



HAL
open science

La plasticité de la plante : d'une compréhension intégrée de sa régulation à sa formalisation dans les modèles pour les adapter aux nouveaux contextes agronomiques.

Jessica Bertheloot

► To cite this version:

Jessica Bertheloot. La plasticité de la plante : d'une compréhension intégrée de sa régulation à sa formalisation dans les modèles pour les adapter aux nouveaux contextes agronomiques.. Sciences du Vivant [q-bio]. Université d'Angers, 2024. tel-04718888

HAL Id: tel-04718888

<https://hal.inrae.fr/tel-04718888v1>

Submitted on 2 Oct 2024

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.

Copyright

Mémoire

HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHES

Présenté devant l'Université d'Angers par :

Jessica BERTHELOOT

Chargée de Recherches INRAE

La plasticité de la plante : d'une compréhension intégrée de sa régulation à sa formalisation dans les modèles pour les adapter aux nouveaux contextes agronomiques.

Directeur d'HDR : Christophe Godin, Directeur de Recherche à l'INRIA

Soutenue publiquement le 6 septembre 2024 devant le jury composé de

Alexandra JULLIEN	Professeure, AgroParisTech	Rapportrice
Nadia BERTIN	Directrice de Recherche, INRAE	Rapportrice
Béatrice DENOYES	Ingénieure de Recherche, INRAE	Rapportrice
Anis LIMAMI	Professeur, Université d'Angers	Examineur
Bertrand MULLER	Directeur de Recherche, INRAE	Examineur
Soulaiman SAKR	Professeur, Institut Agro Rennes-Angers	Examineur

Table des matières

CURRICULUM VITAE	1
LISTE DES PUBLICATIONS	4
Introduction générale	9
Bibliographie	11
1. La plasticité des plantes comme réponse adaptative à leur environnement	11
2. Les mécanismes régissant l'acquisition et l'allocation des ressources C et N	13
2.a. L'acquisition et l'assimilation	13
2.b. L'allocation	15
2.c. Le rôle central des méristèmes.....	17
2.d. Un système de régulation de la plasticité intégré et dynamique impliquant nutriments et hormones	17
3. Les modèles et leur représentation de la plasticité	23
3.a. Les modèles de culture.....	23
3.b. Les réflexions menées quant à la modélisation de la plasticité	25
3.c. Les perspectives offertes par l'approche structure-fonction	29
Bilan de la littérature et problématique scientifique.....	33
Thèse : Modélisation de la plasticité des teneurs en N des tissus végétatifs chez le blé après la floraison.	35
1. Positionnement général	35
2. Les mécanismes de régulation de la teneur en N des organes photosynthétiques et leur intégration dans un modèle à l'échelle de l'axe de blé.....	37
3. Evaluation expérimentale des hypothèses intégrées dans le modèle	39
3.a. La distribution spatiale des teneurs en N.....	39
3.b. Les dynamiques temporelles des teneurs en N pour chaque entité	41
Bilan.....	47
Poste de chercheur : La modélisation, adossée à l'expérimentation, pour une compréhension intégrée de la complexité de la régulation physiologique de la ramification chez le rosier.	49
1. Positionnement général	49
2. Schéma hypothétique initial de la régulation de la ramification par la lumière.....	51
3. Mise en place de collaborations.....	51
4. Les développements méthodologiques	53
4.a. La quantification des variables	53
4.b. La manipulation des variables	55
5. Test et incrémentation du schéma hypothétique de régulation du débourrement par la lumière	57
5.a. A l'échelle du bourgeon : la réponse du bourgeon au sucre et aux hormones	57

5.b. A l'échelle de la plante : le rôle du sucre et des hormones dans l'effet de la lumière sur le débourrement	61
Bilan	67
Projet scientifique : De la compréhension des mécanismes de régulation du développement reproducteur par une approche de biologie numérique à la simulation du rendement des génotypes de blé dans une gamme de scénarios agro-environnementaux.	69
1. Positionnement général	69
2. Objectif et axes de recherche.....	70
3. Axe 1 : compréhension intégrée des mécanismes de régulation du développement reproducteur	70
3.a. Problématique et approche mise en place.....	70
3.b. Les développements méthodologiques nécessaires à une approche de biologie numérique	72
4. Axe 2 : Modélisation de la plasticité du développement reproducteur pour les génotypes et son impact sur la production sous différents scénarios agro-environnementaux	72
5. Axe 3 : Identification d'idéotypes.....	73
6. Volet méthodologique transversal aux différents axes	74
Bilan.....	74
Références	75

CURRICULUM VITAE

EXPERIENCES PROFESSIONNELLES

Depuis le 1^{er} septembre 2023. Chargée de recherches INRAE à l'**UMR LEPSE** (Laboratoire d'Ecophysiologie des Plantes sous Stress Environnementaux) à Montpellier (34).

Je développe un projet de recherche visant à améliorer, pour le blé, les prévisions des modèles de culture face aux nouveaux scénarios agro-environnementaux. Il est ciblé sur le développement reproducteur, qui détermine le potentiel de rendement. Ma démarche consiste à acquérir une compréhension intégrée du contrôle du développement reproducteur par l'environnement via une approche de biologie numérique mobilisant un modèle structure-fonction et des expérimentations à différentes échelles. Les connaissances seront intégrées dans le modèle de culture SiriusQuality pour l'identification d'idéotypes adaptés au changement climatique et aux pratiques agro-écologiques.

2019-2023. Responsable de l'équipe STRAGENE (Structure et Ramification en réponse au Génotype et à l'environnement) dans l'UMR IRHS (Institut de Recherches en Horticulture et Semences) à Angers (49).

J'ai créé cette nouvelle équipe (8 chercheurs/enseignants-chercheurs, 6 personnels techniques), c'est-à-dire identifier les contours du projet scientifique et organiser son fonctionnement opérationnel (ex : fonctions collectives, animation). J'ai également mené son évaluation HCERES et défini une gestion prévisionnelle des emplois et compétences. Ma politique générale a consisté à mieux articuler les axes de recherche de l'équipe, via un schéma intégratif, le développement de projets à l'interface entre les axes, et ma participation à l'orientation de certains projets (ex : Projet Cannatech avec la profession).

2009-2023. Chargée de recherches à l'UMR IRHS.

Mon travail a consisté à comprendre comment la lumière régule, chez le rosier, le débourrement des bourgeons axillaires responsable de la ramification. J'ai développé une approche où un modèle, intégrant les mécanismes à l'échelle du bourgeon dans une plante en croissance, est un appui à l'expérimentation. Il permet de guider les expérimentations et tester des hypothèses sur les mécanismes au sein d'un système complexe de régulation. Cette approche a permis de mettre en avant un rôle majeur de la disponibilité en sucre, dont l'effet est d'inhiber une voie d'action de l'auxine, une hormone responsable de l'inhibition des bourgeons par la dominance apicale ; la lumière module la disponibilité en sucre pour les bourgeons en contrôlant à la fois la production (photosynthèse) et l'utilisation du sucre (croissance) par la plante.

2009 (6 mois). Post-doctorat à l'Ecole Centrale de Paris.

Mon travail a consisté à coupler au modèle de simulation de l'acquisition et de la distribution du carbone, GreenLab, développé par l'équipe DigiPlante du laboratoire, le modèle d'azote développé au cours de ma thèse. J'ai développé les équations de couplage entre ces deux modèles et implémenté le formalisme résultant dans le langage C++.

2005-2008. Doctorat en écophysiologie à l'UMR EGC (Environnement et Grandes Cultures) à Grignon (78).

Mon travail a consisté à modéliser, pour une plante blé après la floraison, les mécanismes responsables de l'adaptation des teneurs en N des organes végétatifs à la lumière en relation avec le génotype et la fertilisation azotée. Le modèle représente, avec un faible nombre de paramètres, le mécanisme connu du turnover de l'azote associé à l'appareil photosynthétique à l'échelle de l'organe, et l'intègre à

l'échelle de l'axe de blé dont l'architecture est représentée. Il a été évalué sur des expérimentations écophysiologiques en plein champs. Il est capable de simuler les comportements observés de différents génotypes sous différents niveaux de fertilisation azotée, démontrant la possibilité d'avoir un modèle à la fois simple et proche de la réalité physiologique, pour simuler la plasticité des teneurs en azote chez le blé.

2005 (6 mois). Stage de master 2 à l'UMR EGC.

Mon travail a consisté à développer un cadre théorique pour l'analyse du développement reproducteur chez le colza. Pour cela, les stades du développement reproducteur ont été quantifiés en champs et la séquentialité de ces stades analysée pour différents génotypes cultivés sous différents niveaux de fertilisation azotée.

2004 (6 mois). Stage de master 1 à l'IRRI (International Rice Research Institute) aux Philippines en mission avec le CIRAD.

Mon travail a consisté à quantifier le développement des talles (ramifications) chez le riz à différents itinéraires techniques précoces (date de repiquage, densité de semis) et son impact sur le rendement. Les résultats montrent une forte plasticité du tallage qui permet de maintenir un niveau de tallage élevé au détriment du rendement.

ETUDES ET DIPLOMES

2005-2008. Doctorat en écophysiologie végétale de l'Institut National Agronomique de Paris-Grignon (INA P-G, aujourd'hui AgroParisTech), bourse du ministère.

2000-2005. Coursus d'ingénieur agronome à l'INA P-G.

1999-2000. Classe préparatoire BCPST à Lille.

1999. Baccalauréat Série S, Spécialité mathématiques.

COORDINATION DE PROJETS

2022-2023. Co-animation du réseau scientifique IFM²A² (INRAE): « From genes to plant architecture : the shoot apical meristem in all its states ».

Il s'agissait de monter un réseau européen reliant les recherches sur les mécanismes physiologiques de la régulation de l'architecture et les modèles de plante. Dans ce cadre, j'ai fait partie du comité d'organisation et du comité scientifique de la première conférence européenne sur ce thème (Poitiers, novembre 2022).

2021-2023. Montage et coordination du projet interdisciplinaire Physioscope. « Un nouvel outil pour l'exploration du réseau de régulation de l'architecture ».

J'ai mis en place une collaboration avec des chercheurs en sciences formelles (LIRMM, équipe mosaic du RDP à Lyon) pour développer un outil intuitif pour le biologiste pour aider à l'analyse d'expérimentations réelles visant à étudier la régulation physiologique de la plasticité architecturale de la plante. Un premier prototype a été mis en place permettant d'interagir, via une interface, avec un modèle de plante virtuelle (modification des paramètres et de l'architecture, visualisation des simulations), et des données biologiques ont été recueillies pour tester son efficacité.

2012-2020. Montage de projets INRAE-Région en tant que chargée de recherches à l'IRHS.

Ces projets ont permis de mettre en place mes recherches sur la modélisation de la ramification chez le rosier. Ces projets ont permis de bénéficier d'une bourse de thèse, et du fonctionnement pour les deux étudiants en thèse que j'ai encadrés.

2012, 2014. 2 enfants.

CONTRIBUTION AU FONCTIONNEMENT DU COLLECTIF

Membre de plusieurs comités et jurys de thèse, participation à un jury de concours CR1 blanc de l'INRAE.

Depuis 2011. Membre élue du conseil scientifique du département AgroEcoSystem de l'INRAE.

2007. Membre du conseil de l'unité EGC.

ENCADREMENT D'ETUDIANTS, ENSEIGNEMENT

2016-2020. Encadrement principal de la thèse de A. Schneider « Intégration du rôle de la disponibilité en sucre et des hormones dans le contrôle du débourrement par la lumière : une approche alliant expérimentations et modélisation ».

2010-2014. Co-encadrement de la thèse de F. Barbier. « Etude physiologique du rôle des sucres dans la régulation du débourrement ».

2011-2023. Supervision de 4 stagiaires de M2, 4 stagiaires de M1, 6 stagiaires de DUT-BTS
Cours magistraux en master 2 sur la modélisation écophysio-logique (3h/an à l'ISTOM depuis 2018, 3h/an à l'université d'Angers entre 2017 et 2019)

COMPETENCES

- Conception, mise en œuvre, et coordination de projets de recherche
- En management : responsabilité d'une équipe de recherche, encadrement de personnels techniques et d'étudiants
- Scientifiques :
 - Connaissances en écophysio-logie, modélisation, et physiologie du développement
 - Réalisation d'expérimentations écophysio-logiques et physiologiques, en plante entière et *in vitro* : suivi du développement et de l'architecture, approches pharmacologiques, mesure de la photosynthèse, récolte d'échantillons
 - Conception et utilisation de modèles dynamiques, structure-fonction, et multi-échelles
- Informatiques :
 - Analyse de données, statistiques (R, Excel)
 - Programmation (python, C++, L-system), utilisation de la plateforme OpenAlea.

LISTE DES PUBLICATIONS

PUBLICATIONS DANS DES REVUES INTERNATIONALES A COMITE DE LECTURE

- Patil SB, Barbier FF, Zhao JF, Zafar SA, Uzair M, Sun YL, Fang JJ, Perez-Garcia MD, **Bertheloot J**, Sakr S, Fichtner F, Chabikwa TG, Yuan SJ, Beveridge CA, Li XY (2022) Sucrose promotes D53 accumulation and tillering in rice. *New Phytologist* 234: 122-136. doi : 10.1111/nph.17834
- Wang M, Perez-Garcia MD, Daviere JM, Barbier F, Oge L, Gentilhomme J, Voisine L, Peron T, Launay-Avon A, Clement G, Baumberger N, Balzergue S, Macherel D, Grappin P, **Bertheloot J**, Achard P, Hamama L, Sakr S (2021) Outgrowth of the axillary bud in rose is controlled by sugar metabolism and signalling. *Journal of Experimental Botany* 72: 3044-3060. doi: 10.1093/jxb/erab046
- Wang M, Le Gourrierc J, Jiao FC, Demotes-Mainard S, Perez-Garcia MD, Oge L, Hamama L, Crespel L, **Bertheloot J**, Chen JT, Grappin P, Sakr S (2021) Convergence and Divergence of Sugar and Cytokinin Signaling in Plant Development. *International Journal of Molecular Sciences* 22. doi: 10.3390/ijms22031282
- Bertheloot J**, Barbier F, Boudon F, Perez-Garcia MD, Péron T, Citerne S, Dun E, Beveridge C, Godin C, Sakr S (2020) Sugar availability suppresses the auxin-induced strigolactone pathway to promote bud outgrowth. *New Phytologist* 225: 866-879. doi: 10.1111/nph.16201
- Wang M, Le Moigne MA, **Bertheloot J**, Crespel L, Perez-Garcia MD, Oge L, Demotes-Mainard S, Hamama L, Daviere JM, Sakr S (2019) BRANCHED1: A Key Hub of Shoot Branching. *Frontiers in Plant Science* 10. doi: 10.3389/fpls.2019.00076
- Schneider A, Godin C, Boudon F, Demotes-Mainard S, Sakr S, **Bertheloot J** (2019) Light Regulation of Axillary Bud Outgrowth Along Plant Axes: An Overview of the Roles of Sugars and Hormones. *Frontiers in Plant Science* 10. doi: 10.3389/fpls.2019.01296
- Schneider A, Boudon F, Demotes-Mainard S, Ledroit L, Brouard N, Godin C, Sakr S, **Bertheloot J** (2020) Sugar availability is involved in rose bud outgrowth stimulation following a temporary light intensity restriction during the vegetative development of the main stem. *Acta Horticulturae* 1296. doi: 10.17660/ActaHortic.2020.1296.51
- Lemarié S, Guérin V, Jouault A, Proost K, Cordier S, Guignard G, Demotes-Mainard S, **Bertheloot J**, Sakr S, Peillon F (2020) Melon and potato crops productivity under a new generation of optically active greenhouse films. *Acta horticulturae* 1296. doi: 10.17660/ActaHortic.2020.1296.67
- Akmouche Y, Cheneby J, Lamboeuf M, Elie N, Laperche A, **Bertheloot J**, D'Hooghe P, Trouverie J, Avice JC, Etienne P, Brunel-Muguet S (2019) Do nitrogen- and sulphur-remobilization-related parameters measured at the onset of the reproductive stage provide early indicators to adjust N and S fertilization in oilseed rape (*Brassica napus* L.) grown under N- and/or S-limiting supplies? *Planta* 250: 2047-2062. doi: 10.1007/s00425-019-03284-2
- Lemarié S, Guérin V, Sakr S, Jouault A, Caradeuc M, Cordier S, Guignard G, Gardet R, **Bertheloot J**, Demotes-Mainard S, Proost K, Peillon F (2019) Impact of innovative optically active greenhouse films on melon, watermelon, raspberry and potato crops. *Acta horticulturae* 1252. doi: 10.17660/ActaHortic.2019.1252.25
- Corot A., Roman H., Douillet O., Autret H., Perez-Garcia M. D., Citerne S., **Bertheloot J.**, Sakr S., Leduc N., Demotes-Mainard S. (2017). Cytokinins and abscisic acid act antagonistically in the regulation of the bud outgrowth pattern by light intensity. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1-16, <https://dx.doi.org/10.3389/fpls.2017.01724>
- Demotes-Mainard, S., Péron, T., Corot, A., **Bertheloot, J.**, Le Gourrierc, J., Travier, S., Crespel, L., Morel, P., Hucho-Thelier, L., Boumaza, R., Vian, A., Guérin, V., Leduc, N., Sakr, S. (2016). Plant responses to red and far-red lights, applications in horticulture. *Environmental and Experimental Botany*, 121, 4-21. DOI : 10.1016/j.envexpbot.2015.05.010
- Barbier, F., Peron, T., Lecerc, M., Perez-Garcia, M.-D., Barriere, Q., Rolcik, J., Boutet-Mercey, S., Citerne, S., Lemoine, R., Porcheron, B., Roman, H., Leduc, N., Le Gourrierc, J., Sakr, S., **Bertheloot, J.** (2015). Sucrose is an early modulator of the key hormonal mechanisms controlling bud outgrowth in *Rosa hybrida*. *Journal of Experimental Botany*, 66 (9), 2569 - 2582. DOI : 10.1093/jxb/erv047
- Rameau, C., **Bertheloot, J.**, Leduc, N., Andrieu, B., Foucher, F., Sakr, S. (2015). Multiple pathways regulate shoot

branching. *Frontiers in Plant Science*, 5, 15 p. DOI : 10.3389/fpls.2014.00741

Demotes-Mainard, S., Peron, T., Corot, A., **Bertheloot, J.**, Le Gourrierc, J., Pelleschi-Travier, S., Crespel, L., Morel, P., Huche-Thelie, L., Boumaza, R., Vian, A., Guerin, V., Leduc, N., and Sakr, S. (2016). Plant responses to red and far-red lights, applications in horticulture. *Environmental and Experimental Botany* 121, 4-21. doi: 10.1016/j.envexpbot.2015.05.010.

Demotes-Mainard, S., **Bertheloot, J.**, Boumaza, R., Huche-Thelie, L., Gueritain, G., Guérin, V., and Andrieu, B. (2013). Rose bush leaf and internode expansion dynamics: analysis and development of a model capturing interplant variability. *Frontiers in Plant Science* 4, 12 p. doi: 10.3389/fpls.2013.00418.

Santagostini P, Demotes-Mainard S, Huche-Thelie L, Leduc N, **Bertheloot J**, Guerin V, Bourbeillon J, Sakr S, Boumaza R. 2014. Assessment of the visual quality of ornamental plants: Comparison of three methodologies in the case of the rosebush. *Scientia Horticulturae*, 168: 17-26.

Bertheloot J, Andrieu B, Martre P. 2012. Light-nitrogen relationships within reproductive wheat canopy are modulated by plant modular organization. *European Journal of Agronomy*, 42: 11-21.

Chene Y, Rousseau D, Lucidarme P, **Bertheloot J**, Morel P, Belin E, Chapeau-Blondeau F. 2012. On the use of depth camera for 3D phenotyping of entire plants. *Computers and Electronics in Agriculture*, 82, 122-127

Bertheloot, J., Wu, Q., Cournède, P.-H., Andrieu, B., 2011. NEMA, a functional-structural model of nitrogen economy within wheat culms after flowering: II. Evaluation and sensitivity analysis *Annals of Botany*, 108, 1097-1109

Bertheloot, J., Cournède, P.-H., Andrieu, B., 2011. NEMA, a functional-structural model of nitrogen economy within wheat culms after flowering: I. Model description. *Annals of Botany*, 108, 1085-1096.

Dornbusch, T., Baccar, R., Watt, J., Hillier, J., **Bertheloot, J.**, Fournier, C., Andrieu, B., 2011. Plasticity of winter wheat modulated by sowing date, plant population density and nitrogen fertilisation: Dimensions and size of leaf blades, sheaths and internodes in relation to their position on a stem. *Field Crops Research*, 121, 116-124.

Jessica Bertheloot, Paul-Henry Cournède, Bruno Andrieu (2010). Nitrogen acquisition and utilization by crops: review of different approaches and proposition of a mechanistic modeling. In : Third International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications: proceedings, 9-13 November 2009, Beijing, China. IEEE Computer Society, 454 p., <https://dx.doi.org/10.1109/PMA.2009.68>

Jessica Bertheloot, Bruno Andrieu, Christian Fournier, Pierre Martre (2010). Modelling Nitrogen Distribution in Virtual Plants, as Exemplified by Wheat Culm During Grain Filling. In : Third International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications: proceedings, 9-13 November 2009, Beijing, China. IEEE Computer Society, np, <https://dx.doi.org/10.1109/PMA.2009.67>

Bertheloot J, Martre P, Andrieu B. 2008. Dynamics of Light and Nitrogen Distribution During Grain Filling within Wheat Canopy. *Plant Physiology*, 148: 1707-1720.

Bertheloot J, Andrieu B, Fournier C, Martre P. 2008. A process-based model to simulate nitrogen distribution in wheat (*Triticum aestivum*) during grain-filling. *Functional Plant Biology*, 35: 781-796.

MODELES EN LIBRE ACCES

Boudon F, **Bertheloot J**, Godin G. 2019. A model of bud outgrowth response to sugar and hormone levels in its vicinity: <https://github.com/fredboudon/rose-bud-model/tree/newphytol/>

DIRECTION D'ACTES

J. Bertheloot, J-L Durand, C. Godin. 2022. From genes to plant architecture: the shoot apical meristem in all its states, Nov 2022, Poitiers, France.

COMMUNICATIONS A DES CONGRES ET COLLOQUES

PRÉSENTATIONS ORALES INVITEES:

A Schneider, F Boudon, S Demotes-Mainard, S Sakr, C Godin, **J Bertheloot**. Control of lateral meristems: how is sugar availability involved in the environmental control of axillary bud outgrowth?. From genes to plant architecture: the shoot apical meristem in all its states, Nov 2022, Poitiers, France.

PRÉSENTATIONS ORALES:

Jessica Bertheloot, Anne Schneider, L Ledroit, M-D Perez-Garcia, F Boudon, C Godin, S Sakr (2020-10-05). Axillary bud outgrowth regulation by light intensity: modelling hormone and sugar interactions. Presented at : 9th international conference of FUNCTIONAL-STRUCTURAL PLANT MODELS, Hannover, Allemagne (2020-10-05), <https://hal.inrae.fr/hal-03327728>.

Anne Schneider, Frédéric Boudon, Sabine Demotes-Mainard, Lydie Ledroit, Maria Dolores Perez-Garcia, Nathalie Brouard, Christophe Godin, Soulaïman Sakr, **Jessica Bertheloot** (2019-06-16). Modeling branching under different light intensity regimes: integrating the role of hormones and sugars.. Presented at : International symposium on advanced technologies and management for innovative greenhouses (GreenSys), Angers, France (2019-06-16 - 2019-06-20), <https://hal.inrae.fr/hal-02950625>

Séverine Lemarié, Soulaïman Sakr, Vincent Guérin, Anaïs Jouault, Mathieu Caradeuc, Simon Cordier, Gildas Guignard, Rémi Gardet, **Jessica Bertheloot**, Sabine Demotes-Mainard, Kristof Proost, Frédéric Peilleron (2018-05-29). Impact of innovative optically active greenhouse films on melon, watermelon, raspberry and potato crops. Presented at : XXI International Congress on Plastics in Agriculture: Agriculture, Plastics and Environment, Bordeaux - Arcachon, France (2018-05-29 - 2018-05-31), <https://hal.inrae.fr/hal-01867033>

Jessica Bertheloot, Francois Barbier, Frédéric Boudon, Maria-Dolores Perez-Garcia, Thomas Péron, Christine Beveridge, Christophe Godin, Soulaïman Sakr (2016-07-06). Sucrose interacts with auxin in the burst of axillary buds. Presented at : 11e colloque National de la Société Française de Biologie Végétale, Angers, France (2016-07-06 - 2016-07-08), <https://hal.inrae.fr/hal-01400014>

Pierre Santagostini, Morgan Garbez, Sabine Demotes-Mainard, Lydie Huché-Thélier, Vincent Guérin, Julie Bourbeillon, **Jessica Bertheloot**, Gilles Galopin, Nathalie Leduc, Soulaïman Sakr, Rachid Boumaza (2014-03-25). Analyse sensorielle en horticulture ornementale. Presented at : AgroStat 2014: 13èmes Journées Agro-Industrie et Méthodes Statistiques, Rabat, Maroc (2014-03-25 - 2014-03-28), <https://hal.inrae.fr/hal-01233407>

Mariem Abichou, Christian Fournier, Tino Dornbusch, Camille Chambon, Rim Baccar, **Jessica Bertheloot**, Tiphaine Vidal, Corinne Robert, David Gouache, Bruno Andrieu (2013-06-09). Re-parametrisation of Adel-wheat allows reducing the experimental effort to simulate the 3D development of winter wheat. Presented at : 7. International Conference on Functional Structure Plant Models, Saariselkä, Finlande (2013-06-09 - 2013-06-14), <https://hal.inrae.fr/hal-01512123>

Mariem Abichou, **Jessica Bertheloot**, Tino Dornbusch, Rim Baccar, Bruno Andrieu (2010-08-29). A simplified measurement to obtain data for the architectural plant model ADEL Wheat to simulate the development of winter wheat in 3D. Presented at : 11. ESA Congress, Montpellier, France (2010-08-29 - 2010-09-03), <https://hal.inrae.fr/hal-01192213>

Qiongli Wu, **Jessica Bertheloot**, Amélie Mathieu, Bruno Andrieu, Paul-Henry Cournède (2010-09-12). Assessment of Non-Linearity in Functional-Structural Plant Models. Presented at : FSPM 2010 - 6th International Workshop on Functional-Structural Plant Models, Davis, California, États-Unis (2010-09-12 - 2010-09-17), <https://hal.inrae.fr/hal-01192293>

Jessica Bertheloot, Paul-Henry P.-H. Cournède, Q. Wu, Bruno Andrieu (2010-08-29). A functional-structural model of nitrogen economy within wheat culms after flowering. Presented at : 12. ESA Congress, Montpellier, France (2010-08-29 - 2010-09-03), <https://hal.inrae.fr/hal-01192285>

Jessica Bertheloot, Mariem Abichou, Christian Fournier, Bruno Andrieu (2010-09-12). Light-nitrogen relationships within plant canopies analysed using in silico reconstruction of wheat crops. Presented at : 6. International Workshop, Davis, États-Unis (2010-09-12 - 2010-09-17), <https://hal.inrae.fr/hal-01192238>

Bruno Andrieu, **J. Bertheloot**, C. Fournier, Pierre Martre (2009-06-28). A functional-structural model of nitrogen distribution within the wheat culm during grain filling. Presented at : Annual Meeting of the Society-for-

Experimental-Biology, Glasgow, Royaume-Uni (2009-06-28 - 2009-07-01), <https://hal.inrae.fr/hal-00964411>

Christian Fournier, Christophe Pradal, Michaël Chelle, Frédéric Boudon, Gaëtan Louarn, Corinne Robert, Didier Combes, Thomas Cokelaer, **Jessica Bertheloot**, Kai Ma, Sébastien Saint-Jean, Alban Verdenal, Abraham Escobar-Gutierrez, Bruno Andrieu, Christophe Godin (2009). Sharing efforts for modelling plant systems: from publications to reusable software components. Presented at : Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology, Glasgow, Royaume-Uni (2009 - 2009-07-01), <https://dx.doi.org/10.1016/j.cbpa.2009.04.549>, <https://hal.inrae.fr/hal-00831802>

Jessica Bertheloot, Bruno Andrieu, Christian Fournier, Pierre Martre (2007-11-04). A process-based model to simulate nitrogen distribution in wheat (*Triticum aestivum*) during grain-filling. Presented at : 5. International Workshop on Functional-Structural Plant Models, Napier, Nouvelle-Zélande (2007-11-04 - 2007-11-09), <https://dx.doi.org/10.1071/FP08064>, <https://hal.inrae.fr/hal-02824881>

POSTERS:

Anaïs Jouault, Vincent Guérin, Séverine Lemarié, S Cordier, G. Guignard, K. Proost, Sabine Demotes-Mainard, **Jessica Bertheloot**, Laurent Crespel, L. Gentilhomme, Remi Gardet, Jacky Granger, Soulayman Sakr, F. Peilleron (2019-06-16). Application of news films converting sunlight spectrum for melon crop under low tunnels.. Presented at : International Symposium on Advanced Technologies and Management for Innovative Greenhouses (GreenSys), Angers, France (2019-06-16 - 2019-06-20), <https://hal.inrae.fr/hal-02950680>

Alexandra Jullien, Alain Fortineau, Jeanne Simon, Sabine Demotes-Mainard, **Jessica Bertheloot**, Nathalie Nesi, Catherine Rameau, Cécile Baron, Amélie Mathieu, Céline Richard-Molard (2019-06-16). Regulation of shoot branching by light competition in WOSR: how to disentangle the respective effects of light intensity and light spectrum (Red:Far-red ratio) in dense crops?. Presented at : 15th International Rapeseed Congress, Berlin, Allemagne (2019-06-16 - 2019-06-19), <https://hal.inrae.fr/hal-03322722>

Jose Le Gourrierc, Laurent Crespel, Sabine Demotes-Mainard, Soulayman Sakr, Sandrine Pelleschi-Travier, Camille Lebras, B. Dubuc, Anita Lebruc, Lydie Ledroit, Herve Autret, Maria Dolores Perez-Garcia, T. Amoroso, J. Mallet., A. Schneider, M. Wang, **Jessica Bertheloot** (2019-07). Branching integrated response to environment and genotype.. Presented at : SFBV Congress, Strasbourg, France (2019-07), <https://hal.inrae.fr/hal-02950739>

Adrien Corot, Hanaé Roman, **Jessica Bertheloot**, Nathalie Leduc, Soulayman Sakr, Sabine Demotes-Mainard (2017-07-02). What are the contributions of cytokinins, abscisic acid and sugars in bud outgrowth regulation by light intensity in rose?. Presented at : VII International Symposium on Rose Research and Cultivation, Angers, France (2017-07-02 - 2017-07-07), <https://hal.inrae.fr/hal-01851779>

Jessica Bertheloot, François Barbier, Frédéric Boudon, Maria-Dolores Perez-Garcia, Thomas Péron, Christine Beveridge, Christophe Godin, Soulayman Sakr (2016-11-07). Modelling physiological regulation of bud burst by sucrose and auxin. Presented at : IEEE International Conference on Functional-Structural Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (FSPMA 2016), QingDao, Chine (2016-11-07 - 2016-11-11), <https://hal.inrae.fr/hal-01400025>

François Barbier, Thomas Peron, Marion Lecerf, Maria Dolores Perez-Garcia, Quentin Barrière, Jakob Rolcik, Stephanie S. Boutet-Mercey, Gregory G. Mouille, Jose Le Gourrierc, **Jessica Bertheloot**, Soulayman Sakr (2014-06-29). Sucrose promotes cytokinin synthesis and auxin export during axillary bud outgrowth. Presented at : Auxins and Cytokinins in Plant Development, Prague, Tchéquie (2014-06-29 - 2014-07-04), <https://hal.inrae.fr/hal-02742416>

François Barbier, **Jessica Bertheloot**, Thomas Peron, Maria Dolores Perez-Garcia, Soulayman Sakr (2013-07-04). Sucrose promotes axillary bud outgrowth in *Rosa hybrida* and plays a signal role during this process. Presented at : SPS Conference : Plant signalling in a changing environment, Evry, France (2013-07-04 - 2013-07-06), <https://hal.inrae.fr/hal-02808657>

Sabine Demotes-Mainard, **Jessica Bertheloot**, Bruno Andrieu, Gaëlle Gueritain, Lydie Huche-Thelie, Vincent Guérin, Rachid Boumaza (2013-06-09). L-Rose: a model simulating organ expansion of individual plants within a bush rose crop. Presented at : 7th International conference on functional-structural plant models (FSPM 2013), Saariselkä, Finlande (2013-06-09 - 2013-06-14), <https://hal.inrae.fr/hal-01455973>

Julien Le Gall, Herve Autret, Didier Combes, Christophe Renaud, **Jessica Bertheloot**, Nathalie Leduc, Bruno Andrieu, Vincent V. Guérin, Michaël Chelle, Sabine Demotes-Mainard (2015-06-09). Evaluation of a

- photon tracing model and virtual plants to simulate light distribution within a canopy in a growth chamber. Presented at : 7th International conference on functional-structural plant models (FSPM 2013), Saariselkä, Finlande (2015-06-09 - 2015-06-14), <https://hal.inrae.fr/hal-02746784>
- Qiongli Wu, **Jessica Bertheloot**, Paul-Henry Cournède (2013-06-09). Global sensitivity analysis of the NEMA model for its parameterization and biological diagnosis.. Presented at : 7th International Conference on Functional-Structural Plant Models (FSPM 2013), Saariselkä, Finlande (2013-06-09 - 2013-06-14), <https://hal.inrae.fr/hal-01456018>
- François Barbier, Thomas Peron, Maria Dolores Perez-Garcia, Quentin Barriere, Jakub Rolcik, José Le Gourrierec, **Jessica Bertheloot**, Soulaïman Sakr (2013). Sucrose promotes the establishment of polarized auxin transport in axillary buds during outgrowth. Presented at : ECFG13 European conference on fungal genetic, Helsinki, Finlande (2013 - 2013), <https://hal.inrae.fr/hal-01456019>
- Jessica Bertheloot**, François Barbier, Yves Y. Gibon, Rachid Boumaza, Soulaïman Sakr, Sabine Demotes-Mainard (2013-06-09). Towards a FSPM of bud outgrowth for rosebush: experimental analysis of sugar effect. Presented at : 7 th International Conference on Functional- Structural Plant Models, Saariselkä, Finlande (2013-06-09 - 2013-06-14), <https://hal.inrae.fr/hal-02748594>
- Rachid Boumaza, Nathalie Leduc, Lydie L. Huche-Thelier, Sabine Demotes-Mainard, Herve Autret, François Barbier, **Jessica Bertheloot**, Nathalie Brouard, Mathieu Caradeuc, Laurent Crespel, Odile Douillet, Bénédicte Dubuc, Fabrice Foucher, Pierre-Maxime Furet, Gilles Galopin, Morgan Garbez, Laurence Hibrand-Saint Oyant, Anita Lebrec, Marion Lecerc, José Le Gourrierec, Camille Li-Marchetti, Jeremy J. Lothier, Philippe Morel, Sandrine Pelleschi-Travier, Maria Dolores Perez-Garcia, Alix Pernet, Thomas Peron, Daniel Relion, Hanae Roman, Pierre Santagostini, Monique M. Sigogne, Gerard Sintès, Alain Vian, Vincent V. Guérin, Soulaïman Sakr (2013-08-25). Assessment of the rose bush floribundity and architecture. Presented at : 6. International Symposium on Rose Research and Cultivation, Hannover, Allemagne (2013-08-25 - 2013-08-30), <https://hal.inrae.fr/hal-02808182>
- Nathalie Leduc, Lydie Thelier, Gilles Galopin, Sandrine Pelleschi-Travier, Philippe Morel, Rachid Boumaza, Jose-Sabrina J.-S. Le Gourrierec, Sabine Demotes-Mainard, Laurent Crespel, Jeremy J. Lothier, **Jessica Bertheloot**, Amélie Rabot, Farouk Abidi, François Barbier, Pierre-Maxime Furet, Thomas Peron, Michel Laffaire, Monique M. Sigogne, Anita Le Brec, Gerard Sintès, Nathalie Brouard, Odile Douillet, Mathieu Caradeuc, Bénédicte Dubuc, Herve Autret, Daniel Relion, Maria Dolores Perez-Garcia, Vincent V. Guérin, Alain Vian, Soulaïman Sakr (2012-07-01). Assessing the impact of environmental factors on plant architecture through an integrative approach. Presented at : 2nd Symposium on Horticulture in Europe (SHE 2012), Angers, France (2012-07-01 - 2012-07-05), <https://hal.inrae.fr/hal-02809205>
- Pierre Santagostini, Michel Laffaire, Sabine Demotes-Mainard, Lydie Huche-Thelier, Vincent Guérin, Nathalie Leduc, **Jessica Bertheloot**, Soulaïman Sakr, Rachid Boumaza (2012-07-01). Assessment of the visual quality of ornamental plants: comparison of three methodologies in the case of the rosebush. Presented at : 2. Symposium on Horticulture in Europe (SHE 2012), Angers, France (2012-07-01 - 2012-07-05), <https://hal.inrae.fr/hal-01456015>
- Jonathan Hillier, Jillian Watt, **Jessica Bertheloot**, Phillip Lewis, Christian Fournier, Bruno Andrieu (2007-11-04). Modelling the time course of senescence in winter wheat at the individual leaf and whole plant level. Presented at : 5. International Workshop, Napier, France (2007-11-04 - 2007-11-09), <https://hal.inrae.fr/hal-01191954>

Introduction générale

Les plantes ont un rôle majeur en tant que ressources alimentaires (animal, humaine) et non-alimentaires, ainsi que dans le bien-être des hommes (ornement, services de rafraîchissement en ville). L'efficacité avec laquelle elles fournissent ces services est étroitement liée à leur capacité à croître et à allouer la masse produite aux organes d'intérêt (ex : grains chez les céréales, axes latéraux chez les ornementales). Depuis plusieurs années, l'environnement de croissance des plantes devient de plus en plus contraignant, plus hétérogène, et moins prévisible en lien avec une réduction du recours aux intrants chimiques et le changement climatique ; de nouvelles pratiques, plus écologiques, émergent également, qui augmentent la diversité et la complexité des scénarios de croissance des plantes. Ces nouveaux scénarios contrastent avec les scénarios plus standardisés pratiqués jusqu'à aujourd'hui et exigent de repenser les approches développées jusqu'alors pour identifier des génotypes adaptés et optimiser les pratiques.

En particulier, les modèles écophysologiques qui sont des outils pour prédire la performance agronomique en fonction du génotype, de l'environnement, et des pratiques culturales, doivent être renouvelés. D'une part, plusieurs études soulignent leurs limites dans la prévision de l'impact du changement climatique (CO₂, température) ou d'itinéraires techniques moins traditionnels (ex : dates de semis en grandes cultures, éclairage modulé en horticulture) (e.g., Dieleman et al., 2019; Tao et al., 2020; Dueri et al., 2022). D'autre part, il reste difficile de les utiliser pour aider à l'identification de génotypes du fait de la difficulté à prédire des caractères complexes, tels que le rendement, depuis des informations génétiques, du fait notamment de leur trop grand éloignement avec la réalité physiologique de la plante pour certains processus (Hoogenboom et al., 1997; Hammer et al., 2019; Muller and Martre, 2019).

Mon travail s'inscrit dans cet enjeu global d'amélioration des modèles pour qu'ils puissent effectivement être des outils fiables face aux nouveaux contextes agronomiques et pour l'identification de nouveaux génotypes. Les nouveaux scénarios étant multiples et complexes, il est fondamental de pouvoir prédire la réponse de la plante face à une diversité de combinaisons de variables environnementales, ainsi que leur hétérogénéité spatiale et temporelle. Cela nécessite de prendre en compte les phénomènes de plasticité de la plante, par lesquels, en tant qu'organisme sessile, elle adapte son fonctionnement et sa morphologie face à l'environnement, ce qui a un impact sur la performance agronomique. Or, aujourd'hui, comme je l'expose plus en détails par la suite, les modèles ne sont pas armés pour cela et font face également au manque de connaissances sur les mécanismes en jeu.

Dans ce cadre, mon travail de recherche consiste à mieux comprendre certains processus de la plasticité de la plante et l'intégrer dans les modèles pour améliorer leur robustesse face à l'enjeu d'identifier de nouvelles stratégies plus adaptées aux contextes agronomiques actuels et futurs.

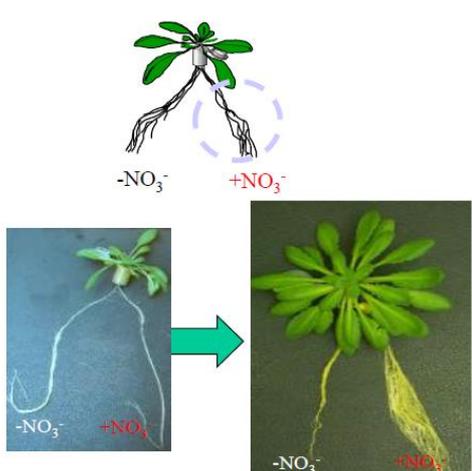


Figure 1. Réponse des racines d'Arabidopsis à la disponibilité locale en nitrates (NO_3^-). Les racines ont été divisées en deux parties, l'une immergée dans un milieu fortement concentré en NO_3^- ($+\text{NO}_3^-$), l'autre dans un milieu faiblement concentré en NO_3^- ($-\text{NO}_3^-$). Le développement racinaire est stimulé pour la zone riche en NO_3^- . Source : P. Nacry

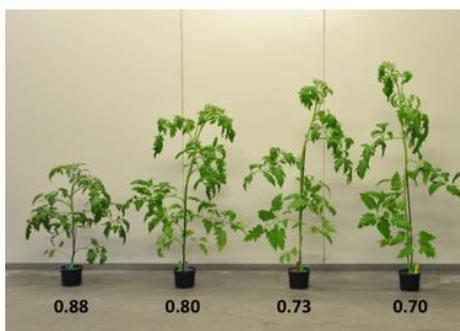


Figure 3. Effet du ratio rouge clair : rouge sombre (chiffres en dessous des plantes) de la lumière sur le développement aérien de plantes de tomate. Source : Kalaitzoglou et al. (Kalaitzoglou et al., 2019)

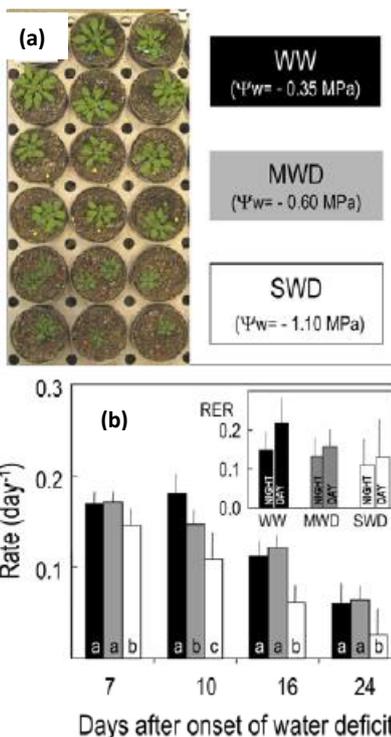


Figure 2. Effet du stress hydrique sur le développement aérien (a) et le taux relatif d'expansion des surfaces foliaires (b) chez Arabidopsis. Trois niveaux d'alimentation en eau ont été appliqués : un niveau de confort (WW : well-watered), un niveau de stress modéré (MWD : mild water deficit), un niveau de stress fort (SWD : severe water deficit). Source : Hummel et al. (2010)

Figure 4. Effet du ratio rouge clair : rouge sombre de la lumière sur la ramification de deux variétés de rosier, KnownOut® (KO) et The Fairy® (TF). A gauche, les plantes sont cultivées sous une lumière blanche enrichie en rouge (WR : white red), à droite sous la même lumière enrichie en rouge sombre (WRFR : white red far-red). La ramification est stimulée par le rouge sombre uniquement pour la variété The Fairy. Source : Crespel et al. (2022)

Bibliographie

1. La plasticité des plantes comme réponse adaptative à leur environnement

Les plantes, en tant qu'organismes sessiles, mettent en place un ensemble de stratégies pour s'adapter à leur environnement. De manière générale, ces stratégies consistent en des adaptations visant à optimiser la prospection et l'utilisation des ressources présentes dans le milieu. Ces adaptations concernent la physiologie de la plante et son architecture, c'est-à-dire les dimensions et l'agencement spatial des organes. C'est ce qu'on appelle la plasticité de la plante.

Il existe de nombreux exemples de plasticité dans la littérature, à la fois au niveau de l'appareil souterrain et aérien. Ainsi, en réponse à une déficience en azote (N) global du sol, le développement racinaire est généralement favorisé par rapport au développement aérien de la plante (réduction du ratio aérien/souterrain), permettant ainsi à la plante de prospecter les ressources souterraines plutôt qu'aériennes (Hermans et al., 2006); à cela s'ajoute, en cas d'une hétérogénéité du N dans le sol, une stimulation du développement des racines latérales dans les zones les plus riches en N permettant d'optimiser l'investissement des ressources internes à la plante (ex: Zhang and Forde, 1998) (**Fig. 1**). En réponse à un déficit hydrique, le développement aérien est généralement réprimé et les stomates responsables de la transpiration fermés pour réduire les pertes en eau et ainsi maximiser l'utilisation de l'eau disponible (Tardieu et al., 2018) (**Fig. 2**). Enfin, en réponse à la lumière comme une réduction de son intensité ou du ratio entre le rouge clair et le rouge sombre (RC/RS) indiquant la présence de plantes voisines (Ballare et al., 1987), un ensemble de modifications architecturales est induit qui favorisent la croissance en hauteur (stimulation de l'élongation des tiges, un port foliaire plus érigé, inhibition du développement d'axes latéraux) et la prospection de la lumière (Demotes-Mainard et al., 2016) (**Fig. 3**). Cela s'accompagne, à l'échelle de la feuille, d'une réduction de l'investissement dans les protéines de l'appareil photosynthétique pour des feuilles à l'ombre par rapport à des feuilles plus éclairées, un investissement inutile pour la photosynthèse du fait de sa limitation par la lumière (Nobel, 1976; Terashima et al., 2005).

Les réponses adaptatives de la plante sont cependant très liées à l'espèce et au génotype (ex: Tisné et al., 2010; Welcker et al., 2011; Li-Marchetti et al., 2015; Crespel et al., 2022) (**Fig. 4**). Cela résulte de différences, selon le génotype ou l'espèce, dans les mécanismes responsables de l'acquisition des ressources depuis l'environnement et leur allocation entre les différents organes de la plante (ex : aérien vs. souterrain, tiges, axe primaire vs. axes latéraux individuelles) et vers les différentes fonctions physiologiques (ex : protéines photosynthétiques). Je détaille ci-dessous les connaissances actuelles sur ces mécanismes.

Schéma bilan simplifié Les deux phases de la photosynthèse

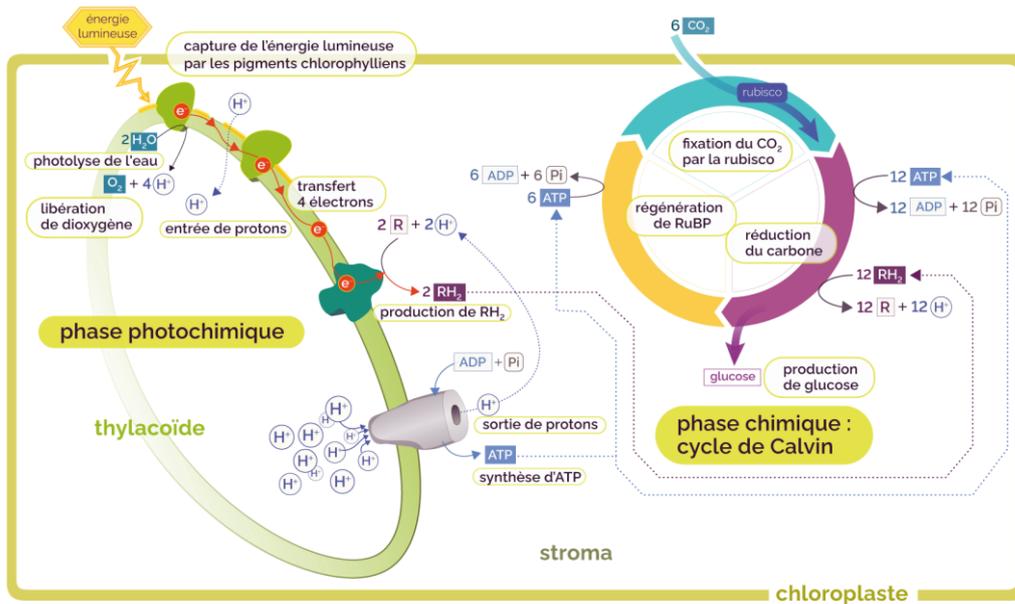


Figure 5. Les deux phases de la photosynthèse. Durant la phase photochimique, l'énergie lumineuse est convertie en énergie chimique (transfert d'électron et flux de protons) sous forme d'ATP et de pouvoir réducteur (RH₂) ; ces produits sont utilisés lors de la phase chimique, ou cycle de Calvin, pour produire du glucose à partir du CO₂, grâce à l'action de la Rubisco (Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase). *Source : maxicours.*

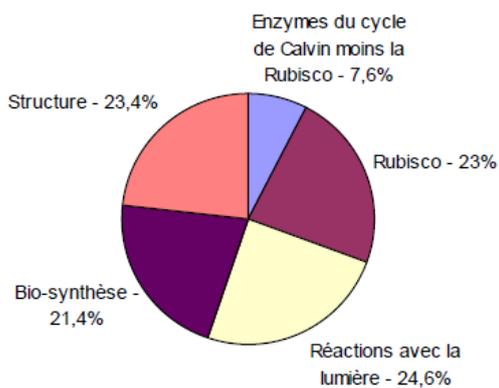


Figure 6. Pourcentage de l'azote total des feuilles en C₃ dans les principaux groupes de composés contenant du N. *Source : Evans et Seemann (1989).*

2. Les mécanismes régissant l'acquisition et l'allocation des ressources C et N

Parmi les ressources participant à la construction de l'architecture de la plante et à son fonctionnement, le carbone (C) et l'azote (N) jouent un rôle majeur. Ainsi, le C est un constituant élémentaire de la cellulose et de la lignine des parois cellulaires, et fournit l'énergie nécessaire aux processus de croissance ; le N est un constituant majeur des protéines des parois cellulaires et des enzymes qui catalysent les réactions physiologiques.

2.a. L'acquisition et l'assimilation

L'assimilation de C par la plante passe par la photosynthèse. Dans ce processus en deux phases, la lumière, captée par des pigments chlorophylliens, génère un transfert d'électrons et de protons fournissant l'énergie (ATP) et du pouvoir réducteur (NADPH) (phase photochimique), qui sont alors mobilisés au cours du cycle de Calvin pour convertir le CO₂ atmosphérique en glucose grâce à une enzyme majeure, la Rubisco (Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase) (phase chimique) (**Fig. 5**). Les produits immédiats de l'assimilation de C sont répartis entre (i) le saccharose, une forme immédiatement disponible pour la croissance ou transportée vers les autres organes de la plante, et (ii) les formes de stockage notamment l'amidon. Ce stockage pendant la journée permet de fournir le C nécessaire à la croissance durant la nuit, et constitue également des réserves pour faire face à des périodes plus contraignantes pour la plante (Stitt and Zeeman, 2012).

Le N est acquis par l'absorption racinaire de NO₃⁻ (non-légumineuses sur des sols bien aérés) ou de NH₄⁺ (sols acides ou imbibés d'eau, climats froids) via des transporteurs spécifiques situés dans la membrane plasmique des cellules racinaires (Maillard et al., 1998; Touraine et al., 2001). Il est assimilé, c'est-à-dire réduit en acides aminés qui sont les composants élémentaires des protéines, soit directement dans les racines comme pour les herbacées ou dans les parties aériennes (Gojon et al., 1994). Ces protéines sont soumises à un turnover permanent, c'est-à-dire qu'elles sont en permanence dégradées en acides aminés et resynthétisées de manière à maintenir leur intégrité et s'adapter aux besoins de la plante (Mae et al., 1983; Gallais et al., 2006).

L'acquisition des ressources C et N par la plante est étroitement couplée. L'N est un constituant majeur des protéines de l'appareil photosynthétique, notamment de la Rubisco (**Fig. 6**), et contrôle donc l'assimilation de C par la plante. L'import de N par les racines est régulé par le statut C de la plante : l'expression et/ou l'activité des transporteurs de N au niveau des racines est stimulé par le sucre qui joue à la fois un rôle signal et énergétique ; ce phénomène de régulation par le statut C intervient en plus d'un feedback négatif par le statut N de la plante (Touraine et al., 2001; Gojon et al., 2009; Masclaux-Daubresse et al., 2010).

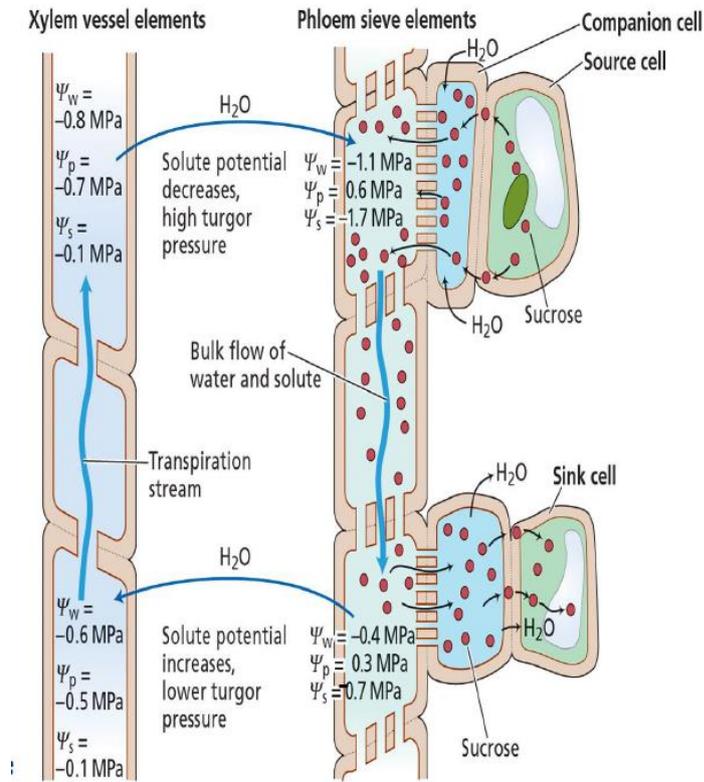


Figure 7. Description du processus de transport de solutés dans le phloème selon la théorie de Münch (Minchin et al., 1993). Au niveau des sources, les sucres chargés dans le phloème créent localement un flux d'eau depuis le xylème vers le phloème, en raison de la pression osmotique élevée, ce qui provoque une augmentation de la turgescence. Cette turgescence au niveau des sources, plus fortes qu'au niveau des puits où les sucres sont utilisés, génèrent une différence de pression hydrostatique entre la zone à proximité des sources et celle à proximité des puits, et ainsi un flux de masse responsable du transport de sucre. *Source : B. Touraine.*

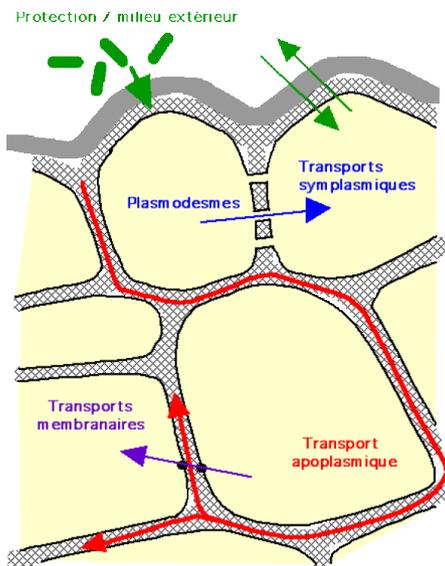


Figure 8. Les voies de transport entre les cellules. La voie apoplasmique passe par les parois cellulaires (rouge) par diffusion au sein de la paroi (rouge) et intègre les cellules via des transporteurs spécifiques (violet); la voie symplasmique passe par le cytoplasme des cellules via des canaux traversant les parois, les plasmodesmes (bleu). *Source : <https://uel.unisciel.fr>*

2.b. L'allocation

L'allocation du C et N entre les différents organes de la plante passe par des mécanismes de transport. Le transport à longue distance implique le système vasculaire, constitué du phloème et du xylème. Le xylème est constitué de faisceaux de cellules mortes alignées, et le phloème de cellules vivantes allongées (les tubes criblés), communiquant entre elles via des pores (les cribles), auxquelles sont accolées des cellules compagnes qui approvisionnent les tubes criblés en éléments nutritifs (notamment le sucre).

Le saccharose est transporté via le phloème. Cela implique un mécanisme de flux de masse (théorie de Münch, 1930; Minchin et al., 1993) dont le principe est décrit sur la **figure 7**. Il dépend à la fois de l'activité des organes dits « source » (feuilles matures) qui alimentent le phloème en sucre, et de l'activité des organes dits « puits » (organes en croissance : tige, feuille, fleurs, fruits, racines) qui utilisent le sucre du phloème, car le transport dépend du gradient de concentration en sucre entre les sources et les puits. Le chargement du phloème depuis les sources et le déchargement du phloème en sucre vers les puits impliquent un transport à courte distance via deux grandes voies: la voie apoplasmique, qui passe par les parois cellulaires via des transporteurs spécifiques, et la voie symplasmique, qui passe par le cytoplasme des cellules via des canaux spécifiques, les plasmodesmes (**Fig. 8**). De manière générale, le chargement du phloème fait intervenir la voie apoplasmique (Lemoine et al., 2013; Xu and Liesche, 2021) : des facilitateurs SWEET (SUCROSE WILL EVENTUALLY BE EXPORTED) transportent d'abord le saccharose du cytosol des cellules source vers l'apoplaste de manière passive selon le gradient de concentration, puis des transporteurs actifs chargent le saccharose depuis l'apoplaste vers les cellules compagne, concentrées en saccharose (**Fig. 9**). Le déchargement du phloème se fait soit de manière apoplasmique via des transporteurs et/ou symplastique via des plasmodesmes selon l'organe considéré (Lemoine et al., 2013).

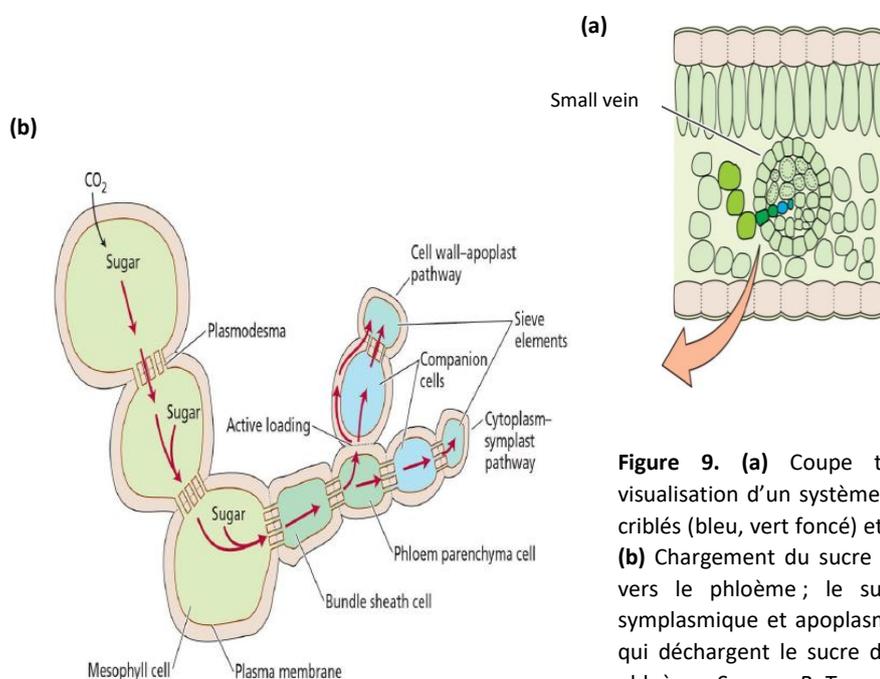


Figure 9. (a) Coupe transversale d'une feuille avec visualisation d'un système vasculaire comprenant des tubes criblés (bleu, vert foncé) et des cellules du mésophylle (vert). (b) Chargement du sucre depuis les cellules du mésophylle vers le phloème; le sucre est transporté de manière symplasmique et apoplasmique vers les cellules compagnes qui déchargent le sucre de manière symplasmique dans le phloème. *Source : B. Touraine*

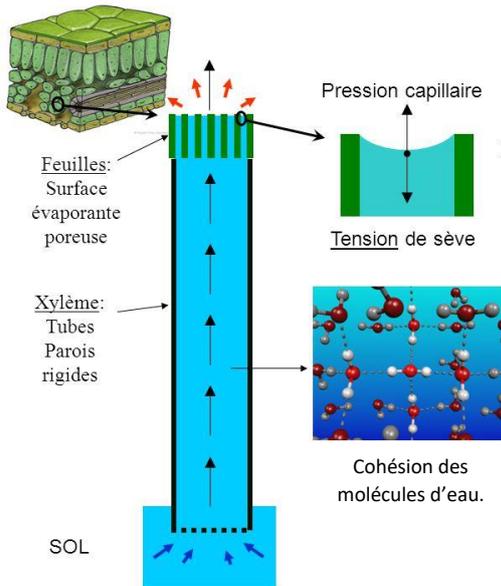


Figure 10. Mécanisme de tension-cohésion (Dixon and Joly, 1894) pour la montée de la sève brute dans le xylème. La transpiration génère une diminution du potentiel hydrique dans les organes transpirants par rapport au xylème, ce qui provoque un flux d'eau entre le xylème et les organes et une diminution du potentiel hydrique dans le xylème. Une tension est ainsi créée. Les molécules d'eau étant liées (cohésion), cette tension crée une colonne d'eau ascendante. A cette tension, se rajoute les forces de capillarité, ainsi que la poussée racinaire, contribuant également à la création d'un flux d'eau ascendant. *Source : H. Cochard.*

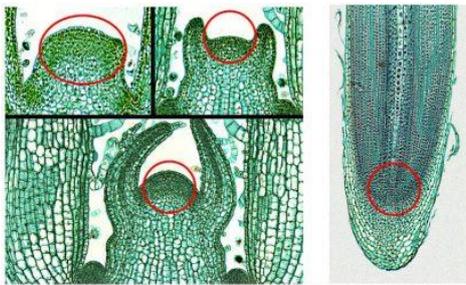


Figure 11. Méristème apical caulinaire (les 3 photos de gauche) et le méristème apical racinaire (photo de droite).

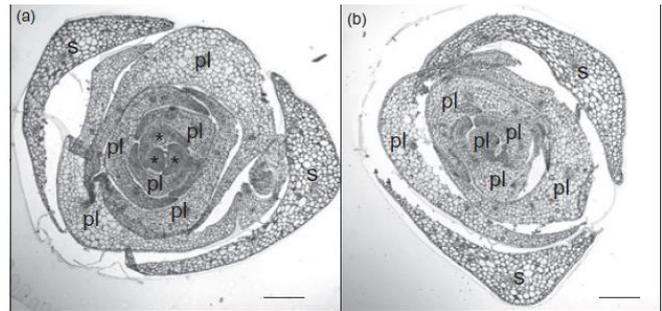


Figure 13. Un bourgeon axillaire de rosier en cours de débournement (a) et dormant (b). pl : feuille préformée dans le bourgeon (preformed leaves) ; * : feuille néoformée.

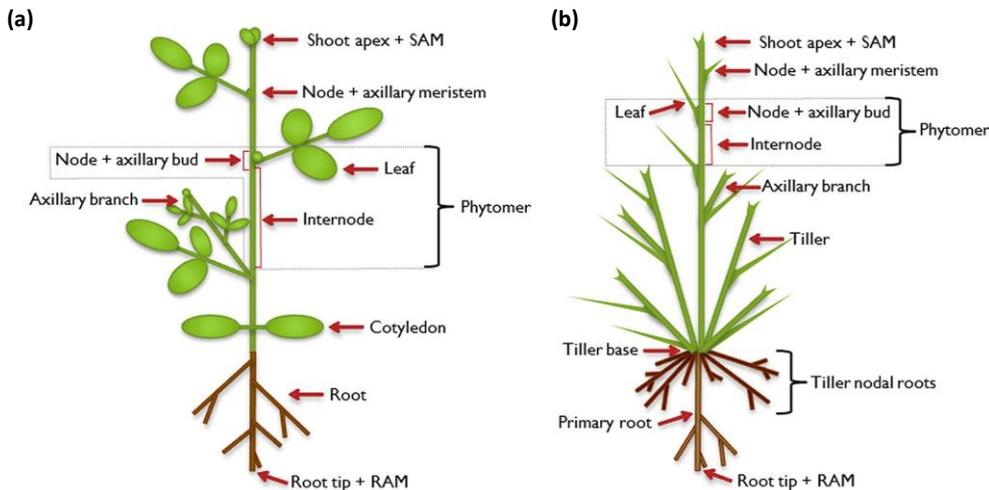


Figure 12. Architecture générale d'une plante dicotylédone (a) et monocotylédone (b). Le méristème apical caulinaire fait croître l'axe principal de la plante en initiant continuellement des phytomères, constitués chacun d'un entrenœud, d'un nœud avec sa feuille attachée, et le bourgeon axillaire à la feuille. Le bourgeon axillaire, une fois débourré, forme un axe secondaire construit de la même manière que l'axe primaire. La racine primaire est établie par le fonctionnement du méristème apical racinaire et peut également se ramifier. *Source : Teichmann et Muhr (2015).*

Le transport du N à longue distance se fait à la fois via le phloème (acides aminés) et le xylème (formes minérales comme le NO_3^-) (Maillard et al., 1998; Ourry et al., 2001; Touraine et al., 2001). Le transport des acides aminés dans le phloème suit le flux de sucre ; le transport des formes minérales dans le xylème se fait de manière ascendante, depuis les racines vers la partie apicale, par la transpiration des organes aériens, notamment des feuilles, suivant un mécanisme de tension-cohésion (**Fig. 10**).

Les ressources C et N, une fois dans les organes, sont répartis entre différents pools métaboliques pour assurer différentes fonctions biologiques (structure, respiration, stockage, ...).

2.c. Le rôle central des méristèmes

Le transport du saccharose et des acides aminés via le phloème est étroitement lié à l'activité des organes puits c'est-à-dire des organes en croissance. Celle-ci dépend du fonctionnement des méristèmes, des tissus caractérisés par une activité de division cellulaire intense et de différenciation en différents types cellulaires, et qui contrôlent l'édification de l'architecture de la plante (Steeves and Sussex, 1989).

Il existe différents types de méristèmes ayant chacun un rôle précis. Le méristème apical caulinaire (shoot apical meristem, SAM), situé à l'extrémité des tiges, et le méristème apical racinaire (root apical meristem, RAM), situé à l'extrémité des racines, sont responsables de la croissance primaire, c'est-à-dire de la croissance en longueur de la plante (**Fig. 11**). Au niveau de la partie aérienne, le fonctionnement du SAM conduit à l'apparition successive de phytomères (feuille + entre-nœud + bourgeon axillaire à l'aisselle de la feuille) et leur allongement (**Fig. 12**). Le fonctionnement du SAM est soit indéterminé, donnant naissance de manière continue à de nouveaux phytomères, soit déterminé, conduisant à un axe se terminant par une structure différenciée comme la fleur. Les bourgeons axillaires présents au niveau de chaque phytomère contiennent des méristèmes « dormants » (**Fig. 13**) ; la reprise d'activité de ces méristèmes, qui intervient uniquement lors de conditions favorables, conduit à la formation de nouveaux axes (processus de ramification), responsable de l'accroissement en « volume » de la plante. Le méristème secondaire permet lui la croissance radiale.

Si le fonctionnement des méristèmes est essentiel dans l'allocation des ressources entre organes, il impacte en retour l'acquisition de ces ressources en contrôlant l'architecture aérienne et donc l'interception de la lumière pour la photosynthèse et l'architecture racinaire responsable de l'acquisition des ressources minérales et hydriques.

2.d. Un système de régulation de la plasticité intégré et dynamique impliquant nutriments et hormones

Différents travaux ont été réalisés pour comprendre la plasticité de la plante face à son environnement. Ils mettent en avant un contrôle à la fois local et systémique qui implique notamment les nutriments et les hormones.

Parmi les nutriments, un rôle majeur du sucre a été mis en évidence. Au-delà de son rôle trophique, comme pourvoyeur d'énergie et de molécules C pour les structures cellulaires, qui est nécessaire à la réalisation de la croissance, le sucre joue un rôle de signalisation par lequel s'ajuste les mécanismes moléculaires qui contrôlent la croissance (Smith and Stitt, 2007; Wang et al., 2021). Le trehalose 6-phosphate (Tre6P), un dérivé du saccharose, en est un acteur clé. La perception du signal sucre fait intervenir deux complexes, SUCROSE NON-FERMENTING 1 (SNF1)-RELATED KINASE 1 (SnRK1) and TARGET OF RAPAMYCIN (TOR), dont l'activité est régulée par le statut énergétique des cellules et qui reprogramme leur métabolisme (Fichtner et al., 2021).

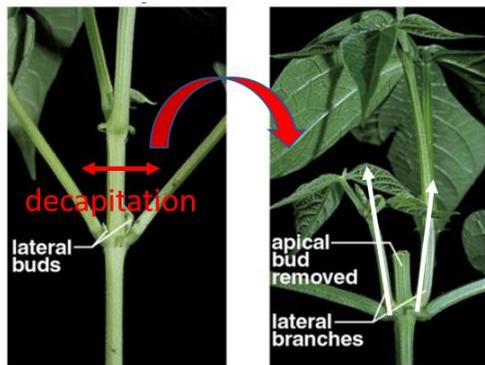


Figure 14. Illustration de la dominance apicale : la destruction de la zone apicale en croissance par décapitation provoque le débournement des bourgeons axillaires et l'émergence d'axes latéraux.

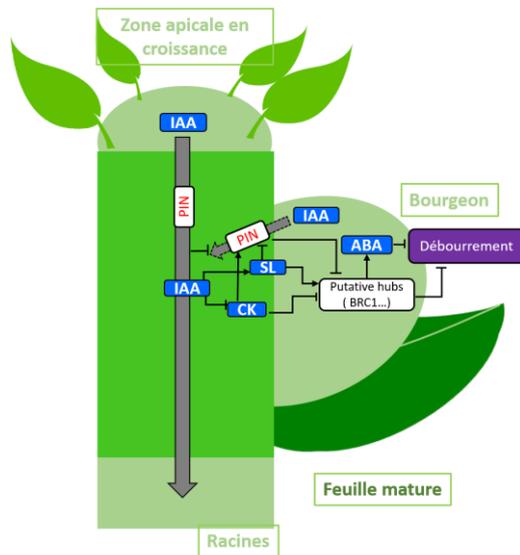


Figure 15. Mode d'action de l'auxine (IAA : indole acetic acid) dans la dominance apicale. L'auxine est transportée vers la base de la plante via les protéines PIN. Sur son passage, elle inhibe les bourgeons en interagissant de manière complexe avec les cytokinines (CK) et les strigolactones (SL). Les CK et SL sont intégrés dans le bourgeon au niveau d'intégrateur comme le gène *BRC1* (Branched1). L'acide abscissique est synthétisé en aval de *BRC1*. Source : Schneider et al. (2019)

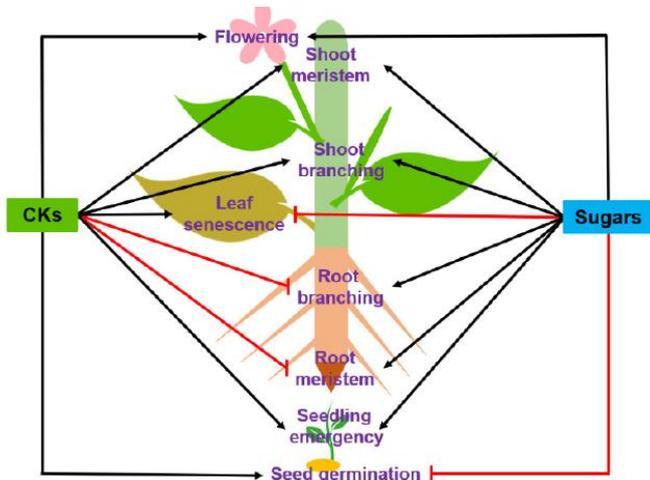


Figure 16. Effets du sucre et des cytokinines (CKs) dans les principaux processus de développement de la plante. Les flèches noires indiquent des effets positifs et les flèches rouges des effets négatifs. Source : Wang et al. (2021).

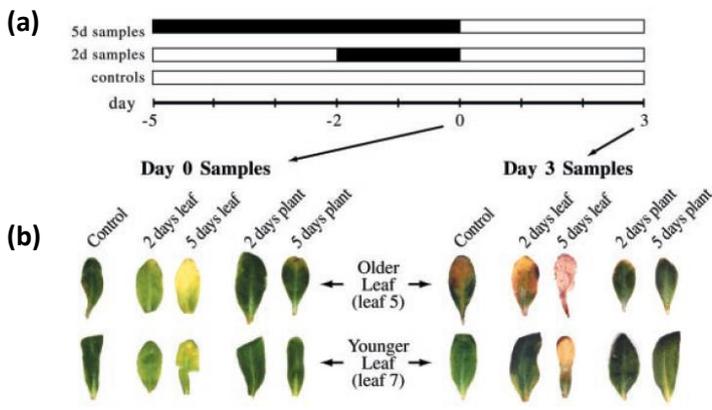


Figure 17. (a) Description des expériences de mise à l'obscurité de plantes entières et de feuilles individuelles d'Arabidopsis. Elles ont été mises à l'obscurité (barres noires) pendant deux ou cinq jours, puis le taux de sénescence des feuilles a été quantifié juste après la fin de la période d'obscurité ou 3 jours plus tard après une période de mise à la lumière (barres blanches). (b) Photographies de feuilles représentatives au moment de la quantification du taux de sénescence. Source : Weaver and Amasino (2001).

Le rôle du sucre a ainsi été mis en évidence dans le développement des différents organes de la plante, comme les racines (Thaler and Pages, 1996; Willaume and Pagès, 2006), les feuilles (Van Dingenen et al., 2016), le débourrement des bourgeons axillaires (Henry et al., 2011; Rabot et al., 2012), l'appareil reproducteur (Boyle et al., 1991; Munier-Jolain and Salon, 2003; McLaughlin and Boyer, 2004, 2004; Mäkelä et al., 2005). Le sucre est responsable notamment de la stimulation de la division cellulaire au niveau des méristèmes, en induisant l'expression de régulateurs cellulaires clefs (Wang et al., 2021). Ce rôle signal du sucre permettrait d'adapter de manière précoce la réponse de la plante à son statut trophique, et ainsi d'éviter d'investir par exemple dans des structures qu'elle ne peut maintenir par manque de ressources. Le sucre joue également un rôle majeur dans la gestion des réserves C au sein de la plante pour faire face à l'alternance quotidienne jour-nuit. En cas de modification du statut en sucre de la plante, les taux de synthèse et de dégradation de l'amidon sont ajustés de manière à pouvoir satisfaire les besoins pendant la nuit (Stitt et al., 2010). En coordination avec le sucre, le nitrate joue également un rôle signal dans la régulation du développement, et intervient notamment dans l'ajustement du développement racinaire à la disponibilité en N du sol (Krouk et al., 2010; Mounier et al., 2014; Fichtner et al., 2021).

Au-delà de la signalisation par les nutriments, la signalisation hormonale joue aussi un rôle clef. L'auxine est impliquée à la fois dans le développement aérien et racinaire. Synthétisée par la zone apicale en croissance des axes et transportée vers les racines (via les protéines PIN), elle est impliquée dans la dominance apicale (Thimann and Skoog, 1933; Domagalska and Leyser, 2011) (**Fig. 14**): elle inhibe sur son passage, au niveau aérien, le débourrement des bourgeons axillaires qui donnent naissance aux axes latéraux, favorisant ainsi la croissance apicale au détriment de la croissance latérale (**Fig. 15**). Le renforcement de cet effet de l'auxine contribue à l'action inhibitrice d'un faible ratio rouge clair:rouge sombre sur la ramification (Holalu and Finlayson, 2017; Holalu et al., 2021). L'auxine joue également un rôle majeur dans le syndrome d'évitement de l'ombre, incluant la stimulation de l'élongation des organes (hypocotyle, pétiole) et l'hyponastie foliaire (Iglesias et al., 2018). Au niveau racinaire, l'accumulation de l'auxine favorise l'initiation des racines latérales, et cet effet est renforcé en présence de nitrates ce qui favorise la prolifération racinaire dans les zones riches en nitrate (Krouk et al., 2010). Les cytokinines (CK), des hormones qui stimulent la division, la différenciation cellulaire et le développement vasculaire, jouent un rôle majeur dans différents processus d'adaptation à l'environnement (Zurcher and Muller, 2016; Wang et al., 2021) (**Fig. 16**). Synthétisées par les racines et transportées vers la partie aérienne via le xylème, elles sont des médiateurs de la disponibilité en nutriments du sol par lequel s'ajuste le développement de la partie aérienne (Takei et al., 2002; Muller et al., 2015); elles sont également impliquées dans le phénomène de sénescence foliaire, par lequel les protéines foliaires sont dégradées et remobilisées vers les autres organes de la plante (Richmond and Lang, 1957; Markovich et al., 2017). D'autres hormones, telles que l'acide abscissique (ABA) connu depuis longtemps pour son rôle dans le stress hydrique ou les strigolactones (SLs), mises en évidence plus récemment dans le contrôle de la ramification, apparaissent également des régulateurs clés (SLs: Kohlen et al., 2011; Saeed et al., 2017; ABA: Takatsuka and Umeda, 2019).

L'existence de plusieurs régulateurs (sucre, différentes hormones) intervenant sur différents aspects de la croissance, pouvant être transportés au sein de la plante et ainsi exercer une action à distance de leur lieu de synthèse aboutit à un système complexe de régulation de la plasticité de la plante. Cette complexité est renforcée par des interactions entre les différentes voies de régulation (ex : CK et ABA dans l'impact du stress hydrique, auxine, CK, SL, sucre dans la régulation du débourrement Leon and Sheen, 2003; Domagalska and Leyser, 2011; Cortleven et al., 2019; Fichtner et al., 2021; Wang et al., 2021). De plus, la plante étant un système dynamique, des rétro-actions temporelles se mettent en place. Par exemple, en réponse au stress hydrique, les ajustements physiologiques (*e.g.* fermeture stomatique) et morphologiques (*e.g.* inhibition de la croissance) se mettant en place rétablissent un statut hydrique favorable de la plante, qui modifie en retour le comportement de la plante à des stades ultérieurs (Tardieu et al., 2018); en réponse à une période d'obscurité prolongée inhibant la croissance, l'ajustement de la gestion des réserves C permet à la plante de remettre en marche la croissance (Smith and Stitt, 2007).

Cette complexité rend la compréhension du système de régulation de la plasticité difficilement appréhendable expérimentalement. En effet, la complexité des mécanismes de régulation engendre des comportements émergents non-intuitifs. En voici deux exemples simples :

- (i) dans le cas de l'induction de la sénescence foliaire par une pénurie en lumière, la sénescence est beaucoup plus forte sur une feuille quand la feuille seule subie une limitation lumineuse, que si la plante entière subie cette limitation (Weaver and Amasino, 2001; Fig. 17); l'ombrage de la plante entière pourrait en effet réduire la croissance des autres organes, et diminuer ainsi la compétition pour le N.
- (ii) dans le cas du débourrement, les phénotypes très ramifiés d'*Arabidopsis* peuvent présenter, de manière surprenante, un transport élevé ou faible d'auxine en lien avec le mécanisme de canalisation de l'auxine (Prusinkiewicz et al., 2009).

Pour appréhender cette complexité, la modélisation informatique -adossée à l'expérimentation- est apparue durant ces deux dernières décennies comme un outil puissant d'aide à la compréhension (*e.g.*, débourrement et hormones : Dun et al., 2009; Prusinkiewicz et al., 2009; gravitropisme: Bastien et al., 2013; phyllotaxie et auxine : Refahi et al., 2016; water transport: Couvreur et al., 2018). Ils donnent en effet la possibilité de formaliser l'enchevêtrement de mécanismes et d'en déduire le comportement émergent de la plante par simulation numérique ; ainsi, des hypothèses sur les mécanismes peuvent être évaluées en comparant le comportement simulé et le comportement observé dans la réalité. Certains de ces modèles se sont focalisés sur des processus physiologiques très spécifiques que je ne détaillerai pas ici. Je décris ci-dessous les grandes approches de modélisation qui ont été développées pour représenter le fonctionnement de la plante entière en réponse à son environnement, et leur prise en compte des mécanismes de la plasticité de la plante.

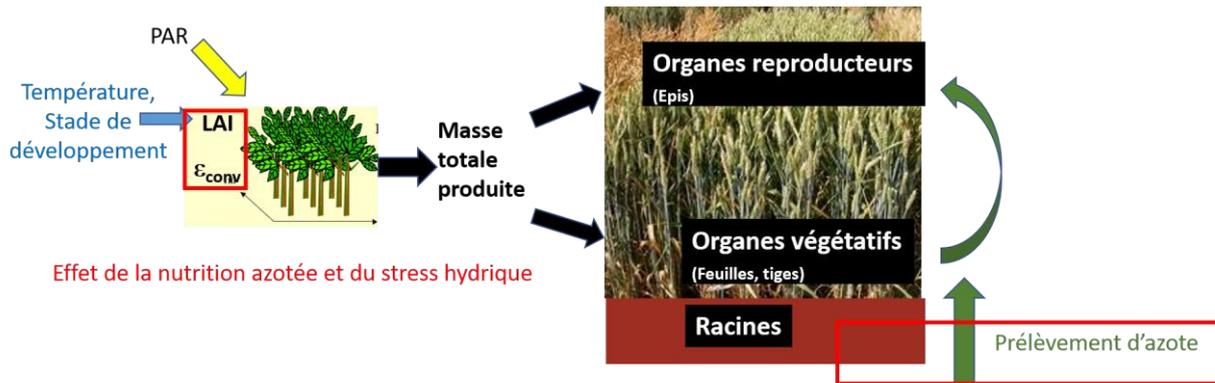


Figure 18. Description schématique des grands principes des modèles de culture pour les céréales. La culture est subdivisée en un nombre limité de compartiments (ex : organes végétatifs, reproducteurs, racines). L'acquisition de la biomasse par le compartiment végétatif dépend de la surface foliaire (LAI : leaf area index), dont le développement est une fonction de la température, et de coefficients d'interception de la lumière dans le couvert (ϵ_i) et de conversion de la lumière en biomasse (ϵ_{conv}). Une fraction de cette biomasse est allouée aux organes reproducteurs. Le prélèvement de N par les racines dépend de la demande en N du compartiment végétatif, le N de ce compartiment est ensuite alloué aux organes reproducteurs. La nutrition azotée et le stress hydrique affecte le développement foliaire, l'efficacité de conversion de la lumière en biomasse, et le prélèvement de N (en rouge).

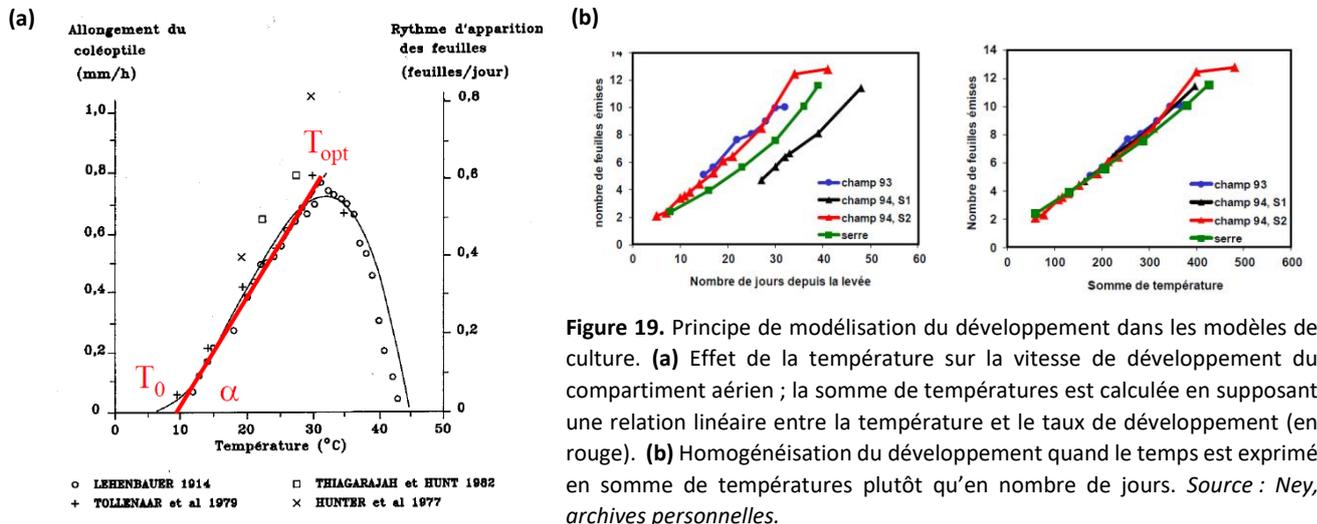


Figure 19. Principe de modélisation du développement dans les modèles de culture. **(a)** Effet de la température sur la vitesse de développement du compartiment aérien ; la somme de températures est calculée en supposant une relation linéaire entre la température et le taux de développement (en rouge). **(b)** Homogénéisation du développement quand le temps est exprimé en somme de températures plutôt qu'en nombre de jours. *Source : Ney, archives personnelles.*

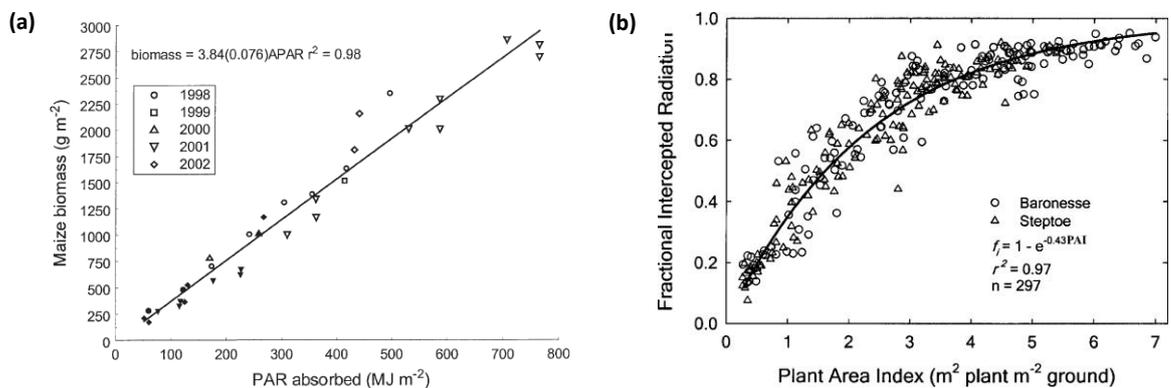


Figure 20. Principe de modélisation de l'accumulation de biomasse dans les modèles de culture. **(a)** Relation linéaire entre la biomasse cumulée et la lumière absorbée dans le PAR (photosynthetic active radiation) pour une culture de maïs cultivées différentes années. **(b)** Décroissance exponentielle de la lumière interceptée en fonction de la surface foliaire (par m² de sol) depuis le haut du couvert ($y=1$) pour deux variétés d'orge. *Sources : Kemanian et al. (2004), Lindquist et al. (Lawlor, 2002; 2005).*

3. Les modèles et leur représentation de la plasticité

3.a. Les modèles de culture

Les modèles de culture ont été développés depuis les années 1970 comme des outils d'aide à la décision pour la gestion des cultures. En prédisant la réponse du système de culture, en termes de rendement et de la qualité des produits récoltés, de bilans hydriques et azotés, aux facteurs de l'environnement (*e.g.* température, disponibilité en eau, fertilisation azotée), aux caractéristiques du sol, et aux itinéraires techniques, ils constituent des outils pour analyser la réponse des cultures et raisonner les choix en termes d'itinéraires techniques et de génotypes (Brisson et al., 1998; Martre et al., 2006; Timlin et al., 2024).

Ce type de modèles se caractérise par une description simplifiée de la culture : elle comprend quelques compartiments regroupant un ensemble d'organes de même type, tels que les racines, les feuilles, les tiges (feuilles et tiges pouvant être regroupées), les organes reproducteurs (grains chez les céréales) (**Fig. 18**). En cohérence avec le fonctionnement biologique de la plante, l'élaboration de la production est une propriété émergente de processus élémentaires : l'acquisition des ressources au niveau aérien et racinaire (feuilles pour C, racines pour N), et la répartition de ces ressources entre les compartiments, notamment vers les organes reproducteurs ce qui détermine la production (**Fig. 18**). La formalisation de chacun des processus est cependant assez éloignée du fonctionnement physiologique de la plante décrit plus haut:

- Le développement des parties aériennes (acquisition du C) est représenté comme une augmentation des surfaces, et le développement des parties racinaires (acquisition de l'eau et des ressources minérales (N)) est représenté par leur extension verticale dans le sol de manière dépendante de la température ; cette formalisation se base sur la relation observée entre les vitesses de développement (apparition et élongation foliaire) et la température ; cette relation permet notamment d'exprimer le développement comme une fonction de la somme de températures dans différents modèles (**Fig. 19**).
- L'acquisition de biomasse (C) est généralement formalisée selon le modèle de Monteith (ou « Big Leaf ») en se basant sur deux observations réalisées pour des couverts continus et homogènes : (i) la proportionnalité entre le cumul de lumière absorbée par les feuilles dans le PAR (photosynthetic active radiation) et l'accumulation de biomasse, et (ii) l'atténuation exponentielle de la lumière dans le couvert en fonction de la surface foliaire cumulée depuis le haut du couvert (**Fig. 20**).

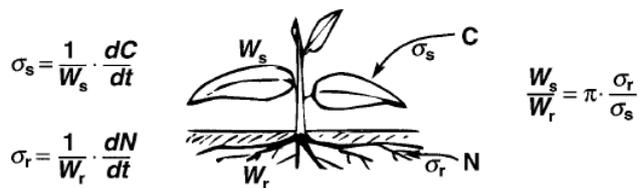


Figure 21. Formalisation de la théorie de l'équilibre fonctionnel (Davidson, 1969). Le maintien d'un équilibre entre l'activité totale d'assimilation de C par la partie aérienne ($\frac{dC}{dt}$) et de prélèvement de N par la partie racinaire ($\frac{dN}{dt}$) implique une proportionnalité entre (i) le ratio de masse de la partie aérienne et la partie racinaire ($\frac{W_s}{W_r}$) et (ii) le ratio entre les activités spécifiques, par unité de masse, de prélèvement de N par la partie et d'acquisition de C par la partie aérienne ($\frac{\sigma_r}{\sigma_s}$) (équation de droite sur le schéma. *Source : Lacoïnte (2000).*

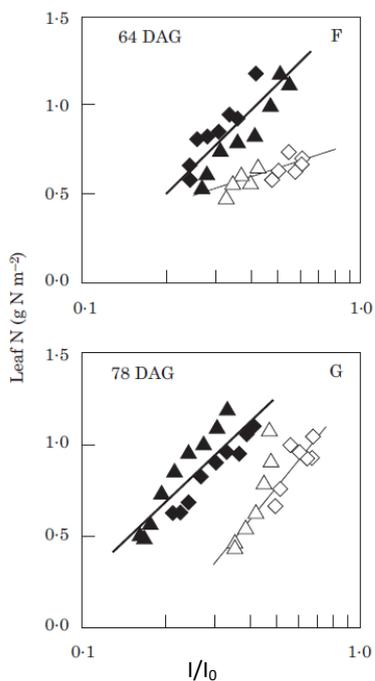


Figure 22. Relation entre la quantité d'azote et le logarithme de la quantité relative de PAR absorbée par unité de surface foliaire à deux dates (64 et 78 jours après germination) chez le blé d'hiver cultivé sous deux densités (165 plantes m^{-2} : losange ; 330 plantes m^{-2} : triangle) et deux niveaux de nutrition azotées (forte et faible nutrition azotée: symboles noirs et blancs, respectivement). Chaque mesure concerne une couche horizontale de couvert de 5 cm d'épaisseur. La quantité de PAR est exprimée relativement à celle reçue au sommet du couvert. *Source : Dreccer et al. (2000).*

- L'acquisition de N par les tissus végétatifs dépend de la disponibilité en N du sol et de leur demande en N, définie comme une teneur en N cible à atteindre, qui est formalisée, selon les modèles, comme une fonction du développement ontogénique, une teneur en N fixe par unité de surface foliaire, ou une fonction de la masse du compartiment végétatif.
- Les ressources C et N, une fois acquises, sont réparties vers les organes reproducteurs selon des règles prédéfinies. Ainsi, la biomasse finale allouée aux grains est une fraction de la biomasse du compartiment végétatif à floraison (Sirius : biomasse produite à floraison+fraction de la biomasse des tissu végétatifs ; STICS : fraction de la biomasse totale) et leur teneur en N correspond à la remobilisation du N de l'ensemble du compartiment végétatif.
- La nutrition azotée et le statut hydrique impactent les surfaces aériennes et l'efficacité de conversion de la lumière en biomasse, via l'utilisation de facteurs de stress empiriques calculés relativement à des cibles théoriques.

Ainsi, les processus élémentaires décrits dans ce type de modèles reposent sur des comportements cibles à atteindre définis empiriquement. Ces cibles sont en général définies dans des conditions de culture standard, ce qui pose la question de la pertinence des formalismes actuels face aux conditions plus diversifiées et moins optimales de l'agriculture d'aujourd'hui et de demain. Ainsi, différentes études sur des cultures céréalières ont récemment montré leurs limites dans un contexte de changement climatique (CO₂; température; densité et date de semis modifiées pour l'adaptation au changement climatique; Tao et al., 2020; Dueri et al., 2022). Elles soulignent notamment la nécessité de mieux comprendre et intégrer dans les modèles un certain nombre de processus de la plasticité de la plante (ex : tallage, développement foliaire, formation des grains). En effet, dans ce type de modèle, le rôle de l'environnement dans l'adaptation des processus développementaux (autre que la température) et dans l'acquisition et l'allocation des ressources n'est pas inclus. Certains modèles intègrent cependant une représentation de la disponibilité en ressources dans la plante (ex : N dans Sirius; Jamieson and Semenov, 2000; Martre et al., 2003) qui permet d'envisager d'introduire une régulation de certains processus par le statut physiologique interne de la plante en accord avec les connaissances physiologiques.

3.b. Les réflexions menées quant à la modélisation de la plasticité

Des approches de modélisation ont été envisagées pour représenter certains comportements spécifiques de la plasticité de la plante : la modification du ratio entre le développement aérien et racinaire en réponse à la fertilisation azotée ou l'adaptation de la capacité photosynthétique des feuilles à la lumière.

Un premier groupe d'approches, téléonomiques, suppose que le comportement de la plante est piloté par un optimal à atteindre. Dans le cas du ratio aérien : racinaire, cet optimal correspond à un équilibre entre la quantité de C et de N à l'échelle de la plante. Ainsi, la conséquence d'une réduction de l'activité spécifique (par unité de masse) de prélèvement de N par les racines, en réponse à une diminution de la fertilisation azotée, est une diminution du ratio aérien:racinaire de manière à maintenir l'équilibre (**Fig. 21**). C'est ce qui est appelé la théorie de l'équilibre fonctionnel, qui a été introduite dans certains modèles (Lacointe, 2000; Lescourret et al., 2011). Dans le cas de l'adaptation de la capacité photosynthétique à la lumière, l'optimal correspond à un équilibre entre le coût énergétique pour la synthèse des protéines liées à l'appareil photosynthétique (Rubisco) et le gain en C lié à l'augmentation de la capacité photosynthétique (Mooney and Gulmon, 1979). Ainsi, la réponse à une réduction de la lumière, dont l'effet est de limiter le gain en C, est une diminution de la capacité photosynthétique. Ce type de formalisme a été appliqué en écologie pour modéliser les distributions verticales de N, un constituant majeur des protéines de l'appareil photosynthétique, entre différentes strates foliaires en relation avec le gradient vertical de lumière (Field, 1983; Hirose and Werger, 1987; **Fig. 22**).

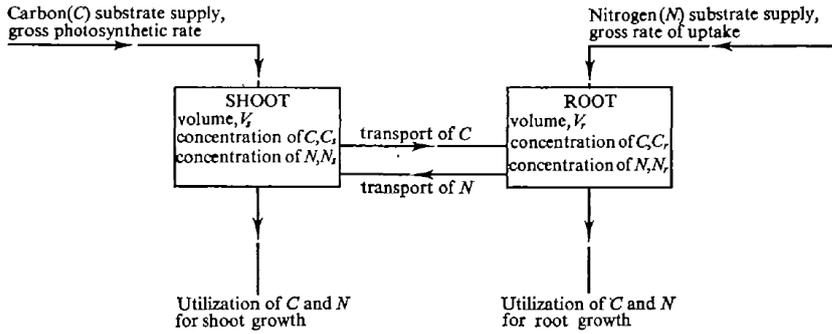


Figure 23. Un modèle C-N explicitant les mécanismes de limitation de la croissance aérienne et racinaire. Source : Thornley et al. (1972).

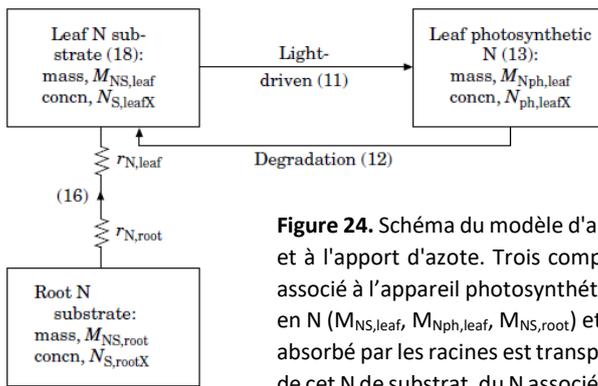
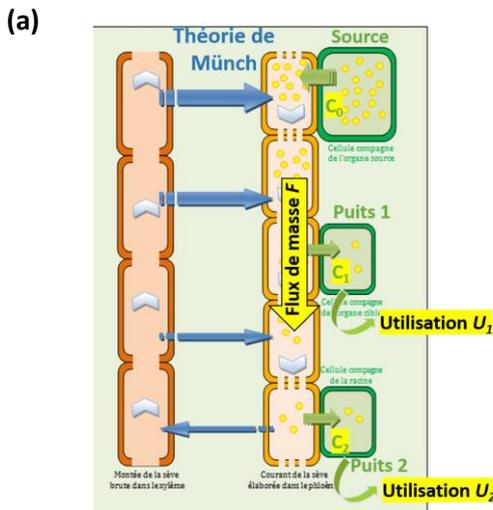


Figure 24. Schéma du modèle d'acclimation de l'appareil photosynthétique d'une feuille à la lumière et à l'apport d'azote. Trois compartiments sont représentés : du N de substrat dans la feuille, du N associé à l'appareil photosynthétique dans la feuille, et les racines. Ils sont caractérisés par leur masse en N ($M_{NS,leaf}$, $M_{Nph,leaf}$, $M_{NS,root}$) et leur concentration en N ($N_{S,leafX}$, $N_{ph,leafX}$, $N_{S,rootX}$). Le N de substrat absorbé par les racines est transporté vers la feuille par diffusion avec une résistance ($r_{subscript}$) ; à partir de cet N de substrat, du N associé à l'appareil photosynthétique est synthétisé de manière dépendante de la lumière ; le N associé à l'appareil photosynthétique est en permanence dégradé. Source : Thornley (1998).



(b)
$$\frac{dc_i}{dt} = F_{0 \rightarrow i} - U_i(C_i) \text{ avec } F_{0 \rightarrow i} = \frac{C_0 \times (C_0 - C_i)}{R_{0 \rightarrow i}}$$

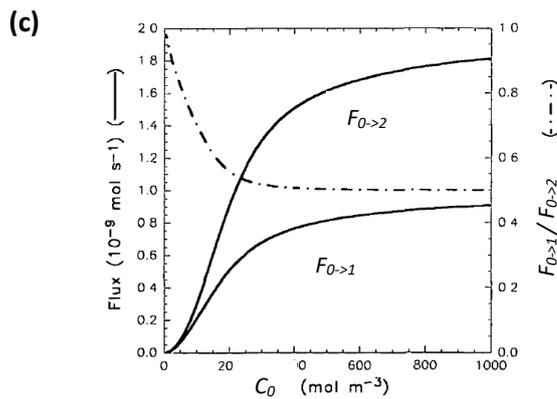


Figure 25. Modélisation de la théorie de Münch pour 1 source avec une concentration C_0 de sucre et 2 puits avec des concentrations respectives C_1 et C_2 . (a) Chaque puits est caractérisé par une activité d'utilisation du sucre (U_1 et U_2), et il existe un flux de masse F entre la source et chacun des puits ($F_{0 \rightarrow 1}$ et $F_{0 \rightarrow 2}$). (b) Equation décrivant la variation de concentration en sucre dans chacun des puits ; à l'équilibre du système, cette variation est nulle. (c) Effet de la concentration au niveau de la source sur le flux de masse vers chacun des puits et le ratio entre ces flux. Source : Minchin et al. (1993).

Si les approches téléonomiques permettent de reproduire les tendances observées de certains comportements de la plante face à une contrainte environnementale (ex : lumière et azote), leur principe intrinsèque d'optimalité a été remis en cause (Reynolds and Chen, 1996; Genard et al., 2008). Si la plante a effectivement optimisé son comportement durant son évolution, il est difficile de trouver des critères objectifs sur lesquels optimiser que ce soit en terme de traits (e.g. Strauss et al., 2020 for phyllotaxis and light capture) ou de contraintes environnementales qui par essence sont fluctuantes et multiples. D'ailleurs, les distributions verticales de N simulées selon le principe d'optimalité montrent systématiquement une sur-estimation de l'assimilation de C par rapport aux observations.

Un deuxième groupe d'approches, dites « mécanistes », visent à expliciter les mécanismes physiologiques gouvernant les comportements observés. Ainsi, dans le modèle de « transport-résistance », initialement proposés par Thornley et al. (1972), le ratio entre la biomasse entre le compartiment aérien, assimilant du C, et le compartiment racinaire, assimilant du N, est le comportement émergent (i) de mécanismes d'utilisation de C et N par chacun des compartiments, en supposant un ratio atomique C:N constant dans les structures, (ii) de mécanismes de transport diffusif entre les deux compartiments (**Fig. 23**). L'analyse mathématique du modèle montre qu'à l'équilibre du système, il existe un équilibre entre l'acquisition totale de C et N à l'échelle de la plante qui est l'optimal à atteindre dans l'approche téléonomique. Le modèle de transport-résistance offre ainsi une interprétation mécaniste à la théorie d'optimisation décrite plus haut, avec l'avantage d'offrir la possibilité d'être enrichi par des mécanismes supplémentaires pour simuler par exemple l'effet de contraintes environnementales. Un formalisme similaire a été développé pour une interprétation mécaniste de la distribution verticale de N entre strates foliaires en relation avec le gradient de lumière (Thornley, 1998; Kull and Kruijt, 1999; Thornley, 2004) (**Fig. 24**). Dans ce cas, les racines fournissent de l'N de "substrat" à la feuille via à un mécanisme de transport diffusif à partir duquel du N "photosynthétique" est synthétisé de manière dépendante de la lumière : le N « photosynthétique » est en permanence dégradé pour rendre compte du turnover des protéines. Malgré l'intérêt de ce type de modèle, ils n'ont été que très peu utilisés et sont restés essentiellement théoriques (Minchin and Lacoite, 2005). Une difficulté réside dans leur paramétrisation : en effet, ces modèles, malgré leur ambition mécaniste, restent éloignés de la réalité biologique pour certains aspects (processus de chargement, déchargement du phloème ignorés ; transport par diffusion) ce qui rend difficile la mesure expérimentale de leurs paramètres.

Des modèles plus proches de la réalité biologique ont vu le jour concernant l'allocation de C : ils simulent le mécanisme de flux de masse responsable du transport du C dans le phloème (théorie de Münch, Fig. 7). Une première version simple a été proposée par Minchin et al. (1993), dans laquelle deux puits utilisant le C sont en compétition pour le C produit au niveau d'une source (**Fig. 25a,b**). Elle montre sa capacité à reproduire des observations expérimentales, comme la diminution de la proportion de C allouée au puit le plus actif quand la disponibilité en C au niveau de la source diminue (**Fig. 25c**). En effet, il a été observé que l'ombrage diminue la proportion de C allouée aux racines par rapport à la partie aérienne, mais que cette proportion est augmentée si l'activité racinaire est réduite (refroidissement, coupe ; Minchin and Thorpe, 1996). A la suite de ce travail précurseur, plusieurs travaux ont cherché à intégrer ce type de formalisme dans une architecture de plante caractérisée par plusieurs sources et plusieurs puits (Seleznyova and Hanan, 2018; Lacoite and Minchin, 2019), ce qui ouvre des possibilités pour analyser les stratégies d'allocation de C au sein de la plante (Zhou et al., 2020). Cependant, il manque encore à ce type de modèle une intégration de la régulation de l'activité des sources et des puits, au coeur du pilotage de l'allocation de C. Ce sont également des modèles complexes à utiliser.

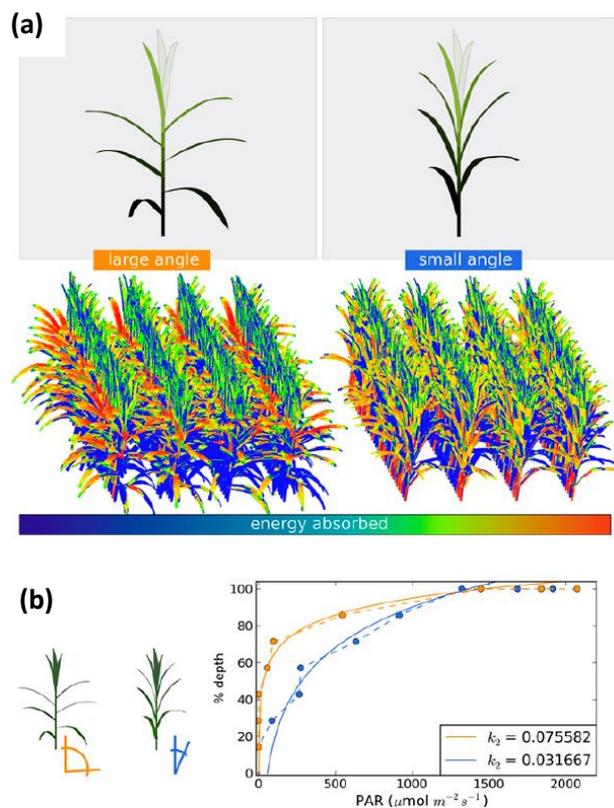


Figure 26. Modèle de sorgho virtuels avec deux angles d'inclinaison des feuilles et leurs effets sur la distribution de la lumière sur les plantes. **(a)** Plantes de sorgho virtuelles et parcelles de sorgho dont l'angle d'inclinaison des feuilles varie avec la lumière absorbée représentée en tout point de la plante **(b)** Courbes d'extinction de la lumière pour les parcelles virtuelles du panneau (a) simulées dans des conditions solaires. *Source : Truong et al. (2015).*

3.c. Les perspectives offertes par l'approche structure-fonction

Le principe

Depuis les années 1990, une nouvelle approche de modélisation, appelée structure-fonction ou plante virtuelle, est née des avancées informatiques et de l'augmentation de la puissance de calcul des ordinateurs (Room et al., 1996; Godin and Sinoquet, 2005). Elle permet de calquer la structure du modèle sur la structure botanique de la plante et du peuplement (**Fig. 26**) et représenter le fonctionnement physiologique en interaction avec cette structure. Il devient ainsi possible de rendre compte du comportement autonome des organes individuels en relation avec l'architecture de la plante (Vos et al., 2010). En effet, le comportement de chaque organe dépend de mécanismes qui lui sont propres, en relation avec son environnement local, exogène ou endogène. Cette autonomie du fonctionnement des organes est par exemple illustrée par l'ajustement de la teneur en N d'une feuille et de sa capacité photosynthétique à la lumière qu'elle perçoit (Fig. 22), l'ajustement du développement racinaire à la disponibilité locale en nitrates (Fig. 1), la sensibilité du bourgeon axillaire à la lumière locale (Girault et al., 2008), ou encore l'effet de la distance entre les sources de C et le fruit sur sa croissance chez les arbres (Bruchou and Génard, 1999). L'architecture de la plante, en déterminant l'agencement spatial et la taille des organes joue un rôle clé dans le contrôle de l'environnement local en déterminant le microclimat (lumière, température) de chaque organe, et les distances et les résistances au transport de différentes substances (nutriments, hormones) (**Fig. 26b**). De plus, l'approche structure-fonction, en intégrant le fonctionnement des différents organes de la plante dans un même système, permet de prendre en compte l'impact du fonctionnement des différents organes sur les autres organes de la plante en modifiant l'environnement local de ces autres organes. L'importance de cette prise en compte est par exemple illustrée pour la teneur en N des feuilles qui varie en fonction de la nutrition azotée (rôle des racines) et du stade de remplissage des grains (Fig. 22), deux phénomènes impactant le statut N de la plante.

L'approche structure-fonction permet ainsi d'assurer, par rapport aux approches où les différents organes sont regroupés par compartiment, une plus grande fidélité entre la représentation du fonctionnement de la plante dans les modèles et le fonctionnement réel de la plante et des peuplements végétaux. De plus, à l'échelle de peuplements végétaux, elle offre la possibilité de rendre compte de l'hétérogénéité de l'architecture et des phénomènes de compétition entre plantes (lumière, eau et nutriments dans le sol) qui caractérisent les peuplements pluri-spécifiques ou pluri-variétaux qui émergent dans le cadre de l'agro-écologie.

L'émergence de cette approche de modélisation s'est accompagnée du développement d'outils informatiques spécifiques. Par exemple, des modèles mathématiques, implémentés sous forme de structures de données, ont été créés pour représenter la structure botanique de la plante (L-string: Lindenmayer, 1968; MTG: Godin and Caraglio, 1998), un langage informatique a été conçu pour simuler à partir d'un nombre de règles limitées la dynamique du développement de l'architecture de la plante (L-system: Lindenmayer, 1968; Prusinkiewicz and Lindenmayer, 1990), et des plateformes informatiques comme la plateforme OpenAlea (Pradal et al., 2008), GroImp (Kniemeyer, 2004; Kniemeyer et al., 2006), L-studio (Prusinkiewicz et al., 2000), ont été développées pour faciliter l'utilisation, au sein de la communauté scientifique, les langages et les modèles développés. Des modèles physiques pour simuler le microclimat des organes (lumière, température) ont également vu le jour (Chelle and Andrieu, 1998; Chelle, 2005; Chelle et al., 2007; Saudreau et al., 2011).

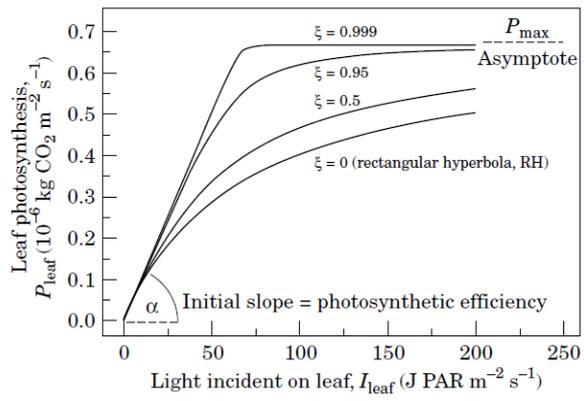


Figure 27. Modélisation de la réponse de la photosynthèse foliaire à la lumière par une hyperbole. Elle est caractérisée par 3 paramètres : la photosynthèse à lumière saturante (P_{max}), l'efficacité photosynthétique (α), et la courbure (ξ). 4 courbes avec 4 valeurs de courbure différentes sont représentées. Sources : Hirose et Werger (1987), Thornley (1998).

Les modèles d'acquisition et d'allocation des ressources

Dans ce type d'approche, différents modèles ont été développés pour différentes espèces représentant l'acquisition et l'allocation du C entre les différents organes de la plante. Ils sont basés sur une description de l'activité des sources et des puits pour le C, et du flux entre les sources et les puits.

Au niveau des sources, l'acquisition de C par la photosynthèse est représentée de manière plus ou moins complexe selon les modèles. Dans certains, le modèle de Farquhar est utilisé, qui représente le processus limitant de chacune des deux phases de la photosynthèse (Fig. 5): le flux d'électrons et la quantité et le niveau d'activation de la Rubisco (*e.g.*, Albasha et al., 2019; Dieleman et al., 2019); dans d'autres, c'est une hyperbole qui représente la photosynthèse en fonction de la lumière interceptée par la feuille (**Fig. 27**) (*e.g.*, Drouet and Pages, 2007).

Le C ainsi produit est alloué entre les différents organes « puits » de la plante selon leur force puits respective, définie comme le flux potentiel de C vers cet organe en l'absence de contraintes pendant sa phase de développement (*e.g.*, Drouet and Pages, 2007; Evers et al., 2010; Lescourret et al., 2011). Dans les modèles les plus simples, notamment chez les herbacées, tous les organes ont accès de la même manière au C produit par les sources, et leur acquisition de C dépend uniquement de leur force puits (*e.g.*, Evers et al., 2010). Dans d'autres modèles, en particulier chez les arbres où les distances au transport de C dans le phloème sont fortes créant une allocation préférentielle du C aux organes les plus proches de la source, un effet des distances est également pris en compte. Dans les cas les plus simples, l'allocation de C entre une source et un puits est directement modulée par la distance entre les deux entités (Lescourret et al., 2011). Dans les cas plus complexes, le flux de C entre les sources et les puits est explicitement représenté : dans les modèles de type L-Peach (Allen et al., 2005; Cieslak et al., 2011), le flux de C depuis les sources vers les puits s'apparente à un processus diffusif ; des modèles ont également été proposés représentant le flux de masse selon la théorie de Münch, comme décrit précédemment (Minchin et al., 1993; Daudet et al., 2002; Seleznyova and Hanan, 2018).

Les modèles structure-fonction ont été utilisés dans un certain nombre d'études pour comprendre l'impact de choix techniques ou de génotypes sur la biomasse des organes d'intérêt agronomique. Néanmoins, ils restent limités dans la manière dont ils prennent en compte la plasticité de la plante : le développement des organes repose dans la majorité des modèles sur des lois établies de manière empirique qui contrôlent la force puits pour le C des organes, indépendamment de l'environnement ou selon une relation empirique directe avec l'environnement (Faverjon et al., 2019; Lecarpentier et al., 2019). Dans certains modèles cependant, la formalisation du développement repose sur des mécanismes de contrôle impliquant le statut C de la plante, comme dans le cas du débourrement des bourgeons axillaires, mais la formalisation s'appuie sur des hypothèses plutôt que des faits expérimentaux (Luquet et al., 2006; Mathieu et al., 2009; Evers et al., 2010). En aucun cas, le rôle des hormones est explicitement représenté. Il existe donc une marge de progrès significative dans la représentation de la plasticité de la plante dans les modèles structure-fonction, à la fois au niveau morphologique (de l'architecture) pour rendre compte de la régulation de l'activité des puits pour le C, mais également au niveau physiologique pour rendre compte par exemple de la régulation de la teneur en N des organes photosynthétiques. Une difficulté réside dans la représentation de la complexité des régulations physiologiques dans un formalisme suffisamment simple pour intégrer un modèle à l'échelle de la plante.

Bilan de la littérature et problématique scientifique

Les plantes, en tant qu'organismes sessiles, sont très plastiques au niveau de leur architecture et de leur physiologie, ce qui leur permet de s'adapter à leur environnement. Cette plasticité, qui est dépendante du génotype et de l'espèce, impacte les performances agronomiques et elle est donc essentielle à prendre en compte dans les modèles écophysologiques pour prévoir l'impact de différentes stratégies (génotypes, itinéraires techniques) sur la performance dans un contexte où l'environnement est plus contraint, plus complexe, et moins homogène.

La plasticité de la plante implique des modifications de l'allocation des ressources entre les différentes structures (organes, méristèmes) de la plante et ses différents pools métaboliques. Cela met en jeu un système de régulation complexe, dont la connaissance est partielle, et qui implique des processus de signalisation exercés par différents régulateurs, des interactions entre ces régulateurs, des effets systémiques via des processus de transport, et des feedbacks temporels. Ces mécanismes ne sont pas représentés dans les modèles écophysologiques actuels, que ce soient les modèles de culture ou les modèles structure-fonction ; l'allocation des ressources y est pilotée par des lois empiriques, ou dans les cas où des mécanismes sont introduits, leur véracité n'a pas été démontrée expérimentalement. Des cadres théoriques ont cependant été établis (modèles de Münch et de Thornley) qui ouvrent des perspectives pour compléter et améliorer les modèles existants.

Dans ce cadre, **mes recherches visent à comprendre et intégrer dans les modèles écophysologiques les mécanismes** d'allocation des ressources **régulant la plasticité de la plante**. Le détail de l'ensemble des mécanismes ne peut être représenté dans un modèle à l'échelle de la plante au risque de multiplier le nombre de paramètres et augmenter l'incertitude associée (Passioura, 1996). Une représentation simplifiée de la réalité physiologique est donc requise. Je pars du **postulat qu'il est possible d'obtenir des modèles à la fois simples et proches de la réalité physiologique**, grâce à une **approche** basée sur une représentation simplifiée, **peu coûteuse en nombre de paramètres**, des mécanismes physiologiques **à l'échelle des organes individuels en fonction de leur environnement local (externe, régulateurs internes)**. Je pars de l'hypothèse qu'une fois **intégrée dans une architecture dynamique de plante**, cette représentation est capable de reproduire une diversité de comportements grâce à la prise en compte de la variabilité spatiale et temporelle induite par le développement de l'architecture sur l'environnement local des organes. La **représentation choisie des mécanismes à l'échelle de l'organe** est guidée par son **caractère nécessaire et suffisant pour reproduire les comportements observés à l'échelle de la plante**, de manière à éviter l'écueil de la multiplication du nombre de paramètres.

Comme détaillé dans la suite de ce document, j'ai évalué pour la première fois ce postulat dans le cadre de ma thèse qui se focalisait sur la modélisation de la plasticité des teneurs en N des tissus végétatifs chez le blé. Ensuite, dans le cadre de mon poste de chercheur à l'INRAE qui était focalisé sur la plasticité liée à la ramification (rosier), j'ai développé mon approche telle qu'elle constitue une aide pour appréhender la complexité de la régulation de la plasticité et guider l'acquisition de connaissances physiologiques pour la modélisation de la plasticité à l'échelle de la plante. Aujourd'hui, j'amorce des travaux, focalisés sur la plasticité du développement reproducteur chez le blé, qui visent à mobiliser mon approche (depuis l'acquisition de connaissances sur la plasticité vers sa modélisation) pour améliorer les modèles écophysologiques existants et identifier des génotypes plus performants face aux nouveaux scénarios agro-environnementaux.

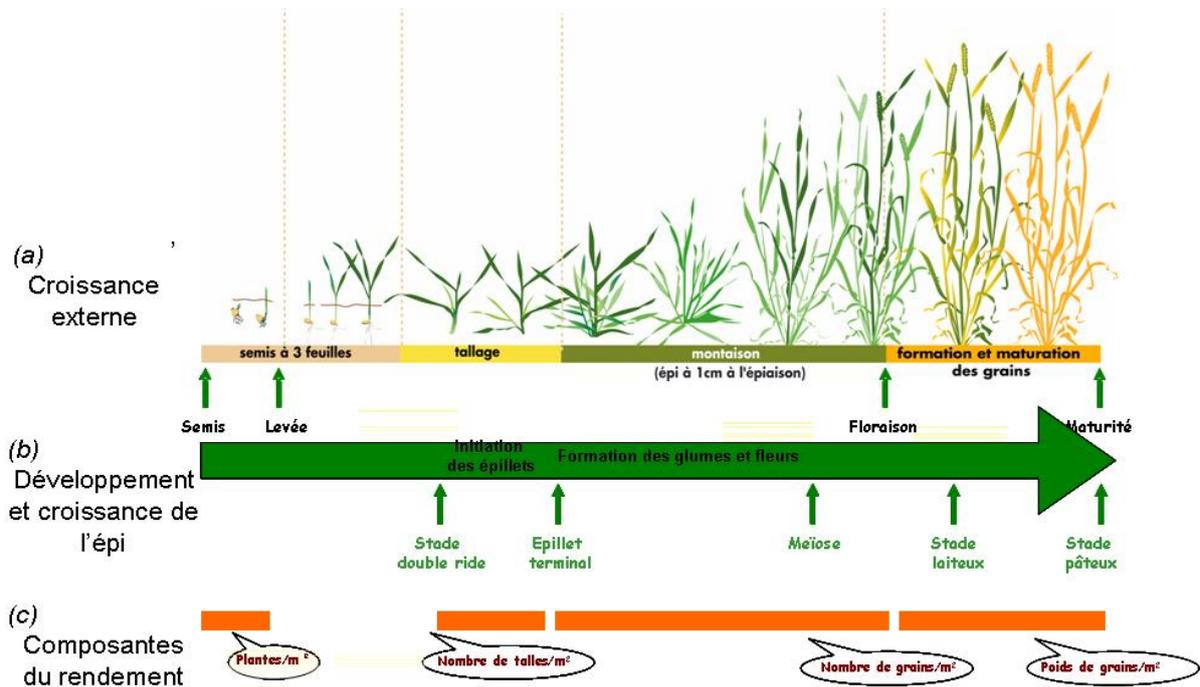


Figure 28. Croissance externe des organes d'une plante de blé, développement et croissance internes à la plante de l'épi et élaboration du rendement en grains. Sources : Slafer et Rawson (1994), Soltner (1998).

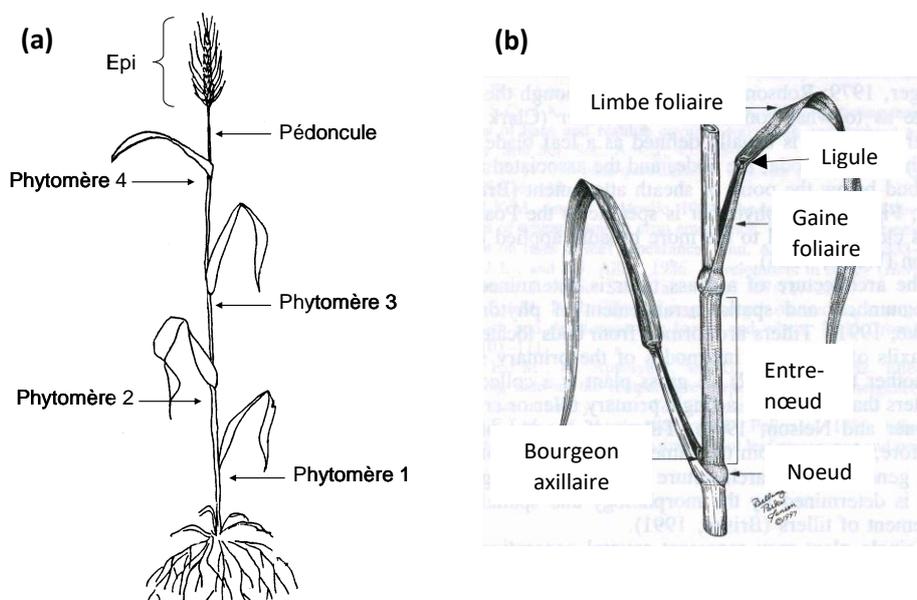


Figure 29. Représentation d'une talle de blé après la floraison. (a) Une talle est constituée d'un assemblage d'unités morphologiques similaires, les phytomères, surmonté du pédoncule de l'épi et de l'épi. (b) Chaque phytomère est potentiellement constitué, du bas vers le haut, d'un nœud portant un bourgeon axillaire et des racines nodales, d'un entre-nœud, d'une gaine foliaire et d'un limbe foliaire séparé par une ligule. Les phytomères inférieurs n'ont pas d'entre-nœuds allongés et les nœuds exposés à la lumière ne portent pas de racines.

Thèse : Modélisation de la plasticité des teneurs en N des tissus végétatifs chez le blé après la floraison.

1. Positionnement général

Au cours de ma thèse (UMR Environnement et Grandes Cultures, Grignon), je me suis intéressée à la modélisation de l'allocation du N chez le blé. En effet, les stratégies de gestion du N par la plante jouent un rôle fondamental dans la production. Le N est un constituant majeur des protéines de l'appareil photosynthétique des tissus végétatifs et détermine donc l'acquisition de biomasse ; pendant le remplissage des grains après la floraison, le N des tissus végétatifs est remobilisé vers les grains ce qui a un impact positif sur leur teneur en protéines, mais en retour diminue la photosynthèse. Il a été montré, pour des couverts denses, que le N est alloué de manière préférentielle vers les feuilles les plus éclairées, créant ainsi un gradient vertical de N dans le couvert parallèle au gradient de lumière (Fig. 22), et permettant d'optimiser la photosynthèse du couvert (Hirose and Werger, 1987; Dreccer et al., 2000); de plus, les génotypes « staygreen », qui maintiennent plus longtemps une teneur en N élevée après la floraison, ont un rendement augmenté (Borrell et al., 2001).

Or, les modèles de culture actuels ne prennent pas en compte cette plasticité des teneurs en N, qui sont simulées selon des cibles fixes à atteindre définies empiriquement (voir partie bibliographique pour les détails). Mon travail de thèse a consisté à développer un formalisme qui rende compte de cette plasticité en intégrant les mécanismes physiologiques de régulation de l'allocation de N, connus dans la littérature. Il s'agissait d'une part de rendre compte de l'ajustement des teneurs en N des feuilles à leur environnement lumineux local, des conséquences sur le remplissage en N des grains, et de la variabilité observée en relation avec le niveau de fertilisation azotée et le stade de développement de la plante (voir Fig. 22). Mon objectif était de tester l'hypothèse selon laquelle il est possible d'avoir un modèle à la fois simple et robuste par une approche formalisant les mécanismes de régulation de la teneur en N à l'échelle de l'organe en fonction de son environnement local (statut azoté de la plante, lumière) et intégré dans une structure botanique de blé.

Je me suis focalisée sur la phase post-floraison, au cours de laquelle la structure végétative de la plante de blé est acquise et seuls les grains se remplissent en C et N (**Fig. 28**), ce qui simplifie la modélisation (cela évite de devoir prendre en compte les interactions entre le N et le développement de la structure végétative). Pendant cette phase, les différents axes du blé peuvent être considérés comme indépendants et le modèle peut donc se focaliser sur un axe. La structure botanique de l'axe est décrite comme un assemblage de phytomères surmonté par le pédoncule et un épi (grains entourés de balles), chaque phytomère étant potentiellement constitué, du bas vers le haut, d'un nœud, d'un entre-nœud, d'une gaine foliaire, et d'un limbe foliaire (**Fig. 29**).

Les étapes de mon travail ont été les suivantes :

- identifier dans la littérature les mécanismes physiologiques impliqués dans la régulation des teneurs en N des tissus végétatifs et les intégrer dans un modèle simple (peu de paramètres) à l'échelle d'un axe de blé après la floraison ;
- Evaluer les hypothèses intégrées dans le modèle sur des données expérimentales ;
- Evaluer la capacité du modèle à reproduire de manière quantitative, avec un jeu unique de valeurs de paramètres, la diversité observées des teneurs en N en relation avec la lumière, le stade de développement de la plante, le génotype, et la fertilisation azotée.

2. Les mécanismes de régulation de la teneur en N des organes photosynthétiques et leur intégration dans un modèle à l'échelle de l'axe de blé

La teneur en N des feuilles s'ajuste à leur environnement lumineux local : le N investi dans l'appareil photosynthétique est alloué là où la lumière permet à la feuille de faire de la photosynthèse. Cela conduit, dans les couverts végétaux denses, à l'existence de gradients verticaux de N, parallèles au gradient de lumière (**Fig. 22**). Dans la littérature, un rôle du flux transpiratoire a été mis en évidence. En effet, les feuilles ombrées sont caractérisées par des flux transpiratoires réduits par rapport à des feuilles exposées à la lumière (conductance stomatique et température foliaire plus faibles), et un changement dans le flux transpiratoire, sans modification de la lumière reçue par la feuille, provoque une diminution de la teneur en N surfacique de la feuille (Pons and Bergkotte, 1996; Pons et al., 2001; Boonman et al., 2007). Le flux transpiratoire agirait en augmentant la quantité de cytokinines (CK) transportées vers les feuilles, les CK étant connues pour contrôler le métabolisme des protéines de l'appareil photosynthétique à partir des acides aminés circulant dans la plante et formés à partir du N minéral absorbé par les racines (Chory et al., 1994; Boonman et al., 2007). Comme détaillé précédemment (p14), ces protéines sont en retour dégradées de manière à être renouvelées. Ainsi, les feuilles supérieures les plus éclairées auraient plus de N que les feuilles du bas, les moins éclairées, en lien avec une augmentation de la biosynthèse des protéines de l'appareil photosynthétique (**Fig. 30**). Ce processus de régulation est à la base du modèle proposé par Thornley (1998) (Fig. 24).

Les relations entre les feuilles et les autres organes de la plante sont les suivantes (**Fig. 30**). Les protéines de l'appareil photosynthétique sont synthétisées à partir des acides aminés. La teneur en protéines est donc étroitement régulée par la quantité d'acides aminés circulant dans la plante ; celle-ci dépend positivement de la quantité de N prélevée par les racines et négativement du prélèvement d'acides aminés par les grains. Le prélèvement de N par les racines, qui a lieu via des transporteurs spécifiques (High Affinity Transport System : HATS ; Low Affinity Transport System : LATS) dépend de la disponibilité en N du sol et est régulé négativement par le statut trophique de la plante, à la fois C et N (non représenté sur la figure); le prélèvement de N par les grains dépend du flux de C des grains depuis le phloème, et donc de leur activité puits pour le C, ainsi que de la quantité d'acides aminés circulant dans le phloème.

A partir de ces connaissances, j'ai établi un modèle simple dans lequel la teneur en N de chaque feuille est régulée à la fois de manière locale par la lumière qu'elle intercepte, et de manière systémique par le statut azoté de la plante qui dépend du prélèvement des racines et de l'utilisation par les grains. Au niveau de chaque entité/compartiment, les mécanismes représentés dans le modèle sont les suivants :

- Suivant le formalisme proposé par Thornley (1998), la teneur en N associée à l'appareil photosynthétique de chaque feuille (N_i^{ph}) dépend (i) d'un taux de synthèse (S_i^{ph}) qui est régulé par la lumière interceptée (notée PAR_i) et la quantité d'acides aminés disponibles, appelés « N mobile » ($[N]_c^{mob}$), et (ii) d'un taux de dégradation (D_i^{ph}) qu'on suppose suivre une cinétique d'ordre 1, uniquement dépendante de la teneur en N de la feuille, en cohérence avec le modèle de dégradation exponentielle de la Rubisco établi pour une feuille par Irving and Robinson (2006) :

$$\frac{dN_i^{ph}}{dt} = S_i^{ph}(t) - D_i^{ph}(t) \left\{ \begin{array}{l} D_i^{ph}(t) = \delta \cdot N_i^{ph}(t) \\ S_i^{ph}(t) = \sigma \cdot M_i^{green} \cdot \frac{[N]_c^{mob}(t)}{[N]_c^{mob}(t) + k_1} \cdot \frac{PAR_i}{PAR_i + k_2} \end{array} \right.$$

où M_i^{green} est la masse de tissus

photosynthétique de la feuille i , δ est le taux de dégradation relatif de N_i^{ph} , σ est le taux relatif de synthèse de N_i^{ph} , k_1 et k_2 des constantes de Michaelis-Menten.

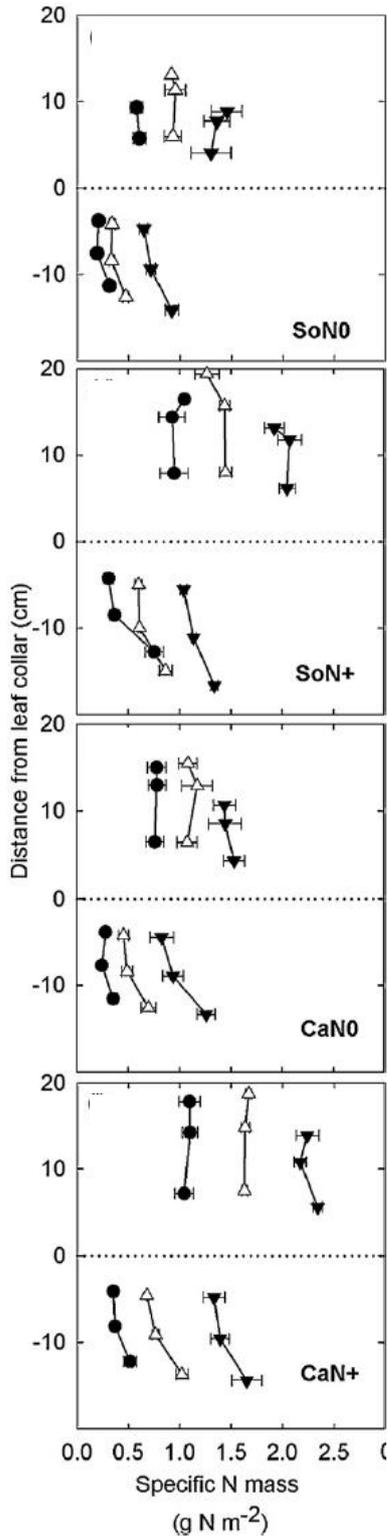


Figure 33. Gradient de teneur en azote intra-limbe (au-dessus de la ligne pointillée) et intra-gaine (au-dessous de la ligne pointillée) pour les trois feuilles supérieures (n , $n-1$ et $n-2$; n étant la feuille la plus apicale) de blé d'hiver peu après l'anthèse. Les cultivars Soissons (So) et Caphorn (Ca) ont été cultivés en plein champ avec des apports d'azote faibles (N0) et élevés (N+). La ligne pointillée représente la ligule de la feuille. Les données sont des moyennes de masse d'azote par unité de surface ± 1 SE pour $n = 3$ répétitions indépendantes. *Source : Bertheloot et al. (2012)*

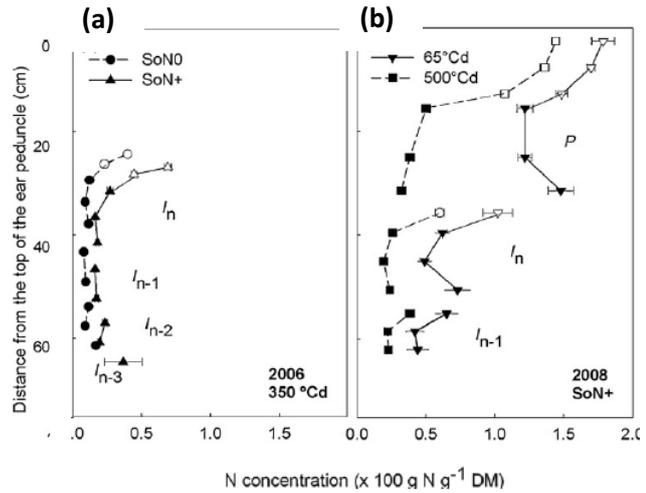


Figure 34. Gradient de teneur en N au sein des parties cachées (symbole plein) et exposées (symbole vide) de chaque entre-nœud (I_n , I_{n-1} , I_{n-2} , I_{n-3} , n étant le plus apical) et du pédoncule (P) après la floraison (1 date en (a), 2 dates en (b)) pour le cultivar Soissons cultivé en 2006 sous deux niveaux de fertilisation azotée (a) et cultivé en 2008 (b). Les symboles appartenant au même entre-nœud ou pédoncule sont reliés par une ligne. Les données sont des moyennes de concentration en azote ± 1 SE pour $n = 3$ répétitions indépendantes. *Source : Bertheloot et al. (2012)*

- Le prélèvement de N par les racines N (U_r) est le résultat de l'activité des HATS (fonction michaélienne de la disponibilité en N du sol ($[N]_s$)) et des LATS (fonction linéaire de $[N]_s$), l'ensemble étant modulé par le statut C (E_C) et N (E_N) de la plante :

$$U_r(t) = E_C(t) \cdot E_N(t) \cdot \left[\left(\frac{U_{r,\max} \cdot \Delta(t) \cdot [N]_s(t)}{k_{r,1} + [N]_s(t)} \right) + (k_{r,2} \cdot \Delta(t) \cdot [N]_s(t)) \right]$$

où $U_{r,\max}$ est le prélèvement maximum par les HATS, $k_{r,1}$ et $k_{r,2}$ des constantes, E_C et E_N des fonctions du statut C et N de la plante.

- Le prélèvement de N (δN_g^{tot}) par les grains dépend de la quantité de N mobile et d'une fonction potentielle (${}^{\text{pot}}S_g^{\text{tot}}$) qui correspond à l'activité puits des grains pour le C (mécanismes non formalisés) :

$$\delta N_g^{\text{tot}} = \min({}^{\text{pot}}S_g^{\text{tot}}(t), N_c^{\text{mob}}(t))$$

Deux hypothèses sont en plus faites dans le modèle :

- les autres entités photosynthétiques que les feuilles, c'est-à-dire les gaines, les entre-nœuds, et les balles (structures de l'épi qui entourent les grains), ont une teneur en N régie par les mêmes mécanismes que ceux des feuilles.
- suivant l'hypothèse formulée par différents auteurs (Cooper and Clarkson, 1989; Kull and Kruijt, 1999; Thornley, 2004), il n'est pas nécessaire de représenter explicitement les flux de N dans le xylème et le phloème, et tous les organes de la plante peuvent être considérés comme partageant un pool commun de N mobile ; en effet, l'effet de la distance au transport est vraisemblablement négligeable pour une espèce de petite taille comme le blé, et il existe des échanges permanents entre xylème et phloème.

3. Evaluation expérimentale des hypothèses intégrées dans le modèle

Pour évaluer qualitativement les hypothèses du modèle proposé, des expérimentations en plein champs ont été effectuées visant à quantifier (i) d'une part, la distribution spatiale de N pour les différentes entités de la plante (limbes, gaines, entre-nœuds, balles) et, (ii) d'autre part, la dynamique temporelle du N pour les différentes entités, et ce pour différents génotypes et différents niveaux de fertilisation azotée.

3.a. La distribution spatiale des teneurs en N

Les résultats montrent que, pour deux variétés de blé (Caphorn, Soissons) et deux niveaux de fertilisation azotée, la teneur en N de chaque limbe et chaque gaine est homogène, même si ces entités traversent une hauteur significative dans le couvert et sont donc exposées à un fort gradient de lumière (**Fig. 33**). La situation est plus complexe pour les entre-nœuds et le pédoncule, dont une large partie est cachée dans les gaines : les parties cachées, ont-elles, une teneur en N très faible (ce qui se traduit visuellement par une couleur blanche), mais, comme pour les limbes et les gaines, la teneur en N du pédoncule, qui est le seul ayant une longueur significative à la lumière, semble homogène (**Fig. 34**). A contrario, il existe une discontinuité dans les teneurs en N entre les entités selon leur position verticale (**Fig. 33**). Pour une même entité, la teneur en N diminue avec sa profondeur dans le couvert, et au sein d'un même phytomère, la teneur en N du limbe est supérieure à celle de la gaine.

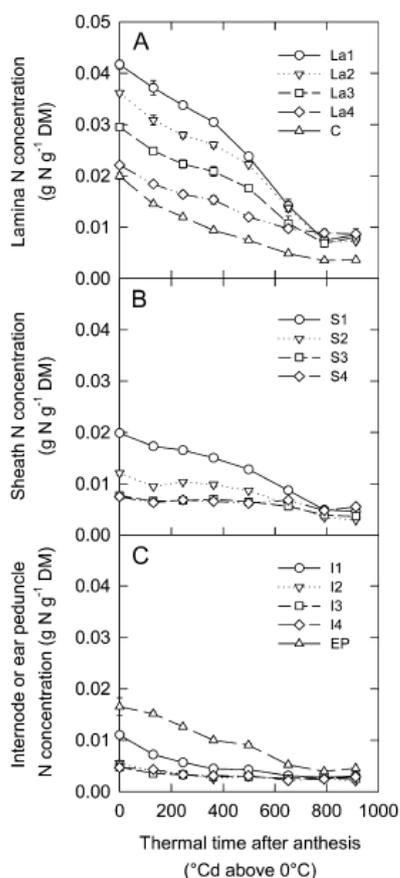


Figure 35. Concentrations d'azote pour les limbes foliaires individuelles (La1-La4) et les balles (notées C ; A), les gaines foliaires individuelles (S1-S4 ; B), et les entrenœuds (I1-I4) et les pédoncules d'épis (EP ; C) en fonction du temps après l'anthèse pour le cultivar de blé Apache cultivé avec un apport d'azote non limitant. Les données sont des moyennes de concentration en azote ± 1 SE pour $n = 3$ répétitions indépendantes. *Source : Bertheloot et al. (2008)*

Figure 37. Appauvrissement en N prédit par une cinétique d'ordre 1 par rapport à celui observé pour les limbes individuels (cercles), les gaines (triangles), et les balles (losanges) pour le cultivar Apache (symboles noirs) cultivé avec un apport en N non limitant et le cultivar Thésée (symboles blancs) cultivé avec différents taux et moments d'apport en N. Pour Thésée, les gaines foliaires, les entrenœuds et les pédoncules d'épis ont été regroupés (carrés). *Source : Bertheloot et al. (2008)*

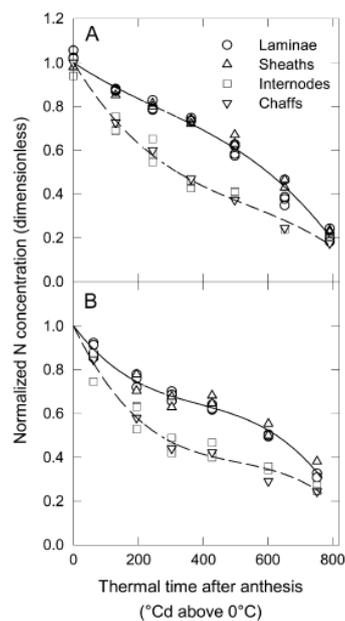
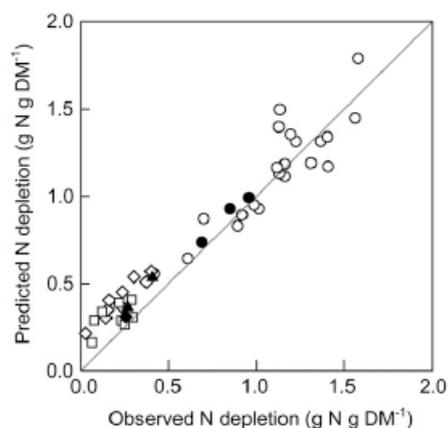


Figure 36. Concentrations d'azote normalisées pour les limbes, les gaines, les entre-nœuds, les pédoncules, et les balles en fonction du temps après l'anthèse pour les cultivars Apache (A) et Isengrain (B) cultivés avec un apport d'azote non limitant. Les lignes pleines représentent les fonctions polynomiales fittées pour normaliser les concentrations d'azote dans le limbe et la gaine ; les lignes en pointillé représentent les fonctions polynomiales fittées pour normaliser les concentrations d'azote dans l'entre-nœud, le pédoncule, et les balles. *Source : Bertheloot et al. (2008)*



Ces résultats sont cohérents avec les hypothèses du modèle selon lesquelles :

- La teneur en N des gaines individuelles est régulée, comme celle des limbes, par la lumière locale
- La formalisation à l'échelle de l'entité des mécanismes de régulation de la teneur en N est adaptée pour les limbes et les gaines dont la teneur en N est homogène.

3.b. Les dynamiques temporelles des teneurs en N pour chaque entité

Les résultats montrent, sur deux variétés de blé (Apache et Isengrain), que les dynamiques temporelles de N sont coordonnées entre les différentes entités (**Fig. 35**) : les teneurs en N diminuent au cours du temps et cette diminution est accélérée de manière simultanée pour l'ensemble des entités quelle que soit leur position au moment de l'arrêt de l'absorption racinaire (Apache, $\sim 550^{\circ}\text{Cj}$). Cette coordination est confirmée par la normalisation de la teneur en N pour chaque entité par rapport à la valeur observée à la floraison, qui montre une dynamique de décroissance post-floraison unique pour une même entité quelle que soit sa position (**Fig. 36**). Ainsi, ces résultats appuient l'hypothèse que, quel que soit le type d'entité et sa position, le schéma de régulation est similaire.

Une analyse plus approfondie de ces cinétiques de décroissance montre, qu'en absence d'apport de N racinaire (après $\sim 550^{\circ}\text{Cj}$ chez Apache), la décroissance suit une cinétique d'ordre 1, c'est-à-dire que le taux de dégradation dépend uniquement de la teneur en N. Cette cinétique d'ordre 1 à la fin de la période d'absorption racinaire a été confirmée sur un autre jeu de données dans lequel le cultivar Thésée a été cultivé sous 9 niveaux de fertilisation N (3 en pré-floraison et 3 à la floraison) (**Fig. 37**). En l'absence d'apport de N racinaire, la synthèse protéique est faible si bien que la décroissance de la teneur en N des entités reflète la dégradation des protéines foliaires. Ainsi, ces résultats sont cohérents avec la formalisation dans le modèle d'une dégradation exponentielle du N associé à l'appareil photosynthétique, uniquement dépendante de la teneur en N photosynthétique.

De plus, l'existence d'un motif unique de décroissance des teneurs en N au sein d'une même entité selon la position laisse également supposer qu'il n'existe pas de différence d'accessibilité aux acides aminés pour la synthèse protéique. Cela soutient l'idée de l'utilisation d'un pool commun de N mobile partagé par tous les organes dans le modèle. Néanmoins, le motif est différent selon le type d'entité. Deux groupes se distinguent : les limbes et les gaines d'un côté, et les entre-nœuds et les balles de l'autre. Cela suggère que, si les mécanismes sont similaires, pour ces deux groupes, l'intensité des mécanismes est différente, et que différents paramètres doivent être utilisés dans le modèle pour représenter le fonctionnement de ces deux groupes.

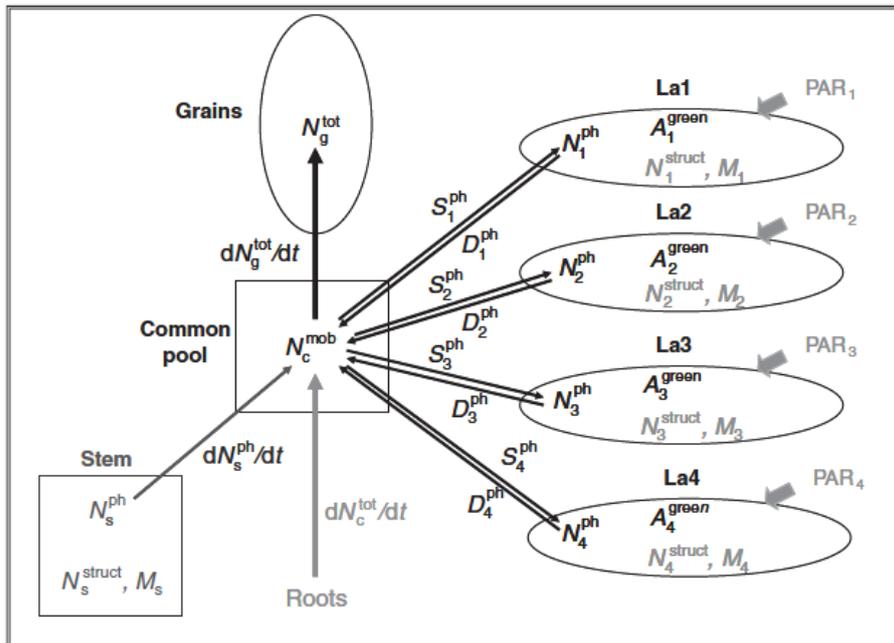


Figure 38. Schéma du modèle de dynamique de l'azote entre les quatre limbes supérieurs (La1 à La4) et les grains d'un axe de blé pendant le stade reproductif. Les symboles en noir représentent les variables modélisées: masse d'azote photosynthétique du limbe (N_i^{ph} pour le limbe i), taux de synthèse et de dégradation du N_i^{ph} (S_i^{ph} et D_i^{ph} , respectivement), surface photosynthétiquement active du limbe (A_i^{green}), masse d'azote mobile dans le pool commun (N_c^{mob}), masse d'azote du grain (N_g^{tot}) et taux d'accumulation de l'azote du grain (dN_g^{tot}/dt). Les symboles en gris représentent les variables forcées aux données expérimentales : masse d'azote structural du limbe et de la tige (N_i^{struct} et N_s^{struct}) et masse sèche structurale (M_i et M_s), lumière incidente sur la surface du limbe (PAR_i) ainsi que le taux d'absorption et de translocation de l'azote par les racines. L'azote photosynthétique de la tige (N_s^{ph}) et les flux d'azote de la tige vers le pool commun (dN_s^{ph}/dt) sont représentés en gris foncé parce qu'ils ont été estimés à partir de la masse totale d'azote de la tige observée et de l'azote mobile. Source : Bertheloot et al. (2008)

4. Evaluation du modèle pour sa capacité à reproduire quantitativement la gamme de teneurs en N observée

J'ai voulu tester la capacité du modèle à expliquer quantitativement l'allocation de N entre les tissus végétatifs pendant la phase post-floraison chez le blé en relation avec la lumière et la fertilisation azotée. Dans un premier temps, j'ai choisi de réaliser ce test en me focalisant sur les limbes foliaires, la dynamique de N dans les autres entités de la plante étant forcée aux données expérimentales.

La structure et les variables du modèle sont représentées **Fig. 38**. Seules 4 feuilles sont représentées car c'est le nombre de feuilles vivantes non sénescentes après la floraison sur les géotypes de blé étudiés. Celles-ci sont connectées aux grains, aux racines, et à un compartiment « tige » regroupant l'ensemble des entités végétatives dont je ne cherche pas à expliquer le comportement, *i.e.* les gaines, les entre-nœuds, les balles entourant l'épi. Chaque limbe et compartiment représenté est caractérisé par sa teneur en N associée à l'appareil photosynthétique. Le N « mobile », reflétant les acides aminés et le nitrate, n'est pas réparti au sein de chaque limbe/compartiment mais regroupé au sein d'un pool commun. Depuis le pool commun de N mobile, du N associé à l'appareil photosynthétique est synthétisé, de manière dépendante de la lumière. Le N associé à l'appareil photosynthétique est lui dégradé selon une cinétique d'ordre 1. Le pool commun est alimenté par le prélèvement racinaire, ainsi que par la remobilisation de N depuis les autres entités végétatives que les limbes. Les grains prélèvent du N du pool commun pour satisfaire leur demande (définie comme une fonction potentielle). Le modèle ainsi construit compte 6 paramètres, 4 décrivant le turnover du N associé à l'appareil photosynthétique, 2 décrivant le potentiel de remplissage des grains.

J'ai montré qu'un tel modèle simple, avec un jeu unique de valeurs des 6 paramètres, est capable de reproduire quantitativement les comportements observés dans 11 conditions expérimentales (Apache, en conditions non limitantes en N ; Thésée sous 3 niveaux de fertilisation avant la floraison x 3 niveaux à la floraison) (**Fig. 39-40**). Comme attendu, les gradients verticaux de N entre les différents limbes foliaires selon leur position sont une propriété émergente du modèle qui sont reproduits quantitativement (**Fig. 40**). Le modèle permet de reproduire et expliquer les effets sur les gradients verticaux, liés à la fertilisation azotée et le stade de développement de la plante :

- Le retard de la diminution du N foliaire après la floraison en réponse à une fertilisation azotée à la floraison (**Fig. 39**); le modèle explique ce retard par un enrichissement de la quantité de N mobile dans la plante par l'absorption racinaire, ce qui augmente la synthèse du N associé à l'appareil photosynthétique ; le maintien du prélèvement de N par les racines après la floraison pourrait également être impliqué dans le comportement des géotypes « staygreen ».
- La diminution plus forte de la teneur en N foliaire pour les feuilles les plus apicales, qui sont les plus riches en N, ce qui provoque une diminution du gradient vertical de N au cours de la phase post-floraison (**Fig. 39-40** ; Sadras et al., 1993) ; le modèle explique ce comportement par le fait que le taux de dégradation du N associé à l'appareil photosynthétique dépend de la teneur en N de l'entité (cinétique d'ordre 1).

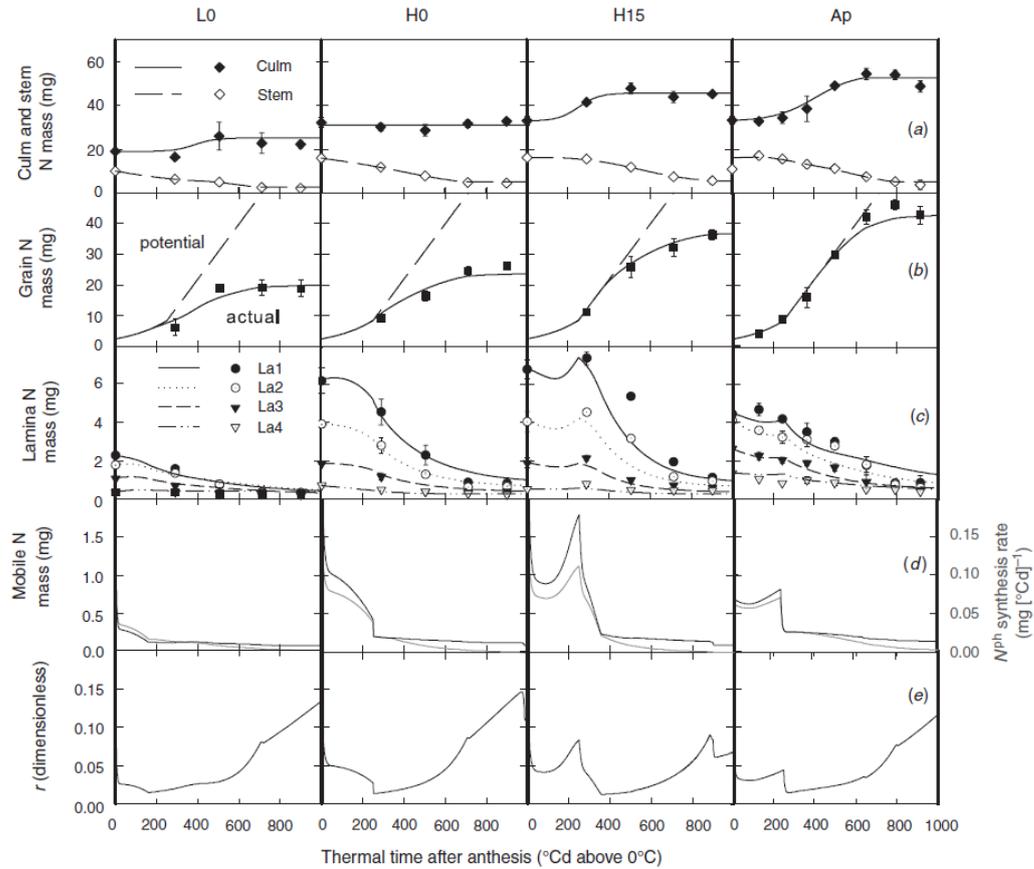


Figure 39. Simulations du modèle (lignes) et observations expérimentales (symboles) pour deux variétés et trois niveaux de fertilisation azotée. **(a, b, c)** Evolution temporelle observée et simulée de l'azote total dans l'ensemble d'un axe de blé et dans sa tige (a), des grains de blé (ligne pleine) et de leur potentiel de remplissage en N (ligne pointillée) (b), de chaque limbe foliaire (c) (La1, La2, La3, La4 comptés basipétalement). **(d,e)** Evolution temporelle simulée de la masse d'azote mobile et de la somme des taux de synthèse de l'azote photosynthétique des limbes, ainsi que du rapport r de l'azote mobile à l'azote photosynthétique. Chaque colonne de la figure correspond au même traitement : L0, H0 et H15 se réfèrent à trois niveaux de fertilisation azotée pour le cultivar Thésée; Ap se réfère au cultivar Apache. Les données observées sont des moyennes \pm s.d. de trois répétitions indépendantes. *Source : Bertheloot et al. (2008)*

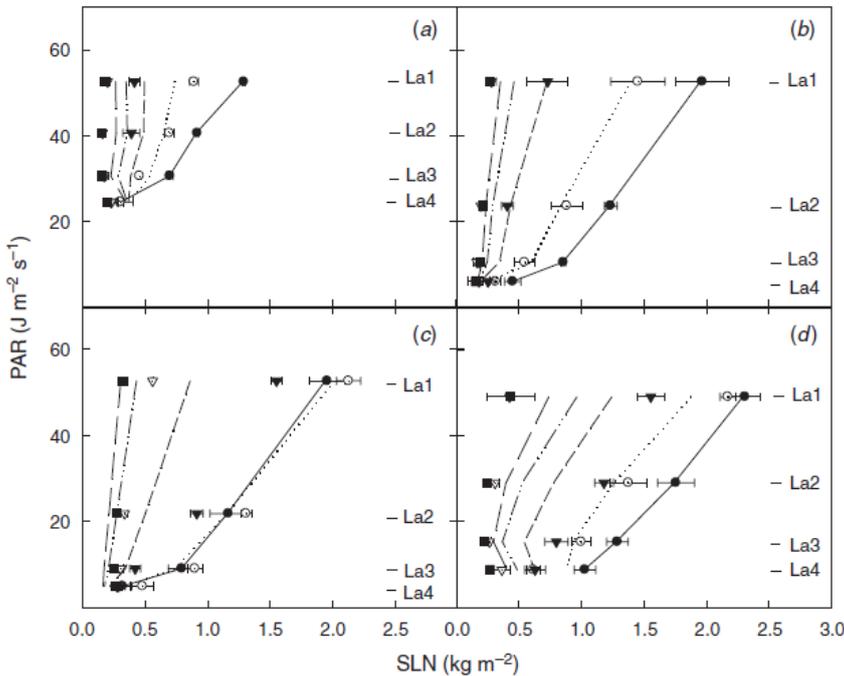


Figure 40. Simulations (lignes) et observations (symboles) de la distribution de la teneur en N entre limbes foliaires d'un axe de blé (axe des x; SLN=specific leaf mass) en relation avec la lumière incidente (axe des y; PAR=photosynthetic active radiation) à différentes dates après la floraison (les différentes lignes). Les résultats sont présentés pour le cultivar Thésée cultivé sous 3 niveaux de fertilisation azotée ((a) L0, (b) H0 et (c) H15), ainsi que pour (d) le cultivar Apache. La1, La2, La3, La4 indiquent les rangs des limbes c. Les données observées sont les moyennes \pm s.d. de trois répétitions indépendantes. *Source : Bertheloot et al. (2008)*

Le modèle ainsi développé a été intégré dans une structure botanique virtuelle dans le langage informatique L-system (**Fig. 41**). Une fois la géométrie 3D des organes intégrée, une estimation précise de la lumière interceptée par chaque limbe foliaire peut être obtenue.

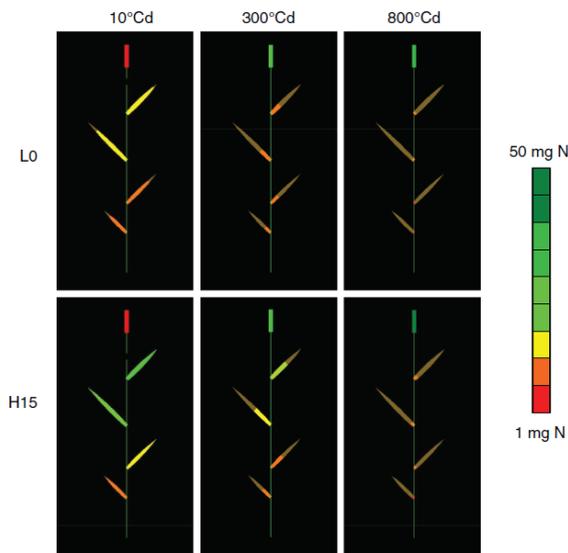


Figure 41. Images de la dynamique simulée de l'azote dans les limbes individuels et dans les grains d'un axe de blé dont l'architecture est représentée explicitement dans le langage L-system. La masse d'azote dans les limbes individuels et dans les grains est représentée par une échelle de couleurs et montrée à 3 dates après l'anthèse (les 3 colonnes) pour le cultivar Thésée sous deux niveaux de fertilisation azotée (L0 et H15). La couleur brune est utilisée pour les tissus nécrotiques. *Source : Bertheloot et al. (2008)*

Au cours de mon post-doctorat, ce modèle a été étendu aux autres entités que les limbes, couplé à un modèle de prélèvement de N par les racines, et à un modèle existant simulant la masse des différentes entités, ce qui a abouti à un modèle de flux de biomasse et de N au sein d'une architecture de blé après la floraison.

Bilan

Ce travail montre qu'il est possible d'avoir un modèle à la fois simple (peu de paramètres) et basé sur la réalité physiologique qui simule la forte plasticité des teneurs en N des organes végétatifs chez le blé après la floraison. Contrairement aux approches usuelles, basées sur une modélisation des teneurs en N en fonction d'une teneur en N cible prédéfinie, dans mon approche, les teneurs en N sont une propriété émergente de processus (synthèse et dégradation) à l'échelle de l'organe en fonction de son environnement local (lumière, azote) ; le contrôle de cet environnement local par l'architecture (lumière) et le fonctionnement de la plante (prélèvement de N par les grains et les racines) explique la teneur en N plus forte des organes les plus éclairés, engendrant un gradient vertical de N dans le couvert, ainsi que la modulation de ce gradient avec la croissance des grains et la fertilisation azotée.

Ce travail ouvre des perspectives intéressantes pour mobiliser une telle approche dans la représentation de différents processus de la plasticité chez différentes espèces. D'ailleurs, il a été poursuivi chez le blé, à la suite de ma thèse, pour intégrer l'allocation de C pour la croissance des organes végétatifs, et son interaction avec l'allocation de N (Barillot et al., 2016, 2016; Gauthier et al., 2020; Gauthier et al., 2021). Dans l'ensemble de ces travaux, les formalismes reposent sur des mécanismes de régulation connus dans la littérature. Néanmoins, il existe aujourd'hui des lacunes importantes sur certains mécanismes, qui empêchent une formalisation robuste de certains processus de la plasticité comme la ramification (tallage) ou le développement de l'épi. Dans les recherches qui ont suivi ma thèse, j'aborde cette question de l'acquisition de connaissances biologiques, issues d'expérimentations, pour représenter le contrôle environnemental et génétique de la ramification et du développement de l'épi dans les modèles de plante. Comme détaillé dans la suite du manuscrit, la modélisation est un outil majeur pour guider les expérimentations dans ce cadre.

Le travail réalisé pendant ma thèse ouvre également des perspectives intéressantes pour intégrer, dans les modèles de culture, le formalisme de régulation de la teneur en N des organes que j'ai développé. Les modèles de culture représentent un ensemble de processus régulant la performance des cultures et permettent donc de raisonner les choix techniques et génotypiques pour le maintien de la performance face aux changements globaux. Une représentation plus réaliste des teneurs en N permettrait d'avoir des prévisions plus robustes à la fois en termes de photosynthèse et de teneurs en protéines des grains. Ce travail nécessite cependant une réflexion sur la compatibilité du formalisme proposé avec celui des modèles de culture, et comment faire évaluer de manière générale les modèles de culture pour une meilleure adéquation avec les conditions de culture actuelles et futures, moins standardisées. Ce type de travail sera l'objet d'un de mes axes de recherche dans les années futures.



Figure 42. Rôle de la ramification dans la qualité visuelle du rosier buisson. A gauche, la plante est en confort hydrique et a de nombreuses ramifications, à la différence de la plante de droite en stress hydrique. *Source : L. Crespel*

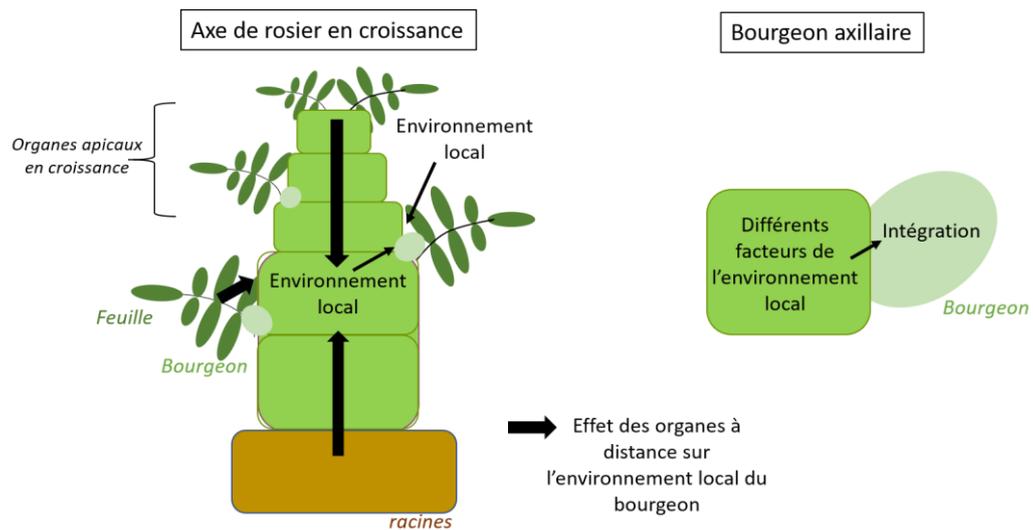


Figure 43. Principe général de modélisation de la régulation du débournement pour un axe de rosier en croissance. Le débournement du bourgeon est régulé par l'environnement local du bourgeon, à la fois exogène et endogène. L'environnement local est contrôlé par les organes de la plante à distance.

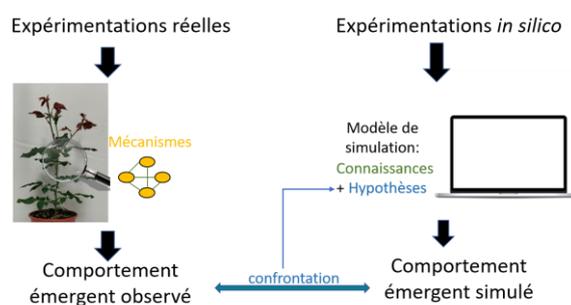


Figure 44. Description de l'approche associant expérimentation et modélisation pour comprendre un système complexe de régulation. Elle consiste à tester des mécanismes hypothétiques de régulation, en les intégrant dans un modèle, et en confrontant les comportements simulés aux comportements observés dans une gamme d'expérimentations réelles.

Poste de chercheur : La modélisation, adossée à l'expérimentation, pour une compréhension intégrée de la complexité de la régulation physiologique de la ramification chez le rosier.

1. Positionnement général

Dans le cadre de mon poste de chercheur à l'Institut de Recherches en Horticulture et Semences, Angers, je me suis intéressée à la régulation physiologique d'un autre mécanisme essentiel pilotant la plasticité architecturale des plantes : la ramification. Elle détermine différents aspects de la performance agronomique des plantes, comme le rendement chez les céréales comme le blé en déterminant le nombre d'épis, la capacité de rafraîchissement des arbres en ville en contrôlant la surface foliaire, ou encore la qualité visuelle des ligneux d'ornement (Boumaza et al., 2010) (**Fig. 42**). Or, aujourd'hui, les modèles ne sont pas capables d'expliquer comment le niveau de ramification répond à l'environnement. Ils adoptent pour la plupart une formalisation empirique reliant directement la ramification à l'environnement ou intègrent des régulations physiologiques hypothétiques dont la pertinence n'a pas été démontrée (e.g., Evers et al., 2010; Lecarpentier et al., 2019). Ainsi, mon travail a consisté à mieux comprendre les mécanismes de régulation de la ramification par l'environnement à l'échelle de la plante à l'aide de la modélisation dans une perspective systémique.

Plus particulièrement, mes recherches se sont focalisées sur le rosier. Chez cette espèce, le recours massif aux produits chimiques (nanifiants) et à la taille, couteuse en main d'œuvre, pour contrôler la ramification est problématique, et l'utilisation de l'environnement comme moyen de manipuler l'architecture de la plante offre une alternative intéressante. Je me suis intéressée plus particulièrement à la lumière, un facteur facilement contrôlable dans les systèmes de production horticoles. Ciblé sur le rosier, mon travail visait néanmoins à acquérir des éléments de compréhension génériques transférables à d'autres espèces, les mécanismes de la ramification étant fortement conservés.

De manière à obtenir les éléments de compréhension nécessaires et suffisants à un modèle à l'échelle de la plante, j'ai adopté une démarche top-down consistant à guider les recherches sur les mécanismes via un modèle préalable intégrant des hypothèses simples à tester. La plasticité de la ramification réside notamment dans le contrôle du débourrement des bourgeons axillaires, un processus qui conduit au développement d'axes latéraux. En cohérence avec l'approche générale de modélisation menée dans mes recherches, le bourgeon est positionné dans une plante en croissance et son débourrement contrôlé par son environnement local, qui lui-même dépend de l'environnement de la plante et de la réponse des organes à distance du bourgeon (**Fig. 43**). Comme décrit en détail par la suite, le modèle est utilisé pour guider la compréhension des mécanismes physiologiques de régulation du débourrement de deux manières :

- (i) en identifiant des hypothèses simples expliquant le comportement observé à l'échelle de la plante et ainsi guider les expériences nécessaires pour les tester ;
- (ii) en permettant de simuler les conséquences des hypothèses sur le comportement émergent (qui du fait de la complexité des mécanismes est généralement non-intuitif), et ainsi évaluer si ces hypothèses sont suffisantes pour reproduire les comportements observés dans la réalité biologique en les confrontant aux comportements simulés par le modèle (**Fig. 44**).

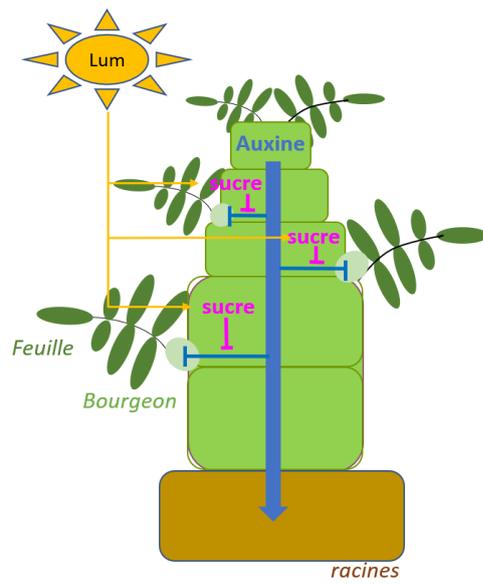


Figure 45. Schéma hypothétique de régulation du débourrement par l'intensité lumineuse.

2. Schéma hypothétique initial de la régulation de la ramification par la lumière

Lors de mon recrutement, les travaux de la littérature sur les mécanismes de régulation du débourrement avaient surtout concerné la compréhension du phénomène de dominance apicale, c'est-à-dire l'action inhibitrice de la zone apicale en croissance d'un axe sur le débourrement des bourgeons axillaires (Domagalska and Leyser, 2011). Ils avaient mis en évidence le rôle majeur de l'auxine : synthétisée par les feuilles en croissance, l'auxine est transportée de la partie apicale en croissance vers la base de la plante et inhibe sur son passage le débourrement des bourgeons axillaires en interagissant avec deux autres hormones, les cytokinines (CK) et les strigolactones (SL) (**Fig. 15**). En effet, l'auxine de la tige n'est pas capable de rentrer dans le bourgeon. L'action des CK et SL implique potentiellement deux voies : (i) la voie des seconds messagers dans laquelle l'auxine régule les teneurs en CK et SL qui migrent vers le bourgeon pour contrôler son débourrement, après intégration via le gène BRC1 (Branched 1), et (ii) la voie de la canalisation de l'auxine synthétisée dans le bourgeon dont l'export vers la tige est contrôlé par les CK et les SL de la tige.

Mais, les mécanismes impliqués dans l'effet de l'environnement avaient été peu étudiés. Des premiers travaux des physiologistes de mon équipe avaient cependant montré, sur des bourgeons isolés cultivés *in vitro*, que le saccharose, le principal sucre transporté chez les plantes, a un effet promoteur sur le débourrement du bourgeon (Henry et al., 2011). De plus, l'effet promoteur de la lumière sur le débourrement s'accompagne de la mise en place de transporteurs de saccharose dans le bourgeon traduisant un import de sucre par le bourgeon, un processus nécessaire pour satisfaire les forts besoins en sucre lors de la reprise de croissance du bourgeon. Au-delà de ce rôle trophique du saccharose, il a été démontré un peu plus tard, son rôle signal qui, au même titre que les hormones, module les mécanismes moléculaires contrôlant le débourrement (Rabot et al., 2012). Or, la disponibilité en sucre est un élément majeur modulé par l'intensité lumineuse reçue par la plante.

Sur cette base ainsi que celle des résultats écophysiologiques démontrant une corrélation entre le statut C de la plante et sa ramification (*e.g.*, Davies, 1965; Evers et al., 2006), j'ai émis l'hypothèse qu'une forte disponibilité en sucre dans la plante, témoin d'un bon statut trophique, est capable de réduire l'effet de l'auxine et ainsi de réduire la dominance apicale dans le cas d'un environnement lumineux favorable. Le sucre agirait à la fois comme un signal interagissant avec les voies de signalisation de l'auxine, mais également par son rôle trophique dans la croissance du bourgeon (**Fig. 45**). Mon objectif était de tester et compléter cette hypothèse sur le cultivar Raddrazz par une approche associant de la modélisation et des expérimentations biologiques.

3. Mise en place de collaborations

Mes compétences étant centrée sur la biologie de la plante entière et sa modélisation, la mise en place de mon projet m'a conduite à m'associer avec des physiologistes travaillant sur les mécanismes à l'échelle du bourgeon et des modélisateurs axés sur les problématiques mathématiques et informatiques du développement des plantes. Au niveau mathématiques/informatique, je me suis rapprochée de l'équipe Virtual Plants (C. Godin, F. Boudon ; Montpellier), aujourd'hui équipe MOSAIC (RDP, Lyon), qui développait des modèles et outils informatiques pour comprendre la construction de l'architecture des plantes. Au niveau physiologique, je me suis d'une part rapprochée des physiologistes de l'équipe de recherche dans laquelle j'étais intégrée, pour leurs compétences sur la régulation du débourrement par le sucre. Mon objectif était, à la fois d'intégrer dans le modèle les connaissances qu'ils acquéraient, et de guider les recherches à cette échelle par les hypothèses émises par le modèle de fonctionnement à l'échelle de la plante. Mon projet devait permettre ainsi de fédérer et d'intégrer les recherches de l'équipe menées à l'échelle de la plante et à l'échelle du bourgeon.

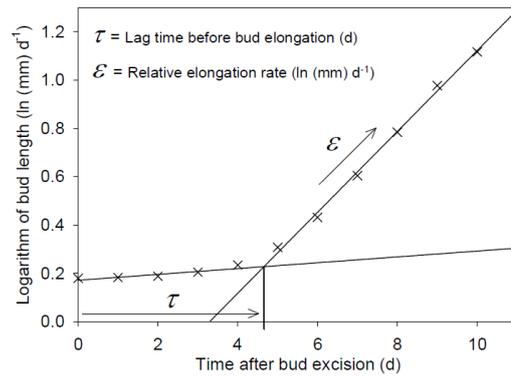


Figure 46. Les deux phases de l'élongation du bourgeon sur un segment de tige *in vitro*. L'élongation, exprimée en échelle logarithmique, présente une phase d'élongation lente pendant une durée τ , suivie d'une phase d'élongation rapide caractérisée par un taux ϵ . Les symboles représentent les observations pour un bourgeon et les lignes le modèle utilisé pour estimer les paramètres d'élongation. *Source : Barbier et al. (2015)*

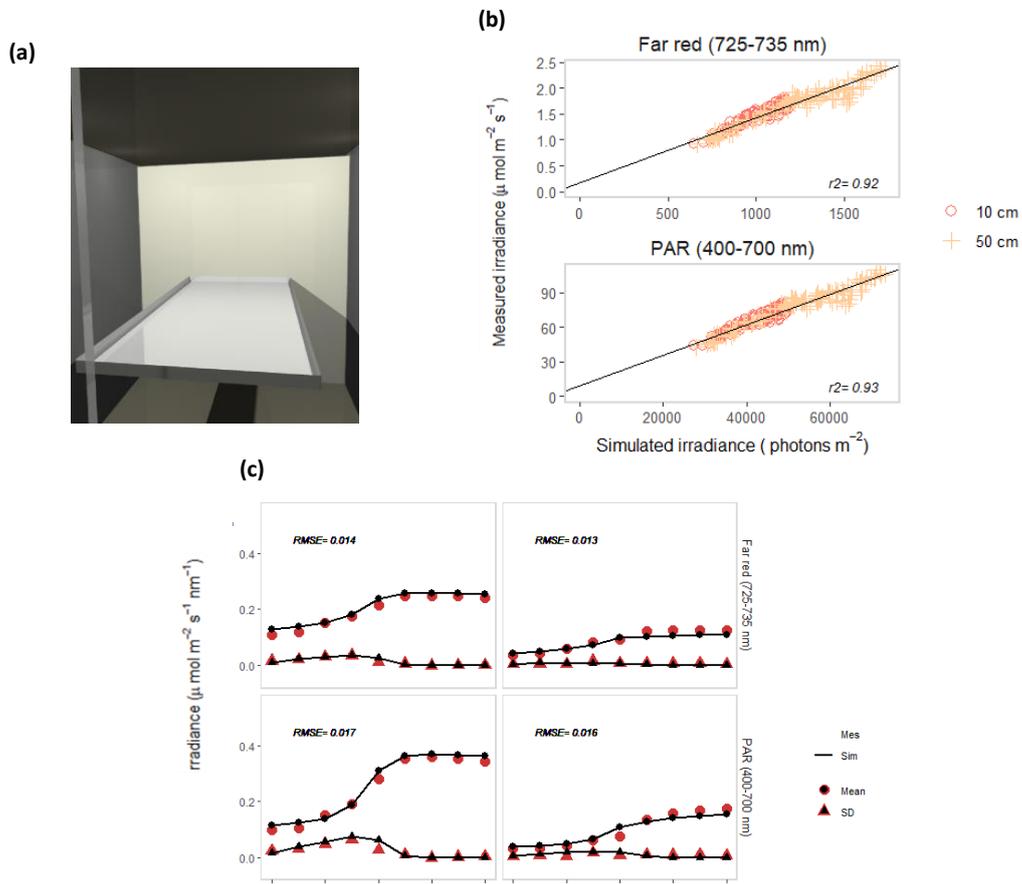


Figure 47. Simulation de la distribution de la lumière dans le rouge sombre (far red) et le PAR par le modèle SEC2. (a) Reconstruction de la chambre de culture dans laquelle a eu lieu les mesures de lumière. (b) Observations vs. simulations de la lumière pour un chambre vide (sans plante) sur des plans à deux hauteurs au-dessus de la tablette de culture (10 cm, 50 cm). (c) Simulations (Sim ; noir) et observations (Mes ; rouge), pour une chambre pleine (avec plantes), de l'évolution de la lumière moyenne (Mean) et de sa variabilité (SD : standard deviation) avec la hauteur dans le couvert (axe des x). $RMSE = \text{root mean square error}$. *Source : Demotes-Mainard et al. (in preparation)*.

D'autre part, j'ai mis en place une collaboration internationale avec des physiologistes travaillant sur la régulation hormonale du débourrement (équipe de C. Beveridge, université du Queensland, Australie), une composante présente dans mon modèle mais qui n'était pas étudiée par l'équipe.

4. Les développements méthodologiques

Pour développer et tester un modèle de simulation du débourrement basé sur le schéma Fig. 45, il est nécessaire, d'une part, de quantifier les différentes variables du modèle (entrées, internes, sorties) : les teneurs en sucres/hormones, la croissance du bourgeon et du reste de la plante, ainsi que la lumière interceptée par les organes qui détermine leur photosynthèse. D'autre part, il est nécessaire de pouvoir manipuler les variables endogènes (sucre, hormones) pour vérifier les relations de causalité introduites dans le modèle.

4.a. La quantification des variables

La quantification des sucres et des hormones a été réalisée selon des protocoles établis en interne ou externe (IJPB, Versailles) et n'ont donc pas fait l'objet de développements spécifiques. En revanche, des développements spécifiques ont été nécessaires pour quantifier le débourrement des bourgeons et la lumière.

Concernant le débourrement, les mesures jusqu'alors consistaient à déterminer visuellement deux états possibles des bourgeons, *i.e.* non débourré vs. débourré, un état où les feuilles sont sorties des écailles du bourgeon. J'ai proposé une approche pour quantifier plus finement le débourrement, basée sur la dynamique d'élongation des bourgeons observée sur des bourgeons cultivés *in vitro*. Elle montre une cinétique en deux phases : une première phase d'élongation lente, suivie d'une deuxième caractérisée par une élongation rapide (**Fig. 46**). L'entrée dans la deuxième coïncide avec la sortie des premières feuilles. Elle varie selon les conditions de culture du bourgeon, et peut ne pas se réaliser dans des conditions restrictives (forte teneur en auxine, faible teneur en sucre). Cela m'a conduit à définir le débourrement comme la date où le bourgeon entre dans la phase d'élongation rapide. Au-delà d'une certaine date, s'il n'a pas débourré, le bourgeon est considéré comme complètement inhibé.

Concernant la lumière, de manière à avoir une estimation précise de la lumière interceptée par chaque organe de la plante, mon ambition était de mobiliser un modèle développé pour les chambres de culture, le modèle SEC2 (Chelle et al., 2007). Il s'agit d'un modèle de ray-tracing, simulant, depuis une source lumineuse, émettrice de photons, le trajet des photons en fonction des propriétés optiques des matériaux (chambre de culture, tissus végétaux) que les photons rencontrent. Un travail a été réalisé permettant de valider les simulations de ce modèle : il est capable de simuler la distribution de la lumière dans une chambre de culture en l'absence de plante, ainsi que l'évolution spatiale à la fois verticale et horizontale, dans un couvert végétal (en cours de publication) (**Fig. 47**). L'utilisation de ce type de modèles s'avère cependant complexe. Il n'est en effet pas intégré dans un environnement informatique simple d'utilisation pour un biologiste, et les temps de calcul sont importants. Des travaux sont aujourd'hui en cours pour lever ces verrous.



Figure 48. Méthodes d'apport de sucre sur plante entière et sur plante décapitée de rosier. **(a)** Sur plante entière, la demande en sucre de la zone apicale en croissance est assurée par un apport de saccharose par cotton-wick (tube et fil blancs), et différents niveaux de sucre sont apportés par le pétiole de la feuille à l'aisselle de laquelle se trouve le bourgeon d'intérêt (tube jaune). **(b)** Sur plante décapitée, la tige est coupée au-dessus de la dernière feuille mature, une foliole par feuille est conservée, et différents niveaux de sucre sont apportés par le ou les pétioles (tubes blancs) ; de l'auxine est appliquée en haut de l'axe décapité pour maintenir les bourgeons dormants en l'absence d'apport de sucre.

4.b. La manipulation des variables

L'obtention de mutants spécifiques chez le rosier est complexe ; il est donc difficile de modifier génétiquement certains éléments du réseau de régulation pour comprendre son impact sur le comportement de la plante. En revanche, il est possible de réaliser des apports exogènes de substance telles que les hormones, les sucres, ou des inhibiteurs. De tels apports sont simples *in vitro*, car il suffit de modifier la composition du milieu de culture. Pour des apports *in planta*, la situation est plus complexe. J'ai adapté sur rosier deux méthodes d'apport de la littérature : (i) l'apport par pétiole (Lin et al., 2011) qui consiste à alimenter le pétiole d'une feuille partiellement défoliée par une solution aqueuse contenant le(s) substance(s) d'intérêt, (ii) l'apport par « cotton wick » qui consiste à faire passer dans la tige, préalablement percée par une aiguille, un fil de coton trempé dans une solution aqueuse contenant le(s) substance(s) d'intérêt et qui remonte dans la tige par capillarité.

Les apports de sucre ainsi réalisés ne permettaient pas de stimuler le débourrement malgré le rôle bien connu stimulateur du sucre, probablement dû à la rapidité de circulation du sucre dans la plante alors utilisé par les organes apicaux en croissance de la plante qui sont de forts puits pour le sucre. Pour éviter ce biais, j'ai modifié légèrement le système d'étude. D'une part, j'ai réalisé un « double » apport de sucre, un premier par « cotton wick » visant à alimenter les organes apicaux en croissance, un deuxième par le pétiole, visant à modifier localement la disponibilité en sucre au voisinage du bourgeon à l'aisselle de ce pétiole (**Fig. 48a**). Cette méthode s'est avérée efficace pour stimuler localement le débourrement par le sucre. D'autre part, j'ai utilisé des plantes décapitées, c'est-à-dire des plantes pour lesquelles les organes apicaux en croissance ont été retirés (**Fig. 48b**). Les apports de sucre ont été réalisés en complément d'autres techniques visant à réduire les teneurs en sucre, comme l'ombrage ou le masquage.

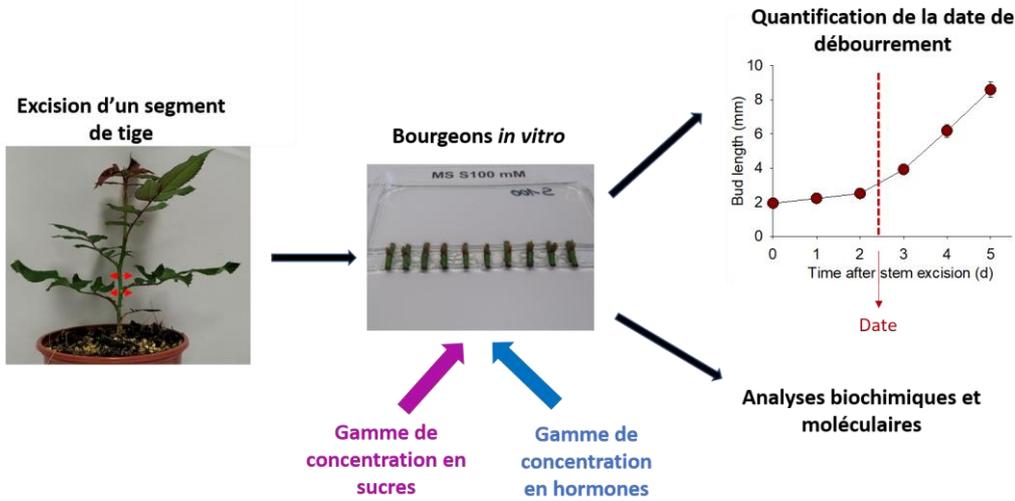


Figure 50. Description des expérimentations sur les bourgeons cultivés *in vitro*.

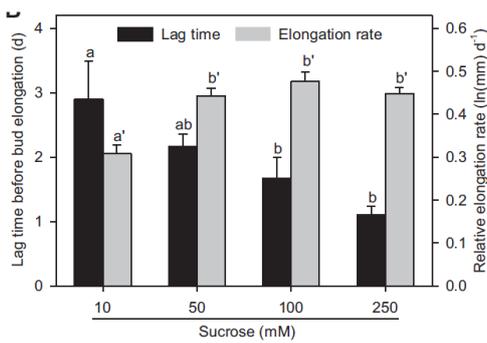


Figure 51. Temps de latence moyen avant l'élongation des bourgeons et taux d'élongation pour des bourgeons cultivés *in vitro* sous différents niveaux de saccharose. Les données sont des moyennes \pm SE de 10 répétitions. Les lettres indiquent des différences significatives entre les moyennes. *Source : Barbier et al. (2015)*

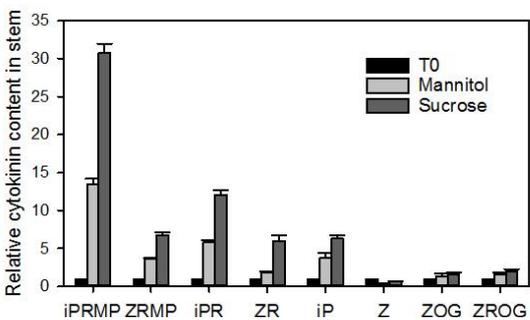


Figure 52. Concentrations en cytokinines (différentes formes sur l'axe des x) dans le segment de tige de bourgeons cultivés *in vitro* pendant 24h sur 100 mM de mannitol (témoin osmotique) ou 100 mM saccharose. T0 représente le moment avant l'excision des bourgeons. Les données sont des moyennes \pm SE de 3 répétitions sur un pool de 60 bourgeons. *Source : Barbier et al. (2015)*

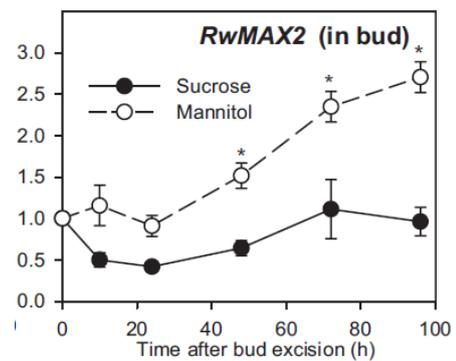


Figure 53. Evolution temporelle de l'expression du gène MAX2, impliqué dans la signalisation des strigolactones, dans les bourgeons cultivés *in vitro* sous 100 mM de mannitol (témoin osmotique) ou 100 mM saccharose. Les données sont des moyennes \pm SE de 3 répétitions. *Source : Barbier et al. (2015)*.

5. Test et incrémentation du schéma hypothétique de régulation du débourrement par la lumière

Dans le schéma hypothétique (Fig. 45), l'impact de la lumière sur le débourrement résulte d'une modification de la concentration locale en sucre et hormones au voisinage du bourgeon de manière dépendante de la réponse du reste de la plante. Ainsi, la modélisation de la réponse du débourrement à la lumière peut se décomposer en deux axes : (i) la réponse du bourgeon à la concentration en sucre et hormones à son voisinage, (ii) la modification de la concentration par le régime lumineux de la plante. Cette décomposition est rendue possible par la possibilité de cultiver les bourgeons *in vitro*, ce qui permet de moduler facilement la teneur en sucre et hormones au voisinage du bourgeon (**Fig. 50**).

5.a. A l'échelle du bourgeon : la réponse du bourgeon au sucre et aux hormones

A l'échelle du bourgeon, l'hypothèse que je souhaitais tester était que l'augmentation de la disponibilité en sucre réduit l'effet inhibiteur de l'auxine sur le débourrement en interagissant avec ses processus de signalisation.

Le sucre contrôle-t-il de manière dose-dépendante le débourrement via une interaction avec la signalisation de l'auxine ?

J'ai commencé à tester cette hypothèse par une approche purement expérimentale, dans le cadre de la thèse de F. Barbier (2010-2014) que je co-encadrais avec un physiologiste de l'équipe, S. Sakr. Un objectif était de voir si, d'une part, la disponibilité en sucre avait un effet dose-dépendant sur le débourrement et, d'autre part, si la disponibilité en sucre interagissait avec le réseau de signalisation de l'auxine (Fig. 15). Pour cela, différentes concentrations de saccharose ont été apportées dans le milieu de culture de bourgeons *in vitro*, et l'effet sur le débourrement et le rôle de différentes voies d'action de l'auxine a été caractérisé par différentes techniques (dosages hormonaux, mesures d'expression de gènes, visualisation du transport, et inhibiteurs de voie de biosynthèse et de signalisation). Nous avons démontré que, si une faible disponibilité en sucre inhibe complètement le débourrement, une augmentation progressive de cette disponibilité permet le débourrement et accélère le moment où celui se produit (réduction de la durée entre la mise en culture du bourgeon et le moment où il rentre dans sa phase d'élongation rapide) (**Fig. 51**). La concentration en saccharose modifie, de manière inverse à la concentration en auxine, la biosynthèse des CKs (**Fig. 52**) et la perception des SLs dans la tige (**Fig. 53**) (voie des seconds messagers), ainsi que la biosynthèse d'auxine dans le bourgeon et son export depuis le bourgeon (voie de la canalisation). Les analogues de saccharose non métabolisables ont le même effet que le saccharose, suggérant un rôle signal du saccharose dans ces phénomènes. Ces résultats, en montrant un effet inverse à celui de l'auxine sur ses processus d'action sur le bourgeon, suggèrent que la disponibilité en sucre est capable d'antagoniser l'effet inhibiteur de l'auxine sur le débourrement, en accord avec notre hypothèse initiale.

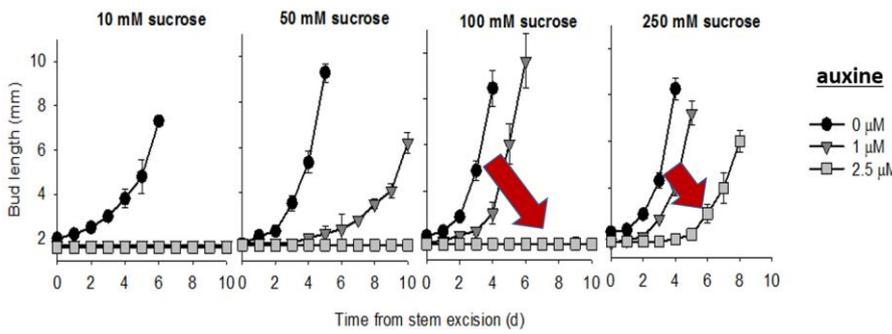


Figure 54. Cinétique d'élongation de bourgeons sur des segments de tige de rosier cultivés *in vitro* sous différentes concentrations en saccharose (sucrose) et auxine. Les symboles correspondent à un bourgeon médian et les barres d'erreur à l'intervalle de confiance de 95%, pour un nombre total de 9 bourgeons par condition. *Source : Bertheloot et al. (2020)*

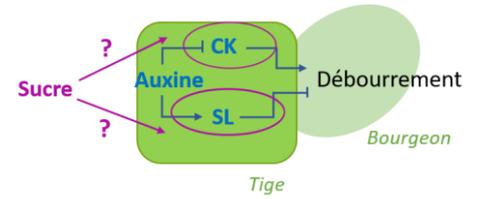


Figure 55. Schéma hypothétique de l'action antagoniste du sucre à l'auxine sur le débourrement.

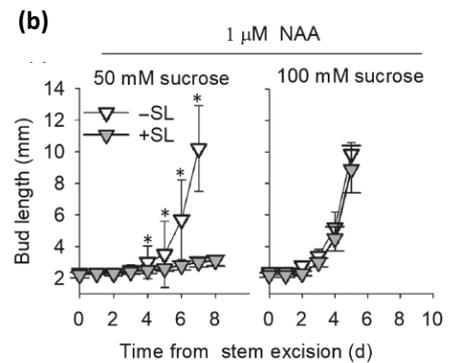
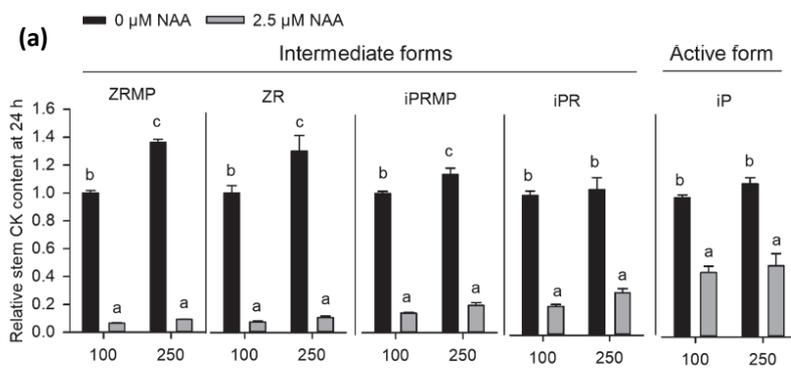


Figure 56. Rôle des CK et SL dans l'antagonisme entre le sucre et l'auxine sur le débourrement de bourgeons *in vitro* chez le rosier. **(a)** Réponse à l'auxine (NAA, une auxine synthétique) des teneurs en CK dans le nœud pour deux concentrations en saccharose, 100 et 250 mM, dans le milieu de culture. Les données sont des moyennes \pm 1 SE ($n = 4$ pools of 3 nœuds). Des lettres différentes indiquent une différence significative. **(b)** Réponse du débourrement aux SLs en présence de 1 μ M d'auxine (NAA) pour deux concentrations en saccharose, 50 et 100 mM. Les symboles correspondent à un bourgeon médian et les barres d'erreur à l'intervalle de confiance de 95%, pour un nombre total de 10 bourgeons par condition. *Source : Bertheloot et al. (2020)*

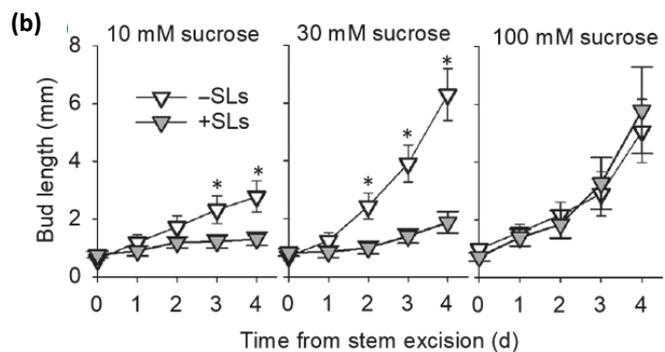
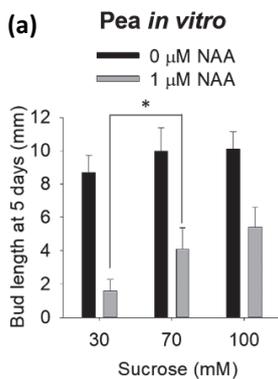


Figure 58. Antagonisme sucre-auxine et rôle des SL chez le pois *in vitro*. **(a)** Longueur du bourgeon, 5 jours après la mise en culture *in vitro* de segments de tige, pour différentes concentrations en saccharose (axes des x) et, sans (barres noires) ou avec auxine (barres grises). L'asterisk montre une différence significative. **(b)** Élongation du bourgeon en réponse à l'apport (symbole gris) ou non de SL (symboles blancs) dans le milieu de culture pour différentes concentrations en saccharose dans le milieu (10, 30, 100 mM). Les données sont des médianes \pm 1 SE ($n=9$). *Source : Bertheloot et al. (2020)*

La disponibilité en sucre a-t-elle un effet antagoniste à l'auxine sur le débourrement, et si oui, par quel mécanisme ?

Pour tester si la disponibilité en sucre a un effet antagoniste à l'auxine sur le débourrement, les bourgeons ont été cultivés sous différentes concentrations en saccharose et auxine. Alors que l'auxine inhibe le débourrement, l'augmentation de la disponibilité en sucre réduit cet effet inhibiteur, confirmant ainsi l'antagonisme entre le sucre et l'auxine (Fig. 54). Pour comprendre les mécanismes sous-jacents, j'ai mobilisé pour la première fois l'approche présentée plus haut (Fig. 44). Je suis partie d'un modèle théorique simple représentant les connaissances de la littérature quant au mode d'action de l'auxine dans le débourrement : l'auxine agit d'abord sur le débourrement en réprimant la biosynthèse de CK et en stimulant la biosynthèse de SL, qui sont respectivement des stimulateurs et répresseurs du débourrement. J'ai alors testé la possibilité d'un antagonisme du sucre sur les voies liées aux CK et aux SL (Fig. 55). Contrairement à l'hypothèse d'une action du sucre sur le débourrement via les CK, l'augmentation de la disponibilité en sucre ne permet pas de diminuer l'effet répresseur de l'auxine sur les teneurs en CK dans la tige (Fig. 56a) ; en revanche, une augmentation de la disponibilité en sucre réprime la capacité des SL à inhiber le débourrement (Fig. 56b), suggérant un rôle majeur du sucre via la signalisation des SL dans son antagonisme avec l'auxine sur le débourrement.

Pour confirmer que ce processus est effectivement majeur, les observations de l'effet du sucre sur les SL et CK ont été intégrées dans un modèle quantifiant l'effet de l'auxine sur le débourrement par la voie des seconds messagers et sa régulation par le sucre (Fig. 57). Ce modèle a été testé pour sa capacité à reproduire quantitativement la réponse observée du bourgeon à une gamme de sucre, d'auxine, de CK et SL. Les équations suivantes ont été implémentées:

$$\text{Régulation de la synthèse des CK par le sucre (S) et l'auxine (A)} : \frac{dCK}{dt} = \frac{c_1}{1 + b_1 A} + a_1 \frac{S^2}{k_1 + S^2} - d_1 CK$$

$$\text{Régulation de la synthèse des SL par l'auxine (A)} : \frac{dSL}{dt} = c_2 + a_2 \frac{A^2}{k_2 + A^2} - d_2 SL$$

Intégration (I) des CK et SL par le bourgeon, l'effet des SL étant modulé par une fonction du sucre ($b_3(S)$) :

$$\frac{dI}{dt} = c_3 + a_3 \frac{SL^2}{1 + b_3(S)SL^2} + a_4 \frac{1}{1 + k_3 CK^2} - d_3 I$$

$$\text{Impact de I sur le moment de débourrement T} : \begin{cases} T = m_0 + m_1 I & \text{if } I < I_0 \\ T = \infty & \text{otherwise} \end{cases}$$

Il existe un jeu unique de valeurs de paramètres permet de reproduire la variabilité de débourrement (date, occurrence) observée dans une gamme de concentrations en hormones (auxine, CK, SL) et en sucre, ce qui confirme quantitativement que la répression de la voie des SL par le sucre est majeure dans l'antagonisme entre le sucre et l'auxine (Fig. 57).

Ce modèle a une portée générique : l'antagonisme entre le sucre et l'auxine et la répression de la signalisation des SL par le sucre sont également retrouvés sur le rosier *in planta* et le pois *in vitro* (Fig. 58).

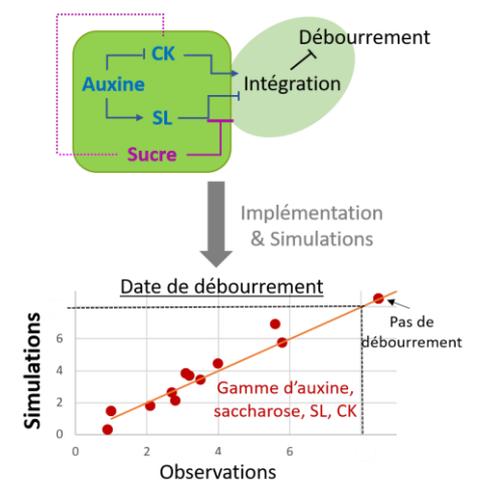


Figure 57. Représentation schématique du modèle de l'action antagoniste du sucre et de l'auxine sur le débourrement, et confrontation entre les simulations de débourrement du modèle informatique correspondant et les observations expérimentales réalisées pour des segments de tige de rosier cultivées *in vitro* sous différentes concentrations en saccharose, auxine, SL, et CK. D'après Bertheloot et al. (2020)

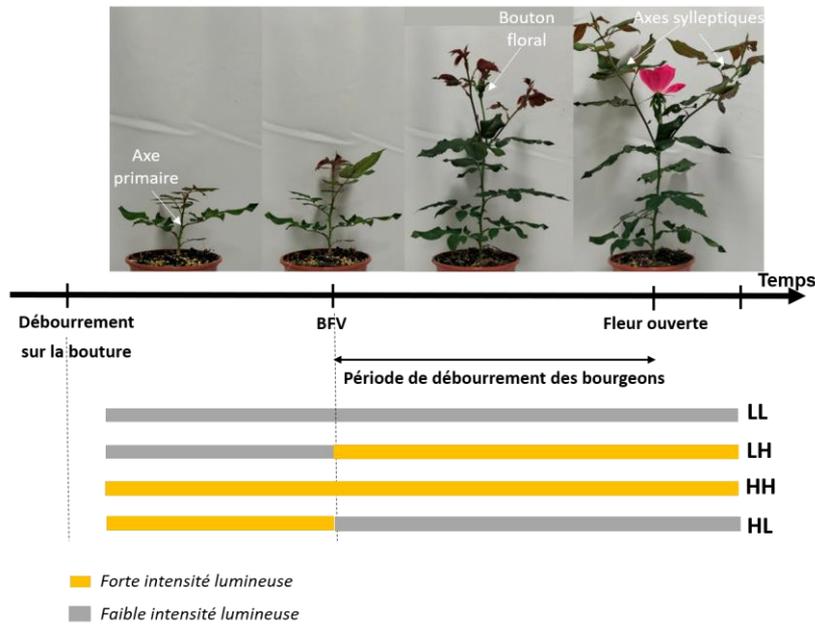


Figure 59. Le développement de la plante de rosier à un stade jeune et les traitements lumineux étudiés.

BFV : Bouton floral visible au sommet de l'axe primaire.

L (Low) : faible intensité lumineuse incidente (ca. $90 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

H (High) : forte intensité lumineuse incidente (ca. $350\text{-}450 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

Source : Schneider et al., en préparation

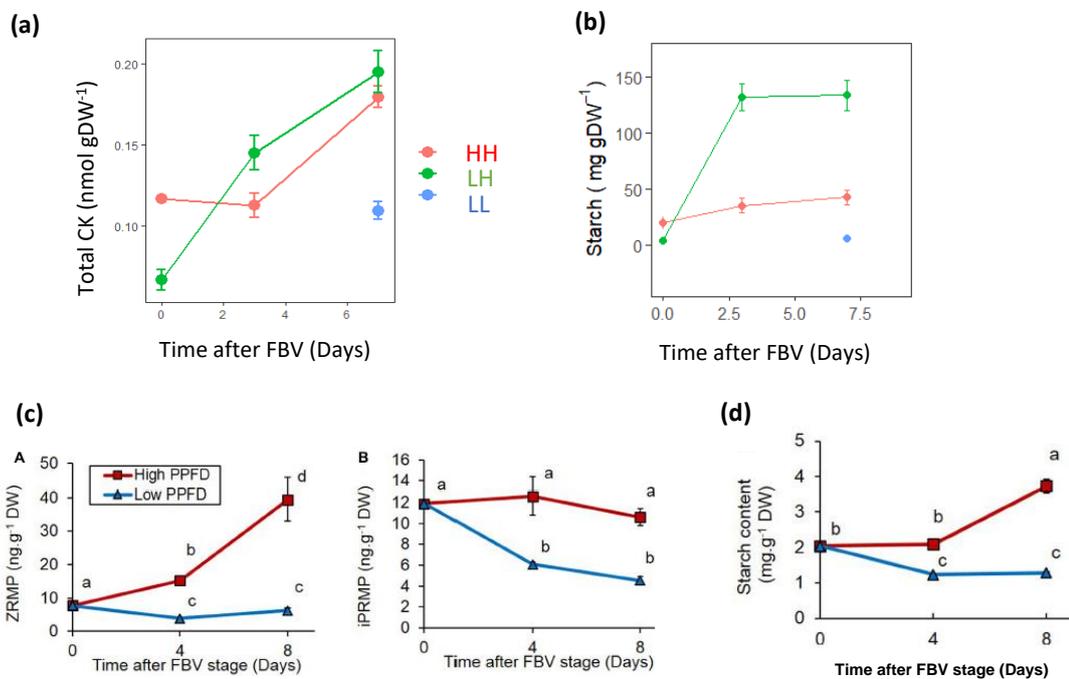


Figure 60. Effet des traitements lumineux sur les teneurs en CK et amidon dans la tige après BFV et avant le débourrement des bourgeons. (a, b) Teneurs en amidon (a) et CK (b) dans la zone médiane de l'axe primaire pour les traitements HH (rouge), LL (bleu), et LH (vert).

Source : Schneider, thèse (2020). (c, d) Teneurs en CK (formes ZRMP et iPRMP) (c) et amidon (d) dans le 4^e entre-nœud (depuis le haut) pour les traitements HH (rouge) et HL (bleu). Les différentes lettres indiquent des différences significatives. Source : Corot et al. (2017).

5.b. A l'échelle de la plante : le rôle du sucre et des hormones dans l'effet de la lumière sur le débourrement

Le système d'étude

Pour appréhender les mécanismes de régulation impliqués dans l'effet de la lumière, je me suis focalisée sur un système d'étude simple : un axe primaire de rosier, avec des bourgeons axillaires à l'aisselle des feuilles qui donnent naissance à des ramifications (**Fig. 59**). Le cultivar étudié, Raddrazz, est à croissance déterminée, si bien qu'une fleur est formée à l'extrémité apicale de la tige ; c'est à partir de l'apparition de la fleur que commence le débourrement des bourgeons axillaires. Les plantes sont issues de boutures, dont les bourgeons contiennent déjà un certain nombre d'organes en latence (environ 3-4 phytomères). Le débourrement du bourgeon au niveau de la bouture conduit à la formation successive de phytomères végétatifs jusqu'à l'apparition du pédoncule portant la fleur. A la suite de cet événement, les bourgeons axillaires débourrent de manière séquentielle du haut vers le bas de l'axe primaire, donnant naissance à des axes secondaires. Les bourgeons les plus apicaux débourrent généralement et forment des axes dits sylleptiques, c'est-à-dire qu'ils sont issus de bourgeons n'ayant pas subi de dormance. Le taux de débourrement des autres bourgeons dépend des conditions environnementales, dont l'intensité lumineuse. D'après des résultats préliminaires, j'ai choisi de me focaliser sur 4 régimes lumineux qui aboutissent à des profils de ramification différents :

- (i) une intensité lumineuse faible appliquée de manière continue tout au long de la croissance (LL : Low Low),
- (ii) une intensité lumineuse forte appliquée également de manière continue (HH : High High),
- (iii) une intensité lumineuse faible appliquée de manière temporaire jusqu'à ce que la fleur apicale soit visible, suivie d'une forte intensité lumineuse (LH : Low High).
- (iv) Une intensité lumineuse faible appliquée uniquement après que la fleur apicale soit visible (HL : High Low).

En particulier, la restriction temporaire en lumière (LH) avait été observée comme provoquant sur une stimulation de la ramification par rapport à une lumière forte continue (HH), un comportement à la fois contre-intuitif et d'intérêt pour la qualité visuelle du rosier.

Le rôle du sucre et des hormones dans l'effet de l'intensité lumineuse sur le débourrement

Sur ce système, j'ai notamment mis en place une thèse (A. Schneider, 2017-2020) pour identifier le rôle de la disponibilité en sucre et en hormones dans l'effet de la lumière sur le débourrement, et en particulier pour l'hypothèse initiale sur le rôle prépondérant du sucre, comme un régulateur majeur modulé par l'intensité lumineuse.

Une première étape a consisté à caractériser expérimentalement la distribution spatiale et temporelle du débourrement en parallèle aux concentrations en sucre et en hormones. Les résultats montrent que, par rapport à HH, le nombre de bourgeons qui débourrent le long de l'axe est moindre en LL et HL ; en revanche, il est stimulé par LH. Cela est corrélé à des modifications des teneurs en sucre et CK, qui sont augmentées avant la période de débourrement quand le débourrement est stimulé (LH vs. HH), et réprimées (LL ou HL vs. HH) dans le cas inverse (**Fig. 60**). Ainsi, le sucre et les CK, qui sont deux stimulateurs du débourrement, apparaissent comme des régulateurs potentiels impliqués dans l'effet de la lumière. De manière intéressante, le comportement non-intuitif de stimulation du débourrement en LH par rapport à HH s'accompagne d'une accumulation forte d'amidon juste après le transfert des plantes d'une faible vers une forte intensité lumineuse, indiquant un excès de sucre dans la plante. Cela laisse supposer un rôle majeur du sucre dans ce phénomène, en accord avec notre hypothèse initiale, mais pose la question de l'origine de cette accumulation alors que les plantes en LH et HH sont soumises à la même intensité lumineuse au moment du débourrement.

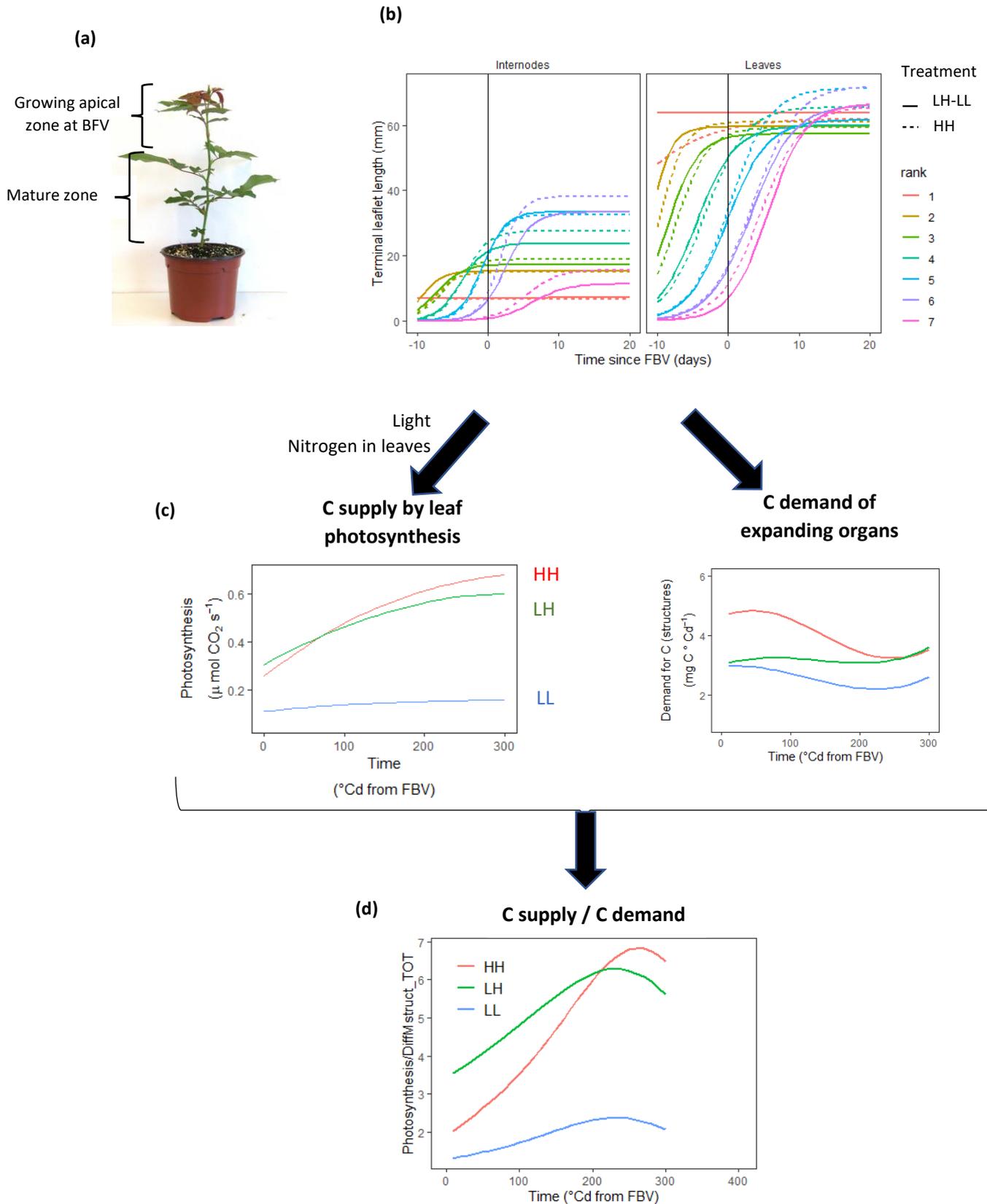


Fig. 61. Estimation du ratio entre l'offre et la demande en C pour le rosier cultivé sous les traitements lumineux LL, LH, et HH. **(a)** Rosier au stade BFV. **(b)** Estimation des cinétiques d'expansion en longueur des feuilles (foliole terminale) et des entre-nœuds individuels de l'axe primaire de rosier. **(c)** Estimation de la photosynthèse totale des feuilles et de la demande en C des organes (entre-nœuds, feuilles, racines, fleur) de l'axe primaire. **(d)** Ratio entre la photosynthèse et la demande en C estimées. Source : Schneider *et al.*, en préparation.

Le rôle du sucre dans l'effet de l'intensité lumineuse sur le débourrement à l'échelle de l'axe.

Le rôle du sucre dans la stimulation du débourrement en LH et la répression en LL, par rapport à HH, a été confirmée par des modifications artificielles des teneurs en sucre. D'une part, l'apport exogène de sucre stimule le débourrement pour des plantes cultivées en LL et HH. D'autre part, la réduction de l'assimilation de C par les feuilles, via leur masquage ou l'application d'inhibiteurs de photosynthèse, réduit le débourrement en LH (données non montrées ; Schneider *et al.*, en préparation).

La disponibilité en sucre dans la plante résulte de processus complexes d'acquisition du C par les sources via la photosynthèse et d'utilisation du C par les puits, majoritairement les organes en croissance. Pour aborder cette complexité, différents formalismes mathématiques ont été développés dans la littérature pour estimer le statut C de la plante comme le résultat de l'équilibre entre le C produit par les sources et l'utilisation de C par les puits. Une telle approche permet, grâce à sa dimension quantitative, de calculer un ratio entre production et utilisation de C ; intégrée dans une représentation explicite de la structure de la plante, elle offre également l'opportunité de prendre en compte l'effet de la dynamique de croissance des organes qui contrôle leur activité source (photosynthèse dépendante de la lumière interceptée et de la surface des feuilles) et puits (taille de l'organe détermine son utilisation de C). Ainsi, je me suis basée sur ce type de formalisme pour comprendre l'origine de la variabilité observée en réponse au traitement lumineux, en particulier l'accumulation non-intuitive d'amidon observée en LH (Fig. 60b).

Le modèle développé comporte les éléments suivants. Chaque organe de la partie aérienne (feuille, entre-nœud, fleur, pédoncule) et le compartiment racinaire γ sont représentés. Pour simuler l'apparition et l'expansion de chaque organe de la partie aérienne (feuille, entre-nœud, pédoncule) (**Fig. 61a,b**), j'ai utilisé un modèle spécifique que nous avons développé au préalable dans l'équipe (Demotes-Mainard *et al.*, 2013; Demotes-Mainard *et al.*, 2013). La photosynthèse surfacique en fonction de la lumière est formalisée de manière simple, selon une hyperbole rectangulaire (Fig. 27), avec une photosynthèse à lumière saturante dépendante de la teneur en N de la feuille pour rendre compte de son effet sur la teneur en Rubisco (Hirose and Werger, 1987). La photosynthèse totale est la somme de la photosynthèse de chaque feuille, calculée comme le produit de la photosynthèse surfacique, déterminée par la lumière interceptée (estimée simplement par la loi de Beer-Lambert), et de la surface de chaque feuille, déterminée à partir du modèle d'expansion foliaire. L'utilisation de C pour chaque organe dépend de leur augmentation en masse structurale.

La calibration du modèle sur les données expérimentales acquises sur les 3 traitements lumineux confirme que ce type de modèle permet de simuler correctement les différences de teneurs en sucre entre traitements (données non montrées). L'analyse des simulations montre que la dynamique de la photosynthèse est similaire entre les traitements HH et LH, alors que la photosynthèse est beaucoup plus faible en LL en lien avec une plus faible lumière incidente (**Fig. 61c**). Ainsi, l'accumulation de sucre en LH, par rapport à HH, ne peut être liée à une stimulation de la photosynthèse. En revanche, l'expansion des feuilles et des entre-nœuds individuels dans la région apicale de l'axe primaire est ralentie en LH (**Fig. 61b**); ces organes s'étendent sous forte lumière comme pour HH, mais ont été initiés sous faible lumière ce qui ralentit leur expansion ultérieure comme démontré préalablement dans la littérature (Granier and Tardieu, 1999). Ainsi, l'utilisation de C par ces organes est diminuée (**Fig. 61c**). Comme la photosynthèse n'est pas affectée par rapport à HH, l'équilibre source-puits est augmenté pour LH par rapport à HH (**Fig. 61d**). En LL, les expansions sont également ralenties réduisant

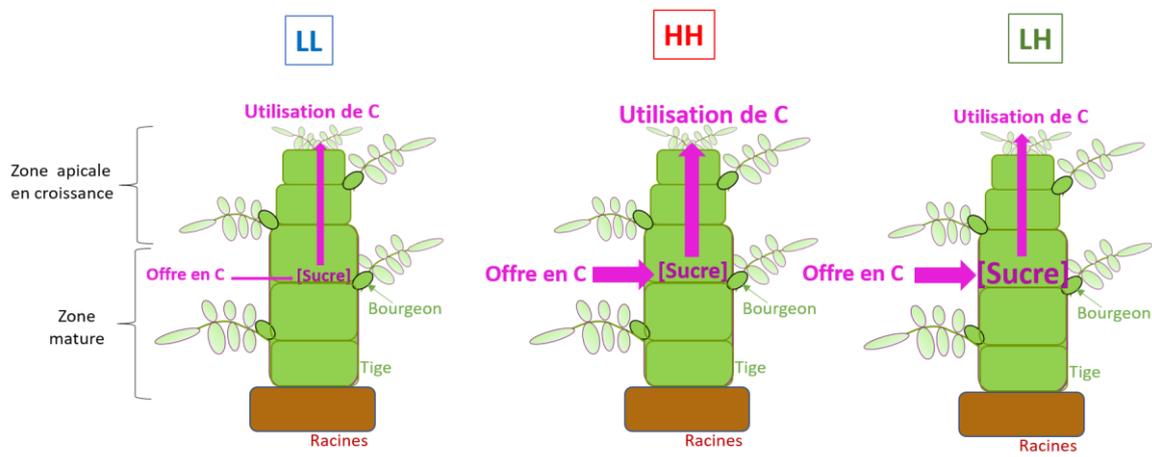


Fig. 62. Représentation de l'effet des traitements lumineux LL, HH, et LH sur la disponibilité en sucre dans l'axe primaire de rosier via leur effet sur l'offre et l'utilisation de C.

l'utilisation de C par rapport à HH, mais l'effet sur l'offre en C est beaucoup plus fort si bien que l'équilibre source-puits est diminué dans ce traitement (**Fig. 61b,c,d**).

Pour synthétiser, ces résultats démontrent que, par rapport à des plantes cultivées sous forte intensité lumineuse continue, la réduction de la disponibilité en sucre dans l'axe primaire portant les bourgeons pour des plantes cultivées sous faible intensité résulte d'une diminution de la photosynthèse en lien avec une diminution de l'intensité lumineuse incidente, tandis que l'accumulation de sucre pour des plantes soumises à une restriction temporaire en lumière résulte d'une réduction de l'utilisation de C par les organes apicaux de l'axe primaire qui ont été formés sous faible lumière (**Fig. 62**). Ces différences de disponibilité en sucre au sein de l'axe primaire entre les différents traitements lumineux contribuent à expliquer les différences dans le taux de débourrement. Néanmoins, on ne peut exclure le rôle d'autres régulateurs comme les CK (voir ci-dessous).

Le rôle des cytokinines

A côté de la disponibilité en sucre, les teneurs en CK dans la tige varient également fortement entre les différents traitements lumineux (Fig. 60a,c). De plus, dans l'équipe, il avait été montré que les CK étaient limitantes pour le débourrement sur des plantes décapitées et défoliées placées à l'obscurité, alors que leur biosynthèse étaient stimulées par la présence de lumière et étaient responsables du débourrement des bourgeons à la lumière (Roman et al., 2016). Nous avons confirmé ce rôle des CK pour des plantes entières cultivées sous faible intensité lumineuse (thèse A. Corot) : l'inhibition du débourrement par une faible intensité lumineuse (traitement HL et LL) peut être annulée par l'apport exogène de CK (Corot et al., 2017).

Vers une compréhension intégrée du rôle de la disponibilité en sucre et des cytokinines

Les résultats ci-dessus montrent qu'à la fois la disponibilité en sucre et les CK sont des régulateurs majeurs impliqués dans le contrôle du débourrement par la lumière. Cela pose la question de leur rôle respectif. Des expérimentations ont été menées récemment pour une compréhension intégrée (projet Physioscope, métaprogramme Digit-BIO). Elles ont notamment consisté à faire des apports conjoints de CK et sucre. L'analyse expérimentale sera appuyée d'un modèle de simulation du débourrement à l'échelle de la plante intégrant les connaissances et nos hypothèses issues des observations expérimentales. Les hypothèses du modèle seront testées pour la capacité du modèle à simuler les observations observées dans une gamme d'expérimentations, en s'inspirant de l'approche mise en place pour le système de bourgeon *in vitro*.

Bilan

La plasticité architecturale implique une modulation de l'activité des différents méristèmes de la plante en relation avec les sucres et les hormones au sein d'un réseau complexe de régulation dont la connaissance est partielle (voir partie bibliographique). Le travail réalisé ici dresse un schéma de régulation intégré et simple qui identifie en partie comment le sucre et les hormones, et leur contrôle systémique à l'échelle de la plante, interviennent dans la régulation du débourrement des bourgeons axillaires et la ramification par la lumière. Plus précisément, il montre que si l'auxine crée une dominance privilégiant la croissance apicale, issue de l'activité du méristème apical, au détriment du développement d'axes latéraux, issus de l'activité des méristèmes axillaires, les conditions d'éclaircissement de la plante peuvent atténuer cette dominance quand elles génèrent un statut en sucre de la plante favorable. Ce dernier résulte d'un effet systémique de la lumière sur la croissance et la photosynthèse de l'axe portant les bourgeons. En particulier, une restriction temporaire en lumière provoque une accumulation de sucre, qui stimule le débourrement, en relation avec une inhibition précoce et irréversible de la croissance apicale. Un effet de la lumière via les CKs pourrait également intervenir, venant accentuer l'effet des sucres, dont le rôle exact reste à élucider.

Mon travail montre également comment la modélisation, via une approche « top-down », est un outil majeur pour l'acquisition d'une compréhension intégrée des mécanismes régissant la plasticité. Elle permet d'identifier des hypothèses fonctionnelles cohérentes avec le comportement émergent observé (effet antagoniste de la disponibilité en sucre à l'auxine, rôle de la croissance apicale dans le contrôle de la disponibilité en sucre), ainsi que de tester si ces hypothèses sont suffisantes pour expliquer les comportements observés en confrontant les simulations du modèle intégrant ces hypothèses aux comportements observés dans une gamme de conditions. Cette démarche de test d'hypothèses a été mise en place à l'échelle du bourgeon et a mis en évidence le rôle de la répression par la disponibilité en sucre de la voie d'action de l'auxine liée aux SL. Ce résultat a été confirmé à l'échelle moléculaire par une équipe chinoise (Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences) (Patil et al., 2022), démontrant l'intérêt d'une approche « top-down » pour orienter les recherches sur les mécanismes de régulation à une échelle plus fine.

A l'échelle de la plante, la mobilisation d'une telle démarche pour une compréhension intégrée de la régulation de la plasticité est plus complexe. Les outils informatiques et modèles existants ne sont pas adaptés. D'une part, les outils informatiques ne permettent pas de reproduire facilement des expérimentations *in silico*, telles que des ajouts de substance (sucre, hormones) au cours de la croissance, et confronter les résultats des simulations au comportement réel de la plante au niveau physiologique et morphologique. Les outils existants nécessitent en effet une intervention complexe sur le code du modèle. D'autre part, les modèles n'intègrent pas de représentation mécaniste de l'activité des méristèmes et de leur compétition au sein de la plante. Pour lever ces verrous, j'ai amorcé des premiers travaux en collaboration avec des informaticiens-modélisateurs (équipe MOSAIC, RDP Lyon) et des physiologistes qui ont permis notamment de mettre en place un prototype d'outil informatique (décrit par la suite) et réfléchir à comment intégrer l'activité des méristèmes apicaux et axillaires dans un modèle de plante en croissance sur la base des mécanismes d'allocation de C de la théorie de Münch.

Ces travaux seront poursuivis dans les prochaines années pour aller vers une compréhension intégrée de la plasticité architecturale de la plante. Un enjeu sera alors de déterminer comment intégrer les connaissances et formalismes dans les modèles écophysologiques pour une meilleure capacité prédictive face aux nouveaux scénarios agro-environnementaux, plus contraints, plus divers, et plus hétérogènes.

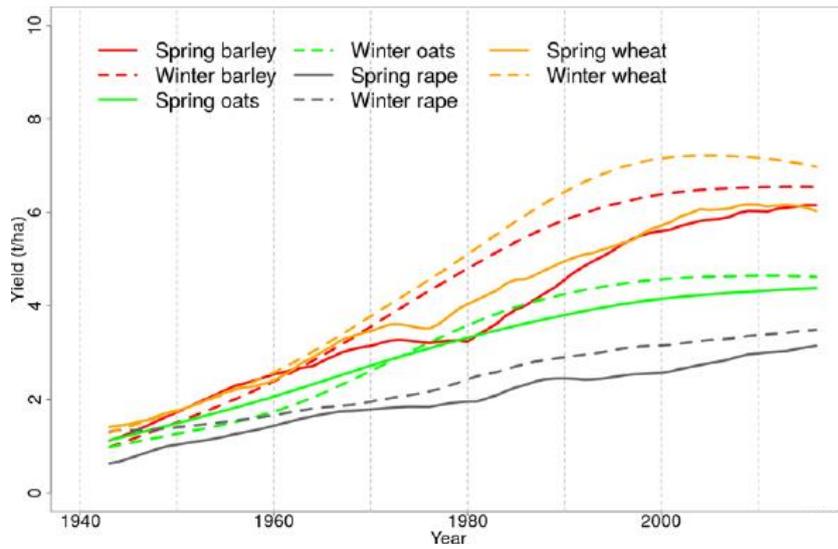


Figure 62. Tendence de l'évolution des rendements en France au cours du XXe et XXIe siècle pour des cultures de printemps ou d'hiver. Source : Schaubberger et al. (2018).

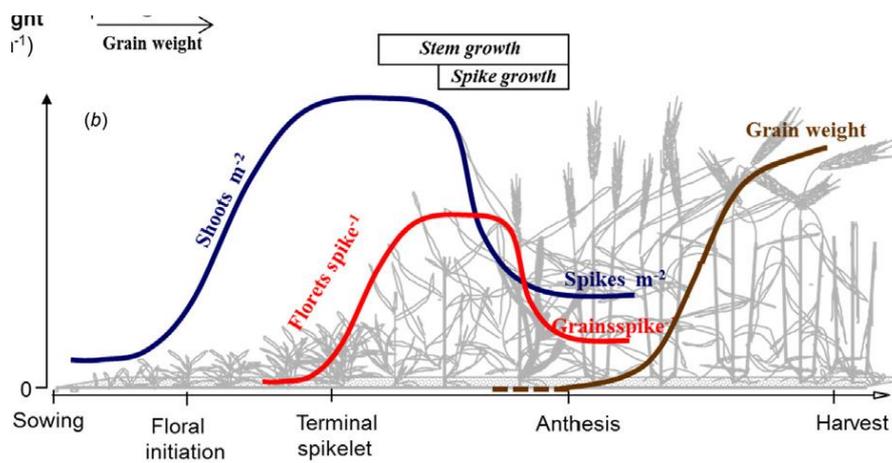


Figure 63. La dynamique de génération des composantes de rendement. Les périodes de croissance de la tige et de l'épi sont également indiquées. Source : Slafer et al. (2014).

Projet scientifique : De la compréhension des mécanismes de régulation du développement reproducteur par une approche de biologie numérique à la simulation du rendement des génotypes de blé dans une gamme de scénarios agro-environnementaux.

1. Positionnement général

L'augmentation de la complexité des conditions de culture des plantes, moins optimales, plus hétérogènes, plus fluctuantes, nécessitent de mieux comprendre et de mieux prendre en compte dans les modèles écophysiologiques la plasticité de la plante face à son environnement pour l'identification de stratégies de culture adaptées. Mon travail de recherche part du postulat qu'une meilleure prise en compte de la plasticité dans les modèles passe par une représentation simplifiée des mécanismes régissant l'allocation des ressources à l'échelle de l'organe individuel, en fonction de son environnement local (endogène, exogène), et son intégration dans une architecture dynamique de plante en croissance.

Jusqu'à aujourd'hui, mes travaux ont montré, sur des processus ciblés de la plasticité (teneur en N au cours de ma thèse, débourrement au cours de mon poste de chercheur), que cette approche permet :

- (i) de simuler, avec un nombre limité de paramètres, une large gamme de comportements observés (thèse)

- (ii) de guider, via une approche « top-down », l'acquisition de connaissances nouvelles sur les mécanismes pour une compréhension intégrée de la régulation de la plasticité (poste de chercheur).

Aujourd'hui, mon objectif est de développer et mobiliser cette approche pour aller de la compréhension des mécanismes de la plasticité jusqu'à son intégration dans les modèles écophysiologiques pour l'identification de génotypes adaptés aux nouvelles conditions de culture. Deux points, évoqués dans le bilan de chacun de mes travaux, seront notamment développés :

- Faciliter la mise en place d'une démarche de biologie numérique pour une compréhension intégrée des mécanismes régissant la plasticité architecturale à l'échelle de la plante (via la régulation de l'activité des méristèmes dans la plante) ; elle sera basée sur la confrontation entre le comportement de plantes simulé dans des expérimentations virtuelles et observé dans des expérimentations réelles (Fig. 44).
- Intégrer les connaissances et les formalismes sur les mécanismes de la plasticité dans des modèles écophysiologiques pour simuler la performance des cultures dans une gamme de scénarios agro-environnementaux et pour différents génotypes.

Pour atteindre cet objectif, j'ai choisi de travailler sur le blé au sein du Laboratoire d'Ecophysiologie des Plantes sous Stress Environnementaux (LEPSE, Montpellier) dont les recherches visent notamment à mieux comprendre et modéliser la performance de cette culture dans les nouveaux scénarios agro-environnementaux. La culture du blé, qui contribue de manière importante à l'alimentation mondiale, fait face aujourd'hui à une stagnation des rendements (**Fig. 62**) en lien avec le changement climatique et l'émergence de pratiques culturales plus durables (ex : réduction de la fertilisation azotée) (Brisson et al., 2010; Schauburger et al., 2018). Des modèles de culture ont été développés, simulant la production sous différents scénarios agro-environnementaux, néanmoins ils doivent être améliorés pour être plus robustes face à ces nouveaux contextes et pouvoir effectivement être des outils fiables pour l'identification de stratégies de culture adaptées (Tao et al., 2020; Dueri et al., 2022).

Une limitation forte de ces modèles réside dans leur prise en compte de la plasticité du développement reproducteur et de sa variabilité génotypique (Slafer et al., 2014; Reynolds et al., 2022). Or, le

développement reproducteur a un impact fort sur le rendement en déterminant le nombre de grains et donc le potentiel de rendement avant la floraison (**Fig. 63**). Deux processus sont impliqués: (i) le tallage (qui détermine le nombre d'axes formés) et le nombre de talles fertiles qui arrivent à maturité pour donner un épi, et (ii) le développement de l'inflorescence dans l'épi qui détermine le nombre de fleurs fertiles donnant naissance aux grains après fécondation. Différentes études soulignent notamment que l'amélioration du développement de l'inflorescence est une cible privilégiée pour augmenter les rendements. Il existe en effet, chez le blé comme chez d'autres céréales comme le riz ou l'orge, un fort taux de dégénérescence des fleurs dans l'épi liée notamment à des régulations développementales (Slafer et al., 2014; Sakuma and Schnurbusch, 2020). Or, aujourd'hui, les mécanismes en jeu ne sont pas connus, et les modèles ne permettent pas de rendre compte de ce processus. Le nombre de grains, quand il est représenté, est déterminé par un coefficient d'allocation empirique de la biomasse produite par la plante vers l'épi, indépendamment des conditions environnementales (Martre et al., 2006). Pour une meilleure prise en compte du développement de l'inflorescence dans les modèles, il est cependant nécessaire de mieux comprendre les régulations en jeu en réponse à l'environnement et au génotype.

2. Objectif et axes de recherche

Dans ce cadre, mon projet de recherche vise à comprendre et modéliser la régulation du nombre de fleurs fertiles dans l'épi et du développement reproducteur en vue d'identifier des idéotypes de blé plus performant dans les nouveaux contextes agro-environnementaux. Pour cela, mon travail s'articulera autour de trois axes :

- (1) un axe visant à acquérir une compréhension intégrée et simple des mécanismes responsables de la régulation du développement reproducteur, et notamment du nombre de fleurs fertiles dans l'épi, en fonction de l'environnement et du génotype ;
- (2) un axe de modélisation de la plasticité du développement reproducteur en relation avec le génotype, et son impact sur le rendement dans différents scénarios agro-environnementaux ;
- (3) un axe de mobilisation des connaissances et du modèle pour identifier des idéotypes.

3. Axe 1 : compréhension intégrée des mécanismes de régulation du développement reproducteur

3.a. Problématique et approche mise en place

Le développement de l'inflorescence chez le blé résulte du fonctionnement du méristème apical après sa transition florale (Malvoisin, 1984). C'est un processus complexe. Il se caractérise par l'apparition séquentielle de primordia floraux au sein d'une architecture spécifique (succession d'épillets contenant chacun plusieurs fleurs), leur développement, et éventuellement leur dégénérescence (Kirby, 1974). Ce processus est concomitant avec la croissance végétative (Fig. 28) avec lequel il est donc en compétition pour les ressources. Cette compétition est bien illustrée par le comportement des génotypes qui sont apparus à partir de la révolution verte : la réduction de la croissance de la tige chez ces génotypes a permis d'accroître le développement de l'inflorescence et le nombre de grains (Peng et al., 1999; Slafer et al., 2015). En plus du rôle des ressources disponibles, les hormones jouent un rôle majeur (Wang et al., 2001). Néanmoins, il n'existe pas aujourd'hui de compréhension intégrée de la régulation du développement de l'inflorescence en relation avec le génotype et l'environnement.

Pour appréhender la complexité de la régulation du développement de l'inflorescence, j'adopterai l'approche générale que j'ai mise en place lors de mes recherches sur le débourrement des bourgeons. La modélisation de mécanismes de régulation du développement de l'inflorescence, intégrés dans la plante en croissance, sera un outil pour émettre et tester des hypothèses, et ainsi guider et aider à

l'analyse d'expérimentations réelles. Dans le modèle, ces mécanismes seront modulés par l'environnement local de l'inflorescence (comme les nutriments, les hormones) de manière dépendante du comportement des autres organes de la plante, du génotype, et de l'environnement. De manière à rester dans les mécanismes nécessaires et suffisants pour reproduire les comportements expérimentaux observés à l'échelle de la plante, le modèle sera basé sur des hypothèses de régulation simples au départ, et progressivement incrémenté en confrontant les sorties du modèle au comportement réel des plantes au sein d'une démarche de biologie numérique. Le modèle intégrera une formalisation de l'activité puits pour le C de l'inflorescence, et de sa compétition pour le C avec les autres organes (tige, talles) via un formalisme inspiré de la théorie de Münch, dans le but de comprendre les stratégies d'allocation de C entre l'inflorescence et les organes végétatifs sous différents environnements et pour différents génotypes. Cette modélisation intégrera les développements que j'ai réalisé jusqu'à aujourd'hui sur la modélisation de la régulation du débourrement (qui initie les talles) et qui seront complétés pour une compréhension globale de la plasticité du développement reproducteur chez le blé.

Pour ce travail, des expérimentations seront mises en place en conditions contrôlées de manière à maîtriser l'environnement de la plante, de la manipuler facilement (ex : faire varier les relations source-puits), et reproduire des scénarios agro-climatiques précis (changement climatique, réduction des intrants N). Elles viseront d'une part à caractériser le développement de l'inflorescence, sa réponse à son environnement local (sucres, hormones), les mécanismes en jeu, et la relation entre le développement de l'inflorescence et les autres organes de la plante. Les données ainsi recueillies permettront d'acquérir les connaissances de base pour un modèle de compréhension. D'autre part, les expérimentations viseront à quantifier la réponse développementale (végétatif/reproducteur) et physiologique de différents génotypes à différents scénarios agro-climatiques. Les données recueillies serviront à la fois pour alimenter le modèle (nombre limité de scénarios) et l'utiliser pour comprendre les régulations impliquées dans une gamme de scénarios génotypiques et environnementaux.



Fig. 64. Outil « Physioscope » facilitant la mise en place d'une démarche de biologie numérique.

3.b. Les développements méthodologiques nécessaires à une approche de biologie numérique

La mise en place d'une démarche de biologie numérique nécessite de pouvoir facilement (i) reproduire des expérimentations réelles *in silico*, et (ii) confronter les résultats de simulations aux observations réelles. Or, les logiciels existants de simulation de l'architecture des plantes, en relation avec leur fonctionnement, nécessitent d'intervenir sur le code informatique du modèle de plante pour créer différents scénarios expérimentaux et de créer *de novo* un code pour la visualisation des simulations. Dans ce cadre, mon objectif est de développer, en collaboration avec des informaticiens (E. Faure, UMR LIRMM ; F. Boudon, UMR AGAP, Montpellier ; C. Godin, UMR RDP), un outil informatique facilitant la mise en place d'une démarche de biologie numérique. Il sera basé sur un changement de paradigme en permettant une interaction directe entre le biologiste et la plante virtuelle via une interface spécifique.

Cet outil doit permettre de pouvoir facilement : (i) reproduire virtuellement les plantes cultivées dans des expérimentations réelles à partir d'un modèle, (ii) permettre d'analyser les sorties du modèle et les confronter aux données réelles. Un premier prototype a été développé jusqu'à présent, appelé Physioscope, qui est basé sur le couplage de deux plateformes informatiques existantes : (i) L-Py, dédiée à la modélisation structure-fonction (plante virtuelle) (Boudon et al., 2012), et MorphoNet, un navigateur permettant d'explorer, via une interface, des données 3D+temps (Leggio et al., 2019). Ce prototype permet d'une part de visualiser la croissance de plantes virtuelles, de manipuler les plantes (modifications de paramètres du modèle, y compris au cours de la simulation pour mimer des expérimentations), et de visualiser leur fonctionnement interne, de manière intuitive via l'interface (**Fig. 64**). Aujourd'hui, l'enjeu est d'étendre cet outil pour l'alimenter avec des données réelles de manière à pouvoir reproduire des expérimentations réelles et confronter les comportements simulés et observés.

4. Axe 2 : Modélisation de la plasticité du développement reproducteur pour les génotypes et son impact sur la production sous différents scénarios agro-environnementaux

Les modèles de culture permettent de simuler l'impact de différents scénarios agro-environnementaux sur l'élaboration de la production de cultures en champs telles que le blé. Ils sont donc des outils efficaces pour raisonner de nouvelles stratégies de culture plus adaptées aux conditions agronomiques actuelles et futures. Pour cela, ils prennent en compte certains processus clés du fonctionnement de la plante, comme la production de C par les surfaces végétatives et l'allocation de C entre les différents organes de la plante et notamment vers les organes reproducteurs. Mon objectif est d'améliorer le formalisme de la composante allocation de C pour simuler l'impact du changement climatique et de pratiques agro-écologiques (réduction d'intrants, couverts pluri-variétaux) sur le nombre de grains, responsable de l'établissement du potentiel de rendement. Cette composante inclut non seulement le développement de l'inflorescence, qui détermine le nombre de grains par épi, mais également le tallage qui détermine le nombre d'épis.

Dans une démarche similaire à celle de ma thèse pour l'azote, le formalisme général sera basé sur l'intégration, à l'échelle de la plante et de la culture, de mécanismes à l'échelle des organes ou du groupe d'organes régissant l'activité puits pour le C en relation à l'environnement local (endogène, exogène). Le choix de ce formalisme sera guidé par les connaissances acquises dans l'axe 1 de mon projet. Les enjeux seront d'identifier un formalisme qui soit :

(i) suffisamment simple (peu de paramètres) tout en étant capable de reproduire les comportements observés dans une gamme de scénarios agro-environnementaux ; à ce titre, le modèle fin développé

dans l'axe 1 pourra être un outil pour cela en permettant d'identifier des lois émergentes de mécanismes plus fins ;

(ii) facilement calibrable sur différents géotypes (données accessibles à la mesure) dans le but de prédire le comportement des géotypes en champs dans une gamme de conditions agro-environnementales et ainsi aider à l'identification de géotypes (voir axe 3).

Le modèle de culture SiriusQuality (Jamieson et al., 1998; Martre et al., 2006), développé dans mon laboratoire de recherche, sera utilisé. Ce modèle a en particulier l'avantage d'avoir une représentation proche du développement de la structure des plantes du peuplement, en considérant des cohortes d'organes, définis par leur similitude en termes de période de développement. Cela permet de prendre en compte l'effet de variations temporelles de l'environnement de ces organes sur leur fonctionnement, et ainsi d'être assez proche finalement des modèles type FSPM. Néanmoins, la gestion de la plasticité dans ce modèle est rudimentaire. Le développement est essentiellement piloté par la température et la biomasse acquise par photosynthèse répartie entre les grands compartiments de la plante selon des règles de priorités établies empiriquement (biomasse allouée séquentiellement aux feuilles, puis aux tiges, puis aux grains ; proportion fixe de la biomasse allouée à l'épi juste avant l'anthèse). Mon objectif sera de déterminer comment faire évoluer la gestion des ressources carbonées dans ce modèle pour permettre de rendre compte de la plasticité du développement reproducteur et améliorer les prévisions de rendement pour différents géotypes dans les nouveaux contextes agro-écologiques.

5. Axe 3 : Identification d'idéotypes

La définition d'idéotypes adaptés aux nouveaux contextes agronomiques fait face à la complexité des processus internes responsables de l'élaboration de la production (Cooper et al., 2005; Hammer et al., 2019). Mon projet visera à utiliser les modèles développés dans les axes 1 et 2 de mon projet pour identifier des idéotypes. Je fais l'hypothèse que, par une prise en compte adaptée (ni trop complexe, ni trop simple) des mécanismes de régulation de la plasticité, ce sont des outils pertinents pour identifier des idéotypes. Deux voies seront explorées.

Dans une première voie, ciblée sur l'optimisation de l'allocation de C pour le développement reproducteur, le modèle fin développé dans l'axe 1 sera mobilisé. Via une analyse de sensibilité sur les paramètres du modèle, il sera possible d'identifier quel/s mécanisme/s et/ou trait/s a un impact positif majeur sur la fertilité des fleurs, un limitant majeur du potentiel de rendement, et le développement reproducteur. Jusqu'à présent, des stratégies à l'aveugle basées sur des manipulations génétiques ont été mises en place pour optimiser les relations source-puits pour le C au sein de la plante et le rendement (Chang and Zhu, 2017). Mais ces stratégies ont été jusqu'à présent peu fructueuses du fait de la non-stabilité des effets observés selon les conditions de culture. Cela peut s'expliquer par la complexité des mécanismes de régulation en jeu qui rend difficile de prévoir l'impact d'une modification au niveau d'un/de plusieurs mécanismes sur le comportement de la plante. Mon travail permettra de fournir un outil pour guider ces stratégies et identifier des leviers sur lesquels agir au niveau génétique pour un rendement maximum dans différents scénarios climatiques reproduits en conditions contrôlées.

Dans une deuxième voie, l'enjeu sera de passer de l'utilisation du modèle en conditions contrôlées à la prévision du comportement et du rendement de différents géotypes dans des conditions de croissance variées en plein champs. Pour cela, le modèle de culture, alimenté par le modèle développé en conditions contrôlées (axe 2 de mon projet), sera mobilisé. L'identification d'idéotypes passera par (i) une calibration du modèle de culture sur une gamme de géotypes cultivés en conditions contrôlées, notamment en plateforme de phénotypage permettant de caractériser finement un

nombre important de génotypes, (ii) la prévision, en champs, du comportement des génotypes caractérisés sous une gamme de scénarios reflétant les conditions agro-climatiques à large échelle (européenne).

6. Volet méthodologique transversal aux différents axes

Le développement de ce projet de recherche nécessite de pouvoir quantifier expérimentalement le développement de l'inflorescence et de la structure végétative du blé (duquel dépend le développement reproducteur), ainsi que de variables liées au fonctionnement interne de la plante, notamment carboné (flux et teneurs en C). Les méthodologies qui existent aujourd'hui ne permettent pas d'avoir accès à ces variables sur un grand nombre d'individus ce qui freine l'étude du comportement d'une gamme de génotypes sous une gamme d'environnements. D'une part, des prélèvements destructifs sont nécessaires pour avoir accès à l'inflorescence, cachée au sein des tissus végétatifs de la plante, ou le fonctionnement carboné. D'autre part, si le développement végétatif du blé peut être caractérisé par imagerie à des stades précoces (comme pour le maïs: Daviet et al., 2022), la caractérisation à des stades plus tardifs est rendu difficile par des phénomènes d'occlusion.

Mon objectif est de mettre en place des projets, en collaboration avec l'équipe de développement dédiée au phénotypage de mon laboratoire, pour le développement de nouvelles méthodologies visant à lever ces verrous. Elles mobiliseront des techniques basées sur la RMN ou l'IRM pour avoir accès à des variables « cachées » (inflorescence, flux de C) (Borisjuk et al., 2023), ainsi que l'utilisation de modèles calibrés sur les données expérimentales pour avoir accès à des variables difficilement accessibles telles que les flux de C (modèle de l'axe 1) ou le développement des structures végétatives (modèle de structure ADEL-blé: Fournier et al., 2003).

Bilan

Une meilleure prise en compte des processus régissant la plasticité de la plante dans les modèles écophysologiques est aujourd'hui un enjeu pour l'identification de scénarios de culture (génotype x environnement x conduite) adaptés aux nouveaux contextes agronomiques plus hétérogènes et fluctuants. Le projet de recherche décrit ci-dessus vise à répondre à cet enjeu, dans le cas spécifique du développement reproducteur chez le blé, en créant un continuum entre l'acquisition d'une compréhension intégrée de sa plasticité et la modélisation de cette plasticité pour l'identification d'idéotypes. En continuité avec mes travaux antérieurs, mon approche sera basée sur une modélisation des mécanismes régissant l'allocation des ressources à l'échelle de l'organe, et leur intégration dans une plante en croissance (approche type FSPM), une approche qui s'est avérée efficace pour comprendre et simuler de manière intégrée et simple la régulation de certains traits de la plasticité (azote des feuilles, débourrement). Mon projet actuel vise à aller jusqu'à l'utilisation de cette approche pour l'identification d'idéotypes. Pour cela, l'approche FSPM se positionnera à l'interface entre la caractérisation expérimentale du fonctionnement des génotypes sous différents environnements, par une démarche de biologie numérique en conditions contrôlées, et la simulation des génotypes dans une gamme de scénarios agro-environnementaux par l'alimentation d'un modèle de culture. Cela requerra notamment le développement de méthodes et d'outils pour faciliter la mise en place d'une démarche de biologie numérique (modèles adaptés, relation modèle-données) et définir comment faire le lien entre modèle FSPM et modèle de culture.

Références

- Albasha R, Fournier C, Pradal C, Chelle M, Prieto JA, Louarn G, Simonneau T, Lebon E** (2019) HydroShoot: a functional-structural plant model for simulating hydraulic structure, gas and energy exchange dynamics of complex plant canopies under water deficit-application to grapevine (*Vitis vinifera*). In *Silico Plants* **1**
- 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
- Ballare CL, Sanchez RA, Scopel AL, Casal JJ, Ghera CM** (1987) EARLY DETECTION OF NEIGHBOR PLANTS BY PHYTOCHROME PERCEPTION OF SPECTRAL CHANGES IN REFLECTED SUNLIGHT. *Plant Cell and Environment* **10**: 551-557
- Barbier F, Peron T, Lecerf M, Perez-Garcia MD, Barriere Q, Rolcik J, Boutet-Mercey S, Citerne S, Lemoine R, Porcheron B, Roman H, Leduc N, Le Gourrierec J, Bertheloot J, Sakr S** (2015) Sucrose is an early modulator of the key hormonal mechanisms controlling bud outgrowth in *Rosa hybrida*. *Journal of Experimental Botany* **66**: 2569-2582
- Barillot R, Chambon C, Andrieu B** (2016) CN-Wheat, a functional-structural model of carbon and nitrogen metabolism in wheat culms after anthesis. I. Model description. *Annals of Botany* **118**: 997-1013
- Barillot R, Chambon C, Andrieu B** (2016) CN-Wheat, a functional-structural model of carbon and nitrogen metabolism in wheat culms after anthesis. II. Model evaluation. *Annals of Botany* **118**: 1015-1031
- Bastien R, Bohr T, Moulia B, Douady S** (2013) Unifying model of shoot gravitropism reveals proprioception as a central feature of posture control in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **110**: 755-760
- Bertheloot J, Andrieu B, Fournier C, Martre P** (2008) A process-based model to simulate nitrogen distribution in wheat (*Triticum aestivum*) during grain-filling. *Functional Plant Biology* **35**: 781-796
- Bertheloot J, Andrieu B, Martre P** (2012) Light-nitrogen relationships within reproductive wheat canopy are modulated by plant modular organization. *European Journal of Agronomy*
- Bertheloot J, Barbier F, Boudon F, Perez-Garcia MD, Peron T, Citerne S, Dun E, Beveridge C, Godin C, Sakr S** (2020) Sugar availability suppresses the auxin-induced strigolactone pathway to promote bud outgrowth. *New Phytologist* **225**: 866-879
- Bertheloot J, Martre P, Andrieu B** (2008) Dynamics of Light and Nitrogen Distribution During Grain Filling within Wheat Canopy. *Plant Physiology* **148**: 1707-1720
- Boonman A, Prinsen E, Gilmer F, Schurr U, Peeters AJM, Voeselek LACJ, Pons TL** (2007) Cytokinin import rate as a signal for photosynthetic acclimation to canopy light gradients. *Plant Physiology* **143**: 1841-1852
- Borisjuk L, Horn P, Chapman K, Jakob PM, Gündel A, Rolletschek H** (2023) Seeing plants as never before. *New Phytologist* **238**: 1775-1794
- Borrell A, Hammer G, van Oosterom E** (2001) Stay-green: a consequence of the balance between supply and demand for nitrogen during grain filling? *Annals of Applied Biology* **138**: 91-95
- 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. *Frontiers in Plant Science* **3**
- Boumaza R, Huché-Thélier L, Demotes-Mainard S, Le Coz E, Leduc N, Pelleschi-Travier S, Qannari E, Sakr S, Santagostini P, Symoneaux R, Guérin V** (2010) Sensory profiles and preference analysis in ornamental horticulture: The case of the rosebush. . *Food Quality and Preference*
- Boyle MG, Boyer JS, Morgan PW** (1991) STEM INFUSION OF LIQUID CULTURE-MEDIUM PREVENTS REPRODUCTIVE FAILURE OF MAIZE AT LOW WATER POTENTIAL. *Crop Science* **31**: 1246-1252

- Brisson N, Gate P, Gouache D, Charmet G, Oury FX, Huard F** (2010) Why are wheat yields stagnating in Europe? A comprehensive data analysis for France. *Field Crops Research* **119**: 201-212
- 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 JM, Meynard JM, Delecolle 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
- Bruchou C, Génard M** (1999) A space-time model of carbon translocation along a shoot bearing fruits. *Annals of Botany* **84**: 565-576
- Chang TG, Zhu XG** (2017) Source-sink interaction: a century old concept under the light of modern molecular systems biology. *Journal of Experimental Botany* **68**: 4417-4431
- Chelle M** (2005) Phylloclimate or the climate perceived by individual plant organs: What is it? How to model it? What for? *New Phytologist* **166**: 781-790
- Chelle M, Andrieu B** (1998) The nested radiosity model for the distribution of light within plant canopies. *Ecological Modelling* **111**: 75-91
- Chelle M, Renaud C, Delepouille S, Combes D** (2007) Modeling light phylloclimate within growth chambers. *In* P Prusinkiewicz, J Hanan, B Lane, eds, FSPM07: 5th International Workshop, Napier (NZ), pp 571-574
- Chory J, Reinecke D, Sim S, Washburn T, Brenner M** (1994) A role for cytokinins in de-etiolation in *Arabidopsis*. det mutants have an altered response to cytokinins. *Plant Physiology* **104**: 339-347
- Cieslak M, Seleznyova AN, Hanan J** (2011) A functional-structural kiwifruit vine model integrating architecture, carbon dynamics and effects of the environment. *Annals of Botany* **107**: 747-764
- Cooper HD, Clarkson DT** (1989) Cycling of amino-nitrogen and other nutrients between shoot and roots in cereals - a possible mechanism integrating shoot and root in the regulation of nutrient uptake. *Journal of Experimental Botany* **40**
- Cooper M, Podlich DW, Smith OS** (2005) Gene-to-phenotype models and complex trait genetics. *Australian Journal of Agricultural Research* **56**: 895-918
- Corot A, Roman H, Douillet O, Autret H, Perez-Garcia MD, Citerne S, Bertheloot J, Sakr S, Leduc N, Demotes-Mainard S** (2017) Cytokinins and Abscisic Acid Act Antagonistically in the Regulation of the Bud Outgrowth Pattern by Light Intensity. *Frontiers in Plant Science* **8**
- Cortleven A, Leuendorf JE, Frank M, Pezzetta D, Bolt S, Schmölling T** (2019) Cytokinin action in response to abiotic and biotic stresses in plants. **42**: 998-1018
- Couvreur V, Faget M, Lobet G, Javaux M, Chaumont F, Draye X** (2018) Going with the Flow: Multiscale Insights into the Composite Nature of Water Transport in Roots. *Plant Physiology* **178**: 1689-1703
- Crespel L, Le Bras C, Amoroso T, Dubuc B, Citerne S, Perez-Garcia MD, Sakr S** (2022) Involvement of sugar and abscisic acid in the genotype-specific response of rose to far-red light. *Frontiers in Plant Science* **13**
- Daudet FA, Lacoïnte A, Gaudillere JP, Cruiziat P** (2002) Generalized Munch coupling between sugar and water fluxes for modelling carbon allocation as affected by water status. *Journal of Theoretical Biology* **214**: 481-498
- Davidson RL** (1969) EFFECT OF ROOT/LEAF TEMPERATURE DIFFERENTIALS ON ROOT/SHOOT RATIOS IN SOME PASTURE GRASSES AND CLOVER. *Annals of Botany* **33**: 561-+
- Davies A** (1965) CARBOHYDRATE LEVELS AND REGROWTH IN PERENNIAL RYE-GRASS. *Journal of Agricultural Science* **65**: 213-&
- Daviet B, Fernandez R, Cabrera-Bosquet L, Pradal C, Fournier C** (2022) PhenoTrack3D: an automatic high-throughput phenotyping pipeline to track maize organs over time. *Plant Methods* **18**
- Demotes-Mainard S, Bertheloot J, Andrieu B, Guéritaine G, Huché-Théliér L, Guérin V, Boumaza R** (2013) L-Rose: a model simulating organ expansion of individual plants within a rose bush crop. *In* Proceedings of the 7th International Conference on Functional-Structural Plant Models, Saariselkä (Finland), p 187

- Demotes-Mainard S, Bertheloot J, Boumaza R, Huche-Thelier L, Gueritain G, Guerin V, Andrieu B** (2013) Rose bush leaf and internode expansion dynamics: analysis and development of a model capturing interplant variability. *Frontiers in Plant Science* **4**
- Demotes-Mainard S, Peron T, Corot A, Bertheloot J, Le Gourrierec J, Pelleschi-Travier S, Crespel L, Morel P, Huche-Thelier L, Boumaza R, Vian A, Guerin V, Leduc N, Sakr S** (2016) Plant responses to red and far-red lights, applications in horticulture. *Environmental and Experimental Botany* **121**: 4-21
- Dieleman JA, De Visser PHB, Meinen E, Grit JG, Dueck TA** (2019) Integrating Morphological and Physiological Responses of Tomato Plants to Light Quality to the Crop Level by 3D Modeling. *Frontiers in Plant Science* **10**
- Dixon H, Joly J** (1894) On the ascent of sap. *Annals of botany* **4**: 468-470
- Domagalska MA, Leyser O** (2011) Signal integration in the control of shoot branching. *Nature Reviews Molecular Cell Biology* **12**: 211-221
- Dreccer MF, Schapendonk ACM, van Oijen M, Pot CS, Rabbinge R** (2000) Radiation and nitrogen use at the leaf and canopy level by wheat and oilseed rape during the critical period for grain number definition. *Australian Journal of Plant Physiology* **27**: 899-910
- Drouet JL, Pages 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
- Dueri S, Brown H, Asseng S, Ewert F, Webber H, George M, Craigie R, Guarin JR, Pequeno DNL, Stella T, Ahmed M, Alderman PD, Basso B, Berger AG, Mujica GB, Cammarano D, Chen Y, Dumont B, Rezaei EE, Fereres E, Ferrise R, Gaiser T, Gao YJ, Garcia-Vila M, Gayler S, Hochman Z, Hoogenboom G, Kersebaum KC, Nendel C, Olesen JE, Padovan G, Palosuo T, Priesack E, Pullens JWM, Rodríguez A, Rötter RP, Ramos MR, Semenov MA, Senapati N, Siebert S, Srivastava AK, Stöckle C, Supit I, Tao FL, Thorburn P, Wang EN, Weber TKD, Xiao LJ, Zhao C, Zhao J, Zhao ZG, Zhu Y, Martre P** (2022) Simulation of winter wheat response to variable sowing dates and densities in a high-yielding environment. *Journal of Experimental Botany* **73**: 5715-5729
- Dun EA, Hanan J, Beveridge CA** (2009) Computational Modeling and Molecular Physiology Experiments Reveal New Insights into Shoot Branching in Pea. *Plant Cell* **21**: 3459-3472
- Evans JR, Seemann JR** (1989) The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: costs, consequences and control. *In* W Briggs, ed, *Photosynthesis*. Alan R Liss, New York, pp 183-205
- Evers JB, Vos J, Andrieu B, Struik PC** (2006) Cessation of tillering in spring wheat in relation to light interception and red:far-red ratio. *Annals of Botany* **97**: 649-658
- Evers JB, Vos J, Yin X, Romero P, van der Putten PEL, Struik PC** (2010) Simulation of wheat growth and development based on organ-level photosynthesis and assimilate allocation. *Journal of Experimental Botany* **61**: 2203-2216
- Faverjon L, Escobar-Gutiérrez A, Litrico I, Julier B, Louarn G** (2019) A generic individual-based model can predict yield, nitrogen content, and species abundance in experimental grassland communities. *Journal of Experimental Botany* **70**: 2491-2504
- Fichtner F, Dissanayake IM, Lacombe B, Barbier F** (2021) Sugar and Nitrate Sensing: A Multi-Billion-Year Story. *Trends in Plant Science* **26**: 352-374
- Field C** (1983) Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia* **56**: 341-347
- Fournier C, Andrieu B, Ljutovac S, Saint-Jean S** (2003) ADEL-wheat: A 3D architectural model of wheat development. *In* International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and their Applications, Beijing, PEOPLES R CHINA, pp 54-63
- Gallais A, Coque M, Quillere I, Prioul JL, Hirel B** (2006) Modelling postsilking nitrogen fluxes in maize (*Zea mays*) using N-15-labelling field experiments. *New Phytologist* **172**: 696-707
- Gauthier M, Barillot R, Andrieu B** (2021) Simulating grass phenotypic plasticity as an emergent property of growth zone responses to carbon and nitrogen metabolites. *In Silico Plants* **3**

- Gauthier M, Barillot R, Schneider A, Chambon C, Fournier C, Pradal C, Robert C, Andrieu B** (2020) A functional structural model of grass development based on metabolic regulation and coordination rules. *Journal of Experimental Botany* **71**: 5454-5468
- Genard M, Dauzat J, Franck N, Lescourret F, Moitrier N, Vaast P, Vercambre G** (2008) Carbon allocation in fruit trees: from theory to modelling. *Trees-Structure and Function* **22**: 269-282
- Girault T, Bergougnoux V, Combes D, Viemont J, Leduc N** (2008) Light controls shoot meristem organogenic activity and leaf primordia growth during bud burst in *Rosa* sp. *Plant, Cell & Environment* **31**: 1534-1544
- Godin C, Caraglio Y** (1998) A multiscale model of plant topological structures. *Journal of Theoretical Biology* **191**: 1-46
- Godin C, Sinoquet H** (2005) Functional-structural plant modelling. *New Phytologist* **166**: 705-708
- Gojon A, Nacry P, Davidian JC** (2009) Root uptake regulation: a central process for NPS homeostasis in plants. *Current Opinion in Plant Biology* **12**: 328-338
- Gojon A, Plassard C, Bussi C** (1994) Root/shoot distribution of NO_3^- assimilation in herbaceous and woody species. In J Roy, E Garnier, eds, *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions*. SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands, pp 131-147
- Granier C, Tardieu F** (1999) Leaf expansion and cell division are affected by reducing absorbed light before but not after the decline in cell division rate in the sunflower leaf. *Plant Cell and Environment* **22**: 1365-1376
- Hammer G, Messina C, Wu A, Cooper M** (2019) Biological reality and parsimony in crop models-why we need both in crop improvement! *In Silico Plants* **1**
- Henry C, Rabot A, Laloi M, Mortreau E, Sigogne M, Leduc N, Lemoine R, Sakr S, Vian A, Pelleschi-Travier S** (2011) Regulation of RhSUC2, a sucrose transporter, is correlated with the light control of bud burst in *Rosa* sp. *Plant Cell and Environment* **34**: 1776-1789
- Hermans C, Hammond JP, White PJ, Verbruggen N** (2006) How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? *Trends in Plant Science* **11**: 610-617
- Hirose T, Werger MJA** (1987) Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. *Oecologia* **75**: 520-526
- Hirose T, Werger MJA** (1987) Nitrogen use efficiency in instantaneous and daily photosynthesis of leaves in the canopy of a *Solidago altissima* stand. *Physiologia Plantarum* **70**: 215-222
- Holalu SV, Finlayson SA** (2017) The ratio of red light to far red light alters *Arabidopsis* axillary bud growth and abscisic acid signalling before stem auxin changes. *Journal of Experimental Botany* **68**: 943-952
- Holalu SV, Reddy SK, Finlayson SA** (2021) Low Red Light:Far Red Light Inhibits Branching by Promoting Auxin Signaling. *Journal of Plant Growth Regulation* **40**: 2028-2036
- Hoogenboom G, White JW, AcostaGallegos J, Gaudiel RG, Myers JR, Silbernagel MJ** (1997) Evaluation of a crop simulation model that incorporates gene action. *Agronomy Journal* **89**: 613-620
- Hummel I, Pantin F, Sulpice R, Piques M, Rolland G, Dauzat M, Christophe A, Pervent M, Bouteillé M, Stitt M, Gibon Y, Muller B** (2010) *Arabidopsis* Plants Acclimate to Water Deficit at Low Cost through Changes of Carbon Usage: An Integrated Perspective Using Growth, Metabolite, Enzyme, and Gene Expression Analysis. *Plant Physiology* **154**: 357-372
- Iglesias MJ, Sellaro R, Zurbriggen MD, Casal JJ** (2018) Multiple links between shade avoidance and auxin networks. *Journal of Experimental Botany* **69**: 213-228
- Irving LJ, Robinson D** (2006) A dynamic model of Rubisco turnover in cereal leaves. *New Phytologist* **169**: 493-504
- Jamieson P, Semenov M** (2000) Modelling N uptake and redistribution in wheat. *Field Crops Research* **68**: 21-29
- Jamieson PD, Semenov MA, Brooking IR, Francis GS** (1998) Sirius: a mechanistic model of wheat response to environmental variation. *European Journal of Agronomy* **8**: 161-179
- Kalaitzoglou P, van Ieperen W, Harbinson J, van der Meer M, Martinakos S, Weerheim K, Nicole CCS, Marcelis LFM** (2019) Effects of Continuous or End-of-Day Far-Red Light on Tomato Plant Growth, Morphology, Light Absorption, and Fruit Production. *Frontiers in Plant Science* **10**

- Kemarian AR, Stöckle CO, Huggins DR** (2004) Variability of barley radiation-use efficiency. *Crop Science* **44**: 1662-1672
- Kirby EJM** (1974) EAR DEVELOPMENT IN SPRING WHEAT. *Journal of Agricultural Science* **82**: 437-447
- Kniemeyer O** (2004) Rule-based modelling with the XL/GroIMP software. *In* 6th German Workshop on Artificial Life, Bamberg, GERMANY, pp 56-65
- Kniemeyer O, Buck-Sorlin G, Kurth W** (2006) GroIMP as a platform for functional-structural modelling of plants. *In* Workshop on Functional-Structural Plant Modelling in Crop Production, Vol 22, Wageningen, NETHERLANDS, pp 43-52
- Kohlen W, Charnikhova T, Liu Q, Bours R, Domagalska MA, Beguerie S, Verstappen F, Leyser O, Bouwmeester H, Ruyter-Spira C** (2011) Strigolactones Are Transported through the Xylem and Play a Key Role in Shoot Architectural Response to Phosphate Deficiency in Nonarbuscular Mycorrhizal Host Arabidopsis. *Plant Physiology* **155**: 974-987
- Krouk G, Lacombe B, Bielach A, Perrine-Walker F, Malinska K, Mounier E, Hoyerova K, Tillard P, Leon S, Ljung K, Zazimalova E, Benkova E, Nacry P, Gojon A** (2010) Nitrate-Regulated Auxin Transport by NRT1.1 Defines a Mechanism for Nutrient Sensing in Plants. *Developmental Cell* **18**: 927-937
- Kull O, Kruijt B** (1999) Acclimation of photosynthesis to light: a mechanistic approach. *Functional Ecology* **13**: 24-36
- Lacointe A** (2000) Carbon allocation among tree organs: A review of basic processes and representation in functional-structural tree models. *Annals of Forest Science* **57**: 521-533
- Lacointe A, Minchin PEH** (2019) A Mechanistic Model to Predict Distribution of Carbon Among Multiple Sinks. *In* J Liesche, ed, Phloem: Methods and Protocols, Vol 2014, pp 371-386
- Lawlor D** (2002) Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. *Journal of Experimental Botany* **53**: 773-787
- Lawlor D, Lemaire G, Gastal F** (2001) Nitrogen, plant growth and crop yield. *In* PJ Lea, JF Morot-Gaudry, eds, Plant Nitrogen. Springer-Verlag, Berlin, pp 343-367
- Lecarpentier C, Barillot R, Blanc E, Abichou M, Goldringer I, Barbillon P, Enjalbert J, Andrieu B** (2019) WALTER: a three-dimensional wheat model to study competition for light through the prediction of tillering dynamics. *Annals of Botany* **123**: 961-975
- Leggio B, Laussu J, Carlier A, Godin C, Lemaire P, Faure E** (2019) MorphoNet: an interactive online morphological browser to explore complex multi-scale data. *Nature Communications* **10**
- Lemoine R, La Camera S, Atanassova R, Deedaldechamp F, Allario T, Pourtau N, Bonnemain JL, Laloi M, Coutos-Theevenot P, Maurousset L, Faucher M, Girousse C, Lemonnier P, Parrilla J, Durand M** (2013) Source-to-sink transport of sugar and regulation by environmental factors. *Frontiers in Plant Science* **4**
- Leon P, Sheen J** (2003) Sugar and hormone connections. *Trends in Plant Science* **8**: 110-116
- Lescourret F, Moitrier N, Valsesia P, Genard M** (2011) QualiTree, a virtual fruit tree to study the management of fruit quality. I. Model development. *Trees-Structure and Function* **25**: 519-530
- Li-Marchetti C, Le Bras C, Relion D, Citerne S, Huche-Thelier L, Sakr S, Morel P, Crespel L** (2015) Genotypic differences in architectural and physiological responses to water restriction in rose bush. *Frontiers in Plant Science* **6**
- Lin YH, Lin MH, Gresshoff PM, Ferguson BJ** (2011) An efficient petiole-feeding bioassay for introducing aqueous solutions into dicotyledonous plants. *Nature Protocols* **6**: 36-45
- Lindenmayer A** (1968) Mathematical models for cellular interaction in development, I and II. *Journal of Theoretical Biology* **18**: 280-315
- Lindquist JL, Arkebauer TJ, Walters DT, Cassman KG, Dobermann A** (2005) Maize radiation use efficiency under optimal growth conditions. *Agronomy Journal* **97**: 72-78
- Luquet D, Dingkuhn M, Kim H, Tambour L, Clement-Vidal A** (2006) EcoMeristem, a model of morphogenesis and competition among sinks in rice. 1. Concept, validation and sensitivity analysis. *Functional Plant Biology* **33**: 309-323

- Mae T, Makino A, Ohira K** (1983) Changes in the amount of ribulose biphosphate carboxylase synthesized and degraded during the life span of rice leaf (*Oryza sativa*). *Plant Cell Physiology* **21**: 1079-1081
- Maillard P, Gojon A, Delrot S, Daudet FA** (1998) Transport du carbone et de l'azote dans la plante: éléments pour une modélisation fonctionnelle. *In* INRA-Editions, ed, Fonctionnement des peuplements végétaux sous contraintes environnementales. Maillard, P. Bonhomme, R., Paris, pp 11-45
- Mäkelä P, McLaughlin JE, Boyer JS** (2005) Imaging and quantifying carbohydrate transport to the developing ovaries of maize. *Annals of Botany* **96**: 939-949
- Malvoisin P** (1984) ORGANOGENESIS AND GROWTH OF THE MAIN CULM OF WHEAT FROM SOWING TO FLOWERING .1. RELATIONSHIPS BETWEEN LEAF GROWTH AND THE DIFFERENTIATION OF YOUNG LEAVES OR FLOWERS. *Agronomie* **4**: 557-564
- Markovich O, Steiner E, Kouril S, Tarkowski P, Aharoni A, Elbaum R** (2017) Silicon promotes cytokinin biosynthesis and delays senescence in Arabidopsis and Sorghum. *Plant Cell and Environment* **40**: 1189-1196
- Martre P, Jamieson PD, Semenov MA, Zyskowski RF, Porter JR, Triboi E** (2006) Modelling protein content and composition in relation to crop nitrogen dynamics for wheat. *European Journal of Agronomy* **25**: 138-154
- Martre P, Jamieson PD, Semenov MA, Zyskowski RF, Porter JR, Triboi E** (2006) Modelling protein content and composition in relation to crop nitrogen dynamics for wheat. *European Journal of Agronomy* **25**: 138-154
- Martre P, Porter JR, Jamieson PD, Triboi E** (2003) Modeling Grain Nitrogen Accumulation and Protein Composition to Understand the Sink/Source Regulations of Nitrogen Remobilization for Wheat. *Plant Physiology* **133**: 1959-1967
- Masclaux-Daubresse C, Daniel-Vedele F, Dechorgnat J, Chardon F, Gaufichon L, Suzuki A** (2010) Nitrogen uptake, assimilation and remobilization in plants: challenges for sustainable and productive agriculture. *Annals of Botany* **105**: 1141-1157
- Mathieu A, Cournede PH, Letort V, Barthelemy D, de Reffye P** (2009) A dynamic model of plant growth with interactions between development and functional mechanisms to study plant structural plasticity related to trophic competition. *Annals of Botany* **103**: 1173-1186
- McLaughlin JE, Boyer JS** (2004) Glucose localization in maize ovaries when kernel number decreases at low water potential and sucrose is fed to the stems. *Annals of Botany* **94**: 75-86
- McLaughlin JE, Boyer JS** (2004) Sugar-responsive gene expression, invertase activity, and senescence in aborting maize ovaries at low water potentials. *Annals of Botany* **94**: 675-689
- Minchin PEH, Lacoite A** (2005) New understanding on phloem physiology and possible consequences for modelling long-distance carbon transport. *New Phytologist* **166**: 771-779
- Minchin PEH, Thorpe MR** (1996) What determines carbon partitioning between competing sinks? *Journal of Experimental Botany* **47**: 1293-1296
- Minchin PEH, Thorpe MR, Farrar JF** (1993) A SIMPLE MECHANISTIC MODEL OF PHLOEM TRANSPORT WHICH EXPLAINS SINK PRIORITY. *Journal of Experimental Botany* **44**: 947-955
- Mooney HA, Gulmon SL** (1979) Environmental and evolutionary constraints on the photosynthetic characteristics of higher plants. . *Topics in Plant Population Biology*: 316-337
- Mounier E, Pervent M, Ljung K, Gojon A, Nacry P** (2014) Auxin-mediated nitrate signalling by NRT1.1 participates in the adaptive response of *Arabidopsis* root architecture to the spatial heterogeneity of nitrate availability. *Plant Cell and Environment* **37**: 162-174
- Muller B, Martre P** (2019) Plant and crop simulation models: powerful tools to link physiology, genetics, and phenomics. *Journal of Experimental Botany* **70**: 2339-2344
- Muller D, Waldie T, Miyawaki K, To JPC, Melnyk CW, Kieber JJ, Kakimoto T, Leyser O** (2015) Cytokinin is required for escape but not release from auxin mediated apical dominance. *Plant Journal* **82**: 874-886

- Munier-Jolain N, Salon C** (2003) Can sucrose content in the phloem sap reaching field pea seeds (*Pisum sativum* L.) be an accurate indicator of seed growth potential? *Journal of Experimental Botany* **54**: 2457-2465
- Nobel PS** (1976) PHOTOSYNTHETIC RATES OF SUN VERSUS SHADE LEAVES OF HYPTISEMORYI TORR. *Plant Physiology* **58**: 218-223
- Ourry A, Mcduff JH, Volenec JJ, Gaudillère JP** (2001) Nitrogen traffic during plant growth and development. In PJ Lea, JF Morot-Gaudry, eds, *Plant Nitrogen*. Springer-Verlag, Berlin, pp 255-273
- Passioura JB** (1996) Simulation models: Science; snake oil, education, or engineering? *Agronomy Journal* **88**: 690-694
- Patil SB, Barbier FF, Zhao JF, Zafar SA, Uzair M, Sun YL, Fang JJ, Perez-Garcia MD, Bertheloot J, Sakr S, Fichtner F, Chabikwa TG, Yuan SJ, Beveridge CA, Li XY** (2022) Sucrose promotes D53 accumulation and tillering in rice. *New Phytologist* **234**: 122-136
- Peng JR, Richards DE, Hartley NM, Murphy GP, Devos KM, Flintham JE, Beales J, Fish LJ, Worland AJ, Pelica F, Sudhakar D, Christou P, Snape JW, Gale MD, Harberd NP** (1999) 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature* **400**: 256-261
- Pons TL, Bergkotte M** (1996) Nitrogen allocation in response to partial shading of a plant: possible mechanisms. *Physiologia Plantarum* **98**: 571-577
- Pons TL, Jordi W, Kuiper D** (2001) Acclimation of plants to light gradients in leaf canopies: evidence for a possible role for cytokinins transported in the transpiration stream. *Journal of Experimental Botany* **52**: 1563-1574
- 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, Crawford S, Smith RS, Ljung K, Bennett T, Ongaro V, Leyser O** (2009) Control of bud activation by an auxin transport switch. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**: 17431-17436
- Prusinkiewicz P, Karwowski R, Mech R, Hanan J, Mech R** (2000) L-studio/cpfg: A software system for modeling plants. *Lecture Notes in Computer Science* **1779**: 457-464
- Prusinkiewicz P, Lindenmayer A** (1990) *The algorithmic beauty of plants*. Springer-Verlag, New-York
- Rabot A, Henry C, Ben Baaziz K, Mortreau E, Azri W, Lothier J, Hamama L, Boummaza R, Leduc N, Pelleschi-Travier S, Le Gourrierc J, Sakr S** (2012) Insight into the Role of Sugars in Bud Burst Under Light in the Rose. *Plant and Cell Physiology* **53**: 1068-1082
- Refahi Y, Brunoud G, Farcot E, Jean-Marie A, Pulkkinen M, Vernoux T, Godin C** (2016) A stochastic multicellular model identifies biological watermarks from disorders in self-organized patterns of phyllotaxis. *Elife* **5**
- Reynolds JF, Chen JL** (1996) Modelling whole-plant allocation in relation to carbon and nitrogen supply: Coordination versus optimization: Opinion. *Plant and Soil* **185**: 65-74
- Reynolds MP, Slafer GA, Foulkes JM, Griffiths S, Murchie EH, Carmo-Silva E, Asseng S, Chapman SC, Sawkins M, Gwyn J, Flavell RB** (2022) A wiring diagram to integrate physiological traits of wheat yield potential. *Nature Food* **3**: 318-324
- Richmond AE, Lang A** (1957) EFFECT OF KINETIN ON PROTEIN CONTENT AND SURVIVAL OF DETACHED XANTHIUM LEAVES. *Science* **125**: 650-651
- Roman H, Girault T, Barbier F, Peron T, Brouard N, Pencik A, Novak O, Vian A, Sakr S, Lothier J, Le Gourrierc J, Leduc N** (2016) Cytokinins Are Initial Targets of Light in the Control of Bud Outgrowth(1 OPEN). *Plant Physiology* **172**: 489-509
- Room P, Hanan J, Prusinkiewicz P** (1996) Virtual plants: new perspectives for ecologists, pathologists and agricultural scientists. *Trends in Plant Science* **1**: 33-39
- Sadras VO, Hall AJ, Connor DJ** (1993) Light-associated nitrogen distribution profile in flowering canopies of sunflower (*Helianthus annuus* L.) altered during grain growth. *Oecologia* **95**: 488-494

- Saeed W, Naseem S, Ali Z** (2017) Strigolactones Biosynthesis and Their Role in Abiotic Stress Resilience in Plants: A Critical Review. *Frontiers in Plant Science* **8**
- Sakuma S, Schnurbusch T** (2020) Of floral fortune: tinkering with the grain yield potential of cereal crops. *New Phytologist* **225**: 1873-1882
- Saudreau M, Marquier A, Adam B, Sinoquet H** (2011) Modelling fruit-temperature dynamics within apple tree crowns using virtual plants. *Annals of Botany* **108**: 1111-1120
- Schauberger B, Ben-Ari T, Makowski D, Kato T, Kato H, Ciaï P** (2018) Yield trends, variability and stagnation analysis of major crops in France over more than a century. *Scientific Reports* **8**
- Schneider A** (2020) Etude du rôle des sucres, en interaction avec les hormones, dans la régulation du débourrement des bourgeons axillaires par la lumière: une démarche alliant expérimentations et modélisation. AgroCampus Ouest, Angers
- Schneider A, Godin C, Boudon F, Demotes-Mainard S, Sakr S, Bertheloot J** (2019) Light Regulation of Axillary Bud Outgrowth Along Plant Axes: An Overview of the Roles of Sugars and Hormones. *Frontiers in Plant Science* **10**
- Seleznyova AN, Hanan J** (2018) Mechanistic modelling of coupled phloem/xylem transport for L-systems: combining analytical and computational methods. *Annals of Botany* **121**: 991-1003
- Slafer GA, Elia M, Savin R, García GA, Terrile, II, Ferrante A, Miralles DJ, González FG** (2015) Fruiting efficiency: an alternative trait to further rise wheat yield. *Food and Energy Security* **4**: 92-109
- Slafer GA, Rawson HM** (1994) Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: a re-examination of some assumptions made by physiologists and modellers. *Australian Journal of Plant Physiology* **21**: 393-426
- Slafer GA, Savin R, Sadras VO** (2014) Coarse and fine regulation of wheat yield components in response to genotype and environment. *Field Crops Research* **157**: 71-83
- Smith AM, Stitt M** (2007) Coordination of carbon supply and plant growth. *Plant Cell and Environment* **30**: 1126-1149
- Soltner D** (1998) Les grandes productions végétales: céréales, plantes sarclées, prairies., Sainte-Gemme sur Loire
- Steeves T, Sussex IM** (1989) Patterns in plant development. Cambridge University Press
- Stitt M, Lunn J, Usadel B** (2010) Arabidopsis and primary photosynthetic metabolism - more than the icing on the cake. *Plant Journal* **61**: 1067-1091
- Stitt M, Zeeman SC** (2012) Starch turnover: pathways, regulation and role in growth. *Current Opinion in Plant Biology* **15**: 282-292
- Strauss S, Lempe J, Prusinkiewicz P, Tsiantis M, Smith RS** (2020) Phyllotaxis: is the golden angle optimal for light capture? *New Phytologist* **225**: 499-510
- Takatsuka H, Umeda M** (2019) ABA inhibits root cell elongation through repressing the cytokinin signaling. *Plant Signaling & Behavior* **14**
- Takei K, Takahashi T, Sugiyama T, Yamaya T, Sakakibara H** (2002) Multiple routes communicating nitrogen availability from roots to shoots: a signal transduction pathway mediated by cytokinin. *Journal of Experimental Botany* **53**: 971-977
- Tao F, Palosuo T, Rötter RP, Díaz-Ambrona CGH, Mínguez MI, Semenov MA, Kersebaum KC, Cammarano D, Specka X, Nendel C, Srivastava AK, Ewert F, Padovan G, Ferrise R, Martre P, Rodríguez L, Ruiz-Ramos M, Gaiser T, Höhn JG, Salo T, Dibari C, Schulman AH** (2020) Why do crop models diverge substantially in climate impact projections? A comprehensive analysis based on eight barley crop models. *Agricultural and Forest Meteorology* **281**
- Tardieu F, Simonneau T, Muller B** (2018) The Physiological Basis of Drought Tolerance in Crop Plants: A Scenario-Dependent Probabilistic Approach. *In* SS Merchant, ed, *Annual Review of Plant Biology*, Vol 69, Vol 69, pp 733-759
- Teichmann T, Muhr M** (2015) Shaping plant architecture. *Frontiers in Plant Science* **6**
- Terashima I, Araya T, Miyazawa SI, Sone K, Yano S** (2005) Construction and maintenance of the optimal photosynthetic systems of the leaf, herbaceous plant and tree: an eco-developmental treatise. *Annals of Botany* **95**: 507-519

- Thaler P, Pages L** (1996) Root apical diameter and root elongation rate of rubber seedlings (*Hevea brasiliensis*) show parallel responses to photoassimilate availability. *Physiologia Plantarum* **97**: 365-371
- Thimann KV, Skoog F** (1933) Studies on the growth hormone of plants. III. The inhibitory action of the growth substance on bud development. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **19**: 714-716
- Thornley JH** (1972) BALANCED QUANTITATIVE MODEL FOR ROOT - SHOOT RATIOS IN VEGETATIVE PLANTS. *Annals of Botany* **36**: 431-+
- Thornley JHM** (1998) Dynamic Model of Leaf Photosynthesis with Acclimation to Light and Nitrogen. *Annals of Botany* **81**: 421-430
- Thornley JHM** (1998) Dynamic model of leaf photosynthesis with acclimation to light and nitrogen. *Annals of Botany* **81**: 421-430
- Thornley JHM** (2004) Acclimation of photosynthesis to light and canopy nitrogen distribution : an interpretation. *Annals of Botany* **93**: 473-475
- Thornley JHM** (2004) Acclimation of photosynthesis to light and canopy nitrogen distribution: an interpretation. *Annals of Botany* **93**: 473-475
- Timlin D, Paff K, Han EJ** (2024) The role of crop simulation modeling in assessing potential climate change impacts. *Agrosystems Geosciences & Environment* **7**
- Tisné S, Schmalenbach I, Reymond M, Dauzat M, Pervent M, Vile D, Granier C** (2010) Keep on growing under drought: genetic and developmental bases of the response of rosette area using a recombinant inbred line population. *Plant Cell and Environment* **33**: 1875-1887
- Touraine B, Daniel-Vedele F, Forde BG** (2001) Nitrate uptake and its regulation. *In* PJ Lea, JF Morot-Gaudry, eds, *Plant Nitrogen*. Springer-Verlag, Berlin, pp 1-36
- Truong SK, McCormick RF, Rooney WL, Mullet JE** (2015) Harnessing Genetic Variation in Leaf Angle to Increase Productivity of *Sorghum bicolor*. *Genetics* **201**: 1229-U1809
- Van Dingenen J, De Milde L, Vermeersch M, Maleux K, De Rycke R, De Bruyne M, Storme V, Gonzalez N, Dhondt S, Inzé D** (2016) Chloroplasts Are Central Players in Sugar-Induced Leaf Growth. *Plant Physiology* **171**: 590-605
- Vos J, Evers JB, Buck-Sorlin GH, Andrieu B, Chelle M, de Visser PHB** (2010) Functional-structural plant modelling: a new versatile tool in crop science. *Journal of Experimental Botany* **61**: 2101-2115
- Wang M, Le Gourrierec J, Jiao FC, Demotes-Mainard S, Perez-Garcia MD, Oge L, Hamama L, Crespel L, Bertheloot J, Chen JT, Grappin P, Sakr S** (2021) Convergence and Divergence of Sugar and Cytokinin Signaling in Plant Development. *International Journal of Molecular Sciences* **22**
- Wang M, Perez-Garcia MD, Daviere JM, Barbier F, Oge L, Gentilhomme J, Voisine L, Peron T, Launay-Avon A, Clement G, Baumberger N, Balzergue S, Macherel D, Grappin P, Bertheloot J, Achard P, Hamama L, Sakr S** (2021) Outgrowth of the axillary bud in rose is controlled by sugar metabolism and signalling. *Journal of Experimental Botany* **72**: 3044-3060
- Wang ZL, Cao WX, Dai TB, Zhou Q** (2001) Effects of exogenous hormones on floret development and grain set in wheat. *Plant Growth Regulation* **35**: 225-231
- Weaver LM, Amasino RM** (2001) Senescence is induced in individually darkened *Arabidopsis* leaves, but inhibited in whole darkened plants. *Plant Physiology* **127**: 876-886
- Welcker C, Sadok W, Dignat G, Renault M, Salvi S, Charcosset A, Tardieu F** (2011) A Common Genetic Determinism for Sensitivities to Soil Water Deficit and Evaporative Demand: Meta-Analysis of Quantitative Trait Loci and Introgression Lines of Maize. *Plant Physiology* **157**: 718-729
- Willaume M, Pagès L** (2006) How periodic growth pattern and source/sink relations affect root growth in oak tree seedlings. *Journal of Experimental Botany* **57**: 815-826
- Xu QY, Liesche J** (2021) Sugar export from *Arabidopsis* leaves: actors and regulatory strategies. *Journal of Experimental Botany* **72**: 5275-5284
- Zhang HM, Forde BG** (1998) An *Arabidopsis* MADS box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture. *Science* **279**: 407-409
- Zhou XR, Schnepf A, Vanderborght J, Leitner D, Lacoïnte A, Vereecken H, Lobet G** (2020) CPlantBox, a whole-plant modelling framework for the simulation of water- and carbon-related processes. *In Silico Plants* **2**

Zurcher E, Muller B (2016) Cytokinin Synthesis, Signaling, and Function-Advances and New Insights. *In* International Review of Cell and Molecular Biology, Vol 324, Vol 324, pp 1-38