\)05005-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(10)05005-4)
- Vico, G., Brunzell, N.A., 2017.** Tradeoffs between water requirements and yield stability in annual vs. perennial crops. *Advances in Water Resources* 112, 189–202. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2017.12.014>
- Vico, G., Manzoni, S., Nkurunziza, L., Murphy, K., Weih, M., 2016.** Trade-offs between seed output and life span - a quantitative comparison of traits between annual and perennial congeneric species. *New Phytologist* 209, 104–114. <https://doi.org/10.1111/nph.13574>
- Wagoner, P., 1990.** Perennial grain new use for intermediate wheatgrass. *Journal of Soil and Water Conservation* 45, 81–82.
- Wickham, H., Seidel, D., RStudio, 2020.** scales: Scale Functions for Visualization.
- Zhang, X., Sallam, A., Gao, L., Kantarski, T., Poland, J., DeHaan, L.R., Wyse, D.L., Anderson, J.A., 2016.** Establishment and Optimization of Genomic Selection to Accelerate the Domestication and Improvement of Intermediate Wheatgrass. *The Plant Genome* 9, plantgenome2015.07.0059. <https://doi.org/10.3835/plantgenome2015.07.0059>
- Zimbric, J.W., Stoltenberg, D.E., Picasso, V.D., 2020.** Effective weed suppression in dual-use intermediate wheatgrass systems. *Agronomy Journal* 112. <https://doi.org/10.1002/agj2.20194>

Discussion générale

1. Caractérisation fonctionnelle de *Th. intermedium* dans les conditions testées et services écosystémiques associés

1.1. Appareil racinaire

Comme le montre les observations réalisées dans ce travail (chapitre 3 ; Fig. 7.1), *Th. intermedium* présente un investissement important dans le système racinaire (ratio biomasse racinaire-biomasse aérienne, diamètre racinaire, densité des tissus ; Fig.7.1), nettement supérieur à celui observé chez les céréales annuelles, dès sa première année de production. D'après les syndromes de traits fonctionnels et le continuum *acquisition-conservation* des ressources discutés dans le chapitre 2, ces traits racinaires traduisent une forme de croissance plus *conservative*, associée à un investissement important dans les organes de structure et de défense (Roumet et al., 2016, 2006). La stimulation du compartiment microbien fongique du sol (McKenna et al., 2020) indique la même orientation, où le développement racinaire de *Th. intermedium* favorise une litière plus récalcitrante avec un ratio carbone-azote plus élevé (Bardgett and McAlister, 1999; Grayston et al., 2001; Neely et al., 1991; Sainju et al., 2017; Sprunger et al., 2018). Cette caractérisation suggère que le système racinaire de *Th. intermedium* peut être un levier de stockage et de ralentissement des cycles du carbone et des nutriments (Henneron et al., 2020a, 2020b; Peixoto et al., 2020; Poirier et al., 2018), en lien avec un bilan total des échanges de carbone dans l'atmosphère négatif (plus d'acquisition que d'émission ; De Oliveira et al., 2018).

Par unité racinaire, ses traits impliquent une activité métabolique et une intensité d'acquisition des ressources plus faible que les espèces à longueur racinaire spécifique élevée (Roumet et al., 2016). Pour autant, cette moindre efficacité à capter les ressources du sol par unité de longueur racinaire peut être largement compensée par la pérennité de la culture qui permet une activité racinaire sur une période plus longue, la production d'une biomasse totale de racines et un volume de sol exploré plus importants (Culman et al., 2013 ; Vico et Brunzell 2017). Tout ceci peut également être complété par un potentiel recours aux symbioses mycorhiziennes (chapitre 3 ; Bergmann et al., 2020 ; Comas et al., 2012). Ces caractéristiques sont essentielles pour apprécier les capacités de capture et de rétention de l'eau et des éléments minéraux.

De manière générale, ces traits soulignent l'intérêt de ce type de système racinaire pour améliorer l'accumulation de matière organique, la fertilité des sols et la régulation des flux permettant la fermeture des cycles biogéochimiques et la réduction de fuites vers l'extérieur du système (séquestration du carbone, diminution des pertes par lessivage, etc.).

Cette caractérisation fonctionnelle du système racinaire de *Th. intermedium* pourrait être complétée à l'avenir par la mesure d'autres traits, plus complexes à mesurer que ceux intégrés dans cette étude (e.g. taux d'exsudation de carbone, contenu en lignine des racines, taille du cortex racinaire, taux de capture de l'azote, etc. ; Freschet et al., 2020). Ces différents indicateurs sont en effet présentés dans la littérature comme plus informatifs d'une fonction spécifique assurée par la plante et leur mesure apporterait une vision plus mécaniste du fonctionnement de la rhizosphère, notamment en lien avec les cycles carbone-nutriments.

1.2. Appareil aérien

En ce qui concerne la croissance aérienne, ce travail confirme la capacité de cette espèce à réaliser une double production grain-fourrage intéressante. Il convient toutefois de noter que le potentiel de production de grains est aujourd'hui encore assez faible. Les observations réalisées au sein des

expérimentations mises en place pour ce travail ont bien fait ressortir à quel point le développement aérien de *Th. intermedium* était significativement plus tardif que celui d'une céréale annuelle dans nos conditions d'expérimentation (période floraison > 1600 DJ en base 0 à partir du 1er février ; chapitre 4). Cette croissance tardive semble être la conséquence d'une sensibilité importante de la culture à la photopériode (chapitre 4), et génère une phase d'implantation particulièrement lente sous nos conditions. Ceci peut rendre cette implantation délicate, avec des performances hétérogènes, notamment en raison de la compétition par les adventices et de l'absence de stratégies de désherbage adaptées (chapitre 5). Lors des années suivant l'année d'implantation, la compétitivité de *Th. intermedium* est améliorée en raison de la diminution des surfaces de sol nu, mais ce paramètre n'apparaît pas suffisant pour contrôler le développement des communautés à croissance verticale, les graminées notamment, dont le cycle est plus précoce que celui de la culture (e.g. *Alopecurus myosuroides*, *Lolium perenne*, *Poa trivialis* ; chapitre 5).

Concernant la production de fourrage, le port très haut de la plante permet potentiellement d'accumuler des quantités de biomasse importantes en fin de saison (jusqu'à plus de 15 tonnes de matière sèche par hectare ; chapitre 5). Cependant le potentiel fourrager est plus modéré pour un peuplement juvénile, en raison des capacités de capture et d'utilisation des ressources réduites (développement initial de l'appareil racinaire et aérien), et de la compétition potentielle générée par la flore adventive. La quantité d'azote disponible permet d'améliorer la production réalisée (chapitre 5), mais la détermination d'une stratégie de fertilisation nécessite encore de mieux identifier les périodes d'apport adaptées (période végétative/reproductive), de maîtriser la concurrence avec les adventices, et de définir les besoins critiques de la culture pour adapter la stratégie de nutrition (Annexe 2).

Une typologie fonctionnelle de graminées prairiales a précédemment été établie pour faciliter l'interprétation des traits de ces graminées en lien avec des performances agronomiques et des stratégies de gestion adaptées (Ansquer et al., 2004 ; Cruz et al., 2019, 2010 ; Duru et al., 2008b, 2008a). Bien que cette classification soit susceptible d'évoluer, avec notamment la création de nouvelles catégories, elle classe initialement quatre grands types de graminées prairiales suivant un Type Fonctionnel de Plante (TFP) A, B, C et D (Ansquer et al., 2004). Le TFP A correspond aux espèces d'acquisition, de milieux fertiles (faible TMSF, SSF élevée), peu hautes et très précoces, avec une durée de vie des feuilles courte, et aptes à être pâturées rapidement et fréquemment (e.g. *Lolium perenne*, *Holcus Lanatus*). A l'opposée le TFP D intègre des espèces plutôt de conservation, à floraison très tardive, davantage retrouvées dans les milieux plus pauvres, de taille moyenne à grande, et présentant une longue durée de vie des feuilles (e.g. *Brachypodium pinnatum*, *Deschampsia cespitosa*, *Molinia coerulea* ; Cruz et al., 2010). Ce dernier type représente des espèces dont la qualité fourragère est souvent médiocre, se prêtant mieux à la fauche qu'au pâturage fréquent. Les TFP B et C représentent des comportements intermédiaires. Bien sûr, cette classification ne représente pas l'amplitude totale du continuum acquisition-conservation, simplement la gamme de variation observée entre les espèces intégrées dans la comparaison.

Les caractéristiques de la croissance (floraison à 1600-1850 DJ, hauteur supérieur à un mètre) de *Th. intermedium* semble se rapprocher du TFP D. Cela suggère que les populations de *Th. intermedium* étudiées aient des feuilles à faibles surface foliaire spécifique (SSF) mais dont la durée de vie est longue et la teneur en matière sèche (TMSF) importante (Cruz et al., 2010 ; Fig. 7.1). Ces traits supposent une activité métabolique ainsi que décomposition de la litière foliaire plus lente que dans le cas d'espèces à forte SSF. A l'inverse, la TMSF élevée traduit un investissement important de structure et de défense (physique ou chimique), au bénéfice de la résistance des tissus et de leur moindre exposition aux pressions fongique et parasitique (Mason et al., 2016), mais au détriment de la qualité fourragère

(Duru et al., 2008b). Bien que ces traits n'aient pas été strictement vérifiés dans notre travail, ils sont en cohérence avec les traits racinaires mesurés, avec les observations empiriques sur les expérimentations et avec les analyses de valeur alimentaires réalisées (Annexe 1).

Ce type de production fourragère, bien que peu adapté à des exportations précoces et fréquentes, peut favoriser la souplesse d'exploitation (pic de biomasse tardif et prolongé) et l'autonomie fourragère de certains élevages confrontés aux stress hydriques par des apports quantitatifs et sur des périodes défavorables liées aux sécheresses estivales, de plus en plus fréquentes et intenses. Les performances de production mesurées (chapitre 5) indiquent que dans des gammes de production modérées la culture soit relativement résistante au stress hydrique, soit par stratégie d'évitement (capacité à aller chercher des ressources en profondeur) soit par aptitude de tolérance (faible croissance culture et survie à la sécheresse). Pour les gammes de production biomasse élevée (> 10t MS/ha), la demande d'évapotranspiration devient trop forte pour assurer la résistance optimale au stress hydrique.

1.3. Production céréalière

A propos de la production de grains, les faibles indices de récolte mesurés (~0,10 à 0,2) témoignent d'un investissement très limité pour les fonctions de reproduction sexuée, handicapant lourdement la productivité céréalière (chapitre 6). Bien que les rendements en grains puissent atteindre des niveaux encourageants pour une graminée fourragère (> 1 tonne de grains/ha ; chapitre 6), les composantes de rendement, et en particulier leur faible pérennité au cours des années, illustrent une aptitude uniquement temporaire et secondaire de *Th. intermedium* pour la production de grains à ce stade du travail de sélection (chapitre 6). La période de remplissage des grains étant tardive, elle est systématiquement soumise à des contraintes climatiques fortes (déficit hydrique, températures chaudes). Les conditions de l'Europe Occidentale apparaissent ainsi très peu adaptées à l'optimisation du remplissage et du poids des grains.

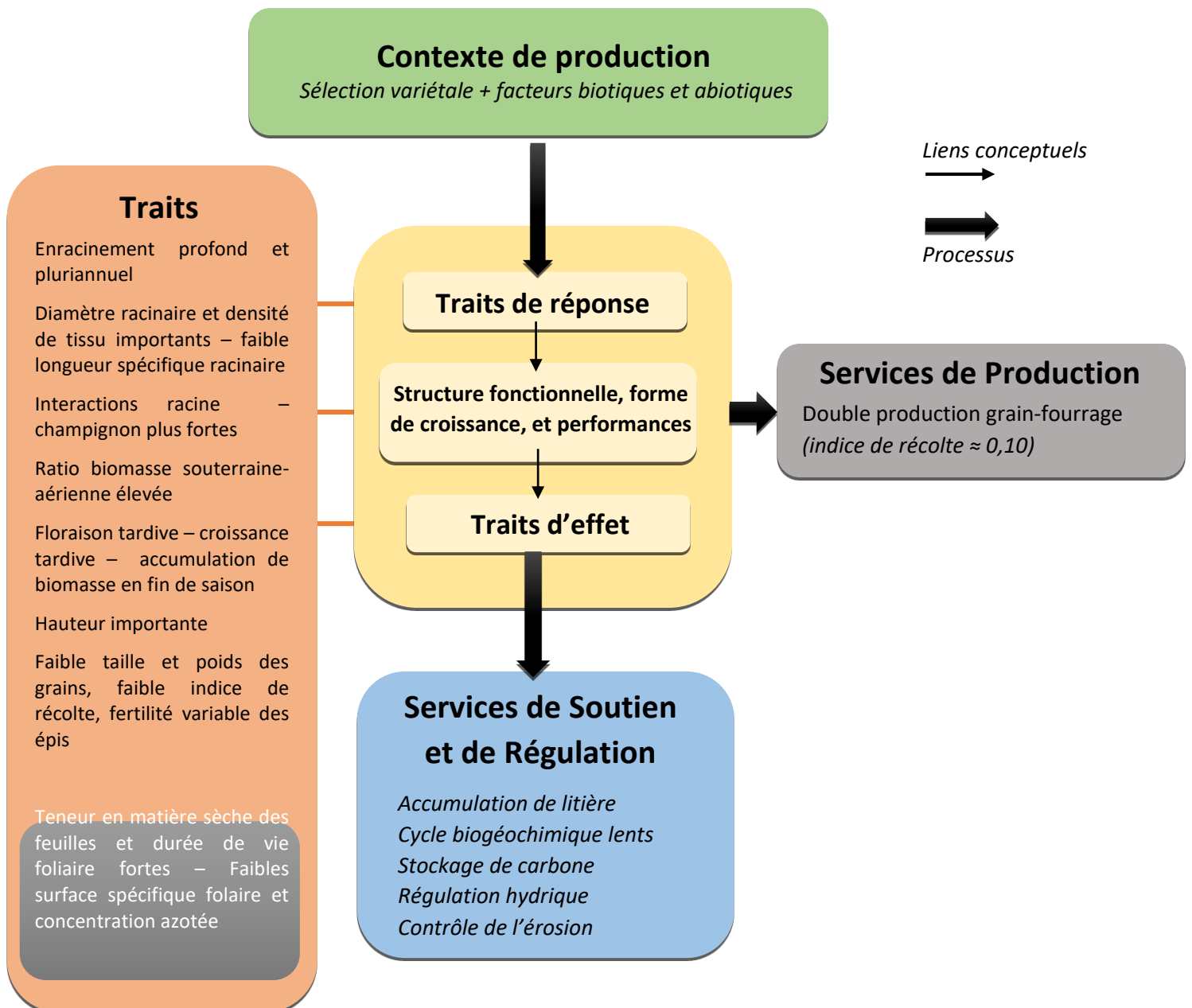
Une disponibilité de l'azote plus importante peut être bénéfique aux rendements en grains (chapitre 6), indiquant l'importance de conditions de culture favorables pour assurer ce service de production. Cependant, la tendance de *Th. intermedium* à favoriser le développement des parties végétatives impose une compétition forte entre les puits que sont les grains et les parties végétatives, y compris pendant la phase de remplissage du grain. Ces observations nécessitent un large approfondissement quant à l'évaluation des flux en question et des ratios source-puit. La mesure de ces traits à l'échelle de l'individu n'est pas particulièrement facile sur des peuplements au champ compte-tenu de la difficulté de différencier les individus lorsque le tallage est important (la multiplication végétative devient ensuite une complication supplémentaire). Cette question doit néanmoins être abordée dans le futur et puisque la compréhension des interactions de compétitions dépend de cette évaluation précise à l'échelle de chaque individu. Cette évaluation menée sur des individus isolés en pépinière, et non en peuplement au champ, n'apporte que peu de renseignement sur les processus réels de compétition en situation de production (Cattani and Asselin, 2018).

Cependant, malgré des rendements variables et nettement plus faibles que ceux d'une céréale annuelle, elle représente un atout déterminant pour la valorisation économique de la culture, et donc pour ses perspectives de développement. Une caractérisation plus précise de la valeur alimentaire et technologique de ses grains est nécessaire pour évaluer la valeur marchande potentielle de cette culture. Cette évaluation devra d'ailleurs être poursuivie au fur et à mesure du processus de sélection et d'amélioration variétale très important, conduit actuellement pour cette culture (DeHaan et al., 2018). En attendant, la compatibilité des caractéristiques et de la composition des grains de *Th.*

intermedium avec l'alimentation humaine (Marti et al., 2016; Tyl and Ismail, 2018), et la demande exprimée par les acteurs de la production et de la transformation (Wayman et al., 2019), sont des signes encourageants quant à la possibilité de développer et de proposer un modèle de prairie temporaire bénéficiant d'une valeur économique améliorée par une production céréalière.

Si la production de grains peut être un atout pour la valorisation économique de cette culture, elle reste aujourd'hui faible et aléatoire. Il paraît donc plus raisonnable de considérer *Th. intermedium* comme une culture multiservices (chapitre 1), pour laquelle les risques associés à une faible production de grains puissent être en partie compensés par l'obtention d'autres services écosystémiques d'intérêt.

Figure 7.1. Traits et services associés à *Th. intermedium*. Les flèches noires indiquent les processus. Les flèches oranges représentent des associations de concepts. Les traits fonctionnels donnés en blanc sur fond gris correspondent aux traits suggérés par la littérature compte-tenu des syndromes de traits observés et mesurés dans ce travail de thèse.



2. Quels services dans le cadre d'une implantation temporaire dans les systèmes de grandes cultures ?

Concernant les services de production, la maximisation des rendements céréaliers, à l'échelle de la culture et de la rotation, interdirait une utilisation prolongée (> 3-4 ans) du fait de la dégénérescence du rendement en grains après 2 à 3 années de culture (Tautges et al., 2018). Cependant, en lien avec les services de soutien et de régulation, la dimension temporelle joue un rôle important dans la compréhension des performances de la culture. En effet, nombre des services recherchés sont associés au développement du système racinaire pérenne (et à l'établissement de symbioses) et à la production d'un couvert dense et fonctionnel, ce qui prend du temps. Les peuplements juvéniles présents lors de la phase d'implantation ne sont pas assimilables à un peuplement 'mature'. Ils ne proposent pas les mêmes performances et ne peuvent pas répondre aux mêmes attentes en termes de services écosystémiques. Cette évolution implique de s'interroger sur les perspectives qu'offrent l'intégration de *Th. intermedium* pour une durée limitée (2-4 ans) dans les rotations culturales (modèle prairie temporaire) : quels services peut-on attendre ?

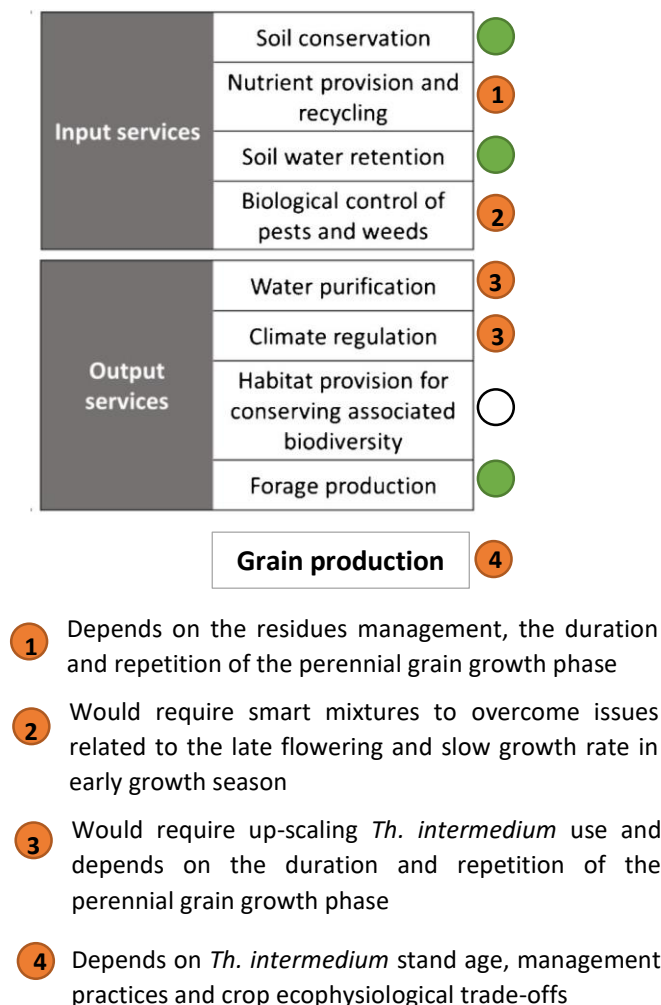
D'après la revue de Martin et al. (2020 ; Fig 7.2), l'intégration d'une prairie temporaire améliore la conservation du sol, le recyclage des nutriments, la rétention de l'eau et la régulation des bio-agresseurs (inputs services). Elle est également associée à des services liés à la purification de l'eau, à la régulation du climat, à la conservation d'habitats écologiques d'intérêt, et à la production de fourrage (outputs services). L'insertion d'une culture de *Th. intermedium* pendant plusieurs années permet d'espérer les mêmes services. Evidemment ces services sont variables, notamment en fonction du système de culture considéré. Les résultats de ce travail (Fig. 7.1) et d'autres études (e.g. Culman et al., 2013 ; De Oliveira et al., 2018 ; Sprunger et al., 2019 ; Vico and Brunsell, 2017) confortent les perspectives de bénéfices associés à la conservation des sols et à la rétention d'eau (Fig. 7.2). Ils confirment également les perspectives associées à l'amélioration de la fertilité des sols, à la qualité de l'eau et à la régulation du climat. Cependant, ces trois derniers services ne peuvent être validés sur la base unique de ce travail, et sont naturellement dépendant des stratégies d'implantation et d'utilisation de *Th. intermedium* à l'échelle de la parcelle, du système de culture et de production, et du territoire.

Concernant l'amélioration de la fertilité du sol, les traits à tendance de conservation et le système racinaire présentés plus haut valident en effet les capacités de rétention des nutriments, ainsi que l'augmentation des apports de matière organique dans le sol. Mais contrairement à des graminées dites plus *acquisitives*, une décomposition et les cycles carbone-nutriments plus lents impliquent une immobilisation des nutriments et des effets à rebours (afterlife effect) plus importants. La fertilité du sol peut donc être avantagé sur le moyen-long terme, via la réduction du découplage des flux d'immobilisation et de minéralisation observés dans les systèmes cultivés (Lemaire et al., 2015), sans nécessairement démontrer un bénéfice rapide à la suite d'un épisode de culture bref (2 ans) et isolé de *Th. intermedium*. Ce service peut en revanche être significatif et observable dans le cadre d'une implantation plus longue (~4ans ; Sprunger et al., 2019) et/ou d'une stratégie de long terme basée sur la fréquence de retour de la culture dans la rotation (Franzluebbers et al., 2014; King and Blesh, 2018: Fig. 7.2). A l'inverse d'une stratégie rotationnelle, une utilisation de longue durée de la culture sur des zones marginales du parcellaire (zones tampons, bordures, etc.) permettrait de répondre à des enjeux importants tel que le piégeage des nitrates ou la protection de niches écologiques d'intérêt. Mais ce type d'implantation exclue l'ambition de préservation et de gestion de la fertilité du sol au sein même des parcelles de production. L'approfondissement de ces questions doit nécessairement s'appuyer sur des études de plus long terme, intégrant la destruction de la culture et l'influence de la senescence de

la totalité du système racinaire sur la fertilité du sol et les performances des cultures suivantes. L'observation post-destruction de la culture devra également apporter des informations plus précises quant à l'effet sur la flore adventice pour la suite de la rotation (réduction de la pression ou renforcement des adventices vivaces ? graminées ? automnale ?) ainsi que sur l'ensemble des bioagresseurs. Une évaluation fiable de l'efficacité de la destruction du couvert (absence/présence de repousse ?) est également particulièrement attendue.

En ce qui concerne les services associés à la qualité de l'eau et la régulation du climat, la dimension spatiale doit être prise en compte (Fig. 7.2). Sans revenir sur les propriétés bénéfiques de la culture, il est impossible de défendre son intérêt réel et significatif pour la société dans le cadre d'une utilisation marginale. La réalisation de ces services ne peut être défendue qu'à l'échelle d'une mobilisation territoriale, structurée et coordonnée, intégrant ces leviers agroécologiques dans la mosaïque paysagère (Asbjornsen et al., 2014).

Figure 7.2. Schéma représentant le panorama théorique des services proposés par l'intégration de prairies temporaires dans les systèmes de culture (Martin et al., 2020). En considérant la culture de *Th. intermedium*, un service de production de grains est ajouté. D'après la caractérisation fonctionnelle et les performances de *Th. intermedium*, les cercles verts indiquent les services fournis par la croissance de la céréales vivace. Les cercles oranges indiquent les services possibles mais qui imposent des exigences de conduite particulières, ou qui sont soumis à une variabilité particulièrement importante. Les cercles vides indiquent les services non estimés dans le cadre de ce travail et de la typologie fonctionnelle proposée.



De manière générale, insérer cette culture dans les rotations céréalières pour une durée limitée implique que la période d'implantation soit correctement maîtrisée. La différence de production de biomasse entre un peuplement juvénile et mature, l'importance de la couverture du sol pour la gestion des adventices, et l'importance donnée au nombre de grains par m² pour le rendement céréalière indiquent que les choix d'implantation et de semis (date, dose, espacement des rangs, association, désherbage) soient des leviers décisifs dans le pilotage des services attendus par la culture. Ce constat presse le développement de recherches dédiées à la comparaison de différentes modalités techniques d'implantation. Parmi les perspectives de travail possibles, nous proposons de distinguer deux approches. La première où l'objectif est d'assurer une production fourragère et/ou céréalière maximale dès la première année ; la seconde où l'objectif est d'accompagner le développement progressif de la culture, dans le but de séquencer les objectifs et les productions attendues.

Pour la première approche, une gestion plus « intensive » de la culture est nécessaire pour obtenir précocement un nombre de talles important et une occupation de l'espace rapide. Il s'agit alors de choisir des densités de semis élevées (~20 kg/ha) avec des inter-rangs étroits et d'assurer un désherbage pour éviter tout préjudice sur la culture. Des semis précoces (septembre) peuvent également être fortement recommandés pour assurer un tallage le plus important possible avant l'hiver. Cette stratégie d'implantation pose néanmoins question compte-tenu de la difficulté d'obtenir les fenêtres d'intervention adéquates pour les semis en fin d'été (conditions sèches). Des semis sous couvert au printemps précédent peuvent être une voie d'investigation utile. La principale contrainte de cette approche consiste à obtenir un peuplement dense, préjudiciable à la vigueur des individus et à l'optimisation du rendement en grains (capacité de tallage et fertilité des épis) dans les années suivantes (Fernandez et al., *in press* ; Hunter et al., 2020).

La seconde approche consisterait davantage à favoriser un peuplement initial moins dense (~10-15 kg/ha). La phase d'implantation pourrait être sécurisée par une stratégie de désherbage ou par la présence d'une culture associée ou plante compagne. Cette approche repose sur la tentative de maintenir des conditions favorables à la production de grains au-delà de deux années de culture. Dans le cadre de pratiques d'association, l'objectif est d'assurer une diversification permettant de bénéficier des caractéristiques de *Th. intermedium* tout en assurant le maintien d'une biodiversité cultivée utile à plusieurs niveaux de l'agroécosystème (Malézieux et al., 2009). Bien sûr cette perspective soulève de nombreuses autres questions et problématiques (gestion de la compétition, modalités d'association, rendement et productions recherchés etc.) et pourrait faire l'objet d'un travail à part entière.

3. Cohérence du système de production et syndrome de domestication

Dans les conditions testées, les caractéristiques fonctionnelles et performances de *Th. intermedium* invitent à considérer une forme de croissance plus *conservative* comparativement aux céréales annuelles ou prairie à croissance rapide (Cruz et al., 2010; Martín-Robles et al., 2018; Milla et al., 2015). Ces caractéristiques suggèrent qu'une céréale vivace telle que *Th. intermedium*, placées dans un milieu fertile et géré par l'Homme, serait probablement peu compétitive par rapport à des espèces plus acquisitives comme la plupart des cultures annuelles, mais aussi un certain nombre d'espèces d'adventices souvent favorisées dans nos parcelles agricoles. On peut également s'attendre à une moindre réponse de *Th. intermedium* aux pratiques culturales habituelles des systèmes de grandes cultures annuelles (céréalières notamment).

Devant ces résultats, deux questions doivent nécessairement émerger : quel contexte de production peut être le plus adapté à la culture de *Th. intermedium*? et, à plus long terme, quel rôle peut jouer la domestication et la mise en culture de *Th. intermedium* dans la modification et l'adaptation de sa forme de croissance ?

A la première question nous répondrons que la culture de *Th. intermedium* se prête peu aux systèmes basés sur l'intensification de la production, en particulier sur des critères de niveau de fertilisation et d'exportation de biomasse. En termes de ressources allouées à la production, l'investissement réalisé sera a priori peu récompensé par la productivité de la culture, et risque de générer des efforts particulièrement importants pour le contrôle des populations non désirées d'adventices. À l'exception d'une valeur économique des grains extrêmement valorisante ou d'un objectif prioritaire de production de services de régulation (e.g. conservation du sol), cette perspective ne semble pas adaptée. Au contraire, la culture de *Th. intermedium* pourrait davantage s'inscrire dans une dynamique d'extensification et de systèmes à bas niveaux d'intrants. La méthode de gestion de la phase d'implantation peut ici jouer un rôle important dans la démarche stratégique d'intensification (fertilisation, désherbage) ou d'extensification des pratiques culturales. L'utilisation d'une production combinée de grains et de fourrage implique que les systèmes de polyculture-élevage serait naturellement privilégiés. La caractérisation de la culture proposée montre que l'optimisation de l'utilisation des ressources et de la productivité du système, ainsi que la gestion de potentiels compétiteurs (adventices), peut et doit largement s'appuyer sur l'intérêt des associations de cultures, qu'il s'agisse de culture de rente ou de plantes compagnes. Le fait que les graminées de TFP D soit rarement (jamais ?) dominantes au sein des prairies agricoles (Ansquer et al., 2004, Cruz et al., 2010) est une très bonne illustration du potentiel de complémentarité générée par ses espèces, tout en indiquant la nécessité de piloter cette complémentarité puisqu'elle consiste à utiliser une niche écologique habituellement non dominante couverts herbacés.

Concernant la seconde question, un syndrome de domestication est proposé pour nommer l'évolution convergente de traits reproductifs retrouvés chez l'essentiel des cultures arables (tailles des grains, réduction de l'égrainage, port dressé, réduction de la sensibilité à la photopériode ; (Fuller et al., 2014 ; Meyer and Purugganan, 2013 ; Purugganan and Fuller, 2009). L'évolution de sous-populations de l'espèce *Th. intermedium* est d'ores et déjà représentative de ce syndrome dans la mesure où elles sont sélectionnées pour l'amélioration de ces critères de rendement (Bajgain et al., 2019; Cattani and Asselin, 2018; DeHaan et al., 2018). Nous avons toutefois indiqué dans le chapitre 2 que la valeur des traits grainiers sont peu reliés à la caractérisation de syndromes de traits liés au *plan acquisition-conservation* de la forme de croissance des plantes.

Récemment, l'analyse de la domestication sous l'angle de l'écologie comparative montre que la sélection de quelques traits spécifiques (e.g. taille des grains) a très peu de chance de se produire sans impacter d'autres plans de la forme de croissance des plantes, notamment sur certains traits phénotypiques du spectre économique non visés initialement par la sélection (Martin and Isaac, 2015 ; Milla et al., 2015, 2014). Cette évolution de domestication peut, par exemple, conduire à la diminution de la coordination entre traits racinaires et aériens (Martín-Robles et al., 2018). Elle peut aussi conduire à la diminution des investissements réalisés pour les fonctions de défense de la plante (Batyrschina et al., 2020 ; Gaillard et al., 2018 ; Mason et al., 2016 ; Moreira et al., 2018). Les études récemment menées sur l'espèce *Triticum turgidum* (blé dur), combinant une approche fonctionnelle et une approche phylogénétique, ont démontré que la trajectoire de domestication de cette espèce (depuis des populations sauvages-primitives jusqu'au cultivars élites cultivés) est associée au renforcement de traits d'acquisition du spectre économique foliaire et à la dé-corrélation de certains compromis donnés par la théorie du spectre économique (Roucou et al., 2018). Des effets sont également notés concernant l'évolution du microbiote rhizosphérique associé à l'espèce. La diminution des populations nitrifiantes et des champignons mycorrhiziens chez les cultivars élites montre que la sélection a pu se réaliser au détriment de propriétés microbiologiques importantes pour la nutrition des plantes (Spor et al., 2020) et fondamentales dans la caractérisation du spectre économique racinaire (Bergmann et al., 2020).

Toutes ces observations suggèrent que le transfert de *Th. intermedium* dans un contexte d'intensification de la production (pratiques culturale, sélection variétale) doit impérativement se munir d'analyses intégratives et multidimensionnelles qui intègrent plusieurs axes de description de la forme de croissance de la plante. Sans cette analyse continue, l'optimisation des services de production risquent de s'effectuer au détriment d'autres services de soutien ou de régulation, pourtant à l'origine de l'intérêt du monde agricole pour la culture de céréales vivaces. L'actuelle diversité de phénotypes au sein des populations de *Th. intermedium* étudiées et sélectionnées (Annexe 4 ; DeHaan et al., 2018) représente un vivier de gènes et une variabilité intraspécifique importante, sujette à des trajectoires de sélection divergentes en fonction des conditions de cultures et des pressions de sélection appliquées (Bristiel, 2017). Aussi, une des priorités des recherches sur cette thématique doit être d'évaluer cette variabilité et d'identifier son rôle dans la réponse des traits de la plante et de ses performances dans un agroécosystème.

4. Conclusion

Les premières initiatives à l'origine des travaux sur les céréales vivaces s'accompagnent d'un idéal en rupture avec la conception des agroécosystèmes promue par la Révolution Verte (Jackson, 2002). Dans cet idéal, les céréales vivaces seraient une clé dans la conception de systèmes agricoles plus largement basés sur les fonctionnements naturels des écosystèmes, plutôt que sur leur artificialisation. Les performances actuelles de ces céréales vivaces placent cet idéal encore loin ; et le manque de références techniques sur le sujet laisse la place à de nombreuses projections dont les prérequis sont encore à construire (Ryan et al., 2018 ; Wayman et al., 2019). Le travail de thèse présenté ici a permis de fournir la première évaluation d'une céréale vivace, *Th. intermedium*, cultivée suivant un modèle de prairie temporaire dans des contextes d'Europe occidentale. Le développement de cette pratique implique un investissement de recherche important, à la fois sur les modalités techniques de gestion et d'insertion de la culture, sur ses caractéristiques écophysiologicals et sur ses propriétés fonctionnelles. Ce travail a montré que la culture de *Th. intermedium* offre un levier très important de diversification répondant aux attentes de la transition agroécologique. En particulier, cette thèse met en avant les possibilités d'amélioration des processus écologiques pour la protection et la régulation des ressources abiotiques, tout en proposant des fonctions de production (grain-fourrage) capable d'intégrer plusieurs voies de valorisation et privilégiant la résilience du système. L'évaluation du rôle de cette diversification et des services écosystémiques fournis est néanmoins bien en deçà des attentes sociétales globales quant à la compréhension et au pilotage de ces services comme levier d'action (Chevassus-Au-Louis et al., 2009). Malgré cela, l'utilisation de *Th. intermedium* dans le cadre de la conception de systèmes innovants pourrait être localement une grande réussite sous l'impulsion de démarches de valorisation locale ou contractuelle, et permettant la structuration de noyaux d'innovation indispensables au transfert de nouvelles pratiques dans le modèle agricole dominant (Meynard and Messéan, 2014). D'une manière générale, l'étude de *Th. intermedium* est un exemple intéressant du défi posé à l'agronomie. Comme ceci a pu être identifié concernant le développement des outils de modélisation (Louarn and Song, 2020), un challenge pour la gestion agroécologique des systèmes de culture consiste à développer une vision intégrée de la plante mais aussi d'une communauté végétale, au-dessus et en-dessous du sol, en relation avec son environnement et avec ses capacités d'adaptation. Dans ce sens, une réunion transdisciplinaire est essentielle, intégrant les avancées dans le champ de la génétique, de l'écophysiologicals, des sciences du sol mais aussi de l'écologie évolutive et fonctionnelle. En partant à la recherche de structures fonctionnelles aujourd'hui peu représentées dans les systèmes de grandes cultures (Roucou et al., 2018), la sélection et l'utilisation de céréale vivace telle que *Th. intermedium* est un bon avant-goût de l'importance (et de la témérité) de ces questions.

Références

- Ansquer, P., Theau, J.-P., Cruz, P., Viegas, J., Al Haj Khaled, R., Duru, M., 2004.** Caracterisation de la diversité fonctionnelle des prairies à flore complexe. Vers la construction d'outils de gestion. *Fourrages* 179, 353–368.
- Asbjornsen, H., Hernandez-Santana, V., Liebman, M., Bayala, J., Chen, J., Helmers, M., Ong, C.K., Schulte, L.A., 2014.** Targeting perennial vegetation in agricultural landscapes for enhancing ecosystem services. *Renewable Agriculture and Food Systems* 29, 101–125. <https://doi.org/10.1017/S1742170512000385>
- Bardgett, R.D., McAlister, E., 1999.** The measurement of soil fungal:bacterial biomass ratios as an indicator of ecosystem self-regulation in temperate meadow grasslands. *Biol Fertil Soils* 29, 282–290. <https://doi.org/10.1007/s003740050554>
- Bergmann, J., Weigelt, A., van der Plas, F., Laughlin, D.C., Kuyper, T.W., Guerrero-Ramirez, N., Valverde-Barrantes, O.J., Bruelheide, H., Freschet, G.T., Iversen, C.M., 2020.** The fungal collaboration gradient dominates the root economics space in plants. *bioRxiv*.
- Cattani, D., Asselin, S., 2018.** Has Selection for Grain Yield Altered Intermediate Wheatgrass? *Sustainability* 10, 688. <https://doi.org/10.3390/su10030688>
- Comas, L.H., Mueller, K.E., Taylor, L.L., Midford, P.E., Callahan, H.S., Beerling, D.J., 2012.** Evolutionary Patterns and Biogeochemical Significance of Angiosperm Root Traits. *International Journal of Plant Sciences* 173, 584–595. <https://doi.org/10.1086/665823>
- Cruz, P., Lezana, L., Durante, M., Jaurena, M., Figari, M., Bittencourt, L., Theau, J.-P., Massa, E., Viegas, J., Ferreira de Quadros, F.L., 2019.** A functional classification of 63 common Poaceae in the “Campos” grasslands of South America. *Ecología Austral* 29, 239–248. <https://doi.org/10.25260/EA.19.29.2.0.727>
- Cruz, P., Theau, J.P., Lecloux, E., Jouany, C., Duru, M., 2010. Typologie fonctionnelle de graminées fourragères pérennes: une classification multitraits. *Fourrages* 201, 11–17.
- Culman, S.W., Snapp, S.S., Ollenburger, M., Basso, B., DeHaan, L.R., 2013.** Soil and Water Quality Rapidly Responds to the Perennial Grain Kernza Wheatgrass. *Agronomy Journal* 105, 735. <https://doi.org/10.2134/agronj2012.0273>
- De Oliveira, G., Brunzell, N.A., Sutherlin, C.E., Crews, T.E., DeHaan, L.R., 2018.** Energy, water and carbon exchange over a perennial Kernza wheatgrass crop. *Agricultural and Forest Meteorology* 249, 120–137. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.11.022>
- DeHaan, L., Christians, M., Crain, J., Poland, J., 2018.** Development and Evolution of an Intermediate Wheatgrass Domestication Program. *Sustainability* 10, 1499. <https://doi.org/10.3390/su10051499>
- Duru, M., Al Haj Khaled, R., Ducourtieux, C., Theau, J.P., de Quadros, F.L.F., Cruz, P., 2008a.** Do plant functional types based on leaf dry matter content allow characterizing native grass species and grasslands for herbage growth pattern? *Plant Ecology* 201, 421–433. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9516-9>
- Duru, M., P, P.C., Raouda, A.H.K., Ducourtieux, C., Theau, J.P., 2008b.** Relevance of Plant Functional Types based on Leaf Dry Matter Content for Assessing Digestibility of Native Grass Species and Species-Rich Grassland Communities in Spring. *Agronomy Journal* 100, 1622–1630. <https://doi.org/10.2134/agronj2008.0003>
- Fernandez, C.W., Ehlike, N., Sheaffer, C.C., Jungers, J.M., n.d.** Effects of nitrogen fertilization and planting density on intermediate wheatgrass yield. *Agronomy Journal* n/a. <https://doi.org/10.1002/agj2.20351>
- Franzluebbers, A.J., Sawchik, J., Taboada, M.A., 2014.** Agronomic and environmental impacts of pasture–crop rotations in temperate North and South America. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 190, 18–26. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.09.017>
- Freschet, G.T., Roumet, C., Comas, L.H., Weemstra, M., Bengough, A.G., Rewald, B., Bardgett, R.D., De Deyn, G.B., Johnson, D., Klimešová, J., Lukac, M., McCormack, M.L., Meier, I.C., Pagès, L., Poorter, H., Prieto, I., Wurzbürger, N., Zadworny, M., Bagniewska-Zadworna, A., Blancaflor, E.B., Brunner, I., Gessler, A., Hobbie, S.E., Iversen, C.M., Mommer, L., Picon-Cochard, C., Postma, J.A., Rose, L., Ryser, P., Scherer-Lorenzen, M., Soudzilovskaia, N.A., Sun, T., Valverde-Barrantes, O.J., Weigelt, A., York, L.M., Noûs, C., Stokes, A., 2020.** Root traits as drivers of plant and ecosystem functioning: current understanding, pitfalls and future research needs. *New Phytologist*.
- Grayston, S.J., Griffith, G.S., Mawdsley, J.L., Campbell, C.D., Bardgett, R.D., 2001.** Accounting for variability in soil microbial communities of temperate upland grassland ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 33, 533–551. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00194-2](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00194-2)
- Henneron, L., Cros, C., Picon-Cochard, C., Rahimian, V., Fontaine, S., 2020a.** Plant economic strategies of grassland species control soil carbon dynamics through rhizodeposition. *Journal of Ecology* 108, 528–545. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13276>

- Henneron, L., Kardol, P., Wardle, D.A., Cros, C., Fontaine, S., 2020b.** Rhizosphere control of soil nitrogen cycling: a key component of plant economic strategies. *New Phytologist*. <https://doi.org/10.1111/nph.16760>
- Hunter, M.C., Sheaffer, C.C., Culman, S.W., Jungers, J.M., 2020.** Effects of defoliation and row spacing on intermediate wheatgrass I: Grain production. *Agronomy Journal*. <https://doi.org/10.1002/agj2.20128>
- King, A.E., Blesh, J., 2018.** Crop rotations for increased soil carbon: perennality as a guiding principle. *Ecological Applications* 28, 249–261. <https://doi.org/10.1002/eap.1648>
- Lemaire, G., Gastal, F., Franzluebbers, A., Chabbi, A., 2015.** Grassland–Cropping Rotations: An Avenue for Agricultural Diversification to Reconcile High Production with Environmental Quality. *Environmental Management* 56, 1065–1077. <https://doi.org/10.1007/s00267-015-0561-6>
- Malézieux, E., Crozat, Y., Dupraz, C., Laurans, M., Makowski, D., Ozier-Lafontaine, H., Rapidel, B., Tourdonnet, S., Valantin-Morison, M., 2009.** Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 29, 43–62. <https://doi.org/10.1051/agro:2007057>
- Marti, A., E Bock, J., Pagani, M., Ismail, B., Seetharaman, K., 2016.** Structural characterization of proteins in wheat flour doughs enriched with intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) flour. *Food Chemistry* 194, 994–1002. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2015.08.082>
- Martin, G., Durand, J.-L., Duru, M., Gastal, F., Julier, B., Litrico, I., Louarn, G., Médiène, S., Moreau, D., Valantin-Morison, M., Novak, S., Parnaudeau, V., Paschalidou, F., Vertès, F., Voisin, A.-S., Cellier, P., Jeuffroy, M.-H., 2020.** Role of ley pastures in tomorrow's cropping systems. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 40. <https://doi.org/10.1007/s13593-020-00620-9>
- Martín-Robles, N., Morente-López, J., Freschet, G.T., Poorter, H., Roumet, C., Milla, R., 2018.** Root traits of herbaceous crops: pre-adaptation to cultivation or evolution under domestication? *Functional Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13231>
- Mason, C.M., Bowsher, A.W., Crowell, B.L., Celoy, R.M., Tsai, C.-J., Donovan, L.A., 2016.** Macroevolution of leaf defenses and secondary metabolites across the genus *Helianthus*. *New Phytologist* 209, 1720–1733.
- McKenna, T.P., Crews, T.E., Kemp, L., Sikes, B.A., 2020.** Community structure of soil fungi in a novel perennial crop monoculture, annual agriculture, and native prairie reconstruction. *PLOS ONE* 15, e0228202. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228202>
- Milla, R., Osborne, C.P., Turcotte, M.M., Violle, C., 2015.** Plant domestication through an ecological lens. *Trends in Ecology & Evolution* 30, 463–469. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.006>
- Neely, C.L., Beare, M.H., Hargrove, W.L., Coleman, D.C., 1991.** Relationships between fungal and bacterial substrate-induced respiration, biomass and plant residue decomposition. *Soil Biology and Biochemistry* 23, 947–954. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(91\)90175-J](https://doi.org/10.1016/0038-0717(91)90175-J)
- Peixoto, L., Elsgaard, L., Rasmussen, J., Kuzyakov, Y., Banfield, C.C., Dippold, M.A., Olesen, J.E., 2020.** Decreased rhizodeposition, but increased microbial carbon stabilization with soil depth down to 3.6 m. *Soil Biology and Biochemistry* 150, 108008. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.108008>
- Poirier, V., Roumet, C., Munson, A.D., 2018.** The root of the matter: Linking root traits and soil organic matter stabilization processes. *Soil Biology and Biochemistry* 120, 246–259. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.02.016>
- Roumet, C., Birouste, M., Picon-Cochard, C., Ghestem, M., Osman, N., Vignon-Brenas, S., Cao, K., Stokes, A., 2016.** Root structure–function relationships in 74 species: evidence of a root economics spectrum related to carbon economy. *New Phytologist* 210, 815–826. <https://doi.org/10.1111/nph.13828>
- Roumet, C., Urcelay, C., Díaz, S., 2006.** Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. *New Phytologist* 170, 357–368. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01667.x>
- Sainju, U.M., Allen, B.L., Lenssen, A.W., Mikha, M., 2017.** Root and soil total carbon and nitrogen under bioenergy perennial grasses with various nitrogen rates. *Biomass and Bioenergy* 107, 326–334. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2017.10.021>
- Sprunger, C.D., Culman, S.W., Peralta, A.L., DuPont, S.T., Lennon, J.T., Snapp, S.S., 2019.** Perennial grain crop roots and nitrogen management shape soil food webs and soil carbon dynamics. *Soil Biology and Biochemistry* 137, 107573. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107573>
- Sprunger, C.D., Culman, S.W., Robertson, G.P., Snapp, S.S., 2018.** How Does Nitrogen and Perennality Influence Belowground Biomass and Nitrogen Use Efficiency in Small Grain Cereals? *Crop Science* 0, 0. <https://doi.org/10.2135/cropsci2018.02.0123>
- Tautges, N.E., Jungers, J.M., DeHaan, L.R., Wyse, D.L., Sheaffer, C.C., 2018.** Maintaining grain yields of the perennial cereal intermediate wheatgrass in monoculture v. bi-culture with alfalfa in the Upper Midwestern USA. *The Journal of Agricultural Science* 1–16. <https://doi.org/10.1017/S0021859618000680>

- Tyl, C., Ismail, B.P., 2018.** Compositional evaluation of perennial wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) breeding populations. *International Journal of Food Science & Technology*. <https://doi.org/10.1111/ijfs.13925>
- Vico, G., Brunzell, N.A., 2017.** Tradeoffs between water requirements and yield stability in annual vs. perennial crops. *Advances in Water Resources* 112, 189–202. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2017.12.014>
- Wayman, S., Debray, V., Parry, S., David, C., Ryan, M.R., 2019.** Perspectives on Perennial Grain Crop Production among Organic and Conventional Farmers in France and the United States. *Agriculture* 9, 244. <https://doi.org/10.3390/agriculture9110244>

ANNEXES

Annexe 1 : Valeur alimentaire fourragère

Données recueillies sur le site F8 par spectrométrie proche infrarouge (Fagnant, L., 2018. Kernza (*Thinopyrum Intermedium*), une culture céréalière pérenne : Evaluation de ses performances sous différentes nutriments azotés en Belgique (Travail de fin d'études). Gembloux AgroBio-Tech, Université de Liège (laura.fagnant@uliege.be)

Numéro d'échantillon	Stade	Fertilisation	MS	MPT	CEL	NDF	ADL	MOD	UFL	UFV	PDIN	PDIE
DQ180414-21	2 nœuds	0N	27,04	8,47	26,07	47,68	3,19	682,34	0,77	0,71	53,21	64,59
DQ180414-24	2 nœuds	0N	23,61	9,71	27,1	49,34	3,46	661,97	0,74	0,67	61	66,34
DQ180414-19	2 nœuds	100N	21,56	16,73	27,06	50,43	3,48	671,45	0,76	0,69	105,1	86,2
DQ180414-20	2 nœuds	100N	23,95	12,54	28,28	51,62	3,78	651,83	0,73	0,65	78,78	73,03
DQ180414-15	3 nœuds	0N	28,65	9,14	29,78	52,8	3,79	615,3	0,67	0,59	57,42	60,92
DQ180414-18	3 nœuds	0N	30,49	7,47	30,71	54,99	3,92	611,42	0,66	0,57	46,93	55,92
DQ180414-13	3 nœuds	100N	24,67	10,76	33,13	57,82	4,08	597,81	0,64	0,55	67,59	62,7
DQ180414-16	3 nœuds	100N	25,13	10,09	33,25	57,91	4,16	588,95	0,62	0,54	63,39	60,46
DQ180414-08	épiaison	0N	27,03	6,52	36,53	65,01	4,64	570,92	0,59	0,5	40,96	46,23
DQ180414-09	épiaison	0N	29,07	6,24	37,31	66,2	4,98	548,18	0,56	0,46	39,2	44,22
DQ180414-11	épiaison	100N	27,51	7,86	37,34	65,22	4,78	559,17	0,57	0,48	49,38	49,77
DQ180414-12	épiaison	100N	25,56	7,94	38,92	67,73	5,07	543,24	0,55	0,45	49,88	47,92
DQ180414-04	Floraison	0N	39,77	5,64	37,66	67,33	4,91	547,02	0,55	0,45	35,43	42,8
DQ180414-05	Floraison	0N	33,26	4,43	37,9	68,5	5,05	546,54	0,55	0,45	27,83	39,22
DQ180414-02	Floraison	100N	38,82	6,98	37,16	67,62	4,87	572,56	0,59	0,49	43,85	49,95
DQ180414-03	Floraison	100N	46,36	5,49	39,39	70,92	5,17	548,5	0,55	0,45	34,49	41,57

MS : Pourcentage de matière sèche

MPT : Matière protéique totale

CEL : Cellulose

NDF : 'Neutral detergent fiber'

ADL : 'Acid detergent lignin'

MOD : Matière organique digestible

UFL : Unité fourragère Lait

UFV : Unité fourragère Viande

PDIN : Protéines digestibles dans l'intestin par l'azote

PDIE : Protéines digestibles dans l'intestin par l'énergie

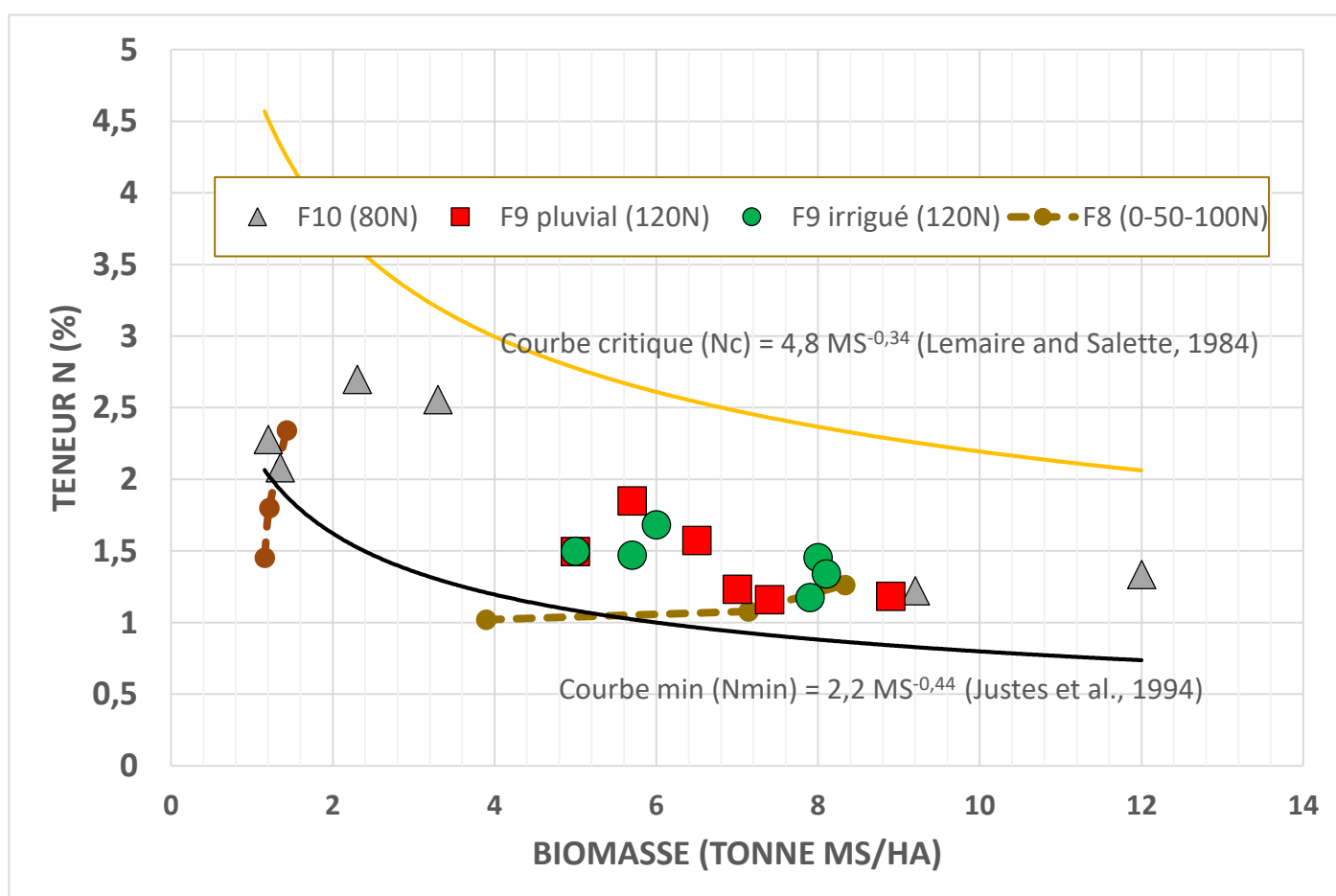
Annexe 2 : Statut azoté de *Th. intermedium*

La littérature scientifique sur les graminées a solidement identifié une relation privilégiée entre la croissance du peuplement et les prélèvements d'azote réalisés (Lemaire and Salette, 1984). Cette relation est exprimée sous le modèle $Nc = a.MS^{-b}$ d'après le principe de dilution, où Nc indique la teneur azoté critique non limitante, c'est à dire la teneur azotée minimale pour l'obtention de la croissance maximale.

D'après la figure ci-dessous, le statut azoté de la culture sur les sites F8, F9 et F10 n'indique pas une teneur N proche des valeurs de Nc définies pour les graminées C_3 , indiquant a priori une situation 'limitante', où la croissance serait ralentie par la disponibilité en azote minéral du sol (Gastal and Lemaire, 2002). Des analyses complémentaires telles que le calcul du coefficient apparent d'utilisation de la fertilisation (CAU) pourrait permettre de s'assurer de l'assimilation de l'azote apporté.

Toutefois, la présence de situations fertilisées à 100 ou 120 kg N par hectare, et l'observation d'un couvert vigoureux et productif, questionne la valeur de l'interprétation d'un indice de nutrition azotée à partir de la référence Nc proposée. L'existence dans la littérature de mesures cohérentes avec celles présentées ici (Taugtes et al., 2018), et la présence de conditions irriguées et de sols considérés comme non limitants pour d'autres ressources minérales telle que le phosphore, invitent à considérer l'existence d'une trajectoire azotée spécifique à la culture. A production équivalente, des teneurs azotées moins élevées que pour les graminées fourragères et les cultures céréalières de référence signifierait la réduction des besoins de fertilisation et l'amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'azote de la culture.

Figure SA1. Teneur en azote de la biomasse aérienne de *Th. intermedium*. La forme des points indique le site sur lesquels les prélèvements ont été effectués. Les points reliés correspondent à des prélèvements effectués sur le même site à la même période, fertilisés suivant trois doses d'azote différentes (0-50-100).



Bien que cette hypothèse ne puisse être confirmée en l'état, plusieurs éléments de bibliographie suggèrent qu'une étude plus précise des courbes de dilution et des teneurs critiques en fonction de la caractérisation fonctionnelle des cultures pourrait significativement renforcer le concept, le préciser, et étendre son domaine de validité à des couverts différents des cultures de référence actuelles.

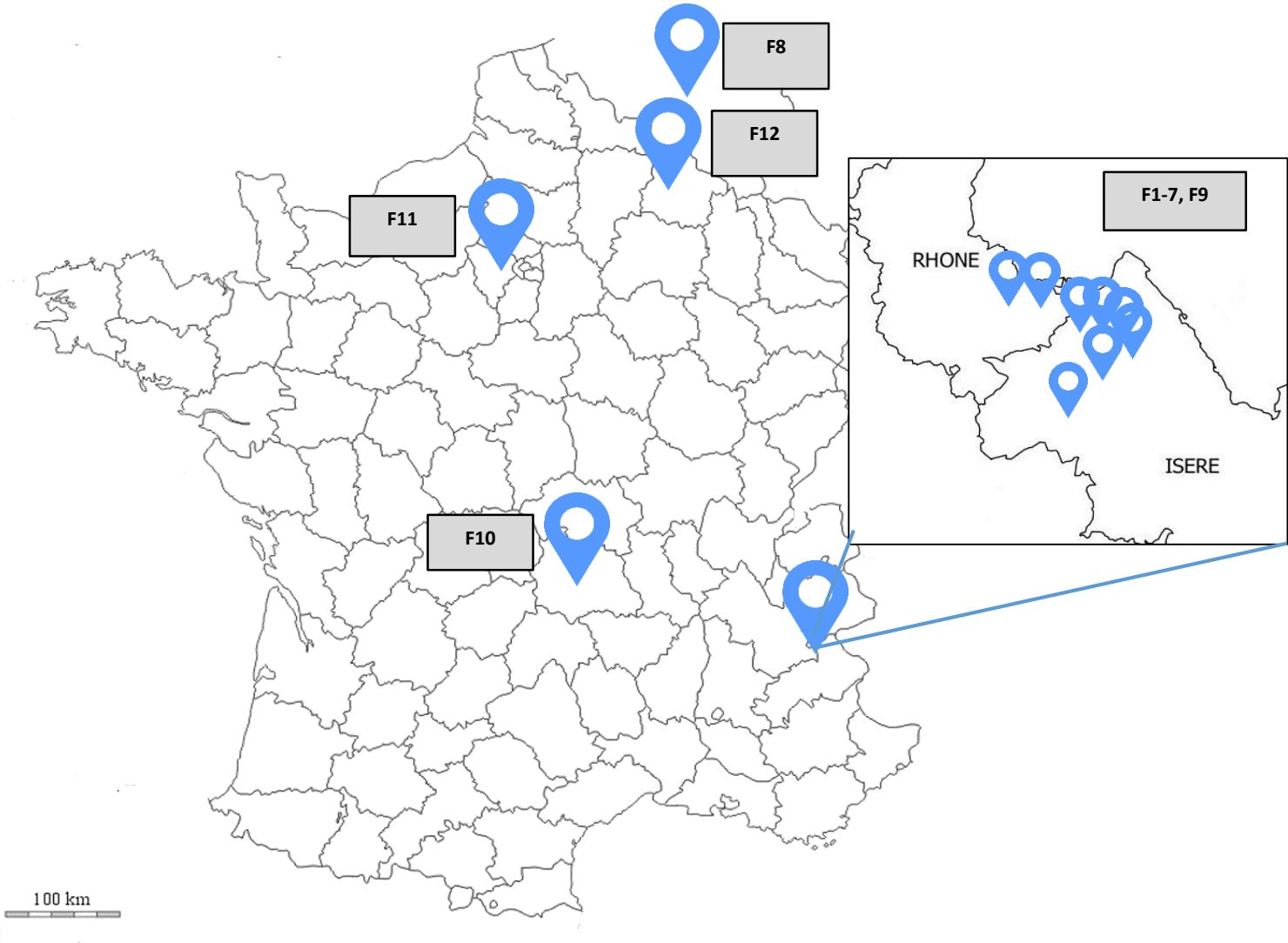
- Plusieurs groupes fonctionnels sont identifiées chez les graminées fourragères (PFT, *Plant Functional Type*), indiquant des différences significatives de traits entre groupe homogène (teneur en matière sèche des feuilles, durée de vie des feuilles, etc. ; Cruz et al., 2019, 2010)
- Pour une nutrition azotée non limitée, des écarts importants avec les valeurs N_c sont constatés dans plusieurs situations dont une des caractéristique commune est la vitesse de croissance relativement lente du peuplement végétal (Agnusdei et al., 2010).
- De la même manière, les concentrations en azote apparaissent variables entre différents groupes fonctionnels de graminées (Jouany et al., 2011), où les espèces dites 'à croissance lente' (phénologie tardive, durée de vie des feuilles importantes, taux de MS élevé, etc.) présentent des teneurs azotées généralement plus basses que les espèces dites 'à croissance rapide' (Craine et al., 2002; Jouany et al., 2011; Reich, 2014; Reich et al., 1998) majoritairement utilisées dans la production des courbes de références (e.g. *Festuca arundinacea*, *Phleum pratense*) puisque ces espèces se révèlent particulièrement sensibles et tributrices de la disponibilité azotée pour la maximisation de leurs performances.
- L'expansion foliaire potentiellement moins importante et une distribution différente entre l'azote structural (tiges) et métabolique (feuilles) pourraient justifier cette différence (Lemaire et al., 2007) entre la teneur mesurée et la teneur N_c de référence. Le rapport tiges-feuilles de la culture pourrait donc jouer un rôle important dans la définition de la teneur N_c (Justes et al., 1997). Cet élément rejoint les discussions contruites sur le rôle du de la surface foliaire dans la relation croissance-teneur azotée (Lemaire et al., 2007).
- L'étude de certains cultivars de riz, différents quant à leurs propriétés morphologiques et physiologiques, a notamment proposée l'existence de courbes critiques décrivant une accumulation de biomasse différente pour une même quantité d'azote capturée (Ata-Ul-Karim et al., 2013)
- Les graminées fourragères de type 'D' (Cruz et al., 2010), caractérisée comme espèces 'de conservation', se différencient des autres types dans la mesure où les courbes de dilution n'ont pu être reconstituées conformément aux courbes de référence (Jouany, 2020, communication personnelle).

Références :

- Agnusdei, M.G., Assuero, S.G., Lattanzi, F.A., Marino, M.A., 2010.** Critical N concentration can vary with growth conditions in forage grasses: implications for plant N status assessment and N deficiency diagnosis. *Nutr Cycl Agroecosyst* 88, 215–230. <https://doi.org/10.1007/s10705-010-9348-6>
- Ata-Ul-Karim, S.T., Yao, X., Liu, X., Cao, W., Zhu, Y., 2013.** Development of critical nitrogen dilution curve of Japonica rice in Yangtze River Reaches. *Field Crops Research* 149, 149–158. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.03.012>
- Craine, J.M., Tilman, D., Wedin, D., Reich, P., Tjoelker, M., Knops, J., 2002.** Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology* 16, 563–574. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00660.x>
- Cruz, P., Lezana, L., Durante, M., Jaurena, M., Figari, M., Bittencourt, L., Theau, J.-P., Massa, E., Viegas, J., Ferreira de Quadros, F.L., 2019.** A functional classification of 63 common Poaceae in the "Campos" grasslands of South America. *Ecología Austral* 29, 239–248. <https://doi.org/10.25260/EA.19.29.2.0.727>
- Cruz, P., Theau, J.P., Lecloux, E., Jouany, C., Duru, M., 2010.** Typologie fonctionnelle de graminées fourragères pérennes: une classification multitraits. *Fourrages* 201, 11–17.
- Gastal, F., Lemaire, G., 2002.** N uptake and distribution in crops: an agronomical and ecophysiological perspective. *Journal of Experimental Botany* 53, 789–799. <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.370.789>

- Jouany, C., Cruz, P., Daufresne, T., Duru, M., 2011.** Biological Phosphorus Cycling in Grasslands: Interactions with Nitrogen, in: Bünemann, E., Oberson, A., Frossard, E. (Eds.), *Phosphorus in Action: Biological Processes in Soil Phosphorus Cycling*, Soil Biology. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 275–294. https://doi.org/10.1007/978-3-642-15271-9_11
- Justes, E., Jeuffroy, M.-H., Mary, B., 1997.** Wheat, Barley, and Durum Wheat, in: *Diagnosis of the Nitrogen Status in Crops*. Springer Science & Business Media, p. 240.
- Lemaire, G., Oosterom, E. van, Sheehy, J., Jeuffroy, M.H., Massignam, A., Rossato, L., 2007.** Is crop N demand more closely related to dry matter accumulation or leaf area expansion during vegetative growth? *Field Crops Research* 100, 91–106. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2006.05.009>
- Lemaire, G., Salette, J., 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. <https://doi.org/10.1051/agro:19840503>
- Reich, P.B., 2014.** The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* 102, 275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S., Vose, J.M., Volin, J.C., Gresham, C., Bowman, W.D., 1998.** Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia* 114, 471–482. <https://doi.org/10.1007/s004420050471>
- Tautges, N.E., Jungers, J.M., DeHaan, L.R., Wyse, D.L., Sheaffer, C.C., 2018.** Maintaining grain yields of the perennial cereal intermediate wheatgrass in monoculture v. bi-culture with alfalfa in the Upper Midwestern USA. *The Journal of Agricultural Science* 1–16. <https://doi.org/10.1017/S0021859618000680>

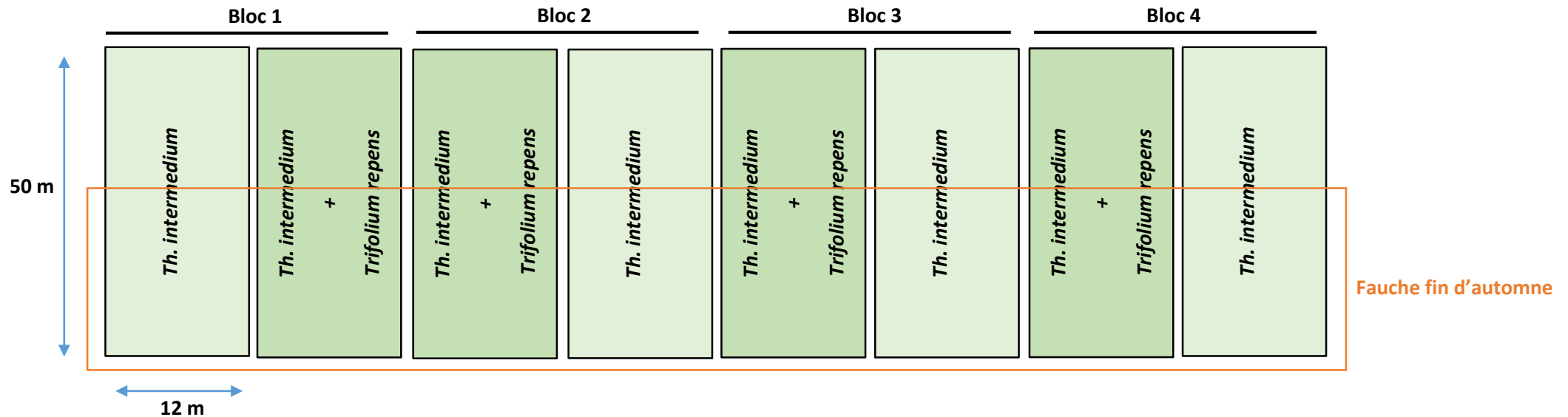
Annexe 3: Plans d'expérimentation



Site F1

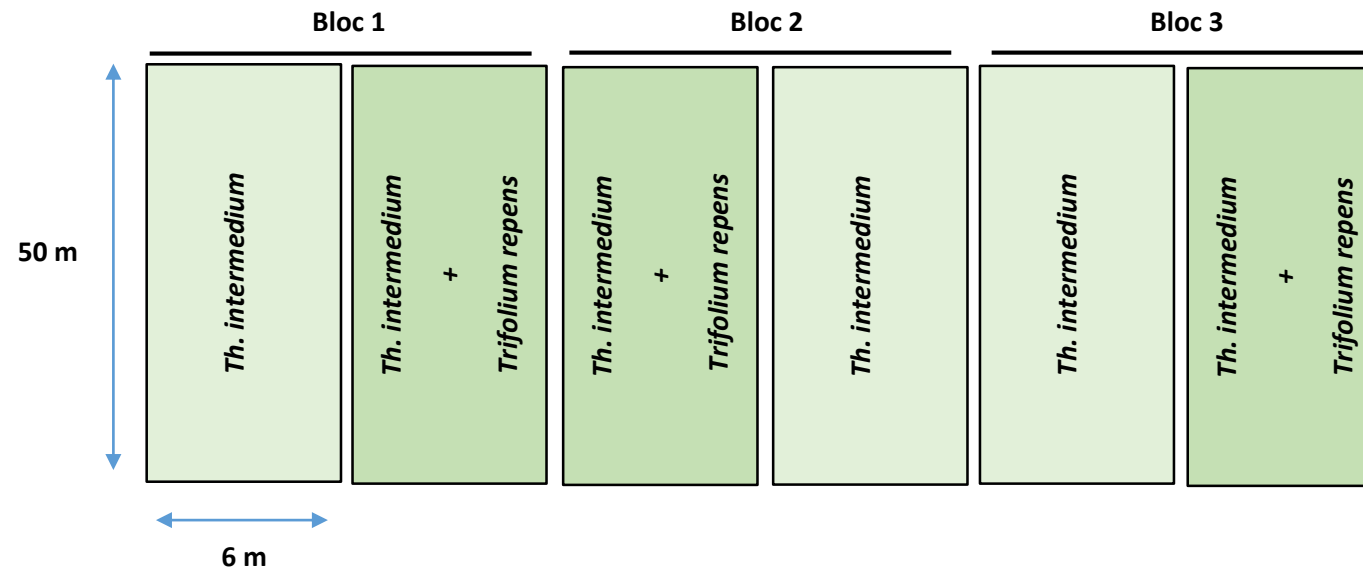
Ce site d'expérimentation a été implantée à Vénérieu (38) le 26 septembre 2017 derrière une culture de soja, en agriculture biologique. Les semis ont été réalisés à environ $18 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$, au semoir à céréales (inter-Vitasem 300, inter-rangs de 16 cm), sur une surface de 0.5 hectare. Quatre blocs ont été implantés, intégrant chacun une modalité de *Th. intermedium* cultivé seul, et une modalité de *Th. intermedium* cultivé en association avec du trèfle blanc, semé à la même date en rangs intercalés. La conduite de l'essai intègre une fertilisation de 50 unités d'azote au printemps, ainsi qu'une fauche à l'automne sur une moitié de l'essai.

Le développement très important d'adventices à la suite de l'implantation, incompatible avec les objectifs de gestion de l'agriculteur, a conduit à la destruction de ce site au printemps 2018.



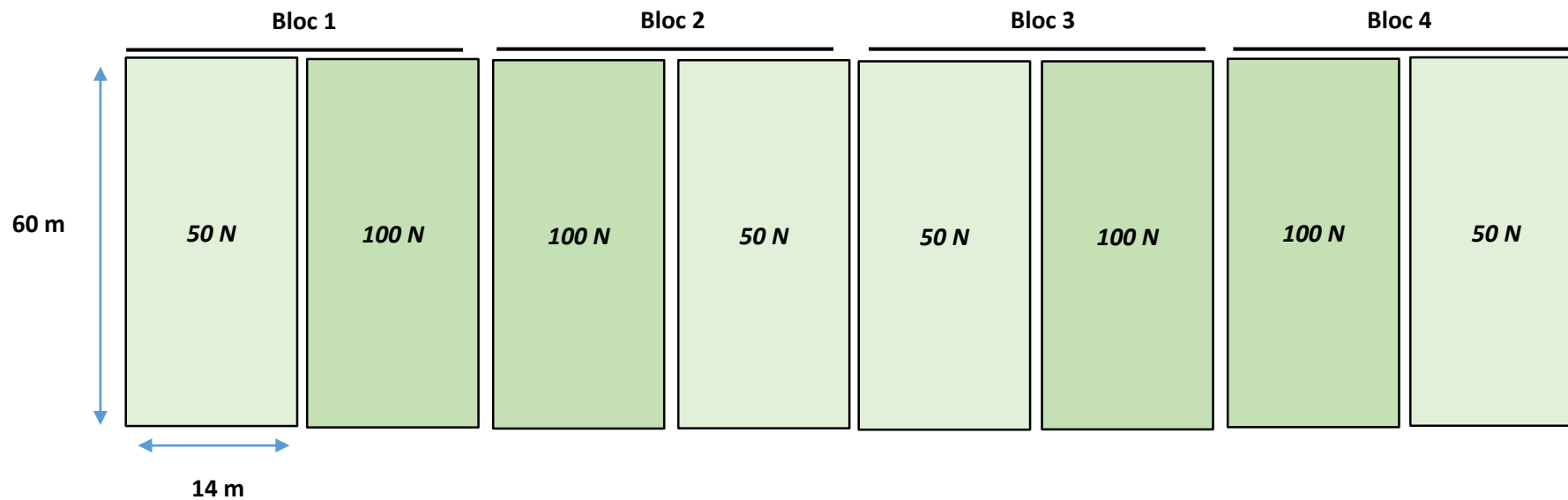
Site F2

Ce site d'expérimentation a été implantée à Chozeau (69) le 20 septembre 2017 derrière une culture de maïs. Les semis ont été réalisés à environ $18 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$, au semoir à céréales (inter-Vitasem 302, inter-rangs de 24 cm), sur une surface de 0.2 hectare. Trois blocs ont été implantés, intégrant chacun une modalité de *Th. intermedium* cultivé seul, et une modalité de *Th. intermedium* cultivé en association avec du trèfle blanc, semé à la même date en rangs intercalés. La conduite de l'essai intègre une fertilisation de 50 unités d'azote au printemps. Les semis de trèfle blanc n'ayant pas levé correctement, les modalités de cultures associées n'ont pas été suivies et analysées comme telle.



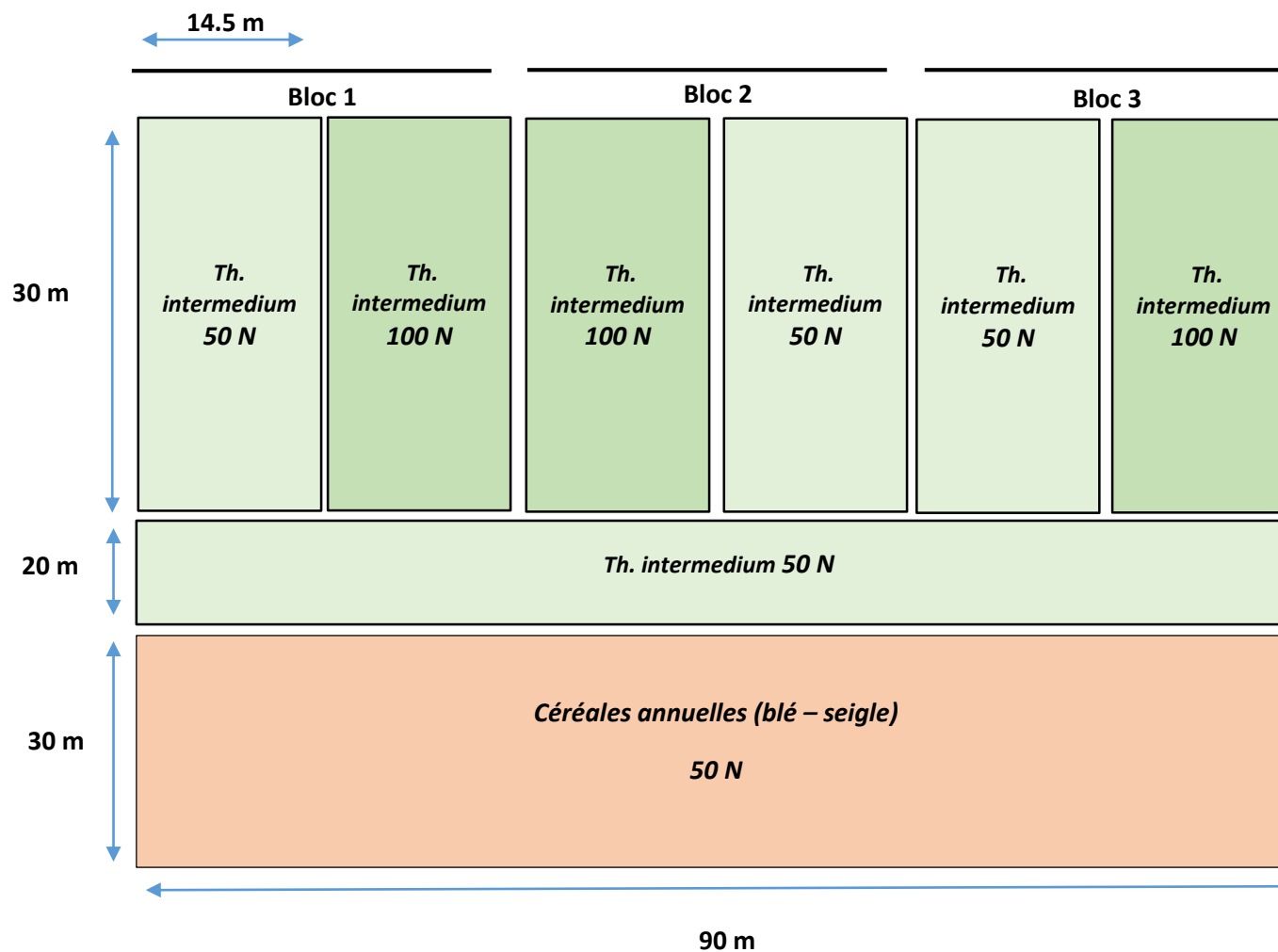
Site F3

Ce site d'expérimentation a été implantée à Lieudieu (38) le 12 septembre 2018 derrière une culture de maïs. Les semis ont été réalisés à environ $18 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$, au semoir à céréales (inter-rangs de 14 cm), sur une surface de 0.8 hectare. Quatre blocs ont été implantés, intégrant chacun une modalité de *Th. intermedium* fertilisée avec 50 unités d'azote, et une modalité fertilisée avec 100 unités d'azote.



Site F4

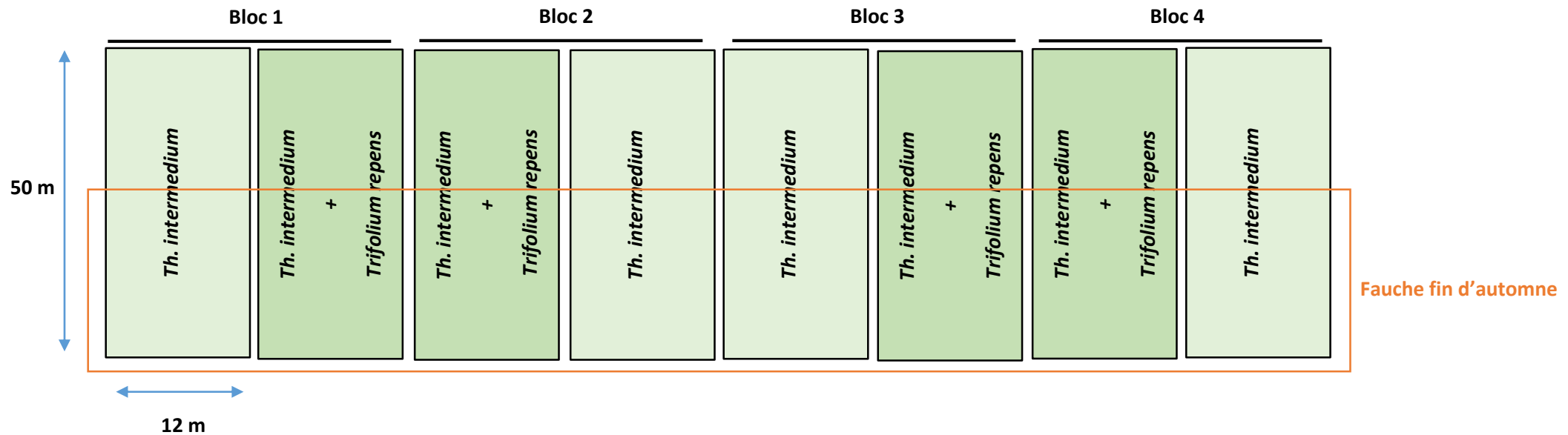
Ce site d'expérimentation a été implantée à Maubec (38) le 5 septembre 2017 derrière une culture de colza. Les semis ont été réalisés à environ $18 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$, au semoir à céréales (Sola SD, inter-rangs de 20 cm), sur une surface de 0.5 hectare. La culture de *Th. intermedium*, et plus particulièrement le développement de son système racinaire, est comparé aux céréales annuelles cultivées dans la rotation habituelle. Cette comparaison est réalisée lors de la campagne 2017-2018 avec un blé annuel, et lors de la campagne 2018-2019 avec un seigle annuel. Lors de la deuxième campagne, des modalités de fertilisation (100N) ont été intégrées à l'essai.



Site F5

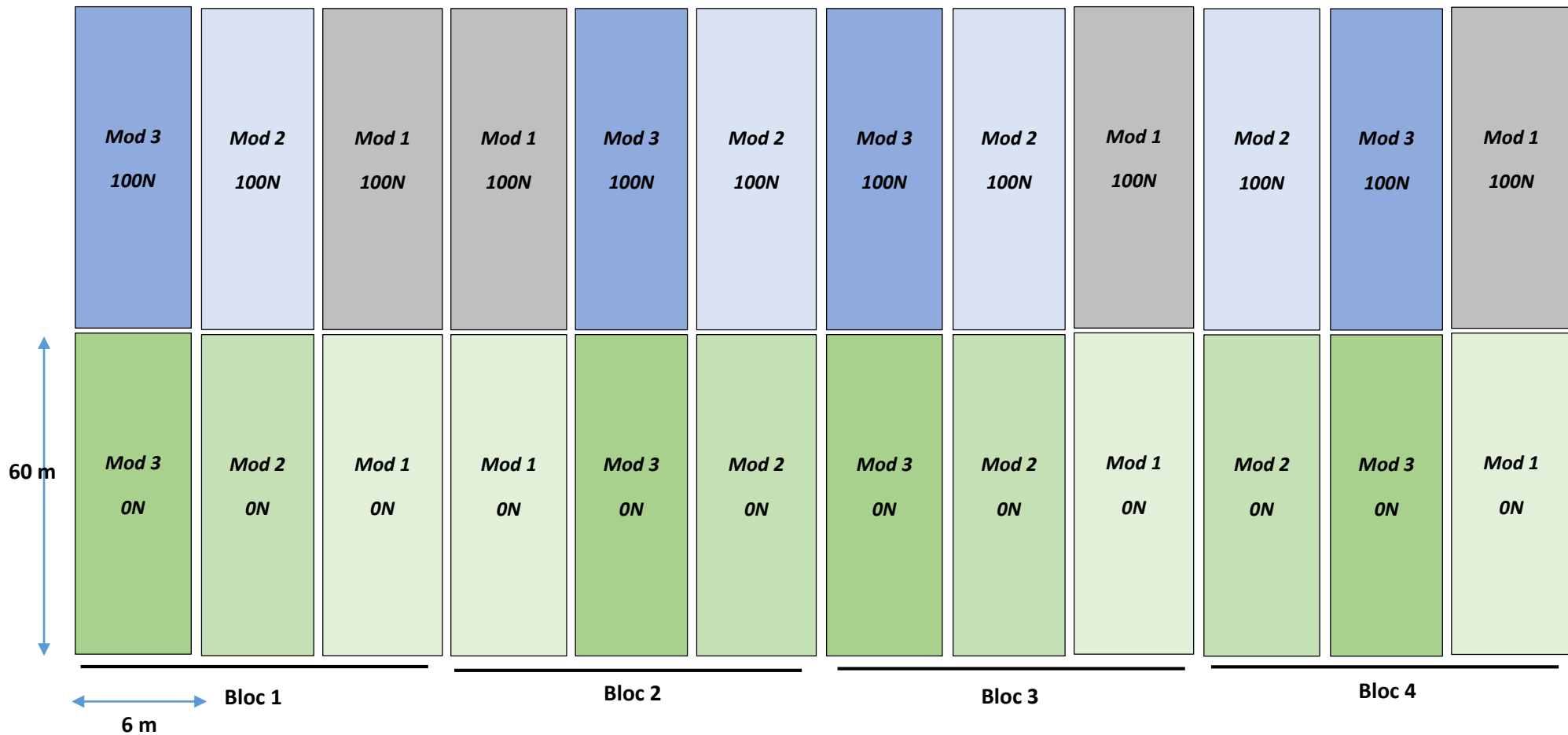
Ce site d'expérimentation a été implantée à Saint-Marcel-Bel-Accueil (38) le 26 septembre 2017 derrière une culture de luzerne. Les semis ont été réalisés à environ $18 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$, au semoir à céréales (inter-Vitasem 300, inter-rangs de 16 cm), sur une surface de 0.5 hectare. Quatre blocs ont été implantés, intégrant chacun une modalité de *Th. intermedium* cultivé seul, et une modalité de *Th. intermedium* cultivé en association avec du trèfle blanc, semé à la même date en rangs intercalés. La conduite de l'essai intègre une fertilisation de 50 unités d'azote au printemps, ainsi qu'une fauche à l'automne sur une moitié de l'essai.

Le développement très important d'adventices à la suite de l'implantation, incompatible avec les objectifs de gestion de l'agriculteur, a conduit à la destruction de ce site au printemps 2018.



Site F6

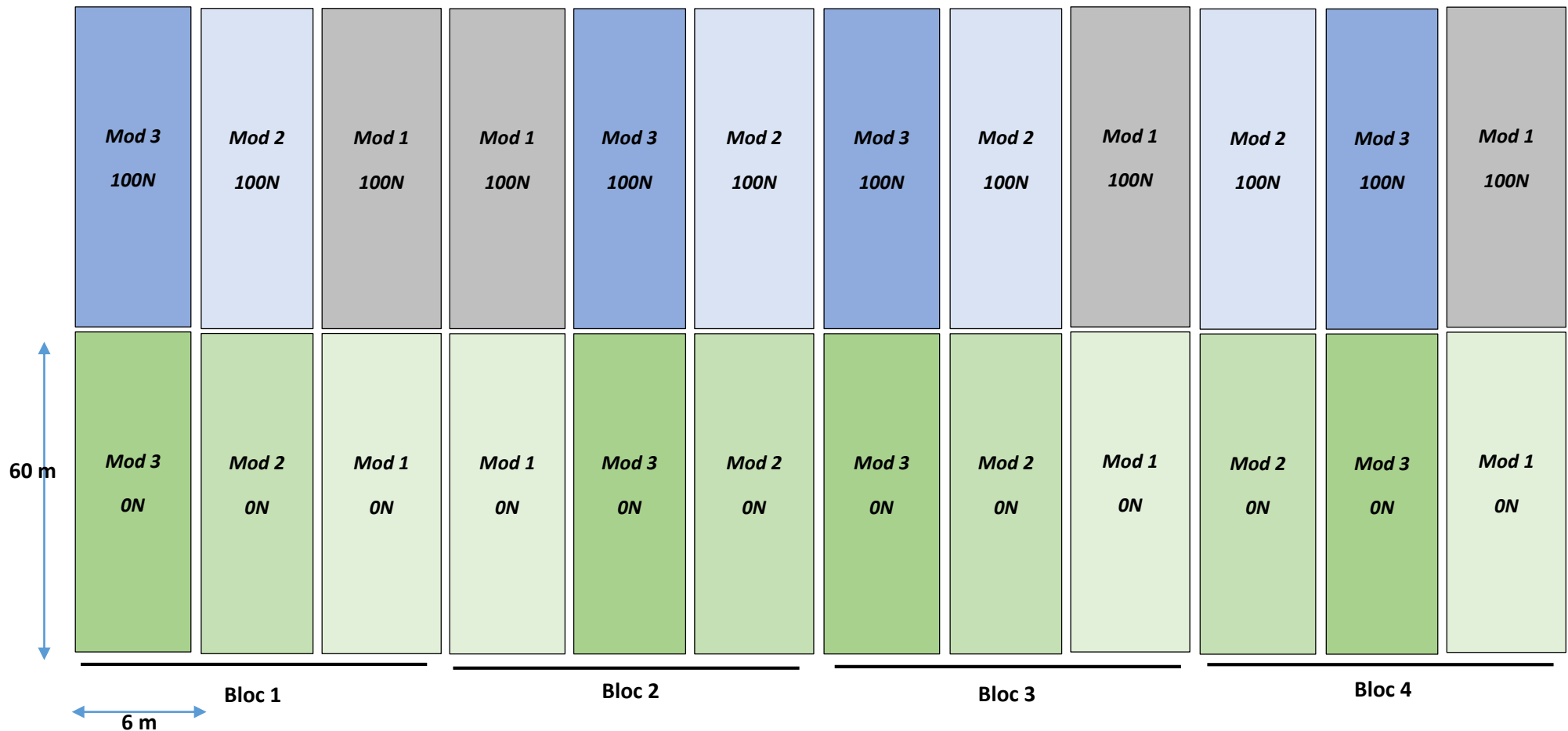
Ce site d'expérimentation a été implantée à Saint-Marcel-Bel-Accueil (38) le 13 septembre 2018 derrière un maïs. Les semis ont été réalisés à environ $15 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ (combinés de semis Sulky Progress), au semoir à céréales, sur une surface de 0.9 hectare. Quatre blocs ont été implantés, intégrant chacun des modalités de *Th. intermedium* cultivé seul (mod 1), associé à un couvert de trèfle violet (*Trifolium pratense*) semé simultanément à l'implantation (mod 2), et associé à un couvert de trèfle violet semé au printemps suivant l'implantation (mod 3). La culture de *Th. intermedium* est semé en inter-rangs de 60 cm. Le couvert de trèfle violet est semé en inter-rangs de 15cm. Un rang tous les quatre rangs n'est pas semé afin de ne pas associé les deux cultures sur un même rang, et de limiter le couvert de trèfle à l'inter-rang. L'essai comprend une partie de la surface fertilisée à 100 unités d'azote, et une autre partie sans aucune fertilisation.



Site F7

Ce site d'expérimentation a été implantée à Vénérieu (38) le 14 septembre 2018 derrière un méteil. Les semis ont été réalisés à environ $15 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ (combinés de semis Sulky Progress), au semoir à céréales, sur une surface de 0.9 hectare. Quatre blocs ont été implantés, intégrant chacun des modalités de *Th. intermedium* cultivé seul (mod 1), associé à un couvert de trèfle violet (*trifolium pratense*) semé simultanément à l'implantation (mod 2), et associé à un couvert de trèfle violet semé au printemps suivant l'implantation (mod 3). La culture de *Th. intermedium* est semé en inter-rangs de 60 cm. Le couvert de trèfle violet est semé en inter-rangs de 15cm. Un rang tous les quatre rangs n'est pas semé afin de ne pas associé les deux cultures sur un même rang, et de limiter le couvert de trèfle à l'inter-rang. L'essai comprend une partie de la surface fertilisée à 100 unités d'azote, et une autre partie sans aucune fertilisation.

Le développement très important d'adventices à la suite de l'implantation, incompatible avec les objectifs de gestion de l'agriculteur, à conduit à la destruction de ce site au printemps 2019.



Site F8

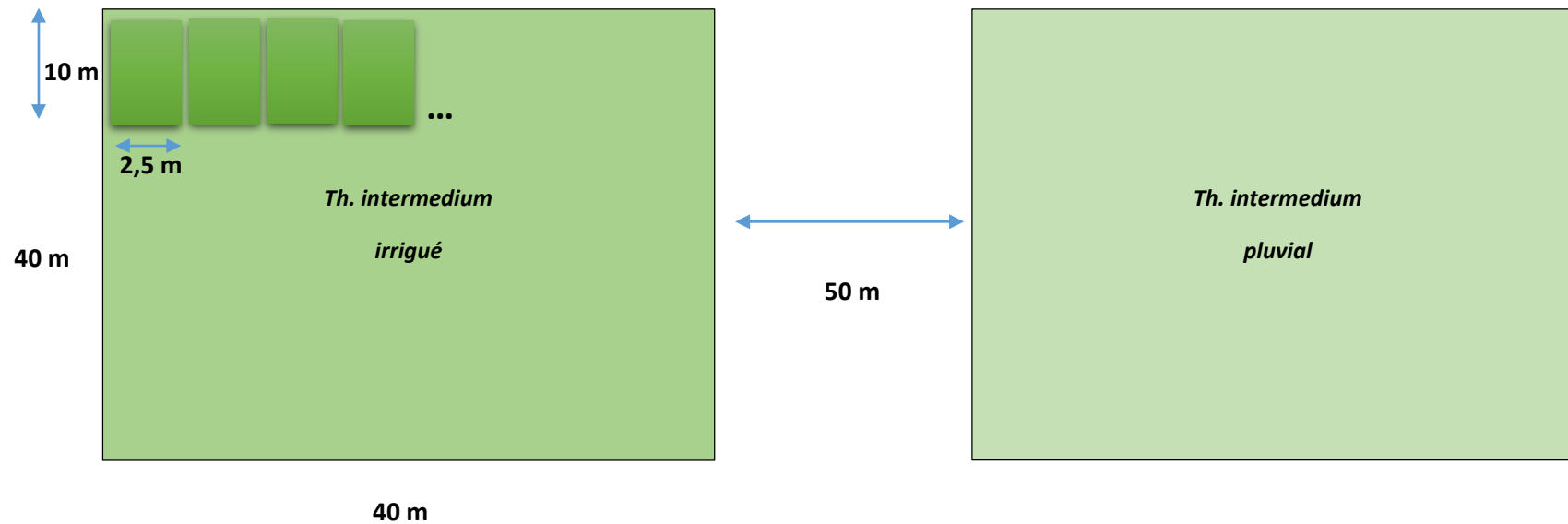
Ce site d'expérimentation a été implantée à Gemboux (Wallonie, Belgique) le 22 septembre 2017 derrière un blé, sur la ferme expérimentale de Gembloux AgroBio-Tech. Les semis ont été réalisés à environ 20 kg.ha⁻¹, sur une surface de 0.15 hectare. Quatre blocs ont été implantés, intégrant chacun des modalités de fertilisation et de fauche différentes. La culture de *Th. intermedium* est semé en inter-rangs de 25 cm. Un déserbage mécanique et chimique est utilisé pour limiter le développement des adventices



Facteur 1	Facteur 2		Facteur 3	Mod
	Fumure redressement	Fumure épiaison	Fumure automne	
Non fauché à l'automne	0 kg N	0 kg N	0 kg N	1
	50 kg N	0 kg N	0 kg N	2
	50 kg N	0 kg N	50 kg N	3
	100 kg N	0 kg N	0 kg N	4
	100 kg N	0 kg N	50 kg N	5
	0 kg N	100kg N	0 kg N	6
	0 kg N	100 kg N	50 kg N	7
Fauché à l'automne	0 kg N	0 kg N	0 kg N	8
	50 kg N	0 kg N	0 kg N	9
	50 kg N	0 kg N	50 kg N	10
	100kg N	0 kg N	0 kg N	11
	100 kg N	0 kg N	50 kg N	12
	0 kg N	100 kg N	0 kg N	13
	0 kg N	100 kg N	50 kg N	14

Site F9

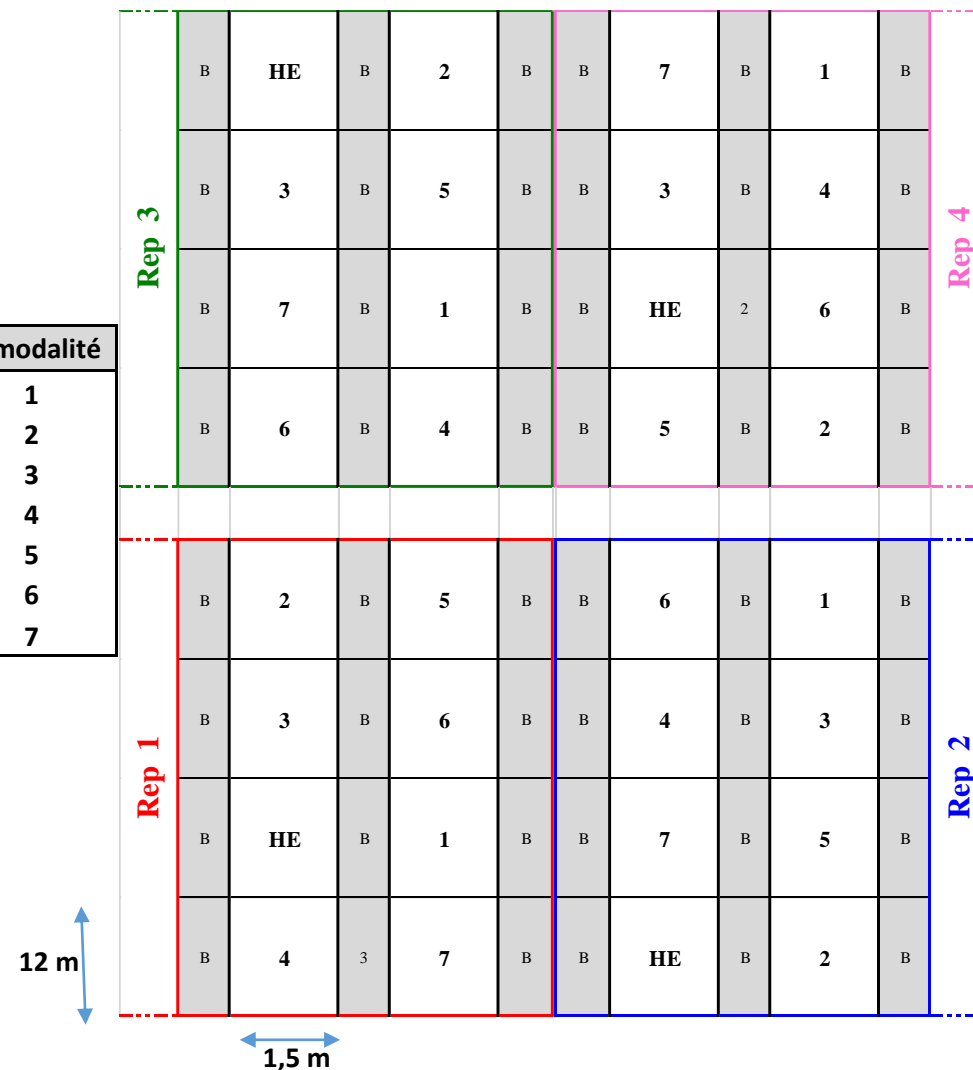
Ce site d'expérimentation a été implantée à Pusignan (69) le 18 septembre 2018 derrière un tournesol, sur la ferme expérimentale d'Arvalis-Institut du végétal. Les semis ont été réalisés à environ $30 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$, sur une surface de 0.35 hectare. La culture de *Th. intermedium* est semé en inter-rangs de 17cm. Un désherbage chimique est utilisé pour limiter le développement des adventices. Des sondes tensiométriques sont positionnés sur une moitié de l'essai afin de détecter l'apparition de stress hydrique et de piloter l'irrigation dans le but de réaliser des observations en situation « non stressée », comparativement aux conditions de culture sans irrigation. La totalité de l'essai est fertilisé avec 120 unités d'azote, fractionnés avec un apport mi-février (40U) et mi-avril (80U). L'essai est composé de micro parcelles de 10 mètres par 2,5, chacune dédiée à la mesure des biomasses, aux travaux de récolte et aux fosses pédologiques réalisées sur toute la durée de l'essai.



Site F10

Ce site d'expérimentation a été implantée à Crouel (63) le 19 octobre 2017 derrière un tournesol, sur la station de recherche de l'INRAE, sur une surface de 0.15 ha. Quatre blocs ont été implantés, comprenant chacun 7 modalités correspondant à différents géotypes de céréales vivaces. Quatre blé vivaces sont testés (*Triticum spp. X Thinopyrum spp.*), deux seigles vivaces (*Secale cereale x Secale montanum*), ainsi que la culture de *Th. intermedium*. Les doses de semis utilisées correspondent au semis d'environ 300 graines par m², avec des inter-rangs de 15cm. Un déserbage chimique est utilisé pour limiter le développement des adventices. La totalité de l'essai est fertilisé avec 80 unités d'azote.

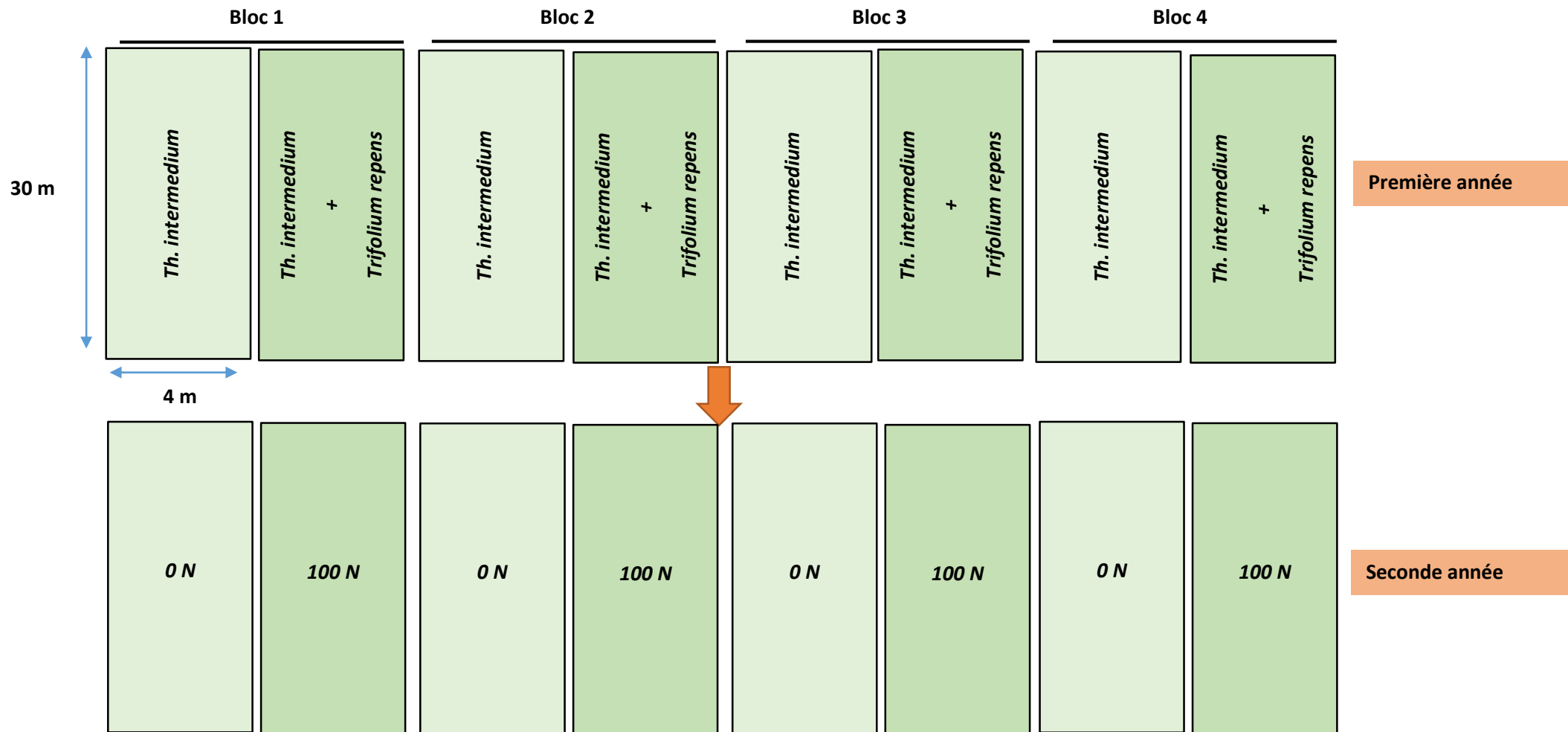
denomination	origine	commentaires	français	N°modalité
Kernza C3	<i>Thinopyrum intermedium</i>	wheatgrass	Agropyre	1
OT 38	<i>T.aestivum/Th. intermedium</i>	historic line	Blé vivace	2
B1271	<i>Triticum spp./Thinopyrum spp</i>	Bread line	Blé vivace	3
B1107	<i>Triticum spp./Thinopyrum spp</i>	Bread line	Blé vivace	4
KanDura	<i>Triticum spp./Thinopyrum spp</i>	Durum wheat	Blé vivace	5
ACE-1	<i>S.cereale/S. montanum</i>	perennial rye	seigle vivace	6
RPMeieiei	<i>S.cereale/S. montanum</i>	perennial rye	seigle vivace	7



Site F11

Ce site d'expérimentation a été implantée à Maule (78) le 7 septembre 2017 derrière une culture d'orge, sur la station de recherche de Secobra Recherches. Les semis ont été réalisés à environ $18 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$, au semoir à céréales (Amazon adp, inter-rangs de 25 cm), sur une surface de 0.5 hectare. Quatre blocs ont été implantés, intégrant chacun une modalité de *Th. intermedium* cultivé seul, et une modalité de *Th. intermedium* cultivé en association avec du trèfle blanc, semé à la même date en rangs intercalés. La totalité de l'essai intègre une fertilisation de 50 unités d'azote au printemps.

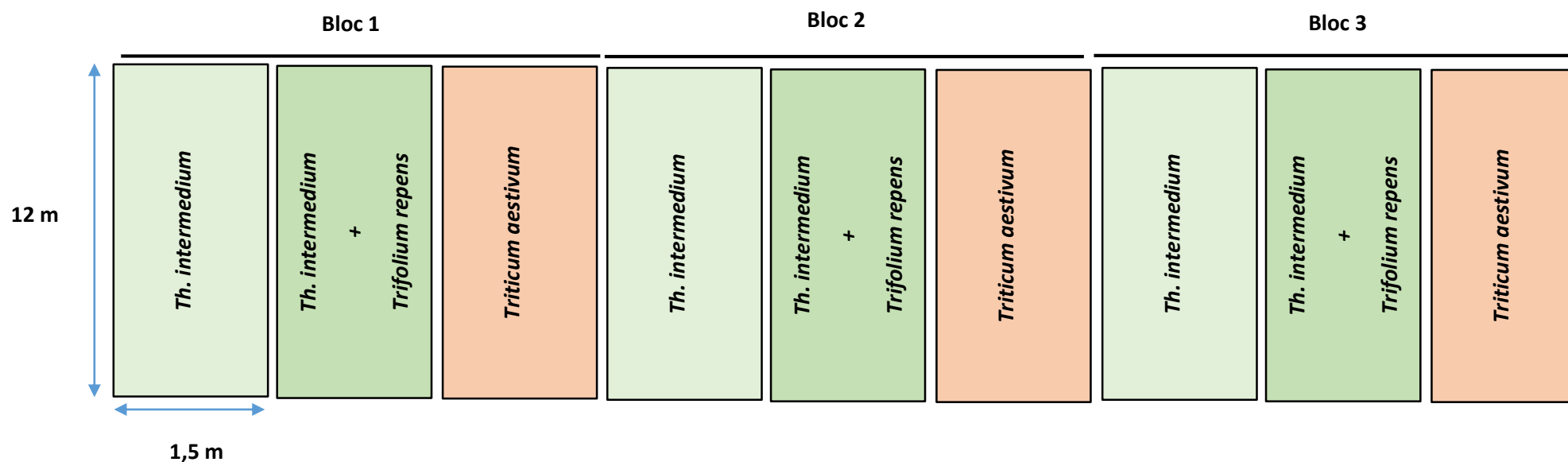
Lors de l'implantation, les semis de trèfle n'ayant pas fonctionné correctement, l'étude de ce facteur a été abandonnée et les 2 modalités par bloc ont été adaptées pour tester la différence entre des situations non fertilisées et fertilisées (100 unités par hectare) lors de la seconde année de culture.



Site F12

Ce site d'expérimentation a été implantée à Heutrégiville (51) le 21 septembre 2017 derrière une culture de blé, sur la station de recherche de Secobra Recherches. Les semis ont été réalisés à environ $18 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$, au semoir à céréales (Hege, inter-rangs de 25 cm), sur une surface de 0.02 hectare. Trois blocs ont été implantés, intégrant chacun une modalité de *Th. intermedium* cultivé seul, une modalité de *Th. intermedium* cultivé en association avec du trèfle blanc, semé à la même date en rangs intercalés, et une modalité de culture de blé (*Triticum aestivum*), de la variété Renan. La totalité de l'essai intègre une fertilisation de 50 unités d'azote au printemps.










Lors de l'implantation, les semis de trèfle n'ayant pas fonctionné correctement, l'étude de ce facteur a été abandonnée.



Annexe 4 : Fiches d'identification de *Thinopyrum intermedium*

Fiches réalisées par Alexandra Dutay (alexdata@hotmail.fr) lors de son stage de fin d'études, à partir d'échantillons prélevés sur le site F9.

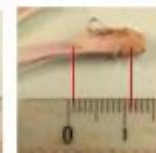
Période de tallage

Agropyre intermédiaire (Kernza)	
<ul style="list-style-type: none"> - Rhizomes courts à la base des racines - Gaine à section arrondie - Préfoliation enroulée - Feuilles droites, voire enroulées, mates, vertes à vert-bleutées - Ligule fine, blanche, arrondie formant un léger pic central 	
Agropyre intermédiaire (Kernza) pubescent	Agropyre intermédiaire (Kernza) glabre
<ul style="list-style-type: none"> - Port étalé - Base des tiges violacées - Feuilles larges (1cm) - Feuilles nettement pubescentes : cils sur tous les bords du limbe - Gaine et tige glabres sauf une rangée ciliée menant aux oreillettes - Présence d'oreillettes fines blanches à violacées, embrassantes, croisées, légèrement ciliées (moustache de chat) 	<ul style="list-style-type: none"> - Port dressé - Base des tiges blanches à rosées - Feuilles plus fines (0,5-1cm) - Feuilles glabres ou légèrement ciliées sur les bords du limbe des premières feuilles et uniquement sur les premiers cm (parfois, les toutes premières feuilles sont pubescentes sur leur totalité) - Gaine et tige glabres - Présence d'oreillettes fines blanches à violacées, embrassantes, croisées, parfois légèrement ciliées (moustache de chat)
	
	
	
	

Epi 1 cm

Agropyre intermédiaire (Kernza)

- Rhizomes courts à la base des racines
- Gaine à section arrondie
- Préfoliation enroulée
- Feuilles droites, voire enroulées, mates, vertes à vert-bleutées
- 6 ou 7^{ème} feuille sortante (les deux premières sont souvent abîmées ou même absentes)
- Ligule fine, blanche, arrondie formant un léger pic central
- Hétérogénéité de croissance au sein d'un même morphotype



Hétérogénéité des maîtres-brins et hauteur des épis 1 cm à la même date (12/04/19)

Agropyre intermédiaire (Kernza) pubescent



Plante entière (à gauche), un maître-brin (à droite)

- Port étalé
 - Base des tiges violacées
 - Feuilles larges (1cm) nettement pubescentes : cils sur tous les bords du limbe
 - Tige et gaine glabres
 - Présence d'oreillettes fines blanches à violacées, embrassantes, croisées, légèrement ciliées (moustache de chat)
- les premières oreillettes (proches de la base de la tige) sont disjointes, la gaine est fendue



Agropyre intermédiaire (Kernza) glabre



Plante entière (à gauche), un maître-brin (à droite)

- Port dressé
 - Base des tiges blanches à rosées
 - Feuilles fines (0,5-1cm) glabres ou légèrement ciliées sur les bords du limbe des premières feuilles et uniquement sur les premiers cm (parfois, les toutes premières feuilles sont pubescentes sur leur totalité)
 - Tige et gaine glabres
 - Présence d'oreillettes fines blanches à violacées, embrassantes, croisées, parfois légèrement ciliées (moustache de chat)
- les premières oreillettes (proches de la base de la tige) sont disjointes, la gaine est fendue



Montaison

Agropyre intermédiaire (Kernza)

- Rhizomes courts à la base des racines
- Gaine à section arrondie
- Préfoliation enroulée
- Feuilles droites, voire enroulées, mates, vertes à vert-bleutées
- Ligule fine, blanche, arrondie formant un léger pic central

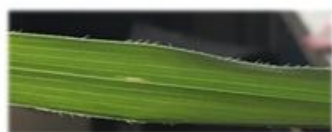


La différence entre les deux morphotypes est moins nette. Les deux se distinguent par la largeur des feuilles, le diamètre de la tige et par la forme du départ des tiges.

Agropyre intermédiaire (Kernza) pubescent



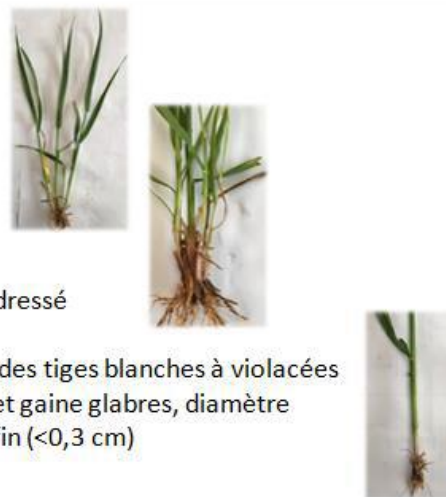
- Port étalé
- Base des tiges violacées
- Tige et gaine glabres, diamètre épais (>0,3cm)
- Feuilles larges (>1,5cm)
- Feuilles pubescentes : cils fins sur tous les bords du limbe (moins évidents qu'avant)



- Oreillettes : fines, blanches à très violacées et violacées sur la face inférieure, embrassantes, croisées, légèrement ciliées (moustache de chat)
→ les premières oreillettes (proches de la base de la tige) sont disjointes, la gaine est fendue



Agropyre intermédiaire (Kernza) glabre



- Port dressé
- Base des tiges blanches à violacées
- Tige et gaine glabres, diamètre plus fin (<0,3 cm)
- Feuilles plus fines (1-1,5cm)
- Feuilles glabres ou très légèrement ciliées sur les bords du limbe des premières feuilles et uniquement sur les premiers cm (parfois, les toutes premières feuilles sont pubescentes sur leur totalité)

- Oreillettes : fines, blanches à violacées, embrassantes, croisées, parfois légèrement ciliées (moustache de chat)
→ les premières oreillettes (proches de la base de la tige) sont disjointes, la gaine est fendue



Floraison

Agropyre intermédiaire (Kernza)

- Rhizomes courts à la base des racines
- Gaine à section arrondie
- Préfoliation enroulée
- Feuilles droites, voire enroulées, mates, vertes à bleu-vert
- Ligule fine, blanche, arrondie formant un léger pic central



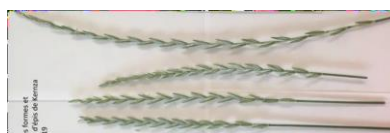
Epi en pleine floraison

Plante entière

- Port érigé
- Plante bleu-vert tirant sur le blanc ou vert clair
- 3 noeuds de couleur foncée ou brillants
- Bases des tiges légèrement violacées ou blanches
- Tige et gaine glabres mais il peut exister une rangée de cils le long de la gaine
- Diamètre de la tige épais ou fin ($>$ ou $<$ 0,3cm)
- Feuilles :
larges ou étroites (\geq ou $<$ 1,5cm)
bleu-vert, voire légèrement blanches ou vert clair
pubescentes (feuilles de la base sur les bords du limbe, toutes les feuilles ou seulement les premières) ou glabres (totalité ou uniquement les dernières feuilles formées)
- Oreillettes fines blanches à violacées, voire violacées sur la partie inférieure, embrassantes mais séparées au niveau de la gaine, légèrement ciliées (moustaches de chat)

Epi

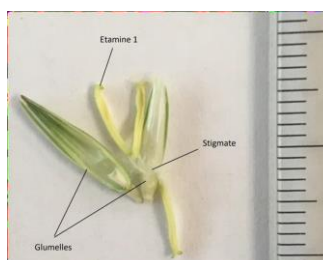
- Long (20 à 30cm)
- Droit ou courbé
- Epillets alternes et qui se décollent du rachis



- 20 à 30 épillets selon la longueur de l'épi



- Un épillet mesure 1 à 3cm de haut et porte une dizaine fleurs
- Une fleur compte 3 étamines un 1 stigmate au-dessus de l'ovaire



Title : Functional characterization and performances of a perennial grain (*Thinopyrum intermedium*) as an agroecological option for western European cropping systems.

Keywords : Agroecology, rooting system, production, functional traits, ecosystem services, on-farm

Abstract :

Growing perennial grains, yielding several years from one seeding, is suggested as a valuable option toward more agroecological systems, sustaining production and environmental goals. The *Thinopyrum intermedium* species is studied since it may offer significant grain yields while providing other important ecosystem services regarding soil conservation and natural resources protection. The multifunctionality of the crop is a key aspect of its relevance and value, partially offsetting the lower grain yields as compared to annual grain counterparts. However, a thorough assessment of its above and belowground growth is still missing, and the influence of growth conditions mostly unknown (e.g. water, nitrogen, temperature). This lack of knowledge is strongly hindering the development of suitable management practices to ensure services provision and to increase the agroecosystem sustainability. This work assesses the crop performances in a context of a temporary insertion (2-3 years) into a grain crop rotation. The study is based on 12 fields experiments, either on-farm or in research station, in France and Belgium. This work allowed to characterize the growth and functioning of the crop and to evaluate its performances during two consecutive years (establishment and following year). Several key parameters have been identified (rooting system development, flowering induction, growth dynamic, grain yields components) to understand the potential of grain-forage dual production, soil protection, resources management, and weed control. Results are notably illustrating the crop changes between the establishment year and the following year (above and belowground biomass increase). These changes are important when analyzing the crop ability to capture and use soil resources. Generally, aboveground traits (e.g. biomass, phenology, grain yield components) and belowground traits (e.g. root depth, biomass, diameter, density) indicate an unfavorable resource allocation impacting grain productivity, while favoring the vegetative biomass (roots, stems, leaves) that supports the perenniality of the species. Meanwhile, results of this work are showing a great potential from this perennial grain to build diversified cropping systems, using and conserving resources efficiently, and supporting soil fertility.

Titre : Caractérisation fonctionnelle et performances d'une céréale vivace (*Thinopyrum intermedium*): une alternative agroécologique pour les systèmes de grandes cultures d'Europe occidentale

Mots-clés : Agroécologie, système racinaire, production, traits fonctionnels, services écosystémiques, réseau de parcelles

Résumé :

La culture de céréales vivaces, fournissant une production de grains sur plusieurs années consécutives sans être ressemées, est proposée comme une innovation agroécologique pour des systèmes de culture productifs et plus respectueux de l'environnement. L'espèce *Thinopyrum intermedium* est ici étudiée car elle propose un potentiel de production en progression et est susceptible de fournir de nombreux services écosystémiques visant la protection du sol et des ressources naturelles. La multifonctionnalité de cette culture est un élément clé de sa valorisation, compensant pour partie les faibles rendements en grains. Cependant, les caractéristiques du développement aérien et racinaire de la céréale sont encore peu évaluées au champ, et l'influence des conditions de culture peu définie (e.g. eau, azote, température). Ce manque de connaissances limite fortement le raisonnement des méthodes de gestion adaptées à la culture et favorisant l'obtention de services et la durabilité de l'agroécosystème. Ce travail propose d'étudier le potentiel de cette culture dans le cadre d'une implantation de 2-3 ans au sein d'une rotation céréalière. Il s'appuie sur un réseau de 12 expérimentations en stations ou en plein champ, en France et en Belgique. Ce travail a permis de caractériser le fonctionnement de la culture et d'évaluer ses performances pendant deux années de production consécutives (l'année d'implantation et l'année de repousse suivante). Plusieurs paramètres clés ont été identifiés (développement du système racinaire, conditions de l'induction florale, dynamique de croissance, composantes du rendement en grains) pour la compréhension des performances de production grain-fourrage, de protection des sols, de gestion des ressources et de régulation des bio-agresseurs (adventices) de cette culture. Les résultats présentés illustrent une évolution notable de la culture entre les deux années de production (augmentation de la biomasse racinaire et aérienne) à prendre en compte dans la caractérisation des capacités d'acquisition et d'utilisation des ressources du sol. D'une manière générale, les traits aériens (e.g. biomasse, phénologie, composantes du rendement) et racinaires (e.g. profondeur, biomasse, diamètre, densité) indiquent une allocation des ressources défavorable à la production grainière au profit d'une forte production de biomasse aérienne et racinaire, support de la pérennité de l'espèce. Les résultats de la thèse témoignent aussi d'un fort potentiel de cette culture pour concevoir des systèmes de culture plus diversifiés, plus efficaces dans l'utilisation et la conservation des ressources et, favorables à la fertilité du sol.