



HAL
open science

Insertion de la morphogenèse racinaire dans L-grass, un modèle structure-fonction de graminées fourragères

Vincent Migault

► **To cite this version:**

Vincent Migault. Insertion de la morphogenèse racinaire dans L-grass, un modèle structure-fonction de graminées fourragères. Sciences agricoles. Université de Poitiers, 2015. Français. NNT: . tel-02799991

HAL Id: tel-02799991

<https://hal.inrae.fr/tel-02799991>

Submitted on 5 Jun 2020

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.

THÈSE

Pour l'obtention du Grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE POITIERS
(Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées)
(Diplôme National – Arrêté du 7 août 2006)

Ecole Doctorale : Sciences pour l'Environnement Gay Lussac
Secteur de Recherche : Biologie des organismes ; Biotechnologies animales,
végétales et microbiennes.

Présentée par :

Vincent Migault

Insertion de la morphogenèse racinaire dans L-grass, un modèle structure-fonction de graminées fourragères.

Directeur de Thèse :

Abraham ESCOBAR-GUTIÉRREZ

Soutenue le 24 février 2015
devant la Commission d'Examen

JURY

Jean-Philippe BIOLLEY	Professeur, Université de Poitiers	Président
Xavier DRAYE	Professeur, Université Catholique de Louvain	Rapporteur
Christophe GODIN	Directeur de Recherche, INRIA de Montpellier	Rapporteur
Lionel DUPUY	Research Leader, The James Hutton Institute	Examineur
Loïc PAGÈS	Directeur de Recherche, INRA d'Avignon	Examineur
Abraham ESCOBAR-GUTIÉRREZ	Chargé de Recherche, INRA de Lusignan	Examineur

Vincent Migault, 2015. **Insertion de la morphogenèse racinaire dans L-grass, un modèle structure-fonction de graminées fourragères.**

Résumé

Un modèle de morphogenèse aérienne de graminées fourragères, nommé L-grass, a été développé lors de travaux précédents. Le but de la thèse est de proposer une méthode d'insertion de la morphogenèse racinaire dans ce modèle afin de tenir compte de l'impact des ressources telluriques sur la structure et le fonctionnement de la plante.

Un simulateur de plante entière de ray-grass anglais (*Lolium perenne L.*) incorporant (i) des règles d'autorégulation de l'architecture aérienne, (ii) le développement architectural du système racinaire, (iii) des processus de coordination entre les parties aérienne et racinaire et (iv) un système d'allocation du carbone a été développé. La nature autorégulée du modèle lui permet de reproduire les réponses à l'intensité d'une défoliation et à la compétition pour la lumière sans nécessiter de contrôle central. Le couplage du modèle avec un modèle de sol permet de simuler le développement de la plante subissant différents scénarios d'apport en eau sans nécessiter de consignes morphogénétiques données *a priori*.

La représentation architecturée du système racinaire présente quelques limites, principalement en termes de ressources informatiques, pour les simulations de peuplements. Afin de pallier ces limites, un modèle continu de dynamique de densité racinaire a aussi été incorporé pour simuler l'enracinement. Les comparaisons entre les deux modèles de système racinaire ont montré l'intérêt indéniable des modèles de densités racinaires notamment pour les études à l'échelle d'un couvert végétal.

Mots clés : *Lolium perenne*, modèle structure-fonction de plante, morphogenèse, prairies.

Abstract

A model of the shoot morphogenesis of forage grasses, called L-grass, was developed in previous studies. The aim of this thesis is to propose a method for introducing root morphogenesis in the current model so the effect of telluric resources availability can be taken into account for shaping plant form and functioning.

A simulator of perennial ryegrass (*Lolium perenne L.*) whole plant, which includes (i) the rules of shoot architecture self-regulation, (ii) the architectural development of the root system, (iii) the coordination processes between shoot and root parts and (iv) a system of allocation of carbon, was developed. The self-adaptable character of the model allows the reproduction of the responses to the intensity of defoliation and the competition for sunlight without the need of any central control. The coupling of the model with a soil model enables to recreate the development of the plant undergoing different scenarios of water supply with no requirement of previously established morphogenetic guidelines.

The architectural representation of the root system presents some shortcomings, mainly regarding the need in computing power when simulating plant populations. In order to overcome these limitations, a continuous model of the dynamics of root densities has been also incorporated to simulate plant rooting. The comparison between both models of root systems has shown the undeniable interest of modeling root density, especially for the studies at the vegetation cover level.

Keywords : *Lolium perenne*, functional-structural plant model, morphogenesis, grassland.

Remerciements

Je tiens à remercier toutes les personnes qui m'ont soutenu au cours de ma thèse. Je sais par avance que la liste de mes remerciements ne sera pas suffisamment exhaustive et je prie tous ceux que j'oublierai de bien vouloir m'en excuser.

Je remercie tout d'abord Abraham Escobar-Gutiérrez pour m'avoir proposé cette thèse, encadré et soutenu durant ces trois années. Ta confiance m'a permis de prendre conscience de mes compétences et de mes capacités. Merci !

Je tiens à remercier Christophe Godin et Xavier Draye d'avoir accepté d'être rapporteurs de cette thèse. Je remercie également Lionel Dupuy et Loïc Pagès pour leur rôle d'examineur et Jean-Philippe Biolley pour avoir présidé le jury.

Je remercie l'INRA et la Région Poitou-Charentes pour le financement de mon doctorat.

Je souhaite remercier chaleureusement l'ensemble des membres de l'équipe d'Écophysiologie pour leur accueil et la bonne humeur quotidienne qui règne au sein de l'équipe qui m'ont permis de m'épanouir humainement, professionnellement et intellectuellement.

Je tiens à remercier plus particulièrement Annie pour sa bonne humeur et ses nombreux fous rires ainsi que son aide technique durant les expérimentations. Merci pour ta disponibilité dans les moments difficiles.

Merci également à Gaëtan, Didier, Éla et Jean-Louis pour les aides scientifiques et leur disponibilité pour répondre à mes questions sur la biologie végétale, un domaine qui m'était totalement inconnu avant mon arrivée à l'INRA. Avec un remerciement appuyé à Didier pour m'avoir accueilli et encadré avec Philippe durant mon stage de master. Sans toi, cette aventure n'aurait pas existé.

Je remercie Jean-Pierre, Érick, Cédric, Éric, Serge et Arnaud pour leurs aides techniques lors des expérimentations réalisées dans le cadre de cette thèse.

Je remercie Isabelle, Nathalie et Liliane pour leur énergie et leur optimisme face aux problèmes administratifs rencontrés durant le doctorat. Ce soutien m'a permis de me concentrer uniquement sur l'aspect scientifique.

Merci également à Éric Marchoux, l'homme qui trouve les articles plus vite que son ombre. Ton aide pour trouver les articles et gérer les références a permis un gain de temps considérable !

Je remercie également l'ensemble des doctorants et stagiaires avec qui les échanges et les soutiens mutuels ont été précieux. Je pense notamment à Amel, Romain, Serge, Lina, Sophie, Clara, Jérémy, Laura, Fleur, Nabila, Tiago, Mart, Helena, Montse, Andre, Taise, Édina, Samad, Estelle, Laurena, Rocio, Adeline, Lucas, Marie, Mathieu, Samuel ... et tous les autres !!!

Merci à Loïc Pagès pour les discussions très constructives que nous avons eues. Tes conseils tant au niveau de la modélisation que de l'expérimentation ont été très importants tout au long de la thèse.

Merci également à Lionel Dupuy pour m'avoir chaleureusement accueilli durant 3 mois au sein de son laboratoire à Dundee. Ta bonne humeur et ton enthousiasme m'ont permis d'avancer rapidement et de passer une étape décisive de cette thèse.

I would like to thanks Dimitris for his enthusiasm, his help and his Greek coffee. It was really a pleasure to work with you mon pote ! Je remercie également Laurence pour son aide, sa bonne humeur et ses délicieux chutneys.

Thank you to my Scottish family Kristina, Scott, Vitalija and Riinu for their amazing hospitality during these three months.

Je remercie mes amis qui ont su me changer d'air lors des moments difficiles. Je les remercie pour tous les moments de joie partagés.

Je remercie également mon frère Fabien, sa compagne Élise et mon neveu Auguste pour tous les moments de bonheur partagés.

Enfin, je tiens à remercier chaleureusement mes parents pour leur soutien inflexible et tous les moments de joie qu'ils m'apportent. Votre soutien moral a été la clé de la réussite de cette thèse.

TABLE DES MATIÈRES

Introduction générale	11
1. Le contexte des prairies	13
2. Modélisation des prairies : le modèle « Virtual Grassland ».....	15
3. Morphologie du ray-grass anglais	18
4. L-grass : un L-système basé sur l'autorégulation de l'architecture aérienne	21
4.1. L-système : une grammaire formelle	21
4.2. Hypothèse du modèle : autorégulation de l'architecture aérienne	25
4.3. L-grass un modèle flexible et autorégulé lors d'évènements contingents	27
5. Vers l'insertion du système racinaire dans L-grass	29
5.1. Relations entre morphogenèses aérienne et racinaire	29
5.2. Modélisation du développement racinaire	32
6. Objectifs et démarches de l'étude.....	37
Chapitre 1 : Étude portant sur le choix de la fonction Beta Growth pour représenter la croissance foliaire dans le modèle L-grass.	41
Introduction	43
1. Description des fonctions de croissance foliaire	44
2. Matériel végétal et dispositif expérimental	50
3. Ajustement des courbes et analyses statistiques.....	52
4. Résultats et discussion.....	53
4.1. Observation de la variabilité morphologique	53
4.2. Estimation des paramètres des fonctions de croissance	55
4.3. Qualité des ajustements	57
Conclusion.....	61
Chapitre 2 : Modélisation de la morphogenèse de la plante entière de ray-grass anglais basée sur l'autorégulation de la partie aérienne, le développement du système racinaire et des hypothèses de coordination et l'allocation du carbone entre les parties aérienne et racinaire.	63
Introduction	65
1. Description du modèle.....	66
1.1. Structure du modèle	66
1.2. Fonctionnement du modèle	70
2. Paramétrage du modèle	78
2.1. Expériences	78
2.2. Estimation des paramètres.....	79

3. Évaluation du modèle.....	81
3.1. Expériences virtuelles.....	83
3.2. Expérience réelle.....	85
4. Résultats.....	86
4.1. Expérience virtuelle : impact de la variation génotypique de la croissance des feuilles sur les morphogénèses aérienne et racinaire.....	86
4.2. Expérience virtuelle : impact de la coupe.....	89
4.3. Expérience virtuelle : impact de la compétition pour la lumière sur les morphogénèses aérienne et racinaire.....	90
4.4. Évaluation quantitative.....	92
5. Discussion.....	95
5.1. Capacité de simulation du modèle.....	95
5.2. Plausibilité des nouvelles hypothèses intégrées dans le modèle.....	97
5.3. Intérêts et limites de ce modèle pour la prise en compte de l'impact des ressources du sol sur le développement.....	99
Conclusion.....	101

Chapitre 3 : Modélisation de l'impact des ressources du sol sur la morphogénèse de la plante dans le modèle L-grass.....103

Introduction.....	105
1. Modélisation de l'impact des ressources du sol sur la morphogénèse d'une plante....	106
1.1. Modèle de sol.....	106
1.2. Modélisation du stress hydrique dans le modèle L-grass.....	107
2. Réponses morphogénétiques du ray-grass anglais virtuel à différents stress hydriques.....	110
2.1. Expérience virtuelle.....	110
2.2. Résultats et discussions.....	113
3. Différence de réponses morphogénétiques aux stress hydriques de deux morphotypes de ray-grass anglais virtuel.....	119
3.1. Expérience virtuelle.....	119
3.2. Résultats et discussions.....	120
Conclusion.....	124

Chapitre 4 : Étude des capacités des modèles de dynamique de densité racinaire à intégrer et simuler des processus morphogénétiques utilisés dans un modèle d'architecture.....125

Introduction.....	127
1. Principe général des modèles de dynamique de densité racinaire.....	128

2. Insertion, dans un modèle de dynamique de densité racinaire, des processus du développement racinaire utilisés dans le modèle L-grass	130
3. Comparaison des systèmes racinaires obtenus avec le modèle d'architecture du modèle L-grass et avec le modèle de dynamique de densité racinaire	136
3.1. Simulation numérique du modèle de dynamique de densité racinaire	136
3.2. Expérience virtuelle	137
3.3. Résultats et discussions	138
3.4. Conclusion	145
4. Méthode de modélisation de l'arrêt de croissance des pointes racinaires dans le modèle de dynamique de densité racinaire	146
4.1. Modèle de dynamique des diamètres apicaux	146
4.2. Couplage du modèle de dynamique des diamètres apicaux avec le modèle de dynamique de densité racinaire	148
4.3. Simulation numérique du modèle de dynamique des diamètres apicaux et couplage avec la simulation numérique du modèle de dynamique de densité racinaire	149
4.4. Expérience virtuelle	152
4.5. Résultats et discussions	153
4.6. Conclusion	160
5. Discussions	161
5.1. Capacité des modèles de dynamique de densité racinaire à intégrer et simuler des processus morphogénétiques modélisés dans les modèles d'architecture	161
5.2. Intérêts et limites de l'utilisation des modèles de dynamique de densité racinaire pour la simulation d'une prairie par rapport au modèle d'architecture	162
Conclusion	164
Conclusion et perspectives	165
1. Bilan et discussion générale	167
2. Perspectives	171
Références bibliographiques	173

Introduction générale

1. Le contexte des prairies

En agronomie, la prairie est définie comme une « surface dont les peuplements végétaux sont composés principalement de poacées et légumineuses fourragères, utilisées pour l'alimentation des polygastriques » (Larousse Agricole, 2002). Deux types de prairies sont distingués : les prairies permanentes (prairies naturelles ou semées depuis plus de six ans) et les prairies temporaires (prairies semées incluses dans un système de rotation de cultures, d'une durée comprise entre une et cinq années de campagnes).

Au cours des années 1970-2000, l'utilisation des prairies dans l'agriculture en Europe a fortement diminué à cause, notamment, de la concurrence des cultures annuelles génératrices d'une plus grande marge. Malgré cette diminution, en 2007, les prairies permanentes et temporaires recouvrent encore 33% et 6%, respectivement, de la Surface Agricole Utile (SAU) des pays de l'Union Européenne à 27 (UE-27), Norvège et Suisse. Cette proportion n'est pas identique dans tous ces pays (Figure 1). Par exemple, en France, les prairies permanentes et temporaires représentent respectivement 26 % et 12 % de la SAU en 2012. Une disparité est aussi observée au niveau de la productivité des prairies à travers l'Europe (Figure 1).

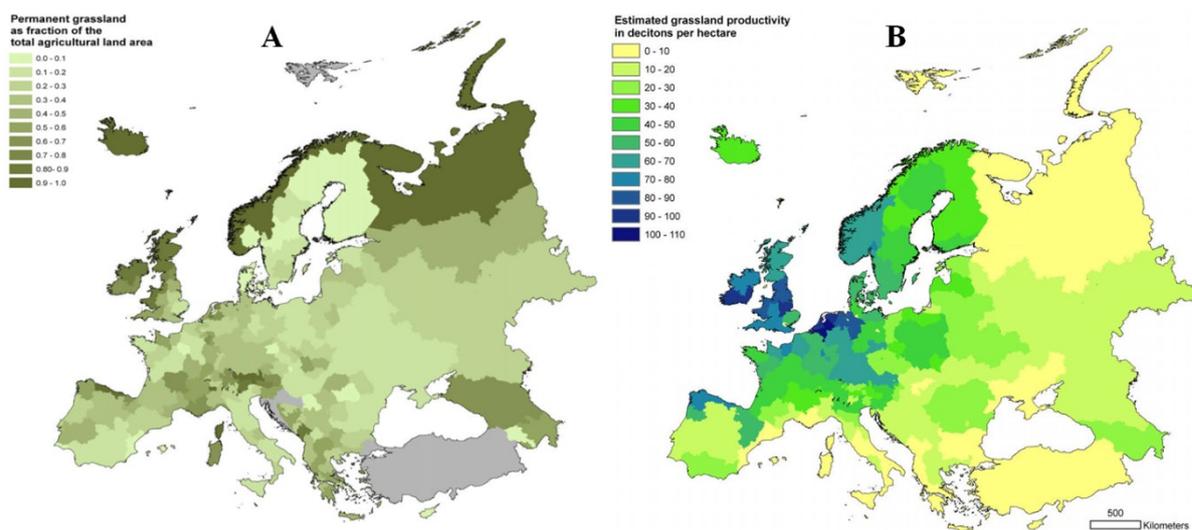


Figure 1 : Distribution spatiale des prairies, en termes de pourcentage de SAU (A), et de leur productivité (B) en Europe, d'après Smit et al.(2008).

Le caractère plurispécifique et la pérennité des prairies en font un agrosystème ayant un impact positif sur l'environnement (contrairement aux monocultures annuelles). En effet, le

maintien de peuplements à forte hétérogénéité inter et intra-spécifique, le recours peu fréquent au labour du sol, permettant d'éviter la libération massive de nitrates, et l'utilisation limitée des intrants, contribuent au niveau de l'environnement (Vlieghe *et al.*, 2014):

- à maintenir la biodiversité
- à favoriser la séquestration du carbone dans le sol
- à fertiliser les sols
- à diminuer l'érosion des sols
- à protéger la qualité de l'eau

La prise de conscience de l'impact positif de la culture prairiale sur l'environnement (contrairement aux cultures annuelles) a abouti à des réformes au niveau politique. En Europe, le maintien des prairies dans les années 2000, s'explique notamment par les réformes mises en place par l'Union Européenne. Les réformes de la Politique Agricole Commune (PAC) de l'Union Européenne (2003, PAC second pilier) promeuvent les surfaces en herbe par une politique publique d'incitation. Avant cette réforme, la PAC (premier pilier) favorisait les surfaces en culture annuelle (Le Goffe, 2003). Le manque d'attrait pour les prairies s'explique souvent par une mauvaise connaissance des atouts de leur utilisation à l'échelle de l'exploitation agricole. L'utilisation des prairies engendre une réduction des coûts de production, un allègement du travail et une réduction de la vulnérabilité des systèmes d'alimentation du bétail face aux aléas climatiques (Duru *et al.*, 2009).

La productivité des prairies est influencée par les conditions climatiques, les caractéristiques du sol, le management (principalement la fréquence de coupe ou de pâturage et les apports fertilisants) et leur composition botanique. Au cours de ces cents dernières années, différentes stratégies ont été appliquées concernant le choix des espèces cultivées au sein d'une prairie. Jusqu'au milieu du XX^e siècle, la stratégie utilisée pour les prairies semées était de reproduire une prairie « naturelle » (donc multispécifique) améliorée (Capitaine *et al.*, 2008). Ensuite, avec l'amélioration de leur rendement, liée à l'avènement des engrais azotés de synthèse, les prairies monospécifiques ont été favorisées. Cependant, ce système de monoculture présente des limites puisqu'il est très gourmand en fertilisant et peu performant lors de conditions difficiles entraînant une faible pérennité du rendement. Afin de dépasser ces limites, l'utilisation d'associations graminées-légumineuses pérennes au sein des prairies semble pertinente. En effet, de nombreuses études ont montré que les cultures comprenant un mélange d'espèces présentent notamment des niveaux de productivité plus élevés et plus stables, une diminution de la quantité d'intrants nécessaires et une diminution de l'érosion



dans le sol (Malézieux *et al.*, 2009). Dans le cadre des prairies, associer une légumineuse avec une graminée peut augmenter la production laitière par rapport à la monoculture de graminées (exemple de l'association trèfle blanc/ray-grass anglais ; Roca-Fernández *et al.*, 2014) Ces bénéfices dans l'utilisation d'association de cultures, notamment l'association graminée-légumineuse, reposent principalement sur la complémentarité des espèces associées dans l'exploitation de leur milieu (Louarn *et al.*, 2010).

La structure du couvert végétal est un facteur central dans l'établissement de la valeur d'usage agricole (dynamique temporelle de la quantité et qualité de la biomasse récoltée) des prairies. En effet, la production de biomasse primaire au sein du couvert végétal dépend de ses capacités à capter les ressources lumineuses et à absorber les ressources disponibles dans le sol. Ces capacités sont directement liées à la structure physique du couvert. La structure du couvert ne joue pas juste un rôle dans la production de biomasse mais également sur la disponibilité de cette biomasse au prélèvement réalisé soit par l'homme lors de fauchage, soit par l'animal lors du pâturage. La structure du couvert résulte d'un système complexe de déploiement des architectures individuelles dans un contexte d'interactions entre plantes lié aux compétitions pour les ressources du milieu. La modélisation de ce système complexe permettra de mieux comprendre et prédire la mise en place de la structure du couvert prairial, et donc de sa valeur d'usage. Cette thèse s'inscrit dans un projet de développement d'un modèle de prairie virtuelle plurispécifique nommé « Virtual Grassland ».

2. Modélisation des prairies : le modèle « Virtual Grassland »

Les premiers modèles de culture (appelé « Process-based models ») ont eu pour objectif de modéliser le développement de la culture, souvent en termes de variation de biomasse par unité de surface de sol, afin d'en prédire le rendement (p.ex. STICS, Brisson *et al.*, 1998 ; CERES, Ritchie et Otter, 1985 ; APSIM, Keating *et al.*, 2003). Le principe général de ces modèles est de représenter, par un jeu d'équations, les processus de développement des composants du couvert (p.ex. les feuilles, les racines) en tenant compte des facteurs abiotiques de l'environnement (p.ex. la température, la lumière, l'eau, l'azote et la concentration en CO₂). Pour cela, les grands processus (p.ex. l'interception du rayonnement solaire, la photosynthèse, l'évapotranspiration) sont modélisés à l'échelle du couvert végétal en fonction d'indices de développement tels que l'indice de surface foliaire (LAI) et la densité racinaire. Ces modèles ont contribué à mieux comprendre les échanges sol-plant-atmosphère à l'échelle

du couvert. Cependant, de par leur fonctionnement à l'échelle du couvert, ces modèles représentent le couvert comme étant homogène. Cette limite ne permet pas l'utilisation de ce type de modèle pour la modélisation de cultures associant différentes espèces et donc différentes morphologies telles que les prairies plurispécifiques. Dans le cadre de ces cultures, il est nécessaire de réduire l'échelle du modèle à l'individu et donc d'utiliser des modèles dits « individu centré ».

Pour les prairies, un modèle individu centré notable est le modèle Gemini (Soussana *et al.*, 2012; Maire *et al.*, 2013). En utilisant le protocole standard ODD (Overview, Design concepts and Details; Grimm *et al.*, 2006), le modèle prédit, en associant des traits fonctionnels morphologique, phénologique, physiologique et de composition chimique, le rendement de monocultures et de mélanges de graminées prairiales. Une des hypothèses forte de ce modèle est l'uniformité des couverts suivant des couches. Autrement dit, ce modèle ne tient pas compte de la distribution spatiale horizontale des différentes espèces. Pour mieux comprendre le partitionnement de la lumière au sein d'un couvert végétal composé de graminées et légumineuses, l'utilisation de modèles d'architecture des plantes semble plus pertinent (Barillot *et al.*, 2011).

Dans le but de mieux comprendre la mise en place de l'architecture (c.-à-d. la structure 3D) de la plante, les modèles « structure-fonction » ont été développés. Le principe général de ces modèles est de modéliser l'évolution architecturale de la plante via des processus physiologiques. Cette architecture peut être représentée comme la combinaison de trois types d'informations (Godin *et al.*, 1999) :

- l'inventaire des composants (appelés « modules »)
- la description géométrique de chacun des composants
- l'ensemble des relations topologiques entre les composants

Afin de pouvoir tenir compte des interactions entre les organes de la plante, notamment entre les feuilles pour l'interception de la lumière, les modules de ces modèles se résument souvent aux différents organes de la plante (Birch *et al.* 2003). Afin de modéliser une évolution de l'architecture de la plante (comprenant les éventuelles créations de nouveaux éléments et les modifications des géométries des éléments déjà existants), deux grandes approches de modélisation ont émergé : L'approche L-system (Prusinkiewicz, 1999) et l'approche AMAP (de Reffye *et al.*, 1997). De nombreux modèles structure-fonction ont été développés ces dernières années pour modéliser la morphogenèse des plantes (p.ex. pour le blé : Fournier *et al.*, 2003 ; pour le maïs : Fournier and Andrieu, 1998 ; pour le ray-grass



anglais : Verdenal *et al.*, 2008 ; pour l'orge : Buck-Sorlin *et al.*, 2008 ; pour le pêcher : Allen *et al.*, 2005). Les produits de ce type de modèle étant issus de mécanismes et de représentations réalistes sont qualifiés de « plante virtuelle ».

De par leur qualité élevée de représentation du déploiement de l'architecture des plantes via la modélisation de processus morphogénétiques et physiologiques, les modèles structure-fonction montrent une puissance heuristique pour la compréhension et la prédiction des effets des interactions entre les plantes pour la lumière, l'eau et l'azote à l'échelle d'un peuplement hétérogène. C'est pour cette raison que cette méthode de modélisation est placée au cœur de la stratégie de développement d'un modèle de prairie virtuelle, appelé « Virtual Grassland », adoptée au sein de l'unité de recherche pluridisciplinaire prairies et plantes fourragères (URP3F ; INRA de Lusignan). Plus précisément, la stratégie est de développer deux modèles structure-fonction génériques de plante représentant respectivement, la morphogenèse entière (partie aérienne et racinaire) de graminées fourragères (le modèle L-grass) et de légumineuses (le modèle L-egume). Les structures 3D des plantes virtuelles produites par ces deux modèles seront par la suite associées pour former un peuplement virtuel. Le couplage de ces structures avec un modèle de rayonnement et un modèle de sol va permettre d'estimer les ressources disponibles pour chaque plante du peuplement et ainsi simuler l'impact environnemental sur leur croissance. Le modèle L-grass a été développé lors de la thèse d'Alban Verdenal (2009). Ce modèle reproduit la morphogenèse aérienne de graminées fourragères via l'utilisation de règles d'autorégulation. Le modèle L-grass actuel ne représente pas la morphogenèse racinaire. Donc, l'objectif général de cette présente thèse est de :

Insérer la morphogenèse racinaire dans le modèle L-grass afin d'obtenir un modèle de morphogenèse de plante entière de graminées fourragères.

Pour réaliser cet objectif, il est nécessaire d'appréhender les déterminismes de la morphogenèse de la graminée entière, c'est-à-dire les déterminismes des morphogenèses aérienne et racinaire et des relations existantes entre les deux. Le ray-grass anglais (*Lolium perenne* L.) étant la graminée fourragère la plus cultivée dans les prairies en Europe occidentale, il apparaît comme une plante modèle afin d'étudier la morphogenèse des graminées fourragères.

3. Morphologie du ray-grass anglais

Le ray-grass anglais est une espèce de la famille des Poacées couramment cultivée dans les prairies des zones tempérées en raison de sa grande valeur nutritive pour les herbivores, son implantation aisée et sa souplesse d'exploitation. Il s'agit d'une plante monocotylédone pérenne naturellement diploïde ($2n=14$).

Le ray-grass anglais est qualifié de plante cespiteuse à cause de la forme en touffe de sa base formée par une ensemble de talles reliées entre elles au niveau du plateau de tallage (figure 2). Ces talles présentent une structure modulaire évolutive, liée à l'émission répétée d'une structure au niveau des apex, appelée « phytomère ». Ces phytomères, appelés « disques d'insertion foliaire » dans un premier temps (Sharman, 1942 ; Figure 3), comportent un entrenœud et un nœud portant une feuille, des racines et un parenchyme, appelé bourgeon axillaire, qui peut se différencier pour devenir méristématique et ainsi devenir l'apex d'une nouvelle talle. Les développements de la feuille, du bourgeon axillaire, de l'entrenœud et des racines constituent les événements successifs dans le cycle de vie d'un phytomère (Matthew *et al.*, 2001). La forme en touffe du ray-grass anglais est liée à l'allongement quasi inexistant des entrenœuds.

Les feuilles sont composées de trois organes : la gaine dans la partie basale, le limbe dans la partie distale et la ligule qui relie les deux premiers. Les gaines sont enroulées de manière quasi-cylindrique alors que les limbes sont quasi plats et souples. Les feuilles croissent dans un premier temps à l'intérieur du tube, appelé pseudotige, formé par les gaines des feuilles précédentes de la talle et sont donc non visibles durant cette phase de croissance. Les positions des bourgeons axillaires (à l'aisselle de la feuille ; Figure 3) amènent les nouvelles talles à se développer entre les gaines de la feuille de leur rang et celle de la feuille du rang supérieur. Le développement des talles engendre donc un phénomène d'écartement des feuilles de leur talle mère. Ces phénomènes d'écartement successifs des feuilles des talles s'opèrent à un rythme similaire à celui de l'émission des feuilles, entraînant une apparente stationnarité du nombre de feuilles observables sur une talle à un instant donné (3 feuilles par talles pour le ray-grass anglais ; Yang *et al.* 1998).

Les racines sont émises au niveau des nœuds des phytomères. L'ensemble de ces racines, appelées racines nodales, forme un système racinaire dit fasciculé. Environ 2 racines sont émises par nœud. Les racines sont émises généralement lorsque la feuille du phytomère est mature, c'est-à-dire qu'elle a terminé sa croissance.



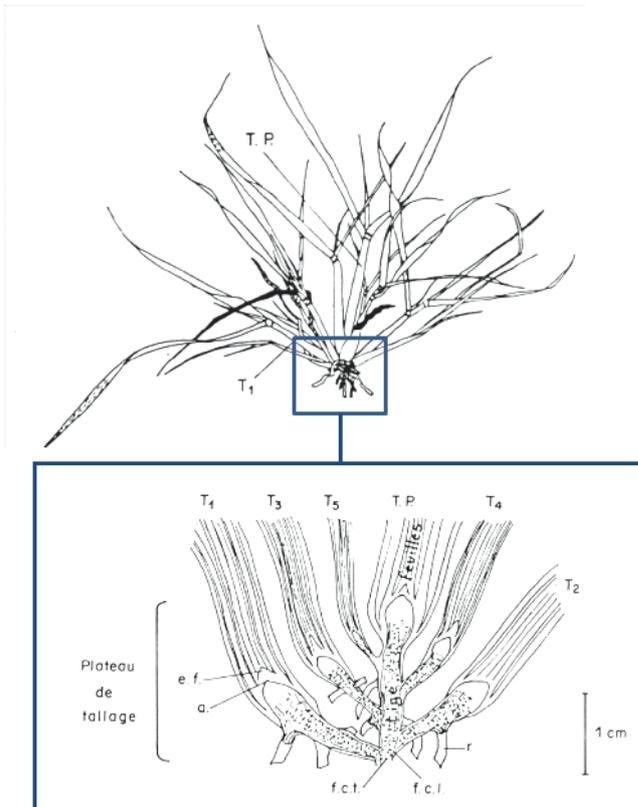


Figure 2 : Dessin d'une touffe végétative de ray-grass anglais et de son plateau de tallage (repris de Gillet, 1980). La talle principale (T.P.) ainsi que 5 talles primaires (de T_1 à T_5) sont visibles. e.f. : ébauche foliaire, a : apex, r : racines.

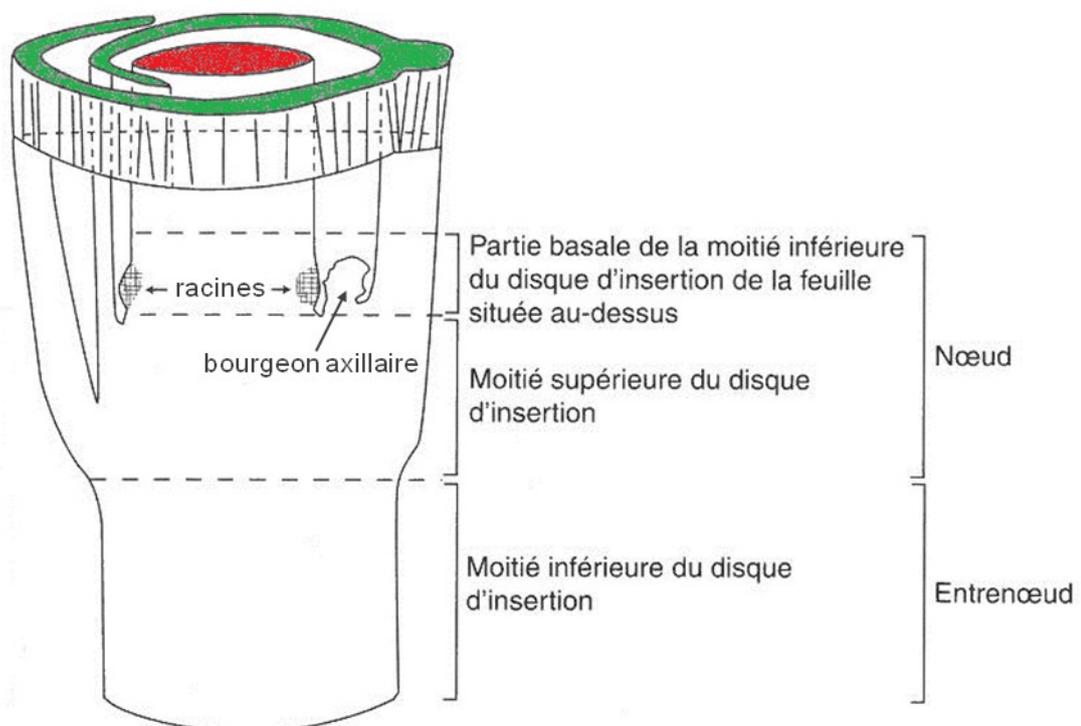


Figure 3 : Représentation d'un phytomère, ou « disque d'insertion foliaire », d'une graminée tel que défini par Sharman (1942). Les surfaces colorées représentent les coupes de la feuille du phytomère (en vert) et de l'entrenœud du phytomère suivant (en rouge). Figure reprise de Lafarge and Durand (2011) d'après la figure 14 de Sharman (1942).

Yang *et al.*(1998) proposent un formalisme de la structure standard d'une talle (Figure 4). Dans ce formalisme, la talle est surmontée d'une zone méristématique qui contient des primordia de phytomère puis, d'une succession de phytomères en développement. Le phytomère en développement le plus proche de la zone méristématique porte une feuille en croissance dans le tube formé par les gaines des feuilles précédentes de la talle. Le phytomère suivant porte la dernière feuille émergée qui est utilisée comme feuille de référence dans le formalisme présenté dans la figure 4. Ensuite, une zone de trois phytomères successifs portant des feuilles adultes vivantes est observée. Le phytomère, à la base de cette zone, est le premier phytomère portant une racine nodale. La feuille de ce phytomère peut encore être vivante mais généralement sa sénescence a commencé. Les phytomères suivants sont tous porteurs d'une ou deux racines nodales.

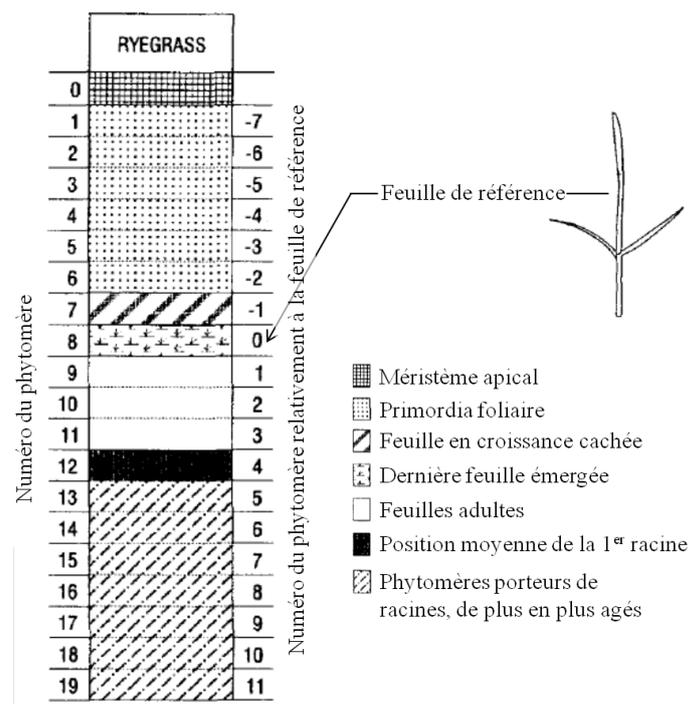


Figure 4 : Schéma structural d'une talle de ray-grass anglais proposé par Yang *et al.* (1998). La talle est représentée comme une succession de phytomères à différents stades de développement. Les numéros des phytomères par rapport au stade de développement sont issus de talles examinées.

Malgré le peu de variabilité de la structure de la talle, le ray-grass anglais présente de grandes variabilités au niveau de sa morphologie (Ghesquière *et al.*, 1994; Hazard *et al.*, 1996; Yamada *et al.*, 2004). Cette variabilité est le résultat, en partie, de la variabilité



génétique. Il existe 252 variétés de ray-grass anglais enregistrées au catalogue français (GNIS). Ces variétés présentent des morphologies différentes et peuvent être utilisées en tant que fourrage mais également comme des gazons. Les variétés à gazon se distinguent des variétés fourrages principalement par leur morphologie avec notamment des feuilles plus courtes et une densité de talles plus grande.

Les variabilités morphologiques observées ne résultent pas uniquement de la variabilité génétique mais également de la plasticité phénotypique du ray-grass anglais (Duru *et al.*, 2001). Cette plasticité, définie comme la capacité d'un génotype à exprimer différents phénotypes en fonction de l'environnement, a été observée chez le ray-grass anglais en fonction de la température, du rayonnement lumineux, des ressources telluriques et de l'intensité et de la fréquence des défoliations (Forde, 1966; Casal *et al.*, 1987; Casal and Alvarez, 1988; Gautier *et al.*, 1999; Bahmani *et al.*, 2000)

Pour mieux comprendre et prédire ces variations de morphologie, il est nécessaire d'identifier les différents processus morphogénétiques et leurs contrôles. La morphogenèse est un système complexe car elle est contrôlée notamment par la génétique et l'environnement local. Afin d'appréhender les dynamiques en jeu et les contrôles principaux de la morphogenèse, l'utilisation de modèles est une piste intéressante. Dans cette optique, Verdenal (2009) a développé un modèle de morphogenèse aérienne de ray-grass anglais en se basant sur des hypothèses d'autorégulation de l'architecture aérienne.

4. L-grass : un L-système basé sur l'autorégulation de l'architecture aérienne

Le modèle de morphogenèse aérienne de graminée L-grass est basé sur l'hypothèse d'autorégulation de l'architecture aérienne implémentée à l'aide d'un L-system. Cette hypothèse est fondée sur le rôle prépondérant de la pseudotige (le tube formé par les gaines des feuilles précédentes) sur le développement des feuilles.

4.1. L-système : une grammaire formelle

Le L-système est une grammaire formelle, telle que définie par Chomsky (1956), proposée par Astrid Lindenmayer (1968). Le principe de ce formalisme est la représentation d'une structure sous forme d'une phrase composée de différents caractères, également appelés

modules, représentant chacun un élément ou une partie de la structure. La réécriture à chaque pas de temps de cette phrase, en rajoutant et supprimant des caractères, permet de reproduire une évolution de la structure. La réécriture de la phrase est régie par un ensemble de règles, dites de production, définies pour chaque L-système. Au final, un L-système est composé d'un triplet (Ω, ω, P) :

- Ω est l'alphabet du L-système, c'est-à-dire l'ensemble fini des modules.
- ω est l'axiome qui désigne la phrase initiale
- P est l'ensemble des règles de production définissant les transformations des modules lors des évènements de réécriture. Les règles sont définies de la manière suivante :
« module prédécesseur \rightarrow modules successeurs »

Les règles de production peuvent être définies contextuellement en fonction des modules situés dans l'entourage du module auquel la règle de production s'applique. Ces règles sont implémentées par l'utilisation des symboles de communication $<$ et $>$ qui donne l'instruction de parcourir la phrase à la recherche du contexte à gauche et à droite respectivement du module :

contexte gauche $<$ prédécesseur $>$ contexte droit \rightarrow successeurs

Une forme géométrique est associée à chaque module de l'alphabet. Pour interpréter graphiquement l'ensemble L-système, la « géométrie de la tortue » est utilisée (Prusinkiewicz 1986). Le principe de cette interprétation est de partir d'une direction vectorielle initiale, appelé tortue, et de disposer les géométries des différents modules de la phrase les unes après les autres suivant la direction. Les modules de l'alphabet ne représentent pas nécessairement tous un élément de la structure mais peuvent représenter, par exemple, un changement de tortue (direction vectorielle), un empilement ou un dépilement de tortue. L'empilement d'une tortue (c'est-à-dire la création d'une nouvelle tortue) correspond à la création d'une branche dans la structure qui se termine lors du dépilement de cette tortue.

Le L-système permet de modéliser facilement un fractal évolutif (Figure 5). L'approche L-système convient particulièrement à la création et la représentation de la morphologie du ray-grass anglais au vu de l'aspect modulaire de cette morphologie basé sur le phytomère. C'est pour cela que ce formalisme a été utilisé dans le modèle L-grass pour modéliser l'évolution structurale de la plante. Dans ce modèle, la plante est représentée à l'aide de 4 modules : *Apex*, *Entrenoed*, *BourgeonAxillaire* et *Feuille*. Les trois derniers modules sont



associés pour former des phytomères. Au sein d'un phytomère, des relations topologiques sont incluses entre les trois modules : *Feuille* et *BourgeonAxillaire* sont connectés à *Entrenoed* sous forme de branchement représenté par les modules *SB* (littéralement « Start Branching ») et *EB* (littéralement « End Branching ») correspondant respectivement à l'empilement et au dépilement d'une tortue. Le modèle actuel, ne tenant pas compte de la morphogenèse racinaire, ne contient pas de module représentant les racines.

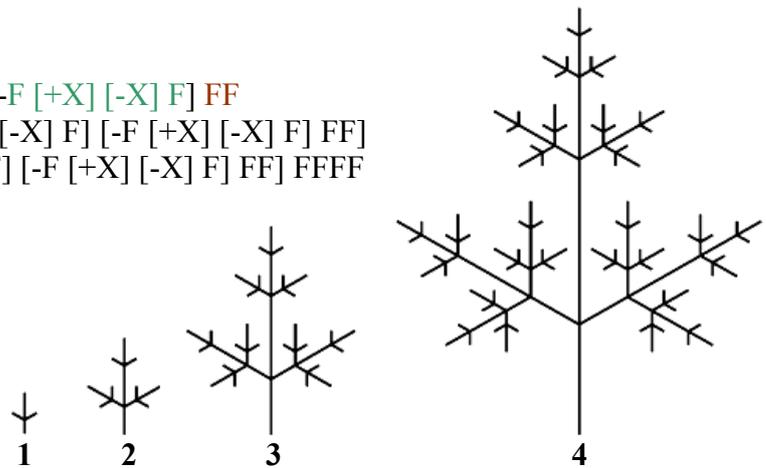
(A) L-système

Axiome : X

Itération 1 : F [+X] [-X] F

Itération 2 : FF [+F [+X] [-X] F] [-F [+X] [-X] F] FF

Itération 3 : FFFF [+FF [+F [+X] [-X] F] [-F [+X] [-X] F] FF]
[-FF [+F [+X] [-X] F] [-F [+X] [-X] F] FF] FFFF



(B) Représentation graphiques

Figure 5 : Exemple du L-système défini par $(\Omega=\{F, X, +, -, [,]\}, \omega=X, P=\{X \rightarrow F [+X] [-X] F, F \rightarrow FF\})$ où « F » et « X » représentent un segment d'une unité de longueur, « + » et « - » représentent des rotations de 60° , respectivement, sur la droite et sur la gauche et « [» et «] » représentent respectivement un empilement et un dépilement de tortue. Les phrases de l'axiome et des trois premières itérations du L-système (A) ainsi que les représentations graphiques des quatre premières itérations (B) sont représentées. Les caractères en couleur représentent la réécriture réalisée entre la première et la deuxième itération, suivant les règles de production.

Les règles de production du L-système consistent en la création de phytomères (ensembles de 3 modules) au niveau de *Apex* (correspondant à la création d'un nouveau phytomère dans la talle) et de *BourgeonAxillaire* (correspondant à la création du premier phytomère d'une nouvelle talle), comme décrit dans la figure 6. Une classe comprenant un ensemble de variables est associée à chaque module. Par exemple, la classe associée au module *Feuille* contient les variables de la feuille telles que sa longueur totale, la longueur de sa gaine et de son limbe, son rang dans la talle et son âge. Les valeurs de ces variables peuvent être accessibles pour conditionner les règles de production. Ainsi, la création d'un

phytomère au niveau du module *Apex* peut être conditionnée à l'état de développement de la feuille du dernier phytomère de la talle.

Dans le modèle L-grass actuel, seuls les modules feuilles sont associés à une représentation graphique. Autrement dit, la plante virtuelle dans la sortie graphique comprend uniquement que des feuilles virtuelles. La représentation graphique d'une feuille est déterminée notamment en fonction des longueurs de sa gaine et de son limbe qui sont des informations disponibles dans la classe associée au module.

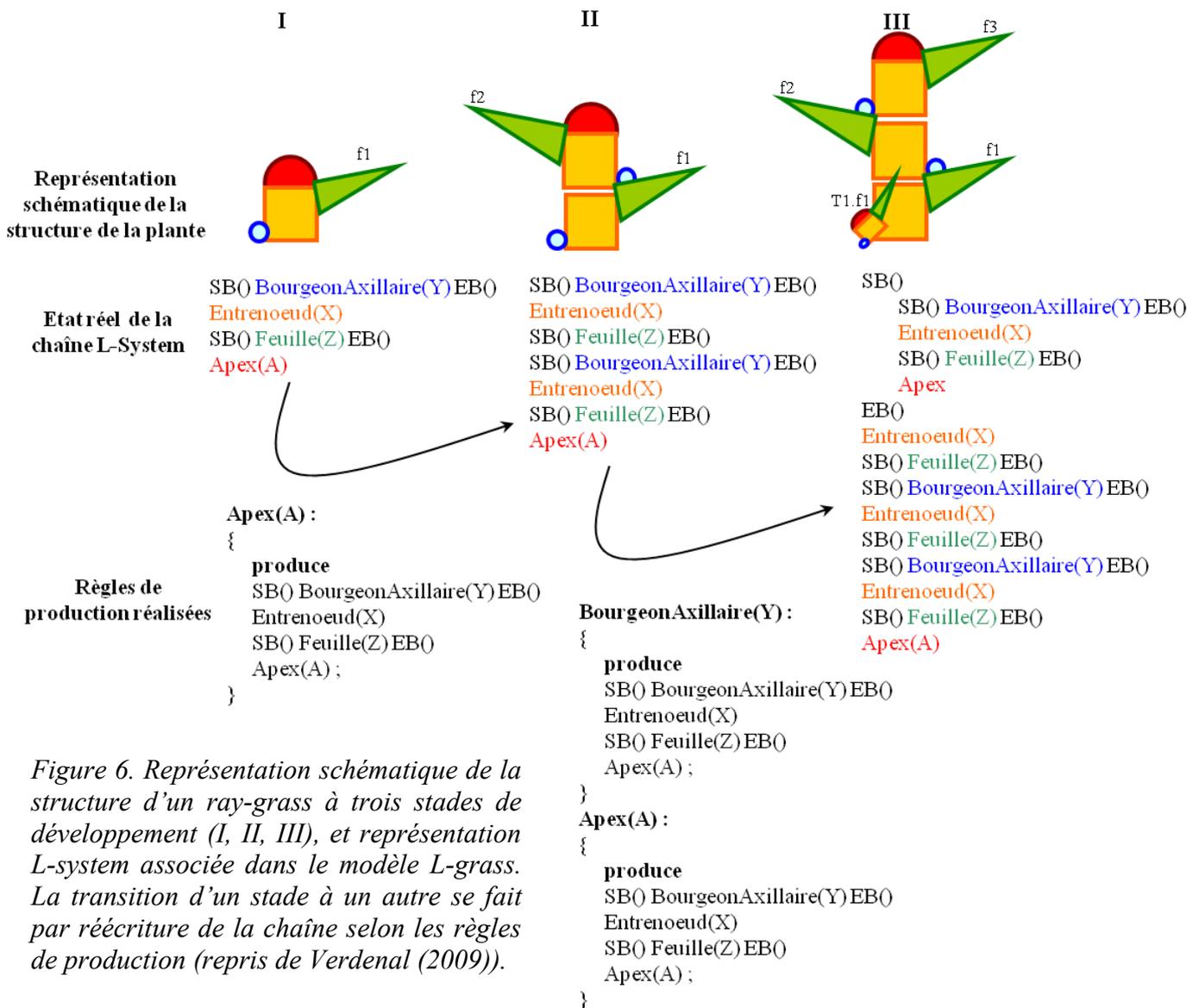


Figure 6. Représentation schématique de la structure d'un ray-grass à trois stades de développement (I, II, III), et représentation L-system associée dans le modèle L-grass. La transition d'un stade à un autre se fait par réécriture de la chaîne selon les règles de production (repris de Verdenal (2009)).



4.2. Hypothèse du modèle : autorégulation de l'architecture aérienne

Afin de modéliser la morphogenèse aérienne du ray-grass anglais, une hypothèse forte est utilisée dans le modèle L-grass. Cette hypothèse est l'autorégulation de l'architecture aérienne fondée principalement sur le rôle morphogénétique hypothétique de la pseudotige (tube formé par les gaines des feuilles successives d'une talle). La morphogenèse aérienne est modélisée par trois règles d'autorégulation simples :

- La croissance d'une feuille est déclenchée (ce qui correspond dans le modèle à la création d'un nouveau phytomère) lorsque la feuille du phytomère précédent émerge de la pseudotige.
- La longueur finale de la feuille et la proportion de gaine dans celle-ci sont déterminées en fonction du temps de croissance dans la pseudotige avant l'émergence de la feuille.
- L'émergence d'une feuille peut, en fonction de l'environnement lumineux, entraîner la différenciation du bourgeon axillaire du phytomère de la feuille en un méristème apical. Si l'environnement lumineux n'est pas favorable au moment de l'émergence de la feuille alors le bourgeon est avorté.

Ces règles sont modélisées comme aboutissant d'une cascade signalétique enclenchée par l'émergence des feuilles. Cet événement est donc la pierre angulaire du modèle (Figure 7). L'allongement foliaire est simulé par la fonction dite « Beta Growth » (Yin *et al.*, 2003):

$$Y = Y_F \left(1 + \frac{LED - t}{LED - t_m} \right) \left(\frac{t}{LED} \right)^{\frac{t}{LED - t_m}} \quad (1)$$

Pour $t \leq LED$. $Y = Y_F$ pour $t > LED$

Où Y est la longueur de la feuille au temps t , Y_F est la longueur finale de la feuille, t_e et t_b sont respectivement les temps de début et de fin de croissance et t_m le temps pour lequel la vitesse d'allongement est maximale. Cette fonction a été choisie notamment pour la forme de sa courbe semblable à celle obtenue par les mesures dynamiques de la longueur de feuille. Les valeurs des paramètres de cette fonction sont identiques pour toutes les feuilles durant la phase de croissance cachée (croissance à l'intérieur de la pseudotige). Autrement dit, la croissance cachée est identique pour toutes les feuilles. Lors de l'émergence, ces paramètres sont ajustés en fonction notamment de la longueur finale de la feuille estimée lors de cet

événement. Ainsi, la croissance visible (après émergence de la feuille) est unique pour chaque feuille.

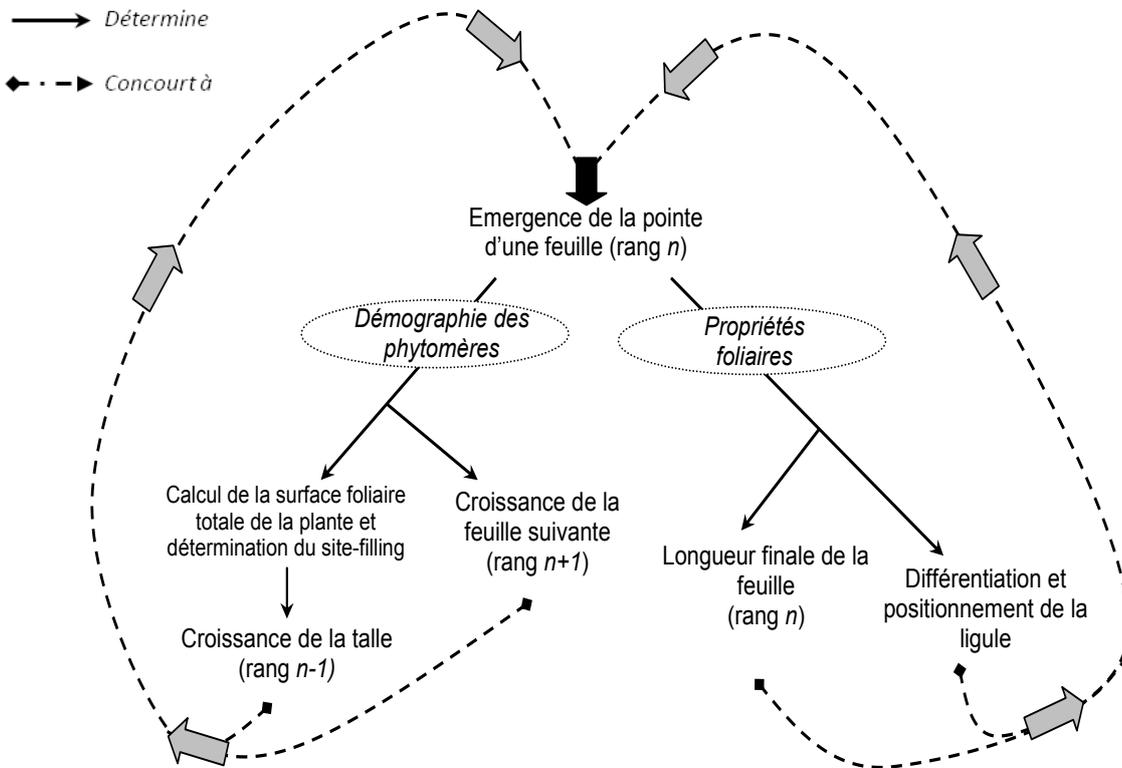


Figure 7 : Diagramme représentant le fonctionnement général du modèle L-grass. La récursivité des processus de détermination des propriétés foliaires et de création des phytomères génère la morphologie de la plante (repris de Verdenal, 2009).

La longueur finale de la feuille est estimée, lors de son émergence, par la fonction « Potentiel » en fonction de la durée de sa croissance cachée :

$$Y_F = e^{k_1 \cdot (t+t_{b1})} - e^{k_2 \cdot (t+t_{b2})} - L \quad (2)$$

Où t est la durée de croissance de la feuille dans la pseudotige et t_{b1} , t_{b2} , k_1 , k_2 et L sont de constantes. Ces constantes sont des paramètres d'entrée du modèle et peuvent être estimées par mesure des longueurs finales des feuilles et des gaines des feuilles d'une plante. Les valeurs de ces paramètres sont uniques pour chaque génotype.



La différenciation des bourgeons axillaires est conditionnée par le « site-filling », c'est-à-dire la probabilité de production d'une nouvelle talle. Ce site-filling est dépendant de la lumière disponible dans l'environnement local du bourgeon et est estimé, dans le modèle, en fonction de la surface foliaire de la plante. Autrement dit, le tallage est conditionné par l'auto-ombrage de la plante et l'ombrage induit par son voisinage.

L'ensemble de ces règles permet de reproduire de manière cohérente le développement de l'architecture aérienne d'un ray-grass anglais (Figure 8). En effet, après paramétrage du modèle sur une plante réelle, grâce à des mesures simples que sont les longueurs finales de feuilles et de gaines, le modèle est capable de reproduire l'évolution des caractères morphologiques majeurs de la plante.



Figure 8 : Sorties graphiques du modèle *L-grass* obtenues par simulation du développement d'une plante virtuelle avec des paramètres estimés sur des données. La figure montre les sorties graphiques obtenues tous les 200°C.j de développement, de 200°C.j à gauche jusqu'à 1000°C.j à droite (repris de Verdenal, 2009).

4.3. *L-grass* : un modèle flexible et autorégulé lors d'évènements contingents

Les règles d'autorégulation incluses dans le modèle permettent la simulation de morphotypes contrastés en modifiant uniquement les paramètres de la fonction « Potentiel ». En effet, en multipliant cette fonction par un facteur, noté C , différents morphotypes de ray-grass anglais sont obtenus allant de morphotypes semblables aux variétés à gazon jusqu'aux morphotypes semblables aux variétés à fourrage (Figure 9). La variation du facteur C correspond à modifier la relation entre la longueur finale des feuilles et le temps de croissance dans la pseudotige. La modification de ce facteur induit une réaction intégrée de l'ensemble des paramètres morphologiques de la partie aérienne tels que la longueur des feuilles, le rythme d'apparition des feuilles, le nombre de talles et la surface foliaire totale. La diminution de ce facteur entraîne, via les règles d'autorégulation, un nombre plus élevé de feuilles plus courtes et un tallage plus fort, correspondant à une variété à gazon.

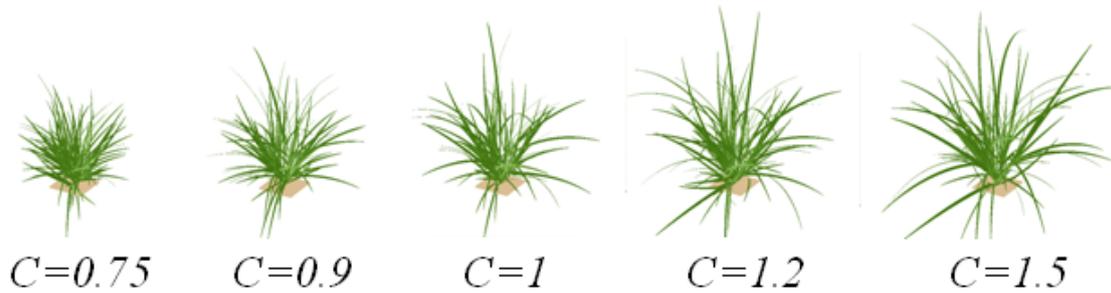


Figure 9 : Sorties graphiques du modèle L-grass obtenues par l'adjonction d'un coefficient multiplicatif C à la fonction « Potentiel ». Les plantes virtuelles représentées ont été obtenues après 600°C.j de développement.

Les règles d'autorégulation permettent également d'intégrer de manière globale les réponses morphologiques de la plante observées après une coupe sont une diminution des longueurs de feuille, une augmentation du rythme d'émergence des feuilles et une augmentation du tallage. Dans le modèle L-grass, une coupe entraîne, comme dans la réalité, une diminution des longueurs des pseudotiges. Cette diminution est répercutée sur l'ensemble du futur développement de la plante virtuelle par les règles d'autorégulation. En effet, la diminution de ces longueurs entraîne des durées de croissance cachée plus courtes et donc des longueurs finales des feuilles en croissance plus faibles. De plus, les durées de croissance cachée étant plus courtes, le rythme d'émergence des feuilles est plus rapide. Enfin, la surface foliaire étant diminuée par la coupe (correspondant à un auto-ombrage plus faible), le tallage est favorisé, entraînant un nombre de talles après coupe plus élevé. Le modèle simule ainsi, tel un système autorégulé, les grandes réponses morphologiques à la coupe sans nécessité d'intégrer des consignes *a priori*.

Sans pour autant démontrer la véracité et l'unicité des règles d'autorégulation dans la morphogenèse aérienne du ray-grass anglais, le modèle L-grass démontre la perspicacité de leur utilisation afin de rendre compte, de manière réaliste, du déploiement de l'architecture des plantes ainsi que de la variabilité génétique et des réponses à la coupe telles qu'observées.



5. Vers l'insertion du système racinaire dans L-grass

5.1. Relations entre morphogènes aérienne et racinaire

Les différences importantes entre les parties aérienne et racinaire, au niveau de leurs morphologies, physiologies et anatomies, ont tendance à nous pousser à étudier ces deux parties de la plante séparément. Cependant, le développement de la partie aérienne est dépendant notamment de la disponibilité en eau et nutriment provenant du système racinaire qui les absorbe dans le sol. De plus, le développement du système racinaire est dépendant notamment de la disponibilité en carbone assimilé par la partie aérienne. Afin de modéliser ces échanges à travers la plante entière, différentes approches d'allocation des ressources ont été utilisées : (1) l'allométrie descriptive, (2) l'équilibre fonctionnel, (3) la régulation par les rapports offres/demandes et (4) le transport-résistance (Pour une synthèse, voir Le Roux *et al.*, 2001). Pour la première de ces approches, le partitionnement des ressources découle de relations empiriques. La faible flexibilité des modèles mathématiques utilisant cette approche contraint souvent leur utilisation à peu de conditions environnementales différentes. L'équilibre fonctionnel est basé sur l'hypothèse que la distribution de la biomasse entre la partie aérienne et la partie racinaire est régulée par un équilibre entre les activités racinaire (absorption des ressources telluriques) et aérienne (photosynthèse). Cette approche peut être exprimée par la relation suivante :

$$\text{Biomasse des racines} / \text{Biomasse des feuilles} \propto \text{Taux d'absorption} / \text{Taux de photosynthèse}$$

Selon cette approche, les conditions environnementales qui réduisent la photosynthèse, telles qu'une réduction de l'intensité du rayonnement ou une diminution de la concentration de CO₂, augmentent la répartition de la biomasse vers la partie aérienne (Wilson 1988). Une évolution notable de cette approche est la méthode d'optimisation. Cette méthode suppose que l'équilibre fonctionnel est régulé de manière à optimiser la production totale de biomasse.

La troisième approche est basée sur l'hypothèse que l'allocation de biomasse aux différentes parties de la plante est régulée par l'offre et les demandes de ces parties. Plus précisément, le pourcentage de la biomasse totale produite que reçoit une partie est calculé comme le ratio entre la demande en biomasse de cette dernière et la somme des demandes en biomasse de l'ensemble des parties. Cette approche peut également être exprimée en termes de capacité d'accumulation des assimilats au lieu de demande en biomasse (approche du surplus ou en anglais overflow).

L'approche transport-résistance se base sur une description relativement détaillée des mécanismes de l'allocation des assimilats. Les ressources assimilées au niveau des organes sources sont ensuite transportées par un flux visqueux jusqu'aux organes puits (théorie de Münch) et par des différences de concentration des assimilats divisées par des résistances au transport (transports transmembranaires). La complexité des modèles basés sur cette dernière approche est principalement liée à la finesse des parties décrivant la plante. Cette approche peut être modélisée entre la partie aérienne et la partie racinaire (par exemple, Thornley, 1972 ; Escobar-Gutiérrez *et al.*, 1998) ou à l'échelle de l'organe (par exemple, Moing *et al.*, 1994; Escobar-Gutiérrez et Gaudillère, 1997 ; Silva *et al.* 2011) ou même à l'échelle de la cellule.

Brun *et al.*(2010) ont démontré que l'utilisation de l'approche de régulation par la demande en biomasse des pointes racinaires est suffisante pour reproduire correctement les effets du carbone sur l'architecture des racines de l'*Arabidopsis thaliana* dans des conditions de forte et faible nutrition en azote. Dans ce modèle, l'allongement des racines est dépendant du ratio entre l'offre en carbone provenant de la partie aérienne et la demande du système racinaire. Cette approche peut être ainsi également qualifiée d'approche « Offre/Demande ».

Les développements aérien et racinaire des graminées ne semblent pas uniquement liés par les échanges des ressources assimilés entre ces deux parties. En effet, de nombreuses études ont mis notamment en lumière des coordinations entre l'émission des racines nodales et le développement de la partie aérienne. Par exemple, Yoshida et Hasegawa (1982) ont observé chez le riz que lorsque la feuille du rang n émerge, une talle et une racine apparaissent au niveau du rang $n-2$. Klepper *et al.*(1984) ont réalisé un schéma représentant les potentiels d'apparition des racines et de leurs latérales en fonction de l'émergence des feuilles du brin maître pour le blé (Figure 10). Ces observations ont permis une modélisation de la coordination entre la croissance racinaire et le développement de la partie aérienne (Porter *et al.*, 1986). Une expérience semblable à celle de Klepper *et al.*(1984) a été effectuée par Dotray et Young (1993) sur l'égilope. Les résultats obtenus sont très proches même si l'apparition des racines semble être plus coordonnée à l'apparition des talles. Concernant le Brachypode, les observations tendent à mettre en évidence une coordination similaire (Watt *et al.*, 2009). Cependant l'apparition des racines nodales semble être plus lente vis-à-vis des phyllochrones. En effet, les premières racines nodales n'apparaissent qu'après l'émergence de la 5^{ème} feuille du brin maître. Pour le ray-grass anglais, des coordinations semblables ont été observées. En effet, Robin *et al.*(2010) ont observé, sur une talle, que la première racine d'un



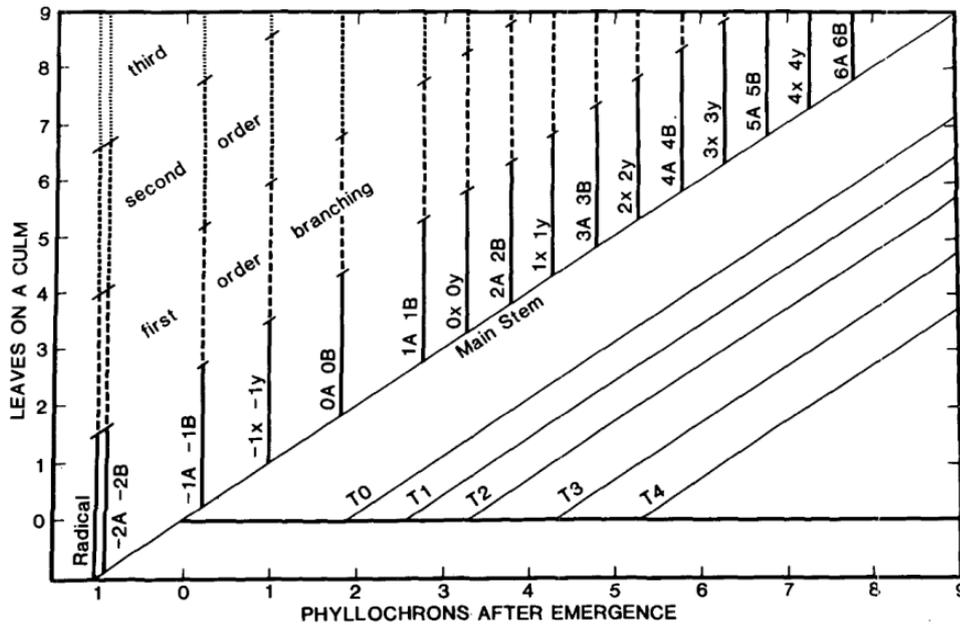


Figure 10 : représentation schématique de l'apparition potentielle des racines nodales et de leurs latérales en fonction de l'émergence des feuilles du brin maître exprimé en termes de phyllochrones chez le blé (repris de Klepper et al. 1984).

P		T _L	
1	Leaf emerges	4	
2	Leaf elongates	10	
3		17	
4	Leaf matures	25	
5		32	T _R
6	Root appears	40	2
7		48	8
8	Root elongates	56	17
9		66	25
10	Root branches	77	31
11		37	
12		47	
13		56	
14		65	
15	1 st root after tr.	76	

Figure 11 : Cartographie des phytomères d'une talle de ray-grass. P représente le numéro du phytomère à partir du dernier phytomère dont la feuille a émergé. Les phytomères dont la feuille est encore vivante sont représentés par des cases grises. Les encadrements indiquent les phytomères ayant au moins une racine. T_L et T_R dénote respectivement les âges des feuilles et des racines estimés lors de la mesure destructive (repris de Robin et al., 2010).

phytomère est émise 5 phyllochrones après l'émergence de la feuille du phytomère (Figure 11).

Au vu de ces informations issues de la littérature, le développement du système racinaire du ray-grass anglais, dans les conditions de ressources telluriques non limitantes pour la croissance foliaire, semble en partie régulé par le développement de la partie aérienne. Dans le but d'insérer la morphogenèse racinaire dans le modèle L-grass, la modélisation de cette régulation semble judicieuse.

5.2. Modélisation du développement racinaire

Dans la littérature, deux grandes approches sont utilisées pour modéliser le développement du système racinaire. La première approche vise à modéliser le déploiement de l'architecture 3D du système racinaire (modèle d'architecture) alors que la deuxième vise à estimer la distribution spatiale de la densité racinaire en modélisant sa dynamique (modèle de dynamique de densité racinaire).

Les premiers modèles

Les premiers modèles dynamiques de système racinaire incluant des processus mécanistiques tels que l'allongement des axes racinaires et la ramification ont été créés dans les années 1970. Le premier de ces modèles, développé par Hackett et Rose (1972), est basé sur une méthode algébrique qui permet d'estimer le nombre et les longueurs des différents ordres de racine (axe principal, latérales primaires, latérales secondaires et latérales tertiaires) au cours du temps. Ce modèle utilise des paramètres d'allongement et de taux de ramification constants dans le temps et l'espace. Les résultats obtenus avec ce modèle ont été confrontés avec succès à des mesures expérimentales réalisées sur l'orge et le blé (Rose 1983). La résolution analytique de ce modèle impose des paramètres constants dans le temps et l'espace, ne permettant pas de tenir compte de l'hétérogénéité des ressources ni de l'impédance mécanique du sol, restreignant ainsi le modèle à certaines conditions environnementales.

Afin de tenir compte de l'évolution dans le temps de l'allongement racinaire et de l'hétérogénéité du sol, Lungley (1973) a proposé un modèle basé sur une méthode numérique. En réalisant des calculs à chaque pas de temps, ce modèle permet de simuler le développement d'une racine orthotrope avec ses latérales primaires et secondaires, en utilisant



des paramètres d'allongement et des paramètres géométriques tels que la distance apicale de non-branchement et la distance inter-branchement. Les sorties du modèle sont notamment la longueur et l'âge de chaque axe racinaire. De plus, la prise en compte d'une partie de la géométrie de la racine, dans ce modèle, permet de générer une estimation de la distribution de la densité de longueur racinaire suivant la profondeur. Les calculs étant réalisés à chaque pas de temps, le modèle est suffisamment flexible pour intégrer une évolution de l'allongement. De plus, les informations disponibles concernant la géométrie de la racine suivant la profondeur permettent au modèle d'intégrer des informations locales influençant l'allongement ou la ramification. Ce modèle a ouvert la voie à la modélisation du déploiement de l'architecture racinaire 3D dont les principaux modèles sont présentés dans la partie suivante.

Les modèles d'architecture

Les modèles d'architecture racinaire sont des modèles dynamiques représentant la topologie et la géométrie du système racinaire. Dans ces modèles, le système racinaire est généralement représenté comme un ensemble de segments interconnectés. Le développement de l'architecture est réalisé par la modélisation explicite des principaux processus racinaires que sont la croissance, la ramification, la mortalité et les tropismes.

Les premiers modèles d'architecture du système racinaire 3D ont été développés à la fin des années 1980 (le modèle SARAH, Pagès et Aries, 1988; Le modèle ROOTMAP, Diggle, 1988). Le modèle développé par Pagès *et al.*(1989), qui s'inspire du modèle SARAH, décrit l'allongement au niveau des méristèmes racinaires en fonction de leur localisation, leur âge, leur ordre de ramification et le rang de l'entrenœud duquel la racine est émise. La ramification est déterminée dans ce dernier modèle par les longueurs des zones de non-branchement basale et apicale et par la distance inter-branchement définies pour chaque entrenœud et ordre de ramification.

Fitter *et al.*(1991) ont proposé un modèle de développement racinaire dépendant de caractéristiques architecturales telles que la topologie, les longueurs et les diamètres des segments racinaires et les angles de ramification. Ce modèle permet d'estimer l'efficacité d'exploitation du sol par le système racinaire. Cette efficacité est calculée comme le ratio entre le volume de sol exploité par le système racinaire et le volume total des racines.



Le modèle SimRoot (Lynch *et al.*, 1997) diffère des modèles précédents car les processus physiologiques sont simulés en tenant compte de l'hétérogénéité spatiale du système racinaire et par le traitement de la cinématique à l'échelle de l'axe racinaire. Les informations sur le système racinaire nécessaires pour le paramétrage du modèle sont nombreuses et difficiles à acquérir, ce qui implique des expérimentations conséquentes.

Le modèle RootTyp, qui est une amélioration du modèle SARAH, intègre la notion de type de racine (Pagès *et al.*, 2004). Les différents types de racine ne sont pas nécessairement liés aux ordres topologiques. L'utilisation de ces types permet de rendre le modèle plus générique puisqu'il est ainsi capable de simuler des systèmes racinaires aussi bien pivotants que fasciculés. Malgré une généricité plus large, ce modèle comprend comme les modèles précédents, un nombre de paramètres élevé rendant leur paramétrage souvent difficile.

Leitner *et al.* (2010) ont implémenté des processus semblables à ceux du modèle RootTyp dans un L-système. L'utilisation du L-système permet notamment de réaliser des couplages simples avec n'importe quel modèle de sol.

Dans le but de simplifier le paramétrage des modèles d'architecture, Pagès *et al.* (2012, 2014) ont développé le modèle ArchiSimple. Ce modèle est principalement basé sur la relation entre l'allongement racinaire et le diamètre apical et sur la relation entre les diamètres apicaux des racines mères et filles. A l'aide de ces relations, le déploiement racinaire est simulé en utilisant des paramètres définis uniquement à l'échelle du système racinaire et non pour chaque ordre de ramification ou type de racine. Le modèle ArchiSimple est capable de simuler des systèmes racinaires de maïs, de bananier, de pêcher ou encore de pois en utilisant uniquement 13 paramètres d'entrée. Le processus d'allongement intégré dans ce modèle permet la prise en compte de la quantité de carbone disponible au système racinaire et de la distribution spatiale des ressources telluriques.

L'objectif premier de ces modèles est de représenter le développement de l'architecture racinaire. Cependant, la réelle puissance de ces modèles réside dans leur capacité à représenter dynamiquement un système racinaire qui modifie et qui est modifié par son environnement, chaque racine répondant aux conditions locales (Pagès, 1999, 2000; Doussan *et al.*, 2003; Dunbabin *et al.*, 2013). Les réponses locales permettent de tenir compte de la dispersion hétérogène des ressources dans le sol, qui est un facteur affectant fortement le développement du système racinaire (Drew and Saker, 1975).



Les modèles d'architecture ont été utilisés pour prédire l'absorption de l'eau et des nutriments disponibles dans le sol grâce à leur couplage avec des modèles de sol (Doussan *et al.* 2006; Leitner, Schnepf *et al.* 2010; Draye *et al.* 2010). Ces couplages permettent d'obtenir des outils pertinents pour l'appréhension (i) des équilibres fonctionnels entre les stratégies d'acquisition des différentes ressources du sol ainsi que (ii) des influences du type de sol, des précipitations et d'autres facteurs environnementaux sur ces équilibres (Dunbabin *et al.*, 2013).

Les modèles d'architecture sont aujourd'hui très utilisés pour des études portant sur le développement et la physiologie du système racinaire. Cependant, les modèles basés sur cette approche, entraînant un nombre de calculs augmentant avec le nombre de racines, peuvent nécessiter des ressources informatiques conséquentes pour réaliser des simulations. Cette contrainte peut être une limite pour les études portant sur des systèmes racinaires très denses ou sur des populations de plantes.

Les modèles de dynamique de densité racinaire

Une autre approche pour modéliser le développement spatial 2D ou 3D du système racinaire est l'utilisation de modèles continus décrivant la dynamique de la distribution spatiale de la densité racinaire. Un avantage de cette approche est que le temps de calcul nécessaire pour résoudre un modèle continu est indépendant du nombre de racines. Ces modèles sont généralement basés sur des équations aux dérivées partielles. Si les équations aux dérivées partielles ne peuvent être résolues analytiquement, une estimation de la solution est possible en utilisant notamment une méthode des volumes finis (LeVeque, 2002).

Les premiers modèles continus de système racinaire simulent la dynamique de la densité de longueur ou de masse racinaire suivant uniquement la profondeur (Hayhoe, 1981; Adiku *et al.*, 1996). En se basant sur une équation de conservation de masse racinaire, Acock et Pachepsky (1996) , proposent un modèle de dynamique de la densité de masse racinaire sur un plan vertical. Plus précisément, ce modèle de convection-diffusion simule la croissance et la prolifération des racines. Ce modèle a été utilisé par Reddy et Pachepsky (2001) afin de tester des hypothèses sur la croissance et la colonisation racinaire du maïs. Dans ces deux derniers articles, une solution numérique du modèle a été utilisée. Cependant, De Willigen *et al.*(2002) présentent une solution analytique à ce modèle continu. L'utilisation de méthodes analytiques facilite l'exploration du comportement des processus et des limites du modèle.

Cependant, des modèles continus plus complexes n'admettent pas nécessairement des solutions analytiques. Par exemple, après l'inclusion de l'impact de l'environnement local des racines sur la diffusion racinaire dans le modèle précédent tel que présentée par Heinen *et al.*(2003), le modèle n'admet plus de solution analytique mais une solution numérique peut être obtenue. Au vu des différentes résolutions numériques de modèles continus existantes (LeVeque, 2002), l'absence de solutions analytiques ne doit donc pas être un frein au développement de ces modèles.

Dans le but de simuler le développement d'un système racinaire très dense d'*Ophiorrhiza mungos*, Bastian *et al.*(2008) proposent un modèle continu à trois dimensions spatiales utilisant le volume racinaire et l'aire de la section de la pointe racinaire par unité de volume. Ce modèle intègre la distribution des nutriments dans le sol et à l'intérieur du système racinaire, permettant ainsi une estimation de l'absorption de nutriments.

Les modèles de densité présentés ci-dessus utilisent des paramètres d'entrée qui n'ont pour la plupart aucun sens biologique, notamment les paramètres de diffusion. Contrairement à ces modèles, Dupuy *et al.*(2010) présentent un modèle continu qui modélise le déplacement des densités de méristèmes racinaires en utilisant comme paramètres d'entrée la vitesse d'allongement, le taux et l'angle de branchement des ramifications et le gravitropisme racinaire définis pour chaque ordre de ramification. Le modèle est un système d'équations aux dérivées partielles modélisant chacune la dynamique de densité de méristèmes d'un ordre de ramification. Ces équations sont liées par la ramification puisque la densité de nouveaux méristèmes d'un ordre de ramification dépend de la densité de méristèmes de l'ordre de ramification inférieur. Le modèle est défini sur l'espace formé par l'axe vertical, un axe horizontal et l'angle de la direction de croissance. Les densités de longueur racinaire et de branchement sont estimées par ce modèle comme étant l'empreinte laissée par le passage et la création de densité de méristèmes. Ces trois densités permettent une estimation de l'architecture du système racinaire (Dupuy *et al.*, 2005). Les vitesses d'allongement et les taux de branchements peuvent être définis spatialement et ainsi intégrer l'influence du sol sur le développement racinaire (Dupuy, Gregory, *et al.*, 2010). La résolution numérique du modèle peut être réalisée par une méthode des volumes finis (Dupuy, Vignes, *et al.*, 2010) ou par une méthode de domaine déformable (Dupuy and Vignes, 2012). Une expérimentation en rhizotron ou en minirhizotron est suffisante pour obtenir des données nécessaires à paramétrer le modèle.



Quelle méthode pour modéliser le système racinaire dans L-grass ?

Au vu des modèles présentés, les deux méthodes peuvent être intégrées dans le modèle L-grass. En effet, l'objectif est de simuler le développement du système racinaire en modélisant des processus morphogénétiques tels que l'allongement racinaire et la ramification. De ce point de vue, les deux méthodes intègrent ces processus. Cependant, la modélisation de ces processus est plus aisée avec une méthode d'architecture puisqu'ils sont explicitement intégrés dans le modèle au niveau de chaque pointe racinaire. De plus, cette méthode permet d'intégrer un grand nombre de processus alors que les modèles de dynamique de densité racinaire ne modélisent au mieux que les trois principaux processus que sont l'allongement, la ramification et le gravitropisme.

Les modèles d'architecture, étant développés depuis de nombreuses années, ont fait leurs preuves concernant leur capacité à intégrer l'impact sur le système racinaire de différentes ressources, telles que le carbone dans la plante ou l'eau et les nutriments disponibles dans le sol, ainsi qu'à la prise en compte des forces de résistances du sol.

Pour toutes ces raisons, l'insertion d'un modèle d'architecture semble appropriée pour la prise en compte notamment de l'hypothétique régulation du développement racinaire par le développement de la partie aérienne. Cependant, l'utilisation de modèles de dynamique de densité racinaire semble pertinente dans le cadre des utilisations futures du modèle L-grass à savoir la simulation de peuplements prairiaux.

6. Objectifs et démarches de l'étude

Cette thèse s'intègre dans une démarche de développement d'un modèle de morphogenèse de graminées fourragères, nommé L-grass. Dans son état actuel, le modèle L-grass modélise la morphogenèse aérienne de graminées fourragères en se basant sur l'hypothèse d'autorégulation de l'architecture aérienne. Ce modèle ne modélisant que la morphogenèse aérienne, nous nous proposons d'y **insérer la morphogenèse racinaire afin d'obtenir un modèle de morphogenèse de plante entière et de pouvoir intégrer l'impact des ressources du sol sur le développement de la plante**. Cette insertion doit être réalisée (i) de manière à conserver la nature autorégulée du modèle L-grass face à des événements contingents tels que les coupes et (ii) en prenant en compte la future utilisation du modèle

dans le modèle de prairie « Virtual Grassland ». Afin de réaliser cet objectif, les travaux réalisés se sont articulés en quatre études, chacune d'elle présentée dans un chapitre :

- Pour les graminées fourragères, la croissance foliaire est un processus central dans le déploiement de l'architecture aérienne et donc dans la capacité de la plante à intercepter les rayonnements lumineux. Dans le modèle L-grass, la croissance foliaire est modélisée par la fonction « Beta Growth ». D'autres fonctions ont été utilisées dans des études précédentes portant sur la croissance foliaire du ray-grass anglais. Cette présente thèse commence donc par une étude préalable, présentée dans le chapitre 1, dont l'objectif est d'évaluer si l'utilisation de la fonction « **Beta Growth** » est justifiée pour représenter la croissance foliaire du ray-grass anglais. Pour cela, une comparaison des performances d'ajustement de différentes fonctions, dont la fonction « Beta Growth », sur la croissance foliaire visible de différents génotypes subissant différents traitements lumineux a été réalisée.
- La littérature présentée précédemment permet de mettre en évidence des relations entre les morphogenèses aérienne et racinaire, notamment (i) des échanges de ressources entre les deux parties et (ii) des coordinations entre l'émission des racines nodales et le développement de la partie aérienne. Dans le chapitre 2, **la question de la suffisance de ces deux types de relations pour coupler les morphogenèses aérienne et racinaire, en condition de ressources du sol non limitantes**, est posée. Plus précisément, une méthode d'insertion de la morphogenèse racinaire dans le modèle L-grass basée sur (i) le développement du système racinaire utilisant un modèle d'architecture racinaire, (ii) des hypothèses de coordination et (iii) un système d'allocation du carbone, est présentée. Ensuite les hypothèses de coordination et le système d'allocation sont évalués par simulation.
- Le modèle de morphogenèse de plante entière, présenté dans le chapitre 2, est dans un premier temps créé en supposant les ressources du sol non limitante pour la croissance foliaire. Les objectifs du chapitre 2 (la création d'un modèle de morphogenèse de plante entière) est une étape dans le développement d'un modèle de prairie virtuelle appelé « Virtual Grassland ». L'objectif de ce dernier modèle est de simuler le développement de prairie afin de mieux appréhender son fonctionnement et donc notamment les compétitions entre les plantes pour les ressources telluriques. Il est donc nécessaire de **s'assurer que la méthode et les hypothèses permettent la prise**



en compte des réponses de la plante à un manque de ressources du sol telles que l'eau. Pour cela, une méthode de couplage du modèle de morphogenèse de plante entière avec un modèle de sol et d'intégration des réponses morphogénétiques au stress hydrique est présentée dans le chapitre 3. De plus, des observations du comportement de plantes virtuelles produites par le modèle sous différents déficits hydriques sont réalisées par simulation.

- Dans le chapitre 2, une approche de modélisation de l'architecture du système racinaire est utilisée. Comme il est expliqué dans la littérature, l'utilisation de cette approche peut être une limite lors d'études portant sur les peuplements tels que les prairies. Pour ces études, les modèles de dynamique de densité racinaire semblent plus appropriés. Cependant, ces modèles n'intègrent souvent que peu de processus morphogénétiques. **La question de l'utilisation d'un modèle de dynamique de densité racinaire dans un modèle de morphogenèse de plante entière** est abordée dans le chapitre 4.



Chapitre 1 :

**Étude portant sur le choix de la fonction Beta Growth
pour représenter la croissance foliaire dans le modèle
L-grass.**

Introduction

Le déploiement de la structure aérienne d'une graminée est principalement piloté par deux processus morphogénétiques : l'allongement foliaire et la dynamique de tallage. Dans le cadre de cette étude, nous nous sommes intéressés à la modélisation de l'allongement foliaire.

La croissance foliaire émerge des processus de division et d'allongement cellulaire (Durand *et al.*, 1999). Dans une feuille en croissance, trois zones peuvent être identifiées en termes de propriétés cellulaires : la zone de division cellulaire à la base de la feuille, la zone d'allongement cellulaire et la zone contenant les cellules matures dans la partie supérieure de la feuille. Ainsi, le processus d'allongement foliaire comporte quatre phases. La première est l'établissement de la zone de division cellulaire qui correspond à une croissance lente. La seconde est l'établissement de la zone d'allongement cellulaire correspondant à une croissance dite exponentielle. La troisième consiste en l'établissement de la zone de cellules matures entraînant une croissance foliaire quasi linéaire. Finalement, les arrêts progressifs des processus de division et d'allongement cellulaire entraînent une diminution de la vitesse d'allongement de la feuille jusqu'à l'arrêt total de sa croissance. Issue de ces quatre phases, l'évolution de l'allongement foliaire au cours du temps suit une courbe en forme de S.

Pour modéliser l'allongement foliaire, deux méthodes sont possibles. La croissance foliaire peut être modélisée par des flux de cellules entre les différentes zones de la feuille (Durand *et al.*, 1999). L'utilisation de cette méthode, basée sur un système d'équations différentielles, requiert des données complexes pour le paramétrage de l'allongement. En effet, les paramètres utilisés sont principalement les longueurs des zones de division et d'allongement cellulaire. Une autre méthode, plus simple, consiste à modéliser l'allongement à l'échelle de la feuille en utilisant des fonctions mathématiques. Ces fonctions doivent être assez flexibles pour s'adapter à la variabilité morphologique des feuilles.

Pour modéliser l'allongement foliaire du ray-grass anglais, le modèle L-grass utilise la fonction « Beta Growth ». L'objectif de cette étude est de comparer la performance de cette fonction avec d'autres fonctions à s'ajuster sur la croissance foliaire visible de différents génotypes de ray-grass anglais subissant différents traitements lumineux. Autrement dit, l'objectif est de tester si l'utilisation de la fonction « Beta Growth » est justifiée dans le cadre du modèle de morphogenèse aérienne de ray-grass anglais sachant que celui-ci est en compétition pour la lumière au sein d'un couvert végétal hétérogène qu'est la prairie.



1. Description des fonctions de croissance foliaire

De nombreuses fonctions sigmoïdes existent et sont utilisées pour représenter la croissance foliaire. Thornley et Johnson (1990) proposent deux critères que les fonctions de croissance doivent satisfaire :

- la fonction de croissance doit être une solution d'une équation différentielle.
- les paramètres de la fonction doivent avoir, d'une certaine façon, un sens biologique.

En se basant sur ces critères, les auteurs proposent trois fonctions de croissance : la fonction Logistique, la fonction Gompertz et la fonction Chanter.

D'autres fonctions non sigmoïdes, qui ne répondent pas nécessairement au premier critère, ont été utilisées lors d'études sur la croissance foliaire. Parmi celles-ci, nous retenons pour cette étude la fonction « Hyperbole » utilisée notamment par Barre *et al.* (2009) pour représenter la croissance foliaire du ray-grass anglais dans le but de trouver des QTL (Quantitative Trait Loci) de longueur de feuille. En se basant sur la forme en cloche de la vitesse d'allongement des feuilles, Yin *et al.* (2003) proposent la fonction « Beta Growth » qui est notamment utilisée dans le modèle L-grass.

Dans la suite de cette section, nous vous présentons les équations des cinq fonctions que nous avons sélectionnées pour cette étude.

La fonction Logistique

L'hypothèse dont a découlé la fonction de croissance Logistique est que la vitesse d'allongement est dépendante de la longueur de la feuille et est limitée par un nombre maximum de cellules pouvant s'allonger. L'équation différentielle représentant cette fonction est donc :

$$\frac{dY}{dt} = kYR \quad (1.1)$$

Avec Y la longueur de feuille, k une constante et R est la capacité d'allongement restant. Cet allongement restant peut être représenté par la différence entre la longueur maximale de la feuille et la longueur actuelle. Ainsi l'équation différentielle devient :



$$\frac{dY}{dt} = kY(Y_{max} - Y) \quad (1.2)$$

Où Y_{max} est la longueur maximale de la feuille. Une des solutions de cette équation différentielle est :

$$Y = \frac{Y_0 Y_{max}}{Y_0 + (Y_{max} - Y_0)e^{-k Y_0 t}} \quad (1.3)$$

Avec Y_0 la longueur de la feuille au temps $t=0$. Cette fonction ainsi définie produit bien une courbe en forme sigmoïde (Figure 1.1). Les droites d'équations $Y=0$ et $Y=Y_{max}$ sont les deux asymptotes horizontales de la courbe de la fonction en $-\infty$ et en $+\infty$ (respectivement). La courbe de la fonction Logistique contient un point d'inflexion lorsque $Y=Y_{max}/2$. Autrement dit, l'utilisation de la fonction Logistique pour représenter la croissance foliaire implique l'hypothèse suivante : la vitesse maximale de croissance de la feuille est atteinte à la moitié de sa longueur finale. Le point d'inflexion est également un centre de symétrie de la courbe. On dit que la fonction Logistique est une sigmoïde symétrique par rapport à la demi-taille adulte.

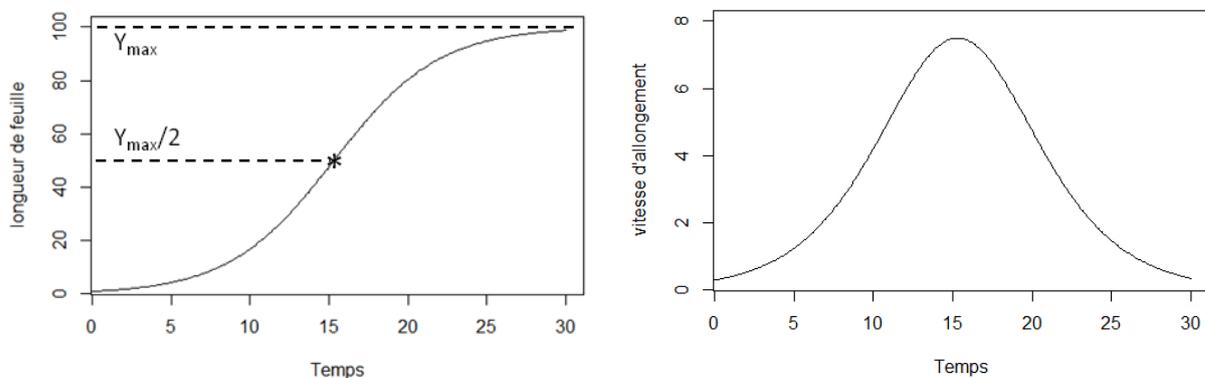


Figure 1.1 : Représentation graphique de la fonction Logistique. La fonction a été paramétrée avec $Y_0=1$, $Y_{max}=100$ et $k=0.3$. L'astérisque indique le point d'inflexion de la courbe qui est également son centre de symétrie.

La fonction Gompertz

La construction de la fonction Gompertz est proche de celle de la fonction Logistique. Cependant, pour la fonction Gompertz, la diminution de la vitesse liée à l'arrêt progressif des divisions et allongements des cellules est supposée exponentielle au cours du temps (et non



linéaire par rapport à la croissance déjà effectuée). Ainsi l'équation différentielle représentant cette hypothèse est :

$$\frac{dY}{dt} = k Y e^{-D t} \quad (1.4)$$

Avec k et D deux constantes. Après intégration de l'équation différentielle, la fonction de croissance suivante est obtenue :

$$Y = Y_0 e^{\frac{k(1-e^{-(t-t_0)D})}{D}} \quad (1.5)$$

Où Y_0 est la longueur de la feuille au temps $t=t_0$. Cette fonction sigmoïde admet la droite $Y=0$ comme asymptote horizontale en $-\infty$ et la droite $Y=Y_0 e^{k/D}$ en $+\infty$ (Figure 1.2). Autrement dit, la longueur finale de la feuille (Y_{max}) vaut $Y_0 e^{k/D}$. Le point d'inflexion de la courbe est obtenu lorsque la feuille a une longueur de Y_{max}/e .

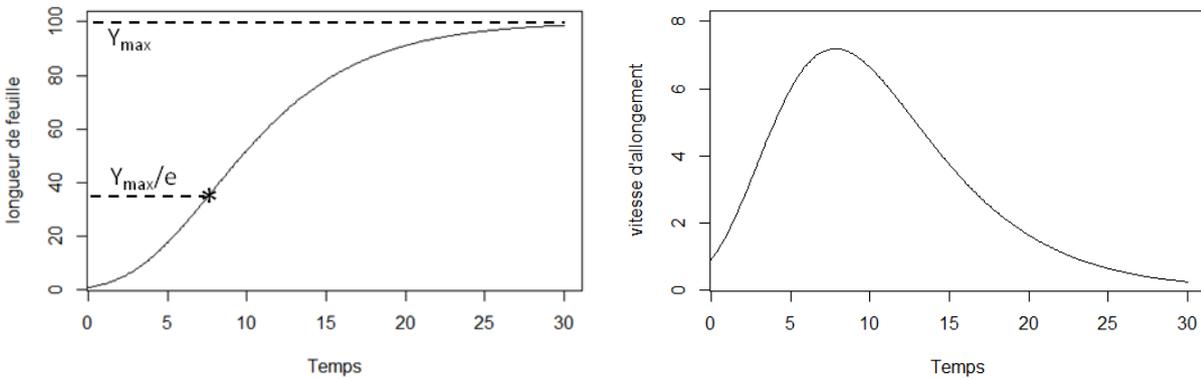


Figure 1.2 : Représentation graphique de la fonction Gompertz. La fonction a été paramétrée avec $Y_0=1$, $t_0=0$, $k=0.9$ et $D=0.19$. De ces paramètres découle une valeur de longueur finale de 100. L'astérisque représente le point d'inflexion de la courbe qui est atteint lorsque la longueur atteint Y_{max}/e .

La fonction Chanter

La fonction Chanter est une fonction hybride des fonctions Logistique et Gompertz. Autrement dit, la diminution de la vitesse d'allongement a une composante linéaire par rapport à la taille de la feuille et une composante exponentielle au cours du temps :



$$\frac{dY}{dt} = k Y \left(1 - \frac{Y}{B}\right) e^{-D t} \quad (1.6)$$

Avec k , B et D des constantes. Cette équation différentielle est une généralisation des équations différentielles des fonctions Gompertz et Logistique. En effet, en supposant $D=0$, on obtient la fonction Logistique avec $B=Y_{max}$ et en faisant tendre B vers $+\infty$ on obtient la fonction Gompertz. L'intégration de cette équation différentielle donne la fonction de croissance suivante :

$$Y = \frac{Y_0 B}{Y_0 + (B - Y_0) e^{-\frac{k(1-e^{-D(t-t_0)})}{D}}} \quad (1.7)$$

Où Y_0 est la longueur de la feuille à $t=t_0$. Cette fonction est également asymptotique en $-\infty$ et $+\infty$ (Figure 1.3). En effet, lorsque t tend vers $-\infty$, la longueur de feuille tend vers 0 et lorsque t tend vers $+\infty$, la longueur de feuille tend vers Y_{max} donné par :

$$Y_{max} = \frac{B Y_0}{Y_0 + (B - Y_0) e^{-k/D}} \quad (1.8)$$

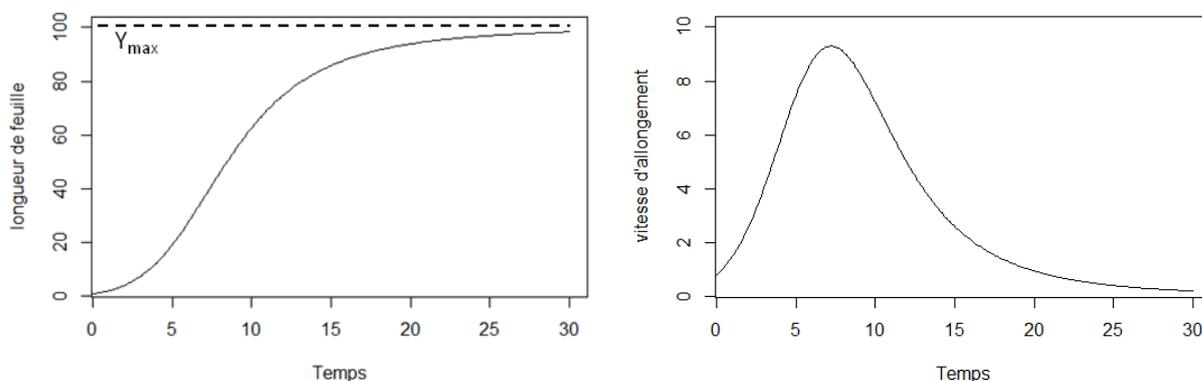


Figure 1.3 : Représentation graphique de la fonction Chanter. La fonction a été paramétrée avec $Y_0=1$, $t_0=0$, $k=0.8$, $D=0.1$ et $B=103$. De ces paramètres découle une valeur de longueur finale de 100.

La fonction Hyperbole

La fonction Hyperbole sélectionnée est une hyperbole non équilatère (fonction hyperbolique dont les asymptotes ne sont pas nécessairement perpendiculaires) utilisée principalement en biologie pour modéliser la photosynthèse brute des feuilles en fonction du



rayonnement (Thornley and Johnson 1990). La courbe de cette fonction n'a pas la forme en S comme la croissance réelle des feuilles (Figure 1.4). Cependant, la première phase de croissance des feuilles de graminée étant non visible (croissance dans les gaines des feuilles précédentes) et donc pas mesurée, il n'est pas nécessaire pour certaines études d'utiliser une fonction représentant l'intégralité de la croissance. Cette fonction a notamment été utilisée pour représenter la croissance des feuilles du ray-grass et ainsi estimer des traits de croissance tels que la vitesse maximum d'allongement et la durée d'allongement en vue d'identifier des QTL (Quantitative Trait Loci) de longueur de feuille (Barre *et al.*, 2009). L'équation de cette fonction est la suivante :

$$Y = \frac{1}{2\theta} \left[\alpha(t - t_b) + Y_{max} - \sqrt{(\alpha(t - t_b) + Y_{max})^2 - 4\alpha\theta Y_{max}(t - t_b)} \right] \quad (1.9)$$

Pour $t \geq t_b$. $Y=0$ pour $t < t_b$

Avec Y_{max} la longueur finale de la feuille, t_b le temps de début de croissance de la feuille et α et θ deux constantes. Le paramètre α représente la vitesse de croissance maximale qui est atteinte au premier temps de croissance (c'est-à-dire au temps $t=t_b$). Le paramètre θ indique la convexité de la courbe (Figure 1.4). Ce dernier paramètre est strictement positif et inférieur ou égal à 1. Lorsque ce paramètre vaut 1, la courbe est formée par deux lignes droites d'équations $Y = \alpha(t-t_b)$ lorsque $t \leq Y_{max}/\alpha - t_b$ et $Y = Y_{max}$ lorsque $t > Y_{max}/\alpha - t_b$

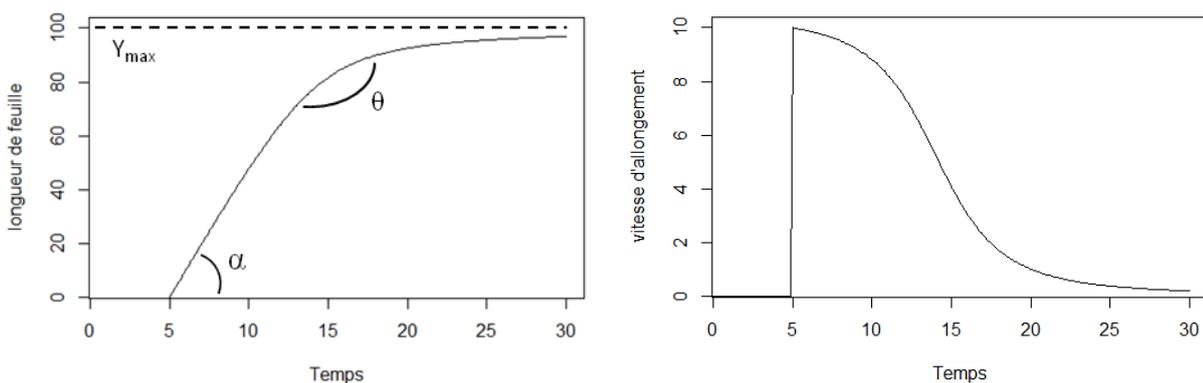


Figure 1.4 : Représentation graphique de la fonction Hyperbole. La fonction a été paramétrée avec $t_b=0$, $Y_{max}=100$, $\alpha=10$ et $\theta=0.95$. Le paramètre α représente la vitesse d'allongement au temps t_b . Le paramètre θ est un paramètre de courbure.



La fonction Beta Growth

La forme de la courbe de l'évolution de la vitesse de croissance de la feuille est une cloche. En effet, la vitesse augmente rapidement dans les premiers temps, puis diminue jusqu'à redevenir nulle. En se basant sur cette forme, Yin *et al.* (2003) propose de s'inspirer de la fonction Beta pour représenter l'évolution de la vitesse. Ainsi la dérivée de la longueur de feuille est représentée par l'équation suivante :

$$\frac{dY}{dt} = (t - t_b)^\alpha (t_e - t)^\beta \quad (1.10)$$

Avec t_b et t_e les temps de début et de fin de croissance et α et β des constantes positives. L'équation de la dérivée de cette fonction admet trois racines lorsque t vaut t_b , t_e et $(\alpha t_e + \beta t_b) / (\alpha + \beta)$. Le dernier de ces temps est un maximum local et représente dans notre domaine (entre les temps t_b et t_e), le temps pour lequel la vitesse d'allongement est maximale, noté t_m . En introduisant ce paramètre temporel, une relation entre α et β est obtenue :

$$\alpha = \frac{t_m - t_b}{t_e - t_m} \beta \quad (1.11)$$

Cette relation est introduite dans l'équation (10) et donne :

$$\frac{dY}{dt} = \left[(t_e - t)(t - t_b)^{\frac{t_m - t_b}{t_e - t_m}} \right]^\beta \quad (1.12)$$

Afin de pouvoir intégrer cette fonction, le paramètre β est supposé égal à 1. Cette simplification entraîne une diminution de la flexibilité de la fonction (correspondant à la perte d'un degré de liberté lors des ajustements). Après intégration de cette fonction Beta modifiée, la fonction Beta Growth est obtenue :

$$Y = Y_{max} \left(1 + \frac{t_e - t}{t_e - t_m} \right) \left(\frac{t - t_b}{t_e - t_b} \right)^{\frac{t_e - t_b}{t_e - t_m}} \quad (1.13)$$

Pour $t \leq t_e$. $Y = Y_{max}$ pour $t > t_e$



Où Y_{max} est la longueur finale de la feuille. La courbe de la fonction Beta Growth a une forme en S similaire aux fonctions sigmoïdes (Figure 1.5). Cependant, cette fonction n'est pas asymptotique (c'est-à-dire que ses limites sont atteintes).

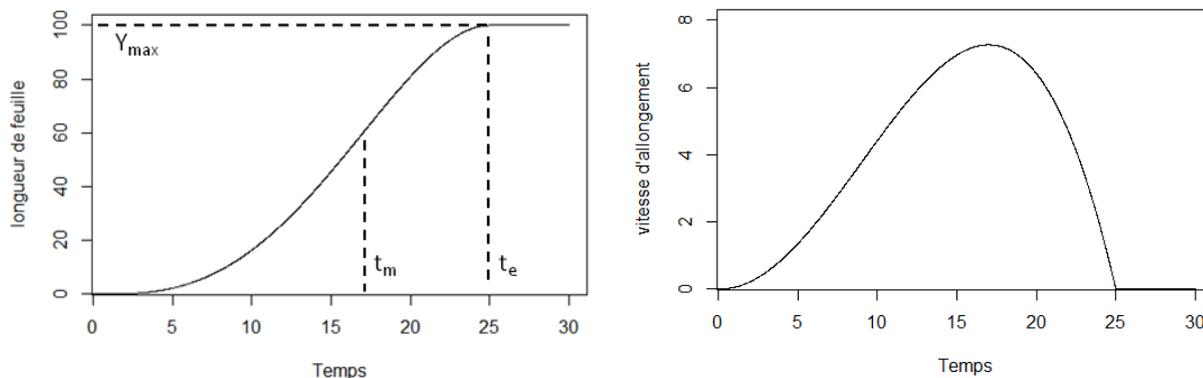


Figure 1.5 : Représentation graphique de la fonction Beta Growth et de sa dérivée. La fonction a été paramétrée avec $t_b=0$, $t_e=25$, $t_m=17$ et $Y_{max}=100$.

2. Matériel végétal et dispositif expérimental

Dans le but de comparer les performances d'ajustement des fonctions de croissance foliaire, les données d'une expérience réalisée dans une serre de l'INRA de Lusignan en 2003 ont été utilisées. L'objectif de cette expérience, réalisée dans le cadre du DEA de Badara Gueye (2003), était d'observer les réponses de génotypes de ray-grass anglais à la quantité et la qualité de la lumière. Le matériel végétal est composé de dix génotypes de *Lolium perenne* L. ayant des morphologies contrastées, allant du type gazon (feuilles courtes) au type fourrage (feuilles longues). Le nom des différents génotypes et leurs caractéristiques sont résumés dans le tableau 1.1.

Les plantes ont été placées dans 2 blocs de 4 tables, 5 clones de chaque génotype par table (Figure 1.6). Le placement des plantes dans chaque table a été randomisé et des clones du génotype Herbie ont été disposés en bordure. Les tables ont été recouvertes de filtres modifiant ainsi la qualité et la quantité de lumière reçue par les plantes. Les filtres ont été sélectionnés pour leur caractéristique afin d'obtenir un éventail des trois facteurs lumineux influençant le plus la morphologie des plantes au sein d'un couvert : la quantité de rayonnement utile à la photosynthèse (PAR), la quantité de lumière bleue et le rapport rouge clair/rouge sombre (RC/RS). Les caractéristiques des quatre traitements lumineux obtenus par les filtres sont résumées dans le tableau 1.2.



Tableau 1.1 : Caractéristiques des géotypes de ray-grass anglais

Géotype	Caractéristique
Bree	Variété fourragère
Herbie	Variété fourragère
Ohio	Variété fourragère
Idole	Variété de gazon
PI 504539	Écotype provenant de Grèce
PI 303014	Écotype provenant de Suède
L/G+570	Proportion de gaine dans la feuille faible
L/G-2584	Proportion de gaine dans la feuille élevée
Tal+4822	Nombre élevé de talle
RGA 8490	Provenant d'une population cartographiée pour la recherche de QTL pour la longueur de feuille (Barre <i>et al.</i> , 2009)



Figure 1.6 : Photographie du dispositif expérimental de l'expérience réalisée dans une serre de l'INRA de Lusignan.

Tableau 1.2: Caractéristiques des traitements lumineux obtenus par l'utilisation de filtres

Traitement	PAR (%)	Bleu (%)	RC/R S
Témoin	92.70	90.84	1.10
Ombrage neutre	34.89	33.28	1.09
Ombrage vert	37.93	19.18	0.32
Sans bleu	34.38	0.26	1.06



Sur chacune des 400 plantes étudiées, une talle a été sélectionnée pour réaliser un suivi de l'allongement visible de ses 5 premières feuilles. Ce suivi consiste en la mesure de la longueur des feuilles trois fois par semaine. Les mesures réalisées sur une feuille commencent dès son émergence hors des gaines et s'arrêtent lorsque deux mesures successives sont identiques (cette dernière mesure donne la longueur finale de la feuille). Ainsi, les dynamiques d'allongement de 1933 feuilles ont été obtenues en se basant sur l'échelle de temps en degrés-jour. Au dernier temps de mesure, les longueurs des gaines ont également été mesurées afin d'observer une éventuelle influence de la proportion de gaine sur la dynamique d'allongement.

3. Ajustement des courbes et analyses statistiques

Les paramètres des différentes fonctions de croissance ont été estimés pour chaque feuille par régression non linéaire. Ces régressions ont été réalisées avec la procédure NLIN du logiciel SAS. Cette procédure utilise la méthode d'ajustement par la méthode des moindres carrés de Levenberg-Marquardt. Des contraintes sur les paramètres ont été imposées lors des ajustements. Pour la fonction Beta Growth, les paramètres doivent respecter des contraintes temporelles : $t_b < t_m < t_e$. Pour la fonction Hyperbole, le paramètre θ doit être strictement positif et inférieur à la valeur 1. Enfin, aucune contrainte n'a été imposée aux paramètres des fonctions Logistique, Gompertz et Chanter.

Les analyses des variances des longueurs finales des feuilles et des gaines ainsi que des proportions de gaine dans la feuille ont été réalisées par rapport aux facteurs génotype et traitement. Pour ces analyses, la procédure GLM du logiciel SAS a été utilisée. De cette même procédure, des tests de Tukey ont été réalisés pour comparer les variables de réponse en fonction des génotypes et des traitements.

Afin de comparer les qualités des ajustements des différentes fonctions, la somme des erreurs quadratiques (SSE) et l'erreur quadratique moyenne (MSE) des régressions ont été calculées :

$$SSE = \sum_{i=1}^n (Y_i - \hat{Y}_i)^2 \quad (1.14)$$



$$MSE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (Y_i - \hat{Y}_i)^2 \quad (1.15)$$

Avec Y_i la $i^{\text{ème}}$ valeur observée, \hat{Y}_i la $i^{\text{ème}}$ valeur estimée et n le nombre d'observation (nombre de mesures de longueur de feuille réalisées). Les fonctions n'ont pas toutes le même nombre de paramètres. En effet, le nombre varie de 3 à 5 paramètres. Cela impacte sur les régressions puisque le nombre de degré de liberté dépend du nombre de paramètres. Afin de tenir compte de cela, le critère d'information d'Akaike (AIC) a été utilisé pour comparer les qualités d'ajustements en supposant que les erreurs soient distribuées normalement :

$$AIC = 2m + n (\ln(MSE)) \quad (1.16)$$

Où m est le nombre de paramètres de la fonction ajustée et n le nombre d'observations réalisées. La comparaison des qualités d'ajustement a donc été réalisée en comparant les AIC par génotype, traitement et rang de feuille à l'aide de tests de Tukey.

4. Résultats et discussion

4.1. Observation de la variabilité morphologique

Dans les conditions de champs, une variabilité de la morphologie des feuilles est observée. Cette variabilité est principalement due aux variabilités génétique et environnementale. Dans l'expérience, une partie de ces deux sources de variabilité est recrée dans une serre via les traitements lumineux et le choix des génotypes. Un effet des génotypes et des traitements lumineux ont bien été observé sur des traits morphologiques des feuilles (Tableau 1.3). En effet, l'analyse de variance montre un effet des génotypes, des traitements lumineux ainsi que de leur interaction sur les longueurs finales de feuille et de gaine et la proportion de gaine dans la feuille.

Les variations des traits morphologiques des feuilles en fonction des génotypes correspondent aux attentes (Tableau 1.4). En effet, les ray-grass anglais type-fourrage (Bree, Herbie et Ohio) ont des feuilles longues avec une proportion de gaine faible. Au contraire, le génotype type-gazon a des feuilles significativement plus courtes et des proportions de gaine significativement plus élevées que l'ensemble des autres génotypes. De plus, les feuilles des



génotypes L/G+570 et L/G62584 ont des longueurs non significativement différentes. Cependant leurs proportions de gaine sont significativement différentes. Ces observations sont cohérentes avec celles d'études précédentes qui montraient l'existence d'une large variabilité de morphologie des feuilles (Rhodes, 1973; Ghesquière *et al.*, 1994; Barre *et al.*, 2009).

Tableau 1.3 : Résultats de l'analyse de variance des longueurs de feuilles et de gaine et de la proportion de gaine dans la feuille en fonction des traitements, des génotypes et de leur interaction.

Variable	Longueur des feuilles	Longueur des gaines	Proportion de gaine dans la feuille
Traitement	<0.0001	<0.0001	0.0185
Génotype	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Traitement*Génotype	<0.0001	<0.0001	<0.0001

Tableau 1.4 : Résultats des tests de Tukey comparant les moyennes de longueur de feuille, de gaine et de proportion de gaine en fonction des génotypes. Les lettres indiquent les moyennes significativement différentes.

Génotype	Longueur des feuilles (mm)	Longueur des gaines (mm)	Proportion de gaine dans la feuille
Bree	394.97 f	90.53 d	0.230 a
Herbie	343.53 de	80.41 bc	0.237 ab
Ohio	376.28 ef	88.67 cd	0.236 ab
Idole	106.05 a	40.53 a	0.383 e
PI 504539	196.06 b	49.31 a	0.252 bc
PI 303014	288.53 c	76.52 b	0.266 cd
L/G+570	366.64 def	86.74 cd	0.236 ab
L/G-2584	396.20 f	112.90 e	0.282 d
Tal+4822	338.03 d	85.50 bcd	0.253 bc
RGA 8490	376.30 ef	105.42 e	0.280 d

Les traitements lumineux affectent également la morphologie des feuilles (Tableau 1.5). La longueur finale des feuilles et des gaines est significativement différente pour chaque traitement. L'augmentation de la longueur des feuilles semble suivre la diminution de la lumière bleue entre les traitements. Cette observation est cohérente avec les précédentes études (Gautier and Varlet-Grancher, 1996) et peut être expliquée par les réponses des stomates à la lumière bleue (Barillot *et al.* 2010). Les traitements lumineux n'ont, cependant,



pas d'influence importante sur la proportion de gaine dans les feuilles. En effet, seul le traitement « Sans bleu » augmente significativement cette proportion. Autrement dit, l'influence de la lumière est répartie de manière équivalente à l'ensemble des parties de la feuille.

Tableau 1.5 : Résultats des tests de Tukey comparant les moyennes de longueur de feuille, de gaine et de proportion de gaine en fonction des différents traitements lumineux. Les lettres indiquent les moyennes significativement différentes.

Traitement lumineux	Longueur des feuilles	Longueur des gaines	Proportion de gaine dans la feuille
Témoin	244.91 a	63.66 a	0.253 a
Ombrage neutre	301.29 b	75.86 b	0.254 a
Ombrage vert	340.88 c	87.12 c	0.254 a
Sans bleu	392.07 d	102.01 d	0.262 b

Les différents tests réalisés montrent bien l'existence d'une variabilité morphologique des feuilles des ray-grass anglais utilisés dans l'expérience. L'utilisation des données de cette expérience pour étudier les capacités des fonctions à représenter la croissance foliaire est donc pertinente.

4.2. Estimation des paramètres des fonctions de croissance

Les paramètres des cinq fonctions de croissance ont été estimés pour chaque feuille de l'expérience en utilisant des régressions non linéaires (Figure 1.7). Le critère de convergence des régressions est difficile à obtenir pour la fonction Chanter. En effet, l'absence de convergence de la régression peut être causée par de mauvais choix de paramètres initiaux. Or, les paramètres B et D de la fonction Chanter étant interdépendants (ils représentent à eux deux la décroissance de la vitesse d'allongement de la feuille), il est compliqué de trouver des paramètres initiaux convenant à toutes les feuilles de l'expérience. Concernant les autres fonctions, l'indépendance des paramètres entraîne un choix de paramètres initiaux plus simple.



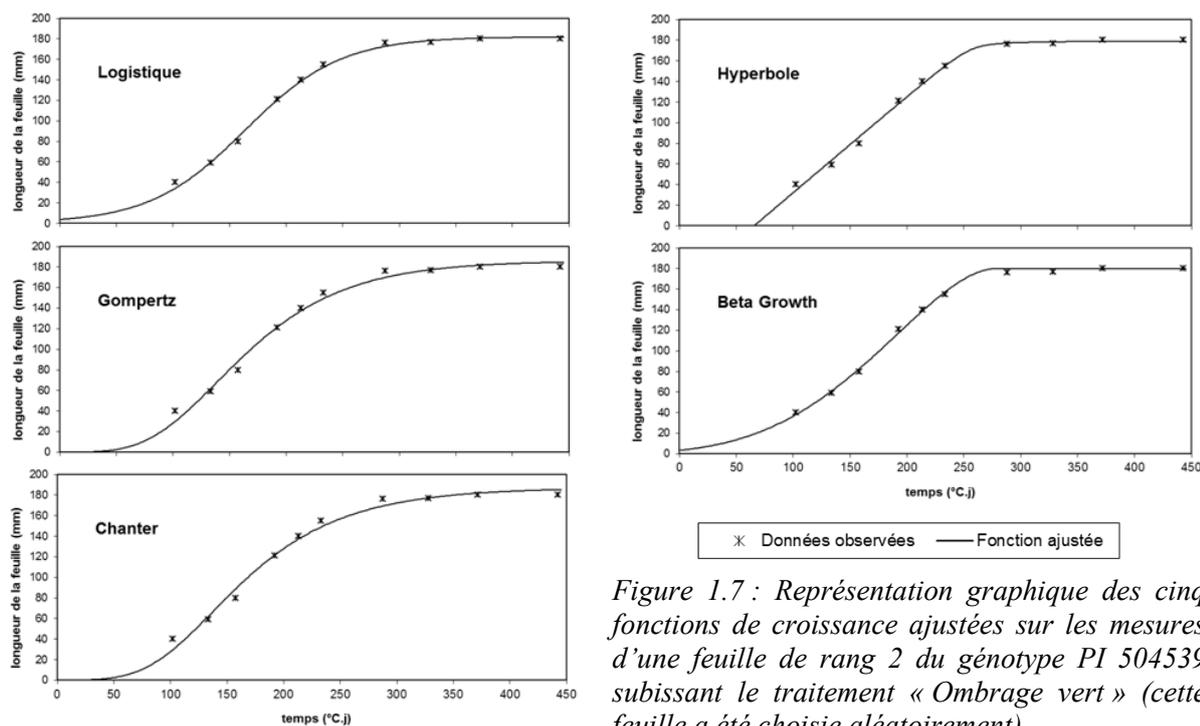


Figure 1.7 : Représentation graphique des cinq fonctions de croissance ajustées sur les mesures d'une feuille de rang 2 du génotype PI 504539 subissant le traitement « Ombrage vert » (cette feuille a été choisie aléatoirement)

Les moyennes et les écart-types des paramètres des fonctions de croissance obtenus par les régressions sont résumés dans le tableau 1.6. Les temps de début de croissance estimés avec la fonction Beta Growth n'ont pas de réel sens. En effet, la moyenne obtenue sur l'ensemble des feuilles est de -8.10^{14} °C.j et l'écart-type est de 6.10^{15} °C.j. La mauvaise estimation de ce paramètre peut être expliquée par le manque de mesure sur la partie de la croissance non visible (croissance dans la gaine des feuilles précédentes). Ce constat montre une limite de l'utilisation de cette fonction dans le but d'estimer certains traits d'allongement foliaire tels que la durée d'allongement. Cependant, en supposant que la croissance de la feuille commence lorsque celle-ci mesure 5 mm, les nouveaux temps de début de croissance (notés t_{5mm}) calculés avec les paramètres estimés par les régressions sont réalistes. En effet, la moyenne et l'écart-type des temps t_{5mm} valent respectivement 243.9 et 186.1 °C.j. Ces valeurs sont comparables avec les valeurs du début de croissance estimées avec la fonction Hyperbole. L'hypothèse d'un temps de début de croissance à 5mm a déjà été utilisée pour estimer la durée d'allongement des feuilles avec la fonction Beta Growth (Auzanneau *et al.* 2011).



Tableau 1.6 : Moyenne et écart-type des paramètres estimés par les régressions non linéaires.

Fonction	Paramètres estimés										
	t_b	t_m	t_e	Y_{max}	α	θ	t_0	Y_0	k	D	B
Beta Growth	-8.10 ¹⁴ ±6.10 ¹⁵	419.2 ±200.1	535.7 ±213.3	278.6 ±114.7	-	-	-	-	-	-	-
Hyperbole	301.3 ±186.8	-	-	281.1 ±116.4	1.37 ±0.48	0.995 ±0.008	-	-	-	-	-
Logistique	-	-	-	291.1 ±121.2	-	-	-	1.62 ±4.44	0.023 ±0.006	-	-
Chanter	-	-	-	-	-	-	166.5 ±170.5	8.9 ±13.9	0.043 ±0.047	0.003 ±0.011	451 ±148.8
Gompertz	-	-	-	-	-	-	246.6 ±177.7	0.68 ±1.87	0.1 ±0.02	0.01 ±0.005	-

L'estimation de la longueur finale de feuille est bonne avec la fonction Beta Growth. En effet, la moyenne et l'écart-type des longueurs finales de feuilles estimées avec cette fonction sont très proche de la moyenne et de l'écart-type des longueurs de feuille mesurées qui sont de 278.4 mm pour la moyenne et 114.7 mm pour l'écart-type. De plus, la différence entre la longueur finale estimée avec la fonction Beta Growth et mesurée est inférieure à 1 mm pour 84% des feuilles (1 mm est la précision des mesures). Cette longueur finale est surestimée en moyenne de 3 mm avec la fonction Hyperbole et de 13 mm avec la fonction Logistique.

4.3. Qualité des ajustements

Les sommes des erreurs quadratiques (SSE) des régressions réalisées sont comprises entre 8.10^{-28} et 4136 et les critères d'informations d'Akaike entre -166 et 111. Les moyennes et les résultats de tests de Tukey appliqués sur les deux critères de qualité d'ajustement précédents sont présentés dans le tableau 1.7. Selon les résultats des tests de Tukey, la fonction Beta Growth s'ajuste significativement mieux sur les données que les autres fonctions suivant les deux critères. La fonction Hyperbole est la deuxième meilleure fonction sur la globalité. Les qualités d'ajustement des fonctions Chanter et Logistique ne sont pas significativement différentes. La fonction Gompertz est significativement moins bonne que les autres.

Pour chaque feuille, les SSE des régressions suivant les cinq fonctions sont comparées et la fonction qui minimise cette SSE est déterminée. La figure 1.8 montre, pour chaque fonction, le pourcentage de feuilles pour lesquelles la fonction a la plus petite SSE. Il ressort de cette comparaison que la fonction Beta Growth est la fonction qui minimise la SSE pour 71% des feuilles. La fonction Gompertz, quant à elle, ne produit jamais le meilleur ajustement.



Tableau 1.7 : Résultats des tests de Tukey comparant les moyennes des sommes erreurs quadratiques (SSE) et des critères d'information d'Akaike (AIC). Les lettres indiquent les moyennes significativement différentes.

Modèle	Moyenne des SSE	Moyenne des AIC
Beta Growth	42.4 a	6.3 a
Hyperbole	89.9 b	16.3 b
Chanter	176.4 c	26.1 c
Logistique	189.7 c	24.7 c
Gompertz	406.2 d	31.9 d

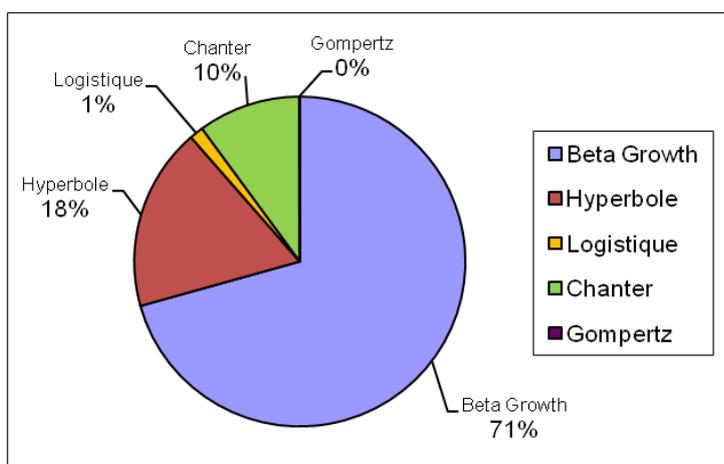


Figure 1.8 : Diagramme représentant, pour chaque fonction, le pourcentage de feuille pour lesquelles la régression avec cette fonction produit la plus faible SSE.

Les différences de SSE entre les fonctions ont été comparées pour chaque rang de feuille, traitement lumineux et génotype à l'aide de tests de Tukey (Tableau 1.8). Au regard des rangs de feuille, la fonction Beta Growth est significativement meilleure que les fonctions Chanter, Logistique et Gompertz. Seule la fonction Hyperbole produit des qualités d'ajustement comparables à ceux obtenus avec la fonction Beta Growth pour les feuilles de rang compris entre 2 et 5. En termes de traitement lumineux, de nouveau, la fonction Beta Growth se distingue avec un meilleur ajustement pour tous les traitements. Seulement pour deux des traitements lumineux (Témoin et Ombrage neutre), la fonction Hyperbole produit des qualités d'ajustement comparables à la fonction Beta Growth. Cette tendance se confirme suivant les génotypes. En effet, les fonctions Beta Growth et Hyperbole s'ajustent les mieux pour chaque génotype sauf dans le cas du génotype PI504539 pour lequel la fonction Logistique s'ajuste aussi bien. La différence de qualité d'ajustement est significative entre les deux fonctions pour les génotypes Brée et L/G+570. Dans tous les cas, la fonction Gompertz présente le plus mauvais ajustement. La qualité d'ajustement avec cette fonction est même significativement



la plus mauvaise pour tous les rangs de feuille, tous les traitements lumineux et pour huit des dix génotypes.

Une bonne fonction doit être homogène en termes de qualité d'ajustement par rapport à la variabilité de morphologie de feuille. Afin de tester cette homogénéité, une comparaison de qualité d'ajustement a été réalisée suivant les différents rangs de feuille, traitements lumineux et génotype pour chaque fonction (Tableau 1.9). Le nombre de mesures réalisées sur les feuilles varie en fonction de ces facteurs (par exemple le nombre de mesures est plus grand sur les feuilles de rang 5 que sur les feuilles de rang 1). Ce nombre impactant la somme des erreurs quadratique, la comparaison a été réalisée sur un autre critère de qualité d'ajustement : l'erreur quadratique moyenne (MSE). Les tests de Tukey montrent une diminution de la qualité d'ajustement en relation avec une augmentation du rang de feuille pour la quasi-totalité des fonctions. Cette corrélation peut s'expliquer par des erreurs de mesure plus grandes sur les feuilles plus longues. En effet, les feuilles de ray-grass anglais étant souples, les erreurs de mesure augmentent en même temps que la longueur de feuille. Cependant, des différences d'homogénéité entre les fonctions sont observées. La fonction Chanter est la plus homogène puisque sa qualité d'ajustement n'est pas affectée par le traitement lumineux et est faiblement affectée par les rangs de feuille et les génotypes. La fonction Gompertz, quant à elle, produit des qualités d'ajustement très hétérogènes notamment en fonction des différents génotypes. De cette comparaison, il ressort la classification (de la meilleure à la moins bonne) des fonctions de croissance par rapport à leur homogénéité de qualité d'ajustement suivante : Chanter, Beta Growth, Hyperbole, Logistique et Gompertz.



Tableau 1.8 : Comparaison des SSE des régressions entre les fonctions pour chaque rang de feuille, traitement lumineux et génotype à l'aide de tests de Tukey. Pour chaque colonne, les lettres identiques indique une différence non significative des SSE ($\alpha=0.05$)

Modèle	Rang de feuille					Traitement Lumineux			
	1	2	3	4	5	Témoin	Ombrage neutre	Ombrage vert	Sans Bleu
Beta Growth	A	A	A	A	A	A	A	A	A
Hyperbole	B	A	A	A	A	A	A	B	B
Chanter	B	B	B	B	B	C	B	C	B
Logistique	B	B	B	B	C	B	B	C	C
Gompertz	C	C	C	C	D	D	C	D	D

Modèle	Génotype									
	Brée	Herbie	Ohio	Idole	PI 504539	PI 303014	L/G +570	L/G -2584	Tal +4822	RGA 8490
Beta Growth	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
Hyperbole	B	A	A	A	A	A	B	A	A	A
Chanter	C	B	B	C	B	B	C	B	B	B
Logistique	D	B	B	B	A	B	C	B	B	B
Gompertz	E	C	C	C	B	C	D	C	C	C

Tableau 1.9 : Comparaison des critères de qualité d'ajustement MSE entre les rangs de feuille, les traitements lumineux et les génotypes pour chaque fonction.

		Beta Growth	Hyperbole	Logistique	Chanter	Gompertz
Rang de feuille	1	B	D	A	B	A
	2	A	A	A	A	A
	3	B	A B	B	A B C	B
	4	A	B	C	C	C
	5	C	C	D	C	C
Traitement lumineux	Témoin	A	A	A	A	A
	Ombrage neutre	B	B	B	A	B
	Ombrage vert	B	B	B	A	B
	Sans Bleu	C	C	C	A	C
Génotype	Bree	B C D	E	G	B C	H
	Herbie	B C D	B C	C D	B C	C D
	Ohio	B C	B C D E	E	B C	E F
	Idole	A	A	A	A	A
	PI504539	B C D	B C D	B	B	B
	PI303014	A B	A B	B C	B C	B C
	L/G+570	C D	D E	E F	B C	F G
	L/G-2584	D	C D E	G	C	G H
	Tal+4822	B C	B C	D E	B C	D E
	R8490167	C D	B C D E	F G	C	F G



Conclusion

Dans les prairies, les plantes de ray-grass anglais peuvent présenter un fort contraste morphologique. L'expérience décrite dans cette étude recréait bien en condition de serre cette variabilité morphologique de feuille en utilisant des génotypes contrastés subissant différents traitements lumineux.

Les comparaisons des critères de qualité d'ajustement, montrent que la fonction Beta Growth est la meilleure fonction pour s'ajuster sur ce type de données. En effet, cette fonction est la fonction qui s'ajuste la mieux sur quasiment trois quarts des feuilles. De plus, la qualité d'ajustement avec la fonction Beta Growth est faiblement affectée par le rang de la feuille, le traitement lumineux et le génotype, même si la fonction Chanter présente une meilleure homogénéité des qualités d'ajustement. Outre les qualités d'ajustement, la signification biologique des paramètres de la fonction Beta Growth (temps de début et fin de croissance, temps où la vitesse de croissance est maximale et longueur finale de feuille) en font une fonction simple à ajuster sur les données par régression non linéaire.

Les résultats de cette étude montrent que la fonction Beta Growth est la plus adaptée pour représenter la croissance foliaire du ray-grass anglais. Cela conforte donc le choix de cette fonction pour représenter la croissance foliaire dans le modèle L-grass utilisé dans le but de simuler la morphogenèse du ray-grass anglais dans un contexte de prairie comprenant une variabilité génotypique et une compétition pour la lumière.



Chapitre 2 :

Modélisation de la morphogenèse de la plante entière de ray-grass anglais basée sur l'autorégulation de la partie aérienne, le développement du système racinaire et des hypothèses de coordination et l'allocation du carbone entre les parties aérienne et racinaire.

Introduction

Dans son état actuel, le modèle L-grass a prouvé sa capacité à simuler le développement de la partie aérienne du ray-grass anglais pour des géotypes avec des morphologies contrastées subissant des régimes de coupes dans des conditions de sol non limitantes. Ce modèle ne tient donc pas compte des ressources du sol pouvant limiter la croissance aérienne. Afin d'inclure cette éventuelle limitation, il est nécessaire d'estimer la capacité des plantes à capter ces ressources hétérogènement distribuées dans le sol. Pour cela, l'introduction de la morphogenèse racinaire dans le modèle est indispensable.

Les parties aérienne et racinaire des plantes sont liées dans leur développement notamment par des échanges d'informations via les hormones et les ressources captées dans le milieu environnant. Pour les graminées, les principales ressources influençant leur développement sont la lumière captée par la partie aérienne et l'eau et l'azote captés par le système racinaire. D'autres liens entre morphogenèses aérienne et racinaire ont également été observés. En effet, de nombreuses études ont mis en lumière des coordinations entre la mise en place d'organes racinaires et le développement de la partie aérienne (voir la partie Introduction générale).

Les objectifs de l'étude présentée dans ce chapitre sont :

- i) développer un simulateur de plante entière de ray-grass anglais incorporant les règles d'autorégulation de la partie aérienne, le développement du système racinaire, des processus de coordination entre les parties aérienne et racinaire et un système d'allocation du carbone.
- ii) évaluer à l'aide du simulateur la plausibilité des hypothèses de coordination et du système d'allocation de carbone intégrées dans le simulateur.



1. Description du modèle

1.1. Structure du modèle

Le modèle est basé sur le formalisme L-système (Lindenmayer, 1968; Prusinkiewicz, 1999) et développé sur la plateforme de simulation L-py (Boudon *et al.* 2012). Le modèle est structuré par un ensemble de modules organisés suivant un système de graphes à multi-échelle (Godin et Caraglio, 1998). Une représentation 3D de la plante est disponible en sortie du modèle. Elle est réalisée à l'aide des outils de la librairie graphique PlantGL (Pradal *et al.* 2009). Seules les feuilles et les racines sont représentées sur les sorties graphiques.

Le L-système

La structure d'une plante virtuelle de ray-grass anglais est décrite comme un réseau de phytomères virtuels. Un phytomère est composé de six modules : un entre-nœud, un nœud, une feuille, deux racines nodales et un bourgeon axillaire (Figure 2.1).

(A)
Nœud
 SB RacineNodale EB
 SB RacineNodale EB
 SB BourgeonAxillaire EB
 SB Feuille EB
 Entrenoed

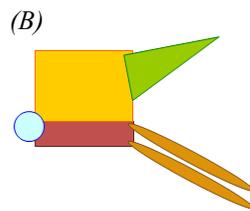


Figure 2.1 : Représentation L-système (A) et schématique (B) de l'unité structurale de base du modèle L-grass : le phytomère virtuel.

Dans le L-système, les commandes *SB* et *EB*, littéralement « Start Branching » et « End Branching », sont les instructions signifiant les relations topologiques (branchement) entre les modules. La structure de la plante virtuelle évolue au cours du temps via des règles de production (Figures 2.2 et 2.3). Les phytomères sont créés au niveau des méristèmes apicaux (module « Apex ») qui surplombent chaque fin de branche de phytomère (représentant une talle). En fonction des règles d'émission liées au développement de la plante, un nouveau phytomère peut être créé au niveau d'un bourgeon axillaire. Ce phytomère ainsi créé est le premier d'une nouvelle talle. Lors de sa création, le phytomère ne comprend pas de racines nodales. Celles-ci sont émises au niveau du nœud suivant une règle d'émission dépendant du phyllochrone (voir règles d'autorégulation).



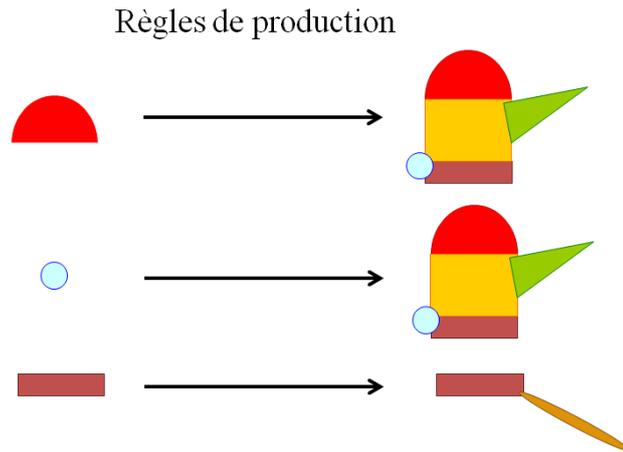


Figure 2.2 : Représentation des règles de production. Les dômes rouges représentent les apex.

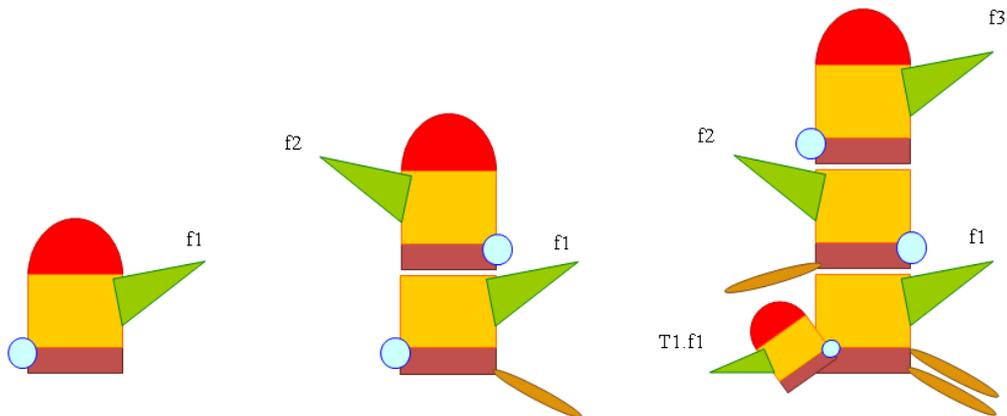


Figure 2.3 : Évolution de la structure de la plante émanant des règles de production. Les triangles verts représentent les feuilles de rang 1, 2 et 3 (respectivement $f1$, $f2$ et $f3$) du brin maître et la feuille de rang 1 de la première talle primaire ($T1.f1$).

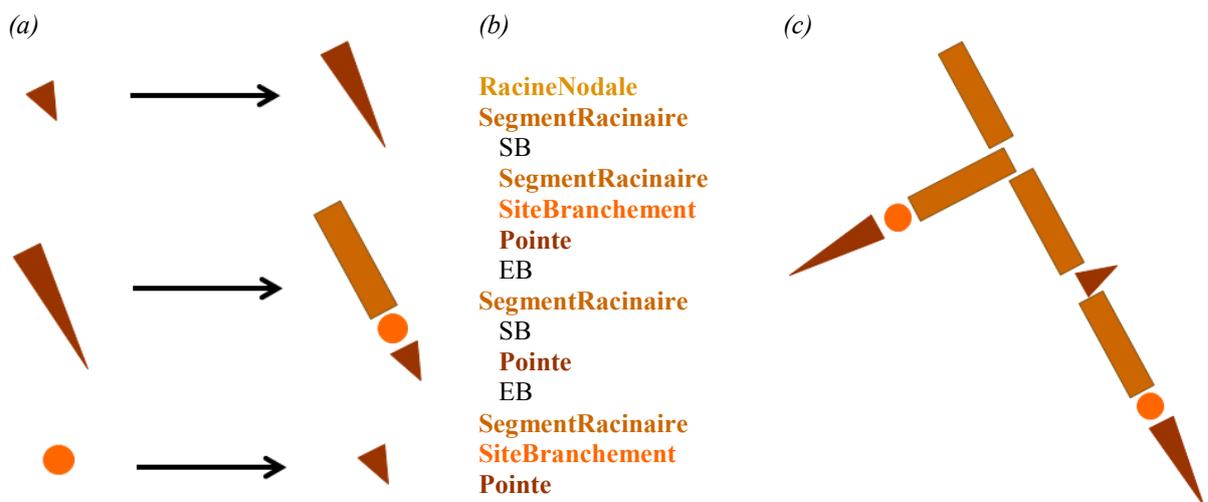


Figure 2.4 : Représentation du système de modélisation du développement de la structure d'une racine. Les règles de production s'appliquent sur les pointes et les sites de branchement (a). Le L-système d'une racine (b) ainsi que sa représentation schématique (c) sont également représentés.



Les racines sont composées d'un ensemble de segments racinaires de même longueur (module « SegmentRacinaire »), de pointes racinaires (module « Pointe ») et de site de branchement (module « SiteBranchement ») d'où les racines latérales émergent (figure 2.4). Trois règles de production sont utilisées pour modéliser le développement d'une racine :

- i) une pointe racinaire s'allonge suivant une règle d'allongement dépendant de son potentiel d'allongement et la disponibilité en carbone ;
- ii) lorsque la pointe a atteint une longueur supérieure à la longueur d'un segment racinaire, son module est remplacé par un segment suivi d'un site de branchement et de la pointe ayant la longueur restante (après soustraction de la longueur du segment) ;
- iii) le site de branchement se transforme en une pointe créant ainsi une racine latérale (Figure 2.4.(a)).

Couplage du L-système avec un MTG

L'utilisation d'un graphe multi-échelles (MTG ; Multiscale Tree Graph) pour représenter la structure de la plante virtuelle permet d'accéder plus facilement à un nombre considérable d'informations sur la topologie de la plante. Cela permet ainsi de faciliter l'implémentation de certaines règles de fonctionnement telles que la règle d'émission d'une nouvelle talle au niveau du bourgeon axillaire du phytomère de rang n qui dépend du développement de la feuille du phytomère de rang $n+2$ (voir la partie *fonctionnement du modèle*). De plus, ce système permet de réaliser rapidement des mesures à chaque pas de temps à l'échelle du couvert (par exemple, l'indice de surface foliaire), d'une seule plante (par exemple, la surface foliaire, la longueur totale des racines) ou même d'une seule racine (par exemple, la longueur de son axe principal).

Afin d'utiliser le MTG, le L-système doit être converti en MTG à chaque pas de temps. Un programme déjà existant (appelé lpy2mtg et disponible sur la plateforme OpenAlea) permet une conversion. Cependant, cette traduction fonctionne uniquement si chaque module dont l'échelle n'est pas la plus grande, contient des éléments de l'échelle supérieure. Or dans le modèle, le module « Nœud » (niveau 4 de l'échelle) ne contient pas d'élément au niveau 5 contrairement au module « RacineNodale » (niveau 4 également) qui en contient comme par exemple le module « SegmentRacinaire » (Tableau 2.1). Donc, une autre méthode pour réaliser la traduction dans le cadre du modèle a été nécessaire. Afin de simplifier la traduction, nous avons simplifié les relations topologiques à certaines échelles. Par exemple, la topologie entre les éléments d'un phytomère (notamment la connexion des racines sur le nœud) n'est



pas conservée. Les modules de l'échelle 4 sont simplement des éléments du module « Phytomère » (échelle 3) sans connexion entre eux. Afin de tenir compte de cela, chaque échelle est définie par les modules qu'elle contient et une variable définissant si les relations topologiques entre ces modules sont conservées ou non lors de la traduction (Tableau 2.1).

Tableau 2.1: Organisation des modules par échelle pour le MTG.

Échelle	Modules	Relation topologique
1	CouvertVegetal	Non
2	Plante	Non
3	Phytomère, Apex	Oui
4	Entrenœud, Feuille, Nœud, RacineNodale, BourgeonAxillaire	Non
5	SegmentRacinaire, Pointe, SiteBranchement	Oui

Le principe général de notre méthode de traduction est de commencer avec un MTG vide et de le remplir en lisant le L-système. Seuls les modules représentant un élément du couvert végétal sont introduits dans le MTG. Pour chaque module (*moduleB*), son échelle est comparée avec celle du module précédent (*moduleA*). L'intégration du *moduleB* dans le MTG est effectuée via les règles suivantes :

- Si l'échelle du *moduleB* est supérieure à l'échelle du *moduleA* : Le *moduleB* est le premier sous-élément du *moduleA*.
- Si l'échelle du *moduleB* est inférieure à l'échelle du *moduleA* :
 - Si l'échelle du *moduleB* ne tient pas compte des relations topologiques ou si le *moduleB* n'est pas précédé par SB: Le *moduleB* est placé à la suite du dernier module de son échelle placé dans le MTG.
 - Si l'échelle du *moduleB* tient compte des relations topologiques et le *moduleB* est précédé par SB : Le *moduleB* est le premier élément d'une branche partant du dernier module de son échelle placé dans le MTG.
 - Si l'échelle du *moduleB* tient compte des relations topologiques et le *moduleB* est précédé par EB : Le *moduleB* est placé à la suite du module de son échelle qui précède la branche qui vient d'être créée.



1.2. Fonctionnement du modèle

Règles d'autorégulation

La morphogenèse aérienne est définie comme un système autorégulé basé sur l'émergence des pointes des feuilles (Figure 2.5 ; Verdenal *et al.*, 2008). En effet, l'émergence de la pointe d'une feuille entraîne la création d'un nouveau phytomère dans la talle, et le départ de la croissance de la feuille de ce nouveau phytomère. De plus, cet événement déclenche la différenciation du bourgeon axillaire du phytomère précédent en un méristème apical qui peut par la suite créer un nouveau phytomère selon le « site filling ». Ce site filling est défini en fonction de deux seuils d'indice de surface foliaire (LAI). Le premier seuil est le LAI pour lequel les plantes commencent à percevoir l'ombrage et le deuxième correspond au LAI pour lequel le couvert végétal est fermé, c'est-à-dire qu'aucune nouvelle talle ne peut plus être émise. L'émergence de la pointe de la feuille ne détermine pas uniquement des modifications structurales mais détermine également les caractéristiques finales de la feuille. Par exemple, elle détermine la longueur finale potentielle de la feuille et la proportion de gaine dans cette dernière.

Selon la littérature citée précédemment, l'émission des racines nodales est également régulée par l'émergence des pointes de feuille (Figure 2.5). Robin *et al.* (2010) ont observé que, au printemps, l'émission des racines nodales d'une talle est synchronisée avec l'émergence des feuilles. En effet, ils ont observé sur la talle étudiée que la première racine nodale d'un phytomère est émise lorsque la feuille du 5^{ème} phytomère suivant émerge. Ce délai de 5 phytomères ne peut pas être utilisé dans les premiers stades de développement de la plante. En effet, l'hypothèse que l'émission de la première racine nodale est réalisée lorsque la 5^{ème} feuille du brin maître émerge, c'est-à-dire lorsque la plante contient au total environ dix feuilles, est en contradiction avec nos observations réalisées sur le ray-grass anglais. De plus, Matthew et Kembal (1997) ont observé un nombre moyen de 1,67 racines sur le nœud de la dernière feuille de la talle ayant fini sa croissance (ce qui correspond environ à l'émergence de la seconde feuille suivante). Dans notre modèle, le délai (noté x dans la figure 2.5), défini en termes de phylochrones, est déterminé en fonction de l'ordre de la talle. Pour le brin maître, la première racine nodale d'un phytomère est émise en même temps que la feuille émerge. Pour les talles primaires, la première racine nodale est émise lors de l'émergence de la feuille suivante. Pour les talles secondaires, la première racine nodale est émise lors de l'émergence de la seconde feuille qui suit, et ainsi de suite. Yang *et al.* (1998) ont observé



qu'une deuxième racine nodale peut être émise pour chaque phytomère. Dans notre modèle, la seconde racine est émise un phyllochrone après la première.

La durée totale d'allongement de l'axe principal des racines nodales est constante en temps phyllochronique. Cette durée est fixée à 6 phyllochrones selon Matthew et Kemball (1997). L'ensemble des racines latérales arrête leur croissance un phyllochrone après l'axe principal.

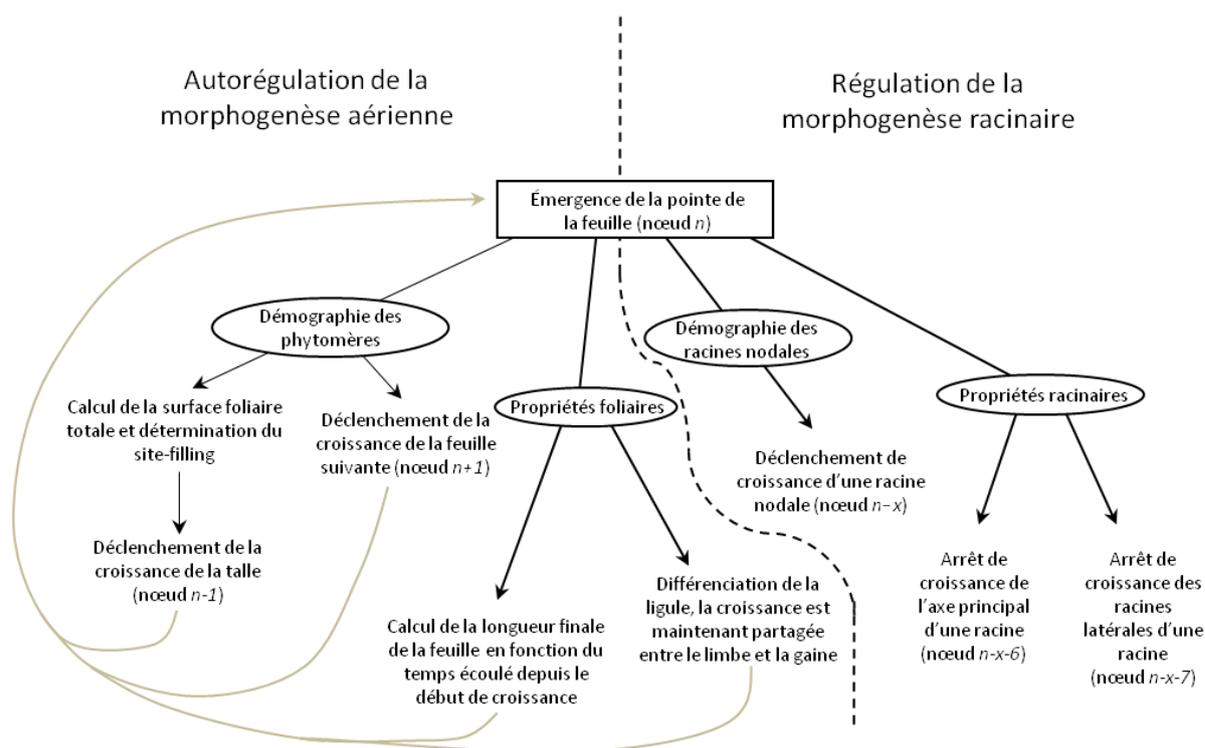


Figure 2.5 : Diagramme représentant le schéma cybernétique général du modèle L-grass. La valeur de x est dépendante de l'ordre de la talle.

Développement foliaire

Dans ce modèle, la croissance d'une feuille commence lorsque son phytomère est créé. La croissance des feuilles suit la fonction « Beta Growth » proposée par Yin *et al.* (2003) dont l'équation est la suivante :

$$Y = Y_F \left(1 + \frac{LED - t}{LED - t_m} \right) \left(\frac{t}{LED} \right)^{\frac{t}{LED - t_m}} \quad (2.1)$$



Avec Y la longueur de la feuille au temps t ; Y_F la longueur finale de la feuille ; LED la durée d'allongement de la feuille et t_m le temps auquel la vitesse d'allongement maximum est atteinte. Cette fonction est inspirée de l'intégrale de la fonction Beta. L'étude décrite dans le chapitre précédent a montré que cette fonction est la meilleure option pour représenter la dynamique de longueur de feuille de ray-grass anglais. Les paramètres LED et t_m sont définis en fonction de Y_F comme expliqué par Verdenal *et al.*(2008).

Au cours de la croissance de la feuille, ses paramètres sont modifiés. Plus précisément, la croissance de la feuille est divisée en deux parties temporelles : la croissance dans les gaines des feuilles précédentes (notée Phase 0) et la croissance après émergence de sa pointe (notée Phase 1). La Phase 0 est identique pour toutes les feuilles. Autrement dit, la valeur de Y_F est identique pour toutes les feuilles et cette valeur est définie par le paramètre Y_{Finit} . Durant la Phase 0, la feuille accumule un potentiel de croissance créé par la division cellulaire qui est supposée s'arrêter lorsque la feuille émerge. A ce moment, la longueur finale de la feuille est alors ajustée. La Phase 1 est donc spécifique à chaque feuille et Y_F est recalculé par la fonction suivante (nommée fonction « Potentiel ») :

$$Y_F = e^{k_1 \cdot (t+t_{b1})} - e^{k_2 \cdot (t+t_{b2})} - L \quad (2.2)$$

Avec t la durée de la croissance que la feuille a réalisée dans les gaines des feuilles précédentes ; t_{b1} , t_{b2} , k_1 , k_2 et L des constantes. Lorsque la feuille croît à l'intérieur des gaines des feuilles précédentes, la croissance de la feuille se résume à la croissance de son limbe. Après émergence, cette croissance est répartie entre le limbe et la gaine. Conformément au modèle décrit par Verdenal (2009), la répartition de la croissance suit les règles suivantes : la totalité de la croissance de la feuille est utilisée par le limbe jusqu'à ce qu'il atteigne 75% de sa longueur finale, ensuite 96% de la croissance de la feuille est utilisé par le limbe et 4% est utilisé pour la croissance de la gaine jusqu'à ce que le limbe atteigne sa longueur finale, enfin, seule la gaine continue à croître jusqu'à ce que la feuille atteigne sa longueur finale. Cette règle est dépendante de la longueur finale du limbe qui est déterminée à l'aide de la proportion de gaine dans la feuille définie lors de l'émergence de la feuille par la relation suivante :

$$R_{S_i} = R_{S_\alpha} + (a t + b) \quad (2.3)$$



Où R_{s_i} est la proportion de gaine dans la feuille i , R_{s_α} la proportion de gaine dans la première feuille (paramètre d'entrée du modèle), t est la durée de croissance foliaire dans les gaines des feuilles précédentes et a et b sont deux constantes.

En utilisant la fonction de croissance « Beta Growth » avec les paramètres ainsi déterminés, le modèle estime la demande en biomasse de chaque feuille pour la réalisation de sa croissance. Cette demande est calculée par la différence entre la biomasse actuelle de la feuille et la future biomasse de celle-ci après le prochain pas de temps :

$$D_f(\tau) = BM_f(\tau + \Delta t) - BM_f(\tau) \quad (2.4)$$

Avec $D_f(\tau)$ la demande en biomasse de la feuille et $BM_f(\tau)$ la biomasse de la feuille au temps τ . La biomasse d'une feuille est estimée en fonction de sa longueur suivant :

$$BM_f(\tau) = b_0 e^{b_1 (\text{long}(\tau))^2 + b_2 \text{long}(\tau)} - b_0 \quad (2.5)$$

Où $\text{long}(\tau)$ est la longueur de la feuille f au temps τ ; b_0 , b_1 et b_2 sont trois constantes. Ainsi la somme des demandes en biomasse sur l'ensemble des feuilles d'une plante correspond à la demande totale en biomasse de la partie aérienne.

Développement racinaire

Comme il a été présenté dans la partie contexte de cette présente thèse, différentes approches ont été utilisées dans le passé pour modéliser le développement du système racinaire. Dans l'objectif de simulation d'un peuplement et donc de tenir compte de la compétition souterraine entre plantes, la spatialisation du système racinaire dans le sol est une sortie indispensable du modèle. Deux catégories de modèles répondent à cette contrainte : les modèles d'architecture racinaire et les modèles de dynamique de densité racinaires. Les modèles de dynamique de densité racinaire sont apparus plus récemment et n'ont donc pas encore démontré leur capacité à intégrer l'influence de l'apport en carbone sur le système racinaire. Des modèles d'architecture sont développés depuis plusieurs dizaines d'années et ont déjà été utilisés pour des études portant sur l'allocation du carbone dans le système racinaire (p.ex. Brun *et al.*, 2010) ou sur les interactions entre le système racinaire et le sol (Dunbabin *et al.*, 2013). Dans le cadre de cette étude, nous avons donc choisi d'utiliser une



méthode de modélisation d'architecture racinaire en s'inspirant largement du modèle d'architecture « ArchiSimple » (Pagès *et al.* 2012).

A chaque émission d'une racine nodale, un méristème racinaire est créé. Ce méristème apical correspond à la pointe racinaire de l'axe principal de la racine nodale. Il est caractérisé par son diamètre qui est, à sa création, déterminé en fonction de la biomasse de la partie aérienne comme suit :

$$D_{emit} = f(x) = \begin{cases} D_{max} \left(1 + \frac{SB_{D_{max}} - SB}{SB_{D_{max}}} \right) \left(\frac{SB + SB_{D_{max}}}{2 SB_{D_{max}}} \right)^2, & SB < SB_{D_{max}} \\ D_{max} & , SB \geq SB_{D_{max}} \end{cases} \quad (2.6)$$

Avec SB la biomasse de la partie aérienne, D_{max} le diamètre apical maximum d'un méristème émis et $SB_{D_{max}}$ la biomasse de la partie aérienne à partir de laquelle les diamètres apicaux des nouveaux méristèmes émis vaudront D_{max} . Le potentiel d'allongement d'un axe racinaire (réalisé au niveau de sa pointe) est déterminé par son diamètre apical :

$$PE = \begin{cases} 0 & , Diam < D_{min} \\ E_{max} \cdot \left(1 + \frac{D_{E_{max}} - Diam}{D_{E_{max}} - D_{R_{max}}} \right) \cdot \left(\frac{Diam - D_{min}}{D_{E_{max}} - D_{min}} \right)^{\frac{D_{E_{max}} - D_{min}}{D_{E_{max}} - D_{R_{max}}}} & , D_{min} \leq Diam \leq D_{E_{max}} \\ E_{max} & , Diam > D_{E_{max}} \end{cases} \quad (2.7)$$

Où PE est le potentiel d'allongement d'un axe racinaire ; $Diam$ est le diamètre apical de l'axe racinaire ; D_{min} est le diamètre minimum en dessous duquel l'allongement de l'axe n'est pas possible ; E_{max} est le potentiel d'allongement des axes racinaires dont le diamètre apical est supérieur à $D_{E_{max}}$ et $D_{R_{max}}$ est le diamètre pour lequel la dérivée du potentiel d'allongement en fonction du diamètre est la plus grande.

Durant l'allongement, des « sites de branchement » sont créés le long de l'axe racinaire. Leur création est déterminée par une distance les séparant, appelée distance inter-branchement (DIB). De chacun de ces sites, une racine latérale peut être émise. Le diamètre apical de la racine latérale émise est dépendant du diamètre de la racine mère. Plus précisément, le diamètre apical de la nouvelle racine latérale est généré aléatoirement suivant une loi gaussienne :



$$DF \sim \mathcal{N}(DM * RMF, DM * RMF * VRDF) \quad (2.8)$$

Avec DF le diamètre de la racine fille (nouvelle racine latérale), DM le diamètre de la racine mère, RMF le ratio entre le diamètre mère et le diamètre fille et VRDF la variation relative des diamètres des racines filles. Si le diamètre apical de la racine latérale est inférieur à D_{min} alors la racine latérale n'est pas émise. Si le diamètre est supérieur, alors la racine latérale est émise après un temps, appelé « temps de maturité » (MT), correspondant au temps nécessaire à la racine latérale pour émerger hors de la racine mère.

La direction de l'allongement de la pointe de l'axe principal d'une nouvelle racine nodale est déterminée suivant deux angles :

- i) Un angle axial par rapport à la verticale orientée vers le bas, dont la valeur est générée aléatoirement entre 0 et $\pi/2$
- ii) Un angle radial généré aléatoirement entre 0 et 2π

Durant l'allongement de la pointe, sa direction varie en fonction des forces exercées au niveau de la pointe. Dans le modèle, ces forces sont simplifiées en trois forces (Figure 2.6) :

- i) La force de poussée de la pointe liée à son allongement (notée $\overrightarrow{D_{-1}}$). La direction de cette force est la direction de croissance actuelle et son intensité vaut 1.
- ii) Le gravitropisme exercé sur la pointe (notée \overrightarrow{Grav}) est orienté vers le bas. L'intensité de cette force est définie par le paramètre G.
- iii) La force de résistance du sol (notée \overrightarrow{Sol}) dont l'orientation est choisie aléatoirement suivant la demi-sphère supérieure. L'intensité de la résistance du sol est définie par le paramètre M.

La nouvelle direction de croissance de la pointe racinaire est la direction portée par le vecteur somme des trois vecteurs des forces ci-dessus :

$$\vec{D} = \overrightarrow{D_{-1}} + \overrightarrow{Grav} + \overrightarrow{Sol} \quad (2.9)$$

Où \vec{D} est le vecteur portant la nouvelle direction de croissance. Lors de la création d'une racine latérale, sa direction de croissance est déterminée aléatoirement dans le plan perpendiculaire à sa racine mère. Une fois la racine latérale émergée, sa direction suit la loi de changement de direction décrite ci-dessus.



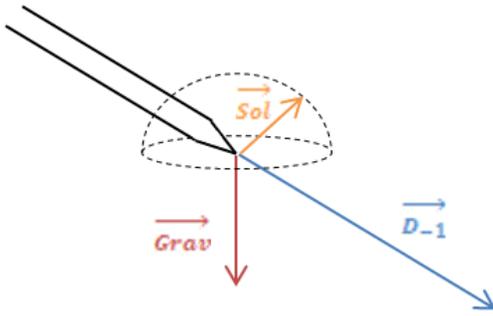


Figure 2.6 : Schéma illustrant les forces exercées sur la pointe d'une racine déviant ainsi la direction de sa croissance. Les vecteurs $\overrightarrow{D_{-1}}$, \overrightarrow{Grav} et \overrightarrow{Sol} représentent respectivement la poussée liée à l'allongement de la pointe, le gravitropisme et la résistance du sol. La demi-sphère représentée en pointillé illustre les possibilités de direction de la force de résistance du sol

La demande en biomasse du système racinaire est calculée en fonction des potentiels d'allongement des axes racinaires. Plus précisément, à chaque pas de temps, le modèle estime la demande en biomasse en sommant les demandes de chaque pointe racinaire déterminées en fonction de leur allongement potentiel et de la masse volumique des racines :

$$D_{SR} = RTD \sum_{i \in \Omega_r} PE_i \pi (Diam_i/2)^2 \quad (2.10)$$

Où D_{SR} est la demande en biomasse du système racinaire, Ω_r est l'ensemble des pointes racinaires, PE_i est le potentiel d'allongement de la pointe i , $Diam_i$ est le diamètre apical de la pointe i et RTD est la masse volumique des racines. Dans le modèle, la mortalité des méristèmes, correspondant à l'arrêt de l'allongement de la pointe, est déterminée par une règle d'autorégulation. Cependant, ce modèle n'inclut pas le processus de mortalité des racines parce que seule la phase initiale de croissance à partir de la graine est modélisée. De plus, cet évènement n'a pas été observé lors de l'expérimentation décrite ci-après.

Production et allocation de biomasse : approche offre/demande

La production de biomasse est estimée à chaque pas de temps en fonction de la biomasse de la partie aérienne. Cette estimation résulte de deux relations : l'évolution de la biomasse aérienne au cours du temps et la relation allométrique entre les biomasses aérienne et racinaire. La première relation est exprimée par l'équation suivante :

$$SB = P_1 e^{t P_2} - P_1 \quad (11)$$



Où SB est la biomasse de la partie aérienne, t est le temps et P_1 et P_2 sont deux constantes. Cette équation est dérivée afin d'obtenir la production de biomasse aérienne en fonction de la biomasse aérienne :

$$dSB = P_2 (SB + P_1) \quad (2.12)$$

Avec dSB la dérivée temporelle de la biomasse aérienne. Cette relation, à elle seule, ne tient pas compte de la production de biomasse allouée au système racinaire. Afin de combler ce manque, la deuxième relation utilisée est la relation allométrique entre les biomasses aérienne et racinaire :

$$RB = \beta SB^\alpha \quad (2.13)$$

Où RB est la biomasse du système racinaire, α et β sont deux constantes. En dérivant cette fonction, la production de biomasse racinaire est obtenue en fonction de la biomasse aérienne et de la production de biomasse aérienne :

$$dRB = \beta \alpha SB^{\alpha-1} dSB \quad (2.14)$$

Avec dRB la dérivée temporelle de la biomasse racinaire. Ainsi, en sommant les productions de biomasse de la partie aérienne et du système racinaire, la production de biomasse totale de la plante est définie par la relation suivante :

$$dB = P_2 (SB + P_1) (1 + \beta \alpha SB^{\alpha-1}) \quad (2.15)$$

Où dB est la production de biomasse. Ainsi, cette dernière relation permet d'estimer la production de biomasse uniquement en fonction de la biomasse de la partie aérienne. Le système d'allocation, entre la partie aérienne et le système racinaire, de la biomasse produite est très simple : la partie aérienne utilise la biomasse nécessaire pour réaliser sa croissance et la biomasse restante est utilisée par le système racinaire pour réaliser la totalité ou une partie de son allongement. Ainsi, la biomasse allouée au système racinaire est définie par la relation suivante :

$$Offre = dB - \sum_{f \in \Omega_f} D_f \quad (2.16)$$



Avec *Offre* la biomasse allouée au système racinaire (biomasse « offerte » par la partie aérienne), Ω_f l'ensemble des feuilles de la plante et D_f la demande en biomasse de la feuille f . Le coefficient de satisfaction en carbone (SC) du système racinaire est défini comme étant le ratio entre la biomasse allouée au système racinaire et sa demande en biomasse :

$$SC = \min\left(\frac{Offre}{D_{SR}} ; 1\right) \quad (2.17)$$

Où D_{SR} est la demande en biomasse du système racinaire. L'allongement réel de chaque pointe racinaire est le produit de son allongement potentiel par ce coefficient de satisfaction.

2. Paramétrage du modèle

Les paramètres de la morphogenèse aérienne ont été estimés dans une étude précédente (Verdenal *et al.*, 2008) sur une population de ray-grass anglais dite « à longues feuilles » utilisée en tant que fourrage (Hazard and Ghesquiere 1995). Afin d'estimer les autres paramètres du modèle, deux expériences ont été réalisées en utilisant des plantes issues de la population citée ci-dessus.

2.1. Expériences

La première expérience des deux expériences réalisées (Exp. 1) a consisté à faire pousser les plantes dans des rhizotrons afin d'observer l'allongement des racines. Dans la seconde expérience (Exp.2), les plantes ont poussé dans des pots et ont été extraites à différents temps afin de mesurer leur biomasse (aérienne et racinaire) et d'estimer des paramètres architecturaux du système racinaire.

Pour l'expérience en rhizotron (Exp.1), les graines ont été mises à germer dans des boîtes de Petri à l'intérieur d'une étuve à 25°C durant 6 jours. Les graines germées ont été par la suite transplantées dans des rhizotrons placés à l'intérieur d'une serre (Figure 2.7). Le dispositif expérimental était composé de 4 rhizotrons divisés chacun en 6 compartiments indépendants. Les compartiments mesuraient 38 cm de hauteur, 29 cm de largeur et 10 cm d'épaisseur et un de leur côté était fermé par une plaque en PVC transparent permettant l'observation du système racinaire *in situ*. Entre les temps d'observation, une plaque de



polystyrène a été apposée sur la plaque en PVC transparente pour maintenir l'obscurité. Afin d'observer une large proportion de racines, les rhizotrons ont été inclinés d'un angle de 25° par rapport à la verticale. Les compartiments ont été remplis d'un mélange de sol agricole et de sable (60v:40v) stérilisé enrichi de 30g, par compartiment, d'un engrais complet et à libération lente (Osmocot R).

Un suivi du développement du système racinaire visible au travers de la plaque de PVC a été effectué deux fois par semaine. Ce suivi a consisté à tracer sur une feuille de polyester transparent les nouveaux allongements racinaires en utilisant une couleur différente à chaque mesure (Figure 2.8). À la fin de l'expérience, les plaques de PVC ont été retirées et des photographies à haute résolution de chaque compartiment ont été prises. Sur les photographies, les diamètres apicaux ont été mesurés à l'aide du logiciel ImageJ.

Dans la seconde expérience, des graines, provenant de la même population que celles de l'expérience précédente, ont été placées 7 jours dans des boîtes de Petri pour la germination dans une étuve à 25°C. Les graines germées ont par la suite été plantées dans des pots de 3L (16 cm de diamètre et 19 cm de hauteur) remplis de sable et placées dans une serre. Les plantes ont reçu 200 mL de solution nutritive par jour délivrée par un système de goutte à goutte. Deux fois par semaine, huit plantes ont été retirées de l'expérience pour être analysées. Les systèmes racinaires des plantes ont été extraits des pots, puis lavés. La longueur de l'axe principal de chaque racine nodale a été mesurée. Le diamètre apical de chacun de ces axes a également été mesuré à l'aide d'une loupe munie de graduation (Peak 1983). Certaines racines nodales ont été extraites du reste du système racinaire puis placées sur un papier acétate transparent et scannées avec une précision de 600 dpi en utilisant un lecteur de transparent (Epson expression 10000XL). Ces scans ont été utilisés notamment pour estimer les paramètres portant sur l'architecture des racines nodales. Les biomasses des parties aérienne et racinaire ont été mesurées pour chaque plante afin d'estimer les paramètres de production et de biomasse.

2.2. Estimation des paramètres

L'ensemble des valeurs estimées des paramètres du modèle est résumé dans le tableau 2.2. Les paramètres concernant la partie aérienne sont repris du modèle de morphogenèse aérienne (Verdenal *et al.*, 2008) sauf les paramètres de la fonction estimant la





Figure 2.7 : Photographie d'un des rhizotron utilisé dans la première expérience avant transplantation des plantules. Le rhizotron est composé de 6 compartiments et est incliné d'un angle de 25°. La plaque en PVC transparent permet d'observer le développement racinaire in situ.

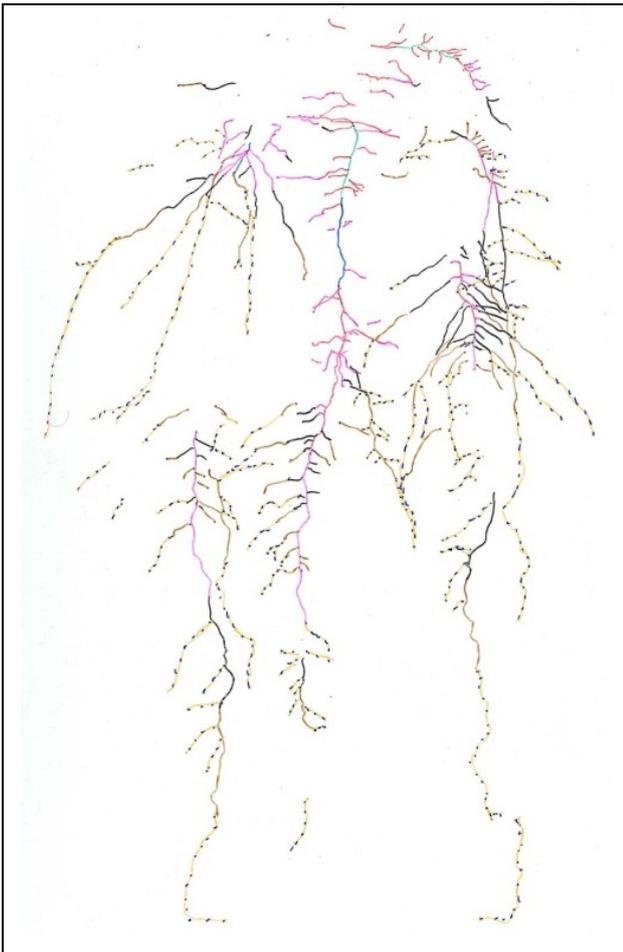


Figure 2.8 : Exemple de transparent contenant le suivi du développement d'un système racinaire. Les couleurs représentent les différents temps de mesures. La taille réelle de ce transparent est le format A3.



biomasse des feuilles. Pour estimer ces derniers, une régression non linéaire a été effectuée (avec la procédure NLIN de SAS) entre la biomasse et la longueur de feuille sur des données issues d'un ensemble de feuilles, formant une gamme en termes de longueur de feuille, provenant des plantes de l'expérience 2.

Afin d'estimer les paramètres D_{max} et $SB_{D_{max}}$ de la fonction déterminant les diamètres apicaux des nouvelles racines nodales, le diamètre apical moyen des racines nodales jeunes (dont la longueur de l'axe principal est inférieure à 5cm) est calculé pour chaque plante de l'expérience 2. Ensuite, la régression entre ces diamètres moyens et la biomasse de la partie aérienne a permis d'obtenir une estimation des paramètres.

Les paramètres de la fonction de potentiel d'allongement des racines ont été estimés à l'aide de données provenant de l'expérience 1. Plus précisément, les transparents ont été analysés avec le logiciel DART (Le Bot *et al.*, 2010) afin de calculer les vitesses d'allongement de certaines racines. Sur ces mêmes racines, leur diamètre apical est mesuré sur les photographies réalisées en fin d'expérience avec le logiciel ImageJ. La fonction de potentiel d'allongement racinaire a ensuite été ajustée sur les données de vitesses en fonction des diamètres.

Afin d'estimer les paramètres de ramification, les scans des racines réalisés durant l'expérience 2 ont été utilisés. Seuls les scans des racines nodales ayant un gros diamètre apical ont été analysés parce que nous supposons que seules ces racines produisent le nombre maximum de racines latérales. Pour estimer la distance inter-branchement (DIB), le nombre de latérales sur 5 cm de l'axe principal a été compté. Les mesures de diamètres réalisées avec le logiciel ImageJ ont permis d'estimer les paramètres de la relation entre les diamètres des racines mère et fille (les paramètres RMF et $VRDF$). Concernant l'estimation du temps de maturité (MT), les estimations de vitesse d'allongement et les distances entre la pointe et la dernière latérale émergée ont permis son estimation.

3. Évaluation du modèle

Dans le but de tester la cohérence et la robustesse des hypothèses du modèle, trois expériences virtuelles ont été réalisées. Ensuite, une évaluation quantitative du modèle a été



Tableau 2.2 : Valeurs estimées des paramètres du modèle sur des plantes issues d'une population de ray-grass anglais dite « à longues feuilles »

Fonction	Paramètres	Unité	Valeur	Source
Paramètres partie aérienne				
Croissance Phase 0	$Y_{F\ init}$	mm	110	Verdenal <i>et al.</i> , 2008
Fonction Potentiel	t_{b1}	°C.j	102	Verdenal <i>et al.</i> , 2008
	t_{b2}	°C.j	19,82	Verdenal <i>et al.</i> , 2008
	k_1	(°C.j) ⁻¹	0,032	Verdenal <i>et al.</i> , 2008
	k_2	(°C.j) ⁻¹	0,047	Verdenal <i>et al.</i> , 2008
	L	mm	30	Verdenal <i>et al.</i> , 2008
Proportion de gaine	$R_{S\alpha}$	-	0,2	Verdenal <i>et al.</i> , 2008
	a	(°C.j) ⁻¹	$1,6 \cdot 10^{-3}$	Verdenal <i>et al.</i> , 2008
	b	-	-0,1	Verdenal <i>et al.</i> , 2008
Biomasse des feuilles	b_0	g	$1,654 \cdot 10^{-3}$	Expérience 2
	b_1	mm ⁻²	$1,107 \cdot 10^{-5}$	Expérience 2
	b_2	mm ⁻¹	$-1,654 \cdot 10^{-3}$	Expérience 2
Paramètres système racinaire				
Diamètre initial	D_{max}	mm	0,63	Expérience 2
	$SB_{D_{max}}$	g	0,11	Expérience 2
Potentiel d'allongement	E_{max}	mm.(°C.j) ⁻¹	1,033	Expérience 1
	$D_{E_{max}}$	mm	0,526	Expérience 1
	$D_{R_{max}}$	mm	0,259	Expérience 1
	D_{min}	mm	0,04	Expérience 1
Masse volumique des racines	RTD	g.cm ⁻³	0,142	Picon-Cochard <i>et al.</i> , 2012
Direction de croissance	G	-	0,05	Évaluation visuelle
	M	-	0,02	Évaluation visuelle
Ramification	DIB	mm	2,5	Expérience 2
	RMF	-	0,25	Expérience 2
	$VRDF$	-	0,25	Expérience 2
	MT	°C.j	90	Expérience 1
Production/allocation biomasse				
	P_1	-	0,0023	Expérience 2
	P_2	-	0,0078	Expérience 2
	α	-	0,8967	Expérience 2
	β	-	0,2343	Expérience 2



effectuée en confrontant les résultats d'une expérience réelle et de cette même expérience en virtuel.

3.1. *Expériences virtuelles*

Les objectifs des trois expériences virtuelles ont été d'évaluer le comportement de la plante virtuelle en réponse :

- i) à une modification des paramètres contrôlant la croissance foliaire,
- ii) aux pratiques de gestion d'une prairie, et plus particulièrement à l'impact d'une coupe de la partie aérienne
- iii) à une modification de l'environnement lumineux induit par la compétition inter plante.

Dans la première expérience, les variations semblables à des variations génotypiques ont été reproduites en faisant varier les potentiels de longueur finale des feuilles. Pour cela, une gamme de valeurs du paramètre Y_{Finit} et des paramètres t_{b1} , t_{b2} et L de la fonction « Potentiel » (Equation 2.2), qui contrôle la dynamique de croissance et la longueur finale des feuilles, a été testée. L'augmentation du paramètre Y_{Finit} implique un allongement des feuilles dans les gaines des feuilles précédentes, plus rapide, tandis que les variations des paramètres t_{b1} , t_{b2} et L par un facteur d'échelle commun (noté C) affectent la relation entre la durée de croissance de la feuille dans les gaines et sa taille finale. Une étude précédente a montré qu'en faisant varier ces paramètres, le modèle génère des morphotypes contrastés qui peuvent s'apparenter à différents génotypes (Verdenal *et al.*, 2008). En se basant sur cette étude, quatre morphotypes contrastés ont été générés afin d'observer le comportement de la morphogenèse de la plante entière dans le modèle. Les valeurs des paramètres Y_{Finit} et C utilisées pour générer les quatre morphotypes sont présentées dans le tableau 2.3.

La deuxième expérience virtuelle concerne la réponse de la morphogenèse de la plante entière à la défoliation. En effet, une caractéristique majeure des peuplements prairiaux est les fréquentes coupes qu'ils subissent lors du pâturage ou de la récolte mécanique du fourrage. Le modèle de morphogenèse aérienne utilisé dans le modèle L-grass est capable de reproduire la repousse de la plante après une coupe sans faire appel à une fonction spécifique. En effet, sur la base des règles d'autorégulation, le modèle produit, tel un système autorégulé, de nouvelles feuilles plus courtes et un nombre de talle plus élevé après une coupe, de façon similaire à ce qui est observé dans la réalité (p.ex. Forde, 1966; Grant *et al.*, 1981). Cette réponse découle de



Tableau 2.3 : Valeurs de Y_{Finit} et C utilisées pour générer les quatre morphotype avec des morphologies aériennes contrastées. Les valeurs des paramètres de la fonction « Potentiel » t_{b1} , t_{b2} et L induit par le facteur d'échelle commun C sont également présentées

Morphotype	Paramètres				
	Y_{Finit}	C	t_{b1}	t_{b2}	L
Morphotype 1	105	0.7	90.85	12.23	21
Morphotype 2	110	0.7	90.85	12.23	21
Morphotype 3	110	1.0	102	19.80	30
Morphotype 4	110	1.4	112.51	26.98	42

la diminution de longueur des gaines, due à la coupe, entraînant des durées de croissance en Phase 0 plus courtes pour les nouvelles feuilles et ainsi une longueur finale plus faible (estimée par la fonction « Potentiel » ; équation 2.2). Dans le but d'analyser la réponse à l'échelle de la plante entière, les développements d'une plante non coupée et de plantes coupées à 30, 60 et 90 mm de la base après 500 degrés jours de développement ont été simulés avec les paramètres du morphotype 3 utilisés dans l'expérience virtuelle précédente.

Enfin, la troisième expérience virtuelle avait pour objectif d'évaluer l'impact d'une modification de l'environnement lumineux sur la morphogenèse de la plante virtuelle entière. Des couverts végétaux composés d'un génotype (morphotype 3) avec des densités de plantes différentes (69, 100, 156 et 400 plante.m⁻² correspondant à des plantes équidistantes d'environ 120, 100, 80 et 50 mm les unes des autres) ont été générés. Les plantes sont supposées être uniquement en compétition pour la lumière (pas de compétition pour les ressources du sol notamment). Le partitionnement de la lumière a été implémenté en couplant le modèle de plante avec un modèle de radiosité hiérarchisé « nested radiosity » (Chelle *et al.*, 2004) disponible sur la plateforme OpenAlea (Pradal *et al.*, 2008). Ce couplage a permis d'estimer la quantité de rayonnement intercepté par chaque plante dans le couvert. Afin d'ajuster la production de biomasse (initialement paramétrée pour des plantes isolées, Equation 2.15), la réduction de production de biomasse des plantes en peuplement dense est supposée être proportionnelle à la réduction du rayonnement intercepté dans le domaine du PAR (Monteith and Moss, 1977). Autrement dit, le ratio de rayonnement intercepté entre la plante en peuplement et la plante isolée est appliqué à la production de biomasse estimée pour la plante isolée (équation 2.15) afin d'obtenir la production en biomasse de la plante en peuplement.



3.2. *Expérience réelle*

Une évaluation quantitative des nouvelles hypothèses incluses dans le modèle a été réalisée grâce à une expérience indépendante. Cette évaluation a porté notamment sur l'hypothèse de coordination entre le développement aérienne et l'émission des racines nodales et sur le contrôle de la morphogenèse par l'allocation du carbone. L'approche a consisté en :

- i) le paramétrage de la morphogenèse aérienne pour deux variétés spécifiques de ray-grass utilisées (choisies pour leur longueur de feuille contrastée)
- ii) la comparaison des systèmes racinaires mesurés et simulés en supposant les paramètres du développement racinaire et du système d'allocation du carbone inchangés.

Des graines de deux cultivars de ray-grass anglais à morphologie aérienne contrastée ont été utilisées. Les cultivars sélectionnés sont *cv. Carillon*, cultivé pour le pâturage, nommé ci-après Type-Fourrage ou TF (Sampoux *et al.*, 2011) et *cv. Cachemire*, utilisé principalement pour les gazons, appelé ci-après Type-Gazon ou TG (Sampoux *et al.*, 2013). Comme dans la première expérience virtuelle, le choix de ces cultivars a été motivé par la différence morphologique significative entre leur partie aérienne (des feuilles plus courtes et un nombre de talle plus élevé sont attendus pour le cultivar type-gazon), et par l'impact anticipé que la différence de développement aérien peut avoir sur la morphogenèse racinaire. Les graines ont été mises à germer dans des boîtes de Petri à l'intérieur d'une étuve à 25°C durant 5 jours. Après germination, les plantules ont été transplantées dans des pots de 2 Litres (pots de 12 x 12 x 20 cm) remplis de sable (granulométrie : 0,8-1,4 mm). Les plantes ont été placées en serre d'avril à mai 2013, à équidistance les unes des autres (12 cm). Nous estimons qu'à cette distance, la compétition pour la lumière entre les plantes est négligeable. Elles peuvent ainsi être considérées comme étant isolées. Elles ont été irriguées automatiquement par un système de goutte à goutte, recevant chacune 200 cm³ d'une solution nutritive complète par jour dont la composition minérale est la suivante : Macroéléments ; 1.9 mM KNO₃, 0.55 mM Ca(NO₃)₂, 2.5 mM NH₄NO₃, 0.5 mM CaCl₂, 0.1 mM NaCl, 0.5 mM MgSO₄, 0.4 mM KH₂PO₄, 0.3 mM K₂HPO₄. Oligoéléments ; 25 μM H₃BO₃, 2 μM MnSO₄, 2 μM ZnSO₄, 0.5 μM CuSO₄, 0.5 μM H₂MoO₄, 20 μM Fe-HEDTA.

Les mesures réalisées sur les plantes ont commencé quatre semaines après la plantation. Les longueurs de feuille et de gaine ont été mesurées sur huit plantes afin d'estimer les paramètres de la fonction « Potentiel » qui estime les longueurs finales des feuilles (équation 2.2 ; tableau 2.4). De plus, huit plantes ont été extraites pour faire des mesures destructives



sur le système racinaire deux fois par semaine. Sur ces dernières, les nombres de feuille, de talle et de racine nodale ont été comptés. La longueur de l'axe principal de chaque racine nodale a été mesurée. Dû à des difficultés pratiques, seulement les racines nodales dont la longueur de l'axe principal dépassait 5 mm ont été comptées. Par la suite, les matières sèches des parties aérienne et racinaire de chaque plante ont été pesées.

Le développement des deux cultivars de ray-grass anglais a été simulé avec le modèle en utilisant les paramètres de la fonction « Potentiel » ajustée sur les données (Tableau 2.4). Les paramètres contrôlant la géométrie aérienne et le tallage de la plante proviennent de Verdenal *et al.* (2008) et ceux contrôlant la morphogenèse racinaire et l'allocation du carbone proviennent des expériences réalisées pour le paramétrage présentées précédemment. Ainsi, deux simulations, différant uniquement par les paramètres de la partie aérienne, ont été produites.

Tableau 2.4 : Paramètres de la fonction “Potentiel” estimés pour les cultivars Type-Fourrage (TF) et Type-Gazon (TG)

Paramètre	Unité	Valeur	
		TF	TG
t_{b1}	°C.j	772.7	200.5
t_{b2}	°C.j	743.2	160.2
k_1	(°C.j) ⁻¹	0.011	0.025
k_2	(°C.j) ⁻¹	0.011	0.028
L	mm	602.8	129.1

4. Résultats

4.1. *Expérience virtuelle : impact de la variation génotypique de la croissance des feuilles sur les morphogenèses aérienne et racinaire*

La figure 2.9 présente les architectures 3D des plantes isolées simulées en modifiant uniquement les paramètres de la fonction « Potentiel » estimant les longueurs finales des feuilles. Ces sorties graphiques du modèle confirment la large gamme de longueur finale de feuille que peut générer le modèle, et la grande variabilité d'architectures de ray-grass qui en résulte.



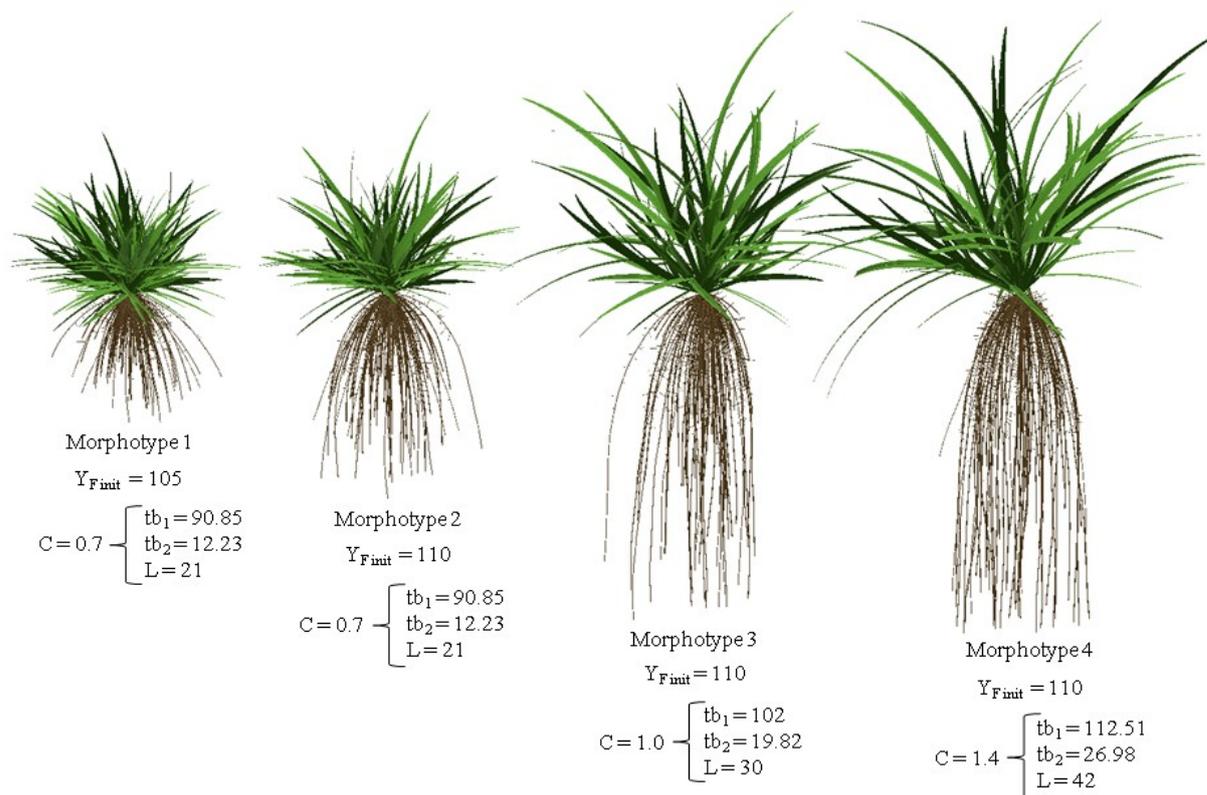


Figure 2.9 : Sorties graphiques du modèle obtenues en modifiant les paramètres de la fonction « Potentiel » qui détermine les longueurs finales des feuilles (équation 2.2) et le paramètre, Y_{Finit} , de croissance en phase 0. Ces sorties représentent l'architecture 3D des 4 morphotypes de la première expérience virtuelle, après 800°C.j de développement.

Les principaux traits des plantes correspondant aux simulations sont résumés dans le tableau 2.5. Concernant la morphologie de la partie aérienne, la diminution de la longueur finale potentielle des feuilles a correspondu à une augmentation du tallage, un nombre de feuilles plus élevé, une diminution de la surface foliaire totale et une biomasse aérienne plus faible. L'augmentation de la vitesse de croissance de feuille en Phase 0 (croissance dans gaine), correspondant à une augmentation du paramètre Y_{Finit} , a produit une augmentation forte du rythme d'apparition de feuilles légèrement plus courtes. Ainsi, la surface foliaire totale et la biomasse aérienne ont été légèrement augmentées. Concernant la morphologie du système racinaire, la diminution des longueurs de feuilles, impliquant un nombre plus grand de talles et de nœuds, a induit une augmentation du nombre de racines nodales. Ainsi, la demande en biomasse est apparue relativement plus grande, et distribuée sur un nombre plus grand de pointes racinaires, pour les morphotypes à feuilles courtes. Par conséquent,



Tableau 2.5. Description des principaux traits morphologiques des parties aérienne et racinaire de plantes virtuelles ayant des morphologies aériennes contrastées. Les traits ont été collectés après 800 degrés jours de simulation. Les différentes plantes virtuelles ont été obtenues en modifiant les paramètres de la fonction « Potentiel » déterminant les longueurs finales des feuilles et le paramètre $Y_{F\text{ init}}$.

Morphotype	C	$Y_{F\text{ init}}$	Nombres de			Longueur de la 5 ^{ème} feuille de la TP* (mm)	Surface foliaire totale (cm ²)	Biomasse		Satisfaction moyenne en carbone	Longueur totale		Longueur de l'axe principal de racine le plus long (mm)
			feuilles	talles	racines			aérienne (g)	racinaire (g)		axes principaux des racines (m)	latérales (m)	
1	0.7	105	378	123	218	91	514.57	1.046	0.422	0.30	10.37	7.4	113
2	0.7	110	256	84	147	111	431.06	0.895	0.391	0.36	9.73	9.74	148
3	1	110	161	51	106	191	524.33	1.450	0.501	0.44	11.42	21.24	233
4	1.4	110	150	48	95	290	595.37	2.432	0.926	0.45	13.83	25.68	261

*TP, talle principale

Tableau 2.6. Description des principaux traits morphologiques des parties aérienne et racinaire d'une plante virtuelle non coupée (NC) et coupée à 30, 60 et 90 mm de sa base. Les traits ont été collectés après 800 degrés jours de simulation et les défoliations ont été simulées à 500 degrés jours.

Traitement	Nombre de			Longueur de la 5 ^{ème} feuille de la TP* (mm)	Surface foliaire totale (cm ²)	Biomasse		Satisfaction moyenne en carbone	Longueur totale		Longueur de l'axe principal de racine le plus long (mm)
	feuilles	talles	racines			aérienne (g)	racinaire (g)		axes principaux des racines (m)	latérales (m)	
NC	161	51	106	191	524.33	1.451	0.501	0.44	11.42	21.24	233
90	185	58	123	108	525.07	1.305	0.426	0.37	9.96	12.03	181
60	202	64	125	77	546.63	1.295	0.265	0.31	6.59	4.24	127
30	204	65	125	45	524.68	1.234	0.158	0.27	4.21	1.76	123

*TP, talle principale

des insuffisances en carbone (observées par une diminution de la satisfaction moyenne en carbone) ont été plus élevées (figure 2.10). Ces insuffisances se sont traduites par les diminutions de la vitesse d'allongement moyenne des racines (décrit par la longueur totale des racines) qui est plus grande pour les racines latérales (décrit par le ratio entre la longueur totale des axes principaux et celle des latérales) et de la profondeur d'enracinement (décrit par la longueur de l'axe principal de la racine nodale le plus long).

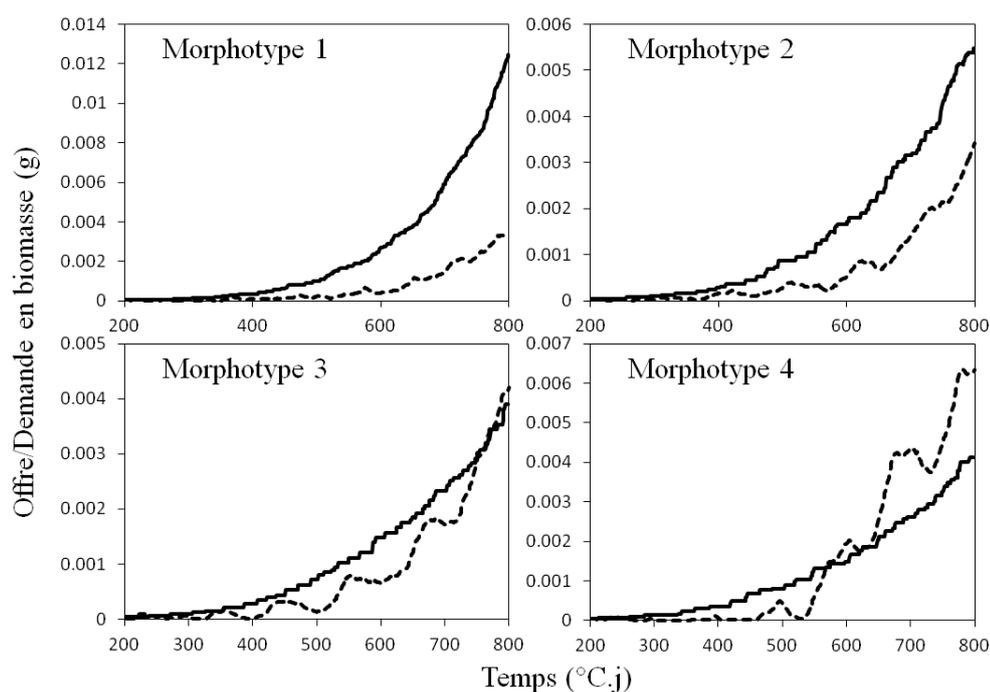


Figure 2.10 : Évolution de la demande en biomasse du système racinaire (traits pleins) et de l'offre en biomasse provenant de la partie aérienne (lignes pointillées) pour les 4 morphotypes simulés

4.2. Expérience virtuelle : impact de la coupe

Les modifications des traits morphologiques de la plante induites par une augmentation de l'intensité de la défoliation sur une plante isolée sont présentées dans le tableau 2.6. Les réponses morphologiques de la partie aérienne de la plante virtuelle à cette augmentation ont été :

- i) une diminution des longueurs finales des feuilles formées après la coupe
- ii) une augmentation du nombre de feuilles et de talles
- iii) une augmentation du rythme d'émergence des feuilles. La morphologie du système racinaire a été elle aussi impactée par l'intensité de la défoliation.



En effet, l'émission des racines nodales a été stimulée par l'augmentation du nombre de feuilles et de talles et donc du nombre de nœuds. À l'inverse, la longueur totale des axes principaux des racines nodales a été fortement réduite. Cette réduction a induit une diminution de la profondeur d'enracinement. La figure 2.11 présente les dynamiques d'allongement racinaire suivant les différentes intensités de défoliation testées. L'allongement racinaire a cessé durant une période après coupe. La durée de cette période varie selon l'intensité de la défoliation. En effet, plus la défoliation a été sévère, plus cette durée a été longue. Après cette période, la vitesse d'allongement racinaire a augmenté progressivement. Cette augmentation de vitesse est plus lente lors des défoliations sévères.

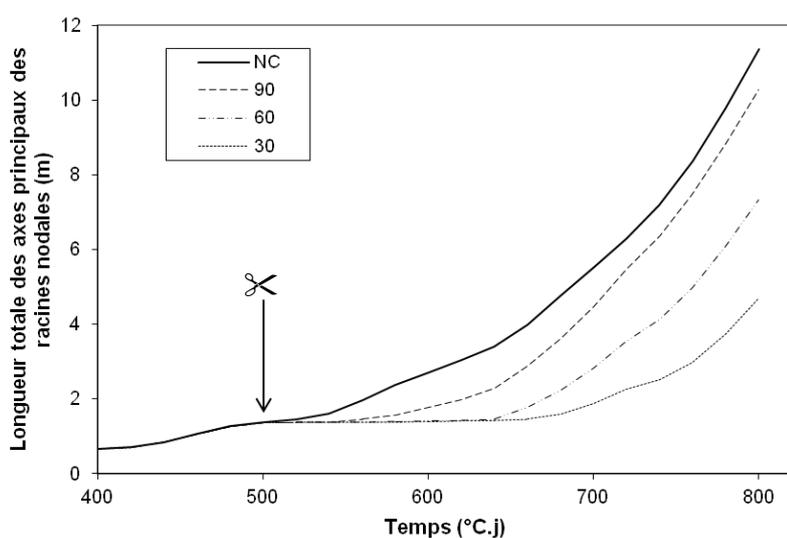


Figure 2.11 : Évolution de la longueur totale des axes principaux des racines nodales d'une plante de ray-grass anglais simulée non coupée (NC) et coupée à 90, 60 et 30 mm de sa base. Les coupes ont été simulées après 500 degrés jours de simulation comme représenté par la flèche sur le graphique.

L'ensemble de ces effets a résulté, 300 degrés jour après la coupe, en une réduction de la longueur totale de racine de 12%, 42% et 63% pour les régimes de coupe à 90, 60 et 30 mm de la base, respectivement. Ces réductions correspondent principalement, dans le modèle, à une réduction du coefficient de satisfaction en carbone (SC) de 15%, 35% et 55%, respectivement.

4.3. *Expérience virtuelle : impact de la compétition pour la lumière sur les morphogènes aérienne et racinaire*

Le tableau 2.7 résume les principaux traits morphologiques des plantes virtuelles de ray-grass anglais simulées au sein de différents peuplements formant une gamme de densité de plante. La morphologie aérienne a été altérée par la compétition pour la lumière. En effet, une



Tableau 2.7 : Description des principaux traits morphologiques des parties aérienne et racinaire de plantes virtuelles qui se sont développées au sein de peuplements ayant différentes densités de plante. Les traits ont été collectés après 600 degrés jours de développement.

Densité de plante (m ²)*	LAI*	Nombre de			Biomasse		Satisfaction moyenne en carbone	Longueur totale		Longueur de l'axe principal de racine le plus long (mm)
		feuilles	talles	racines	aérienne (g)	racinaire (g)		axes principaux des racines (m)	latérales (m)	
69	1.49	57	21	40	0.349	0.083	0.38	2.72	1.79	140
100	2.10	54	18	36	0.342	0.049	0.31	1.74	0.87	115
156	3.17	50	16	21	0.332	0.017	0.24	0.76	0.20	97
400	6.91	40	11	11	0.283	0.008	0.16	0.31	0.04	65

* Traits estimé à l'échelle du couvert végétal. Les autres traits concernent les plantes individuelles.

augmentation de la densité des plantes a entraîné une augmentation de l'indice de surface foliaire (LAI) à l'échelle du couvert mais aussi une réduction du tallage des plantes individuelles qui a diminué la capacité des plantes à intercepter la lumière. Par conséquent, la biomasse aérienne accumulée durant la croissance par plante a également été diminuée pour les peuplements plus denses (LAI supérieur à 2). L'impact de la compétition pour la lumière est plus fort sur la morphologie du système racinaire que sur celle de la partie aérienne. En effet, une forte réduction du nombre de racines nodales par plante a notamment été observée avec l'augmentation de la densité du peuplement. Cette réduction est la conséquence des coordinations entre les développements aérien et racinaire et la réduction du nombre de talles et de nœuds. La biomasse racinaire par plante a été significativement réduite pour les peuplements avec une forte densité de plantes. Cette réduction de biomasse a été plus forte que celle observée sur la biomasse aérienne, ce qui a conduit à une augmentation du ratio biomasse aérienne/biomasse racinaire. L'architecture du système racinaire a été modifiée en termes de longueur totale de racine, de profondeur d'enracinement (représenté par la longueur de l'axe principale de la racine nodale le plus long) et de ramification (représenté par le ratio entre la longueur cumulée des axes principaux des racines nodales et celle des latérales). L'augmentation de la densité des plantes a abouti à une disponibilité en carbone plus faible pour les racines diminuant ainsi le développement global du système racinaire.

4.4. Évaluation quantitative

Une évaluation quantitative des sorties du modèle par rapport aux mesures du développement aérien et racinaire réalisées sur deux cultivars de ray-grass anglais a été effectuée. Une hypothèse majeure introduite dans le modèle afin de coupler les développements aérien et racinaire concerne la règle de coordination déterminant l'émission des racines nodales en fonction de l'émergence des feuilles. La figure 2.12 compare les relations observées et simulées entre le nombre de nœuds (représenté par le nombre de feuilles) et le nombre de racines nodales. Les relations observées entre ces deux variables diffèrent significativement entre cultivars (ANCOVA, $P=0.001$). Pour chaque cultivar, la relation s'est avérée être la même pour l'observation et la simulation (ANCOVA, $P=0.09$ pour TG et $P=0.07$ pour TF).

Une seconde règle introduite dans le modèle est l'allocation du carbone vers les racines. La figure 2.13 présente les évolutions des biomasses aériennes et racinaires mesurées et



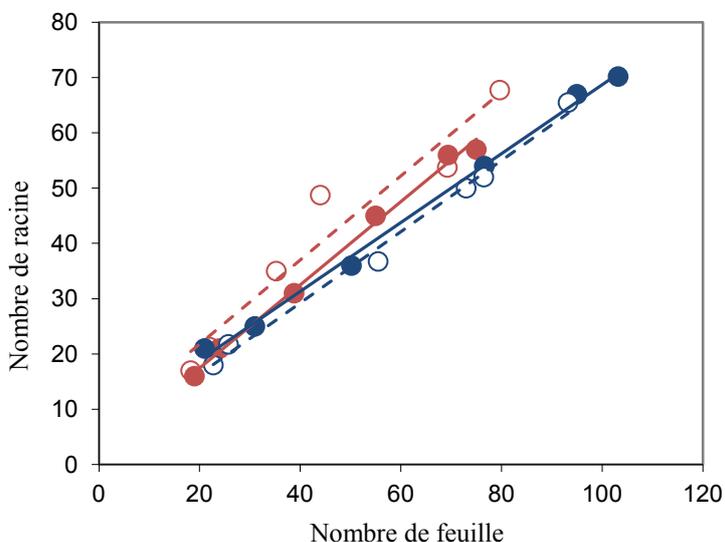


Figure 2.12 : Relation entre les nombres moyens de racines nodales et de feuilles suivant les différents temps de mesures pour les cultivars TF (● : données simulées; ○ : données mesurées) et TG (● : données simulées; ○ : données mesurées). Les lignes représentent les résultats des régressions linéaires effectuées sur les sorties de simulations de TF et TG (lignes pleines rouge et bleue, respectivement) et sur les données issues de mesures sur TF et TG (lignes pointillées rouge et bleue, respectivement).

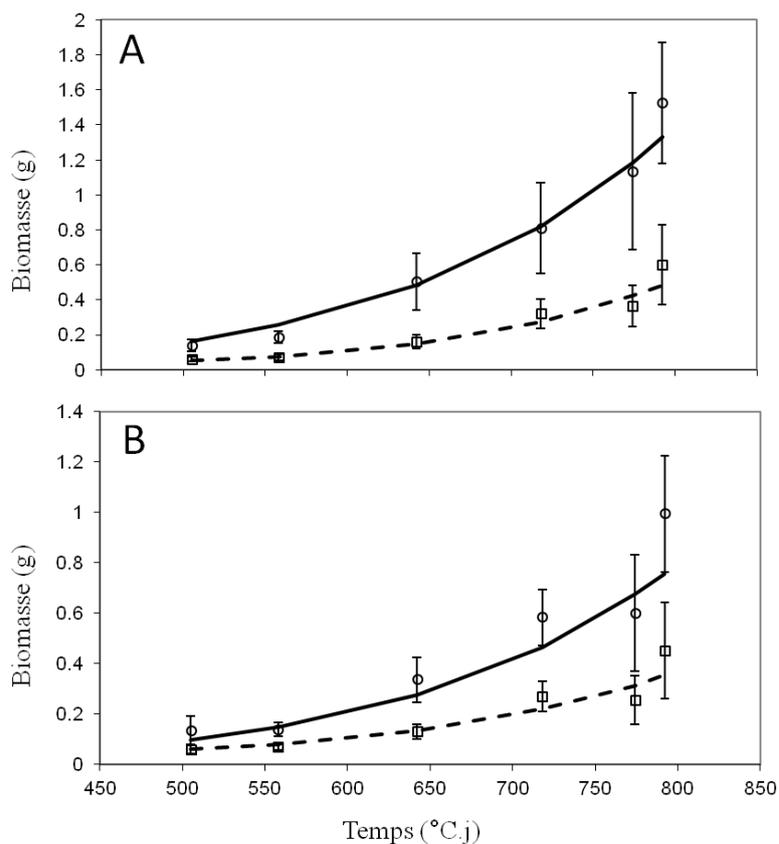


Figure 2.13 : graphiques représentant l'évolution au cours du temps des biomasses aérienne (mesurée : ○ ; simulée : ligne pleine) et racinaire (mesurée : □ ; simulée : ligne pointillée) pour les deux cultivars (A : Type-Fourrage et B : Type-Gazon). Les barres d'erreurs représentent les écart-types des biomasses mesurées.



simulées des cultivars type-fourrage et type-gazon. Les deux cultivars diffèrent au niveau de leur dynamique d'accumulation et d'allocation de la biomasse. Le cultivar type-fourrage a accumulé une biomasse aérienne plus grande ($1,5 \text{ g.plante}^{-1}$) que le cultivar type-gazon (1 g.plante^{-1}) durant la période étudiée (800°C.j après émergence). Concernant l'allocation de la biomasse entre les parties aérienne et racinaire, le cultivar type-fourrage a favorisé l'allocation vers la partie aérienne par rapport au cultivar type-gazon (le ratio biomasse aérienne/biomasse racinaire ont été de 2,7 et de 2,2 pour TF et TG, respectivement). Le modèle s'est avéré capable de reproduire ces différences en rapportant une biomasse aérienne et un ratio de biomasse plus élevés pour le cultivar TF. En effet, les moyennes des carrés des erreurs du modèle par rapport aux mesures sont faibles pour la biomasse aérienne (0,24 et 0,17 pour les cultivars TF et TG, respectivement) et racinaire (0,11 et 0,09 pour les cultivars TF et TG, respectivement).

Malgré des différences d'allocation de biomasse au système racinaire, les deux cultivars ont présentés des longueurs totales des axes principaux des racines nodales comparables (Figure 2.14.A). Ces longueurs ont également été correctement estimées par le modèle (test de Student, $P=0,94$ pour le cultivar TF et $P=0,78$ pour le cultivar TG). Cette bonne prédiction du modèle montre sa capacité à reproduire correctement l'allongement total des axes primaires des racines nodales. Cependant, le système d'allocation de biomasse à travers les différentes racines nodales a montré quelques faiblesses notamment au vue de la distribution des longueurs de ces axes principaux (Figure 2.14.B). En effet, la différence de distribution des longueurs entre les deux cultivars a été plus grande en sortie du modèle que celle observée expérimentalement. Par exemple, les proportions de racines nodales mesurées ayant une longueur d'axe principal supérieure à 200 mm ont été identiques pour les deux cultivars (42%) et ont été nettement différentes pour les racines nodales simulées (39% pour TF et 21% pour TG). Les tests de Kolmogorov-Smirnov ont confirmé que la différence entre les distributions des deux cultivars n'est pas significative pour les plantes mesurées ($P=0,9$) et est significative pour les plantes simulées ($P<0,001$). La différence entre les distributions des longueurs des axes principaux n'a pas été significative entre les plantes du cultivar Type-Fourrage mesurées et simulées (test de Kolmogorov-Smirnov ; $P=0,11$). Cependant, la différence a été significative pour les plantes mesurées et simulées du cultivar Type-Gazon (test de Kolmogorov-Smirnov ; $P<0,001$).



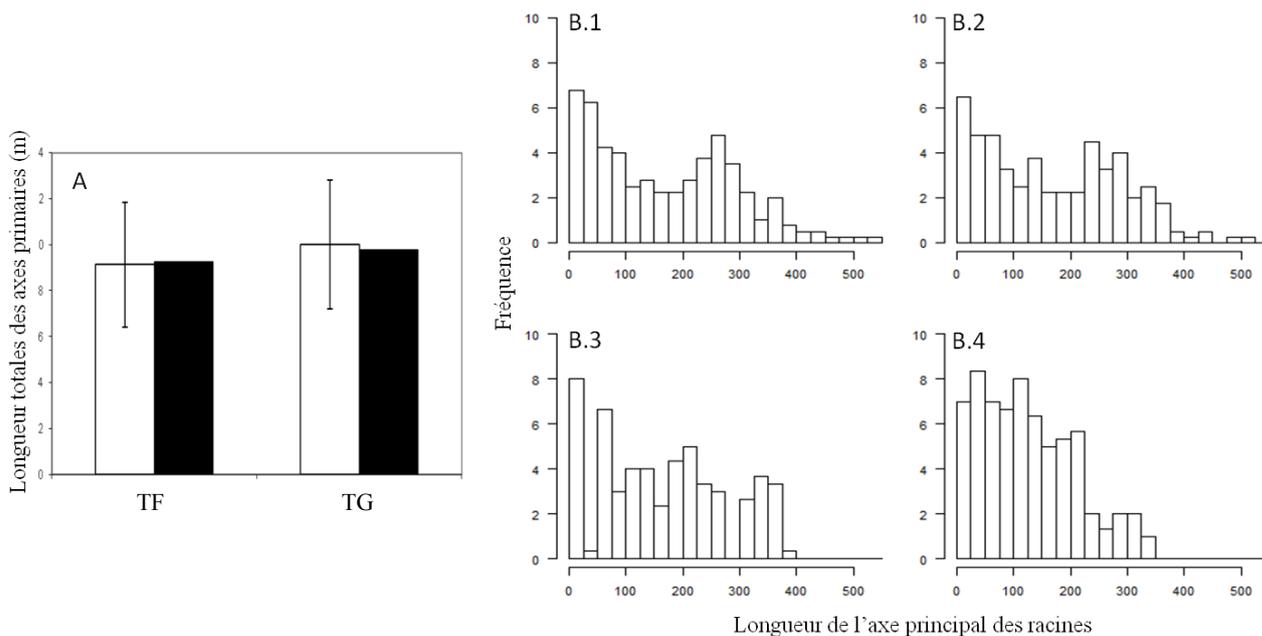


Figure 2.14 : (A) Comparaison des longueurs totales des axes principaux des racines nodales entre les plantes mesurées (barre blanche) et simulées (barre noire). La comparaison est présentée pour les cultivars de type-fourrage (TF) et de type-gazon (TG) à 774°C.j après émergence. Les barres d'erreurs représentent les écart-types des longueurs totales mesurées. (B) Distribution des longueurs des axes principaux des racines nodales des plantes mesurées des cultivars TF (B.1) et TG (B.2) ainsi que des plantes simulées des cultivars TF (B.3) et TG (B.4).

5. Discussion

5.1. Capacité de simulation du modèle

Les résultats des trois expériences virtuelles ont démontré la capacité du modèle à générer des architectures de système racinaire très contrastées en utilisant les mêmes paramètres au niveau de la morphogenèse racinaire. Les réponses plastiques des développements de la partie aérienne et du système racinaire par rapport à l'intensité de la défoliation et à la compétition pour la lumière ont été explorées.

Des études antérieures sur l'impact de la défoliation sur le système racinaire ont montré une réduction de la propagation du système racinaire dans le sol et une réduction de la biomasse racinaire (par exemple, Dawson *et al.*, 2003). Après une coupe, une réduction significative de la vitesse d'allongement des racines est généralement observée, suivie d'une reprise progressive de cette vitesse (Evans, 1971; Jarvis et Macduff, 1989). En outre, plus la défoliation est intense, plus l'impact sur la vitesse d'allongement est fort (Evans, 1971). Cette



réduction de croissance racinaire s'explique principalement par une modification de la proportion des ressources captées que la plante alloue au système racinaire et donc par une réduction de l'accumulation de biomasse racinaire (Polley et Detling, 1989; Holland *et al.*, 1996). Au niveau de la partie aérienne, une diminution des longueurs des nouvelles feuilles et une augmentation du tallage font partie des réponses typiques induites par une coupe (Forde, 1966; Grant *et al.*, 1981). L'ensemble de ces réponses à la défoliation et à son intensité ont été qualitativement prédites par le modèle, sans avoir besoin d'invoquer un contrôle central de la morphogenèse.

De même, la compétition pour la lumière et l'ombre exercée par les plantes voisines modifie les morphogenèses aérienne et racinaire et induit un syndrome « d'évitement de l'ombre » qui caractérise les plantes (Gorham 1979; Franklin 2008). Au niveau de la partie aérienne, un nombre diminué de branches/talles est généralement rapporté, avec des dynamiques d'expansion de la surface foliaire modifiées, des plantes plus hautes et des biomasses réduites. Ceci est associé à une réduction de la longueur racinaire et de la biomasse du système racinaire par plante, ainsi qu'une augmentation du ratio biomasse aérienne/biomasse racinaire (Fitter, 1976; Kasperbauer et Karlen, 1986; Casal *et al.*, 1990; Dong *et al.*, 2008). Des comportements de plantes similaires ont émergé de notre modèle en réponse à la densité du peuplement. En effet, l'augmentation de l'indice de surface foliaire (LAI) dans les couverts virtuels denses induit une diminution de la probabilité de tallage au niveau de la plante et une réduction de l'interception de la lumière et de la production de biomasse par plante. Lorsque la densité de plantes augmente, une plus grande partie de la biomasse produite est utilisée par la partie aérienne, ce qui implique une augmentation du ratio biomasse aérienne/biomasse racinaire. Une réduction du rapport entre la biomasse totale du système racinaire et la longueur totale des racines a été observée sur les systèmes racinaires des plantes virtuelles au sein d'un couvert dense. Cette modification est conforme aux observations effectuées sur des plantes de ray-grass anglais qui se sont développées dans différents peuplements formant une gamme d'intensité de concurrence avec des plantes d'agrostis commun (*Agrostis tenuis* ; Fitter, 1976).

Les différences génotypiques de la croissance et du développement de la partie aérienne et leurs conséquences sur la morphogenèse racinaire ont également été explorées au travers d'expériences virtuelles. Une augmentation du potentiel de longueur finale de feuille a produit des plantes virtuelles avec des feuilles plus longues, un rythme d'émergence de feuille plus lent, un nombre de racine nodale et de nœud plus faible et un enracinement plus profond. Le



compromis entre la taille individuelle des feuilles (notamment leur longueur) et le tallage est soutenu par de nombreuses observations (Hazard et Ghesquière, 1997; Garay *et al.*, 1999) et a été évalué dans la version précédente du modèle (Verdenal *et al.*, 2008). Cependant, peu d'études sont disponibles concernant les liens et leurs possibles différences génotypiques entre les morphogenèses aérienne et racinaire. Pour le blé, des différences notables ont été signalées entre les morphogenèses de cultivars ancien et moderne (Siddique *et al.*, 1990). La diminution du tallage dans les nouveaux cultivars a été associée à une interception de la lumière élevée (en partie expliquée par ses feuilles plus longues) et une augmentation du ratio biomasse aérienne/biomasse racinaire ce qui semble conforter la tendance simulée par le modèle. De plus, la validation quantitative réalisée soutient également cette tendance, montrant un ratio biomasse aérienne/biomasse racinaire relativement plus élevé pour le cultivar type-fourrage.

La différence de système racinaire entre les deux cultivars de ray-grass anglais, ayant des croissances de feuille contrastées, simulés a été validée quantitativement dans les conditions de non limitation des ressources du sol. En effet, la plupart des traits des systèmes racinaires des deux cultivars ont bien été prédits par le modèle. Seule la distribution des longueurs des axes principaux des racines nodales diffère entre les mesures et les simulations. Cette différence peut être expliquée par l'hypothèse d'homogénéité du sol émise dans le modèle. En effet, cette homogénéité n'a pas été complètement obtenue dans l'expérience en raison de l'effet de bord des pots qui a pu favoriser l'allongement de certaines racines.

5.2. Plausibilité des nouvelles hypothèses intégrées dans le modèle

Dans ce chapitre, un modèle structure-fonction de plante entière de ray-grass anglais représentant l'architecture complète a été développé en combinant un modèle basé sur l'autorégulation qui représente la morphogenèse aérienne (comme proposé par Verdenal *et al.*, 2008) avec un modèle de développement racinaire 3D simple et générique (adapté de Pagès *et al.*, 2014). À ma connaissance, cette approche constitue la première tentative de modèle intégré d'architecture de plante entière. Le couplage des deux modèles préexistants se fonde sur deux principes : i) le déclenchement des racines nodales est dépendant des règles d'autorégulation de l'architecture aérienne et ii) la vitesse et le potentiel d'allongement des racines sont dépendants de l'allocation de la biomasse provenant de la partie aérienne.



L'émergence de la pointe de la feuille hors des gaines des feuilles précédentes est supposée être l'évènement clé régulant le développement de l'ensemble de la plante virtuelle. Dans une étude précédente, cette hypothèse a été testée avec succès sur la morphogenèse aérienne (Verdenal *et al.*, 2008). Dans cette présente étude, nous allons plus loin en supposant qu'une partie de l'évolution de la structure du système racinaire est également régulée par l'émergence des feuilles. L'émission des racines nodales (qui constituent le premier ordre de ramification du système racinaire) fait partie de ces processus racinaires régulés par la partie aérienne et ne nécessitant donc pas de paramétrage spécifique. Cette hypothèse de régulation du système racinaire par la partie aérienne a été évaluée à l'aide de mesures indépendantes portant sur deux cultivars de ray-grass anglais ayant des morphologies aériennes contrastées. L'introduction de la régulation dans le modèle n'a pas conduit à une incompatibilité majeure entre les sorties du modèle et les mesures. Ainsi, la plausibilité de cette hypothèse est confirmée.

L'allocation du carbone provenant de la partie aérienne vers le système racinaire a été définie par une règle simple : la partie aérienne utilise tout le carbone nécessaire pour réaliser sa croissance et le carbone restant est mis à disposition du système racinaire afin de réaliser la totalité ou une partie (si la quantité de carbone est insuffisante) de sa croissance potentielle. Cette règle découle de l'hypothèse que les feuilles sont des organes autotrophes pour le carbone et étant les organes les plus proches de la source de carbone (elles-mêmes), elles l'utilisent en premier (Escobar-Gutiérrez *et al.*, 1998). Ce point de vue fait référence à la « push hypothesis » pour la croissance racinaire, qui est connue pour être réaliste lorsque les conditions du sol sont supposées non limitantes (Farrar et Jones, 2000), ce qui est le cas dans cette étude. Sur ce principe, notre modèle contraste avec d'autres approches pour lesquelles la proportion de la croissance potentielle qui est réalisée est identique pour tous les organes de la plante (voir par exemple le modèle Graal, Drouet et Pagès, 2003 ; ou le modèle GreenLab, Dong *et al.*, 2008). Dans ces modèles, les variations du ratio biomasse aérienne/biomasse racinaire sont modélisées différemment que dans notre modèle. Dans le modèle Graal par exemple, les diamètres apicaux des racines sont diminués lorsque le coefficient de satisfaction en carbone est faible. Ainsi, la demande en carbone du système racinaire est réduite (due à un allongement potentiel réduit) alors que la demande en carbone de la partie aérienne n'est pas affectée. Les variations du ratio de biomasse sont donc liées, dans le modèle Graal, aux variations de la demande en biomasse du système racinaire et non aux variations de la



proportion du carbone assimilé que la partie aérienne n'utilise pas comme dans notre présent modèle.

5.3. Intérêts et limites de ce modèle pour la prise en compte de l'impact des ressources du sol sur le développement

Actuellement, dans le modèle, le développement racinaire et sa capacité à capter les ressources du sol n'ont aucune influence sur le développement aérien puisque ces ressources sont supposées non limitantes. Afin de pouvoir remplir l'objectif d'inclure les effets, sur le développement de prairies, de l'eau et des nutriments disponibles dans le sol, il est nécessaire de s'assurer de la possibilité de coupler le modèle avec un modèle de sol et d'y inclure des réponses de croissance des plantes aux stress abiotiques.

Le flux de ressources provenant du sol peut être estimé avec un modèle d'échange plante-sol, en utilisant l'architecture 3D générée par le modèle (p.ex. Doussan *et al.*, 2006). De plus, les processus de sénescence des feuilles et des racines pouvant être modélisés explicitement dans le modèle, une estimation des nutriments relâchés dans le sol par la plante peut être réalisée.

La mortalité des racines est un facteur important dans les prairies car elle détermine une grande partie du carbone et des nutriments perdus par la plante (Aerts *et al.*, 1992; Gill *et al.*, 2002). La mortalité des racines n'a pas été incluse dans le modèle puisque cette étude a porté sur les premières centaines de degrés jours, correspondant à la phase d'implantation, au cours de laquelle la mortalité des racines est très limitée. Chez le ray-grass anglais, la durée de vie des racines varie entre 2 et 6 mois (Garwood, 1967). Elle dépend du diamètre de la racine et de la masse volumique des racines (Eissenstat et Yanai, 1997; Van Der Krift et Berendse, 2002). Ces informations sont facilement accessibles dans le modèle. La sénescence due à la mortalité des feuilles pourrait également contribuer à la production de litière.

Les réponses des plantes à la sécheresse et à la nutrition en azote peuvent être décrites par leurs effets sur la croissance et le développement. Une méthode d'intégration des réponses au déficit hydrique est présentée dans le chapitre 3. Les réponses à la nutrition en azote ont été décrites pour le ray-grass anglais (Gastal *et al.*, 2014) et peuvent être facilement intégrées dans le modèle.

Les hypothèses du modèle sont relativement génériques chez les espèces herbacées (Lafarge et Durand, 2011). Cette caractéristique du modèle est importante dans la perspective



de l'utiliser pour simuler le développement de prairies pluri-spécifiques et comprendre les compétitions pour la lumière et les ressources du sol en leur sein. Cependant, une limite à la généralité réside dans l'estimation de la production de biomasse qui est basée sur une relation empirique (équation 2.15) et non sur la capture de ressources. L'utilisation d'une relation empirique a permis de faciliter le paramétrage dans le cadre de cette étude basée sur des expériences en serres et d'éviter des calculs de transfert de lumière, pour estimer l'interception de lumière des plantes, complexes à l'intérieur d'une serre. Cependant, d'autres relations fondées sur l'interception de la lumière (Monteith et Moss, 1977) ou la photosynthèse des feuilles (Evers *et al.*, 2007) pourraient remplacer la relation actuelle.

La représentation de l'ensemble de l'architecture racinaire est coûteuse en temps d'exécution dans le modèle (due principalement au nombre très grand d'objets tels que les segments racinaires). Une autre approche de modélisation du système racinaire est basée sur la modélisation de l'activité des méristèmes dans le sol (Dupuy, Vignes, *et al.* 2010). Cette approche permet de représenter le développement du système racinaire par des flux de densité racinaire dans le sol. Dans la plupart des modèles de culture, la seule information concernant le système racinaire utilisée afin d'estimer les échanges entre la plante et le sol est la distribution des densités de racines (par exemple le modèle STICS, Brisson *et al.*, 2008). L'utilisation de ce type de modèle pour représenter le déploiement du système racinaire dans notre modèle peut paraître une alternative pertinente.



Conclusion

Le modèle présenté dans ce chapitre est, à ma connaissance, un des premiers modèles de morphogenèse de plante entière couplant les architectures 3D des parties aérienne et racinaire. Ce modèle s'est avéré capable de simuler les déploiements des architectures de géotypes de ray-grass anglais contrastés. De plus, sa nature autorégulée, lui permet de reproduire les réponses à l'intensité d'une défoliation et à la compétition pour la lumière sans nécessiter de contrôle central ou des consignes données *a priori*. Ces capacités sont le résultat d'un couplage des morphogenèses aérienne et racinaire via des hypothèses de coordination et d'allocation de biomasse. Cette étude ne montre en aucun cas la véracité de ces hypothèses. Cependant, la manière réaliste dont le modèle restitue le déploiement de l'architecture de la plante entière prouve la plausibilité de l'ensemble des hypothèses. Au vu des capacités de simulations, l'utilisation de cette version améliorée du modèle L-grass peut contribuer à faciliter notre compréhension des interactions entre la dynamique de la végétation, les ressources du sol et la gestion des prairies.



Chapitre 3 :

Modélisation de l'impact des ressources du sol sur la morphogenèse de la plante dans le modèle L-grass

Introduction

Le modèle L-grass, tel qu'il est décrit dans le chapitre précédent, permet de simuler les réponses de la plante entière de ray-grass anglais (partie aérienne et système racinaire) à la défoliation et à la compétition pour la lumière. Un autre facteur impactant fortement le développement des prairies est la disponibilité des ressources du sol, dont notamment l'eau. Dans la perspective de l'utilisation du modèle L-grass pour la modélisation de prairies pluri-spécifiques, la capacité du modèle à intégrer les réponses au déficit hydrique est indispensable.

Pour modéliser les réponses au déficit hydrique, il est nécessaire de pouvoir quantifier la quantité d'eau contenue dans le sol disponible à la plante. Pour cela, l'utilisation d'un modèle des flux d'eau dans le sol (appelé modèle de sol) est nécessaire. Par la suite, la modélisation de l'impact du stress hydrique (quantité d'eau insuffisante pour le développement de la plante) sur la morphogenèse de la plante doit être inséré dans le modèle de morphogenèse.

Les objectifs de l'étude présentée dans ce chapitre sont :

- 1) Proposer une méthode de couplage du modèle L-grass avec un modèle de sol et intégrer les réponses morphogénétiques au stress hydrique.
- 2) Observer le comportement de la plante virtuelle subissant différents scénarios d'apport en eau.
- 3) Observer le comportement de deux morphotypes contrastés face à ces différents scénarios.



1. Modélisation de l'impact des ressources du sol sur la morphogenèse d'une plante

1.1. Modèle de sol

Ces dix dernières années, des modèles 3D continus couplant des modèles de flux d'eau dans le sol et à l'intérieur du système racinaire ont été développés (Doussan *et al.*, 2006; Javaux *et al.*, 2008). Dans ces derniers, les flux d'eau entrant et circulant dans chaque segment racinaire sont calculés en fonction des conductivités radiale et axiale estimées du segment. Le fonctionnement réaliste de ces modèles entraîne donc un nombre élevé de calculs qui restreint, pour le moment, leur utilisation pour des simulations de quelques heures sur un système racinaire non évolutif. Dans le cadre d'utilisation du modèle L-grass (simulation du développement d'un couvert végétal sur plusieurs mois), l'utilisation d'un modèle de sol et d'absorption des ressources plus simple, tel que ceux utilisés dans les modèles de cultures, semble plus approprié. En effet, les principaux modèles de culture intègrent des systèmes d'échange d'eau entre le sol, la plante et l'atmosphère (p.ex. le modèle AquaCrop, Steduto *et al.*, 2009; le modèle STICS, Brisson *et al.*, 2008). Les échanges sont modélisés en fonction des conditions climatiques, de la transpiration des plantes du couvert, de l'évaporation du sol et de la disponibilité en eau dans le sol. Ces modèles ne tiennent pas compte de l'architecture du système racinaire mais seulement des zones de présence des racines.

Le modèle de sol utilisé dans cette étude a été programmé par Gaëtan Louarn en se basant sur le modèle de sol intégré dans le modèle de culture STICS (Brisson *et al.*, 2008). Ce modèle simule l'évolution de la quantité d'eau dans le sol jour après jour. Le sol est représenté par un ensemble de volumes superposés définis en entrée du modèle. Chaque volume a des paramètres correspondant au type de sol en relation avec la capacité de rétention d'eau tels que la capacité au champ et le point de flétrissement. L'évolution de la quantité d'eau dans chaque volume est déterminée en fonction de la transpiration de la plante, de l'évaporation d'eau du sol, des apports en eau liés aux précipitations et à l'irrigation et de l'infiltration.

L'évaporation d'eau du sol et la transpiration sont dépendantes des conditions climatiques et de l'eau disponible dans le sol. Afin de quantifier ces deux phénomènes, l'évapotranspiration potentielle (ET_p) a été intégrée en entrée du modèle. Cette variable représente la quantité d'eau maximale (exprimée en mm) pouvant être transpirée par les plantes ou évaporée du sol et est la somme de la transpiration potentielle (T_p) de la plante et



de l'évaporation potentielle (E_p) du sol. Dans le modèle, les flux d'eau à l'intérieur de la plante sont négligés. Autrement dit, l'eau transpirée par la plante est directement prélevée dans le sol. L'évapotranspiration potentielle représente donc la quantité maximale d'eau pouvant être prélevée du sol par la plante et par l'évaporation du sol. Cette variable ET_p peut être estimée en fonction des conditions climatiques telles que la température, la vitesse du vent, le rayonnement net et l'humidité relative de l'air par l'équation de Penman. La proportion d'évaporation potentielle dans l'évapotranspiration potentielle est estimée en fonction de l'efficacité d'interception du rayonnement (LIE) par le couvert.

La transpiration réelle est la proportion de la transpiration potentielle réalisable, en fonction de la quantité d'eau transpirable, dans les volumes du sol où les racines sont présentes. La quantité d'eau transpirée est prélevée sur l'ensemble de ces volumes et le prélèvement dans chaque volume est dépendant de la densité de longueur racinaire qu'il contient.

Entre deux précipitations, l'évaporation potentielle est réalisée jusqu'à l'atteinte d'un seuil d'évaporation maximale (notée U ; mm). Une fois le seuil dépassé, une partie seulement de l'évaporation potentielle (appelée évaporation réelle) est réalisée. La proportion de E_p réalisée décroît plus ou moins rapidement, en fonction d'un paramètre (noté b) dépendant du type de sol. L'évaporation réelle est répartie sur les volumes dont la profondeur est inférieure à la profondeur maximale de sol affecté par l'évaporation (notée $ZESX$). L'évaporation décroît avec la profondeur jusqu'à être nulle après $ZESX$.

L'infiltration de l'eau vers la profondeur est modélisée en fonction des surplus d'eau par rapport à la capacité du sol. Autrement dit, si la quantité d'eau dans un volume est supérieure à la quantité d'eau maximale que peut contenir ce volume de sol (dépendant du type de sol), alors le surplus s'infiltré dans le volume situé en dessous. Les apports en eau dans le sol, via les précipitations ou l'irrigation, sont ajoutés dans la première couche en surface du sol, puis le système d'infiltration répartit cette eau dans la totalité du sol.

1.2. Modélisation du stress hydrique dans le modèle L-grass

L'impact d'un stress hydrique sur le développement de la plante est difficile à estimer à cause, principalement, du grand nombre de processus morphogénétiques (par exemple, la division et l'allongement des cellules) et physiologiques (par exemple, l'assimilation en carbone) de la plante affectés par ce stress (Hsiao, 1973). Afin de quantifier le déficit



hydrique, la fraction d'eau du sol transpirable (FTSW) restante dans la partie du sol accessible à la plante, est utilisée comme indice de stress. Cet indice a été utilisé, dans le passé, afin de quantifier les réponses morphogénétiques au stress hydrique observées (Lebon *et al.*, 2006). Dans notre modèle, les réponses au stress hydrique ont été modélisées sur trois processus qui sont l'allongement des feuilles, l'allongement des racines et la photosynthèse (en termes de production de biomasse). Ces réponses ont été définies comme une réduction linéaire du pourcentage de réalisation du potentiel lorsque l'indice FTSW est inférieur à un seuil de détection du stress par la plante (Figure 3.1). Le seuil de détection du stress pour le processus d'allongement foliaire (respectivement, d'allongement racinaire et de photosynthèse) est noté $SeuilF$ (respectivement $SeuilR$ et $SeuilP$).

L'impact du déficit hydrique sur la photosynthèse a été modélisé comme une réduction de la production de biomasse (Eq. 2.15). Cette diminution de photosynthèse est principalement liée à la fermeture des stomates entraînant une diminution des échanges gazeux entre l'atmosphère et la plante.

Un déficit hydrique affecte l'allongement foliaire principalement par un effet direct sur la pression de turgescence (Jones 1988). L'impact du stress hydrique a été simulé par la réalisation d'un pourcentage de l'allongement potentiel pour toutes les feuilles. Ce pourcentage correspond à l'indice de stress hydrique du processus d'allongement foliaire. L'intégration de ce stress implique d'adapter la croissance des feuilles dans le modèle L-grass. Cette croissance est divisée en deux phases : phase de croissance dans les gaines des feuilles précédentes (Phase 0) et phase de croissance hors gaines (Phase 1). Durant la Phase 0, la feuille accumule un potentiel de croissance (lié au processus de division cellulaire) jusqu'à l'émergence de la pointe de la feuille hors des gaines. Au moment de cet événement, la longueur finale potentielle de la feuille est calculée en fonction de la durée de la croissance en Phase 0 (Eq. 2.2), correspondant à l'accumulation du potentiel. En cas de stress, la croissance en Phase 0 est ralentie, et donc la durée de cette croissance jusqu'à l'émergence augmente. Cela entraîne une longueur finale potentielle de feuille plus importante en cas de stress, ce qui n'est pas le cas dans la réalité puisque le processus de division cellulaire et donc l'accumulation du potentiel, sont également ralentis lors d'un stress hydrique. Afin de tenir compte de cela, la longueur finale potentielle d'une feuille est recalculée en fonction de la durée théorique de la croissance en Phase 0. Lors de l'émergence d'une feuille, cette durée théorique est définie comme la durée de croissance en Phase 0 que la feuille aurait réalisée si elle n'avait pas subi de stress hydrique. Autrement dit, la longueur finale potentielle d'une



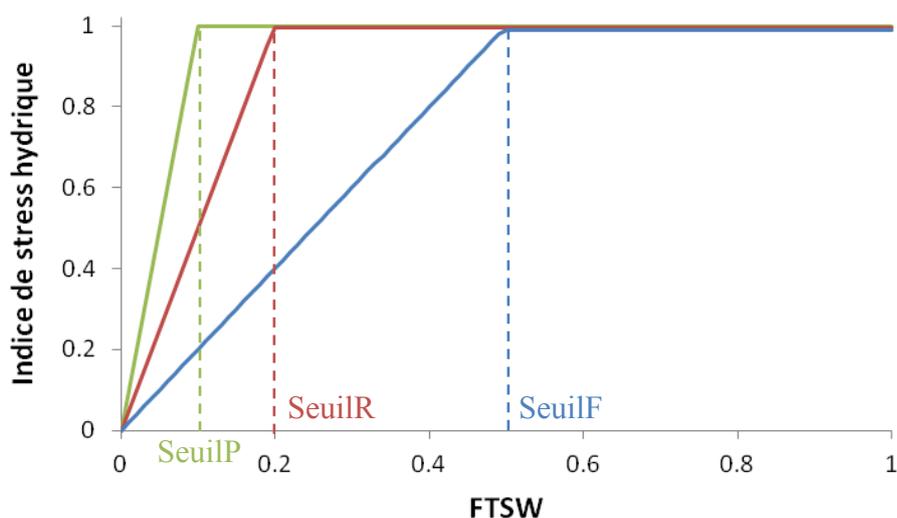


Figure 3.1 : Fonction de calcul des indices de stress hydrique pour les processus d'allongement des feuilles (bleu), d'allongement des racines (rouge) et de photosynthèse (vert). Les lignes verticales pointillées représentent les seuils de détection par la plante du déficit hydrique.

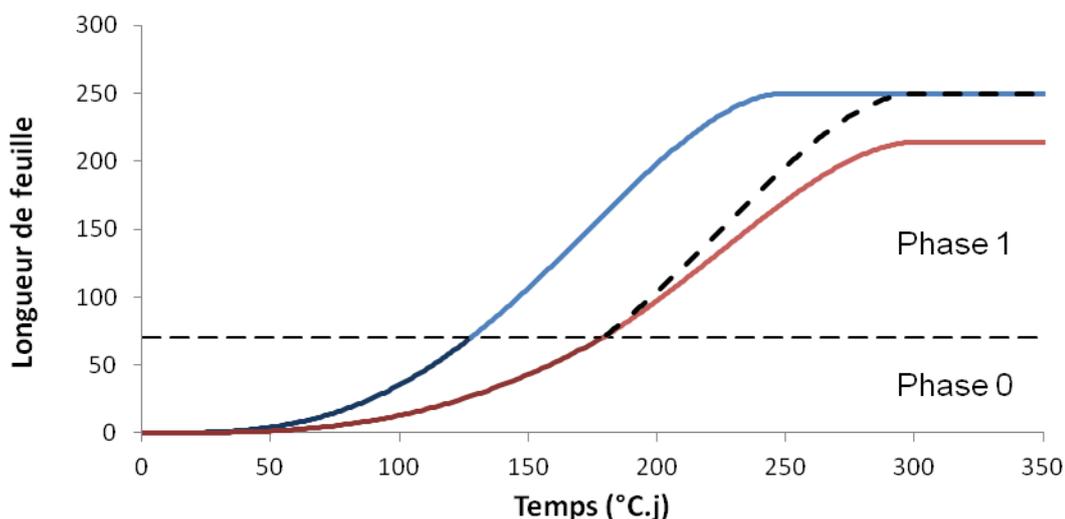


Figure 3.2 : Courbes de croissance d'une feuille sans (courbe bleu) et avec (courbe rouge) des conditions de stress hydrique. L'indice de stress hydrique utilisé dans cette illustration est 0,7. La longueur de la gaine de la feuille précédente est représentée par la ligne pointillée horizontale. Cette ligne délimite la croissance en Phase 0 (courbe foncée) et la croissance en Phase 1 (courbe claire). La courbe en pointillé représente la croissance potentielle en Phase 1 de la feuille stressée. Cette courbe est identique à la croissance en Phase 1 de la feuille non stressée (partie claire de la courbe bleue).



feuille est uniquement dépendante de sa longueur lors de l'émergence de sa pointe et n'est donc pas influencée par le stress hydrique qu'a subi la feuille durant sa croissance en Phase 0. Concernant la croissance en Phase 1, la partie du potentiel non réalisée à un pas de temps donné, ne sera pas récupérable par la feuille. Autrement dit, une feuille sera plus courte si elle a subi un stress hydrique durant sa croissance en Phase 1 (Figure 3.2). Ces adaptations du modèle L-grass pour intégrer le stress hydrique ne modifient en rien le développement d'une plante non stressée puisque la durée de croissance théorique en Phase 0 est la durée de croissance réelle pour une feuille non stressée.

Concernant le processus d'allongement racinaire, le stress hydrique n'a pas été modélisé sur l'ensemble des pointes, comme pour les feuilles, mais sur chacune des pointes racinaires en fonction de l'indice de déficit hydrique FTSW local. Plus précisément, l'indice de stress hydrique d'une pointe racinaire a été calculé en fonction de la FTSW du volume de sol dans lequel elle se situe. Dans le cas où la FTSW est inférieure au seuil de détection du stress, le potentiel d'allongement de l'axe racinaire (Eq. 2.7) est diminué. Dans la réalité, cette diminution de l'allongement racinaire a été observée et est supposée être principalement due à l'augmentation de la résistance du sol avec le déficit hydrique (Bengough *et al.* 2011). Ces diminutions de potentiel entraînent une diminution de la demande en carbone du système racinaire.

La croissance foliaire est le premier de ces trois processus affecté lors d'un déficit hydrique, suivi du processus d'allongement racinaire et enfin du processus de photosynthèse. Autrement dit, les valeurs des seuils doivent respecter l'ordre suivant :

$$\text{SeuilP} < \text{SeuilR} < \text{SeuilF}$$

2. Réponses morphogénétiques du ray-grass anglais virtuel à différents stress hydriques.

2.1. *Expérience virtuelle*

Dans le but d'analyser le comportement du modèle L-grass en cas de simulation d'un stress hydrique sur une plante virtuelle, une expérience virtuelle a été réalisée. Cette expérience a consisté à simuler le développement d'un ray-grass anglais subissant différents scénarios d'apport en eau. Les paramètres de morphogenèse aérienne et racinaire et



d'allocation de biomasse ont été repris du chapitre précédent (Tableau 2.2) et ont correspondu aux paramètres du morphotype 3 de la première expérience virtuelle (Figure 2.9).

Le sol virtuel utilisé dans cette étude est discrétisé en couches horizontales (donc en 1D). Les caractéristiques du type de sol utilisées ont été semblables à celles du sol du site INRA de Lusignan. La profondeur maximale de sol affecté par l'évaporation (ZESX) est fixée à 30 cm et le seuil d'évaporation maximale (U) est fixé à 5 mm. Au début de chaque simulation de l'expérience virtuelle, le sol était saturé en eau. Les pas de temps entre le modèle de sol et le modèle de morphogenèse de plante ne sont pas identiques. En effet, le modèle de sol est basé sur un pas de temps d'un jour alors que le modèle de morphogenèse utilise un pas de temps de un degré jour. Afin d'obtenir une concordance temporelle entre les deux modèles, la température moyenne journalière (Tmoy) a été introduite dans les simulations. Ainsi, les mises à jour des quantités d'eau dans le sol et des indices de stress hydrique ont été réalisées tous les Tmoy pas de temps du modèle L-grass. Pour cette expérience virtuelle, la température moyenne journalière a été supposée constante et égale à 15°C. Un autre paramètre climatique a été intégré dans le modèle de sol : l'évapotranspiration potentielle. La valeur de ce paramètre a été fixée à 3,5 tout au long de la simulation. Ces conditions climatiques correspondent aux conditions climatiques moyennes observées à Lusignan durant un mois de mai. Les valeurs des paramètres de condition climatique et de stress hydrique sont présentées dans le tableau 3.1.

Tableau 3.1. Valeurs, unités et descriptions des paramètres de condition climatique et de stress hydrique utilisés dans l'expérience virtuelle.

Paramètre	valeur	unité	description
Condition climatique			
Tmoy	15	°C	Température moyenne journalière
ET _p	3.5	mm	Evapotranspiration potentielle
Stress hydrique			
SeuilF	0.5	-	Seuil de détection d'un stress hydrique pour le processus d'allongement foliaire
SeuilR	0.2	-	Seuil de détection d'un stress hydrique pour le processus d'allongement racinaire
SeuilP	0.1	-	Seuil de détection d'un stress hydrique pour le processus de photosynthèse



La répartition de l'évapotranspiration potentielle entre la transpiration potentielle de la plante et l'évaporation potentielle du sol nécessite, dans le modèle de sol, l'efficacité d'interception du rayonnement (LIE) du couvert. Dans cette expérience, la plante est isolée et donc non située au sein d'un couvert. Afin d'estimer une efficacité d'interception cohérente, la plante est placée dans un couvert dont la distance entre plantes est de 120 mm. Au sein de ce couvert, l'impact de la compétition pour la lumière sur le développement de la plante est supposé négligeable sur la durée de la simulation. La plante est donc supposée être dans les mêmes conditions qu'une plante isolée. L'efficacité d'interception du couvert est estimée en fonction de l'indice de surface foliaire (LAI) du couvert en s'appuyant sur la loi de Beer-Lambert (Monsi and Saeki, 1953, traduit en anglais en 2005) :

$$LIE = (1 - e^{-k LAI}) \quad (3.1)$$

Avec k le coefficient d'extinction fixé à 0.5 dans l'expérience virtuelle.

Les simulations ont été réalisées sur les 800 premiers degrés jours (soit environ 53 jours) de développement de la plante. Afin de simuler différents déficits hydriques, différents scénarios d'apport en eau ont été simulés. Ces apports en eau représentent des apports via des précipitations et de l'irrigation. Les quatre scénarios simulés ont été les suivants (Figure 3.3) :

- scénario I : apport de 5 mm d'eau chaque jour
- scénario II : apport de 5 mm tous les 12 premiers jours, puis apport de 5 mm un jour sur trois.
- scénario III : apport de 5 mm d'eau tous les 12 premiers jours, puis apport de 20 mm en un jour tous les 9 jours.
- scénario IV : apport de 5 mm tous les 26 premiers jours, puis aucun nouvel apport n'a été réalisé jusqu'à la fin de l'expérience.

Le scénario I correspond à des conditions sans déficit hydrique. Autrement dit, durant ce scénario, le sol est constamment saturé en eau. Les scénarios II et III correspondent à des apports réguliers mais avec des fréquences et des volumes d'apport plus ou moins grands. Le scénario IV correspond à un stress hydrique sur une longue période tel qu'une sécheresse.



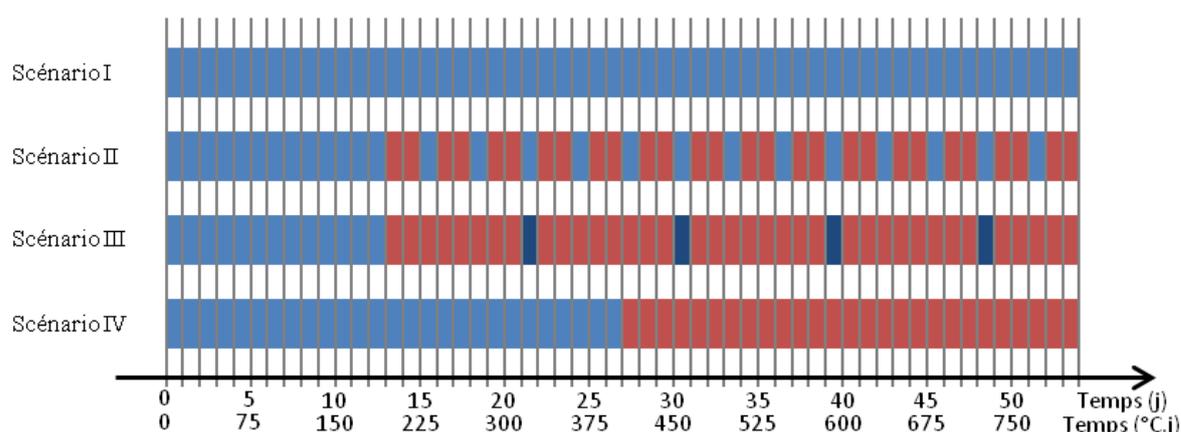


Figure 3.3 : Représentation des quatre scénarios d'apport en eau utilisés dans l'expérience virtuelle. Les zones bleu clair représentent des apports de 5 mm par jour, les zones bleu foncé représentent des apports de 20 mm et les zones rouges représentent les jours sans apport d'eau.

2.2. Résultats et discussions

Les différents scénarios d'apport en eau ont permis de produire différents niveaux de stress hydrique sur la plante. En effet, les évolutions de la fraction d'eau transpirable du sol, disponible à la plante, divergent fortement entre les différents scénarios (Figure 3.4). Pour le scénario I, le sol reste saturé en eau tout au long de la simulation et donc aucun déficit en eau n'a été observé (la FTSW est constamment à 1). Les scénarios II et III ont impliqué des FTSW variant en dent de scie, en fonction des apports en eau, et diminuant globalement au cours du temps. Pour le scénario IV, la FTSW a diminué rapidement après l'arrêt d'apport en eau, puis s'est stabilisée et a augmenté en fin de simulation. Cette augmentation de FTSW s'explique, d'après les sorties graphiques (Figure 3.5), par l'atteinte par les racines des couches profondes du sol non affectées par l'évaporation (après 30cm de profondeur) et donc contenant une fraction d'eau transpirable élevée. Les différences de déficits hydriques sont semblables à celles observées dans un champ de maïs entre plantes irriguées et plantes non irriguées (Escobar-Gutiérrez et Combe, 2012). Les scénarios III et IV ont été les scénarios durant lesquels la plante a été le plus souvent stressée au niveau de son allongement foliaire. En effet, lors de ces scénarios, l'allongement foliaire a été affecté par le déficit hydrique durant 20 jours, ce qui a été supérieur aux 9 jours de stress pour le scénario II et 0 jour pour le scénario I. La fraction d'eau transpirable du sol disponible à la plante a été en moyenne, sur l'ensemble de l'expérience, la plus faible pour les scénarios III avec une valeur de 0,62. Les scénarios II et IV ont entraîné des valeurs moyennes de cet indice de déficit de respectivement 0.71 et 0.65.



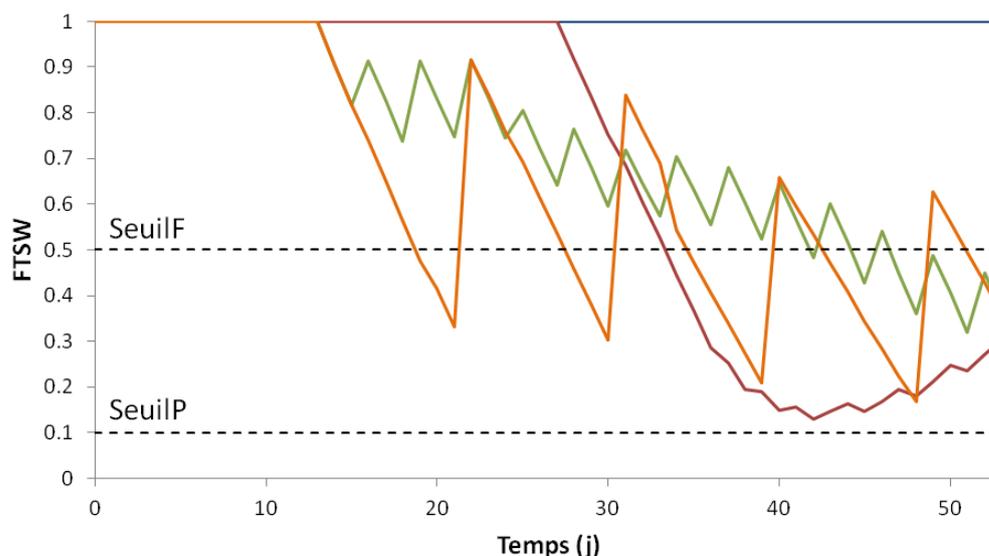


Figure 3.4 : Évolution de la fraction d'eau transpirable du sol (FTSW) disponible à la plante au cours des simulations des quatre scénarios d'apport en eau (scénario I : bleu ; scénario II : vert ; scénario III : orange ; scénario IV : rouge). Les lignes pointillées noires représentent les seuils de détection du stress hydrique pour le processus d'allongement foliaire (SeuilF) et pour la photosynthèse (SeuilP).

Au vu des sorties graphiques du modèle, la morphologie de la plante virtuelle a été visiblement affectée par les différents scénarios d'apport en eau (Figure 3.5). Ces différences de morphologies ont été visibles tant au niveau de la partie aérienne que du système racinaire. Les principaux traits morphologiques de la plante après 800 °C.j de développement suivant les différents scénarios d'apport en eau sont présentés dans le tableau 3.2.

Les déficits hydriques ont entraîné, après 800 °C.j de développement, une diminution de 9, 19 et 51 % du nombre de feuilles respectivement pour les scénarios II, III et IV, par rapport au scénario I sans déficit hydrique (Tableau 3.2). Cette diminution a été corrélée au ralentissement de la vitesse d'émergence des feuilles qui a été affectée par la diminution de la vitesse d'allongement de celles-ci, causée par le déficit hydrique. Cette diminution de la vitesse d'émergence a entraîné, via les règles d'autorégulation du modèle, une diminution des émissions de nouvelles talles, de respectivement 12, 8 et 43 % après 800 °C.j de développement, et de nouvelles racines nodales, de respectivement 10, 25 et 72 %. Les longueurs des feuilles ont également été diminuées par le stress hydrique comme l'atteste la diminution de la surface foliaire moyenne par feuille de 3, 27 et 39 % respectivement pour les scénarios II, III et IV. Les déficits hydriques ont également provoqué des diminutions des surfaces foliaires et des biomasses aériennes des plantes virtuelles. Ces impacts du stress hydrique sur la partie aérienne et sur l'émission des racines nodales sont concordants avec des



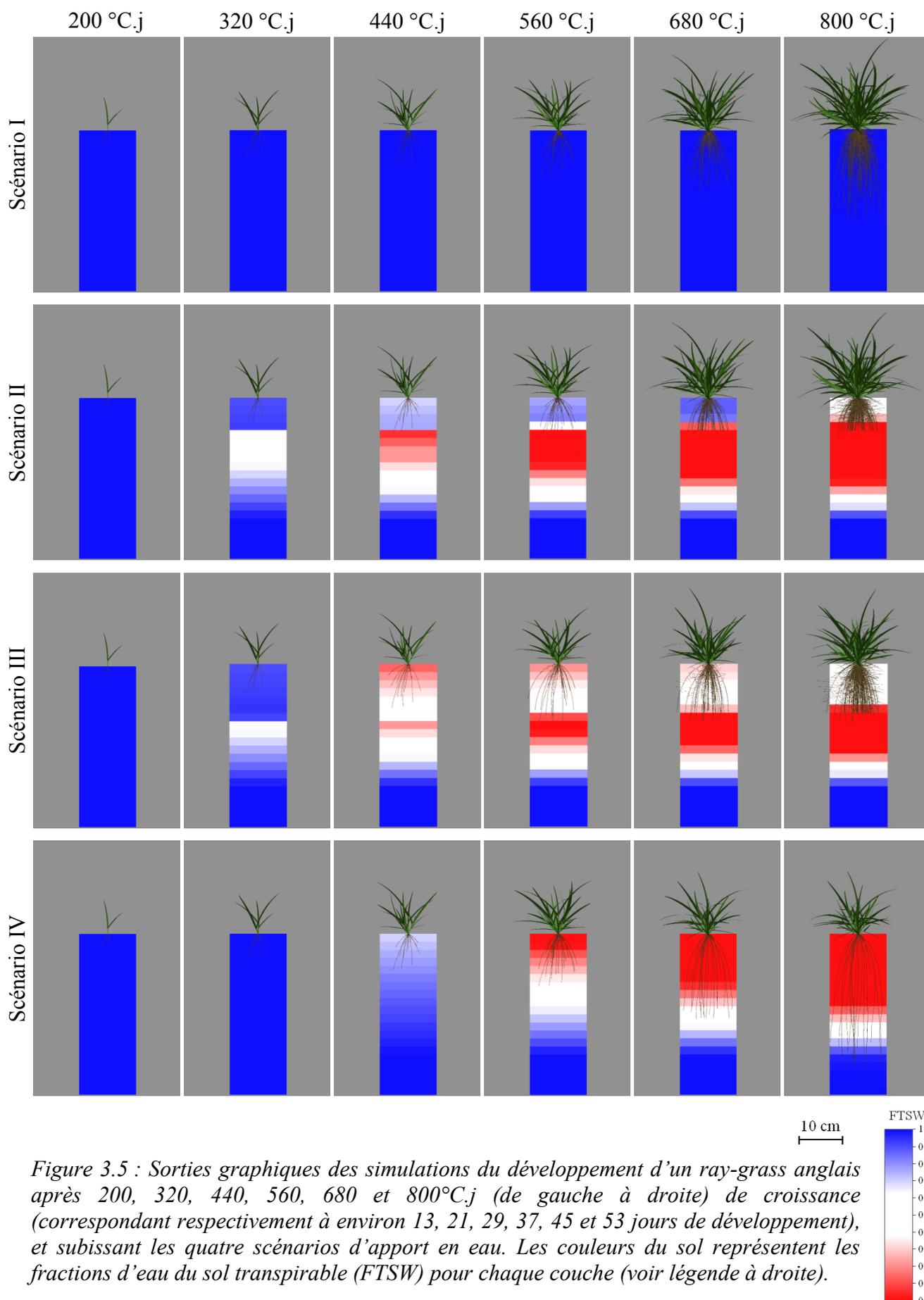


Figure 3.5 : Sorties graphiques des simulations du développement d'un ray-grass anglais après 200, 320, 440, 560, 680 et 800°C.j (de gauche à droite) de croissance (correspondant respectivement à environ 13, 21, 29, 37, 45 et 53 jours de développement), et subissant les quatre scénarios d'apport en eau. Les couleurs du sol représentent les fractions d'eau du sol transpirable (FTSW) pour chaque couche (voir légende à droite).



Tableau 3.2. Description des principaux traits morphologiques de la partie aérienne et du système racinaire de plantes du **morphotype 3** subissant différents scénarios d'apport en eau. Les traits ont été collectés après 800 degrés jours (soit environ 53 jours) de simulation.

Scénario	FTSW* moyenne	Nombre de			Surface foliaire totale (cm ²)	Biomasse		Ratio Shoot:Root	Longueur totale		Longueur de l'axe principal de racine le plus long (mm)
		feuilles	talles	racines		aérienne (g)	racinaire (g)		axes principaux des racines (m)	latérales (m)	
I	1	160	51	104	522.82	1.449	0.498	2.913	11.52	21.29	224
II	0.713	145	45	94	459.51	1.222	0.328	3.726	6.58	23.75	89
III	0.622	129	47	78	304.70	0.695	0.387	1.795	7.97	31.67	142
IV	0.655	78	29	29	156.30	0.344	0.132	2.602	5.44	1.94	335

* Moyenne sur les 800°C.j de la fraction d'eau du sol transpirable accessible à la plante

observations sur le ray-grass anglais et sur la fétuque, retranscrites dans la littérature (Gales, 1979; Norris, 1982; Loo, 1992; Assuero *et al.*, 2002).

Le nombre de racines nodales n'a pas été le seul trait morphologique du système racinaire de la plante virtuelle affecté par le déficit hydrique. En effet, les architectures des systèmes racinaires ont été très contrastées suivant les différents scénarios d'apport en eau (Figure 3.5). La longueur totale des axes principaux des racines nodales a été diminuée de 43, 31 et 53 % respectivement pour les scénarios II, III et IV par rapport à celle de la plante virtuelle pour le scénario I. Dans des conditions sans déficit hydrique (scénario I), la longueur moyenne de ces axes a été de 11 cm. Cette longueur moyenne a été plus faible lors des scénarios II et III, avec respectivement 10 et 7 cm. Pour le scénario IV, qui correspond à une sécheresse, la longueur moyenne a été plus grande avec 18 cm. La longueur totale de racines latérales a été diminuée de 91 % lors du scénario IV alors qu'elle a été augmentée de 12 et 49 % lors des scénarios II et III. Autrement dit, lors des scénarios d'apport en eau II et III, l'allongement des racines latérales a été favorisé, par rapport aux axes principaux, contrairement au scénario IV lors duquel leur allongement a été quasi inexistant. Cette différence de réponse au déficit hydrique est due aux différences de profils d'assèchement du sol obtenus selon les scénarios.

Lors du scénario IV, les couches supérieures du sol ont été asséchées les premières, formant ainsi un gradient d'humidité augmentant avec la profondeur. Dans ce contexte, les racines latérales, qui se situent principalement en surface, n'ont pas pu se développer puisqu'elles se situent dans un horizon de sol sec. L'allongement racinaire au niveau des pointes des axes principaux des racines nodales a été favorisé parce que ces pointes sont situées plus en profondeur, donc dans les horizons de sol les plus humides. De plus, elles subissent peu la compétition entre les racines pour le carbone puisque les racines latérales ne peuvent pas se développer. Lors des scénarios II et III, les apports en eau réguliers ont permis de maintenir une certaine humidité en surface du sol. Cependant, les apports en eau ont été rapidement évaporés ou transpirés par la plante entre deux périodes d'apports successives. Ainsi, l'apport en eau n'a pas été suffisant pour que l'eau s'infilte plus en profondeur, créant un horizon de sol très sec entre 8 et 25 cm de profondeur pour le scénario II et entre 12 et 25 cm pour le scénario III. Dans ce contexte, les allongements des axes principaux ont été fortement ralentis lorsque leurs pointes racinaires ont atteint cet horizon sec. Par contre, les racines latérales ont pu se développer dans ces deux scénarios puisqu'elles sont émises plus en surface et que leur croissance est plus horizontale.



La distribution des densités de longueur racinaire en fonction de la profondeur a donc été modifiée par les différents scénarios d'apport en eau. Les scénarios II et III ont entraîné une augmentation de la densité de longueur racinaire dans respectivement les 8 et 12 premiers centimètres de profondeur. Peu de racines ont été présentes dans les couches du sol plus en profondeur, diminuant ainsi les densités de racine en profondeur par rapport au scénario I et produisant un faible enracinement de la plante virtuelle. Pour le scénario IV, le contraire a été observé. En effet, les densités racinaires dans les couches du sol les plus en surface ont été fortement diminuées. Cela est principalement dû au faible développement des racines latérales. Les allongements des pointes racinaires plus en profondeur étant favorisés, la plante virtuelle présente un enracinement plus profond et les densités de racines en profondeur ont donc été augmentées. Cette modification de la distribution des densités de longueur lors du scénario IV concorde avec celle observée par Huang et Gao (2000) sur des cultivars de fétuque élevée en condition de sécheresse (aucun apport en eau durant une longue période).

Comme les biomasses aériennes, les biomasses racinaires ont également été réduites lors des trois scénarios de déficit hydrique. Les variations du ratio entre biomasse aérienne et biomasse racinaire n'ont cependant pas été identiques pour ces trois scénarios. En effet, ce ratio a été plus élevé lors du scénario II que lors du scénario I. Pour les scénarios III et IV, ce ratio a été plus faible. Les variations de ce ratio sont liées, dans le modèle, aux variations de la demande en carbone du système racinaire et aux variations de l'offre provenant de la partie aérienne. Cette offre augmente lors d'un stress hydrique puisque la croissance foliaire a diminué, entraînant une proportion d'utilisation par la partie aérienne de la biomasse produite plus faible alors que la production de biomasse totale n'a pas été affectée. Ce phénomène est lié au choix des seuils de détection du stress hydrique : le seuil de détection choisi pour le processus d'allongement foliaire étant inférieur à celui choisi pour la photosynthèse. Le déficit hydrique a également entraîné une diminution de la demande en carbone du système racinaire. Cette diminution s'explique par la présence de racines dans des horizons secs du sol qui ne peuvent donc pas réaliser leur allongement potentiel.

Ainsi, les variations du ratio entre biomasse aérienne et racinaire ont été le résultat d'un équilibre entre l'augmentation de l'offre en carbone vers le système racinaire et la diminution de la demande en carbone du système racinaire. Lors du scénario II, l'apport régulier en eau a permis à la partie aérienne d'être peu affectée par le déficit hydrique tandis que l'allongement de nombreuses racines a été ralenti lors de l'atteinte des couches de sol sec en profondeur par leurs pointes. Ainsi, le système racinaire n'a pas pu profiter de la faible augmentation de



l'offre en carbone. Lors des scénarios III et IV, le manque important d'apport en eau a induit une forte réduction du développement de la partie aérienne de la plante et une augmentation de l'offre en carbone vers les racines. Cette augmentation de l'offre a permis au système racinaire d'être moins affecté que la partie aérienne par le déficit hydrique.

La variation du ratio entre biomasse aérienne et biomasse racinaire, en réponse à un déficit hydrique, a fait l'objet d'observations contradictoires dans la littérature telles que celles obtenues en sortie du modèle. En effet, certaines études ont montré une augmentation de ce ratio (p.ex. Davidson, 1969; Assuero *et al.*, 2002) tandis qu'une diminution a été observée dans d'autres études (p.ex. Gales, 1979; Loo, 1992). Ces réponses contrastées de la plante à différents déficits hydriques montrent bien la complexité des études sur l'impact des déficits hydriques sur le développement aussi bien aérien que racinaire.

3. Différence de réponses morphogénétiques aux stress hydriques de deux morphotypes de ray-grass anglais virtuel.

Les réponses morphogénétiques aux déficits hydriques sont complexes à analyser et comprendre, notamment à cause des diversités de réponses entre les génotypes. Par exemple, un déficit hydrique peut produire un stress positif sur le système racinaire, en termes de biomasse, pour certain génotype et négatif pour d'autres (Crush *et al.*, 2007). Le modèle L-grass étant capable de reproduire la croissance de morphotypes de ray-grass anglais, la simulation de différents déficits hydriques sur différents morphotypes est possible.

3.1. Expérience virtuelle

L'expérience virtuelle décrite dans la partie précédente a été de nouveau réalisée en prenant des paramètres de morphogenèse aérienne différents afin de reproduire l'expérience virtuelle sur un autre morphotype de ray-grass anglais. Pour cela, le morphotype 1 présenté dans la première expérience virtuelle, dans le chapitre précédent, a été utilisé. Le morphotype 1 produit des nombres plus élevés de feuilles, de talles et de racines nodales que le morphotype 3 utilisé dans l'expérience virtuelle précédente (tableau 2.5). De plus, les feuilles du morphotype 1 sont plus courtes et son enracinement est moins profond.



Les quatre scénarios d'apport en eau présentés dans la partie précédente (Figure 3.3) ont été appliqués au morphotype 1 et les résultats des simulations ont été comparés à ceux obtenus précédemment avec le morphotype 3.

3.2. Résultats et discussions

Les évolutions de la fraction d'eau du sol transpirable (FTSW) disponible à la plante suivant les différents scénarios d'apport en eau ont été semblables pour les deux morphotypes virtuels (Figure 3.6). Cependant, la FTSW a été plus élevée pour le morphotype 1 lors des scénarios II et III et moins élevée lors du scénario IV par rapport au morphotype 3. Les différents scénarios ont donc produit des déficits hydriques différents pour les deux morphotypes.

Visuellement, les réponses morphologiques des deux morphotypes aux différents scénarios d'apport en eau ont semblé proches (Figure 3.7). En effet, les deux morphotypes ont présenté, après 800°C.j de développement, des nombres de feuilles plus faibles, des feuilles plus courtes et des enracinements moins profonds lors du scénario II et plus profonds lors du scénario IV, comparé à ceux obtenus lors du scénario I pour lequel aucun déficit hydrique n'a été induit. Cependant, en observant les traits morphologiques du morphotype 1 subissant les différents scénarios (tableau 3.3) et, en les comparant avec ceux du morphotype 3 (tableau 3.2), les différences de réponse aux déficits hydriques n'ont pas été identiques pour les deux morphotypes.

Les biomasses aériennes et les surfaces foliaires totales des plantes virtuelles n'ont pas été affectées de la même manière par les déficits hydriques pour les deux morphotypes. En effet, lors du scénario III, après 800 °C.j de développement, la biomasse aérienne du morphotype 3 a été plus diminuée que celle du morphotype 1 (diminution de 52 % pour le morphotype 3 et de 36 % pour le morphotype 1 par rapport au scénario I sans déficit) alors que l'inverse a été obtenu lors du scénario IV (diminution de 76 % pour le morphotype 3 et de 81 % pour le morphotype 1). Des résultats semblables ont été obtenus concernant les surfaces foliaires des plantes virtuelles. Ces résultats montrent que le morphotype 3 est plus résistant à une longue période de déficit hydrique intense, qui correspond à une période de sécheresse, alors que le morphotype 1 est plus résistant lors d'une succession de périodes plus courtes de déficit séparées par un apport important d'eau.



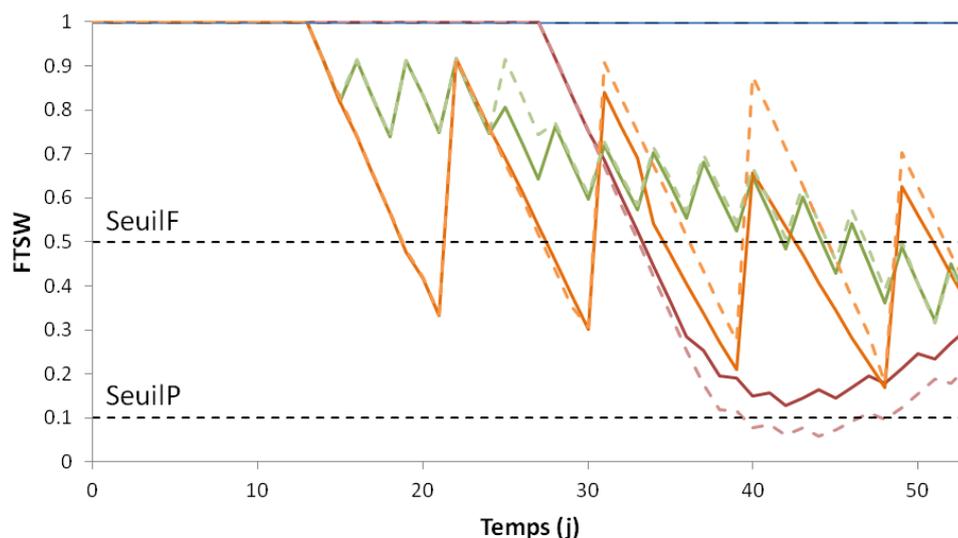


Figure 3.6 : Evolution de la fraction d'eau transpirable du sol (FTSW) disponible à la plante au cours des simulations des quatre scénarios d'apport en eau (scénario I : bleu ; scénario II : vert ; scénario III : orange ; scénario IV : rouge). Les courbes pointillées représentent les évolutions des FTSW pour le morphotype 1 et les courbes pleines celles pour le morphotype 3. Les lignes pointillées horizontales noires représentent les seuils de détection du stress hydrique pour le processus d'allongement foliaire (SeuilF) et pour la photosynthèse (SeuilP).

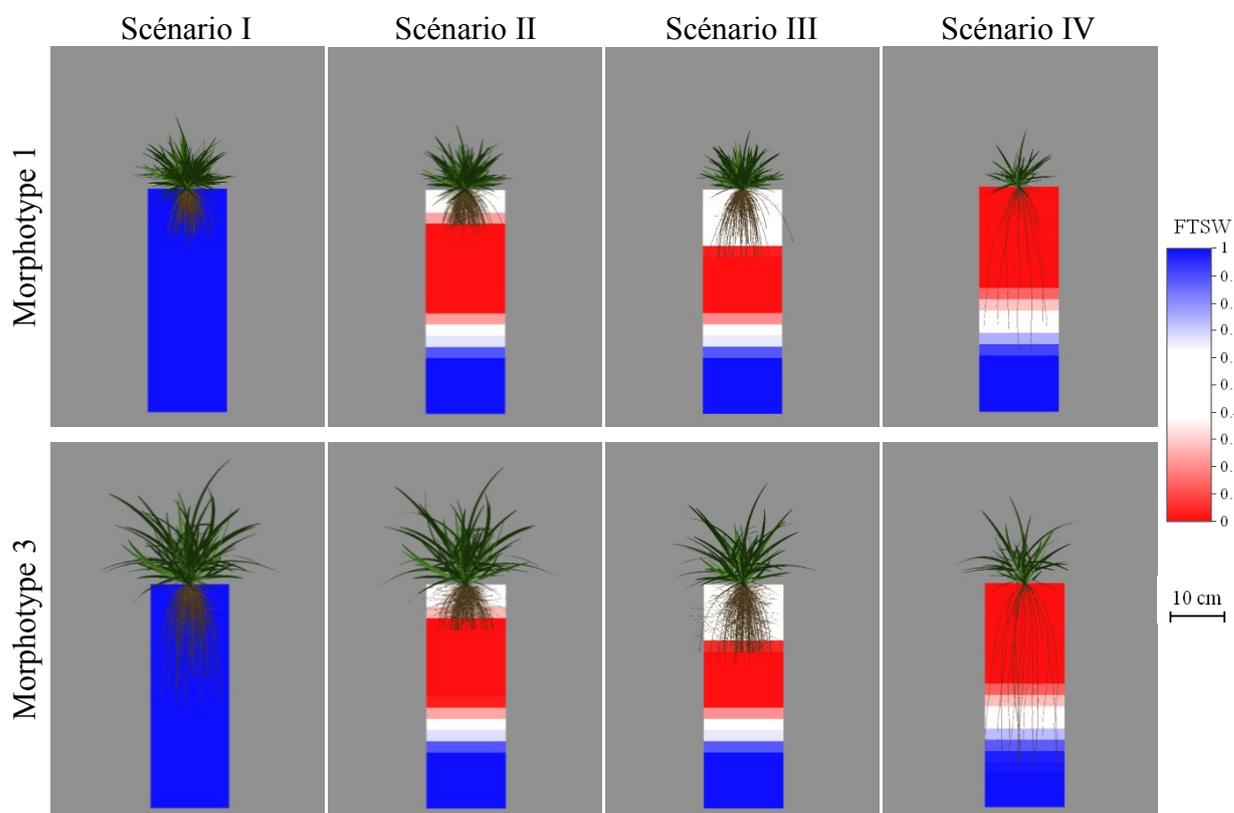


Figure 3.7 : Sorties graphiques des simulations des deux morphotypes après 800°C.j de développement (environ 53 jours) subissant les quatre scénarios d'apport en eau. Les couleurs du sol représentent les fractions d'eau du sol transpirable (FTSW) pour chaque couche (voir légende à droite de la figure).



Tableau 3.3. Description des principaux traits morphologiques de la partie aérienne et du système racinaire de plantes du **morphotype 1** subissant différents scénarios d'apport en eau. Les traits ont été collectés après 800 degrés jours (soit environ 53 jours) de simulation.

Scénario	FTSW* moyenne	Nombre de			Surface foliaire totale (cm ²)	Biomasse		Ratio Shoot:Root	Longueur totale		Longueur de l'axe principal de racine le plus long (mm)
		feuilles	talles	racines		aérienne (g)	racinaire (g)		axes principaux des racines (m)	latérales (m)	
I	1	385	124	223	507.01	1.024	0.401	2.553	10.06	6.65	107
II	0.728	358	117	206	439.50	0.884	0.492	1.795	11.61	10.74	82
III	0.665	308	100	174	330.97	0.653	0.370	1.762	9.91	8.88	122
IV	0.626	118	44	75	97.10	0.195	0.073	2.660	3.63	0.63	295

* Moyenne sur les 800°C.j de la fraction d'eau du sol transpirable accessible à la plante

Lors du scénario IV, la différence entre les deux morphotypes est principalement liée à la différence de profondeur de leur enracinement. En effet, lors des premiers temps de ce scénario, l'apport en eau a été suffisant pour maintenir le sol saturé en eau. A la fin de cette période (début de la période de sécheresse), l'enracinement du morphotype 3 a été plus profond que celui du morphotype 1. Lors du dessèchement des couches supérieures du sol, le morphotype 3 a été moins affecté grâce à la présence de racines dans les couches profondes qui lui ont permis d'avoir une certaine quantité d'eau absorbable disponible. L'absence de racines du morphotype 1 dans ces couches profondes ne lui a pas permis d'accéder à autant d'eau transpirable que le morphotype 3. L'inverse s'est produit lors du scénario III. En effet, après la première période de déficit hydrique, les couches supérieures du sol n'ont pas été complètement asséchées permettant une infiltration relativement profonde des 20 mm d'eau apportés. Cette infiltration de l'apport en eau a été de moins en moins profonde au cours de la simulation à cause de l'assèchement de plus en plus intense des couches supérieures du sol entre deux apports. Ainsi, les racines profondes se situent dans des couches de sol qui s'assèchent continuellement puisque l'eau ne s'infiltré plus assez profondément. Le morphotype 3, ayant des racines plus en profondeur, a subi plus de stress hydrique que le morphotype 1.

Les effets du déficit hydrique, appliqué lors du scénario II, sur les parties aériennes des deux morphotypes ont été semblables. En effet, le déficit hydrique a impliqué, pour les morphotypes 1 et 3, une diminution (i) du nombre de feuilles de 7 et 9 % respectivement ; (ii) du nombre de talles de 6 et 12 % respectivement ; (iii) de la surface foliaire de 13 et 12 % respectivement et (iv) de biomasse aérienne de 14 et 16 % respectivement. Ces faibles différences ont entraîné une faible différence de l'impact sur le nombre de racines nodales (diminution de, respectivement, 8 et 10 %). Cependant, des fortes différences de réponses ont été obtenues concernant le système racinaire dans sa globalité. La biomasse racinaire, par exemple, a été diminuée de 23 % pour le morphotype 3 alors qu'elle a été augmentée, de 34 %, pour le morphotype 1. Durant le scénario II, comme pour tous les déficits hydriques, la demande en biomasse du système racinaire a été réduite par la présence de racines dans des zones de sol sec et l'offre en carbone a été augmentée car la croissance foliaire a été aussi ralentie. Dans des conditions sans déficit hydrique, la demande en carbone du système racinaire du morphotype 1 est nettement supérieure à l'offre en carbone provenant de la partie aérienne (Figure 2.10). Malgré la réduction de la demande et l'augmentation de l'offre, durant le scénario II, la demande est restée supérieure à l'offre. Ainsi, le système racinaire a



utilisé l'ensemble de l'offre croissante en carbone, entraînant une augmentation de la biomasse racinaire. Pour le morphotype 3, la diminution de la demande en carbone du système racinaire lors du scénario II, a entraîné une demande plus faible que lors du scénario I sans déficit. Ainsi, le système racinaire s'est moins développé.

Cette expérience virtuelle montre que lors d'un apport en eau faible et très fréquent, d'un apport important et moins fréquent et d'un apport nul, les réponses morphologiques aux déficits hydriques ne sont pas identiques pour deux morphotypes virtuels ayant des morphologies contrastées dans des conditions sans déficit hydrique. Ces observations sur des plantes virtuelles concordent avec celles obtenues sur des plantes réelles (Crush *et al.*, 2007).

Conclusion

Dans ce chapitre, une méthode de couplage avec un modèle de sol et d'intégration des réponses morphogénétiques au stress hydrique est présentée. Les réponses morphogénétiques intégrées simplement au niveau de trois processus que sont l'allongement foliaire, la photosynthèse et l'allongement racinaire, permettent de reproduire de manière réaliste les réponses globales de la plante, au niveau de la partie aérienne et du système racinaire, lors de différents scénarios d'apport en eau et, donc différentes intensités de déficit hydrique. Ce réalisme découle principalement des règles d'autorégulation de l'architecture aérienne et d'échange entre les parties aérienne et racinaire incluses dans le modèle L-grass. Cela conforte la plausibilité des hypothèses utilisées dans le modèle L-grass. En plus des réponses à la défoliation et à la compétition pour la lumière, la nature autorégulée du modèle permet de reproduire les réponses au déficit hydrique sans nécessiter de contrôle central ou des consignes données *a priori*.

Les réponses morphologiques, sous différents scénarios de disponibilité en eau du sol, de deux morphotypes contrastés sont cohérentes avec la littérature. Cela montre la complexité de l'estimation de l'impact d'un déficit hydrique sur un couvert comprenant différents géotypes tel que les prairies. La possibilité de simulation de morphotypes contrastés au sein d'un même couvert virtuel fait du modèle L-grass un outil pertinent pour mieux appréhender et prédire cet impact.



Chapitre 4 :

Étude des capacités des modèles de dynamique de densité racinaire à intégrer et simuler des processus morphogénétiques utilisés dans un modèle d'architecture

Introduction

L'utilisation des modèles d'architecture du système racinaire peut présenter quelques limites pour les études à l'échelle d'un peuplement végétal. En effet, ces modèles nécessitent souvent des ressources informatiques conséquentes pour la réalisation de simulations notamment à cause du nombre élevé de calculs. De plus, les sorties graphiques très détaillées des systèmes racinaires sont complexes à analyser à l'échelle du peuplement. Afin de dépasser ces limites, les modèles de dynamique de densité racinaire ont été développés (Dupuy, Gregory, *et al.*, 2010; Dupuy, Vignes, *et al.*, 2010; Dupuy et Vignes, 2012). Ces modèles représentent le système racinaire comme la combinaison des distributions de trois densités racinaires : densité de méristème, densité de branchement et densité de longueur. Le déploiement du système racinaire est simulé comme la dynamique de ces densités. Au vu de la simplicité de la description du système racinaire, l'utilisation des modèles de dynamique de densité racinaire semble pertinente pour la compréhension du développement des couverts végétaux.

Contrairement à l'approche basée sur l'architecture, la modélisation de la croissance du système racinaire basée sur une approche continue, tel que les modèles de dynamique de densité racinaire, sont encore à un stade de développement précoce (Dupuy, Gregory, *et al.*, 2010). Les modèles actuels modélisent les trois principaux processus morphogénétiques racinaires que sont l'allongement, la ramification et le gravitropisme. Le modèle d'architecture utilisé dans le modèle L-grass (voir chapitre 2), intègre d'autres processus morphogénétiques tels que l'arrêt de croissance des méristèmes, et l'influence de l'apport en carbone.

Les objectifs de cette étude sont (i) de développer une méthode permettant d'intégrer les processus modélisés dans le modèle d'architecture intégré dans le modèle L-grass, puis (ii) de comparer les sorties graphiques des deux modèles, dans le cadre d'une expérience virtuelle, afin d'évaluer la capacité des modèles de dynamique de densité racinaire à reproduire des systèmes racinaires virtuels semblables à ceux du modèle d'architecture.



1. Principe général des modèles de dynamique de densité racinaire

Le système racinaire est un réseau complexe d'axes interconnectés. Son architecture peut être caractérisée par ses propriétés géométriques et topologiques. L'étude réalisée par Dupuy *et al.* (2005) a permis de montrer que la densité de branchement (notée ρ_b) dans le sol est un bon indicateur de la topologie du système racinaire. De plus, la densité de longueur racinaire (notée ρ_l) fournit une bonne description des propriétés géométriques locales qui peut être suffisante pour modéliser les échanges entre le système racinaire et le sol (Bengough, 1997). Ainsi, la combinaison de ces deux densités permet de reproduire une description relativement détaillée de la structure du système racinaire. La densité de méristème (notée ρ) est liée aux deux densités citées ci-dessus. En effet, l'évolution de la densité de longueur résulte de l'allongement racinaire au niveau des méristèmes et est donc définie par l'équation suivante :

$$\frac{\partial \rho_l}{\partial t} = e \rho \quad (4.1)$$

Où e est la vitesse d'allongement des méristèmes. La création de ramifications étant réalisée au niveau des méristèmes, l'évolution spatiale de la densité de branchement est également liée à la densité de méristème. De plus, la création de ramifications, qui correspond à la création de nouveaux méristèmes, modifie la densité de méristème. Dans ce contexte, l'évolution de la densité de méristème est la pierre angulaire pour modéliser le déploiement de la structure du système racinaire. C'est pour ces raisons que Dupuy *et al.* (2010) ont proposé de modéliser l'activité méristématique (c.-à-d. les déplacements et la création de densité de méristème racinaire dans le sol) en se basant sur un modèle continu inspiré des modèles de dynamique des fluides.

Les distributions des densités racinaires sont définies sur l'espace Ω formé par les axes spatiaux horizontal (noté x) et vertical orienté vers le bas (noté z) et par l'angle d'inclinaison des pointes racinaires par rapport à l'axe vertical (noté α). Soit V un volume fermé de Ω , le nombre de méristèmes contenu dans ce volume est déterminé par $\int_V \rho \, dx dz d\alpha$. Cette quantité est modifiée par les mouvements des méristèmes liés à leur vitesse d'allongement e , à leur réorientation représentée par un paramètre de gravitropisme g et à la création de nouveaux méristèmes b , en raison de la ramification. Les flux de méristèmes au niveau de la surface fermée ∂V du volume V sont déterminés par l'intégrale de surface $\int_{\partial V} \rho \, \vec{v} \cdot \vec{n} \, dS$ avec



$\vec{v} = (e \sin \alpha, e \cos \alpha, g)$ le vecteur de vélocité des méristèmes et \vec{n} le vecteur normal à la surface. Le nombre de nouveaux méristèmes créés par ramification est déterminé par $\int_V b \, dx dz d\alpha$ avec b la densité de ramification définie en tous points du domaine Ω . Le principe de conservation du nombre de méristèmes donne l'équation suivante :

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_V \rho \, dx dz d\alpha + \int_{\partial V} \rho \vec{v} \cdot \vec{n} \, dS = \int_V b \, dx dz d\alpha \quad (4.2)$$

En utilisant le théorème de flux-divergence (aussi appelé théorème de Green-Ostrogradski), l'équation 4.2 donne :

$$\int_V \frac{\partial \rho}{\partial t} \, dx dz d\alpha + \int_V \nabla(\rho \vec{v}) \, dx dz d\alpha = \int_V b \, dx dz d\alpha \quad (4.3)$$

Cette équation étant vraie pour tout volume fermé V de Ω , l'équation de conservation peut être écrite :

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \nabla(\rho \vec{v}) = b \quad (4.4)$$

En écrivant l'opérateur divergence sous forme de dérivées partielles, l'équation suivante est obtenue :

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \frac{\partial \rho e \sin \alpha}{\partial x} + \frac{\partial \rho e \cos \alpha}{\partial z} + \frac{\partial \rho g}{\partial \alpha} = b \quad (4.5)$$

Les vitesses d'allongement des méristèmes et les taux de branchements sont distincts entre les différents ordres de ramification. Afin d'intégrer ces différences, l'équation 4.5 est appliquée à chaque ordre de ramification (noté k) :

$$\frac{\partial \rho_k}{\partial t} + \frac{\partial \rho_k e_k \sin \alpha}{\partial x} + \frac{\partial \rho_k e_k \cos \alpha}{\partial z} + \frac{\partial \rho_k g}{\partial \alpha} = b_k \quad (4.6)$$



Le déploiement du système racinaire est ainsi modélisé par un système d'équations aux dérivées partielles (EDP). La densité de nouveaux méristèmes b_k , issue des ramifications, est déterminée en fonction de la densité de méristème de l'ordre précédent comme suit :

$$b_k = B_k \frac{\rho_{k-1}(x, z, \alpha + \lambda) + \rho_{k-1}(x, z, \alpha - \lambda)}{2} \quad (4.7)$$

$$b_0 = 0$$

Où B_k est le taux de branchement et λ l'angle de branchement des racines latérales. Aucun nouveau méristème d'ordre 0 n'est émis dans la forme actuelle du modèle (puisque $b_0 = 0$). Ce paramétrage est correct pour simuler un système racinaire pivotant. Cependant, pour simuler un système racinaire fasciculé, tel que le système racinaire du ray-grass anglais, un système d'émission des racines nodales doit être inclus en modifiant la valeur de b_0 .

Les simulations de ce système d'EDP peuvent être réalisées par des méthodes des volumes finis (LeVeque, 2002) telles que la méthode « upwind » (Dupuy, Vignes, *et al.*, 2010). D'autres méthodes peuvent également être utilisées dont notamment une méthode basée sur un domaine déformable (Dupuy et Vignes, 2012).

2. Insertion, dans un modèle de dynamique de densité racinaire, des processus du développement racinaire utilisés dans le modèle L-grass

Les modèles de dynamique de densité racinaire permettent de reproduire le déploiement d'un système racinaire en se basant sur trois des principaux processus morphogénétiques du système racinaire que sont l'allongement, la ramification et le gravitropisme. Ces processus sont appliqués de manière globale sur l'ensemble des méristèmes d'un ordre de ramification. Sur ce point, ces modèles diffèrent des modèles d'architecture pour lesquels les processus sont le plus souvent appliqués sur chaque axe racinaire. Dans cette partie, nous proposons une méthode d'insertion, dans un modèle de dynamique de densité racinaire, des processus morphogénétiques du système racinaire utilisés dans le modèle L-grass présenté dans le chapitre 2.



Dans le modèle L-grass, le diamètre des pointes racinaires est une variable centrale dans le développement du système racinaire virtuel. En effet, le diamètre apical d'un axe racinaire est utilisé pour déterminer notamment la vitesse d'allongement de l'axe. Dans le modèle de dynamique de densité racinaire, un diamètre apical moyen (noté D^k) a été estimé pour chaque ordre de ramification (noté k).

Émission des racines nodales

Dans le modèle L-grass, l'émission des racines nodales est régulée par le développement de la partie aérienne. Plus précisément, les racines nodales sont émises en fonction de l'émergence des feuilles dans la talle. Cette émission correspond à la création d'une pointe racinaire d'un axe principal de racine nodale. Dans le modèle de dynamique de densité racinaire, cette émission a été modélisée par l'ajout d'une densité de méristème d'ordre 0 dont l'intégrale sur le domaine vaut 1 (notée ρ_{init}).

Le diamètre apical d'une nouvelle racine nodale, notée D_{emit} , est déterminé, comme dans le modèle L-grass, en fonction de la biomasse de la partie aérienne au moment de l'émission de cette racine (Equation 2.6). Le diamètre apical moyen de l'ordre 0, dans le modèle de dynamique de densité racinaire, est mis à jour en fonction du diamètre apical de la racine nodale émise, comme suit :

$$D^0(t) = \frac{D^0(t - dt) * \int \rho_0(t - dt) dx dz d\alpha + D_{emit} * N_{emit}}{\int \rho_0(t - dt) dx dz d\alpha + N_{emit}} \quad (4.8)$$

Où N_{emit} représente le nombre de racines nodales émises au temps t , D_{emit} le diamètre apical de ces racines et dt un temps infiniment petit.

Allongement des racines

Le modèle de dynamique de densité racinaire modélise l'allongement des racines par le déplacement des méristèmes. La vitesse de déplacement est estimée en fonction d'un paramètre de vitesse d'allongement e_k déterminé pour chaque ordre de ramification k . Dans le cadre du modèle L-grass, cette vitesse d'allongement est définie, pour chaque pointe racinaire, comme le produit d'un allongement potentiel et d'un coefficient de satisfaction en carbone



(noté SC). L'allongement potentiel au niveau d'une pointe racinaire est déterminé en fonction du diamètre apical de celle-ci. Afin d'estimer un allongement potentiel semblable dans le modèle de dynamique de densité, l'allongement potentiel d'un ordre de ramification, noté $e_{k,POT}$, est estimé en fonction du diamètre apical moyen de cet ordre D^k par la même équation que celle utilisée dans le modèle L-grass (Equation 2.7) :

$$e_{k,POT} = \begin{cases} 0 & , D^k < D_{min} \\ E_{max} \cdot \left(1 + \frac{D_{E_{max}} - D^k}{D_{E_{max}} - D_{R_{max}}}\right) \cdot \left(\frac{D^k - D_{min}}{D_{E_{max}} - D_{min}}\right)^{\frac{D_{E_{max}} - D_{min}}{D_{E_{max}} - D_{R_{max}}}} & , D_{min} \leq D^k \leq D_{E_{max}} \\ E_{max} & , D^k > D_{E_{max}} \end{cases} \quad (4.9)$$

Où D_{min} est le diamètre minimum en dessous duquel l'allongement de l'axe n'est pas possible; E_{max} est le potentiel d'allongement des axes racinaires dont leur diamètre apical est supérieur à $D_{E_{max}}$ et $D_{R_{max}}$ est le diamètre pour lequel la dérivée du potentiel d'allongement en fonction du diamètre est la plus grande.

L'allongement réel des pointes racinaires d'un ordre de ramification est calculé, de la même manière que dans le modèle L-grass, comme le produit de l'allongement potentiel et du coefficient de satisfaction en carbone SC :

$$e_k(t) = e_{k,POT}(t) * SC(t) \quad (4.10)$$

Le coefficient de satisfaction en carbone est le quotient de la demande en biomasse du système racinaire (afin de réaliser son allongement potentiel) par l'offre provenant de la partie aérienne. La demande en biomasse du système racinaire, notée D_{SR} , est estimée, dans le modèle L-grass, comme l'augmentation de biomasse qu'entraînerait la réalisation des potentiels de croissance des pointes racinaires (Equation 2.10). Dans le modèle de dynamique de densité racinaire, la demande est estimée de la même manière en sommant les demandes de chaque ordre de ramification :

$$D_{SR} = \sum_{k=0}^n \int \rho_k dx dz d\alpha * RTD * e_{k,POT} * \pi * (D^k/2)^2 \quad (4.11)$$



Où RTD est la masse volumique des racines, n est l'ordre de ramification le plus élevé et $\int \rho_k dx dz d\alpha$ représente, selon la définition de ρ_k , le nombre de méristèmes d'ordre de ramification k du système racinaire.

Ramification

La ramification est simulée dans le modèle L-grass par la création de « site de branchement » à distance fixe (appelée distance inter-branchement et notée DIB) le long de chaque racine d'où une racine latérale peut être émise après un temps dit de maturité (noté MT). La pointe de la racine latérale (aussi appelée racine fille) est générée aléatoirement suivant une loi gaussienne dépendant de deux paramètres (Equation 2.8) qui représentent le ratio entre, le diamètre de la racine fille et celui de la racine mère (RMF), et la variation relative des diamètres des racines filles (VRDF). Seules les latérales ayant un diamètre apical supérieur à D_{min} sont émises en formant un angle de 90° par rapport à la racine mère.

Afin de modéliser la ramification de manière semblable avec le modèle de dynamique de densité racinaire, le taux de branchement B_k des ordres de ramification (supérieurs à 0) sont estimés en fonction de la vitesse d'allongement et du diamètre moyen de l'ordre de ramification inférieur et de la distance inter-branchement, comme suit :

$$B_k(t) = \frac{e_{k-1}(t - MT)}{DIB} * \left(1 - F_{\mathcal{N}(RMF * D^{k-1}(t-MT), VRDF * RMF * D^{k-1}(t-MT))}(D_{min}) \right) \quad (4.12)$$

Où $F_{\mathcal{N}(m,\sigma)}$ est la fonction de répartition de la loi normale centrée en m et d'écart-type σ . Dans cette dernière équation, le dernier membre de la multiplication représente le pourcentage de latérales qui ont un diamètre supérieur à D_{min} et qui peuvent donc être émises. La fonction de répartition en une valeur est définie comme l'intégrale, entre $-\infty$ et cette valeur, de la densité de probabilité de la loi normale (notée $f_{\mathcal{N}(m,\sigma)}$):

$$F_{\mathcal{N}(m,\sigma)}(x) = \int_{-\infty}^x f_{\mathcal{N}(m,\sigma)}(\lambda) d\lambda \quad (4.13)$$



La densité de nouveaux méristèmes b_k au temps t est ainsi estimée en fonction de la densité de méristèmes de l'ordre inférieur au temps $t-MT$, du taux de branchement et de l'angle de branchement des racines latérales λ , comme suit :

$$b_k(t) = B_k(t) * \frac{\rho_{k-1}(x, z, \alpha + \lambda, t - MT) + \rho_{k-1}(x, z, \alpha - \lambda, t - MT)}{2} \quad (4.14)$$

Le diamètre apical moyen des nouvelles latérales d'ordre k (noté D_b^k) est estimé comme la moyenne de la loi normale générant les diamètres apicaux dans le modèle L-grass. Autrement dit, ce diamètre moyen est le produit du diamètre apical moyen de l'ordre inférieur par le ratio entre le diamètre de la racine fille et mère (RMF) :

$$D_b^k(t) = D^{k-1}(t - MT) * RMF \quad (4.15)$$

Le diamètre apical moyen de l'ordre k , dans le modèle de dynamique de densité racinaire, est mis à jour en fonction du nombre de nouvelles latérales (calculé par l'intégrale de la densité de nouveaux méristèmes b_k) et de leur diamètre apical moyen, comme suit :

$$D^k(t) = \frac{D^k(t - dt) * \int \rho_k(t - dt) dx dz d\alpha + D_b^k(t) * \int b_k(t) dx dz d\alpha}{\int \rho_k(t - dt) dx dz d\alpha + \int b_k(t) dx dz d\alpha} \quad (4.16)$$

Gravitropisme

Les changements de direction de croissance des pointes racinaires ne sont pas modélisés de la même manière dans le modèle L-grass et dans le modèle de dynamique de densité racinaire. Dans le modèle L-grass, la nouvelle direction de croissance est calculée à chaque pas de temps comme la somme des vecteurs des forces exercées au niveau de la pointe racinaire (la poussée de la pointe, la résistance du sol et la gravitropisme). Cette méthode peut être utilisée dans le modèle de dynamique de densité racinaire mais elle n'est pas appropriée à ce type de modèle. En effet, dans ces modèles, la direction de croissance est représentée par l'angle entre cette direction et la verticale contrairement au modèle L-grass dans lequel le



vecteur de la direction est utilisé. Cette méthode de modélisation étant, de plus, ajustée visuellement sur les observations, la méthode de variation de direction de croissance utilisée dans le modèle de dynamique de densité racinaire présenté dans le paragraphe 4.1 est conservée. Ainsi les variations de direction sont modélisées par une variation de l'angle de la direction par rapport à la verticale suivant un coefficient noté g .

Arrêt de croissance des pointes racinaires

Tel que l'émission des racines nodales, l'arrêt de croissance des pointes racinaires est régulé, dans le modèle L-grass, par le développement de la partie aérienne. Plus précisément, les croissances de la pointe de l'axe principal et des pointes des latérales d'une racine nodale sont arrêtées en fonction de l'émergence des feuilles dans la talle. Avec cette méthode, l'ensemble des pointes des latérales d'une racine nodale arrêtent leur croissance en même temps. Cette modélisation du processus d'arrêt nécessite donc d'avoir des informations sur la topologie du système racinaire afin de déterminer quelles sont les racines latérales de chaque racine nodale. Ces informations ne sont pas disponibles avec les modèles de dynamique de densité racinaire.

Une autre méthode a été utilisée dans certains modèles d'architecture pour modéliser l'arrêt de croissance des pointes racines (Drouet and Pagès, 2003, 2007; Brun *et al.*, 2010). Cette méthode suppose que l'arrêt de croissance des pointes racinaires est lié à une insuffisance en carbone. Plus précisément, dans ces modèles, les diamètres des racines varient en fonction de la satisfaction en carbone. Lorsque le diamètre apical d'une pointe devient inférieur au diamètre minimum (D_{min}), son allongement n'est plus possible et la pointe arrête donc sa croissance. L'utilisation de cette méthode implique des différences de fonctionnement importantes avec le modèle d'architecture utilisé dans L-grass. En effet, les variations des diamètres apicaux vont modifier le fonctionnement d'autres processus tels que l'allongement des racines, la demande en carbone et la ramification.

Dans un premier temps, l'arrêt des racines n'est pas intégré dans le modèle de dynamique de densité racinaire. Puis dans un second temps, une méthode de modélisation des variations des diamètres en fonction du carbone et de l'arrêt des racines qui en découle sera présentée.



3. Comparaison des systèmes racinaires obtenus avec le modèle d'architecture du modèle L-grass et avec le modèle de dynamique de densité racinaire

Dans le but de comparer les sorties des deux modèles de développement du système racinaire, une expérience virtuelle a été réalisée. Le modèle de dynamique de densité racinaire est un modèle continu qui n'admet pas de solution explicite. Afin de réaliser des simulations avec ce modèle, une résolution numérique a été utilisée.

3.1. Simulation numérique du modèle de dynamique de densité racinaire

Une méthode des volumes finis est utilisée pour approcher les solutions du système d'équations aux dérivées partielles (Equation 4.6). Le principe général de cette méthode est de discrétiser le domaine en petits volumes et d'intégrer les équations sur chacun de ces volumes en utilisant les flux entre volumes successifs estimés à chaque pas de temps Δt . L'axe x (respectivement z et α) est discrétisé en n_x (respectivement n_z et n_α) intervalles égaux de dimension Δx (respectivement Δz et $\Delta \alpha$). Ainsi, le domaine de 3 dimensions (x, z, α) est discrétisé en cellules (notée C_{ijl}). La densité de méristème d'ordre k dans la cellule C_{ijl} au temps τ est notée $P_{ijl}^k(\tau)$. Les déplacements des méristèmes, dépendant des paramètres d'allongement racinaire e_k et de gravitropisme g , sont modélisés par une méthode « upwind » avec un limiteur de flux de type « minmod ». Ces déplacements ont été implémentés tels qu'ils le sont dans le modèle MWaves (<http://www.archiroot.org.uk/index.php/tools/mwaves> ; Dupuy, Vignes, *et al.*, 2010).

Après la simulation des flux de densité de méristème, l'ajout des densités des nouveaux méristèmes est réalisé. Pour l'ordre de ramification 0 (axes principaux des racines nodales), ce nombre (noté N_{emit}) est défini en fonction du développement de la partie aérienne. Il est réparti de manière uniforme sur les cellules de la position spatiale de la graine (i_0, j_0) et suivant les angles orientés vers le bas ($l \in [-\frac{\pi}{2\Delta\alpha} ; \frac{\pi}{2\Delta\alpha}]$). Pour les ordres de ramification supérieurs à 0, le nombre de nouveaux méristèmes d'ordre k dans la cellule C_{ijl} (noté B_{ijl}^k), issus de la ramification, est estimé en fonction du taux de branchement B^k (équation 4.12) et des densités de méristème dans les cellules voisines par l'équation suivante :



$$B_{ijl}^k(\tau) = B^k(\tau) * \frac{P_{i,j,l-u}^k(\tau - MT) + P_{i,j,l+u}^k(\tau - MT)}{2} \quad (4.17)$$

Avec u l'entier le plus proche de $\lambda/\Delta\alpha$ et λ l'angle de branchement des racines latérales.

La méthode des volumes finis « upwind » nécessite que certaines conditions soient satisfaites afin de garantir sa stabilité. Plus précisément, la méthode est stable si le nombre de Courant, notée C_0 , est inférieur à 1. Ce nombre est le ratio entre la vitesse maximale durant un pas de temps et le pas de discrétisation spatiale :

$$C_0 = \frac{v_{max} \Delta t}{\Delta x} \quad (4.18)$$

Dans le cadre de notre modèle, les conditions nécessaires afin de conserver la stabilité du modèle de dynamique de densité racinaire sont :

$$\begin{aligned} \Delta x &\geq \Delta t E_{max} \\ \Delta z &\geq \Delta t E_{max} \\ \Delta \alpha &\geq \Delta t \pi g \end{aligned} \quad (4.19)$$

Afin de coupler le modèle avec le modèle de morphogenèse aérienne utilisé dans L-grass, nous fixons le pas de temps à 1°C.j. Ces conditions impliquent donc une limite dans la finesse du maillage. Un maillage plus fin que cette limite entrainerait une instabilité du modèle.

3.2. *Expérience virtuelle*

La première expérience virtuelle présentée dans le chapitre 2 a été réalisée à nouveau. Autrement dit, les simulations des développements de quatre morphotypes ayant des morphologies aériennes contrastées ont été réalisées avec les deux modèles de système racinaire. Ces différents morphotypes sont obtenus en modifiant uniquement des paramètres de la morphogenèse aérienne.

Actuellement, le modèle de dynamique de densité racinaire est disponible uniquement en 2 dimensions spatiales. Cependant, il est possible de modéliser la dynamique en 3D en insérant des flux dans le plan tangentiel (Dupuy et Vignes, 2012). L'ajout de ces flux ne



modifie pas fondamentalement le fonctionnement du modèle. Ainsi, dans le cadre de cette étude, la comparaison des modèles est réalisée uniquement sur des simulations de système racinaire en 2D. Pour cela, les déplacements des pointes racinaires du modèle d'architecture sont contraints à un plan 2D.

Pour les simulations, seul le paramètre de gravitropisme n'est pas identique aux deux modèles de système racinaire. Les autres paramètres sont repris de l'expérience virtuelle présentée dans le chapitre 2 (Tableau 2.2). Afin que le paramètre de gravitropisme utilisé dans le modèle de dynamique de densité racinaire produise un gravitropisme semblable à celui du modèle d'architecture utilisé dans le modèle L-grass, une estimation visuelle de ce paramètre a été réalisée en comparant le développement de 200 axes principaux de racines nodales du modèle d'architecture avec les deux méthodes de simulation du gravitropisme. La valeur du paramètre g ainsi obtenue a été 0,03.

Les simulations des développements des plantes virtuelles ont été réalisées avec un pas de temps de 1°C.j (Δt). Les développements des quatre morphotypes ont été simulés durant 800°C.j après germination. Les discrétisations suivant les différents axes du modèle de dynamique de densité racinaire ont été réalisées en prenant le nombre de Courant (C_0) à 0.25. Par exemple, les dimensions spatiales des cellules du système racinaire étaient de $4.13 \times 4.13 \text{ mm}$ ($\Delta x = \Delta z = \Delta t * E_{max}/C_0$).

3.3. Résultats et discussions

Les développements en 3D de la partie aérienne et en 2D des systèmes racinaires obtenus avec les deux modèles de morphogenèse racinaire ont été disponibles en sortie graphique du modèle (Figure 4.1). Visuellement, le modèle de dynamique de densité racinaire semble produire un système racinaire correspondant à celui produit par le modèle d'architecture. Cette impression se confirme au vu des différences de morphologies des systèmes racinaires entre les morphotypes semblables pour les deux modèles (Figure 4.2).

Cette impression visuelle de simulation semblable du déploiement du système racinaire des deux modèles est confirmée par la concordance des nombres de méristèmes, des diamètres apicaux moyens et des longueurs totales des axes principaux et des latérales des racines nodales estimés par les deux modèles (Tableau 4.1). Le modèle de dynamique de densité racinaire a, cependant, légèrement sous-estimé les diamètres apicaux moyens (en moyenne de 2 %), entraînant une surestimation des longueurs totales des axes principaux (en



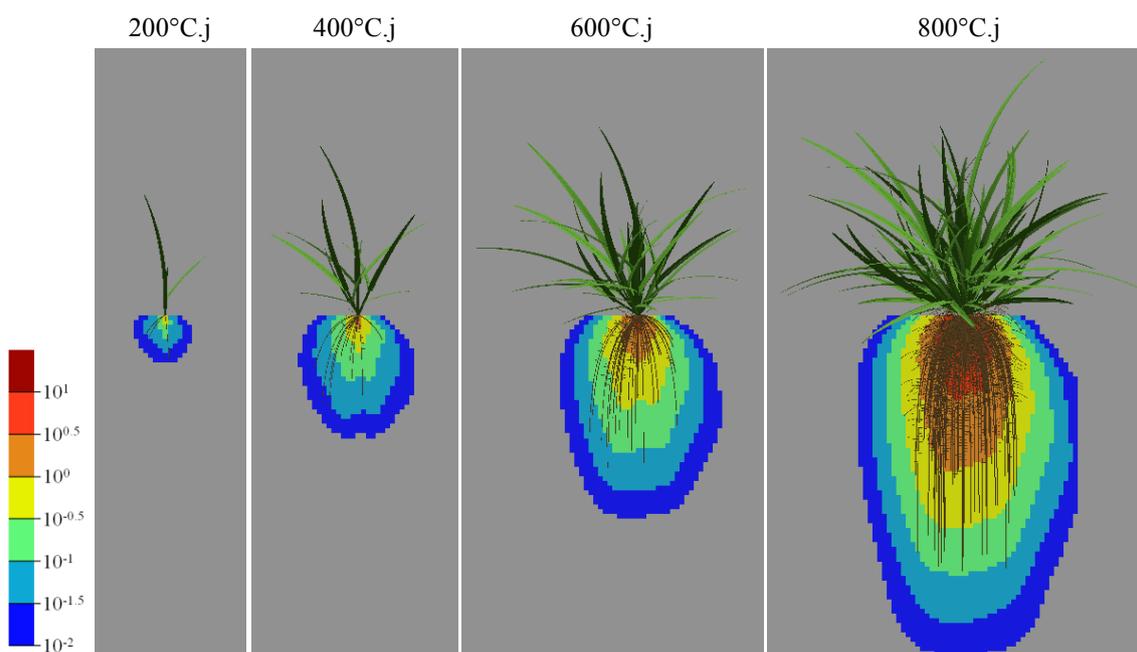


Figure 4.1 : Sorties graphiques des modèles représentant le morphotype 3 après 200, 400, 600 et 800°C.j de développement (de gauche à droite). Les systèmes racinaires des deux modèles de déploiement racinaire sont superposés. Les différentes couleurs représentent les densités de longueur racinaire (voir l'échelle à gauche) obtenues avec le modèle de dynamique de densité racinaire.

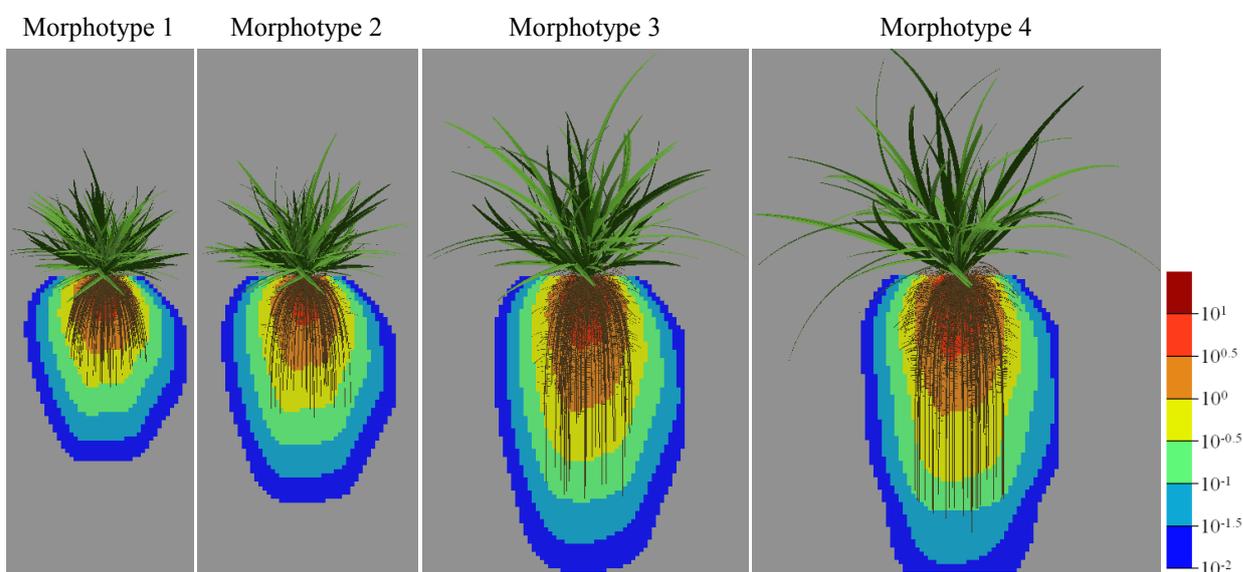


Figure 4.2 : Sorties graphiques des modèles représentant les quatre morphotypes de l'expérience virtuelle après 800°C.j de développement (morphotype 1 à 4 de gauche à droite). Les systèmes racinaires des deux modèles de déploiement racinaire sont superposés. Les différentes couleurs représentent les densités de longueur racinaire (voir l'échelle à droite) obtenues avec le modèle de dynamique de densité racinaire.



Tableau 4.1. Nombre de méristèmes, diamètre moyen et longueur totale des axes principaux des racines latérales et des latérales obtenus par simulations à 800 °C.j de croissance de quatre morphotypes avec le modèle d'architecture et le modèle de dynamique de densité racinaire.

Morphotype	Modèle	Nombre de méristème		Diamètre moyen (mm)		Longueur racinaire (m)	
		axes principaux	latérales	axes principaux	latérales	axes principaux	latérales
1	Architecture	218	1808	0.622	0.147	10.314	8.019
	Densité	216	1974	0.621	0.139	10.857	9.237
2	Architecture	147	1820	0.620	0.141	9.720	10.061
	Densité	145	1929	0.620	0.136	10.242	11.797
3	Architecture	106	2222	0.618	0.142	11.352	21.811
	Densité	106	2315	0.617	0.140	11.948	24.502
4	Architecture	95	2550	0.614	0.148	13.785	27.874
	Densité	95	2629	0.614	0.146	14.162	29.885

moyenne de 5 %) et des latérales (en moyenne de 13 %). Les surestimations des longueurs totales des axes principaux ont entraîné une surestimation du nombre de racines latérales (en moyenne de 6 %). Pour la plupart des variables présentées dans le tableau 4.1, les différences des valeurs estimées entre les deux modèles sont plus faibles que les différences des valeurs entre les morphotypes. Cela montre la capacité du modèle de dynamique de densité racinaire à reproduire les différences morphologiques simulées par le modèle d'architecture.

Afin d'approfondir la comparaison entre les deux modèles, les distributions des densités de longueurs racinaires suivant l'axe horizontal et suivant la profondeur ont été comparées. Ces comparaisons ont porté sur les axes principaux (Figure 4.3), sur les latérales des racines nodales (Figure 4.4) ainsi que sur la totalité du système racinaire (Figure 4.5) des quatre morphotypes.

Les densités de longueur des axes principaux issues du modèle d'architecture sont dispersées de manière inattendue suivant l'axe horizontal. En effet, des densités de longueur plus élevées en dessous de la plante (au niveau de la distance horizontale nulle) étaient attendues. Cette dispersion inattendue est liée au choix aléatoire des directions de croissance initiale des racines nodales et au faible nombre de racines. En effet, un faible nombre de tirages aléatoires suivant une loi uniforme peut entraîner une distribution non homogène (contrairement à un nombre élevé de tirages). Afin d'atténuer cette hétérogénéité, et de pouvoir ainsi réellement comparer les distributions des longueurs racinaires des axes principaux suivant l'axe horizontal entre les modèles, il est nécessaire de faire plusieurs simulations de chaque plante



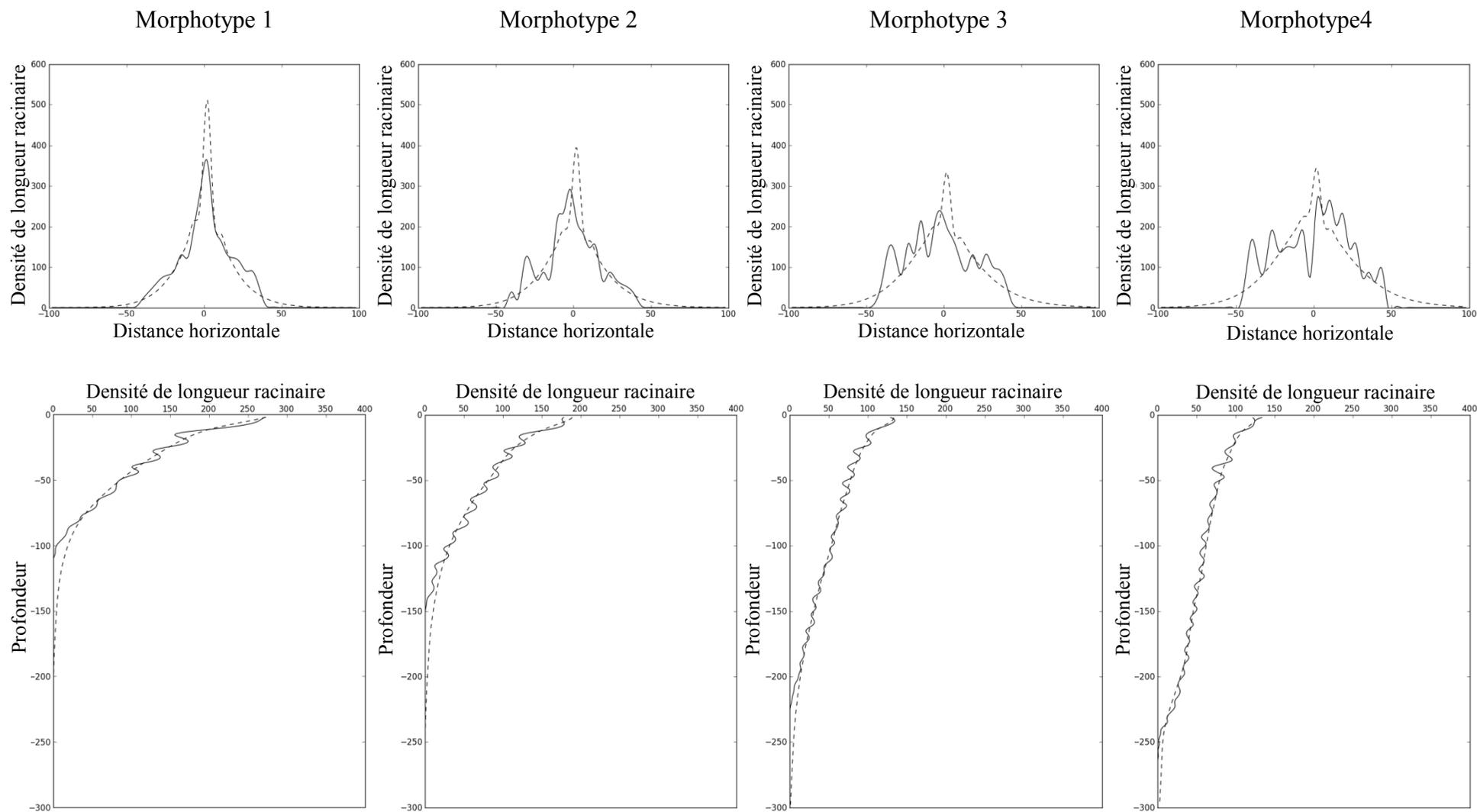


Figure 4.3 : Distribution de la densité de longueur racinaire des **axes principaux** des racines nodales suivant l'axe horizontal et la profondeur. Les densités des quatre morphotypes simulés avec le modèle d'architecture (traits pleins) et le modèle de dynamique de densité racinaire (traits pointillés) après 800°C.j sont présentées.

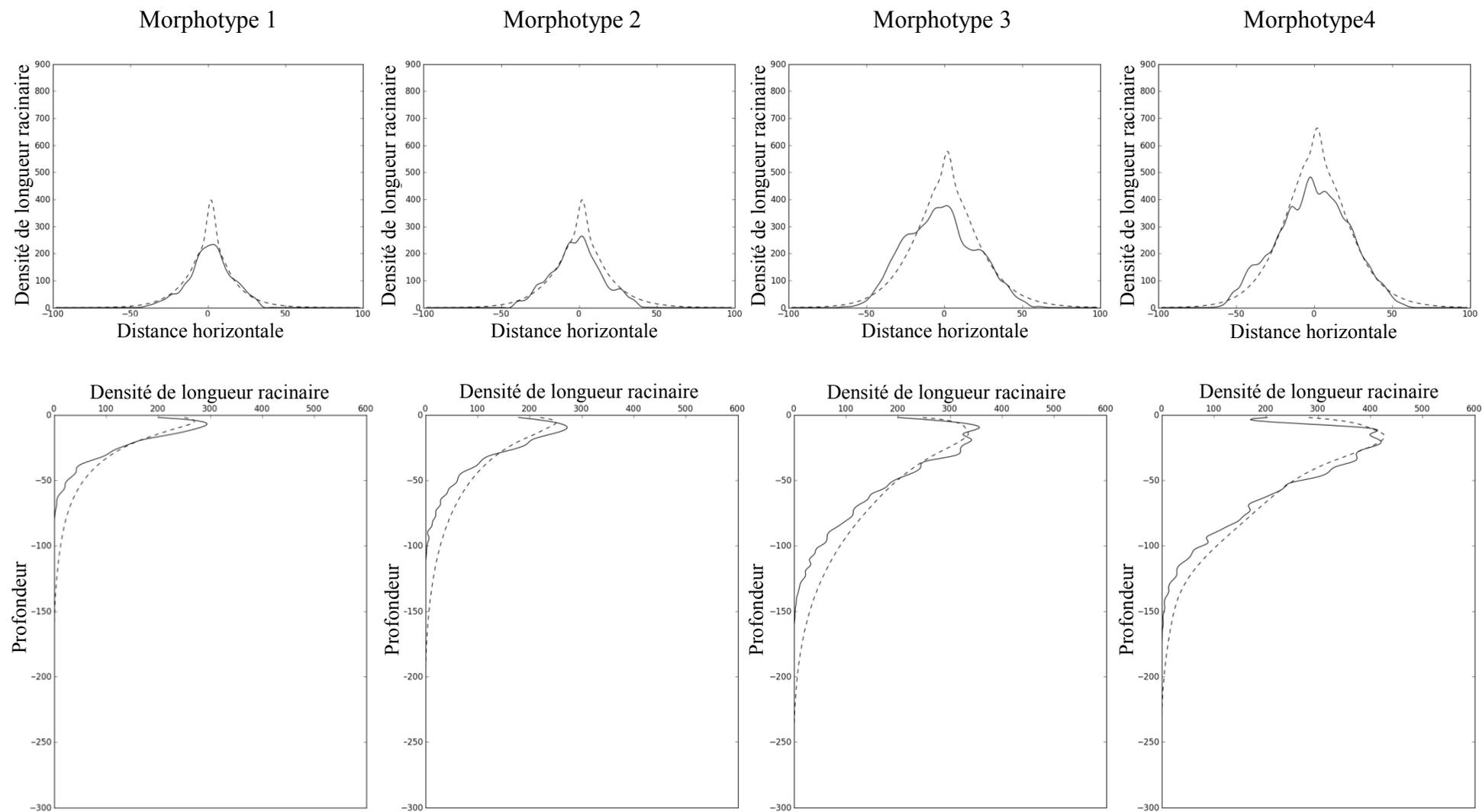


Figure 4.4 : Distribution de la densité de longueur racinaire des **latérales** des racines nodales suivant l'axe horizontal et la profondeur. Les densités des quatre morphotypes simulés avec le modèle d'architecture (traits pleins) et le modèle de dynamique de densité racinaire (traits pointillés) après 800°C.j sont présentées.

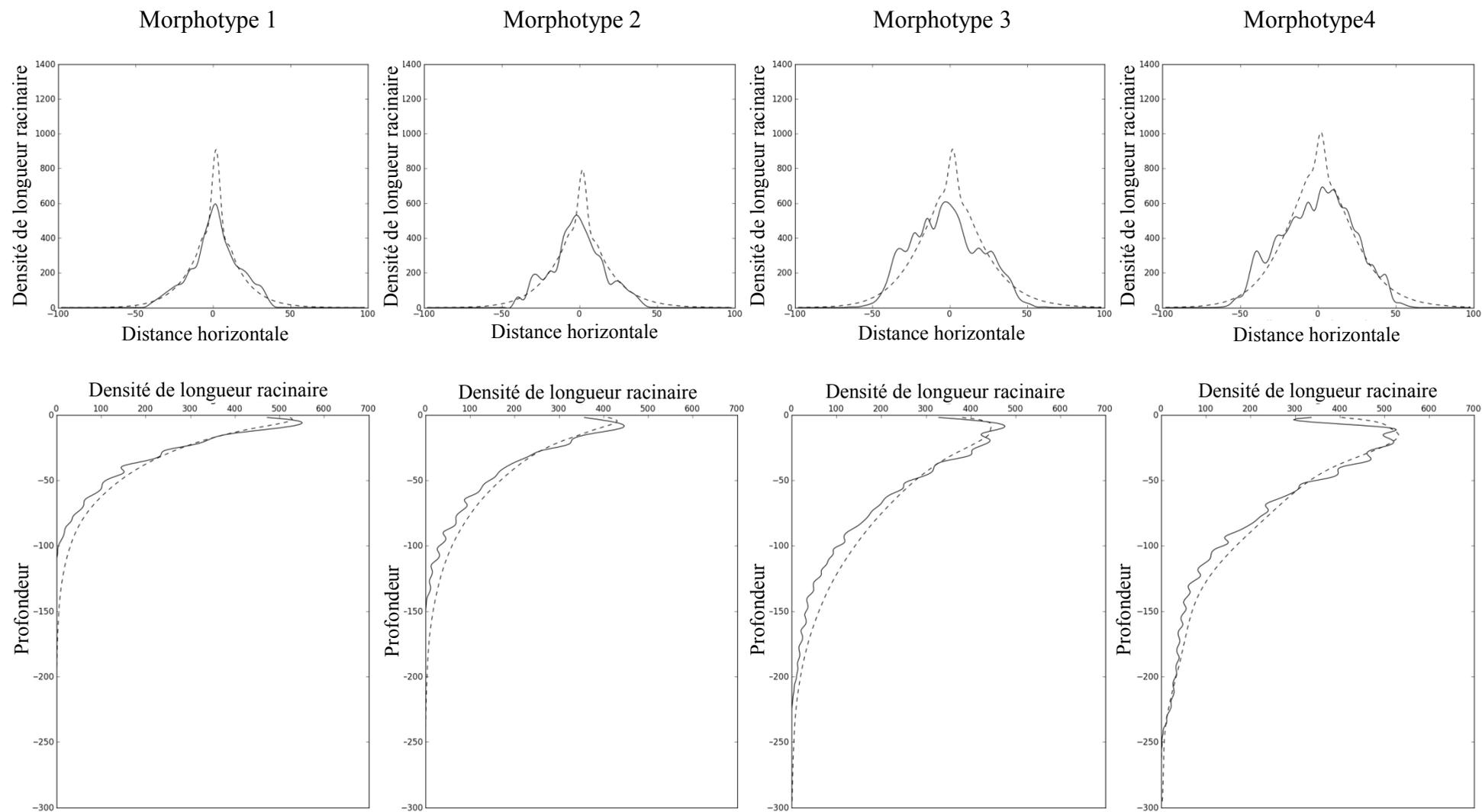


Figure 4.5 : Distribution de la densité de longueur racinaire **totale** des racines nodales suivant l'axe horizontal et la profondeur. Les densités des quatre morphotypes simulés avec le modèle d'architecture (traits pleins) et le modèle de dynamique de densité racinaire (traits pointillés) après 800°C.j sont présentées.

avec le modèle d'architecture et de calculer les densités moyennes sur l'ensemble de ces simulations. Dans le cadre du modèle de dynamique de densité racinaire, ce problème ne se pose pas puisque pour chaque émission d'un axe principal, la densité du nouveau méristème est répartie uniformément suivant toutes des directions orientées vers le bas. L'impact de l'hétérogénéité de direction de croissance initiale, sur la distribution des densités de longueur racinaire suivant la profondeur, est faible puisque la direction de croissance initiale d'un axe principal influence peu son positionnement suivant l'axe vertical.

Le modèle de dynamique de densité racinaire simule bien les grandes différences de distribution de la densité de longueur des axes principaux suivant la profondeur entre les morphotypes. En effet, en allant du morphotype 1 au morphotype 4, une diminution des densités de longueur dans les couches supérieures (les 50 premiers millimètres) et une augmentation dans les couches inférieures (après 150 mm de profondeur) ont été observées, conformément au modèle d'architecture. Autrement dit, le modèle de dynamique de densité racinaire simule bien un nombre plus faible de racines nodales plus longues pour les morphotypes 3 et 4.

Des densités de longueur, en profondeur, non nulles ont été observées en sortie du modèle de dynamique de densité racinaire là où aucune racine du modèle d'architecture n'est présente. Autrement dit, le modèle de dynamique de densité racinaire surestime légèrement la profondeur d'enracinement par rapport au modèle d'architecture. Cette surestimation peut s'expliquer par l'absence d'arrêt de croissance des pointes racinaires. En effet, les pointes racinaires dont la croissance a été arrêtée sont souvent les pointes situées les plus en profondeur puisqu'elles sont plus anciennes. Dans le modèle de dynamique de densité racinaire, ces pointes ont continué leur croissance, augmentant ainsi les densités racinaires en profondeur. La surestimation des densités de longueur des axes principaux en profondeur a été plus élevée pour les morphotypes 1 et 2 que pour les morphotypes 3 et 4. Cette différence est liée à la différence du nombre d'axes principaux de racines nodales ayant arrêté leur allongement qui a été, après 800°C.j de développement, de 16 et 14, respectivement pour les morphotypes 1 et 2, et de 8 et 4, respectivement pour les morphotypes 3 et 4.

Les différences entre les deux modèles de distribution de la densité de longueur suivant la profondeur ont été plus grandes pour les latérales que pour les axes principaux des racines nodales. Les différences ont été plus grandes car elles ont résulté du cumul des différences d'estimation pour les axes principaux et de l'absence d'arrêt de croissance des pointes des latérales.



Afin de comparer les distributions des densités de longueur de l'ensemble du système racinaire suivant l'axe horizontal et la profondeur, un indicateur d'erreur quadratique relative (notée EQR) a été utilisé. Cet indicateur est le ratio entre l'erreur quadratique moyenne entre les deux modèles et la moyenne quadratique des densités de longueur issues du modèle d'architecture. Les valeurs d'EQR obtenues sont présentées dans le tableau 4.2. Les EQR obtenues sont convenables puisqu'elles sont en moyenne, sur les quatre morphotypes, de 8,9 % suivant l'axe horizontal et de 1,6 % suivant la profondeur. La relative constance des valeurs d'EQR entre les morphotypes prouve la capacité du modèle de dynamique de densité racinaire à simuler les différences morphologiques conformément au modèle d'architecture.

Tableau 4.2. Valeurs des erreurs quadratiques relatives (EQR) de la distribution de la densité de longueur racinaire issue du modèle de dynamique de densité racinaire par rapport à celle obtenue avec le modèle d'architecture racinaire. Les EQR sont présentées pour chaque morphotype et suivant l'axe horizontal et la profondeur.

Axe	Morphotype 1	Morphotype 2	Morphotype 3	Morphotype 4
Horizontal	0.086	0.096	0.107	0.068
Profondeur	0.015	0.020	0.016	0.014

3.4. Conclusion

Les systèmes racinaires virtuels simulés avec les deux modèles sont semblables en termes de distribution de la densité de longueur racinaire et du nombre de méristèmes pour chaque ordre de ramification. Cela démontre une grande capacité du modèle de dynamique de densité racinaire à reproduire des développements de systèmes racinaires tels que le modèle d'architecture.

Les différences observées sont liées à l'absence du processus d'arrêt de croissance des pointes racinaires dans le modèle de dynamique de densité racinaire. Il est logique de penser que plus la simulation portera sur une longue durée, plus le système racinaire virtuel issu du modèle de dynamique de densité racinaire sera différent de celui produit par le modèle d'architecture et moins réaliste. Donc, il est nécessaire d'intégrer le processus d'arrêt de croissance des pointes racinaires dans le modèle de dynamique de densité racinaire pour les études sur une longue période de développement telles que les études portant sur la pérennité des prairies.



4. Méthode de modélisation de l'arrêt de croissance des pointes racinaires dans le modèle de dynamique de densité racinaire

La méthode de modélisation du processus d'arrêt de croissance des pointes racinaires utilisée dans le modèle L-grass ne peut être implémentée dans un modèle de dynamique de densité racinaire à cause de l'absence d'informations sur la topologie du système racinaire avec ce modèle. Une autre méthode pour modéliser ce processus a été utilisée dans certains modèles d'architecture du système racinaire (Drouet et Pagès, 2003, 2007; Brun *et al.*, 2010). Dans ces modèles, l'arrêt de croissance des pointes racinaires résulte des variations des diamètres apicaux des pointes en fonction de la satisfaction en carbone. Plus précisément, lors d'une période d'insuffisance en carbone, le diamètre apical diminue et lorsqu'il devient inférieur au diamètre minimum en dessous duquel l'allongement de la pointe n'est plus possible (D_{min}), la pointe racinaire arrête sa croissance.

Cette méthode ne nécessite pas d'informations concernant la topologie du système racinaire puisque l'arrêt est défini au niveau de chaque pointe racinaire. Afin d'inclure cette méthode dans le modèle de dynamique de densité racinaire, les variations de diamètre doivent être modélisées en fonction de la satisfaction en carbone. Pour cela, un modèle de dynamique des diamètres apicaux a été développé.

4.1. Modèle de dynamique des diamètres apicaux

Pour chaque ordre de ramification k , $q_k(\theta, t)$ est défini comme le nombre de méristèmes racinaires dont les diamètres apicaux valent θ au temps t . La variation relative des diamètres (notée δ) est identique pour l'ensemble des méristèmes et est déterminée en fonction du coefficient de satisfaction en carbone SC par l'équation suivante :

$$\delta = (\delta_{max}^+ - \delta_{max}^-) * SC + \delta_{max}^- \quad (4.20)$$

Où δ_{max}^+ est la variation relative positive maximale des diamètres (augmentation relative maximale) et δ_{max}^- est la variation relative négative maximale (diminution relative maximale). Les diamètres apicaux des pointes racinaires inférieurs au diamètre minimum D_{min} ne varient pas.



L'évolution dynamique de la distribution des diamètres apicaux est définie par l'équation de conservation suivante :

$$\frac{\partial q_k}{\partial t} + \frac{\partial q_k \delta \theta}{\partial \theta} = s_k \quad (4.21)$$

Où s_k représente la distribution des diamètres des nouvelles pointes racinaires d'ordre k . La distribution des diamètres des nouvelles pointes racinaires de l'ordre de ramification k est dépendante de la distribution des diamètres des méristèmes de l'ordre $k-1$ et du taux de branchement. Ce dernier est déterminé par le ratio entre la vitesse d'allongement de l'ordre précédent (e_{k-1}) et la distance inter-branchement (DIB). Ainsi, la distribution des diamètres des nouvelles racines est déterminée par l'équation suivante :

$$s_k(\theta, t) = \frac{e_{k-1}(t - MT)}{DIB} * \int q_{k-1}(\Theta, t - MT) f_{\mathcal{N}(RMF*\Theta, VRDF*RMF*\Theta)}(\theta) d\Theta \quad (4.22)$$

$$s_0(\theta, t) = N_{emit} * f_{\mathcal{N}(D_{emit}, \sigma_{emit})}(\theta)$$

Où $f_{\mathcal{N}(m, \sigma)}$ est la densité de probabilité de la loi normale de moyenne m et d'écart-type σ , RMF et VRDF sont des paramètres déterminant la relation entre le diamètre d'une racine et ceux de ses ramifications, D_{emit} et σ_{emit} sont des paramètres définissant la distribution des diamètres pour les racines nodales émises et N_{emit} est le nombre de racines nodales émises. Les nouvelles racines latérales émergent après un temps de latence MT. C'est pour cette raison que s_k est déterminée en fonction de la densité de méristèmes de l'ordre précédent au temps $t - MT$. L'allongement potentiel $e_{k, POT}$ est calculé par l'équation 4.9 en fonction du diamètre apical moyen D^k qui est lui-même calculé par l'équation suivante :

$$D^k(t) = \frac{\int \theta * q_k(\theta, t) d\theta}{\int q_k(\theta, t) d\theta} \quad (4.23)$$



La vitesse d'allongement réelle des pointes racinaires e_k est déterminée par l'équation 4.10 comme le produit de l'allongement potentiel et du coefficient de satisfaction en carbone SC .

4.2. Couplage du modèle de dynamique des diamètres apicaux avec le modèle de dynamique de densité racinaire

L'insertion, dans le modèle de dynamique de densité racinaire de l'influence des diamètres apicaux, s'effectue au niveau de trois processus: i) l'allongement racinaire, ii) le branchement et iii) l'arrêt de croissance des pointes racinaires. En effet, l'allongement racinaire est déterminé en fonction du diamètre apical moyen, comme expliqué dans le paragraphe précédent. En utilisant le modèle de dynamique des diamètres apicaux, le nombre de nouvelles ramifications est donné par $\int_{\theta_{min}}^{+\infty} s_k d\theta$. L'arrêt de croissance est modélisé, dans le modèle de dynamique de densité racinaire, comme la suppression de densité de méristème. La densité totale supprimée, c'est-à-dire le nombre de méristèmes dont le diamètre apical devient inférieur à D_{min} , est estimée par la dérivée de l'évolution du nombre de diamètres apicaux inférieurs à D_{min} . Ainsi, la nouvelle équation aux dérivées partielles du modèle de dynamique de densité racinaire obtenue est la suivante :

$$\frac{\partial \rho_k}{\partial t} + \frac{\partial \rho_k g_2}{\partial \alpha} + \frac{\partial \rho_k e_k \cos \alpha}{\partial x} + \frac{\partial \rho_k e_k \sin \alpha}{\partial z} = b_k * \int_{D_{min}}^{+\infty} s_k d\theta - \frac{d \int_0^{D_{min}} q_k d\theta}{dt} \quad (4.24)$$

Où b_k représente la distribution spatiale et normalisée des nouveaux branchements et est estimée comme suit :

$$b_k(t) = \frac{\rho_{k-1}(x, z, \alpha + \lambda, t - MT) + \rho_{k-1}(x, z, \alpha - \lambda, t - MT)}{\iiint \rho_{k-1}(x, z, \alpha + \lambda, t - MT) + \rho_{k-1}(x, z, \alpha - \lambda, t - MT) dx dz d\alpha} \quad (4.25)$$



4.3. Simulation numérique du modèle de dynamique des diamètres apicaux et couplage avec la simulation numérique du modèle de dynamique de densité racinaire

L'équation de conservation du modèle de dynamique des diamètres apicaux (équation 4.20) n'est pas résoluble analytiquement. Afin d'approcher une solution, et ainsi réaliser des simulations de variation de diamètres apicaux, une méthode des volumes finis a été utilisée. Pour cela, le domaine des diamètres a été discrétisé en intervalles de diamètres.

Le domaine des diamètres apicaux de chaque ordre k est décomposé de la même manière en n_I intervalles de diamètre noté I_i . L'intervalle I_i est borné par les diamètres $\theta_{i-1/2}$ et $\theta_{i+1/2}$, sa taille est notée ΔI_i (Figure 4.6). Le diamètre θ_i est le diamètre moyen de l'intervalle I_i . Le premier intervalle de diamètre commence au diamètre minimum (c.-à-d. $\theta_{0-1/2} = D_{min}$). La densité de méristème apical de racine d'ordre k dont le diamètre est compris dans l'intervalle I_i au temps τ est notée $Q_i^k(\tau)$.

La distribution des diamètres apicaux est estimée à chaque pas de temps par la somme de deux distributions. La première est la distribution des diamètres issue des variations des diamètres des méristèmes déjà existants et la deuxième est la distribution des diamètres des nouveaux méristèmes (équation 4.25).

$$Q_i^k(\tau + \Delta t) = V_i^k(\tau) + S_i^k(\tau) \quad (4.26)$$

Où $V_i^k(\tau)$ représente le nombre de méristèmes dont le diamètre est dans l'intervalle I_i , après la variation des diamètres apicaux et $S_i^k(\tau)$ le nombre de nouveaux méristèmes dont le diamètre apical est dans ce même intervalle.

La variation relative de diamètre est calculée à chaque pas de temps par l'équation suivante :

$$\delta = \Delta t * [(\delta_{max}^+ - \delta_{max}^-) * SC(\tau) + \delta_{max}^-] \quad (4.27)$$

Ainsi la densité de diamètres dans l'intervalle I_i après variation des diamètres apicaux est estimée à chaque pas de temps, suivant la méthode de flux « upwind » (LeVeque, 2002), par l'équation :

$$V_i^k(\tau) = Q_i^k(\tau) \left(1 - \frac{|\delta| \theta_i}{\Delta I_i} \right) + \max(0, \delta) \frac{\theta_{i-1} Q_{i-1}^k(\tau)}{\Delta I_i} - \min(0, \delta) \frac{\theta_{i+1} Q_{i+1}^k(\tau)}{\Delta I_i} \quad (4.28)$$



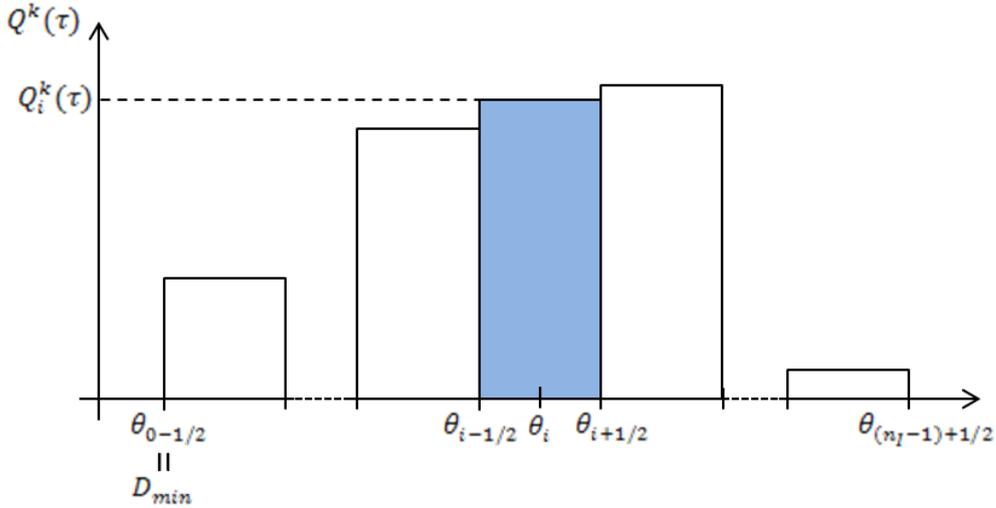


Figure 4.6 : représentation de la densité de méristèmes Q^k au temps τ en fonction du domaine discrétisé des diamètres apicaux. Ce domaine est discrétisé en n_I intervalle de diamètre I_i dont le diamètre moyen est θ_i et les bornes sont $\theta_{i-1/2}$ et $\theta_{i+1/2}$. La densité de méristèmes dont les diamètres sont dans l'intervalle I_i est notée Q_i^k . L'aire en bleu sur le graphique représente le nombre de méristèmes dans l'intervalle I_i .

L'équation précédente simule bien un ajout de méristèmes dans l'intervalle I_i provenant de l'intervalle I_{i+1} uniquement si la variation relative δ est négative, et provenant de I_{i-1} uniquement si δ est positive. Pour le dernier intervalle, les diamètres apicaux ne pouvant pas augmenter, l'équation se résume à :

$$V_{n_I-1}^k(\tau) = Q_{n_I-1}^k(\tau) \left(1 + \frac{\min(0, \delta) \theta_{n_I-1}}{\Delta I_{n_I-1}} \right) + \max(0, \delta) \frac{\theta_{n_I-2} Q_{n_I-2}^k(\tau)}{\Delta I_{n_I-1}} \quad (4.29)$$

Cette méthode de modélisation de variation des diamètres apicaux nécessite la satisfaction d'une condition afin de conserver la stabilité du modèle. Plus précisément, la discrétisation du domaine des diamètres apicaux ne doit pas entrainer un nombre de Courant (équation 4.18) supérieur à 1. Cette condition nécessaire afin de conserver la stabilité du modèle de dynamique des diamètres apicaux est donc :

$$\Delta I_i \geq \Delta t \max(\delta_{max}^+, -\delta_{max}^-) \theta_i, \text{ pour tout } i \quad (4.30)$$



Le nombre de méristèmes d'ordre de ramification k arrêtant leur croissance noté a_k , est la quantité de méristèmes dont le diamètre sort de l'intervalle I_0 et est obtenu par l'équation suivante :

$$a^k(\tau) = -\min(0, \delta) \theta_0 Q_0^k(\tau) \quad (4.31)$$

Le nombre de nouveaux méristèmes dont le diamètre apical est dans l'intervalle I_i est estimé par l'équation :

$$S_i^k(\tau) = \frac{e_{k-1}(\tau - MT)}{DIB} \sum_{j=0}^{n_I-1} \left[Q_j^{k-1}(\tau - MT) \int_{\theta_{i-1/2}}^{\theta_{i+1/2}} f_{\mathcal{N}(RMF*\theta_j, VRDF*RMF*\theta_j)}(\lambda) d\lambda \right] \quad (4.32)$$

Où $f_{\mathcal{N}(m,\sigma)}$ est la fonction de densité de la loi normale centrée en m et d'écart-type σ . Afin de simplifier la programmation de cette dernière équation, l'intégrale de la fonction de densité est remplacée par la fonction de répartition $F_{\mathcal{N}(m,\sigma)}$ qui est accessible dans la plupart des langages de programmation :

$$S_i^k(\tau) = \frac{e_{k-1}(\tau - MT)}{DIB} \sum_{j=0}^{n_I-1} \left[Q_j^{k-1}(\tau - MT) \left(F_{\mathcal{N}(RMF*\theta_j, VRDF*RMF*\theta_j)}(\theta_{i+1/2}) - F_{\mathcal{N}(RMF*\theta_j, VRDF*RMF*\theta_j)}(\theta_{i-1/2}) \right) \right] \quad (4.33)$$

Le nombre de nouveaux méristèmes, noté N_k , est estimé comme étant le nombre de nouveaux diamètres dans le modèle de dynamique des diamètres apicaux :

$$N_k(\tau) = \sum_{i=0}^{n_I-1} S_i^k(\tau) \Delta I_i \quad (4.34)$$

Le premier intervalle de diamètre commençant par D_{min} , ce nombre de nouveaux méristèmes issus de la ramification, comprend uniquement ceux ayant un diamètre supérieur à D_{min} .



La simulation numérique des déplacements des méristèmes dans le modèle de dynamique de densité racinaire est le même que précédemment, c'est-à-dire la méthode des volumes finis « upwind ». Après la simulation des flux de densité de méristèmes, l'ajout pour la cellule C_{ijl} de la densité de nouveaux méristèmes noté B_{ijl}^k , issue de la ramification, et la soustraction de la densité de méristèmes arrêtant leur croissance noté A_{ijl}^k sont réalisés.

Le nombre de nouveaux méristèmes N_k , issus de la ramification, estimé par le modèle de dynamique des diamètres apicaux est réparti sur l'ensemble des cellules du domaine en fonction des densités de méristèmes dans les cellules $C_{i,j,l-u}^k$ et $C_{i,j,l+u}^k$, où u est l'entier le plus proche de $\lambda/\Delta\alpha$ et λ est l'angle d'insertion des ramifications. Plus précisément, la densité de nouveaux méristèmes dans la cellule C_{ijl} est estimée par l'équation suivante :

$$B_{ijl}^k(\tau) = \frac{N_k(\tau)}{\Delta x \Delta z \Delta \alpha} * \frac{P_{i,j,l-u}^k(\tau - MT) + P_{i,j,l+u}^k(\tau - MT)}{\sum_{r,s,t} P_{r,s,t-u}^k(\tau - MT) + P_{r,s,t+u}^k(\tau - MT)} \quad (4.35)$$

Le nombre de méristèmes, de chaque ordre de ramification, arrêtant leur croissance, notée a^k (équation 4.31), est réparti sur l'ensemble des cellules de manière proportionnelle à la densité de méristèmes :

$$A_{ijl}^k(\tau) = \frac{a_k(\tau)}{\Delta x \Delta z \Delta \alpha} * \frac{P_{ijl}^k(\tau)}{\sum_{r,s,t} P_{r,s,t}^k(\tau)} \quad (4.36)$$

Où $A_{ijl}^k(\tau)$ est la densité de méristèmes de la cellule C_{ijl} et d'ordre k arrêtant leur croissance.

4.4. *Expérience virtuelle*

Afin de comparer le modèle de dynamique de densité racinaire, comprenant l'arrêt de croissance des pointes racinaires avec le modèle d'architecture utilisé dans L-grass, la même expérience virtuelle que précédemment a été réalisée à nouveau. Les simulations du développement des quatre morphotypes avec les deux modèles de système racinaire ont donc été réalisées. La plupart des paramètres de morphogenèse racinaire utilisés pour ces simulations sont identiques à ceux utilisés lors de l'expérience virtuelle précédente. Seuls les deux paramètres de variation des diamètres apicaux (la variation relative maximale positive



δ_{max}^+ et la variation relative maximale négative δ_{max}^-) ont été estimés puisqu'ils n'ont pas été utilisés précédemment.

D'après les mesures réalisées lors des expériences de paramétrage présentées dans le chapitre 2, l'allongement racinaire réel est en moyenne de 50% de l'allongement potentiel estimé. Les paramètres δ_{max}^+ et δ_{max}^- ont donc été estimés afin que la variation des diamètres apicaux δ soit nulle lorsque le coefficient de satisfaction en carbone vaut 0,5. Autrement dit, les valeurs des variations relatives maximales positive et négative ont été supposées être opposées. Ne disposant pas de mesures permettant d'estimer ces valeurs, elles ont été estimées par minimisation de la différence de longueur totale des axes principaux des racines nodales estimées par les deux modèles après 800 °C.j de développement du morphotype 3. Les valeurs ainsi obtenues ont été 0,005 pour δ_{max}^+ et -0,005 pour δ_{max}^- .

4.5. Résultats et discussions

Visuellement, le modèle de dynamique de densité racinaire a semblé produire, comme dans l'expérience virtuelle précédente, des différences de morphologie entre les différents morphotypes semblables à celles produites par le modèle d'architecture utilisé dans le modèle L-grass (Figure 4.7). Ces différences ont été notamment visibles au niveau de la profondeur d'enracinement.

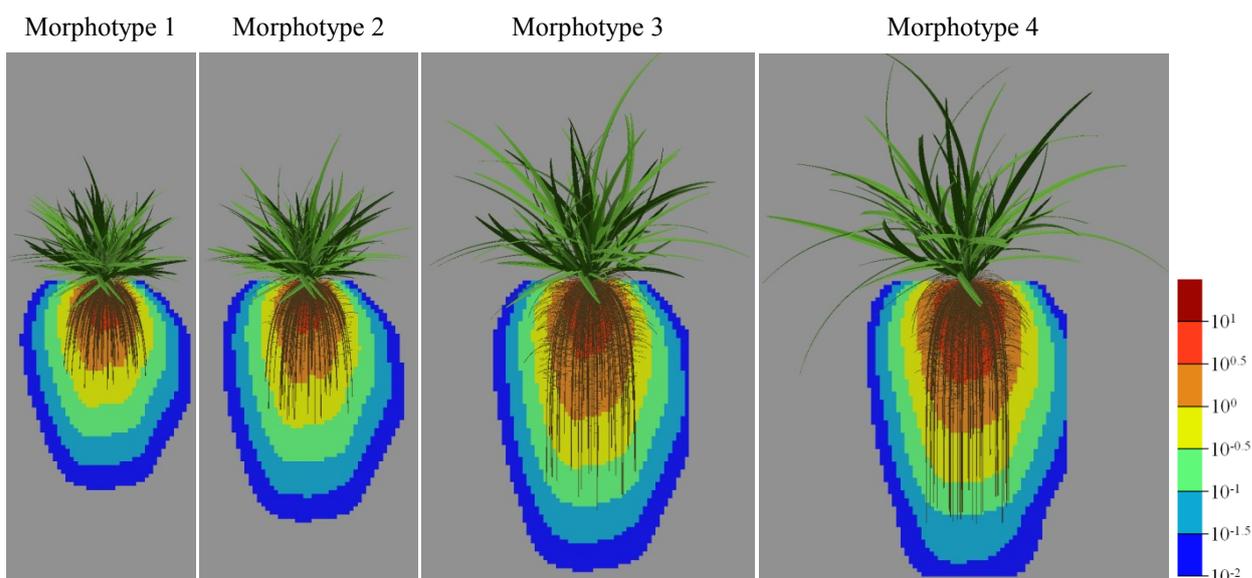


Figure 4.7 : Sorties graphiques des modèles représentant les quatre morphotypes de l'expérience virtuelle après 800°C.j de développement (morphotype 1 à 4 de gauche à droite). Les systèmes racinaires des deux modèles de déploiement racinaire sont superposés. Les différentes couleurs représentent les densités de longueur racinaire (voir l'échelle à droite) obtenues avec le modèle de dynamique de densité racinaire.



Tableau 4.3. Nombre de méristèmes total, nombre de méristèmes ayant arrêté leur croissance, diamètres moyens, longueurs totales des axes principaux des racines latérales et des latérales et biomasses racinaires obtenus par simulations à 800 °C.j de croissance de quatre morphotypes avec le modèle d'architecture et le modèle de dynamique de densité racinaire.

Morphotype	Modèle	Nombre de méristèmes				Diamètre moyen (mm)		Longueur racinaire (m)		Biomasse racinaire (g)
		total		croissance arrêtée						
		axes principaux	latérales	axes principaux	latérales	axes principaux	latérales	axes principaux	latérales	
1	Architecture	218	1831	16	260	0.622	0.146	10.308	8.038	0.423
	Densité	216	2239	0	248	0.537	0.130	12.998	9.658	0.424
2	Architecture	147	1795	14	268	0.620	0.142	9.693	10.181	0.399
	Densité	145	2101	0	187	0.561	0.135	11.403	12.347	0.399
3	Architecture	106	2202	8	158	0.618	0.143	11.379	21.990	0.504
	Densité	106	2434	0	222	0.607	0.166	11.418	27.467	0.504
4	Architecture	95	2555	4	58	0.614	0.146	13.786	27.275	0.924
	Densité	95	2971	0	580	0.618	0.205	13.628	45.517	1.185

Les différents traits morphologiques présentés dans le tableau 4.3 montrent cependant que des différences importantes entre les deux modèles ont été obtenues. Ces différences ont été plus grandes que celles observées lors de l'expérience virtuelle précédente entre le modèle d'architecture et le modèle de dynamique de densité racinaire sans le processus d'arrêt de croissance des pointes racinaires. Les longueurs totales des axes principaux ont été surestimées de 26 et 17 % pour les morphotypes 1 et 2. Cette variable a été semblable entre les deux modèles pour les morphotypes 3 et 4. Pour le morphotype 3, ce résultat était attendu puisque les paramètres de variation des diamètres ont été estimés par minimisation de la différence de longueur totale des axes principaux entre les deux modèles.

Des surestimations, par le modèle de dynamique de densité racinaire, des longueurs totales des latérales ont été obtenues pour tous les morphotypes. Ces surestimations ont été de 20, 21, 25 et 67 %, respectivement, pour les morphotypes 1, 2, 3 et 4. Pour les morphotypes 1 et 2, ces surestimations s'expliquent par la diminution des diamètres apicaux et la conservation de la biomasse racinaire qui ont entraîné des racines latérales plus fines et plus longues. La surestimation pour le morphotype 1 s'explique de la même manière, cependant, de forts apports en carbone en toute fin de simulation ont entraîné une forte augmentation des diamètres apicaux et une valeur moyenne de diamètre plus élevée après 800 °C.j de développement. Pour le morphotype 4, les diamètres apicaux ont augmenté plus tôt que le morphotype 3. Cela a permis au système racinaire d'augmenter sa demande en carbone et, ainsi, d'utiliser tout le carbone provenant de la partie aérienne, ce qui n'était pas le cas avec le modèle d'architecture. Ainsi, le système racinaire contient des latérales plus grosses et plus longues et une biomasse racinaire plus élevée.

La méthode de modélisation de l'arrêt de croissance des pointes racinaires utilisée dans le modèle de dynamique de densité racinaire n'a pas produit les mêmes résultats que celle utilisée dans le modèle d'architecture. En effet, aucune pointe des axes principaux n'a arrêté sa croissance pour le modèle de dynamique de densité racinaire alors que 16, 14, 8 et 4 pointes ont arrêté leur croissance pour respectivement les morphotypes 1, 2, 3 et 4 pour le modèle d'architecture. Concernant les latérales, des sous-estimations de 5 et 30 % du nombre de pointes arrêtées ont été obtenues pour les morphotypes 1 et 2 et une surestimation de 40 et 900 % pour les morphotypes 3 et 4. Pour le morphotype 4, les arrêts ont principalement été effectués dans les premiers temps de développement où des périodes courtes mais intenses de manque en carbone se produisent.



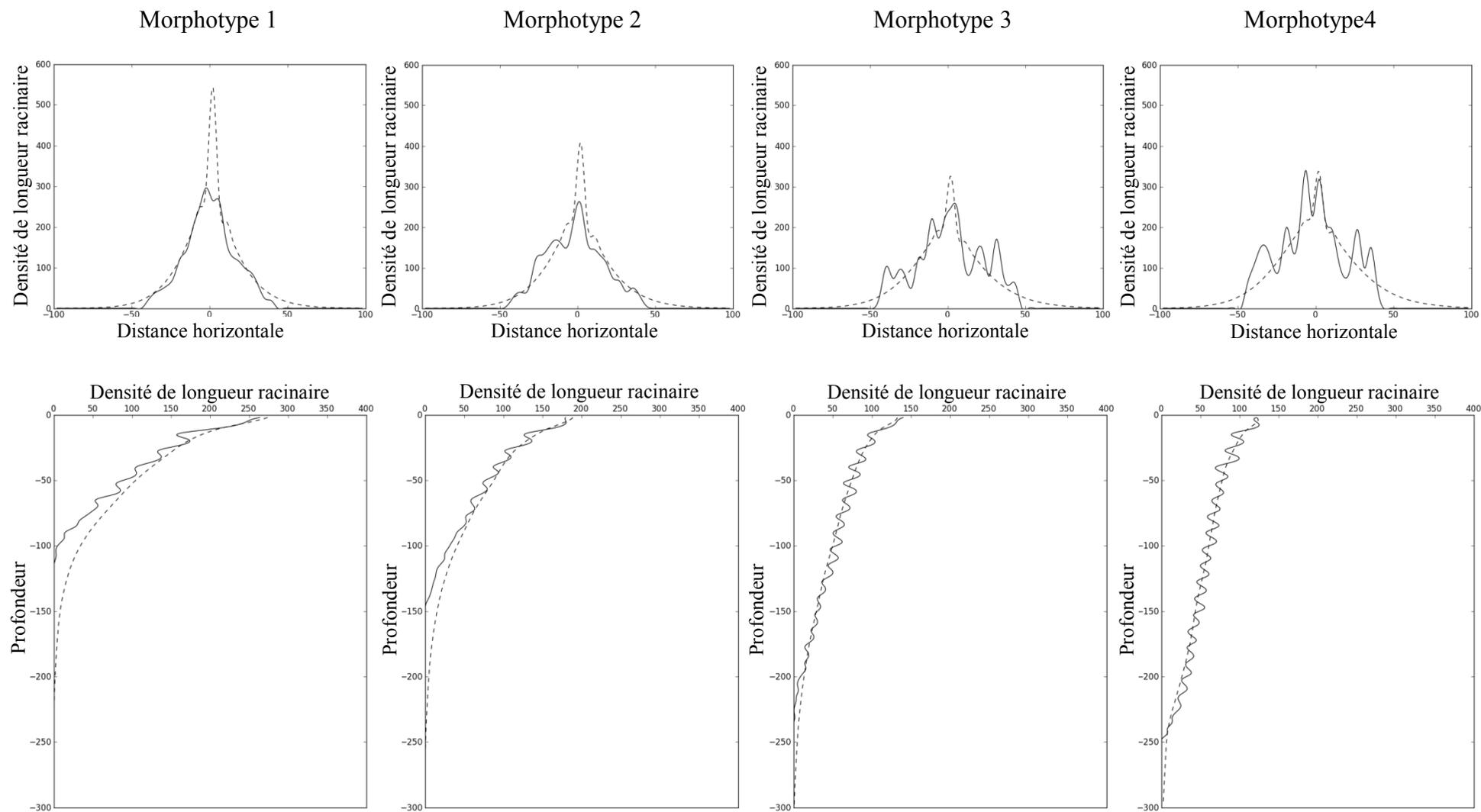


Figure 4.8 : Distribution de la densité de longueur racinaire des **axes principaux** des racines nodales suivant l'axe horizontal et la profondeur. Les densités des quatre morphotypes simulés avec le modèle d'architecture (traits pleins) et le modèle de dynamique de densité racinaire (traits pointillés) après 800°C.j sont présentées.

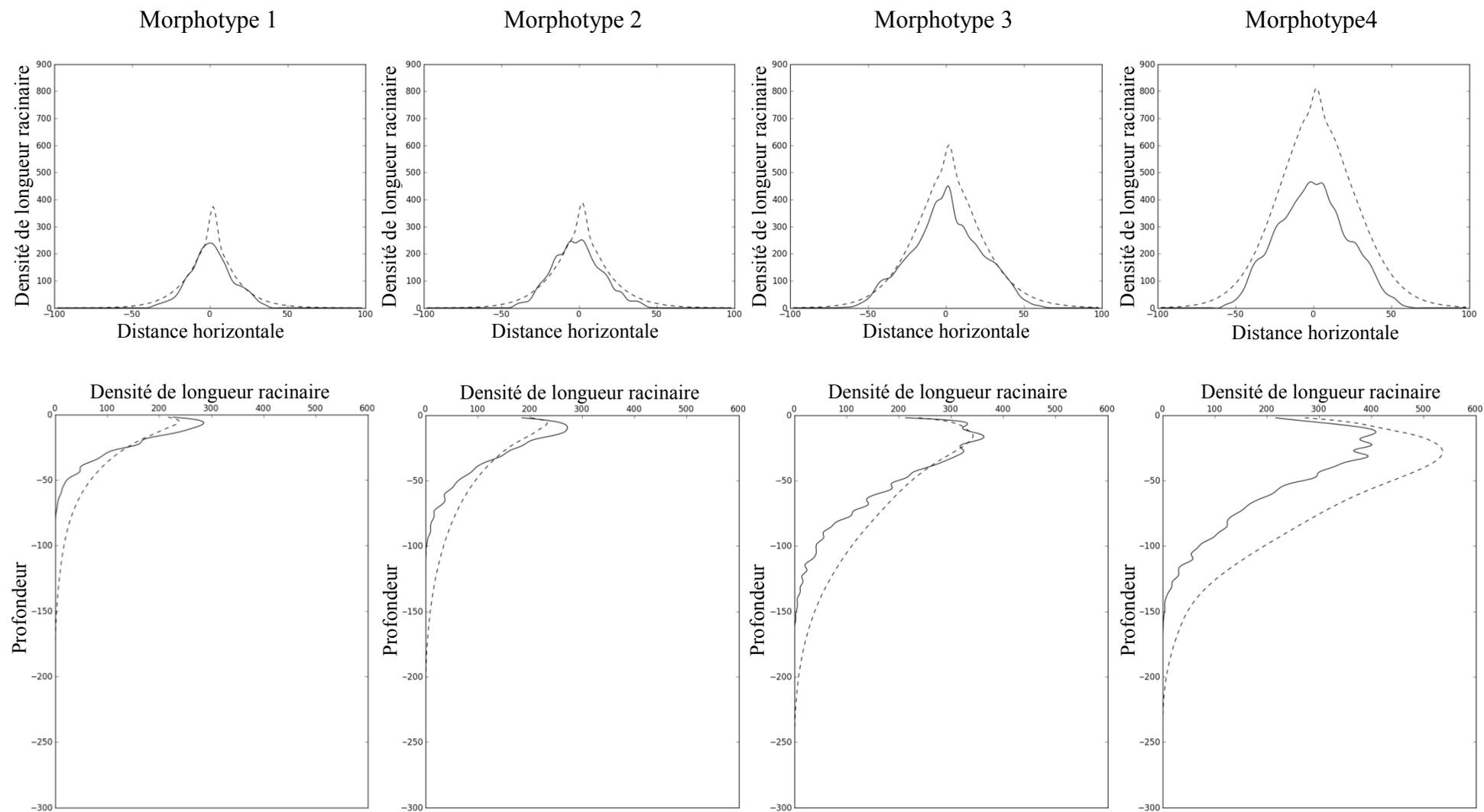


Figure 4.9 : Distribution de la densité de longueur racinaire des **latérales** des racines nodales suivant l'axe horizontal et la profondeur. Les densités des quatre morphotypes simulés avec le modèle d'architecture (traits pleins) et le modèle de dynamique de densité racinaire (traits pointillés) après 800°C.j sont présentées.

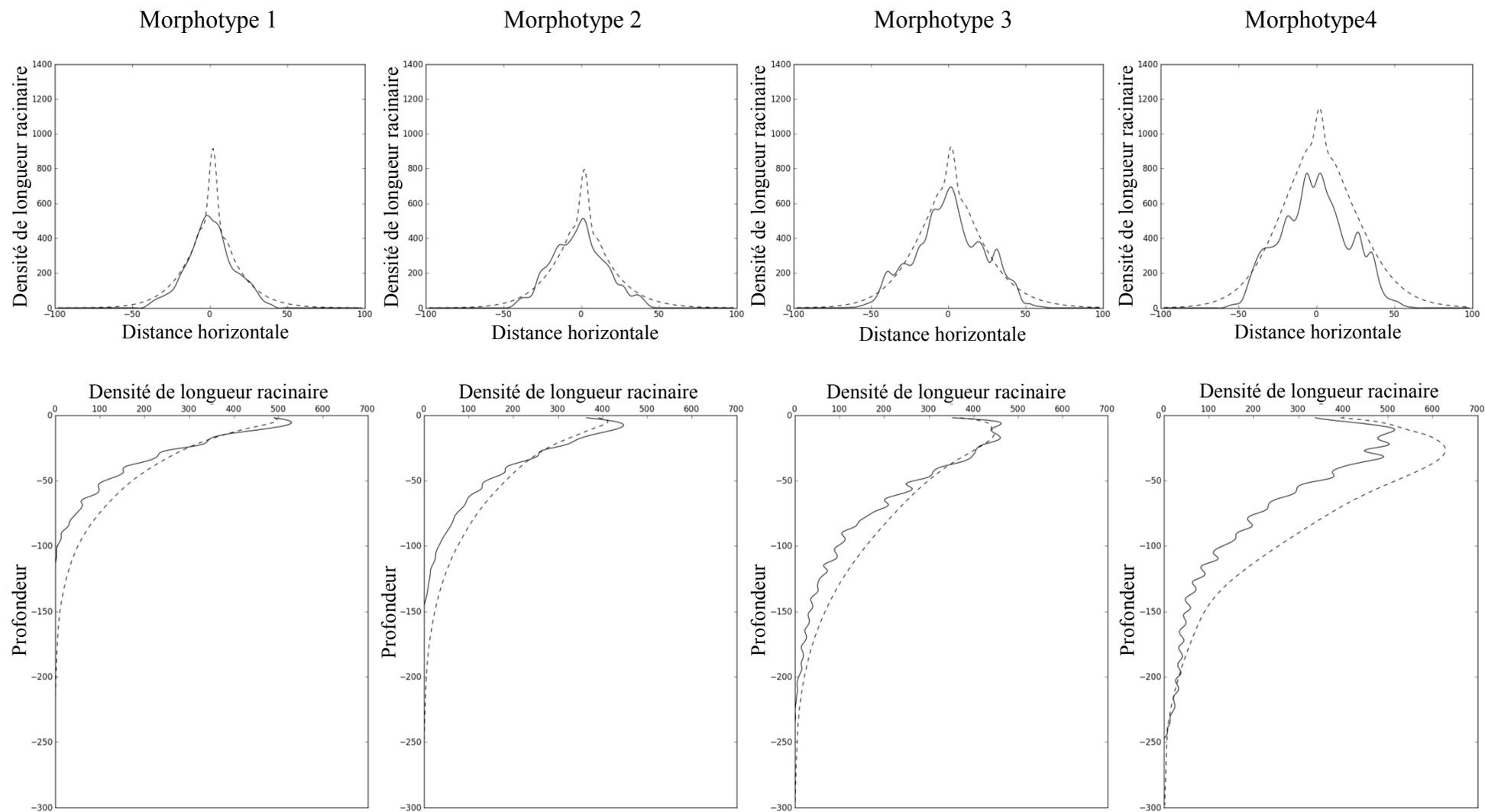


Figure 4.10 : Distribution de la densité de longueur racinaire **totale** des racines nodales suivant l'axe horizontal et la profondeur. Les densités des quatre morphotypes simulés avec le modèle d'architecture (traits pleins) et le modèle de dynamique de densité racinaire (traits pointillés) après 800°C.j sont présentées.

Au vu de la distribution des densités de longueur racinaire des axes principaux des racines nodales (Figure 4.8) suivant la profondeur, les différences entre les deux modèles ont été proches de celles obtenues lors de la précédente expérience virtuelle. Seule une surestimation plus grande de la profondeur d'enracinement du système racinaire a été obtenue pour les morphotypes 1 et 2. L'augmentation de cette surestimation peut être expliquée par la surestimation nette des longueurs totales des axes principaux et l'utilisation d'un allongement moyen pour l'ensemble des pointes racinaires de chaque ordre de ramification. En effet, les systèmes racinaires de ces morphotypes, subissant un stress en carbone plus important que ceux des deux autres morphotypes, ont des diamètres apicaux qui diminuent plus fortement. Ainsi, les axes principaux plus anciens et donc plus longs ont des diamètres apicaux plus petits. Autrement dit, les méristèmes situés plus en profondeur ont des diamètres plus petits que la moyenne. L'allongement au niveau de ces méristèmes va donc être favorisé par l'utilisation d'un allongement moyen, contrairement aux méristèmes plus en surface ayant des diamètres plus grands que la moyenne. Les conséquences de l'utilisation de l'allongement moyen sont plus importantes au niveau de la distribution des densités des latérales (Figure 4.9). En effet, les densités des latérales sont influencées par la distribution des densités des axes principaux et par la vitesse d'allongement de ces derniers via le taux de branchement. Ainsi une sous-estimation des densités des latérales dans les couches supérieures et une surestimation dans les couches inférieures ont été observées pour le modèle de dynamique de densité racinaire par rapport au modèle d'architecture.

Concernant les morphotypes 3 et 4, les différences de distribution des densités de longueur des latérales entre les deux modèles sont directement liées à la surestimation globale des longueurs des latérales (Tableau 4.3).

Au niveau de la globalité du système racinaire, les différences de distribution des densités de longueur entre les deux modèles ont été légèrement supérieures à celles obtenues lors de l'expérience virtuelle précédente pour les morphotypes 1, 2 et 3 (Figure 4.10). En effet, la moyenne des erreurs quadratiques relatives (EQR), pour ces trois morphotypes obtenus, a été de 10 % suivant l'axe horizontal et de 3,7 % suivant la profondeur (Tableau 4.4). Pour le morphotype 4, les valeurs des EQR obtenues ont été nettement supérieures, valant 18,9 % suivant l'axe horizontal et 19,3 % suivant la profondeur. Cette forte différence s'explique par la forte surestimation des longueurs totales des latérales.



Tableau 4.4. Valeurs des erreurs quadratiques relatives (EQR) de la distribution de la densité de longueur racinaire issue du modèle de dynamique de densité racinaire par rapport à celle obtenue avec le modèle d'architecture racinaire. Les EQR sont présentées pour chaque morphotype et suivant l'axe horizontal et la profondeur.

Axe	Morphotype 1	Morphotype 2	Morphotype 3	Morphotype 4
Horizontal	0.139	0.099	0.066	0.189
Profondeur	0.043	0.039	0.030	0.193

4.6. Conclusion

Une méthode de modélisation de l'arrêt de croissance des pointes racinaires dans un modèle de dynamique de densité racinaire a été présentée. Cette méthode diverge de celle utilisée dans le modèle L-grass mais n'a pas produit de grandes différences de distribution de densité de longueur racinaire pour les morphotype 1, 2 et 3. Cependant, des différences conséquentes ont été obtenues pour le morphotype 4. Ces différences ont été liées à l'utilisation de l'ensemble de l'offre en carbone avec le modèle de dynamique de densité racinaire, grâce à l'augmentation des diamètres apicaux, alors que cette offre est excédentaire avec le modèle d'architecture ne comprenant pas de variation de diamètre.

Autrement dit, la méthode de modélisation de l'arrêt de croissance des pointes racinaires a impliqué des différences de fonctionnement de processus tels que l'allocation de carbone et, ainsi, modifié la morphologie du système racinaire. Le processus d'arrêt de croissance peut donc être intégré dans un modèle de dynamique des densités racinaires mais cette intégration doit être prise en compte dans le fonctionnement global du modèle en adaptant les méthodes utilisées pour modéliser les autres processus.



5. Discussions

5.1. Capacité des modèles de dynamique de densité racinaire à intégrer et simuler des processus morphogénétiques modélisés dans les modèles d'architecture

Le modèle de dynamique de densité racinaire présenté par Dupuy *et al.* (2010) intègre les trois principaux processus morphogénétiques du système racinaire que sont le processus d'allongement au niveau des méristèmes, le processus de ramification et le gravitropisme. L'étude présentée dans ce chapitre a prouvé la possibilité d'inclure, au sein d'un modèle de dynamique de densité racinaire, l'influence des apports en carbone sur ces trois processus. L'intégration de cette influence a été possible grâce à l'estimation du diamètre apical moyen pour chaque ordre de ramification. Cependant, l'absence d'informations concernant la topologie du système racinaire dans le modèle de dynamique de densité racinaire n'a pas permis d'intégrer la méthode de modélisation du processus d'arrêt de croissance des pointes racinaires utilisée dans le modèle L-grass.

Le processus d'arrêt de croissance des pointes racinaires, tel qu'il est modélisé dans le modèle L-grass, a peu d'influence sur la morphologie du système racinaire dans les premiers stades de développement de la plante. L'utilisation du modèle de dynamique de densité racinaire sans le processus d'arrêt de croissance des racines avec le modèle de morphogenèse aérienne de L-grass est donc possible pour les études portant sur des simulations de courte durée.

Pour les études portant sur une longue durée de développement, la modélisation du processus d'arrêt de croissance des pointes racinaires est nécessaire. La méthode modélisant l'arrêt en fonction de l'insuffisance en carbone utilisée dans certains modèles d'architecture racinaire (Drouet et Pagès, 2003, 2007; Brun *et al.*, 2010) a pu être intégrée dans le modèle de dynamique de densité racinaire via le couplage du modèle avec un modèle de dynamique des diamètres apicaux. Ce dernier modélise les variations des diamètres apicaux en fonction de la satisfaction en carbone du système racinaire. L'utilisation de cette méthode influence le fonctionnement d'autres processus morphogénétiques tels que l'allongement des racines qui est dépendant du diamètre apical de la racine. Les modifications de ces processus n'ont pas eu beaucoup d'impact sur le développement du système racinaire pour 3 des 4 morphotypes simulés. Seul le développement du morphotype 4 a été nettement modifié par l'utilisation de cette méthode.



L'utilisation de la méthode de variation des diamètres apicaux a donc permis de reproduire des arrêts de croissance de pointes racinaires et des différences entre les différents morphotypes en termes de profondeur d'enracinement notamment. Cependant, les différences avec les résultats du modèle d'architecture montrent la nécessité de confronter les systèmes racinaires virtuels avec des systèmes racinaires réels afin de déterminer lequel des deux modèles se rapproche le plus de la réalité.

5.2. Intérêts et limites de l'utilisation des modèles de dynamique de densité racinaire pour la simulation d'une prairie par rapport au modèle d'architecture

De même que les modèles d'architecture, les modèles de dynamique de densité racinaire sont capables de rendre compte des différences morphologiques de systèmes racinaires entre des morphotypes. Cette capacité de simulation est nécessaire pour la simulation d'un couvert végétal prairial ayant une structure non homogène. Les modèles d'architecture produisent un système racinaire différent à chaque simulation d'une plante, contrairement aux modèles de dynamique de densité racinaire qui produisent un système racinaire « moyen » de la plante. Les études portant sur les propriétés générales d'un couvert végétal seront donc facilitées par l'utilisation d'un modèle de dynamique de densité racinaire plutôt que par celle d'un modèle d'architecture.

Certains modèles d'absorption des ressources du sol nécessitent de connaître l'architecture totale du système racinaire (p.ex. Doussan *et al.*, 2006). Ces modèles, basés sur la théorie des graphes, modélisent les flux de ressources entrant tout au long de la racine et les flux des ressources à l'intérieur de cette même racine. L'absence de topologie du système racinaire peut être une limite pour le couplage d'un modèle de dynamique de densité racinaire avec ces modèles de sol. Cependant, les distributions des densités de longueur et de branchement sont des bons indicateurs de l'architecture du système racinaire et peuvent même permettre de reproduire une sorte d'architecture du système racinaire (Dupuy *et al.*, 2005). Dans le cadre des modèles de culture, les échanges entre la plante et le sol sont généralement modélisés uniquement en fonction de la distribution des densités de longueur racinaire (e.g. le modèle STICS, Brisson *et al.*, 2008). L'utilisation d'un modèle dynamique de densité racinaire est avantageuse par rapport aux modèles d'architecture lorsque cette méthode de modélisation des échanges plante-sol est utilisée. En effet, le couplage d'un modèle d'architecture racinaire avec un tel modèle d'échange nécessite de calculer, à partir de l'architecture disponible en sortie du modèle, les densités de longueur racinaire, comme cela a



été fait dans le chapitre précédent. Les densités de longueur racinaire sont disponibles directement en sortie des modèles de dynamique de densité racinaire et donc ne nécessitent pas de réaliser des calculs supplémentaires qui peuvent être coûteux en termes de ressources de calcul.

Une des principales limites de l'utilisation des modèles d'architecture est leur lourdeur informatique, restreignant souvent leur utilisation à la simulation d'une seule plante. Cette lourdeur ne se situe pas au niveau de la réalisation de la programmation mais au niveau des temps d'exécution longs et des sorties graphiques lourdes en termes de mémoire dues à la représentation de la totalité de l'architecture du système racinaire. Cette limite peut être très contraignante pour la simulation du développement de couvert végétal dense tel que les prairies. Dans cette étude, les temps d'exécution des programmes des deux modèles pour la simulation de l'expérience virtuelle n'ont pas été comparés puisque les programmes n'ont pas été informatiquement optimisés. Cependant, le temps d'exécution des pas de temps augmente de manière exponentielle au cours du temps pour le programme du modèle d'architecture, contrairement aux modèles de dynamique de densité racinaire pour lesquels le temps d'exécution des pas de temps est constant. Les calculs entre deux pas de temps étant effectués pour chaque méristème avec le modèle d'architecture, cette évolution exponentielle est liée à l'augmentation exponentielle, au cours du temps, du nombre de méristèmes des systèmes racinaires de la plante en phase végétative. Pour le modèle de dynamique de densité racinaire, les calculs sont effectués pour chaque cellule. Le nombre de cellules étant défini en entrée du modèle et n'évoluant pas au cours de la simulation, le temps d'exécution est identique pour chaque pas de temps. La simulation du déploiement d'un système racinaire est donc plus rapide avec un modèle d'architecture dans les premiers temps de simulation et le modèle de dynamique de densité racinaire est plus rapide pour les simulations plus longues ou pour les simulations de systèmes racinaires denses. Dans le cadre des prairies, le modèle de dynamique de densité racinaire est donc plus approprié pour des études portant sur la pérennité du couvert. De plus, le choix du nombre de Courant en entrée de ce modèle permet de faire varier la précision du maillage et donc le temps d'exécution, en fonction du degré de précision souhaité. Toutefois, cette valeur doit être inférieure à 1 afin de garantir la stabilité du modèle.



Conclusion

Les modèles de dynamique de densité racinaire présentent des atouts indéniables, comparés aux modèles d'architecture, pour les simulations à l'échelle d'un couvert végétal. En effet, les simulations réalisées avec ces modèles sont généralement moins lourdes au niveau informatique. De plus, la simulation d'un système racinaire moyen, sans aléatoire, inhibe la nécessité de reproduire la même simulation plusieurs fois, contrairement aux modèles d'architecture, afin d'obtenir un scénario moyen à l'échelle d'un couvert. L'étude présentée dans ce chapitre démontre, de plus, la capacité de ces modèles à intégrer des processus morphologiques semblables à ceux modélisés dans les modèles d'architecture. Les simulations réalisées ont démontré la capacité des modèles de dynamique de densité racinaire à retranscrire les différences morphologiques simulées avec un modèle d'architecture. Pour toutes ces raisons, l'utilisation des modèles de dynamique de densité racinaire pour simuler des couverts prairiaux, dans un but de mieux comprendre les compétitions au sein de ce dernier, apparaît comme pertinente.



Conclusion et perspectives

1. Bilan et discussion générale

L'objectif de cette thèse était d'insérer la morphogenèse racinaire dans le modèle L-grass, un modèle structure-fonction de graminées fourragères, afin d'obtenir un modèle de morphogenèse de plante entière. Cette insertion devait répondre à deux consignes :

- Conservation de la nature autorégulée du modèle L-grass lors d'évènements contingents tels que les coupes.
- Prise en compte des futures utilisations du modèle et notamment son utilisation au sein du modèle de prairie virtuelle « Virtual Grassland ».

Le modèle de morphogenèse aérienne est basé sur des règles d'autorégulation dont l'évènement clé est l'émergence de la pointe des feuilles hors des gaines des feuilles précédentes. Le processus de croissance foliaire est donc central dans le fonctionnement de ce modèle. Ce processus est influencé par les conditions environnementales dont notamment la quantité et la qualité de la lumière que reçoit la plante. Dans le modèle L-grass, le choix pour modéliser ce processus, a été d'utiliser une fonction de croissance appelée « Beta Growth ». Pour le ray-grass anglais, d'autres fonctions ont été utilisées dans le passé pour représenter la croissance foliaire. Dans un premier temps, une étude préalable à l'insertion de la morphogenèse racinaire a été conduite pour évaluer la pertinence de la fonction « Beta Growth » pour représenter la croissance foliaire dans le modèle. La comparaison de qualité d'ajustement de différentes fonctions sur des données de croissance foliaire visible de différents génotypes de ray-grass anglais subissant différents traitements lumineux a permis de conforter le choix de la fonction « Beta Growth » fait pour L-grass.

Des relations observées entre les morphogenèses aérienne et racinaire sont exposées dans la littérature. Parmi ces relations, deux ont été utilisées pour insérer la morphogenèse racinaire dans le modèle L-grass en supposant, dans un premier temps, les ressources du sol non limitantes. Ces deux relations sont (i) la coordination de l'émission des racines nodales en fonction du développement de la partie aérienne et (ii) l'allocation du carbone, provenant de la partie aérienne, à travers le système racinaire. Le couplage du modèle de morphogenèse aérienne avec un modèle d'architecture racinaire en se basant sur ces deux relations a permis d'obtenir un modèle de morphogenèse de plante entière. La robustesse des relations utilisées a été évaluée avec succès en observant la capacité du modèle obtenu à reproduire des architectures de système racinaire contrastées en modifiant uniquement des paramètres de



morphogenèse aérienne. Cette capacité de simulation de morphotypes contrastés est importante pour la modélisation d'un couvert végétal prairial ayant une structure non homogène.

L'hétérogénéité de la structure des prairies n'est pas la seule caractéristique de ces couverts végétaux. En effet, contrairement aux cultures annuelles, les prairies sont également caractérisées par des récoltes successives dans le temps qui consistent en le prélèvement de biomasse aérienne par fauche ou par pâturage. Dans le but d'appréhender le fonctionnement des prairies par des simulations, le modèle de morphogenèse doit donc être capable de reproduire les réponses morphogénétiques de la plante à la coupe. De par les résultats des simulations réalisées dans cette étude, les règles d'autorégulation de la morphogenèse aérienne associées avec les deux relations reliant les morphogenèses aérienne et racinaire permettent de reproduire des réponses à l'intensité de coupe, en condition de ressource du sol non limitante, semblables à celles observées lors d'études précédentes. De plus, ces réponses sont produites par le modèle de manière autorégulée, c'est-à-dire que le modèle ne nécessite pas de consignes données *a priori* pour reproduire les réponses.

L'intérêt de l'association des règles d'autorégulation et des deux relations pour modéliser la morphogenèse ne s'arrête pas aux réponses aux coupes. En effet, le modèle produit également des réponses morphologiques à la variation de l'environnement lumineux, pouvant être causé par l'ombrage des plantes voisines, et de l'eau disponible dans le sol. Ces réponses sont obtenues grâce aux couplages du modèle de morphogenèse avec un modèle de rayonnement lumineux et avec un modèle de flux d'eau dans le sol, permettant respectivement les estimations de la quantité de rayonnement et de la quantité d'eau du sol disponibles à la plante virtuelle. Les réponses à la compétition pour la lumière résultent de la diminution de la production de biomasse induite par la réduction du rayonnement reçu par la plante virtuelle. Le stress hydrique est modélisé par des réductions (i) de l'allongement de la feuille, (ii) de la production de biomasse (correspondant à une réduction de la photosynthèse) et (iii) de la croissance potentielle des racines. Les deux premières réductions sont déterminées en fonction de la disponibilité totale en eau et la troisième, en fonction de la disponibilité locale en eau. Les consignes de réponses aux variations d'environnement ont donc été appliquées uniquement à trois processus morphogénétiques. Les modifications de ces trois processus sont répercutées sur le développement de l'ensemble de la plante par les règles d'autorégulation et les deux relations précitées. Par exemple, les réductions de l'allongement foliaire, en cas de stress hydrique, entraîne notamment une réduction du rythme d'émergence



des feuilles, des talles et des racines nodales grâce aux règles d'autorégulation et aux relations de coordination entre les parties aérienne et racinaire.

Dans le modèle de morphogenèse de plante entière L-grass obtenu, le développement du système racinaire est modélisé par un modèle d'architecture. Le choix de cette approche de modélisation dans cette étude s'explique, notamment, par la simplicité d'intégration, au sein de ces modèles, de processus morphogénétiques, permettant ainsi une évaluation des hypothèses sur la morphogenèse de la plante entière plus aisée. En effet, les processus sont intégrés de manière explicite au niveau de chaque pointe ou de chaque axe racinaire contrairement à l'approche de modélisation de la dynamique de densité racinaire, pour laquelle les processus sont modélisés à l'échelle du système racinaire. L'utilisation de cette dernière approche est, cependant, pertinente pour les études portant sur le développement de peuplements. En effet, les modèles basés sur cette approche nécessitent généralement des ressources de calcul plus faible que les modèles d'architecture, permettant ainsi la réalisation de simulations de peuplements plus aisément. Dans la perspective de l'utilisation du modèle L-grass dans un modèle de prairie, la question de la possibilité de modéliser le système racinaire par cette approche se pose. Les travaux réalisés dans la thèse permettent de répondre favorablement à cette question. En effet, une méthode de couplage du modèle de morphogenèse aérienne avec un modèle de dynamique de densité racinaire est présentée dans cette thèse. Ce couplage est réalisé en utilisant les mêmes règles d'allocation du carbone, d'émission et de développement des racines nodales. Seul le processus d'arrêt de croissance des pointes racinaires ne peut pas être modélisé tel qu'il l'est avec le modèle d'architecture. Le modèle de dynamique de densité racinaire a produit des distributions de densité de longueur racinaire de différents morphotypes similaires à celles produites avec le modèle d'architecture. Ces observations ont été réalisées sur les premiers stades de développement de la plante (les 800 premiers degrés jours) durant lesquels le processus d'arrêt de croissance racinaire affecte peu le développement global du système racinaire. Afin que le modèle puisse être utilisé pour des simulations de développement plus longues, une méthode de modélisation de ce processus est présentée. Cette méthode, utilisée dans certains modèles d'architecture, suppose que l'arrêt de croissance racinaire est lié à une insuffisance en carbone et entraîne des modifications dans le fonctionnement du modèle, dont notamment l'allongement racinaire. L'utilisation de cette méthode a induit des différences plus importantes entre les distributions de densité de longueur racinaire produites par les deux modèles de système racinaire. Il sera nécessaire de faire un travail supplémentaire sur une



durée de développement plus conséquent afin de déterminer laquelle des méthodes de modélisation de ce processus est la meilleure.

L'ensemble des travaux de cette thèse ont donc permis de :

- Justifier le choix de la fonction « Beta Growth » pour modéliser la croissance foliaire du ray-grass anglais.
- Démontrer la pertinence de l'utilisation des coordinations et de l'allocation du carbone pour modéliser les relations entre les morphogenèses aérienne et racinaire notamment en prouvant la capacité du modèle à répondre, tel un système autorégulé, à la coupe, à la compétition pour la lumière et au stress hydrique.
- Mettre en lumière la possibilité d'utilisation d'un modèle de dynamique de densité racinaire dans un modèle de morphogenèse de plante entière, ainsi que les avantages et les inconvénients de l'utilisation de ces modèles par rapport au modèle d'architecture racinaire pour la modélisation de prairies.

Il est important de préciser que les travaux réalisés ne démontrent en rien la véracité ni l'unicité des relations entre les morphogenèses aérienne et racinaire utilisées. Cependant, ils démontrent la pertinence de leur utilisation pour modéliser la morphogenèse de plantes entières de ray-grass anglais. Cette pertinence est notamment démontrée par les capacités du modèle basé sur celles-ci à reproduire de manière cohérente les réponses de la plante virtuelle à la coupe, à la variation de l'environnement lumineux et au déficit hydrique.

Le modèle L-grass obtenu après ces travaux est, à notre connaissance, le premier modèle de morphogenèse intégrant ces réponses sur l'ensemble de la plante (partie aérienne et partie racinaire) sans nécessiter de donner des consignes *a priori*. En cela, la méthode utilisée pour modéliser la morphogenèse de la plante entière est originale et les perspectives d'utilisation du modèle sont nombreuses. De plus, la possibilité d'utilisation d'un modèle d'architecture racinaire ou d'un modèle de dynamique de densité racinaire rend le modèle approprié pour des études physiologiques portant aussi bien sur la plante que sur le peuplement.



2. Perspectives

Cette étude est une étape dans le développement d'un modèle de prairie plurispécifique, associant des graminées et des légumineuses, développé dans le but de prédire les effets des interactions entre plantes, liées aux compétitions pour les ressources, à l'échelle du peuplement. La stratégie opérée pour réaliser ce modèle est de coupler le modèle de morphogenèse de graminées L-grass, le modèle de morphogenèse de légumineuses L-egume, un modèle de rayonnement et un modèle de sol. Cette thèse a contribué au développement du modèle L-grass par l'insertion de la morphogenèse racinaire dans ce dernier et la prise en compte de l'impact de déficits hydriques sur la morphogenèse de la plante entière. Cependant, dans la continuité des travaux présentés, des améliorations du modèle sont encore nécessaires. Ces améliorations portent notamment sur :

- La modélisation des processus de sénescence des feuilles et des racines
- L'insertion des réponses morphogénétiques au déficit en ressources azotées

L'absence des processus de sénescence limite l'utilisation du modèle L-grass aux simulations des premiers stades de développement de la plante. Or, la pérennité du rendement est une caractéristique majeure des systèmes prairiaux. L'absence de la sénescence ne permet pas d'étudier cette caractéristique.

Les ressources azotées sont un point clé de l'équilibre et de la stabilité dans les associations graminées-légumineuses. L'absence de la prise en compte de ces ressources pourrait donc aboutir à des résultats non conformes à la réalité.

Dans le cadre de ce modèle de prairie, l'utilisation de modèles de dynamique de densité racinaire semble plus appropriée, de par notamment leur faible demande en ressources de calculs, que l'utilisation de modèles d'architecture. Les travaux réalisés dans cette thèse ont démontré la possibilité d'intégrer les hypothèses du modèle dans un modèle de dynamique de densité racinaire et les résultats des simulations avec les deux modèles sont proches. Cependant, le développement de ce modèle doit continuer avec notamment le couplage du modèle avec un modèle de sol.

Avec le modèle L-grass, la morphogenèse de la plante virtuelle répond aux variations de l'environnement tel un système autorégulé, c'est-à-dire sans nécessiter de consignes données *a priori*. Le développement de la plante virtuelle peut donc être, à tout moment, modifié par les changements dans son environnement local exercés par les plantes voisines (notamment



l'ombrage et l'absorption des ressources telluriques). Autrement dit, le modèle L-grass peut être intégré dans n'importe quel modèle de peuplement, et notamment le modèle « Virtual Grassland ».

Au final, le modèle de prairie « Virtual Grassland » sera un outil pertinent d'aide à la décision pour le choix de la composition botanique de la prairie (notamment, le choix du partage entre graminées et légumineuses) et de son management (notamment la fréquence et l'intensité des fauches et la gestion des intrants).



Références bibliographiques

- Acock B, Pachepsky YA. 1996.** Convective-diffusive model of two-dimensional root growth and proliferation. *Plant and Soil* **180**: 231–240.
- Adiku SGK, Braddock RD, Rose CW. 1996.** Simulating root growth dynamics. *Environmental Software* **11**: 99–103.
- Aerts R, Bakker C, Caluwe HD. 1992.** Root turnover as determinant of the cycling of C, N, and P in a dry heathland ecosystem. *Biogeochemistry* **15**: 175–190.
- Allen MT, Prusinkiewicz P, DeJong TM. 2005.** Using L-systems for modeling source–sink interactions, architecture and physiology of growing trees: the L-PEACH model. *New Phytologist* **166**: 869–880.
- Assuero SG, Matthew C, Kemp P, Barker D, others. 2002.** Effects of water deficit on Mediterranean and temperate cultivars of tall fescue. *Crop and Pasture Science* **53**: 29–40.
- Auzanneau J, Huyghe C, Escobar-Gutiérrez AJ, Julier B, Gastal F, Barre P. 2011.** Association study between the gibberellic acid insensitive gene and leaf length in a *Lolium perenne* L. synthetic variety. *BMC plant biology* **11**: 183.
- Bahmani I, Hazard L, Varlet-Grancher C, Betin M, Lemaire G, Matthew C, Thom ER. 2000.** Differences in Tillering of Long- and Short-Leaved Perennial Ryegrass Genetic Lines under Full Light and Shade Treatments. *Crop Science* **40**: 1095.
- Barillot R, Frak E, Combes D, Durand J-L, Escobar-Gutiérrez AJ. 2010.** What determines the complex kinetics of stomatal conductance under blueless PAR in *Festuca arundinacea*? Subsequent effects on leaf transpiration. *Journal of experimental botany*: erq115.
- Barillot R, Louarn G, Escobar-Gutiérrez AJ, Huynh P, Combes D. 2011.** How good is the turbid medium-based approach for accounting for light partitioning in contrasted grass–legume intercropping systems? *Annals of Botany* **108**: 1013–1024.
- Barre P, Moreau L, Mi F, Turner L, Gastal F, Julier B, Ghesquière M. 2009.** Quantitative trait loci for leaf length in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Grass and Forage Science* **64**: 310–321.
- Bastian P, Chavarría-Krauser A, Engwer C, Jäger W, Marnach S, Ptashnyk M. 2008.** Modelling in vitro growth of dense root networks. *Journal of Theoretical Biology* **254**: 99–109.
- Bengough AG. 1997.** Modelling rooting depth and soil strength in a drying soil profile. *Journal of Theoretical Biology* **186**: 327–338.
- Bengough AG, McKenzie B, Hallett P, Valentine T. 2011.** Root elongation, water stress, and mechanical impedance: a review of limiting stresses and beneficial root tip traits. *Journal of Experimental Botany* **62**: 59–68.
- Birch CJ, Andrieu B, Fournier C, Vos J, Room P. 2003.** Modelling kinetics of plant canopy architecture - concepts and applications. *European Journal of Agronomy* **19**: 519–533.
- Le Bot J, Serra V, Fabre J, Draye X, Adamowicz S, Pagès L. 2010.** DART: a software to analyse root system architecture and development from captured images. *Plant and Soil* **326**: 261–273.
- Boudon F, Pradal C, Cokelaer T, Prusinkiewicz P, Godin C. 2012.** L-Py: an L-system simulation framework for modeling plant architecture development based on a dynamic language. *Technical Advances in Plant Science* **3**: 76.



- Brisson N, Launay M, Mary B, Beaudoin N. 2008.** *Conceptual basis, formalisations and parameterization of the STICS crop model.* (N Brisson, M Launay, B Mary, and N Beaudoin, Eds.). Versailles, France: Editions Quae, c/o INRA.
- Brisson N, Mary B, Ripoche D, Jeuffroy MH, 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 JM, 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.
- Brun F, Richard-Molard C, Pagès L, Chelle M, Ney B. 2010.** To what extent may changes in the root system architecture of *Arabidopsis thaliana* grown under contrasted homogenous nitrogen regimes be explained by changes in carbon supply? A modelling approach. *Journal of Experimental Botany* **61**: 2157–2169.
- Buck-Sorlin G, Hemmerling R, Kniemeyer O, Burema B, Kurth W. 2008.** A Rule-based Model of Barley Morphogenesis, with Special Respect to Shading and Gibberellic Acid Signal Transduction. *Annals of Botany* **101**: 1109–1123.
- Capitaine M, Pelletier P, Hubert F. 2008.** Les prairies multispecificques en France: histoire, realites et valeurs attendues. *Fourrages*: 123–136.
- Casal J, Alvarez M. 1988.** Blue light effects on the growth of *Lolium multiflorum* Lam. leaves under natural radiation. *New Phytologist* **109**: 41–45.
- Casal JJ, Sánchez RA, Deregibus VA. 1987.** Tillering Responses of *Lolium multiflorum* Plants to Changes of Red/Far-Red Ratio Typical of Sparse Canopies. *Journal of Experimental Botany* **38**: 1432–1439.
- Casal JJ, Sanchez RA, Gibson D. 1990.** The significance of changes in the red/far-red ratio, associated with either neighbour plants or twilight, for tillering in *Lolium multiflorum* Lam. *New Phytologist* **116**: 565–572.
- Chelle M, Hanan J, Autret H. 2004.** Lighting virtual crops: the CARIBU solution for open L-systems. *4th international workshop on functional–structural plant models. Montpellier, France: UMR AMAP.*
- Chomsky N. 1956.** Three models for the description of language. *IRE Transactions on Information Theory* **2**: 113–124.
- Crush JR, Easton HS, Waller JE, Hume DE, Faville MJ. 2007.** Genotypic variation in patterns of root distribution, nitrate interception and response to moisture stress of a perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) mapping population. *Grass and Forage Science* **62**: 265–273.
- Davidson RL. 1969.** Effects of Soil Nutrients and Moisture on Root/Shoot Ratios in *Lolium perenne* L. and *Trifolium repens* L. *Annals of Botany* **33**: 571–577.
- Dawson LA, Thornton B, Pratt SM, Paterson E. 2003.** Morphological and topological responses of roots to defoliation and nitrogen supply in *Lolium perenne* and *Festuca ovina*. *New Phytologist* **161**: 811–818.
- Van Der Krift TAJ, Berendse F. 2002.** Root life spans of four grass species from habitats differing in nutrient availability. *Functional Ecology* **16**: 198–203.
- Diggle AJ. 1988.** ROOTMAP - a model in three-dimensional coordinates of the growth and structure of fibrous root systems. *Plant and Soil* **105**: 169–178.
- Dong Q, Louarn G, Wang Y, Barczy J-F, Reffye P de. 2008.** Does the Structure–Function Model GREENLAB Deal with Crop Phenotypic Plasticity Induced by Plant Spacing? A Case Study on Tomato. *Annals of Botany* **101**: 1195–1206.



- Dotray PA, Young FL. 1993.** Characterization of Root and Shoot Development of Jointed Goatgrass (*Aegilops-Cylindrica*). *Weed Science* **41**: 353–361.
- Doussan C, Pagès L, Pierret A. 2003.** Soil exploration and resource acquisition by plant roots: an architectural and modelling point of view. *Agronomie* **23**: 419–431.
- Doussan C, Pierret A, Garrigues E, Pagès L. 2006.** Water uptake by plant roots: II - Modelling of water transfer in the soil root-system with explicit account of flow within the root system - comparison with experiments. *Plant and Soil* **283**: 99–117.
- Draye X, Kim Y, Lobet G, Javaux M. 2010.** Model-assisted integration of physiological and environmental constraints affecting the dynamic and spatial patterns of root water uptake from soils. *Journal of Experimental Botany* **61**: 2145–2155.
- Drew MC, Saker LR. 1975.** Nutrient Supply and the Growth of the Seminal Root System in Barley II. LOCALIZED, COMPENSATORY INCREASES IN LATERAL ROOT GROWTH AND RATES OF NITRATE UPTAKE WHEN NITRATE SUPPLY IS RESTRICTED TO ONLY PART OF THE ROOT SYSTEM. *Journal of Experimental Botany* **26**: 79–90.
- Drouet JL, Pagès L. 2003.** GRAAL: a model of GRowth, Architecture and carbon ALlocation during the vegetative phase of the whole maize plant. Model description and parameterisation. *Ecological Modelling* **165**: 147–173.
- Drouet JL, Pagès L. 2007.** GRAAL-CN: A model of GRowth, Architecture and ALlocation of Carbon and Nitrogen dynamics within whole plants formalised at the organ level. *Ecological Modelling* **206**: 231–249.
- Dunbabin V, Postma J, Schnepf A, Pagès L, Javaux M, Wu L, Leitner D, Chen Y, Rengel Z, Diggle A. 2013.** Modelling root-soil interactions using three-dimensional models of root growth, architecture and function. *Plant and Soil*: 1–32.
- Dupuy L, Fourcaud T, Stokes A. 2005.** A numerical investigation into the influence of soil type and root architecture on tree anchorage. *Plant and Soil* **278**: 119–134.
- Dupuy L, Gregory PJ, Bengough AG. 2010.** Root growth models: towards a new generation of continuous approaches. *Journal of Experimental Botany* **61**: 2131–2143.
- Dupuy LX, Vignes M. 2012.** An algorithm for the simulation of the growth of root systems on deformable domains. *Journal of Theoretical Biology* **310**: 164–174.
- Dupuy L, Vignes M, McKenzie BM, White PJ. 2010.** The dynamics of root meristem distribution in the soil. *Plant, Cell and Environment* **33**: 358–369.
- Durand J-L, Schäufele R, Gastal F. 1999.** Grass Leaf Elongation Rate as a Function of Developmental Stage and Temperature: Morphological Analysis and Modelling. *Annals of Botany* **83**: 577–588.
- Duru M, Hazard L, Jeangros B, Mosimann E. 2001.** Fonctionnement de la prairie paturée : structure du couvert et biodiversité. *Fourrages*: 165–188.
- Duru M, Hossard L, Martin G, Theau J. 2009.** Une méthode générique d'évaluation de la valeur d'usage agricole des prairies permanentes à l'échelle du système fourrager. *Renc. Rech. Rum*: 349–356.
- Eissenstat DM, Yanai RD. 1997.** The Ecology of Root Lifespan. In: M. Begon and A.H. Fitter, ed. *Advances in Ecological Research*. Academic Press, 1–60.
- Escobar-Gutiérrez AJ, Combe L. 2012.** Senescence in field-grown maize: From flowering to harvest. *Field Crops Research* **134**: 47–58.
- Escobar-Gutiérrez AJ, Daudet F-A, Guadillère J-P, Maillard P, Frossard J-S. 1998.** Modelling of Allocation and Balance of Carbon in Walnut (*Juglans regia* L.) Seedlings



- during Heterotrophy-autotrophy Transition. *Journal of Theoretical Biology* **194**: 29–47.
- Escobar-Gutiérrez AJ, Gaudillère J-P. 1997.** Carbon partitioning in source leaves of peach, a sorbitol-synthesizing species, is modified by photosynthetic rate. *Physiologia Plantarum* **100**: 353–360.
- Evans P. 1971.** Root growth of *Lolium perenne* L. II. Effects of defoliation and shading. *New Zealand journal of agricultural research* **14**: 552–562.
- Evers JB, Vos J, Chelle M, Andrieu B, Fournier C, Struik PC. 2007.** Simulating the effects of localized red:far-red ratio on tillering in spring wheat (*Triticum aestivum*) using a three-dimensional virtual plant model. *New Phytologist* **176**: 325–336.
- Fitter AH. 1976.** Effects of nutrient supply and competition from other species on root growth of *Lolium perenne* in soil. *Plant and Soil* **45**: 177–189.
- Fitter AH, Stickland TR, Harvey ML, Wilson GW. 1991.** Architectural analysis of plant root systems 1. Architectural correlates of exploitation efficiency. *New Phytologist* **118**: 375–382.
- Forde BJ. 1966.** Effect of various environments on the anatomy and growth of Perennial Ryegrass and Cocksfoot. *New Zealand Journal of Botany* **4**: 455–468.
- Fournier C, Andrieu B. 1998.** A 3D Architectural and Process-based Model of Maize Development. *Annals of Botany* **81**: 233–250.
- Fournier C, Andrieu B, Ljutovac S, Saint-Jean S, others. 2003.** ADEL-wheat: a 3D architectural model of wheat development. *Plant Growth Modeling and Applications* (eds B.-G. Hu & M. Jaeger): 54–66.
- Franklin KA. 2008.** Shade avoidance. *New Phytologist* **179**: 930–944.
- Gales K. 1979.** Effects of Water Supply on Partitioning of Dry Matter Between Roots and Shoots in *Lolium perenne*. *The Journal of Applied Ecology* **16**: 863.
- Garay AH, Matthew, Hodgson. 1999.** Tiller size/density compensation in perennial ryegrass miniature swards subject to differing defoliation heights and a proposed productivity index. *Grass and Forage Science* **54**: 347–356.
- Garwood E. 1967.** Studies on the roots of grasses. *Annual Report 1966, Grassland Research Institute, Hurley* **72** 79.
- Gautier H, Varlet-Grancher C. 1996.** Regulation of leaf growth of grass by blue light. *Physiologia Plantarum* **98**: 424–430.
- Gautier H, Varlet-Grancher C, Hazard L. 1999.** Tillering Responses to the Light Environment and to Defoliation in Populations of Perennial Ryegrass (*Lolium perenne*L.) Selected for Contrasting Leaf Length. *Annals of Botany* **83**: 423–429.
- Ghesquière M, Hazard L, Betin M, others. 1994.** Breeding for management adaptation in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L). II. Genetic variability and heritability of leaf morphogenesis components. *Agronomie* **14**: 267–272.
- Gill RA, Burke IC, Lauenroth WK, Milchunas DG. 2002.** Longevity and turnover of roots in the shortgrass steppe: influence of diameter and depth. *Plant Ecology* **159**: 241–251.
- Godin C, Caraglio Y. 1998.** A Multiscale Model of Plant Topological Structures. *Journal of Theoretical Biology* **191**: 1–46.
- Godin C, Costes E, Sinoquet H. 1999.** A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. *Annals of Botany* **84**: 343–357.



- Le Goffe P. 2003.** Multifonctionnalité des prairies : comment articuler marché et politiques publiques ? *Productions animales* **16**: 175–182.
- Gorham E. 1979.** Shoot height, weight and standing crop in relation to density of monospecific plant stands. *Nature* **279**: 148–150.
- Grant SA, Barthram G t., Torvell L. 1981.** Components of regrowth in grazed and cut *Lolium perenne* swards. *Grass and Forage Science* **36**: 155–168.
- Grimm V, Berger U, Bastiansen F, Eliassen S, Ginot V, Giske J, Goss-Custard J, Grand T, Heinz SK, Huse G, Huth A, Jepsen JU, Jørgensen C, Mooij WM, Müller B, Pe'er G, Piou C, Railsback SF, Robbins AM, Robbins MM, Rossmanith E, Rüger N, Strand E, Souissi S, Stillman RA, Vabø R, Visser U, DeAngelis DL. 2006.** A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling* **198**: 115–126.
- Gueye B. 2003.** *Etude de la morphogénèse chez différents génotypes de ray-grass anglais en réponse à des variations de composition spectrale et de quantité de lumière.* Université de Rennes I, ENSA de Rennes.
- Hackett C, Rose DA. 1972.** A Model of the Extension and Branching of a Seminal Root of Barley, and Its Use in Studying Relations Between Root Dimensions I. the Model. *Australian Journal of Biological Sciences* **25**: 669–680.
- Hayhoe H. 1981.** Analysis of a diffusion model for plant root growth and an application to plant soil-water uptake. *Soil Science* **131**: 334–343.
- Hazard L, Ghesquiere M. 1995.** Evidence from the use of isozyme markers of competition in swards between short-leaved and long-leaved perennial ryegrass. *Grass and Forage Science* **50**: 241–248.
- Hazard L, Ghesquière M. 1997.** Productivity under contrasting cutting regimes of perennial ryegrass selected for short and long leaves. *Euphytica* **95**: 295–299.
- Hazard L, Ghesquiere M, Barraux C. 1996.** Genetic variability for leaf development in perennial ryegrass populations. *Canadian Journal of Plant Science* **76**: 113–118.
- Heinen M, Mollier A, De Willigen P. 2003.** Growth of a root system described as diffusion. II. Numerical model and application. *Plant and Soil* **252**: 251–265.
- Holland JN, Cheng W, Jr DAC. 1996.** Herbivore-induced changes in plant carbon allocation: assessment of below-ground C fluxes using carbon-14. *Oecologia* **107**: 87–94.
- Hsiao TC. 1973.** Plant Responses to Water Stress. *Annual Review of Plant Physiology* **24**: 519–570.
- Huang B, Gao H. 2000.** Root Physiological Characteristics Associated with Drought Resistance in Tall Fescue Cultivars. *Crop Science* **40**: 196.
- Jarvis SC, Macduff JH. 1989.** Nitrate Nutrition of Grasses from Steady-State Supplies in Flowing Solution Culture following Nitrate Deprivation and/or Defoliation I RECOVERY OF UPTAKE AND GROWTH AND THEIR INTERACTIONS. *Journal of Experimental Botany* **40**: 965–975.
- Javaux M, Schroder T, Vanderborght J, Vereecken H. 2008.** Use of a three-dimensional detailed modeling approach for predicting root water uptake. *Vadose Zone Journal* **7**: 1079–1088.
- Jones MB. 1988.** Water relations. In: Jones MB, Lazenby A, eds. *The Grass Crop*. The Grass Crop. Springer Netherlands, 205–242.
- Kasperbauer MJ, Karlen DL. 1986.** Light-mediated bioregulation of tillering and photosynthate partitioning in wheat. *Physiologia Plantarum* **66**: 159–163.



- Keating BA, Carberry PS, Hammer GL, Probert ME, Robertson MJ, Holzworth D, Huth NI, Hargreaves JNG, Meinke H, Hochman Z, McLean G, Verburg K, Snow V, Dimes JP, Silburn M, Wang E, Brown S, Bristow KL, Asseng S, Chapman S, McCown RL, Freebairn DM, Smith CJ. 2003.** An overview of APSIM, a model designed for farming systems simulation. *European Journal of Agronomy* **18**: 267–288.
- Klepper B, Belford RK, Rickman RW. 1984.** Root and shoot development in winter wheat. *Agronomy Journal* **76**: 117–122.
- Lafarge M, Durand J-L. 2011.** *Comment l'herbe pousse: Développement végétatif, structures clonales et spatiales des graminées.* Editions Quae.
- Lebon E, Pellegrino A, Louarn G, Lecoœur J. 2006.** Branch Development Controls Leaf Area Dynamics in Grapevine (*Vitis vinifera*) Growing in Drying Soil. *Annals of Botany* **98**: 175–185.
- Leitner D, Klepsch S, Bodner G, Schnepf A. 2010.** A dynamic root system growth model based on L-Systems: tropisms and coupling to nutrient uptake from soil. *Plant and Soil* **332**: 177–192.
- Leitner D, Schnepf A, Klepsch S, Roose T. 2010.** Water uptake by a maize root system-An explicit numerical 3-dimensional simulation. *EGU General Assembly Conference Abstracts*.8473.
- LeVeque RJ. 2002.** *Finite Volume Methods for Hyperbolic Problems.* Cambridge University Press.
- Lindenmayer A. 1968.** Mathematical models for cellular interactions in development I. Filaments with one-sided inputs. *Journal of Theoretical Biology* **18**: 280–299.
- Loo ENV. 1992.** Tillering, Leaf Expansion and Growth of Plants of Two Cultivars of Perennial Ryegrass Grown using Hydroponics at Two Water Potentials. *Annals of Botany* **70**: 511–518.
- Louarn G, Corre-Hellou G, Fustec J, Lô-Pelzer E, Julier B, Litrico I, Hinsinger P, Lecomte C. 2010.** Déterminants écologiques et physiologiques de la productivité et de la stabilité des associations graminées-légumineuses. *Innovations Agronomiques* **11**: 79–99.
- Lungley DR. 1973.** The growth of root systems — A numerical computer simulation model. *Plant and Soil* **38**: 145–159.
- Lynch JP, Nielsen KL, Davis RD, Jabllokow AG. 1997.** SimRoot: modelling and visualization of root systems. *Plant and Soil* **188**: 139–151.
- Maire V, Soussana J-F, Gross N, Bachelet B, Pagès L, Martin R, Reinhold T, Wirth C, Hill D. 2013.** Plasticity of plant form and function sustains productivity and dominance along environment and competition gradients. A modeling experiment with Gemini. *Ecological Modelling* **254**: 80–91.
- Malézieux E, Crozat Y, Dupraz C, Laurans M, Makowski D, Ozier-Lafontaine H, Rapidel B, Tourdonnet S de, Valantin-Morison M. 2009.** Mixing Plant Species in Cropping Systems: Concepts, Tools and Models: A Review. In: Lichtfouse E, Navarrete M, Debaeke P, Véronique S, Alberola C, eds. *Sustainable Agriculture.* Springer Netherlands, 329–353.
- Matthew C, Kembal W. 1997.** Allocation of carbon-14 to roots of different ages in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *GRASSLAND CONGRESS*.7.



- Matthew C, Van Loo E, Thom E, Dawson L, Care D. 2001.** Understanding shoot and root development. *Proceedings. XIX International Grassland Congress. Sao Paulo, Brazil.* 19–27.
- Moing A, Escobar-Gutierrez A, Gaudillere JP. 1994.** Modeling carbon export out of mature peach leaves. *Plant physiology* **106**: 591–600.
- Monsi M, Saeki T. 1953.** Uber den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung fur die Stoffproduktion. *Jpn. J. Bot* **14**: 22–52.
- Monteith JL, Moss CJ. 1977.** Climate and the Efficiency of Crop Production in Britain [and Discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* **281**: 277–294.
- Norris IB. 1982.** Soil moisture and growth of contrasting varieties of Lolium, Dactylis and Festuca species. *Grass and Forage Science* **37**: 273–283.
- Pagès L. 1999.** Root system architecture: from its representation to the study of its elaboration. *Agronomie* **19**: 295–304.
- Pagès L. 2000.** How to include organ interactions in models of the root system architecture? The concept of endogenous environment. *Annals of forest science* **57**: 535–541.
- Pagès L, Aries F. 1988.** SARAH : modèle de simulation de la croissance, du développement et de l'architecture des systèmes racinaires. *Agronomie* **8**: 889–896.
- Pagès L, Bécel C, Boukcim H, Moreau D, Nguyen C, Voisin A-S. 2014.** Calibration and evaluation of ArchiSimple, a simple model of root system architecture. *Ecological Modelling* **290**: 76–84.
- Pagès L, Jordan MO, Picard D. 1989.** A simulation model of the three-dimensional architecture of the maize root system. *Plant and Soil* **119**: 147–154.
- Pagès L, Moreau D, Sarlikioti V, Boukcim H, Nguyen C. 2012.** ArchiSimple: a Parsimonious Model of the Root System Architecture. *IEEE 4th International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications.*
- Pagès L, Vercambre G, Drouet JL, Lecompte F, Collet C, Bot J le. 2004.** Root Typ: a generic model to depict and analyse the root system architecture. *Plant and Soil* **258**: 103–119.
- Picon-Cochard C, Pilon R, Tarroux E, Pagès L, Robertson J, Dawson L. 2012.** Effect of species, root branching order and season on the root traits of 13 perennial grass species. *Plant and Soil* **353**: 47–57.
- Polley HW, Detling JK. 1989.** Defoliation, Nitrofen, and Competition: Effects on Plant Growth and Nitrogen Nutrition. *Ecology* **70**: 721.
- Porter JR, Klepper B, Belford RK. 1986.** A model (WHTROOT) which synchronizes root growth and development with shoot development for winter wheat. *Plant and Soil* **92**: 133–145.
- Pradal C, Boudon F, Nouguier C, Chopard J, Godin C. 2009.** PlantGL: A Python-based geometric library for 3D plant modelling at different scales. *Graphical Models* **71**: 1–21.
- Pradal C, Dufour-Kowalski S, Boudon F, Fournier C, Godin C. 2008.** OpenAlea: a visual programming and component-based software platform for plant modelling. *Functional Plant Biology* **35**: 751–760.
- Prusinkiewicz P. 1986.** Graphical applications of L-systems. *Proceedings of graphics interface.* 247–253.



- Prusinkiewicz P. 1999.** A look at the visual modeling of plants using L-systems. *Agronomie* **19**: 211–224.
- Reddy VR, Pachepsky YA. 2001.** Testing a Convective-dispersive Model of Two-dimensional Root Growth and Proliferation in a Greenhouse Experiment with Maize Plants. *Annals of Botany* **87**: 759–768.
- De Reffye P, Fourcaud T, Blaise F, Barthélémy D, Houllier F. 1997.** A functional model of tree growth and tree architecture.
- Rhodes I. 1973.** The relationship between productivity and some components of canopy structure in ryegrass (*Lolium* spp.). *The Journal of Agricultural Science* **80**: 171–176.
- Ritchie JR, Otter S. 1985.** Description and performance of CERES-Wheat: a user-oriented wheat yield model. *ARS - United States Department of Agriculture, Agricultural Research Service (USA)*.
- Robin AHK, Matthew C, Crush JR. 2010.** Time course of root initiation and development in perennial ryegrass - a new perspective. *Proceedings of the New Zealand Grassland Association* **72**: 233–240.
- Roca-Fernández A, Peyraud J, Delaby L, Lassalas J, Delagarde R, Hopkins A, Collins R, Fraser M, King V, Lloyd D, others. 2014.** Interest of multi-species swards for pasture-based milk production systems. *EGF at 50: The future of European grasslands. Proceedings of the 25th General Meeting of the European Grassland Federation, Aberystwyth, Wales, 7-11 September 2014*. IBERS, Aberystwyth University, 728–730.
- Rose DA. 1983.** The description of the growth of root systems. *Plant and Soil* **75**: 405–415.
- Le Roux X, Lacoïnte A, Escobar-Gutiérrez A, Le Dizès S. 2001.** Carbon-based models of individual tree growth: A critical appraisal. *Annals of Forest Science* **58**: 469–506.
- Sampoux JP, Baudouin P, Bayle B, Béguier V, Bourdon P, Chosson JF, de Bruijn K, Deneufbourg F, Galbrun C, Ghesquière M, Noël D, Tharel B, Viguié A. 2013.** Breeding perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) for turf usage: an assessment of genetic improvements in cultivars released in Europe, 1974–2004. *Grass and Forage Science* **68**: 33–48.
- Sampoux J-P, Baudouin P, Bayle B, Béguier V, Bourdon P, Chosson J-F, Deneufbourg F, Galbrun C, Ghesquière M, Noël D, Pietraszek W, Tharel B, Viguié A. 2011.** Breeding perennial grasses for forage usage: An experimental assessment of trait changes in diploid perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) cultivars released in the last four decades. *Field Crops Research* **123**: 117–129.
- Sharman BC. 1942.** Developmental Anatomy of the Shoot of *Zea mays* L. *Annals of Botany* **6**: 245–282.
- Siddique KHM, Belford RK, Tennant D. 1990.** Root:shoot ratios of old and modern, tall and semi-dwarf wheats in a mediterranean environment. *Plant and Soil* **121**: 89–98.
- Da Silva D, Favreau R, Auzmendi I, DeJong TM. 2011.** Linking water stress effects on carbon partitioning by introducing a xylem circuit into L-PEACH. *Annals of Botany* **108**: 1135–1145.
- Smit HJ, Metzger MJ, Ewert F. 2008.** Spatial distribution of grassland productivity and land use in Europe. *Agricultural Systems* **98**: 208–219.
- Soussana J-F, Maire V, Gross N, Bachelet B, Pagès L, Martin R, Hill D, Wirth C. 2012.** Gemini: A grassland model simulating the role of plant traits for community dynamics and ecosystem functioning. Parameterization and evaluation. *Ecological Modelling* **231**: 134–145.



- Steduto P, Hsiao TC, Raes D, Fereres E. 2009.** AquaCrop—The FAO Crop Model to Simulate Yield Response to Water: I. Concepts and Underlying Principles. *Agronomy Journal* **101**: 426.
- Thornley JHM. 1972.** A Balanced Quantitative Model for Root: Shoot Ratios in Vegetative Plants. *Annals of Botany* **36**: 431–441.
- Thornley JH, Johnson IR. 1990.** Plant and crop modelling.
- Verdenal A. 2009.** De la simulation de la morphogénèse de l'appareil aérien du ray-grass anglais (*Lolium perenne* L.): exploration d'un schéma cybernétique inspiré du concept d'auto-organisation et applications. *Thèse de doctorat*. Université de Poitiers.
- Verdenal A, Combes D, Escobar-Gutiérrez AJ. 2008.** A study of ryegrass architecture as a self-regulated system, using functional-structural plant modelling. *Functional Plant Biology* **35**: 911–924.
- Vliegheer A de, Gils B van, Pol-van Dasselaar A, Hopkins A, Collins R, Fraser M, King V, Lloyd D, Moorby J, Robson P, others. 2014.** Roles and utility of grasslands in Europe. *EGF at 50: The future of European grasslands. Proceedings of the 25th General Meeting of the European Grassland Federation, Aberystwyth, Wales, 7-11 September 2014*. IBERS, Aberystwyth University, 753–755.
- Watt M, Schneebeli K, Dong P, Wilson IW. 2009.** The shoot and root growth of *Brachypodium* and its potential as a model for wheat and other cereal crops. *Functional Plant Biology* **36**: 960–969.
- Willigen P de, Heinen M, Mollier A, Noordwijk MV. 2002.** Two-dimensional growth of a root system modelled as a diffusion process. I. Analytical solutions. *Plant and Soil* **240**: 225–234.
- Wilson JB. 1988.** A Review of Evidence on the Control of Shoot-Root Ratio, in Relation to Models. *Annals of Botany* **61**: 433–449.
- Yamada T, Jones E, Cogan N, Vecchies A, Nomura T, Hisano H, Shimamoto Y, Smith K, Hayward M, Forster J. 2004.** QTL analysis of morphological, developmental, and winter hardiness-associated traits in perennial ryegrass. *Crop Science* **44**: 925–935.
- Yang JZ, Matthew C, Rowland RE. 1998.** Tiller axis observations for perennial ryegrass (*Lolium perenne*) and tall fescue (*Festuca arundinacea*): Number of active phytomers, probability of tiller appearance, and frequency of root appearance per phytomer for three cutting heights. *New Zealand Journal of Agricultural Research* **41**: 11–17.
- Yin X, Goudriaan J, Lantinga EA, Vos J, Spiertz HJ. 2003.** A Flexible Sigmoid Function of Determinate Growth. *Annals of Botany* **91**: 361–371.
- Yoshida S, Hasegawa S. 1982.** The rice root system: its development and function. *Drought resistance in crops with emphasis on rice*: 97–114.

