

UNIVERSITE CHEIKH ANTA DIOP



Ecole doctorale de Mathématiques et Informatique

N° d'ordre : 127

Thèse de Doctorat Unique

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE CHEIKH ANTA DIOP

Mention: Informatique et Télécommunications

Option : Informatique

Présentée et soutenue publiquement le 25 janvier 2019
par

Monsieur Adama NDOUR

Titre : Modélisation 3D de l'hydraulique racinaire du mil : Etude de l'influence de l'architecture sur la dynamique des propriétés hydrauliques

<u>Président</u> :	Hamidou	DATHE	Professeur	UCAD
<u>Rapporteurs</u> :	Christophe	CAMBIER	Maître de Conférences	UPMC
	Laurent	COURNAC	Directeur de Recherche	IRD
<u>Examineur</u> :	Ndjido	KANE	Chargé de Recherche	ISRA
<u>Directeur de Thèse</u> :	Karim	KONATE	Professeur	UCAD
<u>Co-Directeurs de Thèse</u> :				
	Laurent	LAPLAZE	Directeur de Recherche	IRD
	Mikael	LUCAS	Chargé de Recherche	IRD

Année Universitaire : 2018-2019

Résumé

Le mil participe à la sécurité alimentaire des régions arides et semi-arides d’Afrique et d’Inde où il représente une céréale de subsistance majeure. La capacité du mil à croître et à prospérer dans ces régions dépendrait en partie du développement d’un système racinaire efficace capable d’optimiser l’exploration du sol et de maximiser l’absorption d’eau et de nutriments. Cela reste, toutefois, une hypothèse encore non testée. Une caractérisation morpho-anatomique de l’appareil racinaire du mil au laboratoire a permis de réaliser une analyse quantitative de la dynamique de croissance des différents types racinaires du mil et de produire des paramètres physiologiques décrivant le transport d’eau pour chacun de ces types sur la base des observations anatomiques. L’objectif de ce travail a été de développer, sur la base des données phénotypiques générées à différentes échelles, un modèle structure-fonction de l’hydraulique racinaire du mil couplant l’architecture racinaire avec les processus physiologiques régissant le mouvement de l’eau dans les racines.

Dans un premier temps, nous avons développé un modèle computationnel de l’architecture du système racinaire du mil basé sur un graphe arborescent multi-échelle tridimensionnel (ou MTG en anglais). Il intègre les lois développementales empiriques des différents types racinaires du mil sous forme de lois mathématiques estimées. Le modèle architectural implémente un autre modèle de croissance statistique semi-Markovien décrivant les profils de croissance des 3 types de racines latérales identifiés expérimentalement. Le modèle architectural 3D encodé reproduit la variabilité phénotypique observée chez le mil.

Nous avons, dans un deuxième temps, étendu le modèle par intégration de données physiologiques liés au transport d’eau dans les racines pour générer le premier modèle structure-fonction de l’hydraulique racinaire du mil basé sur une analogie électrique à l’échelle cellulaire. Le modèle a été nommé Millet Root et a été entièrement écrit en python au sein de la plateforme de modélisation collaborative *OpenAlea*. Millet Root est capable de simuler le flux d’eau qui est transporté par le système racinaire de mil dans les conditions standards de croissance. Il a également permis de prédire la distribution spatiale des profils d’absorption d’eau et de potentiel hydrique des différents types racinaires du mil.

Enfin, nous avons évalué l’influence de l’architecture racinaire sur la distribution des propriétés hydrauliques en calibrant Millet Root avec les données de deux géotypes de mil aux architectures racinaires contrastées. Les résultats suggèrent que la densité de racines latérales et la longueur de racine séminale sont deux traits qui maximisent l’exploitation des ressources en eau du milieu chez le mil et pourraient potentiellement être utilisées dans les programmes de sélection variétale.

Ce travail a permis de mieux comprendre la dynamique du transfert de l’eau dans le système racinaire et de mettre en relief les types racinaires qui seraient le plus impliqués dans l’acquisition d’eau. Le modèle Millet Root a permis de prédire les valeurs de conductance radiale correspondant aux flux d’eau observés et d’inférer des propriétés émergentes du système racinaire du mil. Il sera utilisé pour étudier la tolérance du mil à la sécheresse dans les premières phases de croissance, période où la sensibilité au stress hydrique est maximale. En définitive, grâce aux simulations du modèle, nous avons commencé à esquisser le portrait d’un idéotype de mil en identifiant les paramètres les plus susceptibles d’influencer l’absorption d’eau et l’adaptabilité aux contraintes environnementales.

Summary

Pearl millet contributes to food security in the arid and semi-arid regions of Africa and India, where it is a major subsistence cereal. The ability of millet to grow and thrive in these regions depends in part on an effective root system that optimizes soil exploration and maximizes water and nutrient uptake. However, this remains an untested hypothesis. A morpho-anatomical characterization of the root system of millet in our lab allowed quantitative analysis of the growth kinetics of the root types of millet to produce physiological parameters describing the water transport for each of these types based on anatomical observations. The objective of this work was therefore to develop, on the basis of phenotypic data generated at different scales, a structural-functional model of millet root hydraulics coupling root architecture with physiological processes governing the movement of water into roots.

First, we developed a computational architectural model of millet root system architecture based on a three-dimensional multiscale tree graph (MTG). It integrates the empirical developmental laws of the different root types of millet as estimated mathematical laws. The architectural model implements another semi-Markov statistical growth model describing the growth profiles of the 3 types of lateral roots identified experimentally. The encoded 3D architectural model reproduces the root phenotypic variability observed in millet.

We then extended the architectural model by integrating physiological data related to water transport in roots to generate the first structural-functional model of millet root hydraulics based on an electrical analogy at the cellular scale. The model was named Millet Root and was written entirely in python within the collaborative modelling platform *OpenAlea*. Millet Root can simulate the water flow that is transported by the millet root system under standard growth conditions. It can also predict the spatial distribution of water absorption and water potential profiles of millet different root types.

Finally, we evaluated the influence of root architecture on the distribution of hydraulic properties by calibrating Millet Root with biological data of two millet genotypes with contrasting root architectures. Our results suggest that lateral root density and seminal root length are two traits that maximize the exploitation of environmental water resources in millet and could potentially be used in breeding programs.

This work provides a better understanding of the dynamics of water transfer in the root system and highlighted the root types that would be most involved in water acquisition. The new model Millet Root allows to predict radial conductance values fitting observed water fluxes and to infer emerging properties of the millet root system. It will be used to investigate the tolerance of millet to drought in early stages of growth, when sensitivity to water stress is high. Ultimately, through model simulations, we began to sketch the portrait of an ideotype of millet by identifying the parameters most likely to influence water absorption and adaptability to environmental constraints.

Dédicaces

Je dédie ce travail à Feu Dr. Serigne SAM MBAYE, illustre islamologue et savant multidimensionnel hors pair. Je te dois aujourd'hui tout ce que je sais dans ma religion et dans bon nombre de domaines : pour ne citer entre autres que les principes et lois qui régissent la charia (ou le « fikh »), la profession de l'unicité de DIEU (ou le « tawhid ») par une adoration accompagnée d'un esseulement afin de méditer sur l'immense complexité de l'univers, et surtout le « Tazawoufe », la face ésotérique et méconnue de l'ISLAM. Tes cassettes magnétiques ont radicalement changé ma perception de ce monde que je voyais autrement. Elles ont consolidé mon éducation et ma foi et ont éclairé ma lanterne sur la dimension métaphysique de l'homme ; j'entends par là les questions liées à l'âme et les 5 rapports qu'elle entretienne avec le corps. Ta sagacité intellectuelle décrypte les questions les plus complexes couvrant la Grammaire arabe, la Jurisprudence islamique, la Théologie musulmane ou encore le Soufisme.

Serigne SAM, tu as été sans nul doute une personne qui dépassait de loin sa génération par la grande portée des messages que tu véhiculais au travers de tes causeries, mais également par ton caractère transgénérationnel. Aujourd'hui toutes les générations s'identifient à toi : à chaque fois que l'on écoute tes causeries on a l'impression que tu t'adresses directement et de manière ciblée à l'auditeur tellement tu touches son « MOI », sa nature profonde et ses préoccupations quotidiennes.

Ce dépassement perceptible à travers la profondeur de tes pensées, ton niveau élevé des connaissances les plus pointues, ta grande ouverture d'esprit et surtout ton accessibilité bienveillante ont fait de toi une Sommité de haut rang parmi les Grands Saints.

Ta venue au monde un vendredi (jour de bienfaisances et de prières pour tous les musulmans du monde), la succession d'épisodes aussi mystérieux qu'ésotériques jalonnant cet événement, ta mémoire eidétique et tes facultés intellectuelles et cognitives extraordinaires manifestées à bas âge te distinguaient déjà du commun des mortels et faisaient de toi une personnalité singulière aux yeux de tes contemporains.

Je te serais éternellement reconnaissant pour toute cette science que m'a transmise, mais également pour la vulgarisation des œuvres de CHEIKH AHMADOU BAMBA, notre guide spirituel digne de confiance.

Tu m'as fait connaître et aimer les grandes figures philosophiques et soufistes à l'égard d'AL GAZHALI, Ibn ARABI, Imam CHAFIHI, etc. Par une éloquence rarement égalee tu as revivifié, rappelé et éclairé l'histoire et le parcours de ses éminents SAINTS. Tu m'as appris leur conduite irréprochable qui était de viser la Face d'ALLAH à l'exclusion de toute autre passion, appliquant les principes qui éliminent les facteurs de la débauche. Tu m'as appris qu'ils n'avaient DIEU que pour DIEU. Quand la nuit, de ses ténèbres opaques, couvrait la face du monde, ils se levaient en sursaut pour vivifier la nuit noire par des incantations et des prières. Ils immolèrent toute passion et vanité à l'évocation de leur SEIGNEUR CREATEUR, sacrifiant sommeil de nuit à l'intimité (avec ALLAH, le MAITRE DES MONDES).

Je pleure encore et toujours ta disparition SERIGNE SAM O fidèle et sérieux serviteur obéissant au Très Haut, espérant de ce fait, la grâce de Celui en Qui tu t'es anéanti avec plaisir. Puisse DIEU, dans sa Miséricorde Immense, te combler de bienfaits et de grades et

t'assurer une félicité éternelle dans son paradis Firdaws par la grâce du celui qui intercédera le jour du rassemblement en faveur des bien heureux, le fils d'Abdallah, MOUHAMAD (PSL).

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mes promoteurs :

- Merci infiniment à Dr. Laurent LAPLAZE, mon directeur de thèse pour toutes ces années passées à tes côtés qui ont été très riches en enseignement et en recherche. Je te témoigne toute ma gratitude pour ta gentillesse bienveillante, ton sens du relationnel, ton respect, ta rigueur scientifique, ta compréhension et ton assistance en toutes circonstances. Tu illustres parfaitement le modèle de chercheur que j'aspire à devenir. A coup sûr, s'il m'est donné un jour d'être chercheur, j'aimerais me montrer digne de ton exemple et te faire honneur.
- Je remercie Dr. Karim Konaté, co-directeur de cette thèse, pour la confiance qu'il a manifestée à mon égard en acceptant de co-encadrer cette thèse et en me donnant la liberté de la conduire à ma guise. Merci de m'avoir initié à la complexité informatique, mais également aux combinatoires et algorithmes des structures moléculaires. Je ne vous remercierai jamais pour la rigueur et l'autonomie que vous nous avez inculquées.
- J'exprime mes plus chaleureux remerciements à Dr. Mikael LUCAS qui a été un promoteur remarquable. Merci de m'avoir laissé la liberté de mener ce projet à bien. Je te témoigne toute ma reconnaissance pour m'avoir initié à la modélisation des systèmes biologiques. J'ai énormément appris de toi depuis mon master notamment des approches novatrices allant de la numérisation des tissus biologiques au développement de modèles 3D de systèmes racinaires. Merci pour tes corrections (malgré les contraintes temporelles), tes conseils et ton enthousiasme.
- Je remercie tout particulièrement Christophe PRADAL sans qui cette thèse aurait été assurément différente. Mille mercis pour les heures passées ensemble à coder et à discuter. Tu m'as énormément marqué par ta rigueur scientifique et ton dynamisme. Point, je ne trouvais meilleur ingénieur que toi en informatique. Tu restes très sincèrement un modèle pour moi. Je ne te remercierai jamais assez pour les heures que tu as consacrées à la correction de ce manuscrit, mais également pour tes pertinentes suggestions et contributions. Merci encore pour les discussions édifiantes et instructives que nous avons eues.

Vous avez fait émerger un chercheur ouest-africain aux compétences multidisciplinaires capable d'aborder et de traiter, en utilisant des méthodes mathématiques-informatiques, les problématiques biologiques les plus complexes auxquelles le continent africain fait face aujourd'hui.

Merci aux membres de mon jury d'avoir accepté d'évaluer mon travail de thèse en assistant à ma soutenance. Merci à mes deux rapporteurs, Christophe CAMBIER et Laurent CURNAC qui, de surcroît, ont accepté d'évaluer mon manuscrit de thèse. Je remercie Pr. Hamidou DATHE pour avoir accepté d'être le président du jury et merci à Dr. Ndjido KANE d'accepter de venir juger ma soutenance avec eux.

Merci particulièrement aux membres de l'équipe CERES pour la bonne ambiance et pour l'hospitalité. Vous m'avez bien accueilli à Montpellier. Merci à Pascal pour ta gentillesse et ta disponibilité. Merci à Anthony et à Soazig pour les discussions sur la physiologie végétale, ça

m'a beaucoup aidé. Merci à Vincent Vadez d'avoir accepté d'être co-auteur de ma revue ; ta contribution a beaucoup aidé. Merci à Daniel pour ton soutien et ton assistance, tu as été un ami et un frère pour moi à Montpellier ; je ne t'oublierai jamais ! Merci aux doctorants et postdocs présents et passés notamment Jérémy pour ta sociabilité (une qualité que j'ai beaucoup appréciée chez toi), Mathieu pour m'avoir aidé plus d'une fois dans bon nombre de situations, Tchi, Fatoumata pour les données anatomiques racinaires du mil et pour nos nombreuses discussions qui m'ont vraiment marquées, Sixtine pour tes données architecturales et physiologiques qui m'ont permis d'encoder le premier modèle structure-fonction de l'hydraulique racinaire du mil, et Maryline pour la bonne humeur et les échanges instructifs.

Merci également à l'ensemble des membres de l'équipe Virtual Plants qui m'ont accueilli et co-encadré. Je pense particulièrement à Jérôme CHOPARD, Christophe GODIN et Frédéric BOUDON.

Je ne remercierai jamais assez Dr. Mouhamadou DIALLO, coordinateur du master de Bio-informatique/Biomathématique dont je suis issu, pour ses conseils, son sens novateur, son ouverture d'esprit, son assistance en toutes circonstances et pour son dynamisme et son caractère pragmatique. Merci pour la promotion de la Bio-informatique au Sénégal et en Afrique par la création de ce master international et par des initiatives posées pour la vulgarisation de cette discipline émergente aux possibilités et aux applications très larges qu'est la Bio-informatique.

Merci à l'ensemble du personnel du LCM, étudiants et chercheurs. Je remercie spécialement Dr. Abdallah DIEDHIOU de m'avoir hébergé dans son bureau pendant toutes ses années ; tu es une référence pour nous jeunes chercheurs sénégalais, car ton itinéraire a séduit plus d'un et tu associes cela à une humilité incommensurable. Merci au directeur du LCM, Dr. Saliou FALL pour sa disponibilité et son dynamisme scientifique. Merci à Maimouna Cissokho et à Tata Marie Claire, votre bonne humeur et votre gentillesse m'a énormément touché. Merci à Dr. THIOYE pour ta gentillesse, ton soutien ; tu es un ami et un frère qui partagé les joies et les peines de cette thèse, je te dis que le meilleur reste à venir et vive la genèse de VS ! Merci à Cheikh NDIAYE, un ami, un frère, un confident qui a toujours été là pour moi ; nous partageons la même confrérie religieuse et tu fais partie des personnes que je considère et estime beaucoup. Merci aux Drs. Mariama NGOM et ISSA DIEDHIOU, vous avez été d'une gentillesse extraordinaire à mon égard, je ne vous remercierai jamais assez pour vos conseils, votre soutien, votre générosité et surtout pour votre bienveillance connue de tous.

Je remercie exclusivement ma grand-mère, Sény CISSE pour tout ce qu'elle a fait pour moi. Tu m'as aidé, soutenu, encouragé et assisté quand personne ne croyait en moi. Tu m'as éduqué et considéré mieux que tes propres enfants. Je te dois tout ce que je suis aujourd'hui. Tu as financé mes études et m'as supporté depuis ma tendre enfance. Tu as su gérer mes caprices d'une manière rocambolesque. Tu m'as énormément appris de la vie. Tu as été plus qu'une mère et mieux qu'un père. Je ne pourrai tout dire même si tout mériterait d'être dit, car je ne trouve pas les mots pour t'exprimer toute ma reconnaissance. Puisse DIEU, le TOUT-PUISSANT, te donner une santé de fer et une vie remplie de bonheur et de joie. Je tacherai de te faire honneur pour tout ce que tu as sacrifié pour me voir réussir.

Merci à Sany KONE, une amie sans qui ces deux dernières années auraient été certainement différentes. Je te suis très reconnaissant pour ton soutien moral, affectif et financier. Tu m'as

énormément aidé dans les situations les plus critiques. Tu m'as sorti de beaucoup de problèmes, je te dois beaucoup. Mille mercis pour ton sens de l'écoute, ta maturité, ta compréhension, ton soutien pécuniaire. Je ne te remercierai jamais assez pour tout ce que tu as fait pour moi.

J'exprime, de la manière plus complète, ma reconnaissance et gratitude à ma mère Aminata MBAYE pour tout ce qu'elle a fait pour moi. Tu m'as aidé et soutenu quand tout était sombre et incertain. Tu ne m'as pas abandonné comme l'on fait certains. Pour tout ce que tu as sacrifié pour m'assurer une bonne éducation et une vie paisible, je te remercie du fond du cœur. Puisse DIEU, le TOUT-MISERICORDIEUX me donner une longue vie et une santé de fer pour que je te comble chaque jour de bonheur et abroger à jamais toutes les peines et les souffrances que tu as endurées dans ta vie pour ma modeste personne.

J'exprime mes très sincères remerciements à Aminata THIOYE pour avoir été très compréhensive. Le temps me manquait, je n'étais pas toujours là quand tu le voulais, mais malgré tout, tu es restée à mes côtés. Tu as été très généreuse avec moi et tu m'as toujours soutenu. Je ne remercierai jamais assez pour ton assistance, ta compréhension, ton sens de l'écoute et ton amour en toutes circonstances.

Merci à tous les enseignants du Sénégal qui ont contribué, chacun à leur façon, à ma carrière scientifique.

Merci à tous les membres de ma famille. Vous m'avez aidé et soutenu dans les bons comme dans les mauvais moments. Je pense particulièrement à mes oncles et tantes notamment, Maguatte MBAYE, Bara MBAYE, Omar MBAYE, Serigne MBAYE, Déguène MBAYE et Kiné MBAYE.

Je remercie enfin les organismes qui ont financé pendant ces 3 ans de thèse ma bourse de thèse, mon projet de thèse et mes déplacements à l'étranger : l'IRD, l'ISRA, les fondations Agropolis et Cariplo, le Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche du Sénégal.

Merci à tous ceux qui, de près ou de loin, ont participé à la réussite de ce travail.

Liste des abréviations, sigles et acronymes

ANSD : Agence Nationale de la Statistique et de la Démographie

ICRISAT: International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics

FAO: Food and Agriculture Organization

QTL: Quantitative Trait Locus

FSPM: Functional-Structural Plant Model

ASR : Architecture du Système racinaire

ONU : Organisation des Nations Unies

GWAS: Genome Wide Association Study

RSML: Root System Markup Language

MTG: Multiscale Tree Graph

R-SWMS: Root–Soil Water Movement and Solute transport **model**

IRM : Imagerie par Résonance Magnétique

FAOSTAT :

RS : Racine Séminale

RC : Racine Coronaire

RL : Racine Latérale

ABA : Abscissic Acid

DAG : Days After Germination

NR : Nombre de Racines

LTR : Longueur Totale Racinaire

VEC : Volume de l'Enveloppe Convexe

P : Phosphate

ACR : Aérenchyme Cortical Racinaire

IRD : Institut de Recherche pour le Développement

ISRA : Institut Sénégalais pour la Recherche Agricole

LCM : Laboratoire Commun de Microbiologie

UCAD : Université Cheikh Anta Diop de Dakar

Table des matières

<u>Résumé.....</u>	<u>1</u>
<u>Summary.....</u>	<u>3</u>
<u>Dédicaces.....</u>	<u>4</u>
<u>Remerciements</u>	<u>6</u>
<u>Liste des abréviations, sigles et acronymes</u>	<u>9</u>
<u>Table des matières.....</u>	<u>10</u>
<u>Liste des figures</u>	<u>13</u>
<u>Liste des tableaux.....</u>	<u>15</u>
<u>Introduction générale.....</u>	<u>16</u>
<u>Objectifs de la thèse</u>	<u>19</u>
<u>Chapitre 1.....</u>	<u>21</u>
<u>Les modèles racinaires structure-fonction dans le contexte de la sélection variétale pour la tolérance à la sécheresse</u>	<u>21</u>
1. Introduction	22
2. Méthodes de phénotypage du système racinaire.....	24
3. Phénotypage de l'architecture racinaire dans un contexte de sélection variétale	28
4. Modélisation architecturale du système racinaire.....	29
5. Conception des modèles structure-fonction de l'hydraulique racinaire.....	35
6. Validation des modèles structure-fonction de l'hydraulique racinaire.....	38
7. Lier la prédiction des modèles à la sélection variétale	40
8. Défis futurs des approches FSPM.....	41
<u>Chapitre 2.....</u>	<u>45</u>
<u>Modélisation empirique de l'architecture hydraulique du système racinaire du mil.....</u>	<u>45</u>
1. Introduction	46
2. Conception du modèle	48
2.1. Modélisation de l'architecture racinaire précoce du mil	48

2.1.1.	Le Multiscale Tree Graph (MTG), un formalisme adapté pour représenter les racines comme des graphes à différentes échelles.....	48
2.1.2.	Détermination des paramètres architecturaux	50
2.1.3.	Développement d'un modèle architectural dynamique.....	57
2.2.	Modélisation du transport d'eau dans les phases précoces de croissance.....	62
2.2.1.	Principe et estimation des conductances hydrauliques racinaires.....	62
2.2.2.	Description du modèle hydraulique : Calcul numérique des flux d'eau et des conductances équivalentes.....	67
3.	Résultats	71
3.1.	Simulation de l'architecture 3D du système racinaire du mil.....	71
3.2.	Simulation de l'architecture hydrique du mil : analyse des propriétés hydrauliques	74
3.3.	MilletROOT : un paquet logiciel dédié à la modélisation structure-fonction de l'hydraulique racinaire du mil.....	78
4.	Matériels et Méthodes	80
4.1.	Phénotypage du système racinaire du mil.....	80
4.2.	Expérience en chambre à pression.....	82
4.3.	Analyse histologique de l'organisation cellulaire	83
4.4.	Calcul des conductances axiales : Loi de Hagen-Poiseuille généralisée.....	84
4.5.	<i>OpenAlea</i> : une plateforme de modélisation collaborative de la morphogenèse de la plante à différentes échelles	84
4.6.	Frameworks dédiés à la représentation, à la visualisation et à l'analyse de l'architecture des plantes.....	86
5.	Discussion	88
<u>Chapitre 3</u>		<u>90</u>
<u>Etude du rôle de l'architecture racinaire dans la dynamique d'absorption d'eau de deux lignées contrastées de mil.....</u>		<u>90</u>
1.	Introduction	91
2.	Matériels et méthodes	92
2.1.	Matériel végétal.....	92
2.2.	Phénotypage.....	92
2.3.	Expériences virtuelles : simulations du modèle	93

3. Résultats	93
3.1. Influence de l'architecture racinaire sur la dynamique de distribution des propriétés hydrauliques : simulation chez deux lignées de mil aux phénotypes racinaires contrastées	93
3.2. Prédications du modèle et analyse de sensibilité chez deux lignées de mil : vers l'identification d'idéotypes résistant au stress hydrique.....	101
3.3. Influence des propriétés hydrauliques du sol : Couplage avec un modèle de sol 1D	106
3.4. Validation du modèle	108
4. Discussion	109
<u>Discussion générale, conclusions et perspectives.....</u>	<u>112</u>
1. Millet Root, un modèle de mil structure-fonction.....	112
2. Millet Root, un outil pour étudier la tolérance à la sécheresse dans les phases précoces de développement chez le mil.....	113
3. Applications et limites du modèle Millet Root	113
4. Validation des prédictions de Millet Root.....	115
5. Développements futurs de Millet Root	115
<u>Références.....</u>	<u>118</u>
<u>Annexes.....</u>	<u>137</u>
Annexe 1 : Théorème de Millman	137
Annexe 2 : Module architecture (architecture.py) pour simuler une architecture racinaire à partir de paramètres de croissance mesurés et de lois développementales estimées	138
Annexe 3 : Module analyse (analysis.py).....	142
Annexe 4 : Module loi (law.py).....	146
Annexe 5 : Module prédiction (prediction.py)	155
Annexe 6 : Module rayon (radius.py).....	156
Annexe 7 : Module flux (flux.py).....	161
Annexe 8 : Module visualisation (display.py)	168
Annexe 9 : Analyse de sensibilité du modèle en utilisant IPython Notebook.....	171
Annexe 10 : Liste des publications et communications scientifiques	172

Liste des figures

Figure 1-1 : Paramètres d'acquisition pour les modèles racinaires hydrauliques.	34
Figure 2-0 : Organisation modulaire par inter-nœud d'une plante sympodiale (à gauche) représentée par un graphe arbusculaire (à droite).	49
Figure 2-1 : Le MTG, une structure de données générique efficace pour modéliser l'architecture les modèles FSPMs au sein de la plateforme OpenAlea.	50
Figure 2-2 : Loi de croissance de la racine séminale.	53
Figure 2-3 : Loi de distribution des longueurs de RLs le long des axes porteurs.	53
Figure 2-4 : Loi de croissance des racines latérales estimée à partir du modèle semi-markov des profils de croissance des latérales.	54
Figure 2-5 : Loi de distribution des angles d'insertion de LRs.	55
Figure 2-6 : Loi de distribution des angles d'insertion de RCs.	56
Figure 2-7 : Principes de conception du modèle architectural.	57
Figure 2-8 : Diagramme UML du modèle sous forme de MTG.	59
Figure 2-9 : Transport de l'eau dans la plante.	62
Figure 2-10: Mesure expérimentale des flux d'eau en chambre à pression chez un plant de mil.	64
Figure 2-11 : Organisation anatomique de la racine séminale (B-I) et d'une racine coronaire (K-T), 11 et 15 respectivement jours après germination.	65
Figure 2-12 : Loi d'évolution de la conductance racinaire axiale pour la racine séminale.	66
Figure 2-13 : Loi d'évolution de la conductance racinaire axiale pour la racine coronaire.	67
Figure 2-14 : Loi d'évolution de la conductance racinaire axiale pour la racine latérale.	67
Figure 2-15 : Discrétisation du système racinaire comme un circuit hydraulique analogue au circuit électrique.	68
Figure 2-16 : Modélisation computationnelle des conductances équivalente à chaque sommet.	69
Figure 2-17 : Modélisation des flux intrants.	70
Figure 2-18 : Modélisation des flux d'eau sortants.	71
Figure 2-19 : Modèles 3D de l'architecture du système racinaire du mil.	74
Figure 2-20 : Simulation des potentiels hydriques du xylème le long d'un système racinaire de mil âgé 10 jours.	75
Figure 2-21 : Simulation des flux radiaux d'eau le long d'un système racinaire de mil âgé 10 jours.	76
Figure 2-22 : Profil d'acquisition d'eau de la racine séminale comme une fonction de la distance par à l'apex.	76
Figure 2-23 : Profil du potentiel hydrique xylemien de la racine séminale, fonction de la distance rapport à l'apex.	77
Figure 2-24 : Relation entre la capture d'eau entre le potentiel hydrique du xylème pour la racine séminale.	77
Figure 2-25 : Architecture logicielle du package MilletRoot.	80
Figure 2-26 : Phénotypage du système racinaire du mil en rhizotron.	82
Figure 2-27 : Expérience en chambre à pression au LEPSE de Montpellier.	83
Figure 2-28 : Exemples de composants intégrés dans OpenAlea.	86
Figure 2-29 : Reconstruction de la couronne de Schefflera Decandra avec une coque extraite à partir de deux photos.	87
Figure 3-1 : Loi de croissance des racines séminales chez les deux lignées.	94
Figure 3-2 : Loi de distribution des profils de longueur pour chaque lignée.	95

Figure 3-3 : Loi de distribution des angles d'insertion des racines latérales pour chaque lignée.....	96
Figure 3-4 : Loi de distribution des angles d'insertion des racines coronaires pour chaque lignée.....	97
Figure 3-5 : Simulation des profils d'acquisition d'eau le long du système racinaire chez deux lignées de mil.....	98
Figure 3-6 : Profil de capture d'eau de la racine séminale en fonction de la distance par rapport à l'apex chez les deux lignées.	99
Figure 3-7 : Simulation de la distribution du potentiel hydrique le long du système racinaire chez deux lignées de mil.....	100
Figure 3-7 : Descripteurs globaux prédits à partir des modèles 3D d'architectures simulées des systèmes racinaires des lignées 57 et 109.....	102
Figure 3-8 : Analyse de sensibilité : Relation entre la taille de la racine séminale et la conductance hydraulique globale calculée chez deux lignées de mil.....	103
Figure 3-9 : Analyse de sensibilité du modèle : Relation entre le taux de ramification et la conductance hydraulique racinaire globale calculée chez deux lignées de mil.	103
Figure 3-10 : Boîte à moustache de la distribution des flux mesurés et calculés.....	105
Figure 3-11 : Analyse de sensibilité : Variation de la conductance globale sur le flux d'eau global du système racinaire.....	105
Figure 3-12 : Modèle de sol 1D simulant un sol sablonneux avec un potentiel variant	106
Figure 3-13 : Profil de sol sablonneux : gradient de potentiel hydrique en fonction de la profondeur.	107
Figure 3-14 : Simulation de l'absorption d'eau racinaire dans un sol sablonneux chez deux lignées de mil aux systèmes racinaires contrastés.....	108
Figure 3-15 : Variation de la conductance radiale racinaire sur le flux d'eau global en sol sablonneux avec un potentiel hydrique hétérogène.	108

Liste des tableaux

Tableau 1-1 : Vue d'ensemble des systèmes de phénotypage racinaire existants.....	25
Tableau 1-2 : Traits structuraux et fonctionnels identifiés comme potentiellement importants pour la sélection de la résistance à la sécheresse	29
Table 2-1 : Caractérisation de l'architecture du système racinaire chez deux lignées phénotypiquement contrastées de mil. Liste des paramètres mesurés à l'issue de l'expérience de phénotypage	51
Table 3-1 : Moyennes et écarts types -e.t.- des traits racinaires des deux lignées contrastées sélectionnées.	92

Introduction générale

Améliorer la productivité agricole pour assurer la sécurité alimentaire d'une population en forte croissance est l'un des enjeux majeurs du XXI^e siècle. Le monde connaît aujourd'hui une croissance démographique grandissante sans précédent avec 9,6 milliards d'habitants attendus d'ici 2050. Cet accroissement démographique sera essentiellement concentré dans les pays en développement à l'image de ceux de l'Afrique sub-saharienne assujettis à la malnutrition et à la faim chronique. Une des raisons expliquant ce problème majeur est la proportion importante des terres arides ou semi-arides dans ces régions. De plus, il est prédit qu'en Afrique les changements climatiques entraîneront une augmentation des températures moyennes et une raréfaction des ressources en eau amplifiant ainsi les épisodes de sécheresse (Lobell and Gourджи, 2012). De tels bouleversements auront un effet négatif sur le rendement des cultures. Knox et al. (2012) ont estimé la variation du rendement moyen de toutes les cultures à -8% avec de fortes fluctuations selon les cultures et les régions. Plus spécifiquement, la probabilité de réduction des cultures apparaît plus forte dans les régions Ouest-africaines telles que le Sénégal et affectera en particulier le mil et le sorgho (Sultan et al., 2013), deux céréales de subsistance majeures. Or, la survie des populations de ces régions dépend de l'adaptation efficace de l'agriculture aux changements climatiques et aux contraintes environnementales, notamment la sécheresse. Dans ce contexte, il est urgent de développer de nouvelles stratégies pour nourrir la planète par une agriculture durable, c'est-à-dire à la fois productive, adaptée aux changements climatiques et plus respectueuse de l'environnement.

Le terme mil regroupe différents types de plantes, mais le mil pénicillaire ou mil perlé ou encore *Pennisetum glaucum* est l'espèce la plus cultivée. On désignera le mil perlé sous l'appellation de mil dans la suite du manuscrit. Le mil est la sixième céréale au monde en termes de surfaces cultivées avec 30 millions d'hectares cultivés en 2013. C'est une culture d'importance majeure pour les régions arides et semi-arides comme le sahel. Historiquement domestiqué en Afrique de l'Ouest, plus précisément entre l'Est du Mali et l'Ouest du Niger (Oumar et al., 2008), le mil est cultivé de manière traditionnelle notamment au Nigeria, au Niger, au Burkina-Faso, au Tchad, au Mali, en Mauritanie et au Sénégal, où il occupe la première place en termes de surfaces cultivées. Il est, par conséquent, bien adapté aux régions arides. Contrairement aux autres céréales, la culture du mil est extensive, avec une faible utilisation d'intrants. La culture du mil en Afrique reste essentiellement traditionnelle, et les semences paysannes y sont majoritairement cultivées, au détriment des variétés de mil améliorées. Ceci explique en partie les bas rendements compris entre 0,3 et 1,0 t/ha (FAO, ICRISAT, 1996).

Le mil peut être cultivé malgré de faibles précipitations annuelles allant de 150mm à 800mm (Guigaz, 2002). Il tolère également des sols sablonneux marginaux pauvres en nutriments ou caractérisés par une faible fertilité organique. Cette céréale peut donc croître dans des conditions où d'autres céréales telles que le sorgho ou le maïs ne peuvent être cultivées et joue donc un rôle crucial pour la sécurité alimentaire des terres marginales.

Deux facteurs limitants peuvent être identifiés pour la croissance du mil. Le premier est la sécheresse qui peut intervenir à deux phases clés :

- Juste après le semis. En effet, le mil est traditionnellement semé après la première pluie de la saison humide et si la levée n'est pas rapidement suivie par une deuxième

pluie, la culture peut s'avérer compromise car les sols sablonneux sur lesquels le mil est cultivé sèchent rapidement en surface.

- A la fin de la saison humide, entre la floraison et le remplissage des grains.

Le deuxième principal facteur limitant est la disponibilité des nutriments, en raison de la faible fertilité du sol et de l'absence fréquente de fertilisation. Les principaux nutriments concernés sont le phosphore et l'azote. On considère parfois que le manque d'éléments nutritifs est le principal facteur limitant, car ce manque crée ou renforce le stress hydrique dû à la sécheresse. Cet effet se produit, car le manque de nutriments limite le développement du système racinaire, empêchant ainsi la plante d'utiliser de manière optimale les ressources hydriques du sol. De plus, les agriculteurs ont tendance à limiter la densité des plantes sur un sol pauvre, ce qui entraîne une plus grande évaporation et donc une moindre efficacité de l'utilisation de l'eau. En un sens, le stress hydrique peut alors être considéré comme une conséquence de la faible disponibilité des nutriments.

L'effort de sélection variétale chez le mil s'est porté principalement sur les traits aériens notamment architecturaux ou physiologiques : rendement des grains, résistance à la peste, biomasse aérienne... (Bilquez et al., 1974). L'amélioration variétale concernant le mil selon des caractéristiques racinaires pour améliorer la capacité de capture et de transport d'eau dans les phases précoces de croissance est une piste de recherche potentielle et originale (Vadez et al., 2012). Comme les racines constituent le principal site d'acquisition d'eau et de nutriments, améliorer le fonctionnement et l'architecture du système racinaire pourrait permettre de créer de nouvelles variétés de mil avec une meilleure efficacité de capture d'eau et d'éléments nutritifs présentant, en conséquence, une tolérance à la sécheresse améliorée et produisant de meilleurs rendements.

Cela suppose, d'abord, de procéder en deux étapes nécessaires et importantes pour la sélection variétale du mil basée sur des caractéristiques racinaires. La première est d'étudier le système racinaire du mil et décrire la croissance et le développement de ses différents types racinaires au cours du temps afin de produire un descriptif architectural complet. Pour cela, Passot et al. (2016) ont caractérisé le développement racinaire précoce du mil en utilisant différentes techniques de phénotypage dont le rhizotron (Neufeld et al., 1989a). Leur étude confirme l'existence de différents types racinaires précédemment décrits par Maiti et Bidinger (1981) (racine séminale, racines coronaires et latérales) et révèle 3 types de racines latérales distinguées selon leur profil anatomique.

La seconde étape est d'identifier les traits racinaires morphologiques et physiologiques liés à l'optimisation de l'exploration du sol et de l'acquisition d'eau et de nutriments dans des environnements de croissance variés (Lynch et al., 2014). Cela revient, en l'occurrence, à étudier l'impact du développement racinaire du mil, sa plasticité architecturale et l'influence générale des caractères racinaires sur ses propriétés hydrauliques, notamment sa dynamique d'absorption d'eau. La dynamique d'absorption d'eau est un phénomène multifactoriel particulièrement complexe. Une façon de l'aborder rationnellement est d'utiliser une approche de modélisation computationnelle structure-fonction basée sur des modèles de simulation. En effet, au cours des deux dernières décennies, l'augmentation de la puissance de calcul des ordinateurs et le développement de nouvelles méthodes mathématiques et informatiques ont favorisé l'émergence de modèles 3D computationnels de plante ou modèles structure-fonction appelés plantes virtuelles (Prusinkiewicz, 2004; Godin and Sinoquet, 2005; Vos et al., 2010; DeJong et al., 2011; Sievänen et al., 2014). L'approche de modélisation structure-fonction

permet d'aborder l'étude de la complexité du processus d'absorption d'eau par des systèmes racinaires en développement et d'évaluer les interactions complexes racine-environnement.

Une caractéristique unificatrice des modèles structure-fonction est la prise en compte explicite de la structure de la plante comme étant composée d'unités élémentaires qui peuvent, par exemple, être des axes, des unités de croissance ou des métamères (Room and Hanan, 1996). Ces représentations peuvent être utilisées de manière simple pour modéliser plusieurs facettes de la plante ou d'une partie de la plante (par exemple croissance, architecture, processus physiologiques et de transport) ou la distribution des quantités physiques d'intrants environnementaux dans et autour des plantes (par exemple, la distribution de la lumière ou de la température du couvert végétal). Dans les modèles tridimensionnels de plante, la structure de celle-ci est toujours représentée explicitement en termes de réseau d'unités élémentaires. Sous ce rapport, ces modèles diffèrent des modèles abstraits dans lesquels une représentation simplifiée de la structure végétale est fréquemment utilisée (densité spatiale des feuilles, biomasse totale, etc.). Cette caractéristique clé permet de construire des modèles modulaires et de créer des voies et perspectives pour l'échange efficace de composants de modèles et de données expérimentales (Sievänen et al., 2014).

Dans le cadre de l'étude des interactions sol-racine, les modèles structure-fonction permettent l'analyse *in silico* de la relation entre certains traits spécifiques et l'acquisition des ressources du sol. Les modèles de simulation sont capables d'évaluer un grand nombre de phénotypes intégrés dans un grand nombre d'environnements, identifiant un sous-ensemble de phénotypes méritant des investigations empiriques. La modélisation est un outil incontournable pour évaluer un grand nombre d'interactions de traits avec d'autres traits et avec des variables environnementales dans des phénotypes intégrés, une étape cruciale à la définition des priorités de sélection variétale (Lynch, 2011). La modélisation permet également d'évaluer l'utilité de phènes spécifiques et de phénotypes intégrés dans des scénarios climatiques futurs, ce qui est particulièrement important dans les environnements stressants des pays en développement, qui pourraient être sérieusement affectés par les changements climatiques mondiaux (St.Clair and Lynch, 2010).

Objectifs de la thèse

La caractérisation morpho-anatomique du système racinaire du mil a permis de décrire morphologiquement le développement précoce du système racinaire et d'obtenir des données quantitatives sur la dynamique développementale et la description anatomique des différents types racinaires. La problématique de ma thèse était de concevoir un outil permettant d'utiliser ces données pour simuler le développement racinaire du mil et sa dynamique hydraulique.

Pour résoudre cette problématique, la première étape était d'abord de dresser un état de l'art des outils existants, c'est-à-dire des modèles structure-fonction précédemment développés en mettant en exergue les formalismes mathématiques et informatiques qui sous-tendent leur développement. Pour cela, nous avons, donc, commencé par récapituler l'ensemble des techniques de phénotypage permettant d'acquérir des données architecturales et physiologiques indispensables à la conception de ces modèles. Puis, nous avons explicité comment ces données acquises pouvaient être intégrées dans des modèles architecturaux et comment ceux-ci pouvaient être couplés à des modèles hydrauliques fonctionnels utiles pour les études de sélection variétale. Nous avons, ensuite, examiné l'évaluation et la validation des modèles tridimensionnels de l'hydraulique racinaire. Ce travail bibliographique a été valorisé au travers d'une revue qui a été publié récemment et dont la traduction française constitue le **chapitre 1**.

Sur la base de l'état de l'art réalisé, le premier objectif de ma thèse a été donc de développer un modèle architectural simulant la croissance et la dynamique de développement des différents types racinaires du mil sur la base de données phénotypiques générés dans un système de rhizotrons. Le modèle a été conçu pour intégrer les paramètres architecturaux extraits de ces données expérimentales et des lois de croissance locales estimées. Le modèle reproduit efficacement la variabilité phénotypique racinaire observée. Le **chapitre 2** présente la description du modèle architectural, son principe, ses hypothèses et simplifications, ainsi que des exemples de résultats de simulation architecturale.

Le deuxième objectif était l'extension du modèle architectural par l'ajout de données physiologiques pour développer le premier modèle structure-fonction de l'hydraulique racinaire du mil. Le modèle Millet Root que nous avons développé est capable de simuler les flux d'eau dans le système racinaire et de prédire les profils d'absorption d'eau et de potentiel hydrique xylémien pour les différents types racinaires du mil. Les principes de simulation de l'architecture hydrique du système racinaire du mil et d'analyse de la dynamique de distribution des propriétés hydrauliques sont également présentés dans le **chapitre 2**.

Enfin, le troisième objectif a consisté à utiliser le modèle Millet Root pour étudier des lignées de mil contrastées au niveau racinaire. Nous avons testé l'impact de l'architecture racinaire sur la distribution des propriétés hydrauliques racinaires chez deux génotypes de mil en utilisant le modèle Millet Root en considérant également l'effet d'un sol sablonneux. Parallèlement à cette étude, des descripteurs globaux ont été inférés sur la base de la structure 3D de l'architecture simulée du système racinaire et des analyses de sensibilité ont été effectuées. Elles ont permis d'estimer, par modélisation inverse, les conductances radiales correspondant aux flux d'eau mesurés expérimentalement et de déterminer des corrélations intéressantes entre certains types racinaires et la capacité de transport d'eau global de l'appareil racinaire du mil. Ces résultats sont présentés dans le **chapitre 3**.

La réalisation de ces objectifs a impliqué le développement extensif du package informatique Millet Root ainsi que des scripts de simulation sur forme de Notebook Python. Cette production est annexée à ce manuscrit.

Chapitre 1

Les modèles racinaires structure-fonction dans le contexte de la sélection variétale pour la tolérance à la sécheresse

1. Introduction

À l'avènement de la révolution verte dans les années 1960, la population mondiale comptait 3 milliards de personnes. Environ 50 ans plus tard, elle a atteint 7 milliards. Selon les prévisions révisées de la population mondiale de 2015 de l'Organisation des Nations Unies (ONU), les estimations médianes placent la population mondiale à près de 10 milliards d'ici 2050 (esa.un.org ; Lee, 2011). Nourrir le monde actuel et à venir est un défi majeur, et est fortement conditionné par la possibilité d'étendre les pratiques de la révolution verte dans les régions du monde en développement telles que l'Afrique sub-saharienne. La production agricole mondiale est confrontée à des problèmes multifactoriels croissants parmi lesquels une pression croissante sur les terres arables, une diminution de la qualité de sols, une augmentation du coût des engrais et de l'énergie, et les changements climatiques. En ce qui concerne ce dernier point, on s'attend à ce que les changements dans le régime météorologique (précipitations et température) entraînent une diminution des rendements moyens de toutes les cultures (Knox et al., 2012) notamment en raison de la sécheresse, une des principales contraintes à la productivité des cultures (Lynch et al., 2014). Cela aura, en retour, un impact négatif sur la sécurité alimentaire dans les régions où la majeure partie de la population fait face à la faim chronique et la malnutrition (Schmidhuber et Tubiello 2007 ; Lobell et al, 2008 ; Lobell et Gourdjji, 2012).

Une façon pour les sélectionneurs de faire face aux épisodes de sécheresse émergents est de créer des cultivars ayant une meilleure tolérance au stress hydrique. Cela est particulièrement important pour les pays en développement où les populations dépendent presque entièrement de l'efficacité de la capacité d'adaptation des cultures pour leur subsistance (Sultan et al., 2013). Une cible particulière d'intérêt dans ce contexte est le système racinaire des plantes. Les racines sont les organes responsables de l'absorption des nutriments et de l'eau dans le sol. L'efficacité d'acquisition dépend de plusieurs facteurs dont le principal est leur organisation spatiale dans le sol ou architecture du système racinaire (ASR; Den Herder et al., 2010 ; Draye et al., 2010). L'ASR est le résultat de l'interaction entre la programmation génétique des racines en développement et leur réponse à un environnement de croissance spécifique (Orman-Ligeza et al., 2014). Par conséquent, la plasticité développementale de l'ASR est d'une importance majeure, car elle détermine l'adaptabilité de la plante aux contraintes environnementales telles que celles des environnements soumis à la sécheresse (Tuberosa et al., 2002a , b ; Lynch 2007 ; Draye et al 2010 ;Tardieu 2012; Leitner et al, 2014). Un autre aspect important des racines qui a été largement négligé est leur fonctionnalité et en particulier les processus hydrauliques qui facilitent le transport d'eau et peuvent expliquer un certain nombre de phénotypes critiques, mesurés à l'échelle de la plante, pour l'adaptation à la sécheresse (voir Vadez, 2014).

Les programmes de sélection historiques ont principalement porté sur des caractères visibles et facilement quantifiables tels que la production de grains, la biomasse aérienne ou la résistance aux maladies et aux ravageurs, des caractères accessibles au niveau des parties aériennes de la plante (Paez-Garcia et al., 2015). Les programmes de sélection issus de la révolution verte ne se sont pas directement focalisés sur le système racinaire. Comme l'architecture des racines apparaît positivement corrélée avec la productivité des plantes (Lynch, 1995 ; Kuf, 2011 ; Hufnagel et al., 2014), il y a un intérêt croissant pour les programmes de sélection végétale visant à améliorer l'ASR et à développer de nouveaux cultivars avec une plus grande efficacité d'exploitation des ressources du sol ou une meilleure tolérance aux stress environnementaux tels que la sécheresse (Wasson et al., 2012). Par exemple, chez le sorgho, les QTLs pour l'angle des racines nodales ont été identifiés et co-

localisés avec les QTLs pour les caractères liés à l'adaptation à la sécheresse (Singh et al., 2010, 2012 ; Mace et al., 2012). Cependant, effectuer la sélection basée sur les caractères racinaires nécessite d'identifier les traits spécifiques aux racines liés à l'optimisation de l'exploration du sol et de l'absorption d'eau et de nutriments dans divers environnements (Lynch et al., 2014). Une condition préalable pour cela est de pouvoir phénotyper et de sélectionner les paramètres racinaires souhaitables (Paez-Garcia et al., 2015). Cependant, si les systèmes racinaires ont longtemps été négligés dans les programmes de sélection, c'est en particulier parce qu'ils sont difficiles à phénotyper. L'intérêt croissant pour la sélection racinaire a ainsi déclenché le développement d'un large spectre de techniques de phénotypage des racines couvrant un large panel de conditions de croissance (Paez-Garcia et al., 2015). Même si aucune technique de phénotypage haut-débit de l'architecture racinaire complète n'est pour l'instant disponible pour le champ, les techniques existantes peuvent d'ores et déjà être utilisées pour caractériser et quantifier certains paramètres de croissance et de développement des racines nécessaires aux programmes de sélection. Un exemple d'une telle technique dans le cadre de la recherche sur la sécheresse est le cas des systèmes lysimétriques, où les plantes sont cultivées dans de grands tubes offrant un espace et un volume de sol similaires aux conditions régnant aux champs. Là, les racines ne sont pas extraites de manière destructive, mais l'extraction de l'eau du sol par les racines peut être suivie précisément et dynamiquement tout au long du cycle de la culture (Vadez et al., 2014).

En plus de l'émergence de nombreux systèmes de phénotypage variés pour les racines, les approches de sélection traditionnelles peuvent maintenant bénéficier de la compréhension mécaniste provenant du domaine de la modélisation structure-fonction (Xu et al., 2011). Les approches de modélisation mécaniste offrent la possibilité d'intégrer la connaissance de la physiologie et du développement des plantes et de l'évaluer par rapport à un environnement varié, conduisant à une sélection variétale plus fiable (Lynch, 2013, 2015 ; Lynch et al., 2014). Les approches FSPM (Functional-Structural Plant Model) se concentrent sur la modélisation du développement, de la croissance et de la fonction de toutes les parties de la plante (cellules, tissus, organes ...) à différents niveaux de détails dans leur contexte spatio-temporel. Les FSPM sont des modèles qui s'appuient sur une description explicite et précise de la structure végétale considérée, et leur efficacité est par conséquent étroitement liée au progrès des techniques de phénotypage. Les modèles de type FSPM relient la structure de la plante à ses processus physiologiques, eux-mêmes contrôlés par des facteurs environnementaux (Godin et Sinoquet, 2005 ; Vos et al., 2007, 2010). Le développement des FSPMs est interdisciplinaire par nature et utilise différents concepts, outils et logiciels provenant d'un large éventail de disciplines : physiologie végétale, développement des plantes, science du sol, mathématiques, informatique, biologie cellulaire, physique, écologie et agronomie (DeJong et al., 2011). Par exemple, pour représenter la structure multi-échelle des plantes Godin et Caraglio (1998) ont utilisé des graphes imbriqués issus des mathématiques et largement utilisés dans d'autres domaines tels que l'économie, les réseaux et les télécommunications, la génétique et la physique. Au-delà du codage de la structure des plantes, ce formalisme multi-échelle peut également être utilisé pour simuler le développement de l'architecture des plantes (Boudon et al., 2012 ; Ong et al., 2014).

L'utilisation de FSPM pour modéliser le comportement d'un système racinaire peut aider à comprendre l'ampleur de l'impact de l'ASR sur un processus physiologique donné (DeJong et al., 2011). Les approches *in silico* offrent l'avantage de maîtriser parfaitement le système étudié et permettent d'évaluer avec précision l'influence de chaque paramètre sur son fonctionnement à travers une analyse de sensibilité (Han et al., 2012). Les FSPMs ont

notamment été utilisés pour simuler et étudier le développement des plantes dans le contexte de l'acquisition et du transport de l'eau (Doussan 1998, Roose et Fowler 2004a ; Doussan et al 2006 ; Javaux et al 2008 ; Couvreur et al. 2012 ; Lynch et al., 2014). Dans un contexte de sélection, les FSPMs peuvent être très utiles, car ils utilisent une approche d'ingénierie inverse pour identifier les mécanismes végétaux susceptibles d'être bénéfiques dans des scénarios de stress spécifiques. Dans cette revue, quelques exemples seront présentés montrant comment les modèles de simulation de culture peuvent prédire l'effet de certains traits d'enracinement sur les performances des cultures dans l'échelle temporelle et géographique (par exemple, Vadez et al., 2013 ; Kholová et al., 2014). Les FSPMs peuvent également servir de base au développement d'idéotypes en mettant en évidence les paramètres les plus susceptibles d'influencer l'adaptabilité aux contraintes environnementales (Lynch, 2013, Lynch et al., 2014).

Ici, nous nous focalisons sur la conception des FSPMs qui peuvent être utilisés dans le contexte plus large de la recherche sur la tolérance à la sécheresse liée aux racines. Dans un premier temps, nous présenterons les différentes techniques de phénotypage existantes pour l'étude architecturale et physiologique des racines et leurs limites, et nous examinerons les caractères racinaires d'intérêt pour les sélectionneurs. Nous présenterons ensuite l'intégration des données générées dans des modèles architecturaux, et comment ces modèles architecturaux empiriques peuvent être couplés à des modèles hydrauliques fonctionnels utiles pour les études de sélection variétale. Enfin, nous discuterons de l'évaluation et de la validation des modèles hydrauliques de type FSPM à travers la confrontation des simulations aux expérimentations.

2. Méthodes de phénotypage du système racinaire

La conception d'un modèle de structure structure-fonction (FSPM) présuppose de collecter des données relatives à la structure de la plante et aux processus physiologiques qui serviront d'intrants pour alimenter le modèle (DeJong et al., 2011). Le phénotypage végétal est le processus d'identification et d'enregistrement des caractères qualitatifs et quantitatifs qui décrivent le développement des plantes et leurs aspects fonctionnels à différents niveaux d'organisation (cellule, tissu, organe ou à l'échelle de la plante entière ; Granier et Vile, 2014). Les stratégies de phénotypage permettent de suivre de très près le développement des plantes et leur réponse à différentes conditions de croissance afin de décrire un profil architectural et / ou physiologique complet dans le temps et dans l'espace. De nombreuses techniques de phénotypage, allant des méthodes au labo et en serre à des méthodes utilisées aux champs, ont été développées au cours des dernières années (Paez-Garcia et al, 2015). Bien que la plupart d'entre elles soient dédiés aux parties aériennes de la plante (Berger et al, 2012 ; Araus et Cairns, 2014), un certain nombre de techniques permettent la caractérisation de l'architecture racinaire.

Le choix d'un système de phénotypage racinaire dépend de plusieurs facteurs, dont entre autres l'espèce étudiée (annuelle vs pérenne), les traits d'intérêt ciblés, la phase de développement étudiée de la plante (précoce vs terminale), la nécessité de recueillir des données 2D ou 3D, la possibilité de sacrifier la plante (mesures destructives vs non-destructives), l'échelle temporelle de la cinétique de croissance (jours vs mois) et enfin le coût (Paez-Garcia et al., 2015). La diversité des systèmes de phénotypage des racines qui ont été développés au fil des années permet maintenant aux chercheurs de choisir la configuration la plus adaptée à leurs questions d'intérêt (Kuijken et al., 2015) (Tableau 1).

Tableau 1-1 : Vue d'ensemble des systèmes de phénotypage racinaire existants.

Système de culture de la plante	Milieux de croissance (localisation)	Débit	Destructif & Dimensionnalité	Description	Références
1. Tomographie à rayons X	Sol (labo et serre)	Très lent (une seule plante à chaque pas de temps)	Non / 3D	Cette technique utilise des rayons X pour représenter la structure des racines dans une colonne de sol. Elle génère des faisceaux de projections qui doivent être combinés et analysés pour reconstruire la structure 3D du système racinaire.	(Mairhofer and Zappala, 2012, 2013; Mooney et al., 2011)
2. Shovelomics	Sol (champ)	Faible (une à des dizaines de plantes en parallèle, selon la main-d'œuvre disponible)	Oui / 3D	Comme le nom l'indique, cette méthode implique l'excavation manuelle et / ou mécanique des systèmes racinaires du sol. Les racines peuvent être mesurées <i>in situ</i> tout en étant excavées, ou phénotypées après lavage et préparation.	(Bucksch et al., 2014; Trachsel et al., 2011)
3. Rhizotrons	Substrat (labo, champ)	Faible à moyen (Jusqu'à plusieurs dizaines de plantes en parallèle)	Non / 2D	Les rhizotrons se composent, en principe, d'une succession de plaques entourant une couche mince de substrat. L'une des plaques externes est transparente, et le rhizotron est construit de telle sorte que le système racinaire se développe en partie ou en totalité contre cette plaque transparente, permettant ainsi son imagerie. Au champ, le rhizotron peut en fait être une tranchée le long de laquelle on observe la croissance du système racinaire.	(Neufeld et al., 1989) (Colin-Belgrand et al., 1989) (Singh et al., 2010, 2012)
4. Rhizolysimètres	Sol (champ)	Faible à moyen (Des dizaines à des centaines de plantes en parallèle)	Non / 3D	Les Rhizolysimètres sont des colonnes en béton, en acier ou en PVC remplies de terre et utilisées pour la culture des plantes. La colonne peut être équipée de capteurs ou de "fenêtres" permettant l'observation et la mesure de la plante au fur et à mesure de sa croissance.	(Eberbach and Hoffmann, 2013)
5. Minirhizotron	Sol (champ)	Faible à moyen (De dizaines à des centaines de plantes en parallèle)	Non / 3D	Ce système est basé sur des tubes d'observation transparents qui sont insérés en permanence dans le sol. Ces tubes permettent le passage d'une caméra pour photographier les racines qui poussent le long du mur du minirhizotron.	(Iversen et al., 2012 ; Maeght et al., 2013)

6. Observatoire de croissance et de luminescence (GLO-Roots)	Sol (labo)	Moyen (des centaines de plantes en parallèle)	Non / 2D	Dérivé du principe rhizotron, ce système utilise des plantes transgéniques bioluminescentes pour représenter la croissance des racines dans le sol.	(Rellán-Álvarez et al., 2015)
7. Rhizoscope	Milieu liquide support solide (billes de verre) (labo)	Haut (des centaines de plantes en parallèle)	Non / 2D	Ce système ressemble à un rhizotron. La principale différence est que le substrat de croissance est remplacé par des perles de verre transparentes entre lesquelles circule un milieu liquide. Les billes de verre peuvent être enlevées pour exposer le système racinaire et faciliter l'imagerie et/ou l'échantillonnage.	(Audebert et al 2010)
8. Méthode du pot clair	Sol (serre)	Haut (des centaines de plantes en parallèle)	Non / 3D	Encore une variante du principe rhizotron. Ici, les plantes sont cultivées dans des pots transparents remplis de terre ou d'un autre milieu de culture. Les graines sont plantées près de la paroi du pot pour permettre l'imagerie à haut débit des racines le long de la paroi du pot clair.	(Richard and Hickey, 2015)
9. Rhizoslides	Basé sur du papier (labo, serre)	Haut (des centaines de plantes en parallèle)	Non / 2D	La configuration consiste à faire pousser les plantes sur du papier germinatif supporté par des plaques de plexiglas et partiellement immergées dans un milieu liquide nutritif, permettant l'imagerie directe des plants poussant sur le papier.	(Marié, 2014)
10. Rhizoponie	Milieu liquide (labo)	Très haut (milliers de plantes en parallèle)	Non / 2D	Similaire aux systèmes de rhizoscopes en ce sens qu'il combine l'hydroponie et les rhizotrons. Le système est composé d'un tissu de nylon supporté par un cadre en aluminium. La configuration est immergée dans un réservoir rempli de milieu liquide.	(Mathieu and Lobet, 2015)
11. Aéroponie	Air (labo)	Très haut (milliers de plantes en parallèle)	Non / 3D	Dans ce système, les plantes sont cultivées à partir de n'importe quel type de substrat et les racines sont soumises à un brouillard régulier pour fournir de l'eau et des éléments nutritifs. Le système racinaire est entièrement accessible en tout temps, bien qu'affaîssi par la croissance sans support mécanique.	(De Dorlodot et al. 2005)

Adapté de (Paez-Garcia et al., 2015).

Une façon simple d'aider à catégoriser et à choisir parmi les systèmes de phénotypage racinaire consiste à les considérer selon leur débit, ce dernier étant estimé à la fois par l'échelle du dispositif expérimental (combien d'unités expérimentales peuvent être déployées en parallèle), et le temps qu'il faut pour collecter les données par unité expérimentale. Les systèmes de phénotypage au laboratoire et en serre tendent à permettre des expériences de phénotypage à haut débit (plusieurs centaines à plusieurs milliers de plants en parallèle et/ou une acquisition rapide des données), permettant de tester un grand nombre de plants dans des conditions hautement contrôlées et répétables (Tableau 1). Ces méthodes à haut débit sont essentielles pour les études QTL ou GWAS visant à lier la plasticité de l'ASR à des marqueurs génétiques ou à des gènes ou allèles spécifiques qui peuvent être une cible d'intérêt pour la sélection variétale. Les systèmes à débit moyen peuvent généralement traiter des dizaines de

plantes en même temps et se focalisent davantage sur la résolution spatiale et temporelle de la récolte des données. Qu'ils soient basés au laboratoire ou au champ, ces systèmes sont souvent utilisés pour générer les paramètres architecturaux et physiologiques utilisés à la fois pour la calibration et la validation des FSPMs. A une échelle de débit plus faible, on trouve des méthodes qui nécessitent des outils technologiques coûteux (par ex., tomographie à rayons X) ou un temps d'acquisition de données important (par ex., shovelemics à échelle fine). Outre le faible débit, la tomographie à rayons X racinaire n'est toujours pas parfaitement maîtrisée, étant soumise à une perte potentielle d'information et à un bruit supplémentaire en raison de la faible résolution des images générées (Mooney et al., 2011) et du fait que la reconstruction 3D automatisée du système racinaire est réalisée à partir d'approches de modélisation statistique (Mooney et al., 2011 ; Kuijken et al., 2015).

Un paramètre important à prendre en compte lors du choix d'un système de phénotypage racinaire est l'équilibre entre le besoin de conditions contrôlées et l'observation du développement "réel" de la racine. Les méthodes au laboratoire et en serre, comme les rhizotrons, limitent souvent la croissance du système racinaire à une structure 2D de taille limitée, ce qui peut rapidement entraver la croissance du système racinaire. Au contraire, les systèmes permettant une accessibilité permanente de la racine pour l'observation et l'échantillonnage (par ex., hydroponie et aéroponie) impliquent un manque de milieu mécanique pour soutenir l'ASR et avoir un impact sur son développement, ce qui signifie que la pertinence des phénotypes architecturaux observés dans ces configurations est discutable. Bien qu'elles soient théoriquement moins structurellement limitantes, les méthodes basées au champ nécessitent une configuration spécifique, comme les abris de pluie et les systèmes d'irrigation, pour offrir des conditions contrôlées et prendre en compte avec précision les effets des environnements sur le développement racinaire, tout en limitant fortement l'étendue des observations possibles et des mesures du système racinaire (Paez-Garcia et al., 2015). Des stratégies intermédiaires telles que les rhizolysimètres peuvent offrir une croissance plutôt très prolongée en fonction de la taille des colonnes dans des conditions contrôlées (ou du moins suivies de près), mais elles nécessitent des investissements structurels substantiels pour être réalisables.

Les procédures de phénotypage de la structure végétale peuvent généralement être séparées en trois phases : premièrement, l'acquisition des données architecturales (et/ou physiologiques) dans le système de phénotypage choisi par capture d'image, deuxièmement, l'analyse de l'image générée pour extraire des données quantitatives concernant les caractères d'intérêt, et troisièmement, l'analyse postérieure de ces données quantitatives pour extraire des informations significatives telles que les lois mathématiques décrivant un processus de croissance. En ce qui concerne la caractérisation de l'architecture racinaire, la première étape est principalement limitée par la difficulté d'accès aux systèmes racinaires soit visuellement soit physiquement, un problème pour lequel plusieurs solutions ont été élaborées (Tableau 1). La deuxième étape est généralement fortement dépendante des capacités d'analyse d'images et constitue actuellement le principal goulot d'étranglement de la plupart des techniques de phénotypage racinaire (Furbank et Tester, 2011).

Quel que soit le débit des systèmes de phénotypage, l'information morphologique et structurale est principalement générée sous forme d'images 2D qui doivent être traduites en données quantitatives représentant une structure 3D (Kuijken et al., 2015). Et parce que le système racinaire est une structure 3D (même en 2D en rhizotron), tout système racinaire

suffisamment ancien présente un chevauchement des racines dans les images de projection 2D. Cela complique considérablement l'extraction de la structure racinaire des images et a conduit au développement d'une large gamme d'algorithmes d'analyse d'images et d'applications logicielles pour aider à extraire automatiquement la structure racinaire des images bruitées. Ces logiciels d'analyse d'images offrent habituellement des fonctions pour quantifier les caractéristiques racinaires telles que le nombre, la longueur ou les angles racinaires qui peuvent être utilisés pour calibrer ou valider le FSPM racinaire (Godin et Sinoquet, 2005 ; Vos et al., 2007, 2010 ; Lynch et al., 2014). Kuijken et al. (2015) ont récemment passé en revue tous les logiciels de traitement d'images actuellement disponibles qui s'appliquent au phénotypage des racines. Leur nombre croissant a conduit à une grande variété de solutions logicielles pour l'analyse des systèmes racinaires (Lobet et al., 2013). Cependant, cette diversité a également conduit à la prolifération des frameworks et méthodes informatiques indépendantes pour représenter et stocker les architectures racinaires. C'est un obstacle qui limite la possibilité d'échanger des données entre laboratoires ou d'utiliser différents logiciels sur un même jeu de données. Pour résoudre ce problème, une description architecturale de base commune a récemment été développée. Issu d'un effort international conjoint de plusieurs groupes travaillant sur le phénotypage et la modélisation des racines, le langage de balisage du système racinaire ou "Root System markup language" (RSML) a été spécifié pour assurer la transférabilité des données de l'architecture racinaire entre les logiciels, favorisant ainsi les échanges de recherche au sein de la communauté scientifique et donnant naissance à un format standard sur la base duquel il est possible de construire des entrepôts de modèles racinaires centraux (Lobet et al., 2015).

3. Phénotypage de l'architecture racinaire dans un contexte de sélection variétale

Les méthodes de phénotypage décrites ci-dessus ne sont pas encore largement utilisées dans le contexte des programmes de sélection, en partie parce que le lien entre les caractères mesurables et leur utilité dans le contexte de la sélection n'est pas toujours évident, et en partie parce que le débit d'analyse est quelque peu limité par rapport aux méthodes d'analyse génomique qui peuvent être utilisées pour appuyer des programmes de sélection comme le GWAS par exemple (basés sur de milliers à des dizaines de milliers de plantes; Spindel et al., 2015; Biscarini et al., 2016; Gao et al., 2016; Iwata et al., 2016). Pourtant, des efforts de sélection ciblant plusieurs aspects de l'ASR ont été entrepris avec succès dans différentes cultures (tableau 2). Par exemple, Tuberosa et al (2002a, b) ont identifié des QTLs pour les traits des racines séminales dans une population de lignées pures recombinantes de maïs et ont trouvé un certain degré de co-localisation entre les QTLs pour les traits des racines séminales et les QTLs pour la performance de rendement à travers différents régimes d'eau au champ. Chez le pois chiche, un QTL majeur a été identifié pour les caractères racinaires (profondeur, densité ; Varshney et al., 2014), à partir des données phénotypiques générées dans un système de tubes en PVC où les plantes ont été cultivées et les racines extraites et analysées 35 jours après le semis (voir Kashiwagi et al., 2005 pour la méthode). Chez le sorgho, la variation génotypique de l'angle des racines nodales a été identifiée (Singh et al., 2010,2012) et ces caractères sont considérés comme une cible potentielle pour le programme de sélection soit pour l'enracinement en profondeur (angle étroit), soit pour l'enracinement en plantations en

rang sauté (angle racinaire peu profond). Par la suite, une plateforme de phénotypage a été développée à une échelle permettant le phénotypage d'une population de cartographie génétique et des QTLs pour l'angle des racines nodales ont été identifiés. Il a été démontré qu'ils se situent dans la même position que les QTLs pour les caractères liés à l'adaptation à la sécheresse. Ces trois exemples, tirés d'une plus grande variété d'utilisations des caractères racinaires dans la sélection variétale (tableau 2) illustrent comment des techniques simplifiées (c.à.d. un système hydroponique ou des mesures de l'angle racinaire entre deux plaques minces) peuvent suffire à déterminer la variation génotypique des caractères qui sont fortement liés à la performance au champ.

Tableau 1-2 : Traits structuraux et fonctionnels identifiés comme potentiellement importants pour la sélection de la résistance à la sécheresse

Traits	Espèces	QTLs	Sources
Longueur racinaire	Riz, blé, maïs	Oui	(Price et al., 2002); (MacMillan et al., 2006); (Courtois et al., 2009) ; (Tuberosa et al. 2002)
Biomasse racinaire	Riz, maïs	Oui	(Courtois et al., 2003)
Epaisseur racinaire	Riz, maïs	Oui	(Zheng et al., 2000) ; (Tuberosa et al., 2002)
Biomasse totale racinaire	Blé, maïs	Oui	(Tuberosa et al., 2002) ; (Sharma et al., 2011)
Densité de longueur racinaire (DLR)	Pois chiche	Non	(Kashiwagi et al., 2005)
Angle des racines séminales	Blé	Oui	(Christopher et al., 2013)
Nombre de racines séminales	Blé	Oui	(Christopher et al., 2013)
Angle des racines séminales	Maïs, Sorgo	Oui	(Giuliani et al., 2005) ; (Singh et al., 2010, 2012)
Profondeur d'enracinement	Blé, Pois chiche	Non	(Sayar et al., 2007) ; (Varshney et al. 2014)
Diamètre des racines coronaires	Maïs	Oui	(Giuliani et al., 2005)
Nombre et taille des vaisseaux de xylème	Riz, blé	Oui	(Uga et al., 2008), (Richards et al., 1989)
Aérenchyme cortical racinaire	Maïs	Oui	(Mano and Omori, 2009)

4. Modélisation architecturale du système racinaire

La capacité des racines à assurer l'alimentation hydrominérale de la plante dépend de l'ASR (Lynch, 1995,2007 ; Comas et al., 2013 ; Lynch et al., 2014), mais aussi des caractéristiques hydrauliques racinaires. Les systèmes racinaires semblent très plastiques et leur structure est le résultat d'interactions complexes entre les régulations génétiques et environnementales. Ces

interactions génèrent des boucles de rétroaction dynamiques dans lesquelles l'hétérogénéité du sol modifie la croissance des plantes, qui à leur tour modifient le sol en prélevant de l'eau et des éléments nutritifs, etc. Une manière d'étudier et de résoudre un système de rétroaction aussi complexe est d'utiliser des modèles. Étant cachés sous terre, les systèmes racinaires sont particulièrement difficiles à modéliser. Néanmoins, de nombreux modèles racinaires architecturaux ont été développés au cours des 40 dernières années. Dans tous les cas, la toute première étape du processus de modélisation consiste à choisir une représentation adéquate (c'est-à-dire un encodage formel) de la structure racinaire.

En raison de la difficulté inhérente à l'évaluation de la distribution spatiale précise des racines dans le sol, les premiers modèles architecturaux du système racinaire étaient des modèles continus fondés sur des estimations de la distribution de la densité de longueur racinaire dans le sol au cours du temps et en fonction de la profondeur (Dupuy et al., 2010). Un premier exemple de tels modèles a utilisé des équations de diffusion pour modéliser la dispersion des racines dans le sol (Page et Gerwitz, 1974). Cependant, les modèles de distribution de densité se basaient sur des paramètres synthétiques comme un seul descripteur du système racinaire, et étaient fondés sur l'hypothèse selon laquelle les racines se distribuent de façon régulière dans le sol. Une telle hypothèse n'est pas vérifiée dans au champ où une distribution discontinue des racines est observée, probablement en raison d'une distribution hétérogène des effets environnementaux. En tant que tels, les modèles continus simples ne peuvent pas facilement prendre en compte des effets tels que le clustering racinaire qui est déterminant pour l'acquisition de ressources (Dupuy et al., 2010). Par conséquent, plutôt que de se concentrer sur la régulation précise du développement de l'ASR, ces types de modèles architecturaux continus conviennent mieux pour donner des descriptions synthétiques de l'ASR dans des environnements globaux. Comme ils peuvent être utilisés pour déduire des informations architecturales manquantes ou imprécises, il est préférable d'utiliser des modèles continus pour étudier l'ASR lorsque les systèmes racinaires sont partiellement ou totalement inaccessibles, par exemple lorsqu'on étudie des arbres matures ou des plantes cultivées en plein champ. Afin de pouvoir étudier l'ASR dans des conditions hétérogènes de sol régnant au champ, le modèle continu peut être couplé à des approches statistiques permettant de décrire des cartes statistiques de densité racinaire dans le sol (Chopard et Siband, 1999). La principale limite de ces modèles couplés réside dans le fait qu'ils reposent sur des données de paramétrage qui doivent être générées par des fouilles *in situ* fastidieuses et des mesures manuelles de différentes parties du système racinaire dans le sol (Chopard et Siband, 1999).

L'ASR émerge de l'interaction entre les processus de développement des racines et leur environnement. Comme ils ne tiennent pas compte des racines individuelles, les modèles continus ne peuvent pas facilement tenir compte de la rétroaction existant entre les racines et le sol. Par conséquent, de nouvelles approches étaient nécessaires pour comprendre comment le sol est exploré par la plante à l'échelle de l'axe racinaire individuel (Pierret et al., 2007). Cette considération a donné naissance au développement de modèles racinaires plus complexes. Ces modèles sont basés sur la description explicite des processus de développement, de croissance et de ramification des racines entraînant le développement de modèles 1D, 2D ou 3D (Dunbabin et al., 2013). De tels modèles discrets et explicites considèrent l'architecture racinaire à travers sa topologie et sa géométrie complètes et peuvent être basés sur plusieurs formalismes mathématiques distincts (Godin, 2000, Balduzzi et al., 2017). Deux des formalismes les plus populaires utilisés pour représenter l'architecture discrète des plantes en général sont les graphes d'arbre multi-échelle ou "multiscale tree

graphs" (MTGs ; Godin et Caraglio, 1998 ; Godin et al., 1999 ; Godin et al., 2005) et les L-systèmes (Prusinkiewicz et Lindenmayer, 1990).

Les MTGs ont été développés sur la base du concept de modularité des plantes et visent à décrire les différentes parties des plantes sous forme de graphes arborescents, eux-mêmes intégrés dans une structure arborescente (Godin et al., 1997). Les MTG permettent le codage topologique et géométrique de n'importe quel type de plantes et ont été utilisés comme standard pour décrire le développement et l'architecture des plantes d'un large éventail d'espèces (Godin and Caraglio, 1998 ; Danjon et al., 1999 ; Godin, 2000 ; Guédon and Barthélémy, 2001 ; Danjon and Reubens, 2008 ; Fournier et al., 2010 ; Griffon and Coligny, 2014 ; Garin et al., 2014). Le formalisme MTG a notamment été utilisé comme principale structure de données pour la plate-forme OpenAlea (<http://openalea.gforge.inria.fr>), un environnement logiciel dédié à la modélisation des plantes qui intègre des algorithmes conçus pour créer, parcourir, modifier et étendre les MTGs (Pradal et al., 2008 ; Pradal et al., 2015), ainsi que des algorithmes pour convertir les MTGs au formalisme RSML récemment défini et vice-versa (Lobet et al., 2015).

Bien que les MTGs puissent être étendus pour fournir une considération dynamique de l'architecture des plantes, ils sont des descriptions structurales intrinsèquement statiques. Une autre façon d'encoder l'architecture végétale est de la voir comme le résultat de processus itératifs de développement et d'essayer de l'exprimer en utilisant un formalisme procédural. C'est le point de vue choisi dans le formalisme des L-systèmes (Lindenmayer, 1968). Ce formalisme utilise un langage symbolique pour décrire la plante comme une chaîne de caractères entre crochets. Chaque caractère représente un module donné de développement de la plante (mérisme, organes, métamères, segments, axes, etc.). Les règles de développement sont spécifiées en tant que règles de réécriture pour chaque type de caractères possible, en indiquant s'il reste le même ou est remplacé par un autre caractère ou groupe de caractères à chaque itération. Le caractère répétitif et récurrent de la structure végétale permet ainsi de capturer et de recréer l'architecture du développement des plantes à travers le temps en discrétisant la plante comme un ensemble de caractères et en spécifiant un ensemble réduit de règles de réécriture (Prusinkiewicz, 2004).

Depuis leur première formalisation, les L-systèmes ont été implémentés et étendus à travers différents langages et systèmes de modélisation, notamment cpfg (Prusinkiewicz et Lindenmayer, 1990 ; Prusinkiewicz et Karwowski, 1999), lpfg (Karwowski et Prusinkiewicz, 2003), XL (Kniemeyer et Kurth, 2008) et plus récemment L-Py (Boudon et al., 2012). Ce dernier volet de l'implémentation du formalisme des L-systèmes a été conçu pour permettre la conversion mutuelle entre L-strings et les MTGs. Ceci offre la possibilité d'utiliser le grand nombre de composants, d'outils et d'algorithmes intégrés disponibles déjà conçus pour les MTGs en conjonction avec les L-systèmes (Boudon et al., 2012). Bien que les formalismes structuraux et procéduraux aient été initialement conçus en tenant compte de la structure de la partie aérienne des plantes, ils ont tous deux été utilisés avec succès pour générer des modèles explicites et discrets de systèmes racinaires. Par exemple, l'architecture du système racinaire mature de *Pinus pinaster* a été reconstruite à partir de données de digitalisation 3D en utilisant une approche MTG (Danjon et al., 2005). Chez la même espèce, des systèmes racinaires simulés de type MTG ont été utilisés pour étudier l'ancrage des plantes et sa réponse aux modifications architecturales (blessures de la racine, absence de racine principale, systèmes racinaires élagués, etc ; Khuder et al., 2007 ; Danjon and Reubens, 2008). Un autre exemple est

Root Box (Leitner et al., 2010b) qui représente l'architecture et la croissance des racines à l'aide de L-systèmes. Il est encodé dans Matlab et a été appliqué à l'étude du système racinaire du maïs. Ce modèle utilise une approche modulaire pour intégrer l'interaction entre les racines et le sol et peut être utilisé pour calculer des propriétés complexes du système racinaire, comme la distribution de la densité de longueur racinaire pour différents modèles de sol (Leitner et al., 2010a). Le code du modèle est accessible au public (<http://www.boku.ac.at/marhizo/simulations.html>) et a déjà été couplé à différents modèles de sol pour simuler l'influence du chimiotropisme sur la croissance des racines (Schnepf et al., 2011), l'effet de l'exsudation des racines sur l'acquisition du phosphate (Schnepf et al., 2012), ou l'impact de l'architecture des racines sur l'acquisition de l'eau dans différentes conditions hydrologiques (Tron et al., 2015). A part les MTGs et les L-systèmes, un autre formalisme est l'approche fractale, qui utilise des concepts mathématiques initialement développés pour l'étude des modèles géométriques dans la nature et, en particulier, pour caractériser des patterns auto-similaires. Ce formalisme spécifique a notamment été utilisé pour développer un modèle architectural 3D statique du système racinaire de *Gliricidia sepium* (Ozier-Lafontaine et al., 1999). Ce modèle a été en mesure de prédire efficacement les motifs de ramifications des racines et certains caractères racinaires à l'échelle de la plante comme la matière sèche racinaire, la longueur totale racinaire et le diamètre du système racinaire (Noordwijk et Mulia, 2002 ; Doussan et al., 2003).

Du point de vue de la sélection, tous ces formalismes d'encodage donnent un accès pratique aux descripteurs de la structure racinaire et permettent une quantification facile de la forme du système racinaire. Cependant, ils ne suffisent pas à eux seuls à comprendre comment la structure racinaire émerge et doivent donc être couplés avec des règles de développement mécanistes. De plus, une fois que les formalismes appropriés sont intégrés dans les modèles racinaires et que leurs fonctions sont validées, il faudra valider les conditions dans lesquelles les phénotypes racinaires qui émergent de ces modèles ont un effet démontré sur la productivité des cultures. Par exemple, chez le maïs, il a été démontré qu'une densité de racine latérale réduite est bénéfique pour l'adaptation des cultures au stress hydrique en raison d'un coût réduit du carbone (Zhan et al., 2015). Dans ce cas, un lien clair pourrait être établi entre un formalisme d'encodage bien défini et son expression sous la forme d'un phénotype important pour une perspective de sélection.

Depuis les années 80, de nombreux modèles mécanistes et dynamiques d'architecture racinaire ont été développés pour étudier la croissance et la fonction des racines (Dunbabin et al., 2013). Ils s'appuient généralement sur la description de différentes règles de développement mécanistes en fonction de l'ordre de ramification des racines et/ou du type de racine. Ces règles doivent être calibrées par rapport aux données obtenues par phénotypage à grande échelle ou par des mesures expérimentales spécifiques. Différents types de racines peuvent être caractérisés par des descripteurs ou des critères de développement tels que le taux de croissance, la variabilité de ramification, la densité de ramification, l'efficacité du tropisme, la croissance radiale, etc. Chaque critère est considéré comme un paramètre distinct pour la génération des modèles structuraux 2D ou 3D (Figure 1, Pages, 2002). Le développement de l'ensemble du système racinaire est simulé en points temporels discrets sur la base des règles morphogénétiques spécifiées (Doussan et al., 2003 ; Prusinkiewicz, 2004). Ces règles régissent l'initiation (branchement), l'émergence et la croissance de nouveaux axes mais peuvent également intégrer des règles pour la sénescence racinaire et/ou des règles, décrivant l'influence de différents tropismes sur le développement racinaire (thigmotropisme,

hygrotopisme, chimiotropisme, gravitropisme, etc.). Deans et Ford (1983) ont développé l'un des premiers modèles racinaires mécanistes 3D. Ce modèle a permis de simuler un système racinaire excavé de *Sitka pruce*, âgé de 16 ans, et d'étudier l'impact du vent sur le développement et la stabilité de l'arbre (Deans et Ford, 1983). Il a inspiré l'élaboration de modèles mécanistes racinaires 3D ultérieurs d'autres espèces utilisant la même méthode pour décrire les processus élémentaires de croissance et de ramification des systèmes racinaires. Un exemple d'un tel modèle ultérieur est ROOTMAP (Diggle, 1988a, b) qui simulait la croissance racinaire et l'architecture des systèmes racinaires fibreux. Il considérait les paramètres mécanistes de croissance (par ex. taux d'élongation des racines) et de ramification (angle de ramification, densité de ramification, temps de retard de ramification, ordre de ramification, etc.). Ce modèle a été utilisé pour simuler un large éventail de génotypes de lupin avec une grande précision en utilisant des données obtenues à partir d'un système de phénotypage semi-hydroponique (Chen et al., 2011). Il a depuis lors été étendu pour intégrer un modèle de sol 3D, représentant ainsi la plasticité du système racinaire dans un environnement de sol mixte et permettant de modéliser la dynamique d'assimilation des nutriments à partir de cet environnement (Dunbabin et al., 2002). Pagès et al (1989) ont utilisé la même approche que Diggle (1988a, b) pour produire un modèle 3D de l'ASR du maïs en utilisant des observations empiriques pour définir des règles morphogénétiques et différents processus de croissance dépendant de l'ordre de ramification et de l'origine racinaire de l'inter-nœud (Pagès et al., 1989). Sur la base des concepts développés par les modèles antérieurs (Diggle, 1988a, b ; Pagès et al., 1989), le modèle SimRoot a été conçu avec un meilleur focus sur la visualisation, en tenant compte de l'hétérogénéité spatiale des processus de croissance racinaire par une description cinématique de la variation des caractéristiques de croissance le long des axes racinaires (Lynch et al., 1997). Il a été paramétré en utilisant des jeux de données empiriques obtenues dans différents environnements de croissance et a été utilisé pour prédire avec précision la croissance des systèmes racinaires du maïs et des haricots (Ge et al., 2000 ; Postma et Lynch, 2010). SimRoot a également été étendu pour intégrer les interactions entre les systèmes racinaires (Zhang et al., 2014), l'efficacité d'acquisition du phosphore (Ma et al., 2001), l'allocation de carbone (Nielsen et Lynch, 1994 ; Walk et al., 2006 ; Postma et Lynch, 2011) et les échanges tige/racine par couplage avec le modèle LINTUL (Postma et Lynch, 2011 ; Dunbabin et al., 2013). Un autre modèle racinaire mécaniste générique est Root Typ (Pagès et al., 2004). Contrairement aux modèles précédents qui différenciaient le comportement des racines en fonction de leur ordre de ramification, RootTyp repose sur la détermination explicite de différents types de racines (avec des propriétés de croissance différentes comme la densité de ramification ou le taux d'élongation) indépendamment de leur ordre de ramification (Pagès et al., 1989). RootTyp a été utilisé pour représenter une grande variété de systèmes racinaires de plantes et a été paramétré à l'aide de divers jeux de données architecturales (Collet et al., 2006 ; Garré et al., 2012). Il intègre la stochasticité par l'inclusion du caractère aléatoire dans certains paramètres géométriques ou topologiques (par ex. trajectoires de racines). Particulièrement intéressant dans le contexte de l'étude de la tolérance à la sécheresse induite par les racines, il convient de noter que RootTyp a également été étendu pour fournir une description dynamique de l'approvisionnement en eau dans le sol (Doussan et al., 2006 ; Draye et Pagès, 2006).

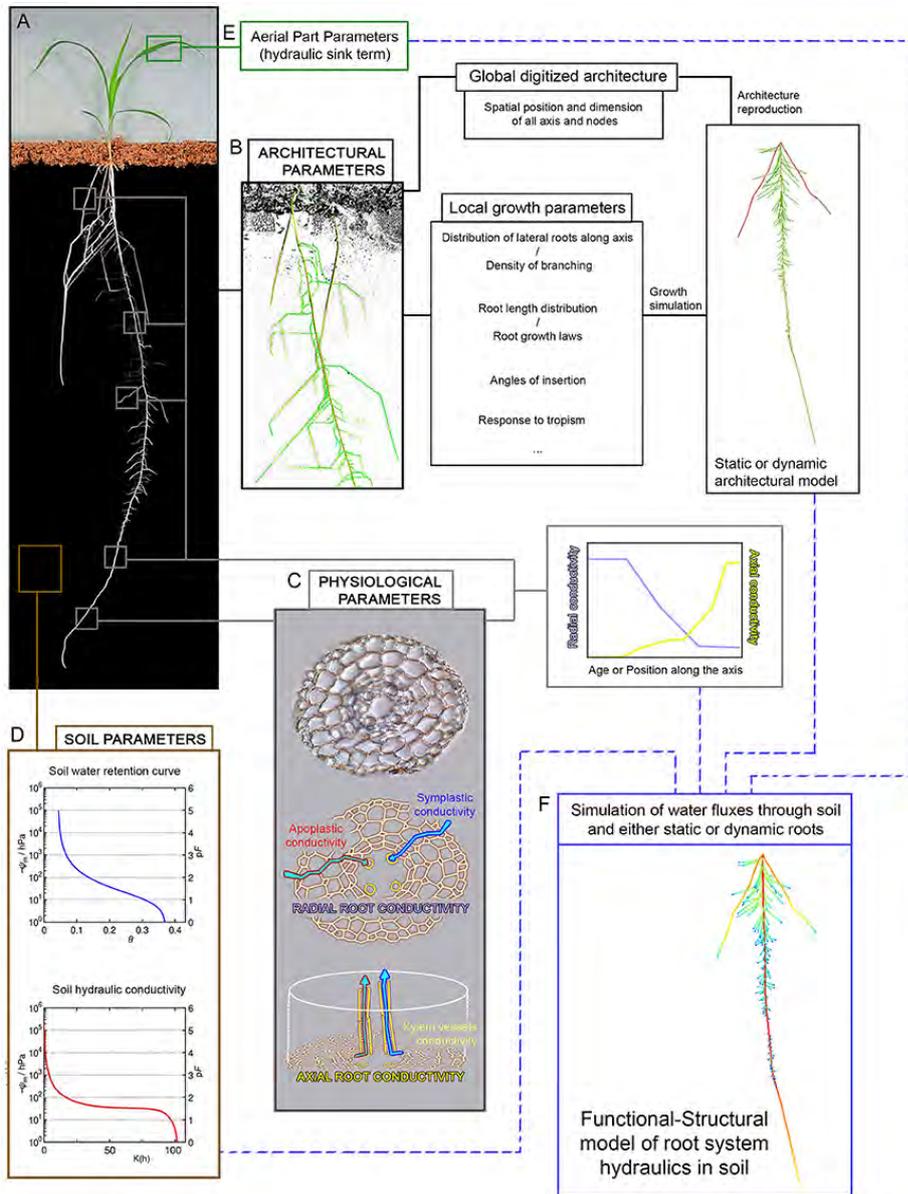


Figure 1-1 : Acquisition de paramètres pour les modèles racinaires hydrauliques.

La génération de modèles racinaires hydrauliques nécessite plusieurs jeux de paramètres qui sont souvent spécifiques au modèle. Dans le cas idéal, ces paramètres sont générés à partir d'expériences de phénotypage. (A) Le type de technique de phénotypage disponible (voir Tableau 1) conditionnera le type et la quantité de données utilisables pour la définition des paramètres, mais dans tous les cas, il est nécessaire d'avoir au moins accès à des données d'architecture racinaire. D'une manière générale, les modèles racinaires hydrauliques complets comprenant un compartiment de sol tels que R-SWMS par exemple, nécessitent quatre types de paramètres. Les paramètres architecturaux acquis par l'analyse d'images de la structure racinaire (B) peuvent être utilisés de deux façons distinctes : soit l'architecture racinaire complète est digitalisée et la structure racinaire est reproduite par computation, soit l'architecture racinaire est utilisée pour déterminer les paramètres de croissance locaux qui peuvent à leur tour être utilisés pour créer une architecture racinaire représentative par simulation de croissance.

Les paramètres physiologiques (C) relatifs au transport de l'eau sont principalement acquis par des mesures histologiques et physiologiques. La conductivité racinaire radiale est une fonction du transport d'eau apoplastique (via les parois cellulaires) et symplastique (à travers les cellules) et est difficile à évaluer, nécessitant souvent d'être estimée à travers un proxy tel que la mesure par sonde à pression dans les couches cellulaires externes. La conductivité racinaire axiale dépend de la taille et de la forme des vaisseaux du xylème et peut être partiellement extrapolée à partir des mesures cellulaires et de l'application de la loi de Hagen-Poiseuille. Ces deux paramètres doivent être évalués le long de l'axe racinaire et/ou pour différents âges racinaires afin de générer des profils de conductivité. Les paramètres du sol nécessaires (D) sont les profils de rétention d'eau et la conductivité hydraulique du sol, ainsi qu'une description éventuelle de la structure du sol. Enfin, selon le modèle, les paramètres de la partie aérienne (E) peuvent être plus ou moins explicites et sont utilisés pour exprimer un terme de puit hydraulique ("sink term") entraînant l'absorption d'eau par la racine. Pris dans leur ensemble, ces quatre ensembles de paramètres peuvent être utilisés pour simuler la dynamique des flux d'eau à travers le sol et les racines et pour étudier les patterns de distribution de l'eau dans un environnement donné (F).

Un dénominateur commun pour tous ces modèles mécanistes utiles en tant qu'outils prédictifs est leur dépendance à l'égard des méthodes de phénotypage décrites précédemment pour fournir les données architecturales nécessaires à la calibration des règles du modèle et à la validation des prédictions du modèle (Figure 1). En fonction du modèle considéré et de la nature de la procédure d'analyse d'image suivant l'imagerie du système racinaire, le calibrage des paramètres peut être effectué à partir de descripteurs globaux (par exemple, la distribution statistique des densités racinaires dans le sol, ou au contraire la description complète et précise de la structure des racines) ou à partir de mesures quantitatives des caractéristiques architecturales spécifiques locales ou des lois de croissance (densités racinaires, distribution de la longueur des racines ou vitesse de croissance des racines, angle d'insertion des racines, etc.). Dans les cas idéaux, au moins deux jeux de données indépendants seront utilisés pour la définition des paramètres, l'un pour calibrer le modèle et l'autre pour valider ses prédictions.

Après la définition des paramètres, on s'attend à ce que les modèles fournissent des architectures racinaires digitales basées sur les paramètres d'entrée, soit reproduites à partir de données structurelles ou issues de lois locales sur la croissance. Ces architectures simulées doivent ensuite être validées par rapport aux jeux de données supplémentaires. Selon le modèle et la nature de ces jeux de données, cette validation peut se faire soit par comparaison structurelle directe de l'architecture, soit par l'utilisation de descripteurs indirects (par ex. quantité de biomasse racinaire par horizon pédologique, distribution de la longueur racinaire entre les différents ordres racinaires, etc.). Dans certaines circonstances particulières, un seul jeu de données peut être disponible pour la calibration et la validation. Dans ce cas, il est toujours possible de procéder au paramétrage du modèle en utilisant seulement une partie des données disponibles, en le validant par rapport au reste des données et en répétant cette procédure pour toutes les combinaisons possibles de sous-ensembles de données.

5. Conception des modèles structure-fonction de l'hydraulique racinaire

Les modèles de développement mécanistes peuvent être couplés à des processus fonctionnels afin d'offrir une vision intégrée qui pourrait éventuellement appuyer les programmes de

sélection assistée par modèle (Figure 1). L'un de ces processus fonctionnels est l'absorption et le transport de l'eau par les racines des plantes. La sécheresse est l'un des principaux facteurs limitant la productivité des plantes (Lobell et Gourdjji, 2012); l'utilisation de modèles pour comprendre où, quand et comment l'eau est absorbée et transportée du sol par les racines des plantes pourrait donc aider à améliorer l'utilisation de l'eau en optimisant l'ASR des plantes par le biais de la sélection assistée par idéotype et par des changements dans les pratiques de gestion agricole dirigés par les modèles (Lynch, 2007; Blum, 2009; Palta et al., 2011; Lynch et al., 2014). Il serait également important d'associer ces approches de modélisation à un montage expérimental permettant une évaluation très précise de l'extraction de l'eau. Par exemple, l'utilisation d'un système lysimétrique pour suivre de près l'utilisation de l'eau par les plantes (Vadez et al., 2014) a montré une variation génotypique du sorgho pour la capacité d'extraire l'eau du profil du sol (Vadez et al., 2011). Il serait intéressant d'étudier quel caractère d'enracinement ou quels traits peuvent expliquer les caractéristiques d'extraction de l'eau contrastées et si celles-ci peuvent être exploitées dans les futurs programmes de sélection variétale. De tels traits peuvent être macroscopiques et liés à la répartition des différents types de racines dans le sol, ou microscopiques et liés à des processus ou structures cellulaires (par exemple, taille des poils absorbants ou des cellules du xylème, modifications de la conductivité tissulaire par l'expression différentielle des aquaporines, etc.).

La dynamique de l'absorption d'eau par le sol est une question très complexe qui dépend à la fois des propriétés d'un système biologique dynamique (la racine) et d'un système physique hétérogène (le sol). Les études de la dynamique de l'eau dans le sol ont été initiées dans les années 1960 avec le travail novateur de Gardner (1960) qui se concentrait davantage sur le sol que sur les propriétés des plantes, mais qui a néanmoins servi de base aux travaux ultérieurs pour mieux comprendre les processus d'échange racine-sol. Ces travaux ultérieurs ont introduit les racines sous forme de termes de puits dans les modèles de distribution de l'eau du sol pour représenter l'absorption de l'eau par les racines (Feddes, 1974 ; Molz, 1981 ; Homae et al., 2002 ; Dardanelli et al., 2004). Ces modèles utilisent principalement une représentation continue du système racinaire, en la décrivant à l'aide de descripteurs de la densité de longueur des racinaires. Comme il a été démontré que la rétroaction entre la croissance du système racinaire et son environnement joue un rôle majeur dans la dynamique de l'absorption des ressources du sol (Doussan et al., 2003 ; Lynch et al., 2014), les FSPMs doivent idéalement être en mesure de considérer le feedback développemental.

Des FSPMs spécifiques racine-sol ont été développés pour étudier l'interaction entre l'hydrodynamique de l'eau du sol et le développement du système racinaire. Clausnitzer et Hopmans (1994) ont proposé un modèle hydraulique racinaire détaillé de type FSPM qui associait un modèle architectural racinaire 3D à un modèle de flux d'eau transitoire 3D. Ils ont modélisé l'interaction entre la croissance des racines et la distribution de l'eau dans le sol pour simuler l'absorption de l'eau dans les cultures. Dans leur modèle, les processus qui régissent le développement racinaire sont exprimés en fonction des conditions locales du sol, et le terme d'absorption racinaire du puit d'eau est exprimé en fonction de la transpiration et de la longueur des racines. Le sol lui-même est discrétisé et une grille à éléments finis sert de base au calcul des propriétés du sol. Benjamin et al. (1996) ont combiné un modèle racinaire 2D du système racinaire du maïs avec un modèle hydrodynamique 2D pour simuler les effets des patrons racinaires sur l'absorption d'eau. Somma et al (1998) ont étendu le modèle de Clausnitzer et Hopmans pour exprimer l'activité d'absorption de l'eau des racines en fonction

de l'âge des racines et pour simuler en outre le transport des solutés et l'absorption des nutriments.

Au-delà de ces modèles fondés essentiellement sur les flux d'eau dans le sol, la dynamique des flux d'eau dans les tissus végétaux a également été au centre des premières études de modélisation où les plantes ont été considérées en utilisant une analogie électrique (van den Honert, 1948). Dans ce premier effort de modélisation et les travaux subséquents, les tissus végétaux sont représentés à l'aide d'un réseau de résistances hydrauliques qui se comportent comme des résistances électriques, et le transport de l'eau est régi par une considération purement physique (van den Honert, 1948 ; Zimmermann, 1978). Le paramétrage de ces modèles nécessite cependant de pouvoir déterminer la valeur de la résistance hydraulique des tissus végétaux. Ceci a conduit au développement extensif de méthodes de mesure permettant l'estimation des paramètres physiologiques des transports d'eau dans les tissus (Hüsken et al., 1978 ; Steudle, 1993, 2000 ; Sperry et al., 2002 ; Sperry, 2011 ; Sperry et Love, 2015). De manière intéressante, ces méthodes de mesure permettent essentiellement de déterminer la conductance hydraulique plutôt que sa résistance. Comme ces deux valeurs physiques sont inversement liées, les modèles de transport de l'eau dans les tissus végétaux basés sur une analogie électrique peuvent utiliser l'une ou l'autre valeur pour leur paramétrage, à condition que les équations soient ajustées en conséquence. Ces modèles ont essentiellement besoin de deux types de conductances (ou résistances) pour leur paramétrage : les conductances axiale et radiale (figure 1). La conductance axiale est directement liée à la structure du tissu vasculaire. En supposant que les brins vasculaires sont de longs cylindres réguliers, leurs conductances peuvent être calculées directement à partir de l'application de la loi générique Hagen-Poiseuille. Ces valeurs de conductivité axiale prédites peuvent être ajustées en fonction de la proportion de vaisseaux embolisés existant dans l'espèce considérée. Le calcul de la résistance radiale dépend cependant du niveau de détail du modèle considéré, car il est le résultat de la combinaison des conductances des cellules contenues dans les couches tissulaires concentriques de l'axe de la plante.

En 1998, Doussan et al. ont proposé une nouvelle approche intégrant dans un cadre unique les connaissances sur les flux d'eau dans le sol, l'absorption de l'eau par les plantes, la structure vasculaire des plantes, les conductivités des tissus racinaires et l'ASR. Dans cette approche, le modèle architectural de Pagès et al (1989) a été combiné avec la description biophysique des flux d'eau dans les tissus racinaires considérés comme un réseau de conductances radiale et axiale de l'eau. Calibré à l'aide de conductances mesurées et estimées à partir du phénotypage des racines d'arbres, ce modèle peut simuler les flux d'eau des racines en calculant les potentiels hydriques le long du réseau de conductances. Dernièrement, Couvreur et al. (2012) ont élargi cette approche en calculant des solutions analytiques aux équations de flux d'eau pour l'architecture hydraulique complexe dans des simulations de la distribution des flux d'eau sous sécheresse. Chopard (2004) a simulé le transfert d'eau dans le système sol-racine en utilisant un modèle architectural racinaire 3D basé sur le formalisme MTG et intégrant les processus de transport d'eau dans des types de racines différenciés. Les modèles intégrés peuvent également résulter de la conjonction de plusieurs modèles indépendants préexistants. Par exemple, Javaux et al. (2008) ont développé le modèle R-SWMS à partir de la conjonction des modèles de Doussan et al. (1998, 2006) et de Somma et al. (1998), couplant un modèle de développement racinaire mécaniste à une connaissance approfondie et intégrée des processus hydrologiques du sol. R-SWMS peut être utilisé pour simuler diverses règles de distribution et de capture d'eau dans diverses conditions environnementales (Draye et al.,

2010 ; Couvreur et al., 2012). En plus d'être utilisés pour estimer l'absorption d'eau par les racines, ces modèles peuvent également être étendus pour étudier l'absorption des éléments nutritifs, comme l'ont fait Roose et Fowler (2004a, b) dans le cas de l'absorption du phosphate. Les derniers avancés en modélisation mettent également l'accent sur la problématique cruciale de la mise à l'échelle et de l'extrapolation des modèles (Meunier et al., 2017). La majorité des modèles hydrauliques des racines et du sol sont conçus et paramétrés à partir de données expérimentales générées au laboratoire ou en serre, alors qu'ils devraient idéalement être destinés à prédire le comportement des plantes cultivées au champ. Meunier et al. (2017) ont récemment proposé une solution numérique pour extrapoler le comportement racinaire global à partir d'ensembles de variables locales facilement mesurables au laboratoire ou en serre. Toutefois, cette solution ne peut être appliquée qu'aux systèmes racinaires présentant une structure très régulière, et le problème de la projection au champ des modèles pour les systèmes racinaires irréguliers et réalistes doit encore être abordé.

6. Validation des modèles structure-fonction de l'hydraulique racinaire

Les FSPMs racinaires hydrauliques peuvent être utilisés pour prédire la dynamique de distribution de l'eau dans le continuum plante-sol (Roose et Fowler, 2004a, b; Doussan et al. 2006 ; Javaux et al. 2008 ; Moradi et al. 2011 ; Couvreur et al. 2012). La qualité de ces prédictions dépend du calibrage correct des caractéristiques architecturales et fonctionnelles des racines et des propriétés hydrauliques du sol à partir des techniques de phénotypage et de mesure physique. On sait aussi que la génétique de la plante peut avoir un rôle profond sur l'hydraulique du système racinaire. Par exemple, Ehlert et al (2009) ont montré différentes conductivités hydrauliques dans les géotypes de maïs traités avec une gamme d'inhibiteurs des aquaporines. De plus, pour que les prédictions soient utiles à la sélection assistée par modèle, elles doivent elles-mêmes être validées par rapport à des paramètres environnementaux et physiologiques observables.

Les méthodes de validation de la prédiction des flux d'eau utilisent diverses techniques d'imagerie non-destructives et non invasives pour permettre l'observation en temps réel de la teneur en eau dans les systèmes racine-sol (Doussan et al., 2006; Garrigues et al., 2006; Perret et al., 2007; Pohlmeier et al., 2008; Carminati et al., 2010; Moradi et al., 2011). Les prédictions du modèle hydraulique racinaire de Doussan et al. (2006) ont été confrontées à un système expérimental visant à suivre la déplétion dynamique de l'eau autour des racines dans le sol (Garrigues et al., 2006). Le principe de ce système est de mesurer les changements de la valeur de transmission de la lumière entre les différents niveaux de saturation en eau de la matrice du sol et de les utiliser pour calculer l'absorption d'eau par le système racinaire dans tout le sol. Ce dispositif expérimental est un dérivé des systèmes rhizotron (tableau 1) et peut théoriquement être appliqué à n'importe quel type de système racinaire/ de sol, s'adaptant à des cultures à forte croissance telles que le maïs. Ce dispositif a montré que la prédiction du modèle hydraulique racinaire était qualitativement et quantitativement représentative de la dynamique de l'eau observée dans le système racine-sol, avec une déplétion d'eau plus importante à proximité de la racine. En ce qui concerne les systèmes de phénotypage où l'architecture racinaire n'est pas directement apparente, mais plutôt enracinée dans le sol, d'autres techniques doivent être utilisées pour quantifier le mouvement de l'eau à travers le sol et les racines, telles que l'imagerie par résonance magnétique (IRM). Pohlmeier et al. (2008)

ont utilisé l'IRM pour suivre les changements dans la dynamique d'absorption d'eau dans le sol. La teneur en eau du sol et l'architecture racinaire peuvent être visualisées en utilisant cette technique, et les résultats de l'imagerie ont révélé que l'absorption d'eau est plus élevée dans les zones où la densité racinaire est la plus élevée. Cette technique est toutefois encore limitée à l'imagerie en laboratoire pour les dispositifs expérimentaux de faible dimension, et n'est pas encore directement applicable au champ ou pour les rhizolysimètres. La création d'appareils d'IRMs portables est l'un des défis à relever pour valider la prédiction de modèles hydrauliques sur des plateformes de phénotypage *in situ* et à grande échelle. Comme alternative à l'IRM, Carminati et al. (2010) ont utilisé la radiographie neutronique pour visualiser les distributions de la teneur en eau 2D dans le sol dans des conditions de sécheresse et après une ré-humidification suivante afin d'étudier le rôle de la rhizosphère dans l'absorption d'eau et la tolérance à la sécheresse. Bien que les caractéristiques chimiques et physiques de la rhizosphère se soient avérées différentes de celles du reste du sol (Strayer et al., 2003 ; Gregory, 2006; Hinsinger et al., 2009), les effets de ces propriétés spécifiques sur l'absorption d'eau sont généralement négligés dans les modèles racinaires hydrauliques. Les patterns de distribution de l'eau en 2D observés par radiographie neutronique ont montré que la teneur en eau de la rhizosphère est plus élevée que celle du reste du sol pendant le séchage et inversement pendant la ré-humidification. Ces observations ont été utilisées pour déterminer les courbes respectives de rétention d'eau de la rhizosphère et du reste du sol. Compte tenu de ces paramètres, une simulation de flux d'eau pour une racine unique selon le modèle de Gardner (1960) suggère que la rhizosphère agit en fait comme un tampon pour atténuer l'impact de la sécheresse et assurer une disponibilité en eau en période de stress hydrique. Moradi et al. (2011) ont fait progresser cette ligne de recherche en utilisant la tomographie neutronique pour quantifier et visualiser la dynamique de la teneur en eau en 3D avec une grande résolution spatiale dans la rhizosphère de trois espèces végétales différentes. Ils ont observé une augmentation de la teneur en eau dans le sol proche des racines (rhizosphère) et les observations ont été cohérentes chez les trois espèces (pois chiche, lupin blanc et maïs), confirmant les conclusions de Carminati et al. (2010). Les profils expérimentaux de rétention d'eau mesurés ont été utilisés dans un modèle analytique 3D simplifié qui a confirmé une fois de plus la conclusion du modèle 2D précédent, soulignant l'importance de la rhizosphère dans les processus d'absorption d'eau et son intérêt potentiel en tant que cible pour les programmes de sélection de la tolérance à la sécheresse. Dans une autre série d'études, Zarebanadkouki et al. (2012, 2013, 2014) ont utilisé la radiographie neutronique couplée à l'injection d'eau deutérisée D_2O pour suivre la trace des flux d'eau dans les racines. Le D_2O a été injecté dans les racines et sa dynamique de transport a été suivie de près grâce à la radiographie neutronique en séries temporelles. Pour quantifier le transport local de D_2O à travers les flux convectifs, un modèle diffusif-convectif a été développé, prenant en compte les différentes voies d'eau disponibles dans les tissus végétaux (apoplastique, cellule à cellule). Les prévisions du modèle sur les flux de D_2O étaient en harmonie avec les mesures expérimentales du flux axial de D_2O à l'intérieur des racines des plantes de lupin de 24 jours.

Dans tous ces cas, les prédictions des différents FSPMs de l'hydraulique racinaire peuvent donc théoriquement être validées par rapport à des données expérimentales mesurées au laboratoire, ce qui conforte l'intérêt de ces modèles pour étudier le comportement des plantes en ce qui concerne l'acquisition d'eau. Toutefois, ces différentes méthodes de validation présentent toutes des limites similaires, car elles ne peuvent pas être facilement transposées

aux mesures au champ et se limitent donc presque exclusivement à la validation des prédictions au laboratoire et en serre. Ce point, entre autres, constitue l'un des défis qu'il faut relever pour promouvoir l'utilisation des modèles FSPM dans les futurs programmes de sélection. En particulier, il faut établir un lien entre le phénotype racinaire que ces modèles sont en mesure de prédire et les phénotypes racinaires ou végétaux qui auraient un effet démontré sur le rendement des cultures dans les conditions régnant au champ. Une autre limite des méthodes de validation actuelles est l'absence de moyens de générer des environnements hydrauliques anisotropes dans les plateformes de phénotypage existantes. Afin de prédire avec précision l'impact de la disponibilité de l'eau dans l'environnement sur l'architecture racinaire, les modèles doivent intégrer des règles exprimant la rétroaction existante entre la croissance des racines et l'acquisition de l'eau. Ces règles doivent à leur tour être paramétrées et validées par rapport aux données expérimentales. Les plateformes de phénotypage existantes ne permettent pas de contrôler facilement le potentiel hydraulique local du milieu racinaire: les essais au champ se limitent à contrôler l'irrigation globale; les plantes cultivées en rhizotrons sont généralement irriguées soit du haut vers le bas, soit du bas vers le haut, ce qui entraîne un gradient d'eau induit par la gravité dans le sol; le dispositif expérimental à base de milieu liquide est par définition saturé en eau et les systèmes aeroponiques sont isotropiques en termes de disponibilité d'eau. Il existe actuellement plusieurs façons d'améliorer cette situation et nous ne citerons que quelques possibilités pour certains de ces systèmes de phénotypage, qu'ils soient ou non poursuivis actuellement par différents groupes: les rhizotrons peuvent être améliorés par une subdivision prédéfinie du sol en compartiments ayant des propriétés hydrauliques différentes; une autre possibilité serait de concevoir un dispositif pour fournir de l'eau à différents points du rhizotron, peut-être par la distribution de gouttes capillaires à travers les plaques du dispositif - cette dernière possibilité pourrait également être adaptée aux configurations de rhizolysimètres par une alimentation différentielle en eau le long de la colonne; le dispositif de phénotypage en milieu liquide peut être améliorée en utilisant des billes hydro-rétractrices en plus ou au lieu de billes de verre comme support mécanique, modifiant la proportion et / ou la distribution de ces billes pour affecter le profil du potentiel hydraulique autour du système racinaire. Ces nouveaux systèmes permettraient au modélisateur d'avoir accès à des données sur la réponse de la racine aux changements de son environnement et pourraient également être utilisés pour faciliter les tests pour un scénario hypothétique de sécheresse en privant d'eau sélectivement certaines parties du système racinaire. Cela aiderait, en retour, les modèles à prédire et à valider l'architecture racinaire optimale pour un environnement soumis à des contraintes hydriques données.

7. Lier la prédiction des modèles à la sélection variétale

Bien que les méthodes de phénotypage de haute technologie comme la tomographie à rayons X et les modèles d'architecture racinaire fonctionnelle peuvent sembler trop théoriques pour être utiles dans les études de sélection à première vue, il existe en fait un nombre croissant d'études concernant des modèles basés sur le phénotypage racinaire qui prédisent avec succès l'amélioration de la performance associée à la sélection de certains caractères racinaires. Par exemple, une étude sur le sorgho a montré que l'avantage des lignées introgressées avec un QTL "staygreen" provenait de la capacité à limiter la transpiration sous forte demande évaporative. Le modèle de culture virtuelle prédisait un net avantage de ce trait en termes de rendement en grains. Il a ensuite été découvert que ce caractère, mesuré au niveau de la tige,

pouvait être lié aux différences de conductibilité hydraulique racinaire et que des lignées contrastées ont été identifiées, ayant des caractéristiques hydrauliques racinaires différentes (Kholová et al., 2014). Un autre exemple chez le maïs a utilisé la modélisation pour prédire l'évolution du rendement du maïs au cours du siècle dernier, et a montré que les changements dans l'architecture racinaire étaient la raison la plus probable de l'augmentation du rendement (Hammer et al., 2009). Une étude de modélisation sur le pois chiche a montré que l'augmentation de la vitesse de croissance des racines, qui était liée à la profondeur d'enracinement et à la densité de l'enracinement, risquait d'entraîner un épuisement plus rapide de l'eau du sol, entraînant une pénalité sur le rendement (Vadez et al., 2012). Au contraire, l'augmentation de la profondeur d'extraction de l'eau était le moyen par lequel le rendement pouvait être augmenté. Des travaux similaires ont été effectués sur le blé, montrant encore une fois l'intérêt d'une densité racinaire plus abondante en profondeur (Manschadi et al., 2006).

8. Défis futurs des approches FSPM

Dans le contexte des changements climatiques globaux et des préoccupations croissantes concernant les limites des méthodes agricoles héritées de la Révolution Verte, il est de plus en plus admis qu'une deuxième révolution verte proviendra à la fois de la prise en compte des racines des plantes, de l'utilisation de modèles et de la biologie des systèmes pour promouvoir une sélection conduite de manière plus mécaniste et des pratiques agricoles plus rationnelles (Lynch, 2007; Lynch et al., 2014).

Nous avons vu ici comment les FSPMs développés sur la base des progrès des techniques de phénotypage et de modélisation peuvent fournir des informations sur les mécanismes du développement racinaire et d'acquisition d'eau. Ces modèles prédictifs ont un triple intérêt. Tout d'abord, ils permettent de quantifier la contribution respective de chaque paramètre du système racinaire à l'acquisition d'eau par des approches d'analyse de sensibilité, et aident ainsi à concentrer les efforts de sélection sur les phènes les plus importants. Deuxièmement, ils peuvent être utilisés pour explorer l'espace structure-fonction de la plante afin de trouver les idéotypes racinaires intégrés les mieux adaptés aux différents scénarios environnementaux. Ces idéotypes peuvent ensuite servir de cibles et de lignes directrices pour les projets de sélection ultérieurs (Lynch, 2013). Troisièmement, ils offrent la possibilité d'évaluer rapidement et à moindre coût l'effet des stratégies agricoles alternatives *in silico* avant de les appliquer aux essais au champ. Par exemple, les FSPMs racinaires hydrauliques peuvent être utilisés pour tester différents temps et amplitudes de stratégies d'irrigation et pour optimiser celles-ci en ce qui concerne la dynamique des capacités d'acquisition d'eau des plantes. Pourtant, malgré tous ces avantages, les FSPMs de l'hydraulique racinaire sont toujours confrontés à un certain nombre de défis.

Par exemple, l'analyse d'images automatisée est actuellement le goulot d'étranglement de la plupart des approches de phénotypage du système racinaire (Furbank et Tester, 2011 ; Roose et al., 2016). Ce problème pourrait être résolu de deux façons, soit en diminuant le niveau de bruit dans les données générées, soit en améliorant l'analyse des données bruitées. On peut réduire le rapport bruit/signal en améliorant les systèmes de phénotypage pour permettre une meilleure visualisation et une meilleure capture de la structure racinaire, en utilisant par exemple les avancées technologiques telles que l'IRM (Stingaciu et al., 2013 ; Metzner et al., 2015), la radiographie neutronique (Leitner et al., 2014a) ou l'imagerie simultanée du système

racinaire sous différents angles pour résoudre le problème de chevauchement racinaire. En revanche, l'amélioration de l'analyse des données bruitées reposera principalement sur les avancés en analyse d'image et sur le développement de nouveaux algorithmes de détection des signaux. De plus, même avec des approches entièrement automatisées, la communauté des sciences végétales devra faire face à de nouveaux défis tels que la reproductibilité des expériences computationnelles (Cohen-Boulakia et al., 2017) et la gestion de très grandes quantités de données (Pradal et al., 2017). La mise au point de nouvelles méthodes de calcul en phénotypage (par ex., les "workflows" scientifiques) et la disponibilité de très grandes infrastructures distribuées (c.à.d., "cloud", grille) seront nécessaires pour relever les nouveaux défis qui apparaissent avec la nécessité de traiter une très grande quantité de données de manière automatisée et reproductible (Bucksch et al., 2017).

Un autre défi est la difficulté d'acquérir des données sur l'architecture et la physiologie racinaires au champ, où la conjonction des FSPMs et des méthodes de sélection devrait idéalement avoir lieu. Un des moyens de relever ce défi sera le progrès technologique, comme la mise au point de techniques de radars souterrains ou d'appareils d'IRMs transportables qui permettront l'imagerie non-destructive *in situ* des structures racinaires et des flux d'eau dans le sol. Les propriétés physico-chimiques locales du sol pourraient également être explorées à l'aide de capteurs souterrains, comme les optodes (Blossfeld and Gansert, 2012), qui peuvent actuellement être utilisés pour cartographier avec précision le rhizotron ou les rhizoboxes, mais qui devraient être améliorés pour une utilisation au champ. L'acquisition de données sur le statut physiologique des différentes parties du système racinaire dans le sol est une question plus problématique qui nécessitera des inventions ingénieuses dans le domaine des marqueurs du statut physiologique. Une autre façon d'aborder ce problème serait de mettre au point des modèles intégrés couplant les processus fonctionnels souterrains et aériens. Cela permettrait d'évaluer indirectement le comportement des parties souterraines d'une plante en mesurant les caractéristiques aériennes de la plante telles que le flux de sève, la conductivité des stomates ou la température des feuilles, facilitant ainsi la validation au champ des prédictions du modèle.

Nous avons également mentionné le fait que, bien qu'il ait été démontré que la rhizosphère joue un rôle critique dans l'atténuation du stress hydrique pendant les périodes de sécheresse ou d'immersion (Carminati et al., 2010 ; Moradi et al., 2011), aucun modèle de racine actuel ne le prend en compte (Dunbabin et al., 2013). En tant que tel, l'un des défis pour les FSPMs racinaires hydrauliques est d'intégrer la rhizosphère en tant qu'interface dynamique entre les racines et le sol. Cela suppose une étude plus poussée de la dynamique précise du dépôt et de l'évolution de la rhizosphère tout au long du développement racinaire et de son interaction avec les processus du sol. Selon la complexité de la dynamique de la rhizosphère, sa prise en compte pourrait nécessiter soit l'extension des modèles existants, soit le développement de nouveaux paradigmes de modèles FSPM racinaires.

D'une manière plus générale, certains des principaux défis que devront relever à l'avenir les FSPMs racinaires sont centrés sur l'intégration des écosystèmes. Par exemple, on sait que les microorganismes du sol améliorent la croissance des plantes et leur tolérance au stress hydrique et modifient la morphologie du système racinaire (Azcón-Aguilar et al., 1996), mais aucun modèle de racine actuel n'en tient compte. Il serait donc intéressant d'envisager l'intégration des interactions biotiques dans le développement futur des FSPMs de racines. Il serait particulièrement intéressant d'étudier l'influence des mycorhizes sur l'acquisition d'eau

par les racines des plantes. Bien sûr, l'inclusion de ce partenariat dans les FSPMs racinaires nécessiterait de pouvoir observer et quantifier la dynamique de développement des mycorhizes dans le sol, d'estimer son impact sur le développement racinaire et les processus physiologiques, et de mesurer les flux d'eau allant du sol à la plante par le biais des champignons.

En ce qui concerne le sujet de l'intégration des processus, les FSPMs racinaires hydrauliques actuels peuvent être utilisés soit pour simuler des flux d'eau avec des architectures de racines statiques, soit pour simuler la croissance des racines avec des rétroactions développementales liées à l'acquisition d'eau. Cependant, la régulation du développement racinaire ne dépend pas seulement de la teneur en eau du sol et, en tant que telle, les FSPMs de racines doivent évoluer vers l'intégration de l'ensemble des processus de régulation qui ont un impact sur la croissance et le développement des racines, tels que la description mécaniste de la perception des nutriments et les tropismes à l'échelle microscopique.

En ce qui concerne l'intégration à l'échelle, si les FSPMs de racines doivent être utilisés comme outils de sélection, ils devront de plus en plus être en mesure d'intégrer les connaissances quantitatives et qualitatives des deux extrémités de l'échelle du vivant. A l'échelle microscopique, les FSPMs racinaires devront intégrer des règles pour la régulation génétique et hormonale de la croissance et de la physiologie des racines au niveau cellulaire. Par exemple, dans le contexte de la sécheresse, il a été démontré que l'acide abscissique contrôle les mécanismes de tolérance au stress hydrique aux stades tardifs de la croissance racinaire (Kholová et al., 2010). D'autres phytohormones comme l'auxine sont également impliquées dans les systèmes complexes de rétroaction de la régulation du développement racinaire et de la perception environnementale (Lavenus et al., 2013). Plusieurs modèles de régulation mécaniste par l'auxine des différentes étapes de la ramification racinaire (initiation et émergence) ont déjà été proposés (Lucas et al., 2008; Péret et al., 2012, 2013). Les processus décrits dans ces modèles reposent essentiellement sur la réorientation dynamique des flux d'auxine au niveau cellulaire par des changements dans l'expression et la localisation des transporteurs d'auxine. Dans le cas particulier de l'émergence racinaire, il existe un lien clair entre l'hydraulique cellulaire et les processus de régulation de l'auxine (Péret et al., 2012). Cela suggère d'autres mécanismes de couplage qui devront être explorés pour établir un lien explicite entre l'état hydraulique de l'ensemble du système racinaire et son développement cellulaire et avec l'architecture qui en résulte. Bien qu'on puisse soutenir que la prise en compte des processus à l'échelle microscopique compliquerait inutilement les FSPMs, l'identification de mécanismes morphogénétiques explicites au niveau cellulaire serait d'une aide considérable pour établir un lien entre la prédiction des FSPMs et des études génétiques telles que l'analyse de QTLs ou GWAS. Le point culminant serait la possibilité de modéliser l'impact des changements au niveau d'une seule composante du réseau génétique sur le développement et la physiologie à l'échelle du système racinaire.

De l'autre côté de l'échelle, au niveau macroscopique, il reste deux défis spécifiques. Tout d'abord, les FSPMs de racines auront besoin à un moment donné d'être connectés aux FSPMs des parties aériennes de la plante. Bien qu'il soit plus facile de considérer les racines et les parties aériennes indépendamment, il existe une coordination de développement nécessaire

entre les organes végétaux aériens et souterrains. Quelques modèles simples reliant les parties aériennes et les racines ont été développés (Sperry et al., 2016) et il apparaît important de développer ces approches unifiées. Deuxièmement, les FSPMs de racines sont principalement utilisés pour considérer une seule plante en interaction avec son environnement. Dans le contexte de la sélection variétale et de l'intensification de la production agricole, une plante pratiquement seule dans son environnement est un cas exceptionnellement rare. Les FSPMs de racines devront donc être adaptés pour étudier la situation des cultures incluant la compétition et/ou la coopération inter-individus. Il sera également intéressant d'utiliser de multiples FSPMs racinaires parallèles distinctes pour étudier les interactions interspécifiques et leur impact potentiel sur les pratiques agricoles telles que les cultures intercalaires.

En fin de compte, l'avenir des modèles de plantes structure-fonction représente à la fois une chance incroyable et une source incroyable de défis techniques et intellectuels, qui nécessiteront une coopération scientifique de disciplines transcendant de loin les approches classiques de biologie végétale. S'il reste à voir si la Deuxième Révolution Verte précédera ou suivra réellement l'avènement de véritables plantes virtuelles intégrant avec succès toutes les échelles biologiques, une chose est certaine : les plantes virtuelles ont pris racine.

Ce chapitre a fait l'objet d'une publication sur *Frontiers in Plant Science* :
Ndour, A., Vadez, V., Pradal, C., & Lucas, M. (2017). Virtual plants need water too: Functional-structural root system models in the context of drought tolerance breeding. *Frontiers in plant science*, 8, 1577. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01577>

Chapitre 2

Modélisation empirique de l'architecture hydraulique du système racinaire du mil

1. Introduction

Parmi les plus grands enjeux du 21^e siècle, figure en bonne place la sécurité alimentaire. Les données de la FAO 2013 indiquent que 842 millions de personnes souffrent de faim chronique et de malnutrition dans le monde, 827 d'entre elles étant localisées dans les pays en voie de développement. Bien que ce phénomène soit en recul dans certaines zones, la malnutrition touche toujours des régions telles que l'Afrique subsaharienne où 214,1 millions de personnes sont encore sous-alimentées, soit 23,8 % de la population totale, ce qui représente la prévalence la plus élevée au monde.

Le mil perlé, encore appelé *Pennisetum glaucum*, est la sixième céréale en termes de volume de production et de surfaces cultivées avec 5% des terres arables occupées (FAOSTAT, 2013). Sur les 30 millions d'hectares cultivés dans le monde en 2012, plus de 15 millions l'ont été en Afrique en tant que culture vivrière et il est estimé que 500 millions de personnes en dépendent pour leur survie (<http://faostat3.fao.org/faostat-gateway/go/to/download/Q/QC/E>). C'est une céréale de subsistance dans les régions arides et semi-arides d'Afrique et d'Inde où il joue un rôle important dans la sécurité alimentaire.

Le mil est naturellement bien adapté aux régions arides où il peut être cultivé malgré de faibles précipitations (200 à 500 mm) (Guigaz, 2002). Il tolère également des sols sablonneux marginaux pauvres en nutriments ou caractérisés par une faible fertilité organique. Cette céréale peut donc croître dans des conditions où d'autres céréales telles que le sorgho ou le maïs ne peuvent être cultivées. De plus les grains de mil sont une source significative de micronutriments comme le fer ou le zinc avec des teneurs plus élevées que chez les autres céréales. Cependant, malgré son importance agronomique, le mil est une plante dite orpheline, car ayant fait l'objet de peu d'études et de programmes de sélection. La production de mil n'a ainsi progressé que de 0.7% durant les deux dernières décennies. Son potentiel génétique inexploité est donc *a priori* vaste et est susceptible d'être utilisé pour améliorer sa tolérance aux facteurs environnementaux qui sont les principales contraintes à son potentiel de croissance et de production.

Les racines sont responsables de l'acquisition d'eau et de nutriments, du coup comprendre le développement et le fonctionnement du système racinaire du mil serait un grand pas pour évaluer le rôle de l'architecture racinaire du mil dans son adaptation à la sécheresse, contrainte primaire à la productivité des cultures (Lynch, 1995a). Ainsi, identifier les traits racinaires critiques pour l'absorption d'eau permettrait de faciliter la création de variétés avec une tolérance à la sécheresse améliorée et un meilleur rendement potentiel. Un tel travail est difficile, voire impossible à réaliser avec les approches de biologie expérimentale/classique faute de contrôle précis du développement racinaire. Cependant utiliser une approche scientifique pluridisciplinaire de modélisation structure-fonction ou Functional-Structural Plant Modeling (FSPM) combinant modélisation mathématique et informatique est une option intéressante pour évaluer rapidement et à moindre coût l'impact et le rôle du système racinaire dans l'absorption d'eau notamment chez les plantes confrontées au problème d'assèchement des sols à l'image du mil (Lynch et al., 2014). Les modèles FSPMs prennent en compte la structure explicite et spatialisée des racines contrairement aux modèles de culture basés sur des paramètres globaux comme la densité de longueur racinaire. La plasticité architecturale, conditionnée à la fois par les effets environnementaux et par le clustering racinaire, est déterminante dans l'acquisition de ressources (Pagès et al., 2004). Les FSPMs permettent d'intégrer toute la connaissance relative à l'architecture racinaire, à la dynamique de croissance et la physiologie racinaire nécessaire pour comprendre comment le sol est exploré pour une capture optimale des ressources (Pierret et al., 2007). Les approches *in silico*

permettent d'analyser la relation entre les phènes racinaires et l'acquisition des ressources du sol et constituent un outil crédible pour guider la sélection variétale (Lynch, 2011). Les modèles de simulation sont de plus capables d'évaluer une large gamme de phénotypes dans un grand nombre d'environnements variés et d'identifier le sous-ensemble de phénotypes qui mérite des expériences empiriques. La modélisation est le seul moyen pratique pour évaluer un nombre important d'interactions entre les différents paramètres racinaires et entre phènes racinaires et variables environnementales dans des phénotypes intégrés. Finalement, l'approche FSPM permet précisément d'estimer l'influence des paramètres du système étudié sur son fonctionnement, particulièrement dans le cadre de l'acquisition et du transport d'eau (Couvreur et al., 2012; Doussan et al., 1998, 2006; Draye et al., 2010; Javaux et al., 2008b; Lobet et al., 2015; Lynch et al., 2014; Meunier et al., 2017).

Nous proposons ici d'appliquer une approche FSPM au système racinaire du mil pour développer un modèle structure-fonction 3D de l'hydraulique du système racinaire du mil couplant un modèle architectural avec un modèle hydraulique au sein de la plateforme de modélisation collaborative OpenAlea. Le modèle architectural est une reconstruction tridimensionnelle de l'appareil racinaire du mil sous forme de MTG tandis que le modèle hydraulique est basé sur l'analogie électrique à l'échelle cellulaire.

Dans ce travail, nous appliquons les dernières avancées en modélisation computationnelle sur des données de phénotypage haut débit (Passot et al., 2016) pour produire le premier modèle structure-fonction de l'appareil racinaire du mil. Nous décrivons dans ce chapitre l'ensemble des étapes qui ont mené au développement de Millet Root. En conséquence, nous explicitons la description des modèles architectural et hydraulique ainsi que les principes, hypothèses et formalismes qui sous-tendent et régissent leur conception.

2. Conception du modèle

2.1. Modélisation de l'architecture racinaire précoce du mil

2.1.1. Le Multiscale Tree Graph (MTG), un formalisme adapté pour représenter les racines comme des graphes à différentes échelles

Morphologiquement, les plantes apparaissent comme des structures très élaborées, car composées de plusieurs sous-structures à différents niveaux de détail. Les plantes sont des organismes modulaires décomposables en un ensemble de constituants ou modules de nature identique (axes, inter-nœuds, etc.) en fonction de l'échelle d'étude (Barthélémy et al., 1991; Godin and Caraglio, 1998; Godin and Sinoquet, 2005; Harper et al., 1986; Room et al., 1994; Barthelemy and Caraglio, 2007). Pour un type de module donné, la plante peut encore être décomposée en d'autres composants, ceci définit la modularité particulière de la plante.

Godin et Caraglio (1998) ont proposé un formalisme mathématique pour représenter l'architecture des plantes basé sur la modularité de celles-ci. Il s'agit du formalisme permettant une représentation multi-échelle de la structure des plantes appelée MTG (Multiscale Tree Graph ou graphe d'arbre multi-échelle) déjà évoqué dans le **chapitre 1**. A une échelle donnée, le MTG représente la modularité de la plante par une arborescence (graphe dirigé), définie par un ensemble d'objets appelés sommets (modules ou entités botaniques) liés entre eux par relations binaires appelées arêtes (Godin et al, 1997). Les arêtes sont toujours dirigées des plus anciens sommets au plus nouveaux. Pour une arête donnée (a, b), on considère que a est le père de b et que b est le fils de ce dernier. Les graphes dirigés représentant les plantes sont des structures arborescentes (Godin and Sinoquet, 2005) : chaque sommet excepté la racine, a exactement un père. De plus, pour identifier les différents axes d'une plante donnée, on distingue deux types de connexions ou relations : une entité peut soit précéder (type '<') soit porter (type '+') une autre entité (Figure 2-0). Pour décrire les différentes caractéristiques des sommets ou entités de la plante, les sommets peuvent porter des attributs tels que la longueur, le diamètre, la position, la surface foliaire, le nombre de fleurs, le type d'entité branché, etc.

Les modèles multi-échelles de plantes offrent une certaine flexibilité pour décrire les différentes parties de la plante (tige, racine, etc.) de diverses manières (Godin et al, 2000) et possèdent une grande robustesse par leur adaptation dans de nombreux contextes.

Ainsi, en définissant pour un appareil racinaire un certain nombre de modularités, il est possible de le représenter en appliquant l'approche MTG. En effet, tout système racinaire peut être décomposé en racines simples composées de segments arbitraires définissant une représentation à 3 échelles : le système racinaire entier peut être décomposé en axes, qui à leur tour peuvent être décomposés en segments. Il est ainsi possible de représenter le système racinaire à différentes échelles (plante entière, axe, segment de différentes tailles) en attachant à chaque module des propriétés physiologiques (Danjon and Reubens, 2008) et de simuler des processus complexes en lien ou pas avec des facteurs variants avec l'environnement.

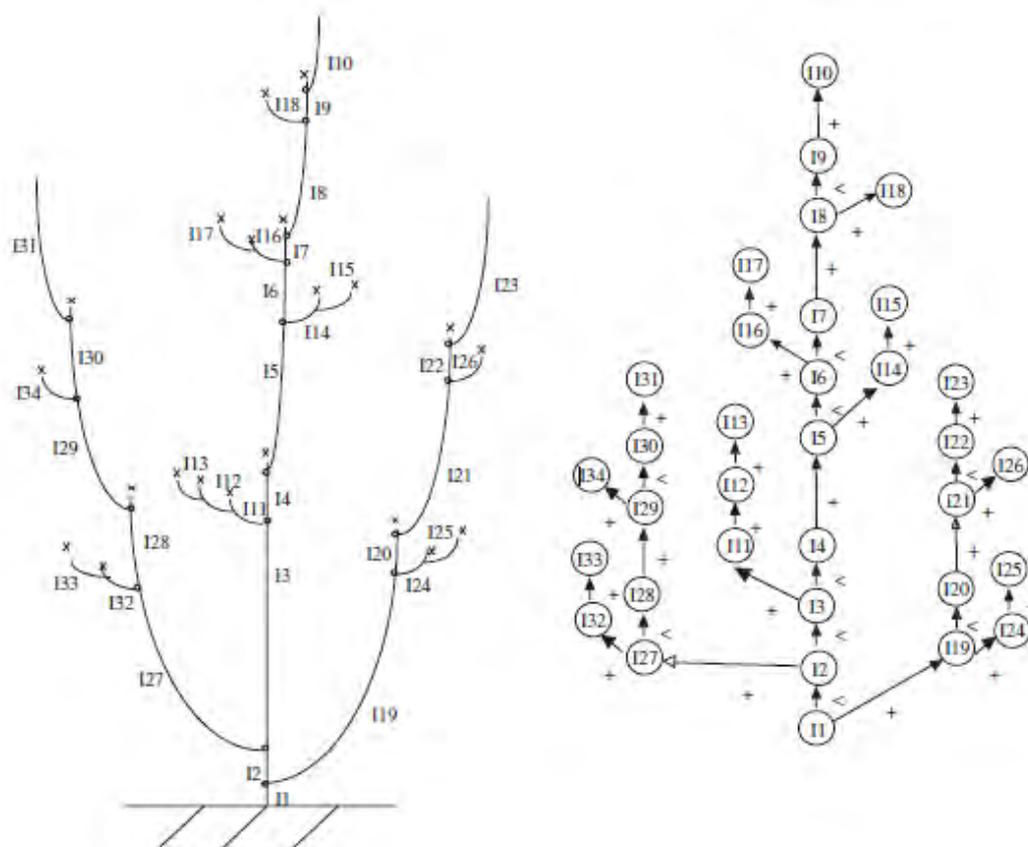


Figure 2-0 : Organisation modulaire par inter-nœud d'une plante sympodiale (à gauche) représentée par un graphe arbusculaire (à droite).

X= axe feuillé, o = nœud et In = inter-nœud. Les inter-nœuds sont représentés par des sommets (cercles) et la contiguïté entre deux inter-nœuds est représentée par une flèche, labélisée par '<' s'ils sont du même axe et par '+' sinon. Adapté de Godin et al, 2005.

Le formalisme MTG a été implémenté en Python et a fait l'objet de développement d'un package (openalea.mtg) au sein de la plateforme de modélisation OpenAlea (Pradal et al., 2010). Le package Openalea.Mtg (<https://github.com/openalea/mtg>) définit le MTG comme une structure de données et contient un ensemble de modules permettant de créer, de lire, de modifier, de parcourir et de représenter la structure topologique de l'architecture des plantes sous forme de graphes arborescents multi-échelles. Cette structure de données est une extension de la bibliothèque MTG, déjà implémenté dans AMAPmod (Godin et al., 1997), logiciel dédié à la mesure et à l'analyse des structures topologiques des plantes. Ces vingt dernières années, de nombreuses évolutions ont eu lieu. La structure est aujourd'hui éditable, soit depuis le langage Python, soit à partir d'un L-Système (Boudon et al., 2012). Des algorithmes de reconstruction 3D de plante et de comparaison de structure ont été élaborés (Boudon et al., 2014). En particulier, la bibliothèque MTG propose des algorithmes génériques et efficaces de parcours de la structure, permettant entre autres, de calculer des flux (e.g. eau, carbone) uniquement en définissant une fonction locale qui sera appliquée à l'ensemble des sommets du graphe dans un ordre spécifié : parcours basipète (visite du parent avant les enfants) ou acropète (visite des enfants avant les parents). En découplant calcul du flux et parcours de la structure, les algorithmes de parcours peuvent être réutilisés dans de nombreux contextes et être spécialisés pour implémenter de nouveaux modèles de flux. Finalement, le MTG permet de représenter la topologie multi-échelle de toute sorte de plante. Il permet de bien séparer la topologie et la géométrie (Balduzzi et al., 2017, Bucksch et al.,

2017) et donne la possibilité d'intégrer toute sorte de propriété à la plante ou à une partie de la plante en fonction d'une échelle définie. Cette structure de données est à la base du format RSML et est donc partageable au sein de la communauté scientifique (figure 2-1). Le MTG est devenu la structure de donnée centrale de la plateforme OpenAlea, permettant la modélisation modulaire et l'assemblage dynamique de modèles FSPMs par communication indirecte entre les processus et à différentes échelles (Garin et al., 2014 ; Garin et al., 2017).

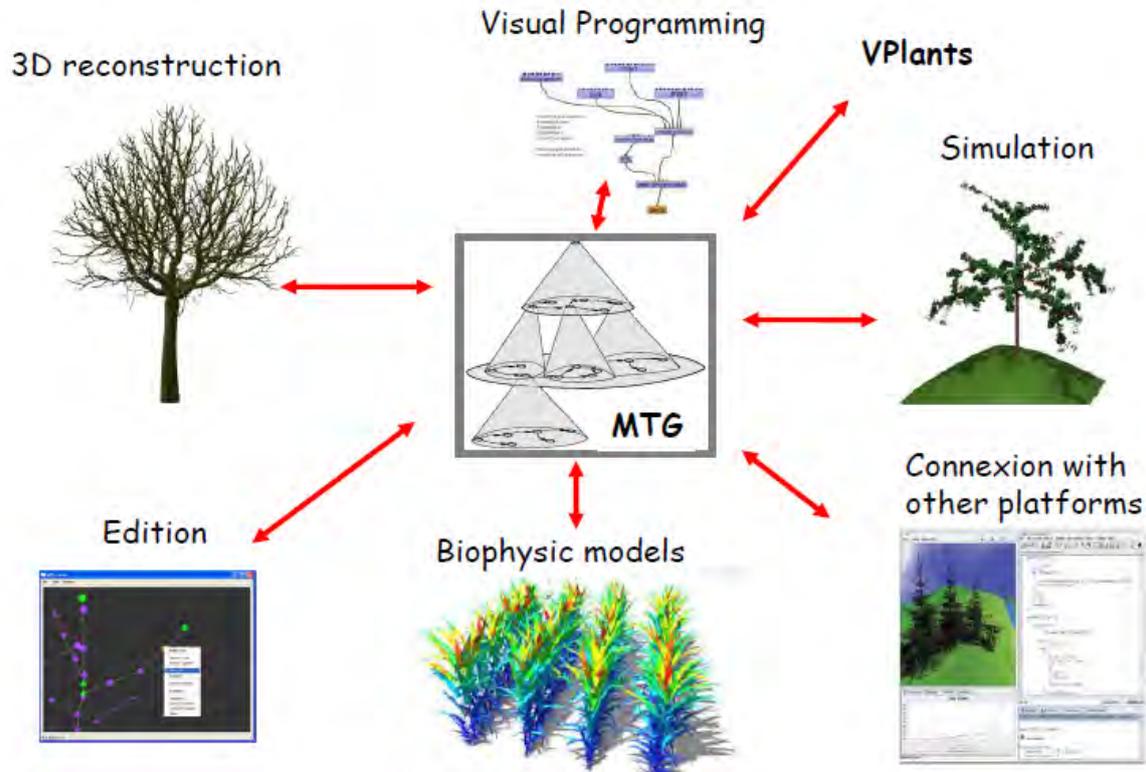


Figure 2-1 : Le MTG, une structure de données générique efficace pour modéliser l'architecture les modèles FSPMs au sein de la plateforme OpenAlea.

Le modèle architectural présenté ici a été implémenté en utilisant le formalisme MTG et a fait appel à plusieurs algorithmes de la librairie `openalea.mtg`, mais également à d'autres bibliothèques, comme `PlantGL` (Pradal, Boudon et al., 2009), un bibliothèque 3D de modélisation géométriques des plantes.

2.1.2. Détermination des paramètres architecturaux

La conception d'un modèle structure-fonction du système racinaire du mil présuppose d'être capable de décrire ou de simuler de façon précise l'architecture racinaire de la plante à différents âges dans des conditions de culture optimales afin de déterminer ses règles de développement intrinsèques. Nous proposons de construire ce modèle architectural à partir de données structurales issues d'observations empiriques servant de données d'entrée au modèle.

Ces données sont des paramètres spécifiques du modèle et obtenues à partir d'expériences de phénotypage. Le choix du système de phénotypage conditionne le type et la quantité de données utilisée pour la définition des paramètres. Ainsi pour obtenir un descriptif architectural de l'appareil racinaire du mil, nous avons utilisé un système de phénotypage appelé rhizotron. L'avantage du rhizotron est qu'il permet de suivre de façon précise et de visualiser le système racinaire de façon non-destructive en 2D (Passot et al., 2016).

Table 2-1 : Caractérisation de l'architecture du système racinaire chez deux lignées phénotypiquement contrastées de mil. Liste des paramètres mesurés à l'issue de l'expérience de phénotypage

Traits racinaires pour les lignées 57 et 109	Unités
Taux de croissance de la racine séminale (RS)	Cm/jour
Densité de racine latérale (RL)	Nombre de racines/cm
Taux de croissance des RLs	Cm/day
Taux de ramification	Cm
Longueur zone non ramifiée	Cm
Angle d'insertion des RLs	degré
Taux de croissance des racines coronaires (RCs)	Cm/jour
Angle d'insertion des RCs	degré
Diamètre racinaire (pour tous les types racinaires)	cm
Nombre de RCs	/
Longueur maximale moyenne RS	cm

Pour cela, seize (16) plants de mil issus d'une même lignée (LCICMB1, décrite de la partie 'Matériels et méthodes') préalablement germés avant transfert sur les rhizotrons (voir matériels et méthodes) ont été scannés à haute résolution tous les jours pendant dix jours. Une analyse d'image approfondie et détaillée des scans de systèmes racinaires phénotypés a permis de mesurer et d'extraire les paramètres architecturaux et géométriques décrivant la croissance, le développement, la morphologie et la géométrie des différents types racinaires que compose le système racinaire du mil en utilisant les outils logiciels *SmartRoot* (Lobet et al., 2011b), *RootNav* (Pound et al., 2013) et *ImageJ*. Des lois mathématiques ont été ensuite estimées à partir de la distribution des paramètres de croissance locaux pour reconstruire une architecture racinaire représentative à l'aide d'une simulation de croissance (figure 2-7). L'architecture simulée est tridimensionnelle et est représentée sous forme de graphe au format MTG. La table 1 synthèse l'ensemble des paramètres mesurés.

Les lois mathématiques estimées décrivant les règles de développement et d'embranchement intrinsèques sont des courbes de tendance qui s'ajustent au mieux à la distribution des paramètres. A l'exception de la loi de croissance des latérales, elles ont toutes été déterminées sur Python et R en utilisant des paquets spéciaux dédiés au calcul scientifique et à l'analyse des données. Elles sont entre autres :

- 1) Loi de croissance des racines séminales (figure 2-2)
- 2) Loi de croissance des racines coronaires (loi uniforme avec une vitesse de croissance constante)
- 3) Loi de croissance des racines latérales en fonction de leur type (figure 2-4)

Pour modéliser la croissance des 3 types de racines latérales identifiées expérimentalement sur la base des observations anatomiques, on implémente un modèle de tendance linéaire semi-markovien simulant les profils de croissance de chaque type de latéral (figure 2-4-c). Le modèle a été développé par Passot et ses collègues (2016, non encore publié) et confirme statistiquement l'existence de 3 types de latérales chez le mil en utilisant des méthodes de clustering statistique des profils de croissance (figure 2-4-a-b).

- 4) Loi de longueur des racines latérales le long des axes porteurs (figure 2-3)
- 5) Loi de distribution des angles d'insertion des racines latérales (figures 2-5)
- 6) Loi de distribution des angles d'insertion des racines coronaires (figures 2-6)

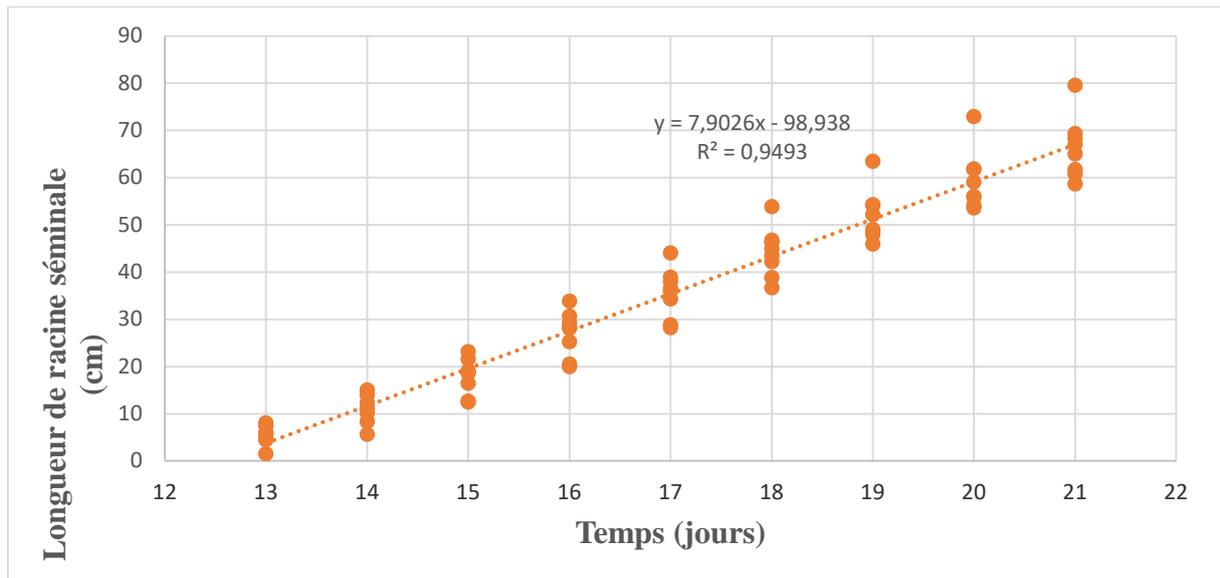


Figure 2-2 : Loi de croissance de la racine séminale.

Les points représentent les données expérimentales (longueur séminale au cours du temps). La droite en pointillés représente la courbe de tendance linéaire estimée décrivant la croissance linéaire de la racine séminale.

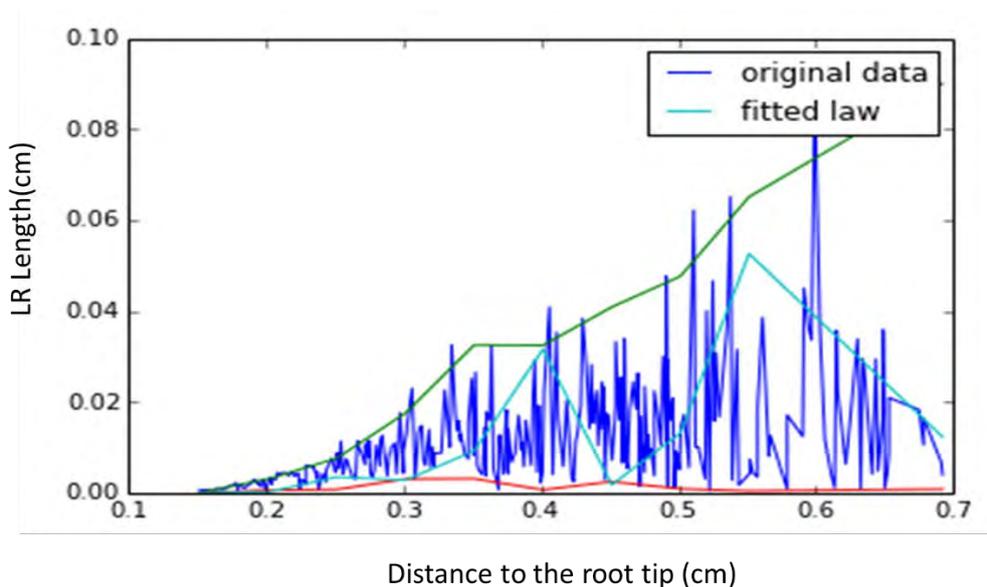
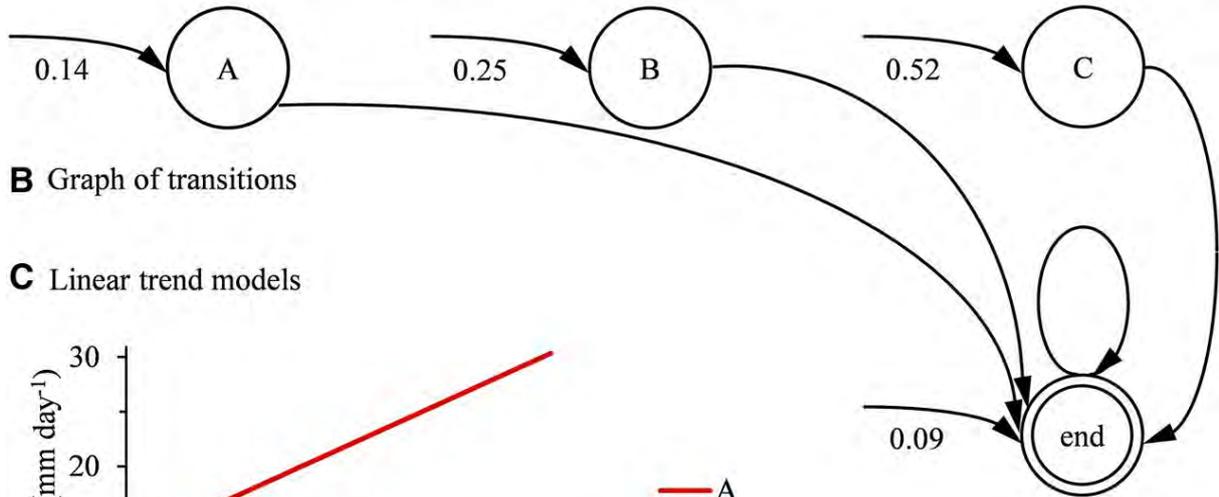
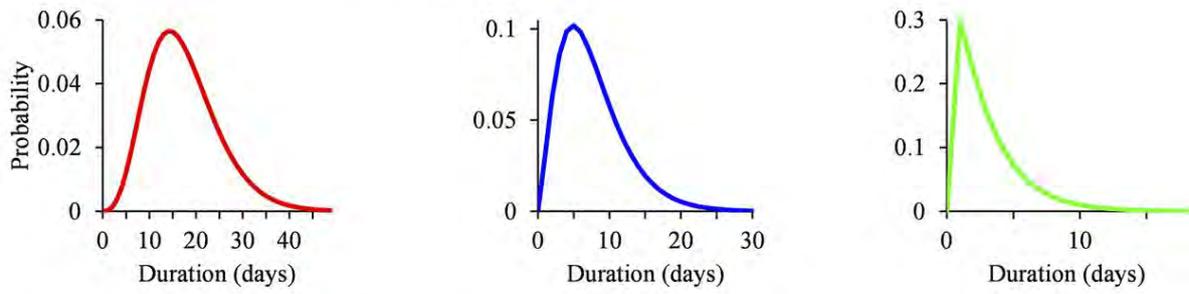


Figure 2-3 : Loi de distribution des longueurs de RLs le long des axes porteurs.

Elle (en bleu clair) est obtenue en utilisant la méthode des amplitudes égales à partir des profils de longueur (en bleu). L'approche des amplitudes égales a consisté à découper l'axe porteur en segments de longueur égale ou amplitude et pour chaque segment nous avons simulé une loi géométrique s'ajustant à la distribution des données. L'ensemble de ces lois par segment a permis de simuler la distribution des profils de longueurs de racines latérales.

A Growth phase duration distributions



B Graph of transitions

C Linear trend models

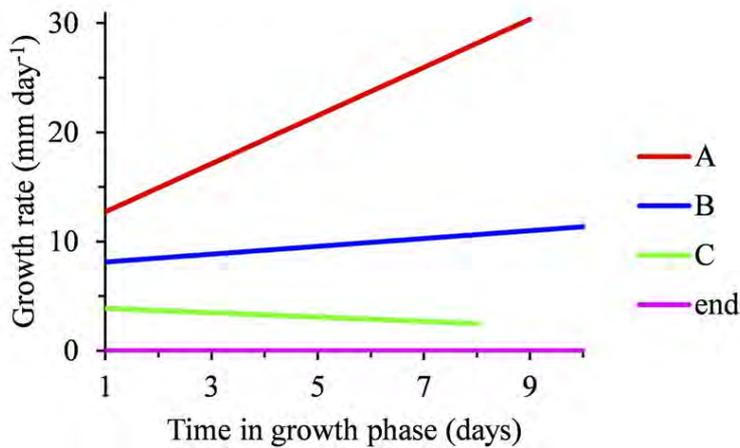


Figure 2-4 : Loi de croissance des racines latérales estimée à partir du modèle semi-markov des profils de croissance des latérales.

- (a) **Distribution de durée de croissance ;** (b) **Graphe de transitions.** Les transitions possibles entre les différents états sont représentées par des arcs avec des probabilités attachées à côté.
- (c) **Modèle de tendance linéaire estimé pour chaque état.**

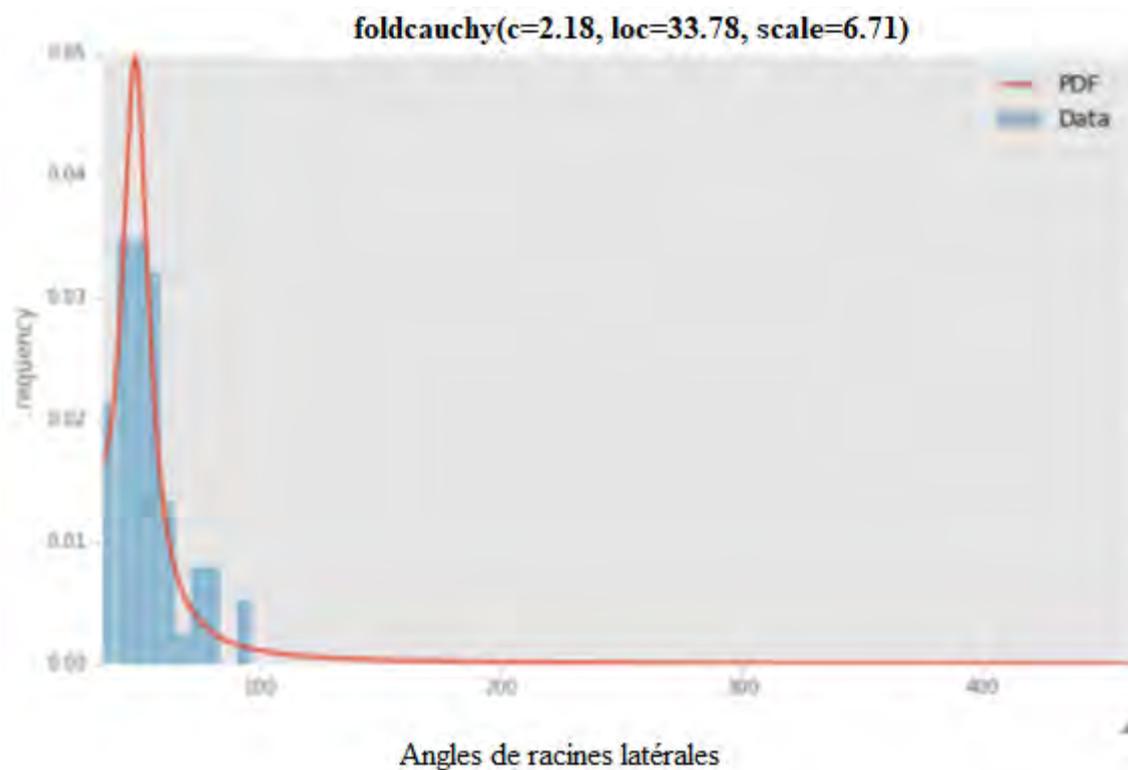


Figure 2-5 : Loi de distribution des angles d’insertion de LRs.

La courbe en rouge représente la meilleure fonction de densité de probabilité simulant la distribution des données. Il s’agit de la loi de Cauchy ; les paramètres sont bien spécifiés entre parenthèses.

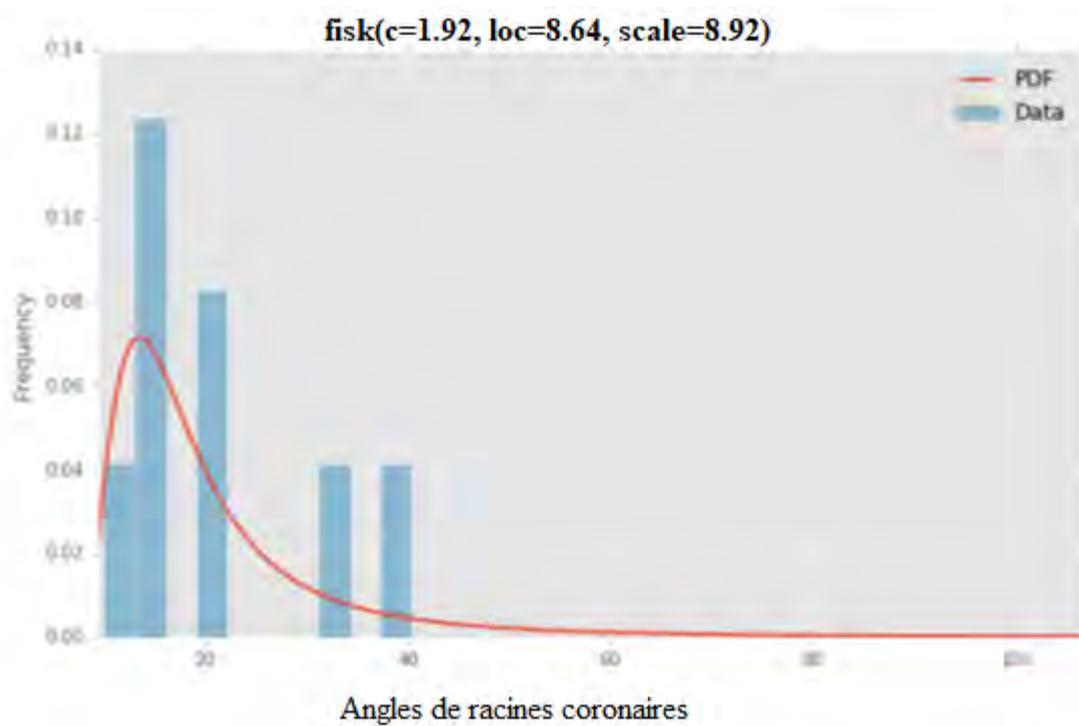


Figure 2-6 : Loi de distribution des angles d’insertion de RCs.

La courbe en rouge représente la meilleure fonction de densité de probabilité simulant la distribution.

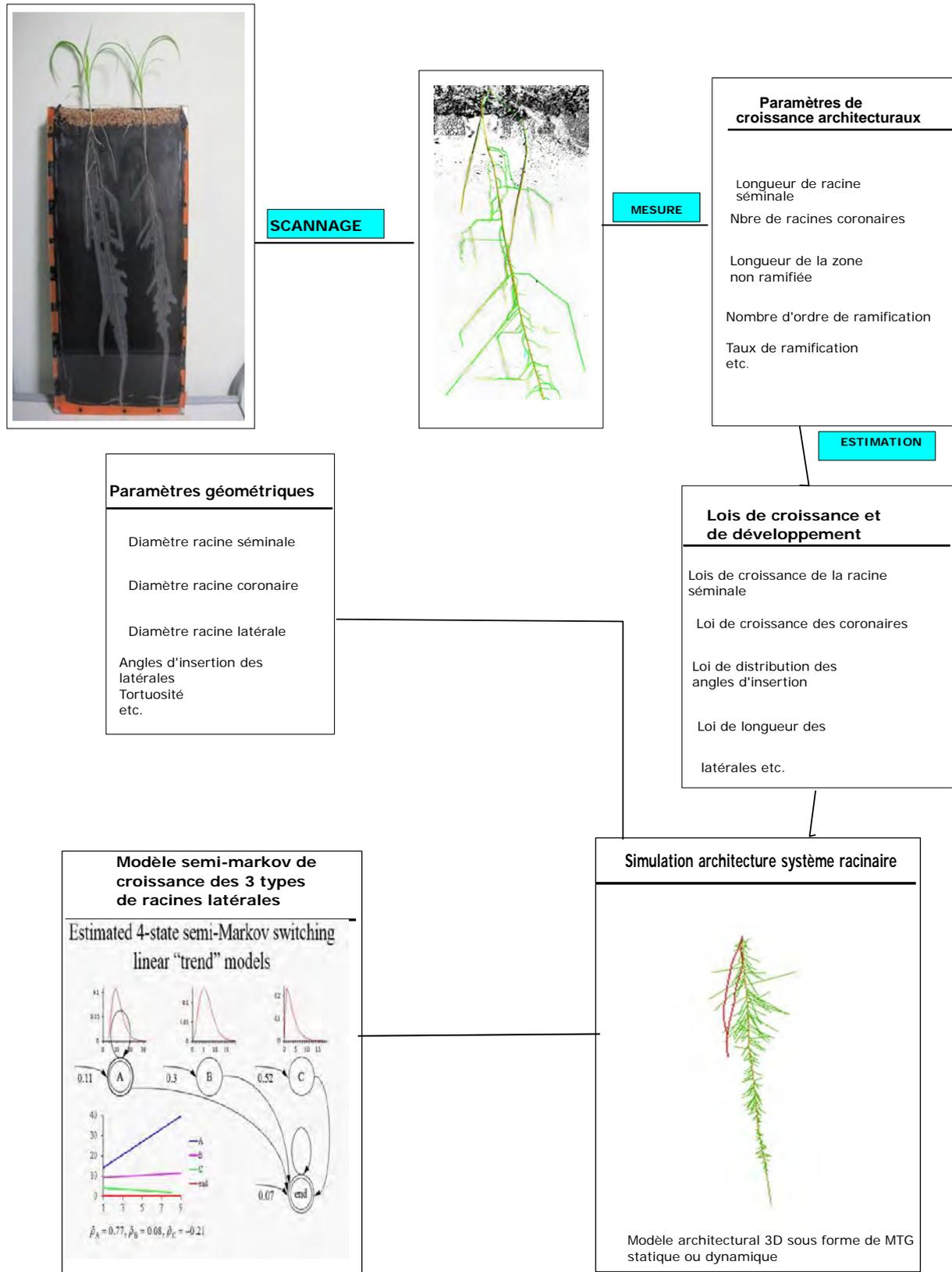


Figure 2-7 : Principes de conception du modèle architectural

2.1.3. Développement d'un modèle architectural dynamique

L'objectif du modèle architectural est de simuler l'ensemble du développement du système racinaire du mil dans ses étapes précoces sur la base des lois de croissance identifiées par phénotypage. Le résultat attendu du modèle simulé est un graphe arborescent discrétisé en segments de la taille d'une cellule, chaque segment étant un sommet de l'arborescence (mesurant chacun 10^{-4} m). Les sommets sont reliés entre eux par des arêtes représentant leurs connexions physiques. A chaque échelle, les sommets sont liés par deux types de relation correspondant aux deux mécanismes de croissance de l'appareil racinaire, la croissance apicale et le processus de ramification. La croissance apicale est responsable de la croissance d'un axe par allongement. Elle est modélisée par la production de nouveaux sommets (correspondant aux nouvelles portions de racines) à l'extrémité des axes existants. La connexion entre deux sommets résultant de la croissance apicale est une relation de succession et dénotée par un caractère « < ». D'un autre côté, la ramification permet la création de méristèmes auxiliaires (à qui leur tour, permettent de créer des axes auxiliaires avec leur propre croissance apicale). La connexion résultant d'un processus de ramification est une relation d'embranchement et est notée par « + ». Chaque sommet a un parent sauf le premier qui est appelé racine ou « root ». Il est donc possible de parcourir le graphe de deux manières différentes : soit parcourir les parents avant les enfants (ordre basipète) soit l'inverse (acropète). Le modèle implémente la typologie des racines identifiées expérimentalement : séminale, coronaire et latérale. Chaque sommet définit une propriété « label » qui contient son type : séminale, coronaire ou de type collet (figure 2-8). Différents types d'attributs peuvent être associés aux sommets. Ces attributs peuvent être géométriques (position, diamètre, etc.), topologiques (type de connexion avec le parent ou fils, etc.) ou n'importe quelle autre propriété (âge, flux, etc.) (figure 2-8).

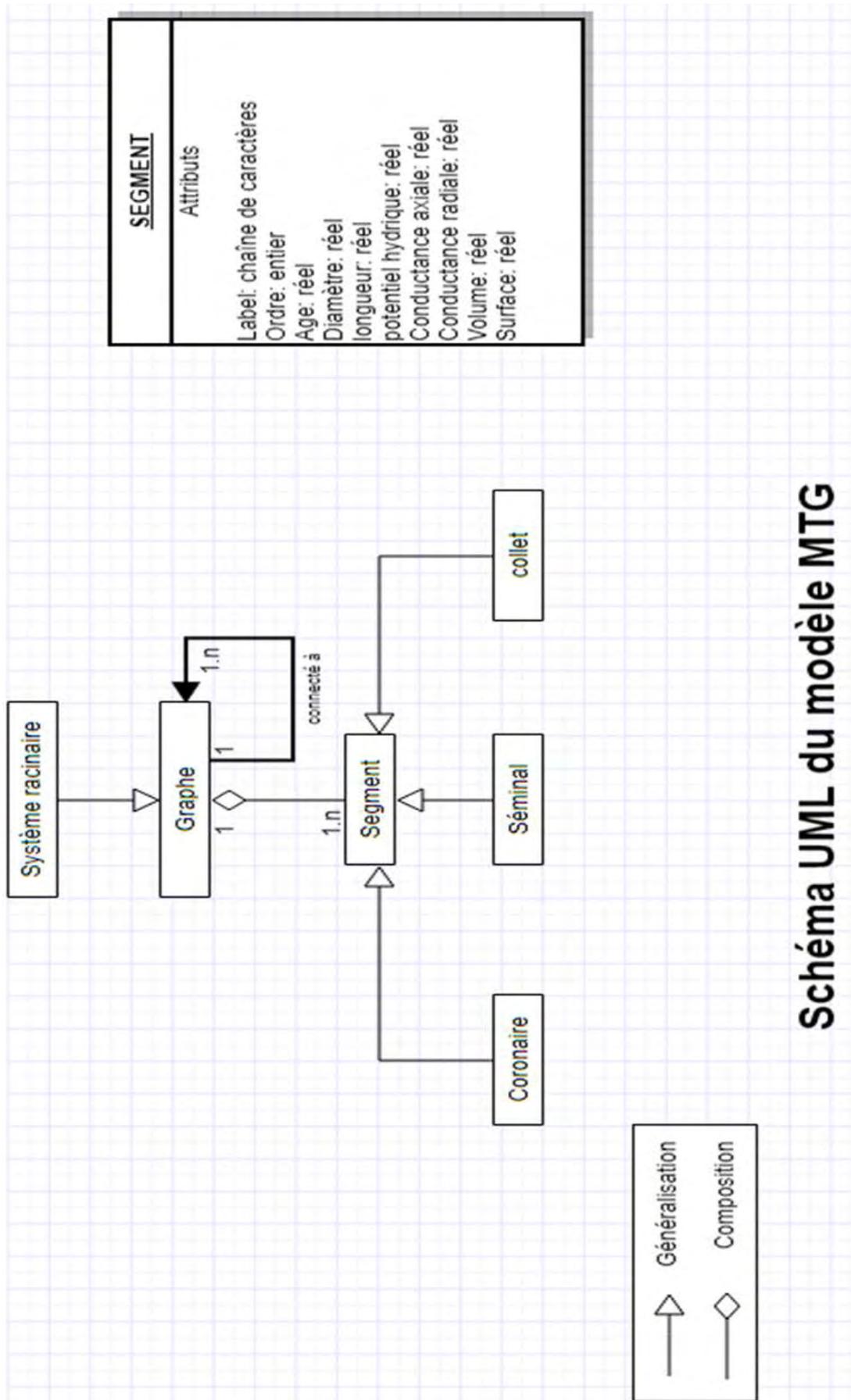


Figure 2-8 : Diagramme UML du modèle sous forme de MTG

Pour la reconstruction de l'architecture finale du système racinaire du mil (âgé de 10 jours), on commence par générer une racine séminale à partir d'un certain de nœuds existants de type « collet » d'une longueur maximale moyenne estimée (traduite en nombre de sommets en la divisant par la longueur d'un segment, soit 10^{-4} m) à partir des mesures expérimentales. Ensuite, on applique à cette racine séminale un taux de ramification (ou densité de racine latérale) également mesuré à partir des données phénotypiques pour récupérer tous les nœuds qui seront des points de ramification pour les racines latérales. Pour chaque sommet considéré comme point de ramification, on mesure sa distance par rapport à l'apex de l'axe porteur puis par une loi de longueur, on génère un axe racinaire de type latéral de longueur L (estimée à partir d'une loi géométrique) à partir de cette distance calculée. Les racines coronaires sont peu nombreuses (quatre en moyenne) et sont directement générées à partir des sommets de type « collet » avec une longueur moyenne R estimée à partir des données de phénotypage. C'est par ce processus itératif décrit que le système racinaire est reconstruit de manière statique.

Pour simuler la croissance du système racinaire, on considère le modèle architectural statique obtenu comme étant l'état final du système et on définit un certain nombre d'hypothèses et de simplifications :

- Les racines poussent par leurs méristèmes apicaux.
- On suppose qu'il n'y a pas d'arrêt de croissance pour les méristèmes.
- Tous les apex ont le même âge.
- Il n'y a pas de mortalité pour les méristèmes.
- On considère que le modèle n'est soumis à aucun tropisme, donc ne prend pas en compte la direction de croissance.
- On considère que la croissance des racines est uniforme pour la racine séminale et les coronaires et linéaire pour les racines latérales.
- On suppose qu'il n'y a pas de racines latérales qui émergent des coronaires.

L'originalité de l'approche modélisation empirique est qu'elle résume la dynamique racinaire comme une paramétrisation sur le MTG. A chaque sommet, on associe un paramètre qui représente la date d'apparition du segment racinaire. Du fait que les taux de croissance ont été calculés pour les racines séminales et coronaires (7cm/jour et 3.7cm/jour respectivement) expérimentalement par *Passot et al., 2016*, il nous est donc possible de calculer l'âge pour tous les sommets de type séminal et coronaire avec un pas de croissance ($1/\text{taux de croissance}$) constant. Le modèle intègre les dates d'apparition des racines coronaires et latérales, c'est-à-dire 6 jours après germination à la base de la racine et à partir de la séminale principalement (*Passot et al., 2016c*).

Pour le calcul de la croissance des racines latérales, le modèle distingue les 3 types de racines latérales (A, B et C) identifiés expérimentalement chez le mil (*Passot et al., 2016c*). En effet, un clustering statistique basé sur l'analyse spatio-temporelle des profils de croissance des racines latérales (*Thèse Sixtine Passot, 2016*) a confirmé l'existence des 3 types de racines latérales et a permis d'estimer un modèle statistique semi-markovien permettant d'estimer les probabilités de transition de chaque type de racine latérale, mais également des modèles de tendance linéaire décrivant l'évolution des vitesses de croissance pour chaque type (figure 2-

9). En effet, ces tendances linéaires décrivent l'évolution des taux de croissance latérale à l'aide des paramètres (produits en sortie par le modèle statistique) a et b au travers de l'équation suivante :

$$V = at + b$$

L'inconnue qui nous reste à calculer est le temps d'apparition t des différents sommets composant une racine latérale d'une longueur l .

On sait que $v = \frac{dl}{dt}$ alors $at + b = \frac{dl}{dt} \Rightarrow (at + b)dt = dl$

Alors $\int (at + b)dt = \int dl$
 $\frac{1}{2}at^2 + bt + k1 = l + k2$

$$l = \frac{1}{2}at^2 + bt + k3 \quad \text{Avec } k3 = k1 - k2$$

A $t = 0, l = 0 \Rightarrow k3 = 0$

$$l = \frac{1}{2}at^2 + bt \Leftrightarrow at^2 + 2bt - 2l = 0$$

L'équation admet deux racines dont une seule est positive (a et b étant positifs)

$$t = \frac{\sqrt{2al + b^2} - b}{a}$$

Donc, pour calculer l'âge des sommets de type latéral, on définit une classification des différents types de racines latérales et on associe à chaque classe t des intervalles de probabilités. A chaque racine latérale est associée une classe par tirage aléatoire et pour chaque classe nous avons des paramètres de croissance linéaire produits en sortie par le modèle statistique correspondant à a et b . Ainsi pour calculer l'âge t des sommets d'une racine latérale de longueur l (exprimée en nombre de sommets), il suffit de faire varier l et de définir les valeurs a et b . On calcule ainsi t pour chaque sommet de la racine latérale.

2.2. Modélisation du transport d'eau dans les phases précoces de croissance

Nous avons caractérisé le système racinaire du mil avec un certain nombre de descripteurs architecturaux et encodé un modèle architectural sur la base de lois développementales extraites de la distribution de ces descripteurs racinaires. Pour compléter le modèle de développement de l'architecture et y insérer la composante hydrique, nous avons choisi d'acquérir des données liées à la physiologie du transport d'eau à l'échelle cellulaire et racinaire.

2.2.1. Principe et estimation des conductances hydrauliques racinaires

Nous avons effectué une caractérisation morphologique du système du mil et mesuré des paramètres et des lois de croissance qui ont permis d'encoder un modèle architectural simulant la dynamique de développement de la racine de mil. Parachever la conception du modèle hydraulique nécessite de compléter le modèle architectural précédemment développé avec des données fonctionnelles décrivant la physiologie du transport d'eau au sein du système racinaire du mil.

En effet, l'eau, à la suite à une différence de potentiel hydrique entre les feuilles et le sol, entre dans les racines de deux manières : soit de façon axiale ou radiale (figure 2-9). Modéliser convenablement l'acquisition d'eau du sol et sa distribution à travers tout le système requiert de déterminer les facteurs contrôlant le transport d'eau par ces deux voies.

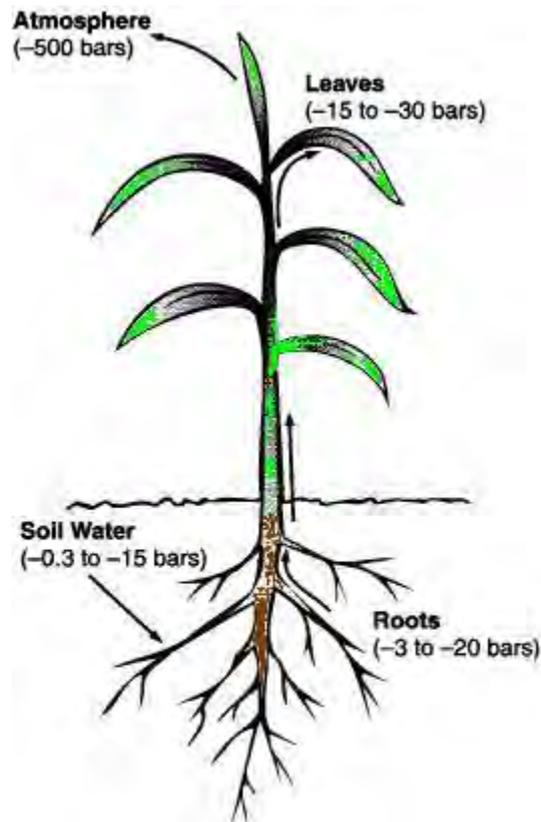


Figure 2-9 : Transport de l'eau dans la plante.

L'eau se déplace dans le sens des potentiels hydriques décroissants.

Le flux axial d'eau des vaisseaux de xylème aux parties aériennes est contrôlé par la conductance axiale, qui dépend de la maturation, de l'abondance et de la taille des vaisseaux de xylème (Martre et al., 2001). La conductance axiale peut être estimée sur la base de caractères anatomiques tels que le nombre et la taille des vaisseaux de xylème (Biondini, 2008; Bramley et al., 2009; Frensch and Steudle, 1989). Nous avons par conséquent réalisé une caractérisation anatomique complète des différents types racinaires du mil à travers une analyse histologique approfondie pour calculer ces caractères anatomiques (figure 2-11). La conductance axiale a donc été inférée des diamètres de métaxylème mesurés en utilisant la loi de Hagen-Poiseuille généralisée. Pour spatialiser la distribution des profils de conductances axiale dans le système racinaire, nous avons défini celle-ci comme une fonction de la distance par rapport à l'apex (figure 2-12, figure 2-13, figure 2-14) à l'égard de Doussan et al. (1998) pour chaque type racinaire. On exprimera la conductance axiale pour les racines séminale et coronaire par la fonction logarithme népérien suivante :

$$K = a \ln(D) + b \quad (i)$$

Et pour les racines latérales, elle sera estimée par une loi d'évolution linéaire du type :

$$K = c D + d \quad (ii)$$

Dans les équations (i) et (ii) K représente la conductance axiale et D la distance par rapport à l'apex. Les paramètres a, b, c et d sont déterminés expérimentalement et sont spécifiques à chaque type racinaire (figure 2-12, figure 2-13, figure 2-14).

Le flux d'eau radial de la surface racinaire au xylème est contrôlé par la conductance radiale qui dépend de plusieurs caractéristiques anatomiques du tissu racinaire (Steudle, 2000a). Il est très difficile, voire impossible de mesurer expérimentalement la conductance radiale racinaire chez le mil à cause de la coexistence de plusieurs voies de circulation de l'eau, mais également de la superposition de plusieurs couches cellulaires constituant chacune une résistance au transport d'eau. On utilisera donc une approche de paramétrisation inverse pour déterminer les profils de conductances radiales racinaires (**les résultats sont présentés dans le chapitre 3**). Une telle approche a déjà été utilisée avec succès pour inférer les profils de conductivités hydrauliques axiales et radiales chez le lupin (Zarebanadkouki et al., 2016).

Des expériences en chambre à pression furent également menées pour déterminer la conductivité globale du système racinaire du mil et mesurer les flux d'eau dans les conditions standard de croissance (figure 2-10). Nous allons donc déterminer la gamme de valeurs de conductances radiales qui s'ajustera aux valeurs de flux d'eau mesurés par inversion du modèle, mais également de pouvoir prédire les profils d'autres propriétés hydrauliques comme le potentiel hydrique, le flux radial, le flux axial pour chaque type de sommet et en conséquence pour chaque type racinaire composant l'ensemble du système racinaire. Ces prédictions permettront d'améliorer notre connaissance sur la dynamique de distribution des flux d'eau dans le continuum sol-racine chez le mil. Les conditions initiales de simulation sont :

- Flux d'eau à la base de la racine : 0.1 $\mu\text{L/s}$

- Potentiel hydrique à la base racinaire (pression atmosphérique) : 0 MPa
- Potentiel hydrique dans la chambre à pression : 0.4 MPa

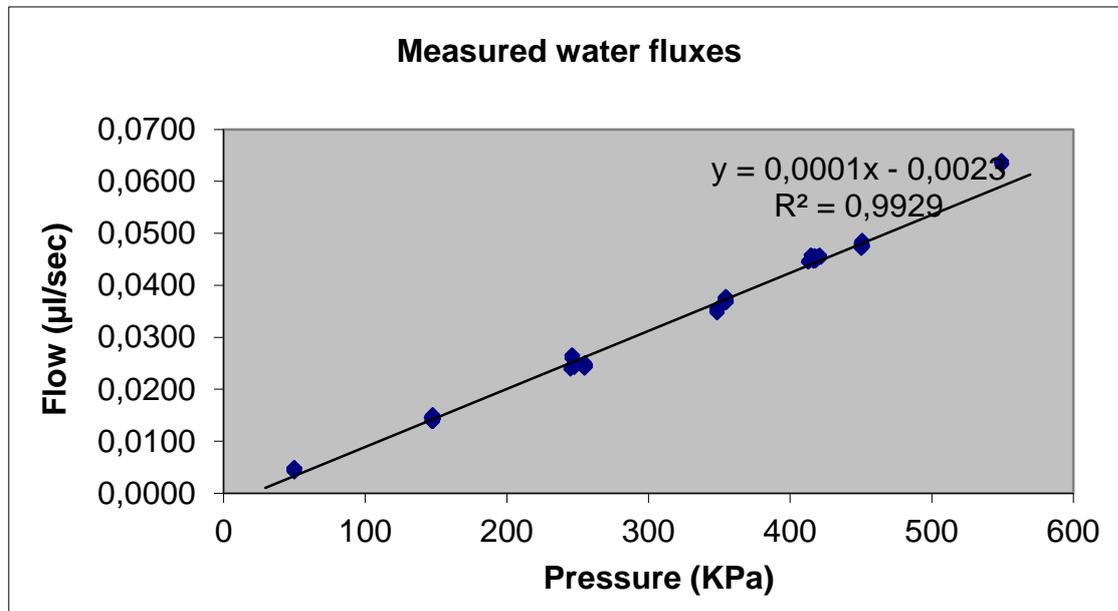


Figure 2-10 : Mesure expérimentale des flux d'eau en chambre à pression chez un plant de mil.

Le principe est simple : nous appliquons différentes valeurs de pression dans la chambre à pression et pour chaque valeur de pression, nous mesurons le flux d'eau sortant au collet du système racinaire étudié. Nous obtenons ainsi une droite linéaire dont le coefficient directeur représente la conductivité globale du système racinaire.

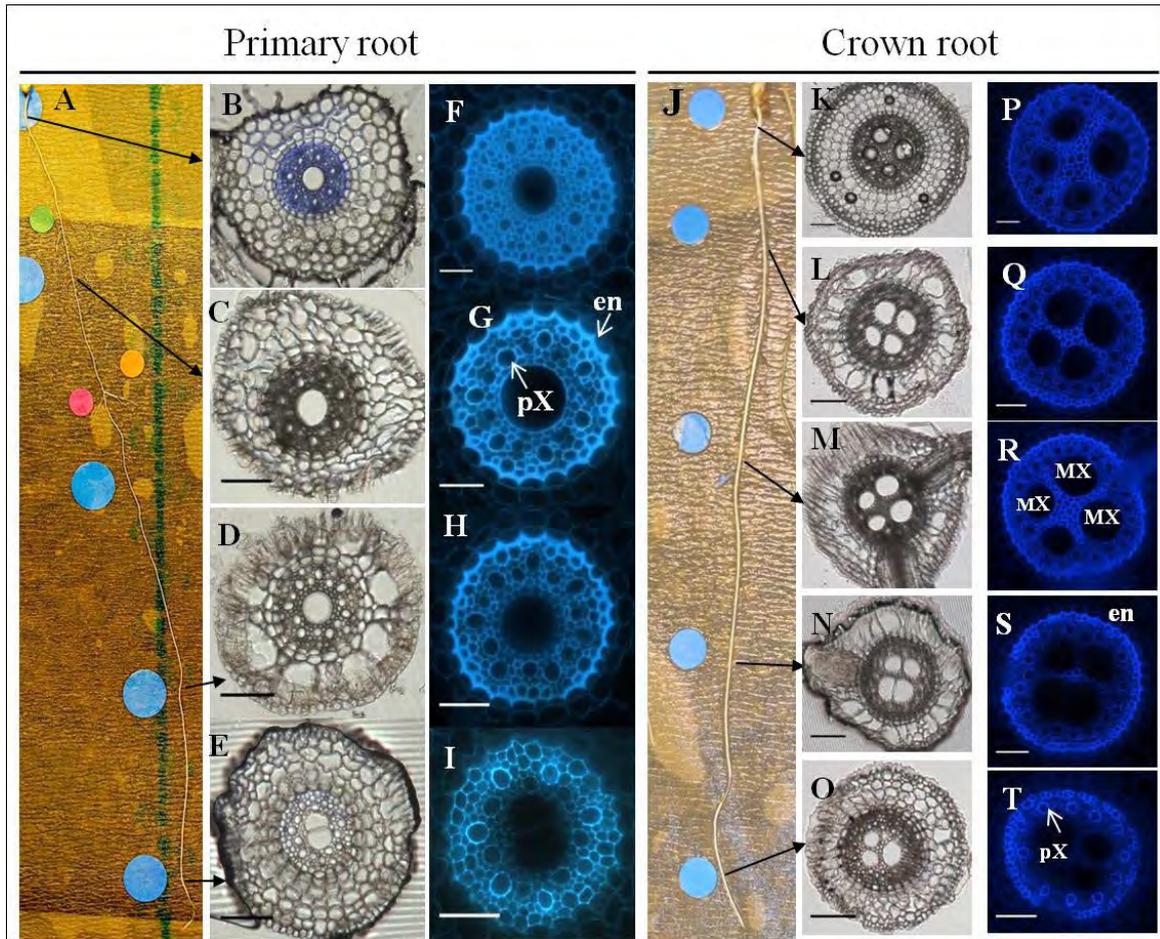


Figure 2-11 : Organisation anatomique de la racine séminale (B-I) et d'une racine coronaire (K-T), 11 et 15 respectivement jours après germination.

Adapté de Passot et al, 2016.

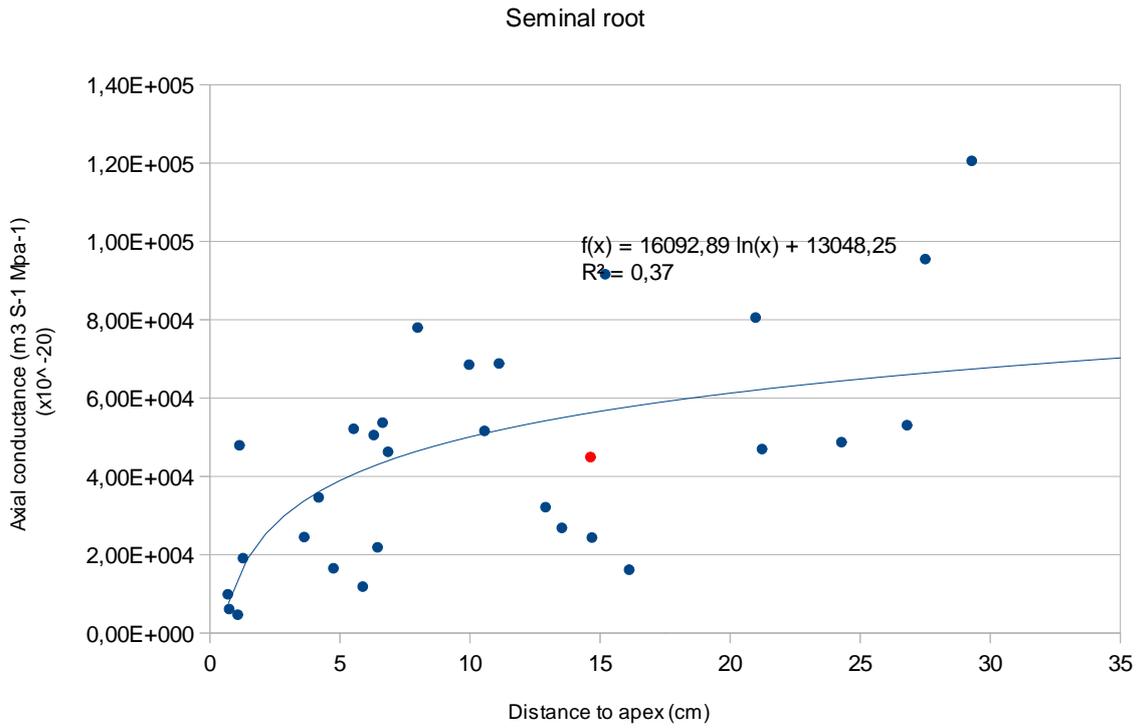


Figure 2-12 : Loi d'évolution de la conductance racinaire axiale pour la racine séminale

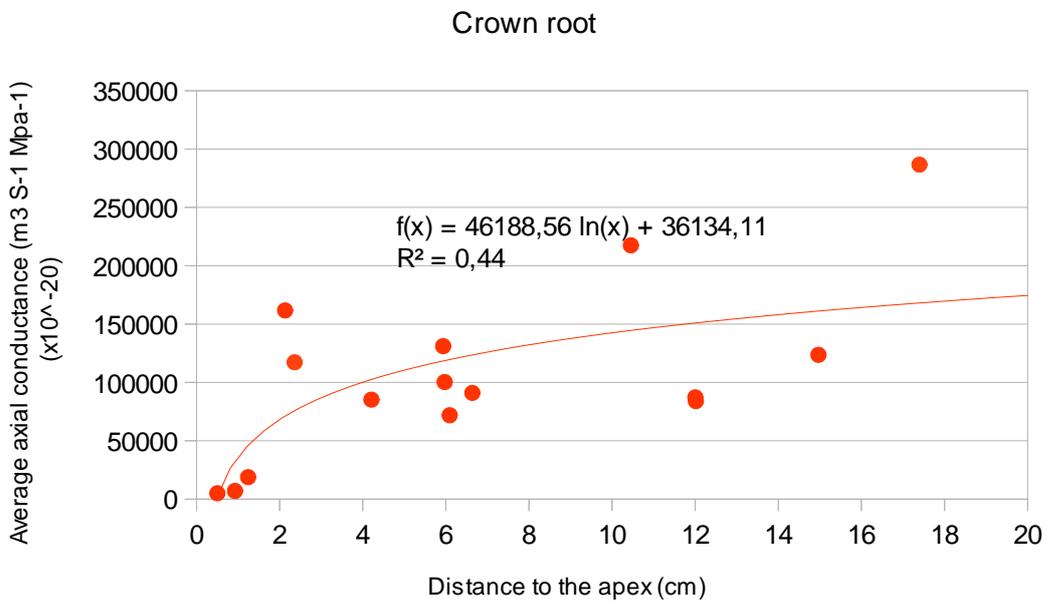


Figure 2-13 : Loi d'évolution de la conductance racinaire axiale pour la racine coronaire

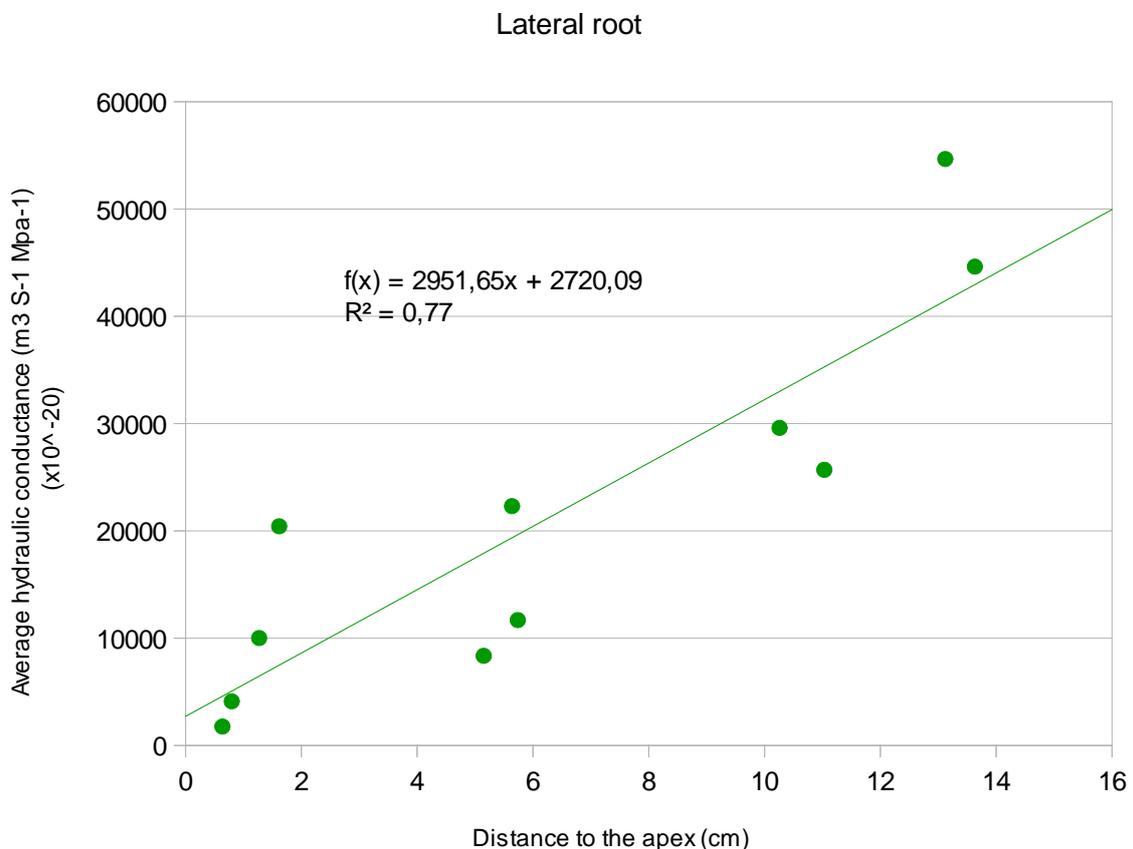


Figure 2-14 : Loi d'évolution de la conductance racinaire axiale pour la racine latérale

2.2.2. Description du modèle hydraulique : Calcul numérique des flux d'eau et des conductances équivalentes

L'approche de modélisation hydraulique utilisée ou approche des différences finies fait partie de la famille des modèles physiques de Van den Honert (van den Honert, 1948) basée sur une analogie électrique à l'échelle cellulaire pour décrire les flux d'eau dans les plantes de n'importe quelle complexité (Amenu and Kumar, 2008; Landsberg and Fowkes, 1978; Nimah and Hanks, 1973). Le modèle architectural précédemment développé est une simplification de l'architecture racinaire comme un système de nœuds ou de segments ou encore de sommets interconnectés dans lequel l'eau circule de manière radiale du sol aux racines et longitudinalement au sein des vaisseaux de xylème (figure 2-15). Chaque segment est considéré comme un circuit avec une conductance axiale et radiale (figure 2-17). Chaque segment possède des propriétés hydrauliques homogènes.

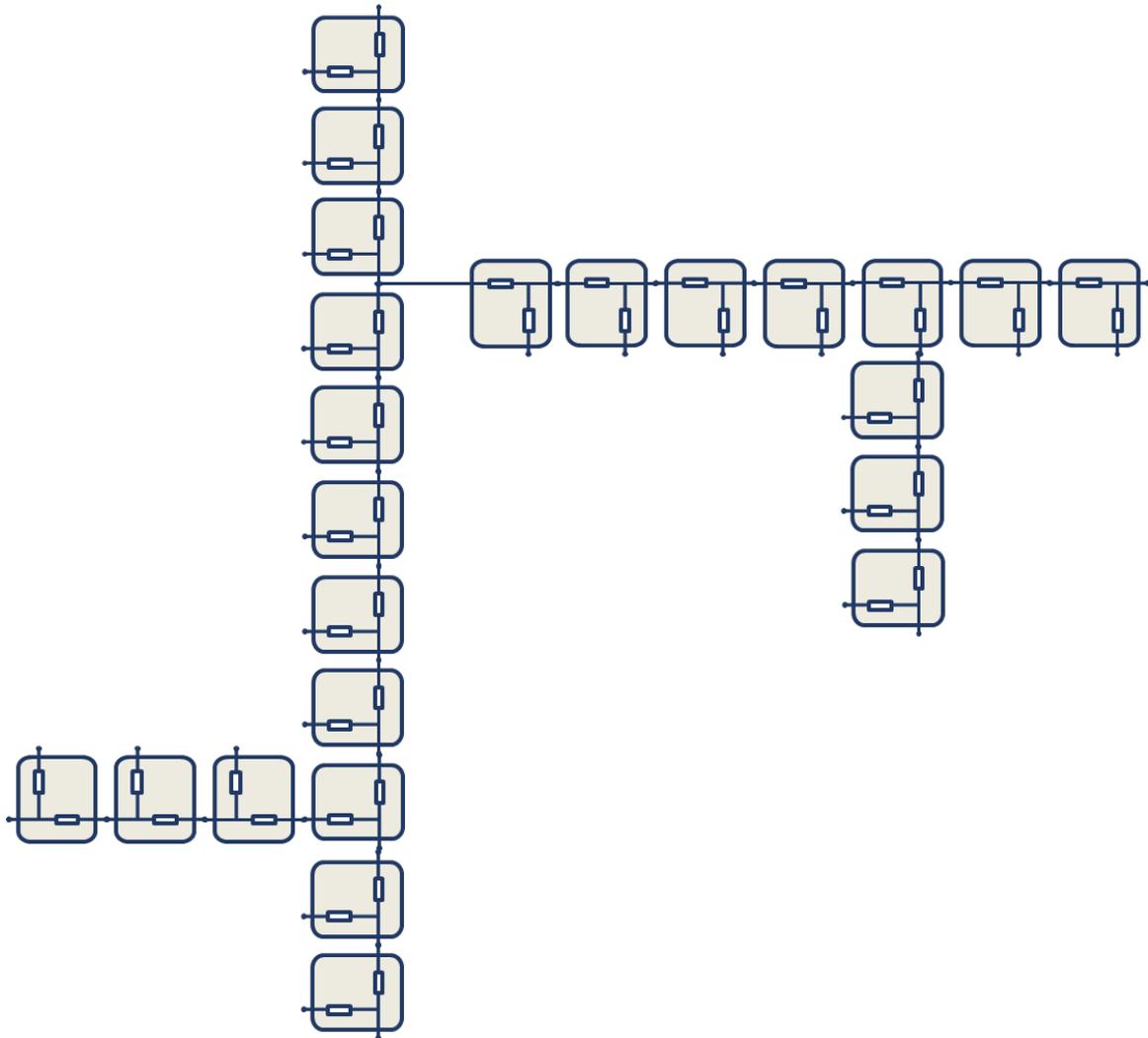


Figure 2-15 : Discrétisation du système racinaire en un circuit hydraulique analogue au circuit électrique

Contrairement à l'approche matricielle développée initialement par Doussan et al. (1998) et reprise par (Couvreur et al., 2012) et Meunier et al. (2017) basée également sur la discrétisation du système racinaire en unités élémentaires ou segments, mais qui repose essentiellement sur la résolution d'un ensemble d'équations linéaires pour calculer le flux radial et le potentiel hydrique à n'importe quelle position du système racinaire selon des conditions initiales générales (flux et potentiel hydrique au collet, potentiel hydrique à l'interface sol-racine), nous avons développé un algorithme original et linéaire qui exploite les propriétés topologiques du MTG pour parcourir le graphe en deux temps afin de calculer les conductances équivalentes pour chaque sommet puis le potentiel hydrique et les flux d'eau en appliquant des lois de physique électrique. D'abord, l'algorithme parcourt le graphe en ordre acropète (ou postfixe), c'est-à-dire de l'apex à la base de la racine pour calculer les

conductances équivalentes pour chaque sommet (considéré comme un circuit) selon l'équation (1) définie ci-dessous :

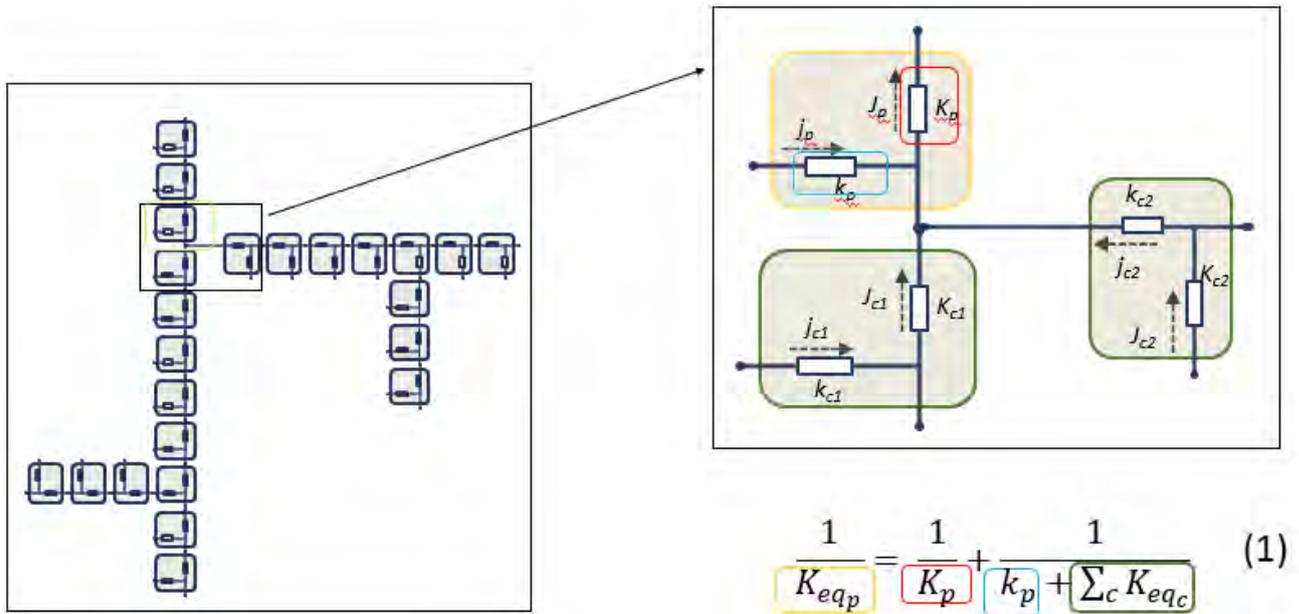


Figure 2-16 : Modélisation computationnelle des conductances équivalentes pour chaque sommet du graphe.

Dans l'équation (1), K_{eqp} , K_p et k_p représentent les conductances équivalente, axiale et radiale respectivement du sommet parent et K_{eqc} la conductance équivalente du sommet fils.

Puis l'algorithme effectue un deuxième parcours basipète (de la base à la pointe racinaire) pour calculer :

- D'abord, le potentiel hydrique en tout sommet en utilisant le théorème de Millman (voir annexes) selon l'équation suivante :

$$\Psi_{in_v} = \frac{\Psi_e(k_v + \sum_c K_{eqc}) + K_v \cdot \Psi_{out_v}}{K_v + k_v + \sum_c K_{eqc}}$$

Où Ψ_{in_v} est le potentiel hydrique à l'intérieur du sommet v , Ψ_{out_v} est le potentiel hydrique à l'extérieur du sommet v ; il s'agit plus précisément du potentiel hydrique à l'intérieur de son sommet parent. K_v et k_v représentent les conductances axiale et radiale respectivement du sommet v et K_{eqc} , la conductance équivalente du sommet fils de v . Ψ_e est le potentiel hydrique de la chambre à pression

- Puis de calculer les flux d'eau :
 - Entrants décrits par les équations (2) et (3) définies dans la figure 2-17 :

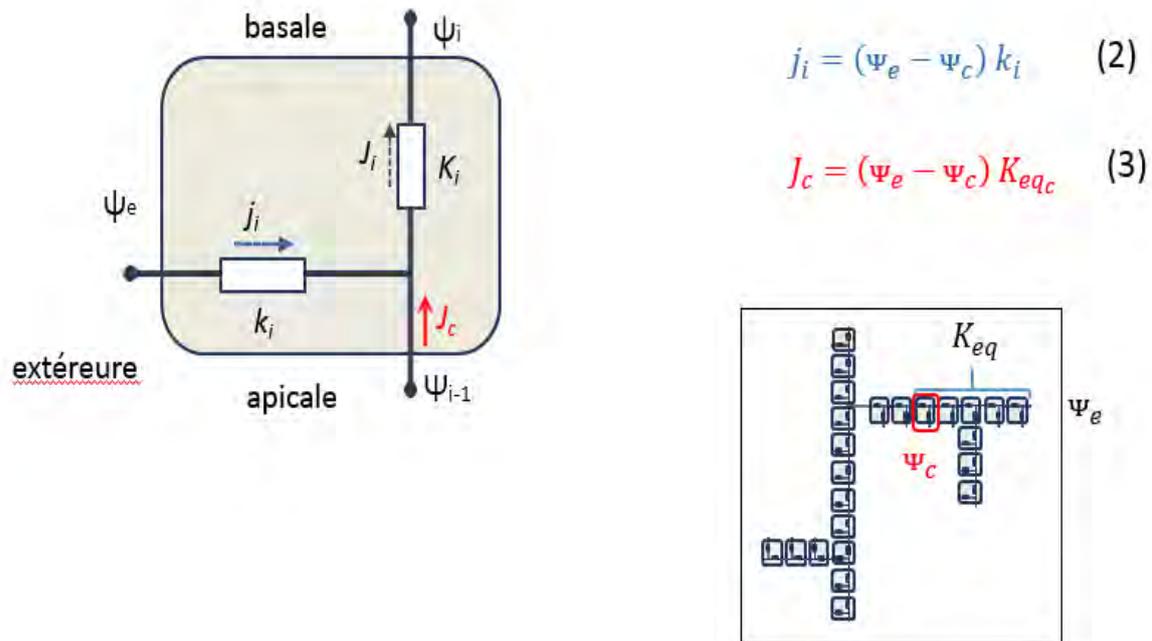
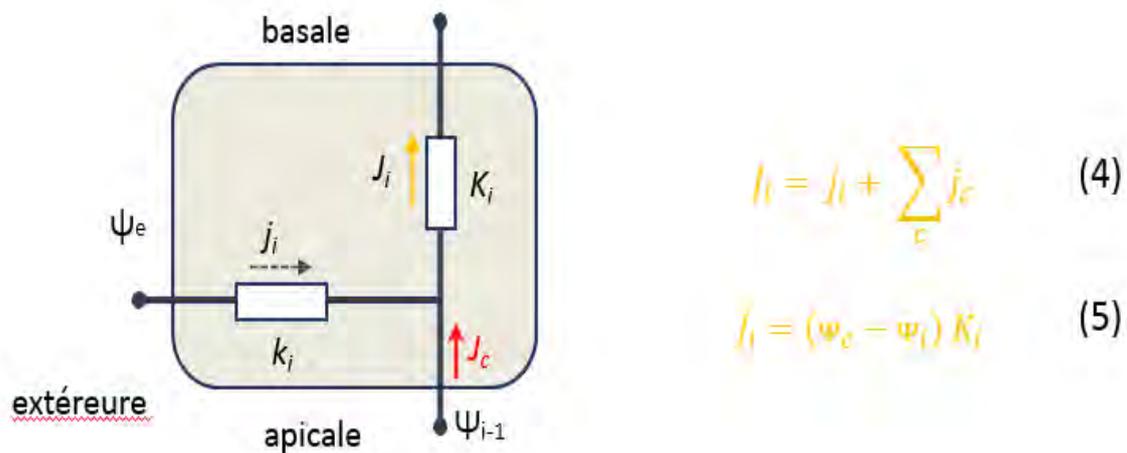


Figure 2-17 : Modélisation des flux intrants.

Ici j_i représente le flux d'eau radial entrant, ψ_e and ψ_c représentent le potentiel hydrique de la solution externe (chambre à pression) et celui du sommet fils et J_c décrit un influx d'eau axial émanant du sommet fils.

- Sortants en appliquant la loi de Kirchhoff (ensemble des flux d'eau entrants = ensemble des flux d'eau sortants à chaque sommet. Les équations (4) et (5) définies dans la figure 2-18 décrivent les flux d'eau sortants :



$$I_i = J_i + \sum_c J_c \quad (4)$$

$$J_i = (\psi_e - \psi_i) K_i \quad (5)$$

Figure 2-18 : Modélisation des flux d'eau sortants.

Ici l'efflux d'eau J_i peut être calculé de deux manières : soit en appliquant la loi de Kirchhoff (équation 4) soit en appliquant la loi d'Ohm (équation 5).

Chaque parcours (acropète et basipète) est linéaire et le calcul en chaque sommet est constant : la complexité temporelle de l'algorithme est donc linéaire. Lors du parcours, les conductances et les flux sont calculés en chaque nœud du graphe de proche en proche. La complexité en mémoire est donc, elle aussi linéaire.

3. Résultats

3.1. Simulation de l'architecture 3D du système racinaire du mil

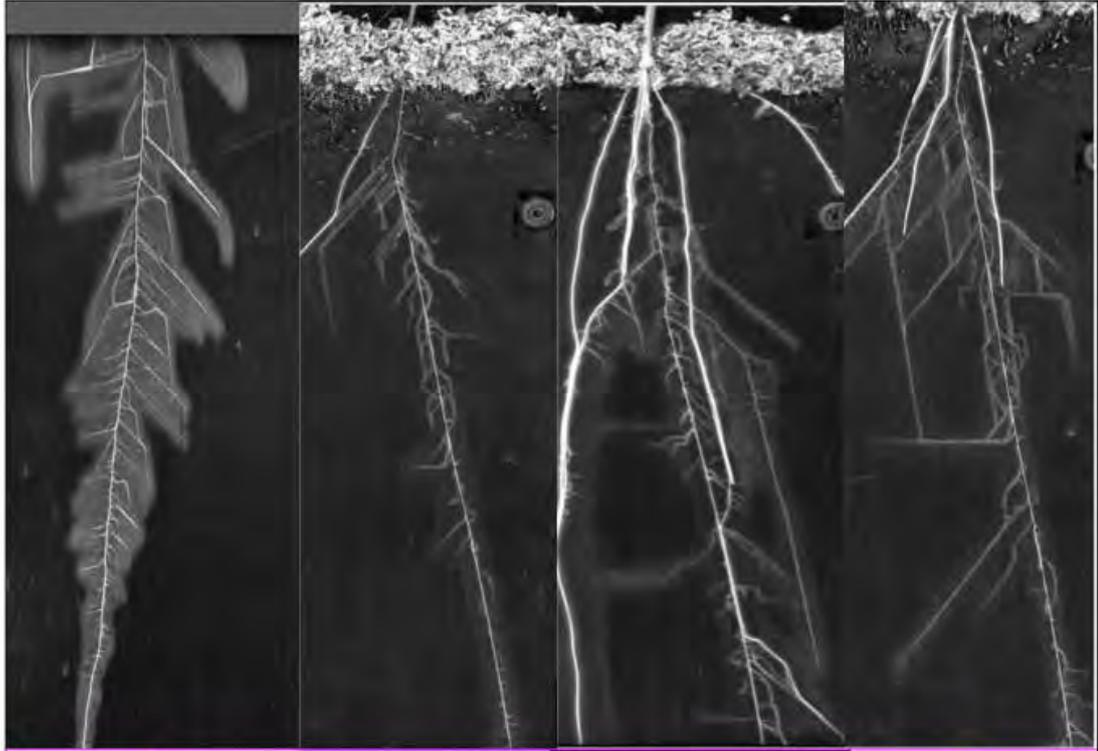
Comprendre la structure et le fonctionnement du système racinaire du mil aiderait beaucoup à combattre les facteurs limitant sa croissance que sont principalement la sécheresse et le déficit en nutriments auxquels sont soumis les sols sablonneux où croît le mil. En effet, il a été rapporté que la plasticité de l'architecture du système racinaire, ses paramètres hydrauliques et l'enracinement racinaire sont responsables de l'adaptation aux environnements assujettis au déficit d'eau chez plusieurs espèces (Bernier et al., 2009; Dunbabin et al., 2003; Lynch, 2007; Steele et al., 2007; Tuberosa et al., 2002a). Cependant chez le mil, le rôle de la croissance racinaire, la plasticité architecturale et l'impact des traits racinaires individuels sur sa résistance à la sécheresse dans les stades précoces de développement n'ont jamais été étudiés. On se propose de reconstruire *in silico* l'architecture tridimensionnelle de l'appareil racinaire en utilisant une approche de modélisation structurale empirique basée sur des données réelles pour pouvoir tester la relation entre certains traits racinaires et l'efficacité de la capture d'eau. L'avantage du modèle architectural reconstruit est qu'une fois couplé à des données fonctionnelles, permet de manipuler de manière indépendante les traits racinaires et l'environnement et ainsi de mieux comprendre les relations complexes entre ces deux entités, ce qui est impossible à faire *in vivo* (expérimentalement).

Une grande quantité de données architecturales a donc été extraite des expériences de phénotypage décrites précédemment menées sur 16 architectures réelles pour déterminer les paramètres spatio-temporels locaux de la croissance du système racinaire du mil et les lois développementales estimées de leur distribution. L'ensemble des paramètres et des lois tirées

sur la donnée des architectures réelles ont permis de simuler un ensemble d'architectures 3D sous forme de MTG (figure 2-19). Le modèle architectural a permis d'approximer et de simuler la variabilité phénotypique racinaire observée (figure 2-19).

Pour visualiser la géométrie 3D des architectures simulées, nous avons développé un module (turtle.py, voir annexes) permettant d'associer à chaque sommet du MTG un modèle géométrique (en se basant sur des informations spécifiques comme la longueur, la position, le rayon, etc.) en utilisant la librairie PlantGL (Pradal et al., 2009) d'OpenAlea et l'ensemble de l'ossature géométrique du MTG est généré en faisant appel au module PlantFrame du package OpenAlea.MTG en spécifiant l'échelle de représentation. Ce module implémente un solveur pour créer une représentation tridimensionnelle de la maquette du système racinaire en utilisant les informations géométriques (comme l'angle de ramification des racines latérales et coronaires, les diamètres racinaires) et topologiques stockées dans les sommets du MTG comme des propriétés. Les angles de ramification sont exprimés sous forme des lois de probabilité estimées à partir des données expérimentales.

A



B



Figure 2-19 : Modèles 3D de l'architecture du système racinaire du mil.

La ligne A contient l'ensemble des architectures réelles et la ligne B les architectures simulées correspondantes sous forme de MTGs. Les types racinaires sont affichés selon un code couleur : les racines coronaires sont rouges et plus épaisses. La racine séminale est jaune et les racines latérales de 1^{er} ordre sont vertes. Les latérales de 2nd ordre sont également rouges à l'image des coronaires.

3.2. Simulation de l'architecture hydrique du mil : analyse des propriétés hydrauliques

Nous avons développé un modèle structure-fonction de l'hydraulique racinaire du mil avec une discrétisation fine des axes en segments de la taille d'une cellule. Il est basé sur une analogie électrique et repose sur l'intégration de l'architecture racinaire d'un ensemble de composants hydrauliques. Chaque composant implémente des flux locaux d'eau radiaux et axiaux. La conductance radiale a été fixée constante partout dans le système racinaire et la conductance axiale déterminée à partir de la loi de Poiseuille basée sur la taille des vaisseaux de xylème. Le modèle est paramétré et calibré avec des données architecturales, tissulaires et physiologiques acquises à la suite d'expériences de phénotypage, d'une analyse histologique détaillée de l'anatomie racinaire du mil et d'expérimentations en chambre à pression. La reconstruction architecturale du système racinaire est basée sur un graphe de type MTG.

Le modèle a permis de simuler et de visualiser la distribution spatiale des flux d'eau et du potentiel hydrique du xylème le long du système racinaire du mil. Les simulations dans les figures 2-20 et 2-21 montrent que :

- L'acquisition d'eau n'est pas uniforme dans le système racinaire.
- La racine séminale et les coronaires sont les principales zones d'acquisition d'eau dans des conditions de chambre à pression homogènes.
- La capture d'eau par la racine séminale et par les coronaires est plus importante dans les parties proximales que dans les parties distales (probablement parce que les vaisseaux de xylème n'étaient pas développés (Frensch and Steudle, 1989)). Par conséquent l'acquisition d'eau est alors fonction de la distance par rapport à l'apex, mais dépend également de l'architecture racinaire.
- Le potentiel hydrique le long de la racine séminale est faible dans les parties proximales et élevé dans les parties distales
- Les racines latérales de la couche inférieure ont un potentiel hydrique plus élevé que celles situées dans la zone supérieure de la chambre à pression

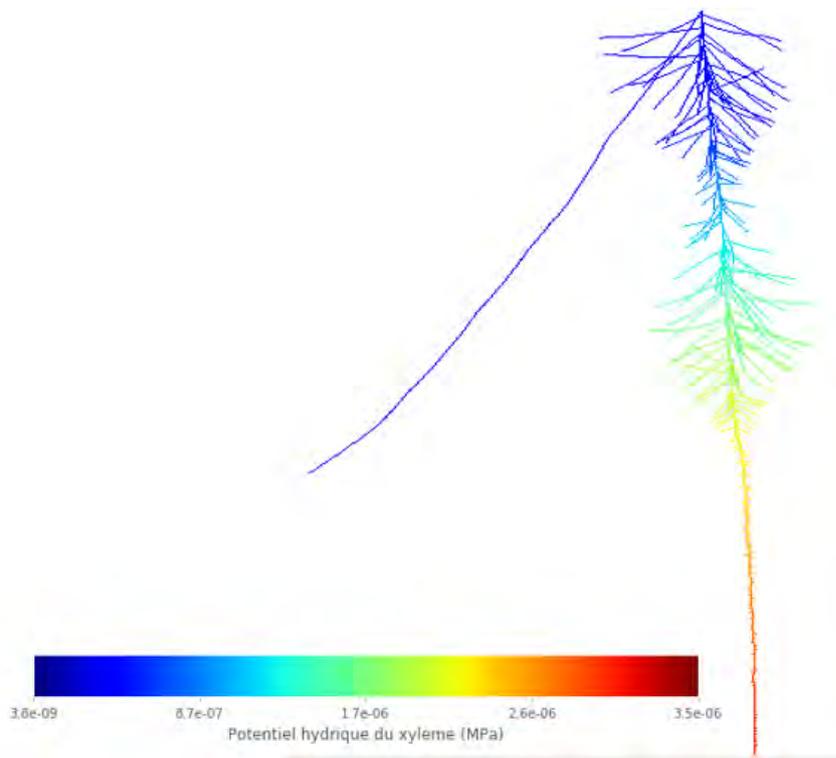


Figure 2-20 : Simulation des potentiels hydriques du xylème le long d'un système racinaire de mil âgé 10 jours.

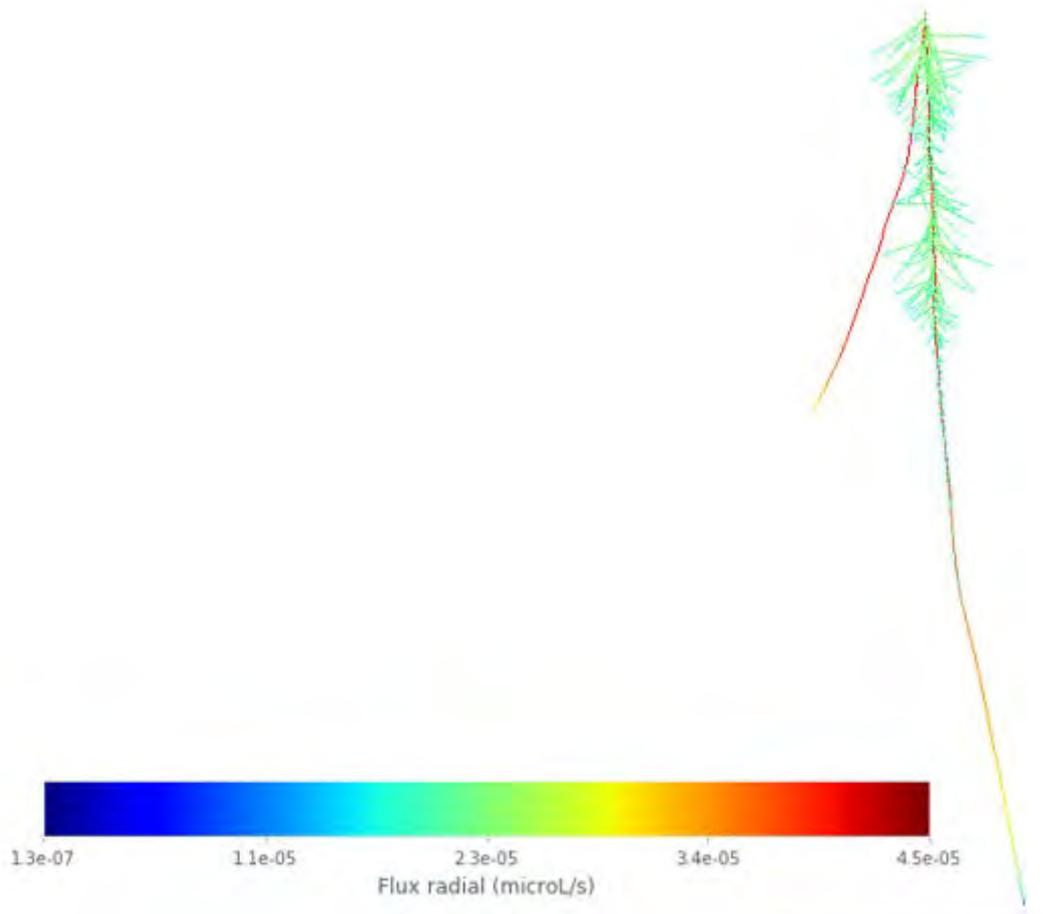


Figure 2-21 : Simulation des flux d'eau radiaux d'eau le long d'un système racinaire de mil âgé 10 jours.

La figure 2-22 montre le profil d'acquisition d'eau de la racine séminale. Cette dernière mesure 42.19 cm. Le flux radial le plus élevé est observé à une distance de 42 cm de l'apex. A cette même distance de la pointe, le potentiel hydrique est très faible et s'approche du potentiel à la base de la racine (pression atmosphérique ~ 0 MPa) (figure 2-23). Le potentiel hydrique xylémien trouve son plateau à l'apex racinaire (probablement parce qu'il s'approche du potentiel hydrique de la solution externe) (figure 2-23). Aucune corrélation simple n'a été trouvée entre l'acquisition d'eau et le potentiel hydrique du xylème (figure 2-24).

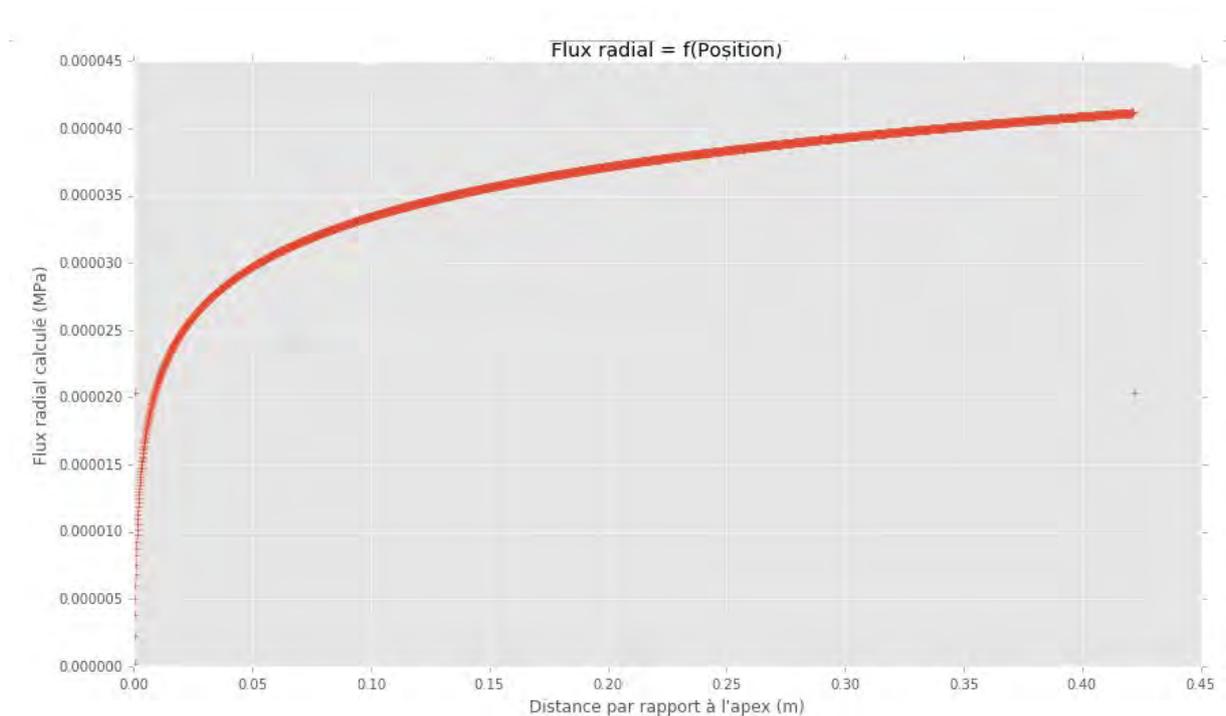


Figure 2-22 : Profil d'acquisition d'eau de la racine séminale comme une fonction de la distance par à l'apex.

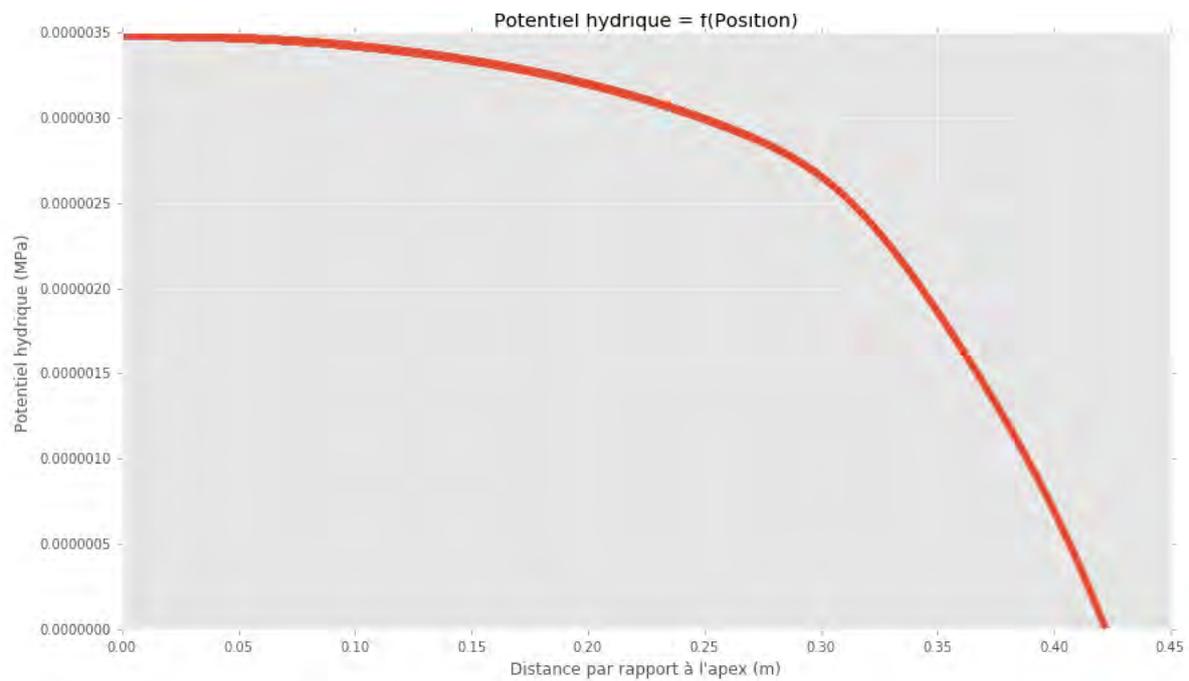


Figure 2-23 : Profil du potentiel hydrique xylemien de la racine séminale, fonction de la distance rapport à l'apex.

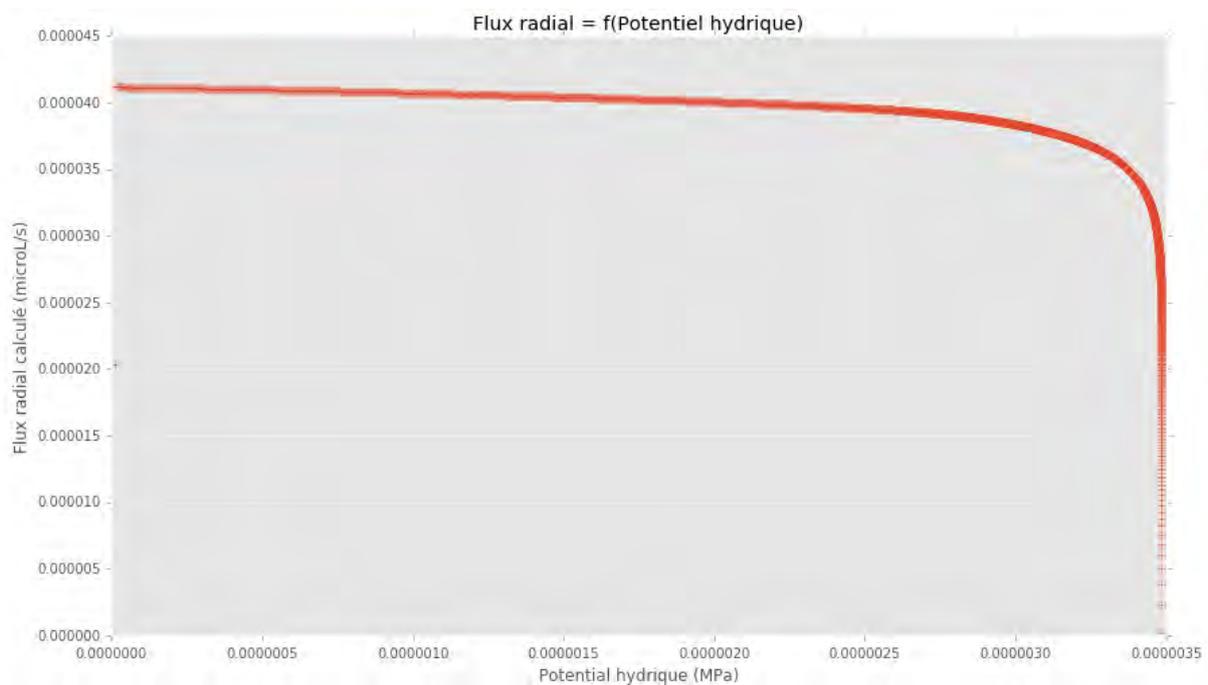


Figure 2-24 : Relation entre la capture d'eau entre le potentiel hydrique du xylème pour la racine séminale.

3.3. MilletROOT : un paquet logiciel dédié à la modélisation structure-fonction de l'hydraulique racinaire du mil

Durant cette thèse, nous avons développé un paquet logiciel en Python permettant de simuler le système du mil sous forme de MTG sur une période de croissance donnée, mais également de modéliser le transport d'eau dans les stades précoces de développement par l'intégration de données hydrauliques au sein de la plateforme de modélisation *OpenAlea*. Le package a été encodé selon un certain nombre de principes :

- ❖ Modularité : Toutes les fonctionnalités du paquet sont implémentées en modules et en classes. Les scripts et les notebooks sont utilisés pour démontrer l'utilisation du modèle
- ❖ Documentation : Chaque module, fonction, méthode ou classe est documentée. L'outil Sphinx est utilisé pour écrire la documentation des utilisateurs, pour insérer les notebooks, mais également pour inclure la documentation développeur qui est extraite directement à partir du code source (docstring)
- ❖ Qualité logicielle : Le code est couvert par des tests unitaires et fonctionnels. A chaque partie du code est associé un test, ainsi qu'à chaque nouveau problème rencontré (test de non-régression). Les tests fonctionnels permettent de tester le modèle ou certains de ces composants.
- ❖ Reproductibilité : Les workflows/notebooks sont implémentés à titre illustratif. Chaque figure est générée soit par un notebook soit par un script python. Ceci permet d'assurer la reproductibilité des travaux (Cohen-Boulakia et al., 2017)
- ❖ Portabilité : Tous les répertoires sont spécifiés par des chemins locaux, car les chemins globaux ne sont pas portables, surtout lorsque l'on partage le modèle. La résolution du chemin local en chemin global est effectuée par OpenAlea.

Le package est conçu selon l'architecture définie dans la figure 2-25. Comme le modèle doit être publié et diffusé, toute la documentation de toutes les classes, modules, fonctions et méthodes est écrite en anglais. Les composants indépendants sont séparés en différents modules :

- ✚ **Architecture (architecture.py)** [238 lignes de codes]
 - Simulation d'un modèle architectural MTG à partir des lois développementales estimées et des paramètres racinaires mesurés
 - Sortie : **MTG** (graphe d'arbre)
- ✚ **Analysis (analysis.py, prediction.py, law.py, radius.py, etc.)** [~1076 lignes de codes]:
 - Calcul de la longueur, du rayon, de la croissance et des lois de développement
 - Calcul de propriétés géométriques
 - Input: **csv files**, output: **functions**

- ✚ **Flux (défini sur HydroRoot) [413 lines of code]**
 - Calcul des flux d'eau et des potentiels hydriques (en utilisant le théorème de Millman) sur la base des conductances calculées
 - Input: **MTG**, output: **MTG+ nouvelles propriétés**

- ✚ **Visualization (turtle.py) [109 lines of code]**
 - Graphiques pour reconstruire la plante en 3D et afficher le MTG à un temps donné
 - Fonction génératrice du film de la croissance
 - Output : gif, MP4

- ✚ **Main (water.py) [272 lines of code]**
 - Fonction principale permet d'appeler le modèle pour faire une analyse de sensibilité

- ✚ **Sensitivity analysis**
 - Définit des outils pour le pré/post traitement pour l'analyse de sensibilité (AS)
 - Utilise SALib (<http://salib.readthedoc.org>; (Herman and Usher, 2017)) pour AS

- ✚ **Plot**
 - Définit des outils pour des analyses graphiques

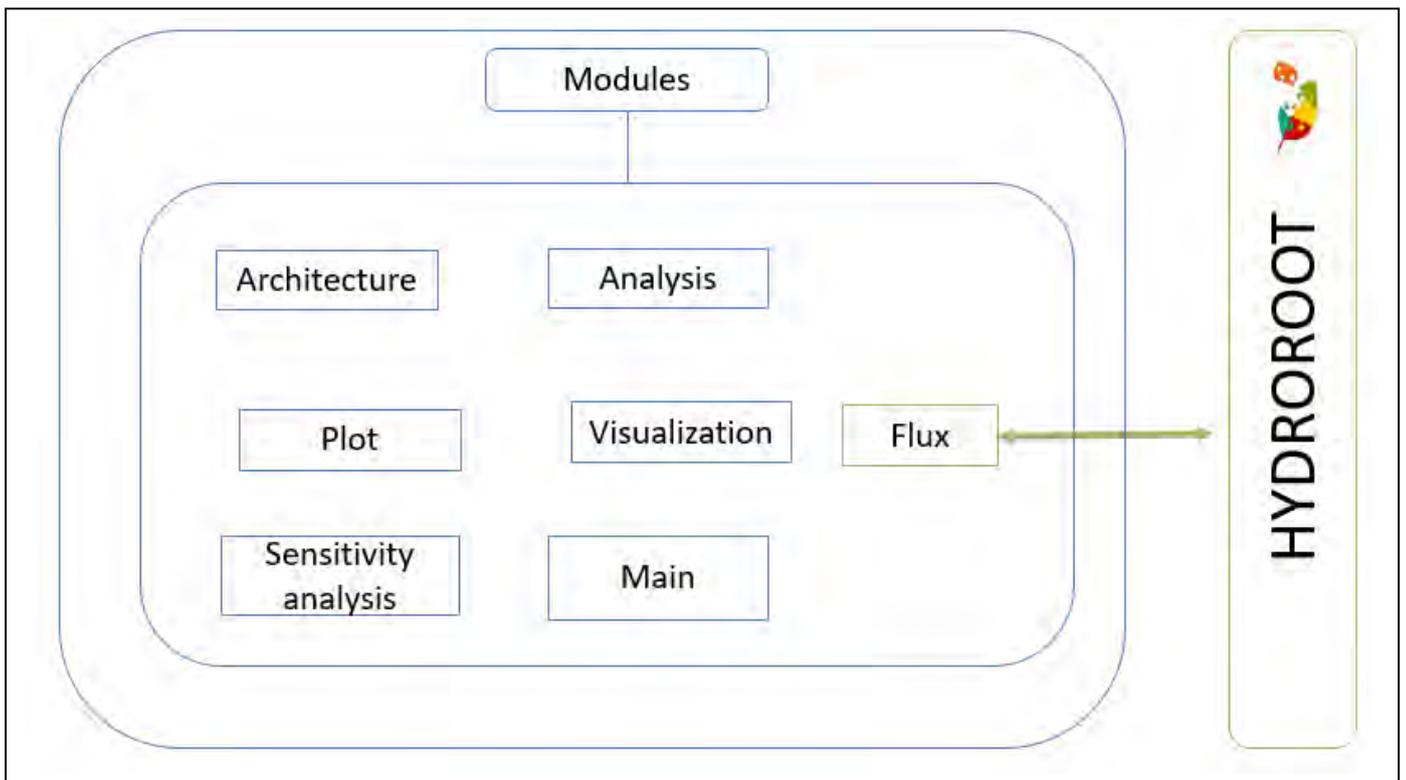


Figure 2-25 : Architecture logicielle du package MilletRoot

Tous les modules et classes du package ont été codés en Python en utilisant une approche procédurale et orientée objet. Le développement du package a nécessité l'utilisation de bibliothèques de calcul scientifique haut niveau comme entre autres :

- ❖ **NumPy** : bibliothèque pour générer de tableaux de données et matrices 2D/3D (www.numpy.org) (van der Walt et al., 2011).
 - ❖ **SciPy** : bibliothèque contenant des modules pour l'optimisation, l'algèbre linéaire, l'intégration, l'interpolation, le traitement de signal, le traitement d'image, des solveurs d'équations différentielles, etc. (Jones et al., 2001; Oliphant, 2007).
- Nous avons, par exemple, développé une fonction qui permet de retourner la « meilleure » loi mathématique s'ajustant à n'importe quelle distribution de données en utilisant les moindres carrés après avoir testé toutes les distributions de probabilité disponibles dans Scipy.stats, soit plus de 110 distributions. Cette fonction a permis d'estimer les lois de croissance et de développement (figure 2-4 par exemple).
- ❖ **Matplotlib** : bibliothèque du langage de programmation Python destinée à tracer et visualiser des données sous formes de graphiques (Hunter, 2007). Elle peut être combinée avec les bibliothèques python de calcul scientifique NumPy et SciPy
 - ❖ **Mpltools** : fournit des outils pour Matplotlib qui facilitent l'ajustement des styles d'affichage, le choix des couleurs et la production de graphes spéciaux, etc.
 - ❖ **Pandas** : package fournissant des structures de données de haute performance et des outils d'analyse de données pour le langage python (McKinney, 2010).
 - ❖ **Statsmodels** : module Python avec des classes et des fonctions pour l'estimation de différents modèles statistiques, ainsi que pour conduire des tests statistiques ou pour une exploration statistique de données (Seabold and Perktold, 2010).
 - ❖ **IPython** : bibliothèque python permettant de faire du calcul scientifique interactif avec la possibilité de faire des expérimentations virtuelles avec les notebooks (Perez and Granger, 2007)

On mettra en annexe le code source de tous les modules décrits dans le package.

Le package sera également diffusé, à terme, sous licence libre.

4. Matériels et Méthodes

4.1. Phénotypage du système racinaire du mil

Pour caractériser le système racinaire du mil et analyser son développement dans les premiers stades de développement, nous avons utilisé le système de phénotypage en rhizotron (figure

2-26) pour suivre de près la croissance de jeunes plants de mil. Passot et al, 2016 ont décrit de manière très explicite le dispositif expérimental. Les rhizotrons utilisés ont été conçus selon la structure définie par Neufeld et ses collègues (Neufeld et al., 1989b). Ils sont constitués d'une superposition de plaque de polystyrène mesurant 400 x 700 x 5 mm, d'une couche de substrat de 2cm, d'un tissu en viscose et d'un verre en plexiglas. L'ensemble a été maintenu par des entretoises en aluminium tenues par des vis. Dans ce système, le système racine se développe en deux dimensions entre le tissu de viscose et le plexiglas. La plante extrait son eau et ses nutriments du substrat contenu derrière le tissu viscose, et le système racinaire est toujours visible derrière le verre. Le substrat utilisé était composé de 30% d'argile fine, 25% de fibres de tourbe, 5% de tourbe blonde et 40% de tourbe noire congelée. Les rhizotrons ont été pesés individuellement avant et après le remplissage pour déterminer le poids exact du substrat contenu dans chacun des rhizotrons.

Nous avons travaillé sur une lignée de mil nommée LCICMB1 ou 109 dérivée des variétés locales nigérianes et sélectionnée pour sa résistance au mildiou. Elle est naine, à tête longue et à maturité moyennement précoce, avec une sensibilité photopériodique modérée. Des plants de mil issus de cette lignée et préalablement germés avant transfert sur les rhizotrons ont été scannés à haute résolution tous les jours pendant 10 jours puis pendant 15 jours pour permettre une caractérisation plus détaillée du système racinaire.

Les scans à haute résolution de la première expérience de phénotypage ont été traités et analysés par les logiciels d'analyse d'images de racines SmartRoot (Lobet et al., 2011) et RootNav (Pound et al., 2013) et les profils racinaires ont été extraits pour chaque scan. Ces profils comprenaient des informations sur les tous les longueurs de racines, les positions et les angles de ramification (Passot et al., 2016).

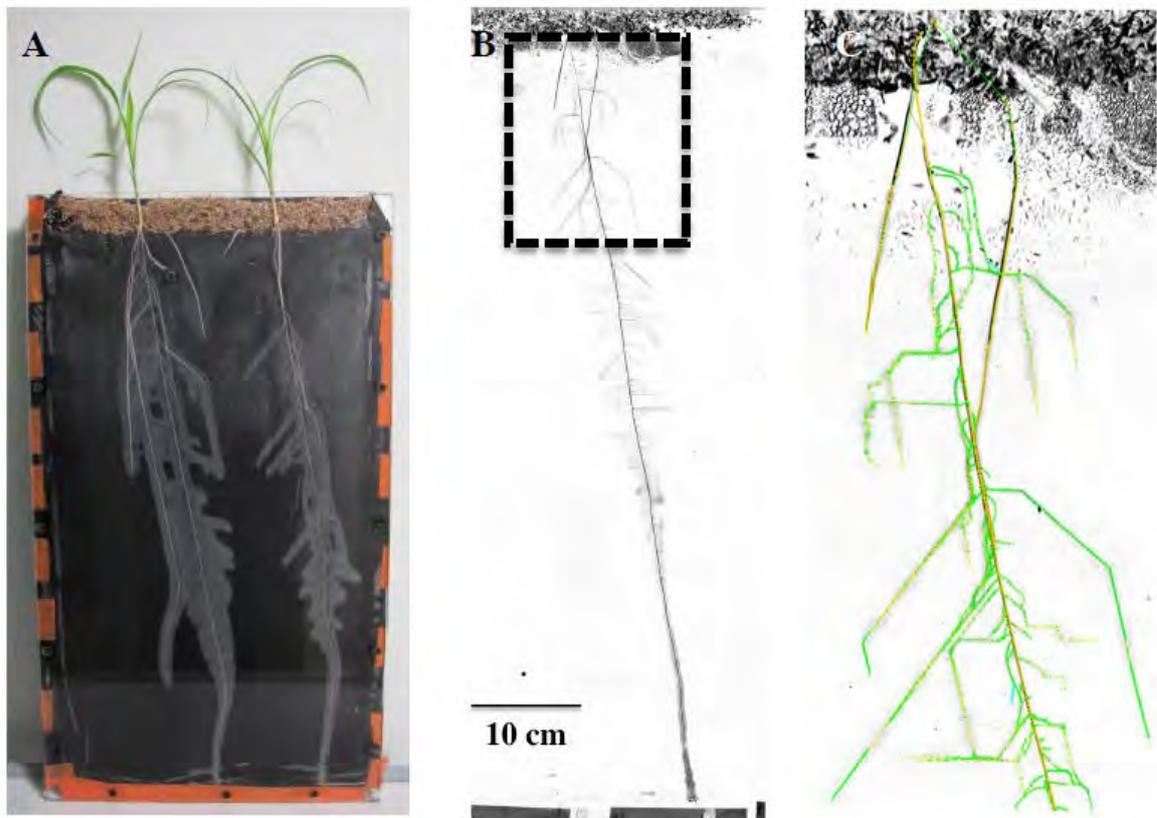


Figure 2-26 : Phénotypage du système racinaire du mil en rhizotron

- A) Dispositif expérimental.
- B) Scan du système racinaire à 11 jours après transfert en rhizotrons (barre d'échelle 10 cm).
- C) Extraction des paramètres racinaires par SmartRoot (Lobet et al 2011) : axes de la racine primaire en jaunes, racines latérales en vert

4.2. Expérience en chambre à pression

Les mesures ont été effectuées selon le protocole décrit par Javot et al., (2003) et par Tournaire-Roux et al., (2003) puis repris par Boursiac et al., (2005). De manière brève, le système racinaire est inséré dans une chambre à pression remplie d'une solution nutritive appliquée à la racine intacte. La pression est lentement appliquée à la chambre en utilisant de l'azote et le taux de flux exsudé est déterminé sur des périodes successives allant de 5 à 20 minutes pour des pressions hydrostatiques stabilisées entre 0.15 et 0.8 MPa. La conductivité hydraulique globale L_{pr} ($\text{mL g}^{-1} \text{h}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) d'un système racinaire individuel est calculée à partir de la pente de la droite flux = f (pression), divisé par le poids sec du système racinaire.

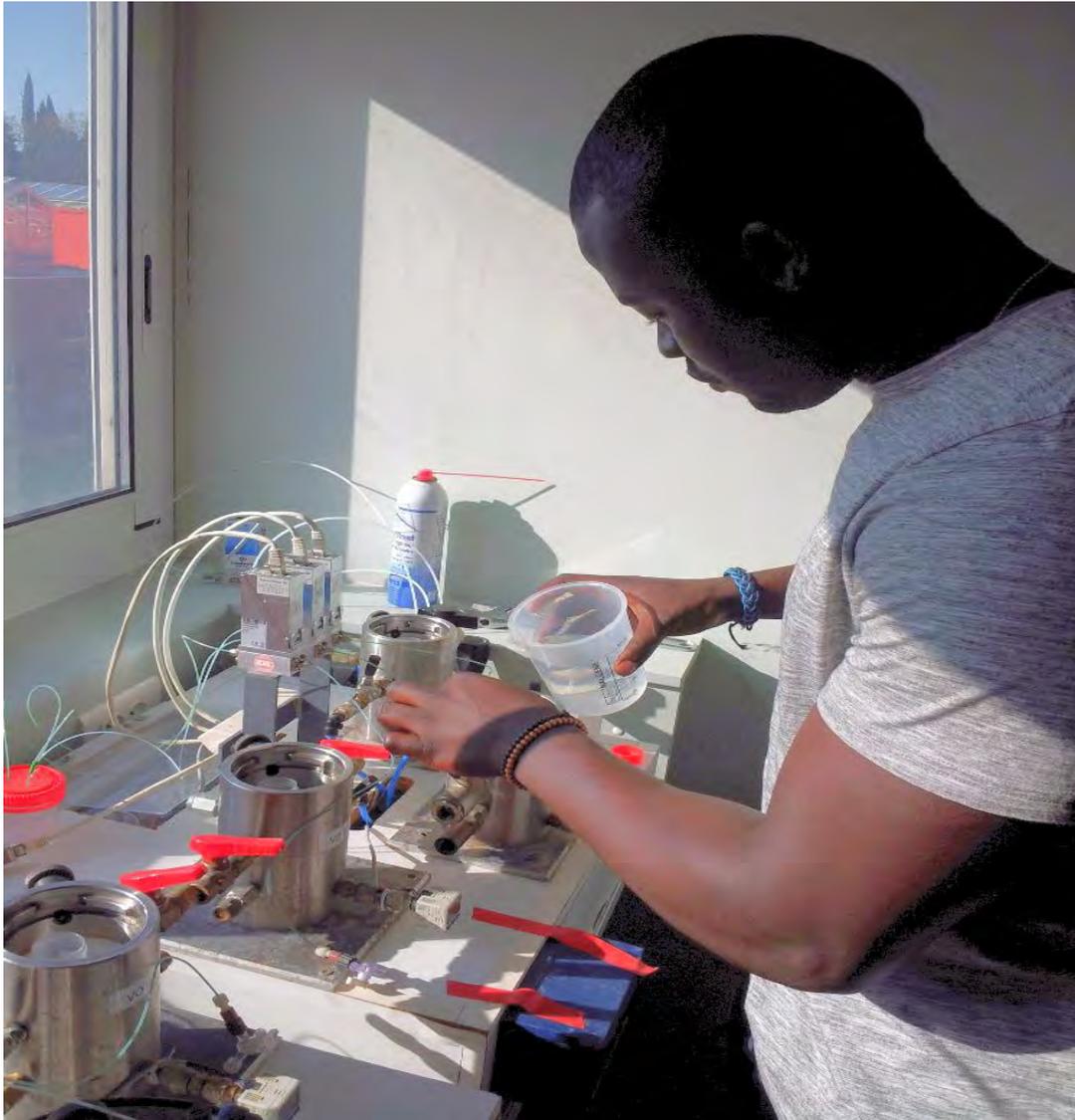


Figure 2-27 : Expérience en chambre à pression au LEPSE de Montpellier.

Mesure de la conductivité hydraulique globale du système racinaire du mil.

4.3. Analyse histologique de l'organisation cellulaire

Nous avons analysé l'organisation cellulaire des différents types racinaires (séminal, coronaire et latéral) composant le système racinaire du mil (Passot et al., 2016). Les racines des différents types racinaires ont été disséquées afin de prélever des segments allant de l'apex à la base de la racine. Les segments prélevés ont été inclus dans de l'agar pour section au vibratome et observation rapide en microscopie, soit dans de la paraffine pour section au microtome, marquage des tissus au moyen de colorants tissulaires et observation en microscopie. Ces prélèvements racinaires ont été effectués à différents temps de culture post-germination afin d'établir la dynamique des

éventuelles différenciations anatomiques observées. La taille des vaisseaux de xylème a, ensuite, été mesurée afin de déterminer l'évolution des profils de conductance hydraulique axiale des différents types racinaires au cours du temps en utilisant la loi Hagen-Poiseuille.

4.4. Calcul des conductances axiales : Loi de Hagen-Poiseuille généralisée

Les capacités de transport d'eau théoriques ou encore conductances hydrauliques axiales des différents types racinaires ont été estimées à partir des mesures de diamètres de vaisseaux de xylème de la zone différenciée. En effet, les vaisseaux ayant une forme elliptique, il est possible d'estimer la conductance axiale par l'équation suivante encore appelée loi de Hagen-Poiseuille généralisée aux conduites elliptiques :

$$K = \frac{\pi a^3 b^3}{\mu 64(a^2 + b^2)}$$

Où a et b correspondent respectivement aux diamètres du petit et grand axe de l'ellipse et μ le coefficient dynamique de viscosité du fluide (ici l'eau) exprimé en Pa.s. La conductance axiale hydraulique K est ainsi exprimée en $\mu\text{L s}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{m}^{-2}$.

4.5. *OpenAlea*: une plateforme de modélisation collaborative de la morphogenèse de la plante à différentes échelles

OpenAlea est une plateforme logicielle pour la modélisation du développement et du fonctionnement des plantes à différentes échelles, de la cellule au peuplement. Il propose un environnement de modélisation ergonomique à travers une interface de programmation visuelle pour réutiliser et assembler de façon efficace des modèles et des algorithmes. Il est disponible sur Mac, Windows et Linux.

Le développement d'OpenAlea se fait à travers un effort collaboratif distribué entre différents laboratoires multidisciplinaires en modélisation des plantes afin de partager les modèles et outils nécessaires pour répondre aux besoins des travaux actuels et futurs en modélisation des plantes.

OpenAlea comprend des modules d'analyse, de visualisation et de modélisation du fonctionnement et de la croissance de l'architecture des plantes et des méristèmes. Il offre également un environnement visuel de programmation appelé VisuAlea pour permettre la composition dynamique des modèles en utilisant des composants disponibles, mais aussi la représentation structurelle de ceux-ci. Il intègre ainsi un système de workflows scientifiques permettant d'aborder et d'étudier des problématiques biologiques compliquées. Ces workflows permettent de créer et d'exécuter des expériences *in silico*, optimisant ainsi recherche et développement (Pradal et al., 2015a). En biologie des systèmes par exemple, la difficulté de modéliser les systèmes biologiques multi-échelles complexes est liée à l'analyse de données et implique plusieurs étapes de simulations. Une telle tâche requiert l'utilisation de workflows scientifiques pour gérer la rétroaction afin de comprendre et de prédire les relations entre structure et fonction de ces systèmes complexes. L'une des originalités de OpenAlea est l'introduction en son sein de « dataflows » de haut niveau permettant

de combiner de manière uniforme analyse de données classique avec modélisation et simulation (Pradal et al., 2015a). En phénomique, pour analyser et exploiter la flopée de données générée par les plateformes de phénotypage à haut débit comme PhenoArch (montpellier), une infrastructure informatique orientée workflows scientifiques a été développée. Dans cette infrastructure logicielle, OpenAlea est le système de gestion des workflows qui sont exprimés comme des méthodes fonctionnelles pour l'analyse et la simulation. Un middleware (SciFloware) est ensuite utilisé pour déployer les workflows dans des environnements distribués pour gérer et optimiser leur exécution (Pradal et al., 2017).

Enfin *OpenAlea* permet la reproductibilité des expériences in silico effectuées de deux manières. Premièrement en capturant la provenance prospective et rétrospective, c'est-à-dire qu'elle est équipée d'un module qui traque la description complète des workflows ainsi que l'historique totale des données produites et consommées durant chaque exécution. La deuxième approche plus originale est axée sur le fait que l'architecture de *OpenAlea* soit basée sur IPython ; cela permet d'utiliser les notebooks de IPython pour générer des papiers exécutables. Plus précisément, les workflows de *OpenAlea* peuvent être exécutés dans les notebooks de IPython à travers une interface web. Les résultats de ces workflows peuvent être également affichés dans le notebook et être partagés entre utilisateurs (Cohen-Boulakia et al., 2017; Pradal et al., 2015a).

Plusieurs composants ont déjà été intégrés à ce jour dans OpenAlea avec de différents champs de modélisation de la plante tels que l'analyse de l'architecture de la plante, la modélisation géométrique, les processus écophysiologicals et la simulation et la modélisation du méristème (Pradal et al., 2008a) (figure 2-28).

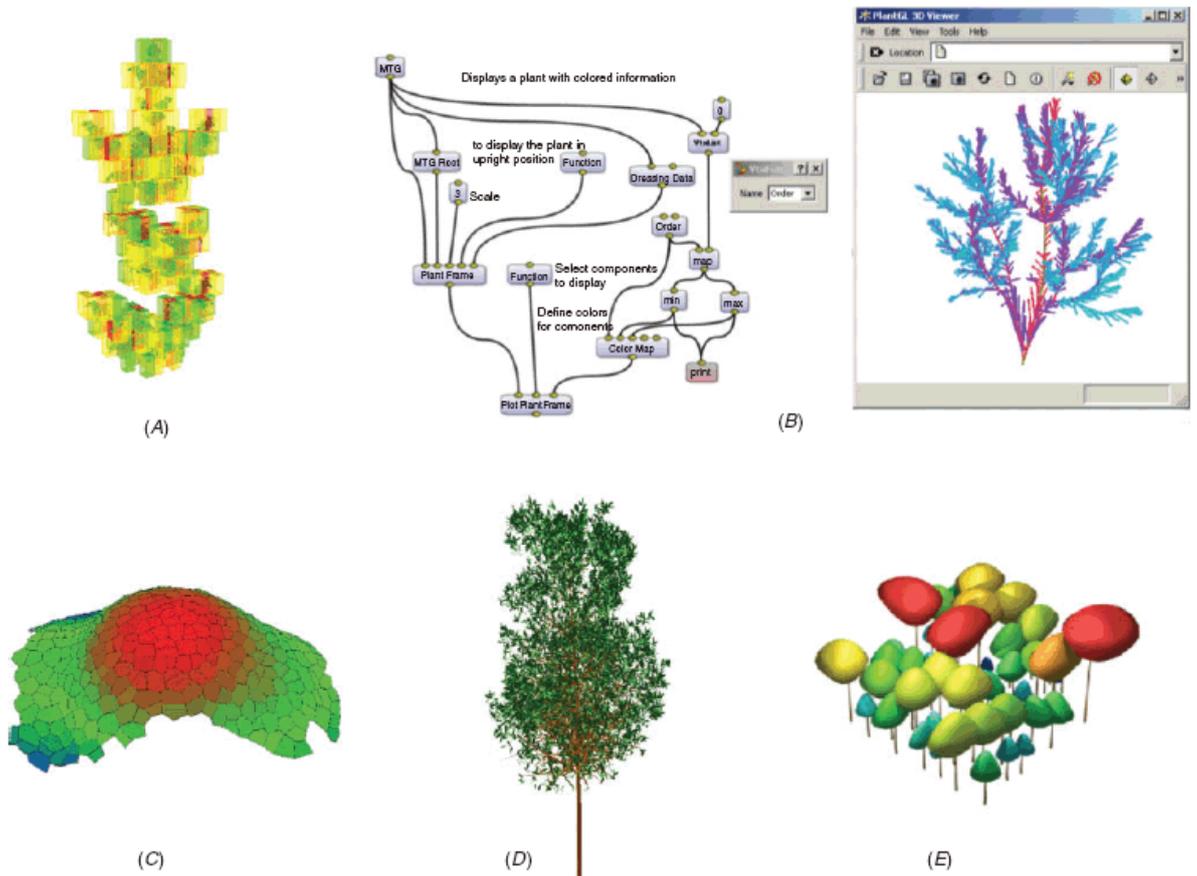


Figure 2-28 : Exemples de composants intégrés dans OpenAlea.

Adapté de Pradal et al., (2008).

(A) Estimation de la dimension fractale d'un feuillage végétal en utilisant la méthode de comptage de boîtes (Da Silva et al., 2006) (B) Un exemple de programmation visuelle utilisé pour explorer la topologie et la géométrie des bases de données de plantes multi-échelles en utilisant des composants de VPlants. (C) Un tissu de surface 3-D d'un méristème. (D) Génération procédurale d'une architecture arborescente à l'aide de l'algorithme Weber et Penn. (E) Une communauté de plantes générées à l'échelle de la couronne en utilisant le composant PlantGL.

4.6. Frameworks dédiés à la représentation, à la visualisation et à l'analyse de l'architecture des plantes

Plusieurs frameworks logiciels du groupe VPlants de OpenAlea ont été utilisés pour l'encodage de notre modèle structure-fonction. VPlants est un ensemble de packages conçus pour analyser, modéliser, simuler et visualiser l'architecture de la plante et son développement à plusieurs échelles (tissu, organe, axe, plante). Ces packages ont été développés par l'équipe Virtual Plants de l'institut national de la recherche en informatique et automatique (INRIA) de Montpellier. Le modèle hydraulique a été développé en collaboration avec l'équipe Virtual Plants. Les sous-packages de VPlants utilisés sont entre autres :

- ❖ AML : ce package regroupe toutes les fonctionnalités du logiciel AMAPmod à travers la librairie vplants.aml. AML est un langage qui a été développé pour utiliser les primitives du logiciel AMAPmod. Dans le logiciel VPlants de OpenAlea, ce langage a été complètement traduit en python
- ❖ PLANTGL : est une librairie géométrique pour la création, la simulation, l'analyse et la représentation de plantes virtuelles en 3D (figure 2-29). PlantGL permet de créer et de manipuler des modèles géométriques de plantes ou de parties de plantes, allant des tissus aux populations de plantes (Pradal et al., 2009).



Figure 2-29 : Reconstruction de la couronne de Schefflera Decandra avec une coque extraite à partir de deux photos.

Extraite de Pradal et al., (2009)

- ❖ MTG : est un package qui définit une structure de données appelée MTG (Multiscale Tree Graph) qui décrit la structure de la plante à plusieurs niveaux de détails ou échelles.

5. Discussion

Nous avons développé le premier modèle tridimensionnel structure-fonction du système racinaire du mil combinant l'architecture racinaire avec des données fonctionnelles décrivant la physiologie du transport d'eau. Le modèle se base essentiellement sur des équations ou lois de développement intrinsèques estimées à partir de la distribution de paramètres racinaires mesurés dans les phases précoces de développement (Passot et al., 2016). Le modèle intègre une structure discrétisée en unités élémentaires ou segments et est basée sur une analogie électrique à l'échelle cellulaire (Landsberg and Fowkes, 1978). Chaque segment implémente des flux radial et axial avec des conductances respectives. La conductivité axiale est estimée à partir des mesures des vaisseaux de xylème. L'ensemble du modèle est calibré avec des données architecturales, tissulaires et hydrauliques. La conductivité radiale a été évaluée à partir des expériences en chambre et via une inversion de modèle qu'on présentera de façon plus détaillée dans le prochain chapitre. Le système racinaire de mil virtuel est une reconstruction tridimensionnelle de l'architecture racinaire capable de simuler les flux d'eau dans les conditions standards expérimentales. Le modèle est capable de prédire la distribution de la capture d'eau et du potentiel hydrique xylémien avec une haute résolution spatiale. Les résultats montrent que l'acquisition d'eau n'est pas uniforme le long du système racinaire même avec un potentiel hydrique externe homogène. Des résultats similaires ont été obtenus par Dara et al. (2015) pour des lupins croissant en sol. Les simulations d'acquisition d'eau le long de la racine séminale montrent que la capture d'eau est maximale dans les parties proximales, qu'elle diminue légèrement dans les parties distales et est très faible à la pointe racinaire. Ces résultats sont en adéquation avec les simulations de (Landsberg and Fowkes, 1978) qui ont trouvé une acquisition d'eau importante vers les parties proximales en sol avec un potentiel hydrique du sol homogène. Le modèle a été entièrement codé en Python dans l'environnement logiciel de modélisation *OpenAlea*. Notre modèle a été conçu pour représenter *in silico* l'appareil racinaire du mil et se base donc principalement sur des données expérimentales phénotypiques issues d'une analyse quantitative et représentative du système racinaire du mil. Il est donc empirique contrairement à d'autres modèles génériques et théoriques dédiés à la représentation globale, synthétique et qualitative des systèmes racinaires comme Root Typ (Pagès et al., 2004), écrit en C++ et développé pour simuler la dynamique de l'architecture du système racinaire pour une diversité large d'espèces végétales. RootTyp implémente néanmoins la même approche de modélisation basée sur la définition explicite de 'types racinaires' avec différentes propriétés de croissance. Toutefois, il ne permet pas de représenter la structure multi-échelle des systèmes racinaires contrairement à notre modèle qui offre un niveau de discrétisation flexible et modulable en fonction de l'échelle de représentation et permet par conséquent d'intégrer des données à l'échelle cellulaire.

Notre modèle évoluera également pour prendre en compte la rétroaction entre la croissance et l'environnement comme c'est le cas avec le modèle ROOTMAP (Dunbabin et al., 2002) qui associe un modèle de croissance et d'architecture racinaire avec un modèle de sol 3D hétérogène représentant les réponses de la croissance racinaire à l'environnement. Le but de MilletRoot dans le long terme étant de pouvoir explorer les traits racinaires importants pour une résistance à la sécheresse et un déficit en P, il serait donc intéressant d'y implémenter l'interaction entre le système racinaire du mil et l'efficacité d'absorption de phosphore à différentes échelles spatiales et temporelles comme c'est le cas dans le modèle SimRoot (Lynch et al., 1997) qui intègre les compromis fonctionnels entre l'arrangement structural racinaire et l'acquisition de phosphore. D'autres aspects qu'il serait important à prendre en compte dans les développements futurs de MilletRoot sont les mécanismes de signalisation hormonale. En effet, des études ont montré que les mécanismes de résistance à la sécheresse

dans les stades tardifs de développement chez le mil seraient contrôlés par l'acide abscissique (ABA) (Kholová et al., 2010). Il serait donc pertinent, à terme, de simuler l'interaction entre l'ABA et la croissance racinaire comme dans le modèle R-SWMS (Couvreur et al., 2012). De plus, afin de mieux simuler le mouvement des flux d'eau dans le continuum racine-sol, le modèle intégrera un modèle de sol 3D pour mieux modéliser la dynamique d'acquisition d'eau.

Chapitre 3

Etude du rôle de l'architecture racinaire dans la dynamique d'absorption d'eau de deux lignées contrastées de mil

1. Introduction

Le mil est une céréale majeure d’Afrique et d’Inde où elle joue un rôle prépondérant dans la sécurité alimentaire en alimentant près de 500 millions de personnes. La particularité du mil comparée aux autres céréales est qu’elle supporte mieux les aléas environnementaux tels que la sécheresse et le déficit en nutriments et est donc bien adaptée aux climats secs et aux sols marginaux, milieux contraignants où les autres céréales ne peuvent pas pousser. Avec les changements climatiques et pluviométriques prédits d’ici 2050, l’eau sera de plus en plus rare et les températures de plus en plus élevées (Lobell et al., 2008). Il est donc urgent de développer de nouvelles variétés de mil avec une capacité d’acquisition d’eau et une tolérance à la sécheresse améliorées surtout en Afrique sub-saharienne où la survie de la population repose essentiellement sur la capacité adaptative de l’agriculture aux changements climatiques (Sultan et al., 2013). Cela suppose de réaliser une sélection variétale basée sur des traits racinaires préalablement identifiés pour une exploration maximale et optimale du sol et une acquisition d’eau et de nutriments efficace dans des environnements variés. En d’autres termes, cela revient à déterminer l’impact de la plasticité architecturale racinaire et de ses propriétés sur la dynamique de capture d’eau afin de pouvoir identifier des idéotypes avec des systèmes racinaires améliorés produisant de meilleurs rendements et possédant une meilleure résistance à la sécheresse (Blum, 2009; Lynch, 2015; Palta et al., 2011).

En effet, il a été rapporté chez d’autres espèces que l’architecture du système racinaire et les paramètres hydrauliques jouent un rôle important dans l’absorption d’eau notamment dans les environnements assujettis à la sécheresse (de Dorlodot et al., 2007; Lynch, 2007; Tuberosa et al., 2002a; Zhao et al., 2005). D’autre part des expériences menées en laboratoire et aux champs sur des lignées d’introgession suggéraient que des racines profondes pouvaient améliorer tolérance à la sécheresse chez le riz et le maïs (Shen et al., 2001; Steele et al., 2007; Tuberosa et al., 2002b). De plus, des études antérieures ont montré qu’une légère amélioration de l’absorption d’eau (7%) pouvait probablement résulter d’une augmentation de 30% de la profondeur d’enracinement à longueur totale racinaire constante, mais pouvait être aussi suffisante pour générer un accroissement significatif du rendement de grains en conditions de sécheresse (Bernier et al., 2009). Toutes ces études suggèrent de manière intéressante l’influence du système racinaire sur la résistance à la sécheresse.

Les périodes de sécheresse critiques pour le mil interviennent juste après le semis ou entre la floraison et le remplissage des grains (Eldin, 1993). Alors que la résistance à la sécheresse entre floraison et remplissage des grains peut être liée en partie à des mécanismes physiologiques reposant sur l’acide abscissique (ABA – (Kholová et al., 2010)), la capacité du mil à résister aux contraintes hydriques pendant la période critique précoce (durant laquelle la partie aérienne est faiblement développée) semble reposer en grande partie sur la mise en place d’un système racinaire capable de maximiser l’exploitation de l’eau disponible au cours du développement précoce de la plante. Toutefois une telle hypothèse n’a jamais été testée, car bien que le mil soit connu comme une espèce présentant un système racinaire profond à maturité (Bidinger and Hash, 2004), le développement précoce de la racine de mil, sa plasticité architecturale et l’impact général des caractères racinaires sur la résistance à la sécheresse n’ont été que très peu étudiés.

Ici on se propose d'utiliser le modèle Millet Root précédemment développé pour étudier le rôle de l'architecture racinaire dans la dynamique d'acquisition de l'eau et dans la distribution des propriétés hydrauliques dans les phases précoces de développement chez le mil. Pour cela, nous utiliserons deux lignées de mil présentant des phénotypes racinaires contrastés pour savoir quel type de racine ou quelle architecture capture mieux l'eau dans des environnements de croissance variés. Nous comparerons les propriétés hydrauliques des deux lignées et analyserons leurs comportements en termes de capture d'eau en lien ou pas avec un modèle de sol couplé. Pour cela, nous analyserons la relation entre certains traits racinaires et une absorption d'eau plus efficace afin d'identifier les paramètres clés qui modulent la dynamique de l'eau dans le continuum sol-racine.

2. Matériels et méthodes

2.1. Matériel végétal

Deux lignées de mil (57 et 109) ont été sélectionnées dans un panel de 16 lignées (choisies de manière à maximiser la diversité représentée) selon des traits racinaires contrastés et évalués à partir d'une expérience de phénotypage à haut débit. Ces traits racinaires sont la longueur de la racine séminale à 6 jours après germination, le nombre de racines coronaires et le nombre de racines latérales (table 1-3). La lignée 109 présentait des valeurs importantes pour ces paramètres racinaires tandis que la 57 en montrait des valeurs faibles (thèse Sixtine Passot). Un autre critère de sélection était le nombre élevé d'individus phénotypés chez les deux lignées pendant l'expérience, assurant une bonne représentativité des valeurs relatives à la lignée.

La lignée 109 est dérivée des variétés nigériennes alors que la 57 a été sélectionnée des variétés indiennes et togolaises.

Lignée	No. de plantes	Longueur racine séminale (cm) Moyenne (e.t)	No. de racines coronaires Moyenne (e.t)	No. de racines latérales Moyenne (e.t)
57	46	10.3 (6.4)	0.17 (0.68)	3.1 (3.9)
109	76	20.2 (8.6)	0.54 (1.1)	14.1 (14.3)

Table 3-1 : Moyennes et écarts types –e.t.– des traits racinaires des deux lignées contrastées sélectionnées.

(Adapté de Passot, 2016).

2.2. Phénotypage

Les graines des deux lignées ont été individuellement pesées et stérilisées avant germination. Les plantes ont ensuite été phénotypées dans les rhizotrons en suivant le mode expérimental décrit de manière détaillée dans (Passot et al., 2016b). Après 11 jours de croissance, les

rhizotrons ont été ouverts et les parties aériennes et racinaires furent collectées. Les biomasses aériennes et racinaires ont été estimées après 72h de déshydratation à 70°C.

2.3. Expériences virtuelles : simulations du modèle

Toutes les expériences virtuelles ont été effectuées au sein de l'environnement logiciel *OpenAlea* (Pradal et al., 2015a). Comme l'architecture d'*OpenAlea* est basée sur IPython (Perez and Granger, 2007), cela nous a permis d'utiliser les notebooks IPython/Jupyter pour exécuter le modèle Millet Root afin de réaliser un certain nombre de simulations. Le notebook est un environnement interactif permettant de combiner dans une page web du code, du texte, des symboles mathématiques, des figures, etc. En exploitant donc les différents modules développés dans le package MilletRoot, il a été possible de faire une analyse *in silico* de la relation entre certains traits et des propriétés hydrauliques du système racinaire, à l'aide de simulations exécutées dans des notebooks.

3. Résultats

3.1. Influence de l'architecture racinaire sur la dynamique de distribution des propriétés hydrauliques : simulation chez deux lignées de mil aux phénotypes racinaires contrastés

Pour tester le rôle de l'architecture racinaire sur la dynamique d'acquisition d'eau et sur la distribution des propriétés hydrauliques au sein du système racinaire du mil. Nous utilisons deux génotypes de mil (57 et 109) aux architectures racines contrastées. Les deux lignées présentent une résistance accrue à la sécheresse. Leur croissance a été suivie en système rhizotron pendant 11 jours et une analyse quantitative complète du système racinaire de chaque lignée a été effectuée en mesurant les traits racinaires décrivant le développement racinaire global. Des lois développementales ont ensuite été estimées des propriétés racinaires locales mesurées pour chaque type racinaire et chez chaque lignée. Ces lois estimées sont les lois de croissance de la racine séminale (figure 3-1) et des racines latérales (figure 2-4, on suppose que la dynamique de croissance des racines latérales est la même pour les deux lignées), la loi de distribution de profils de longueur des latérales (figure 3-2), la loi de distribution des angles d'insertion des racines latérales (figure 3-3) et coronaires (figure 3-4).

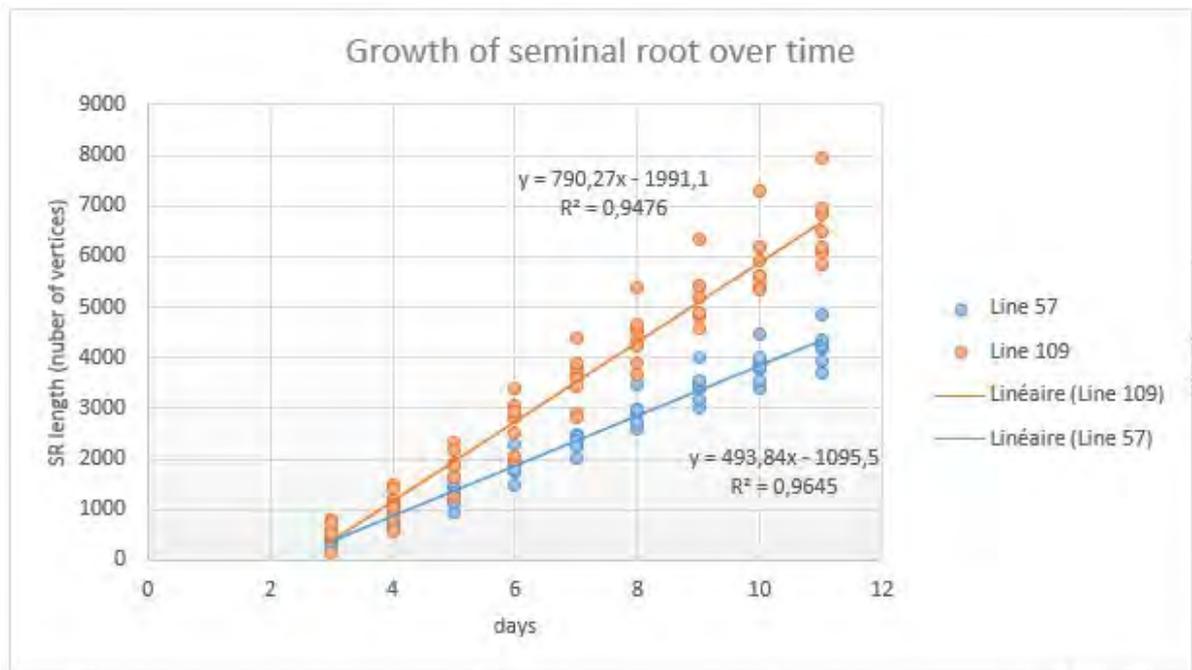
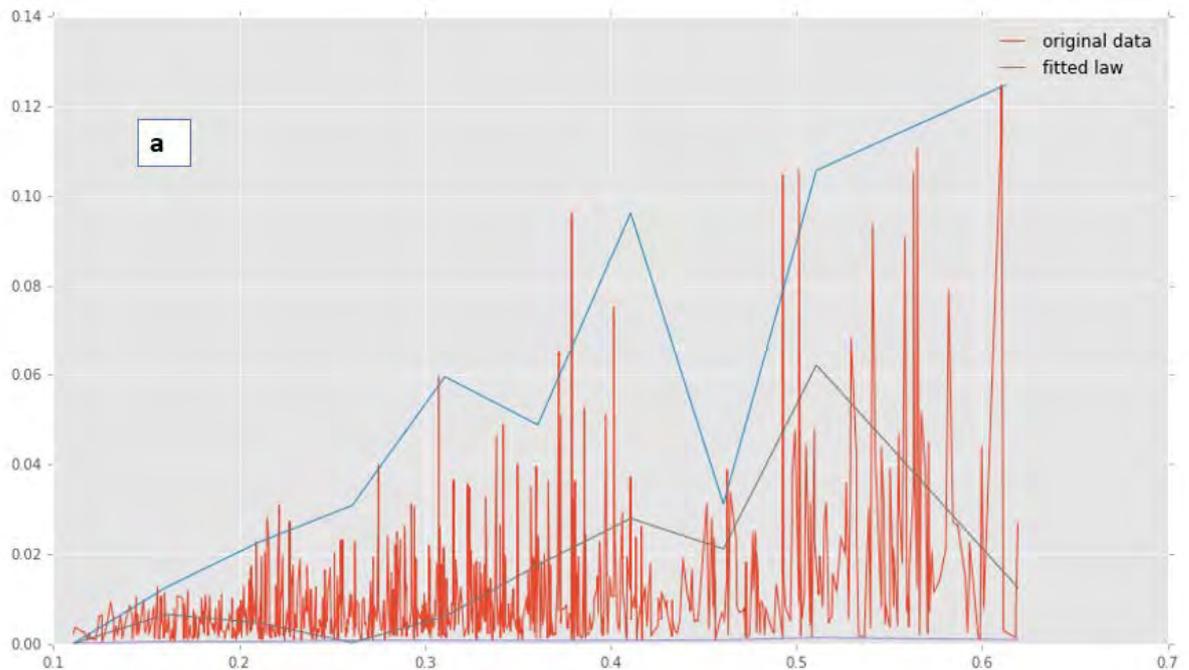


Figure 3-1 : Loi de croissance des racines séminales chez les deux lignées.

Les points représentent les données expérimentales (longueur séminale au cours du temps). Les droites représentent les courbes de tendance linéaire estimées décrivant la croissance linéaire des racines séminales pour les deux lignées.



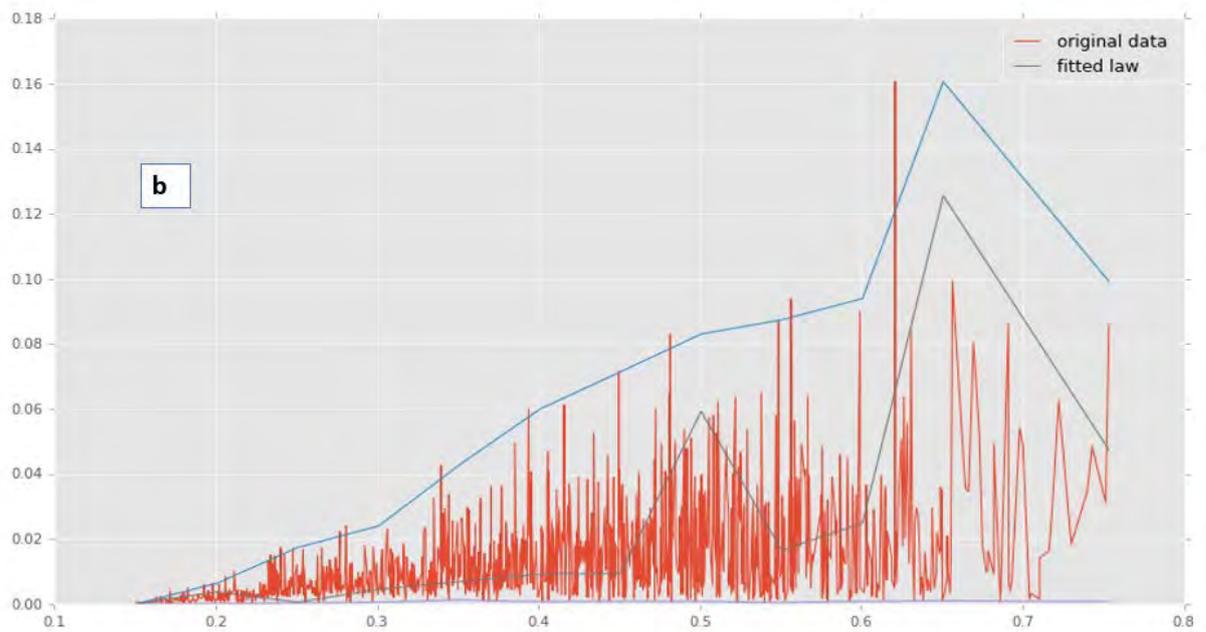
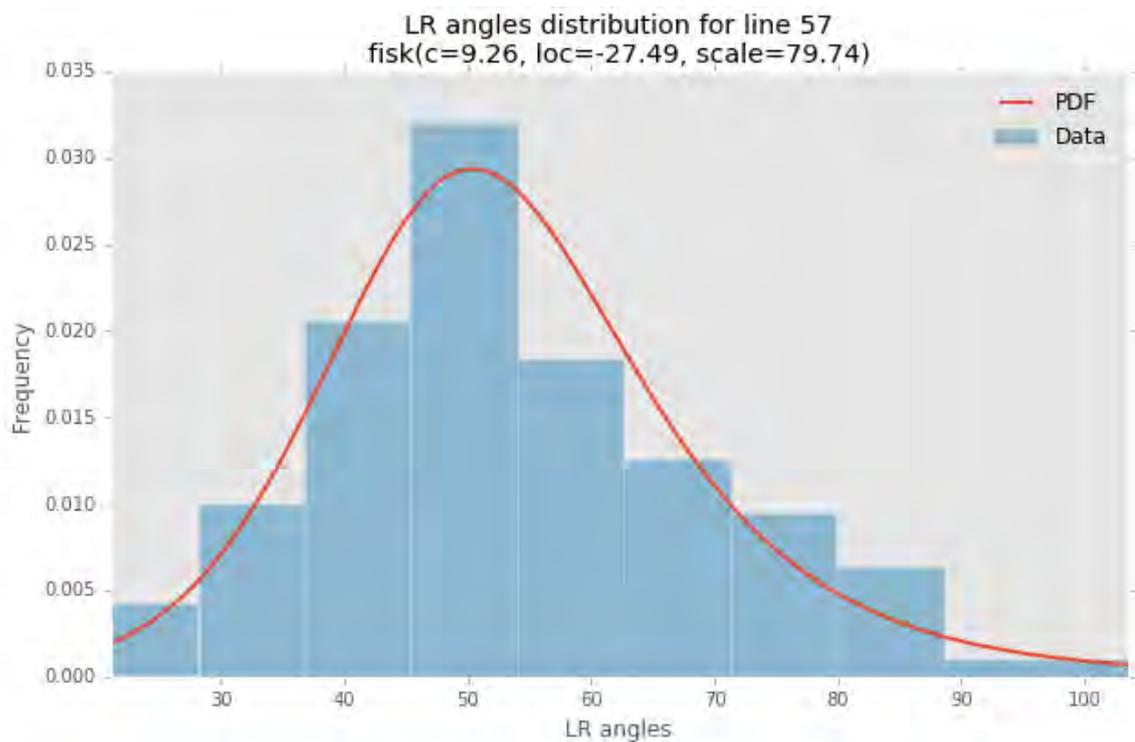


Figure 3-2 : Loi de distribution des profils de longueur pour chaque lignée.

La courbe en rouge représente les données réelles tandis que celle en bleu est la loi inférée qui simule la distribution des longueurs des latérales. La figure *a* représente la lignée 57 et la *b*, la lignée 109.



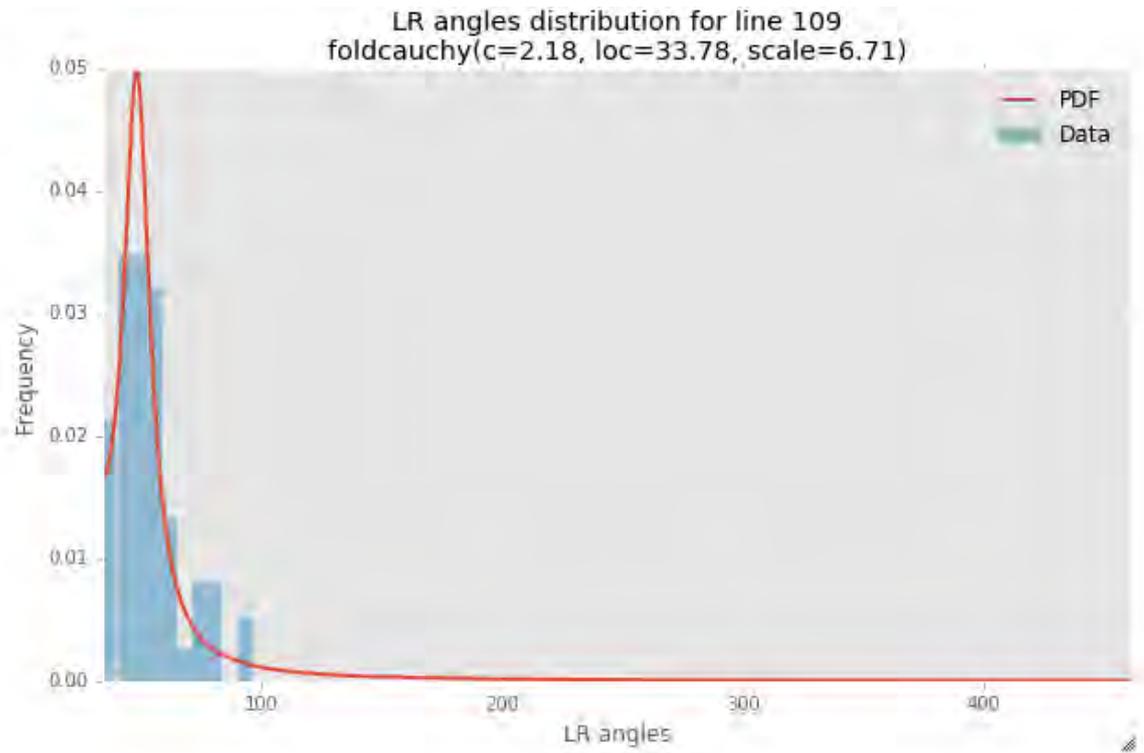
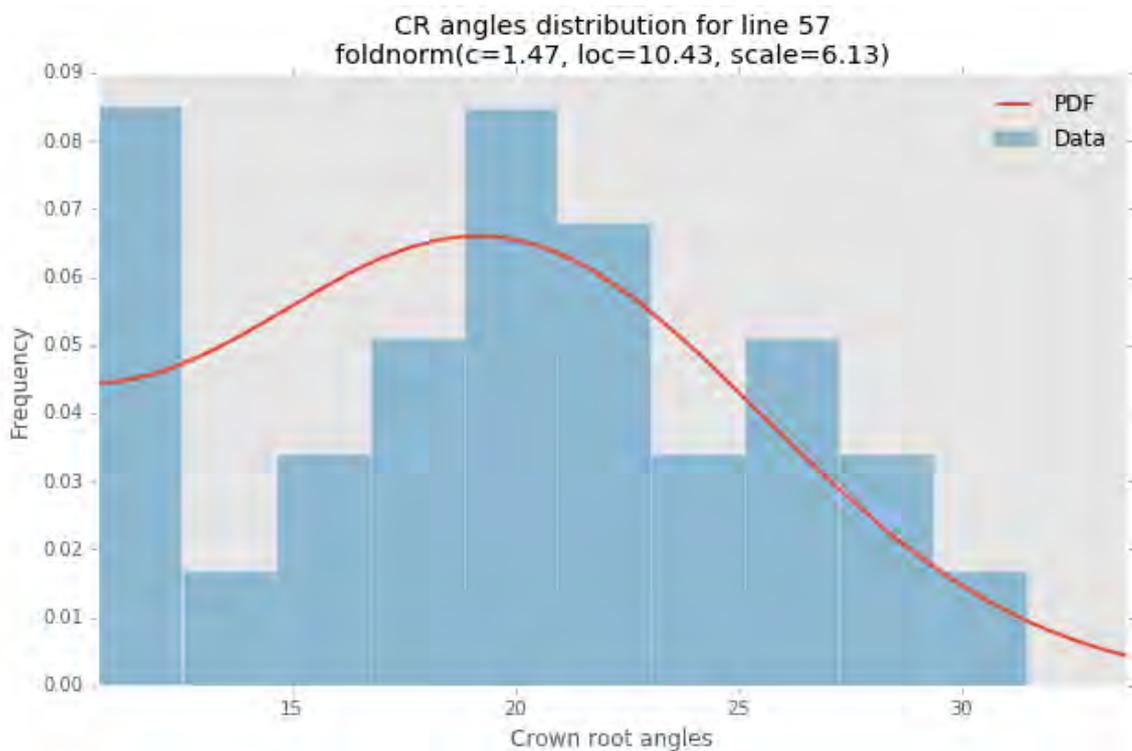


Figure 3-3 : Loi de distribution des angles d’insertion des racines latérales pour chaque lignée.

La courbe en rouge représente la meilleure fonction de densité de probabilité simulant la distribution des données. En l’occurrence, c’est la fonction log-logistique ou distribution de Fisk pour la lignée 57 et la fonction de Cauchy pour la lignée 109. Ces fonctions sont tirées parmi une panoplie de distributions disponible dans la librairie de calcul scientifique SciPy de Python.



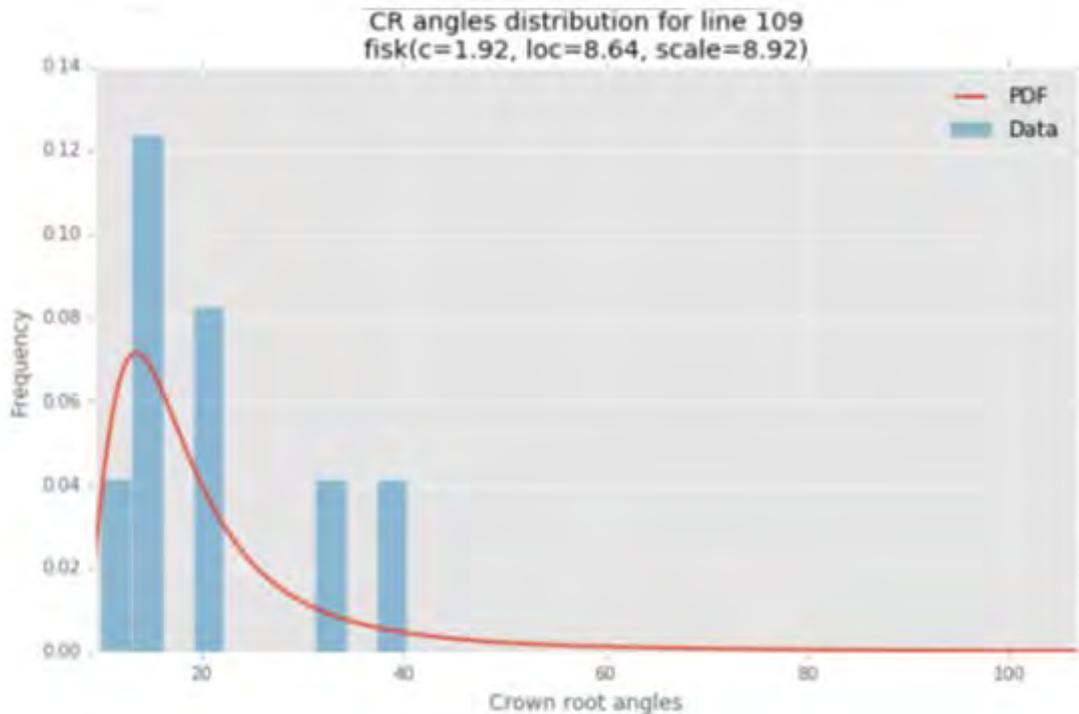


Figure 3-4 : Loi de distribution des angles d’insertion des racines coronaires pour chaque lignée.

La courbe en rouge représente la meilleure fonction de densité de probabilité simulant la distribution des données. En l’occurrence, c’est la fonction log-normale pour la lignée 57 et la fonction log-logistique ou distribution de Fisk pour la lignée 109. Ces fonctions sont tirées parmi une panoplie de distributions disponible dans la librairie de calcul scientifique SciPy de Python.

La caractérisation anatomique racinaire des lignées n’a révélé aucune différence sur l’organisation cellulaire interne. On suppose donc que les deux lignées sont régies par la même physiologie de transport d’eau. Le modèle Millet Root a été calibré avec les jeux de données architecturales et fonctionnelles des deux lignées.

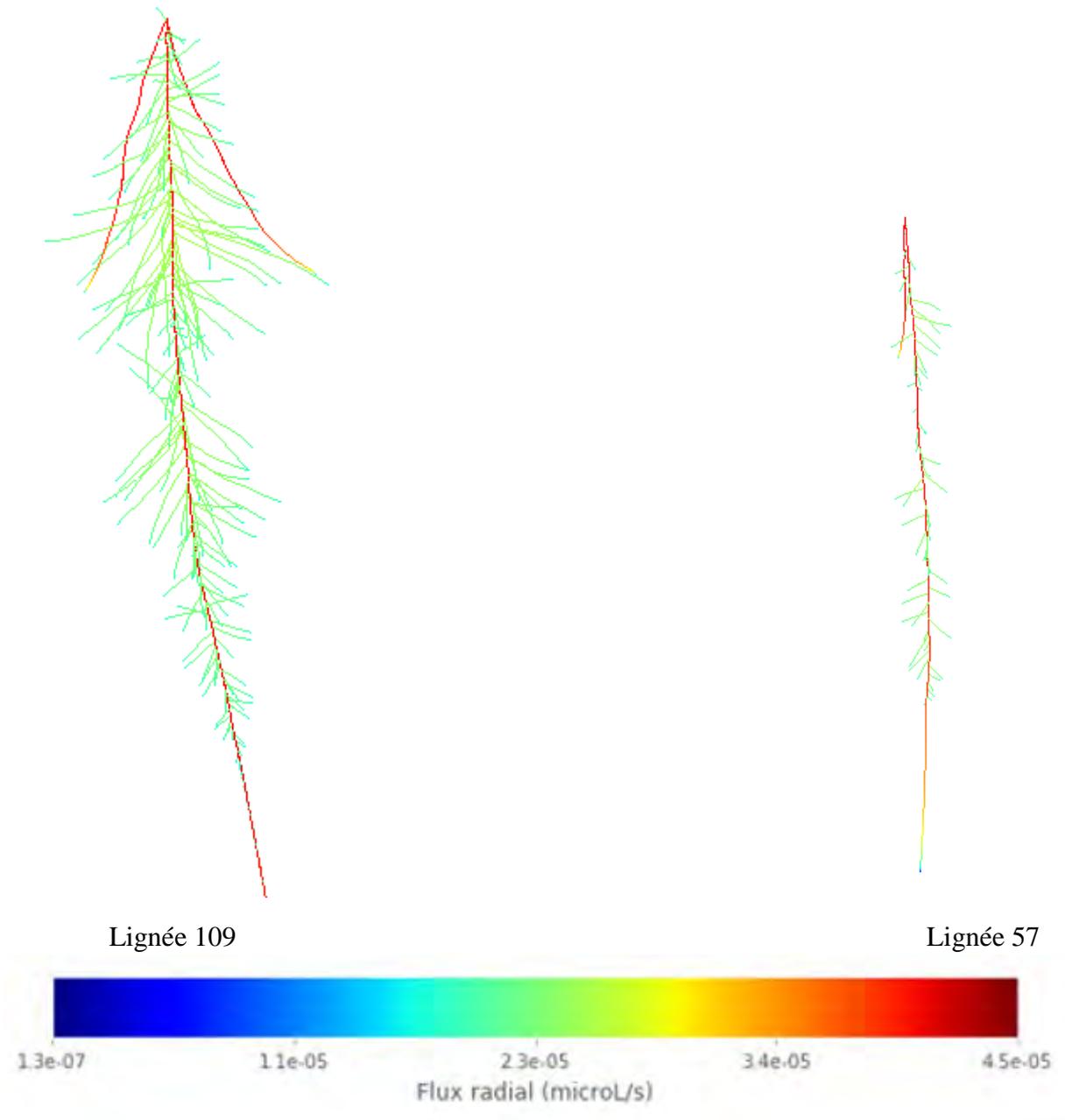


Figure 3-5 : Simulation des profils d'acquisition d'eau le long du système racinaire chez deux lignées de mil.

La figure 3-5 représente la reconstruction tridimensionnelle de l'architecture racinaire des deux lignées au même âge avec une simulation des profils d'acquisition le long du système racinaire. Elle montre que la capture d'eau n'est pas homogène sur l'ensemble des systèmes racinaires des deux lignées et est fortement influencée par l'architecture. On note que la lignée 109 a plus de racines latérales et plus de coronaires qui aspirent plus d'eau (avec un flux d'eau estimé au collet = $0.99 \mu\text{L/s}$) que la 57 qui en a moins (flux d'eau estimé au collet = $0.23 \mu\text{L/s}$). Par conséquent, la densité de racines latérales et le nombre de racines coronaires améliorent significativement donc l'acquisition d'eau. La séminale de la 109, plus longue que celle de la 57 affiche également une absorption plus importante. L'architecture conditionne

fortement alors la spatialisation de la dynamique d'acquisition d'eau chez le mil. Cependant, l'absorption d'eau la plus conséquente se fait essentiellement avec la racine séminale et les coronaires pour les deux lignées. On note également que pour les racines coronaires, la capture d'eau est plus importante dans les parties proximales que dans les parties distales chez les deux lignées ; elle est donc fonction de la distance par rapport à l'apex. En revanche, pour la séminale on constate que la capture d'eau est plus élevée dans les parties proximales que dans les parties distales (figure 3-6) chez les deux lignées. L'analyse qualitative de la figure 3-5 montre que les racines latérales, pour les deux lignées, ne semblent pas être les principaux sites d'acquisition d'eau dans les conditions en chambre à pression. Cela soulève la question de la fonction des différents types racinaires qui n'est pas encore bien élucidée pour le mil. Toutefois, cela suppose de conduire d'autres simulations pour quantifier de manière fine les contributions respectives de chaque type racinaire.

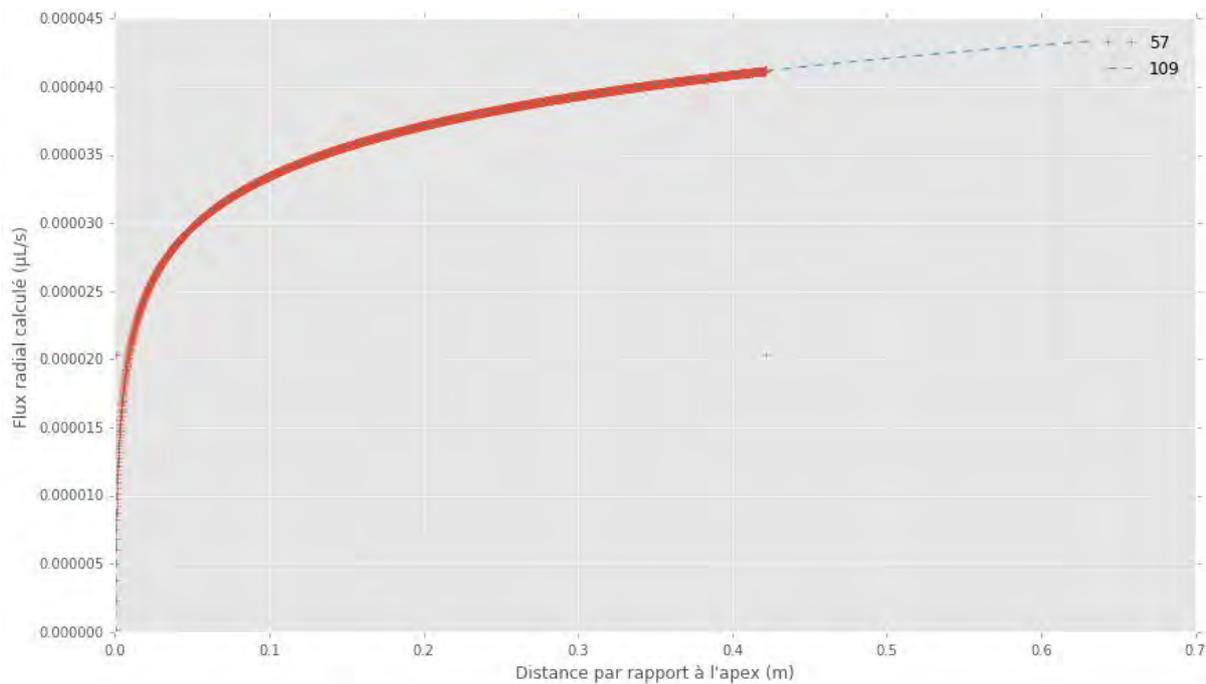


Figure 3-6 : Profil de capture d'eau de la racine séminale en fonction de la distance par rapport à l'apex chez les deux lignées.

Grace au modèle 3D architectural, il a également été possible de simuler et de visualiser la distribution spatiale du potentiel à travers le système racinaire des deux lignées (figure 3-7). Les résultats montrent de façon générale que la distribution des profils de potentiel hydrique dépend également de l'architecture racinaire et on note des motifs similaires chez les deux lignées. En effet, le potentiel hydrique est plus élevé dans les parties distales que dans celles proximales pour la séminale contrairement à la capture d'eau chez les deux lignées. De même, les racines latérales des couches supérieures montrent des potentiels hydriques plus importants que celles situées dans les couches inférieures de la chambre à pression chez les deux lignées. Toutefois, on dénote un potentiel hydrique très faible chez les coronaires.

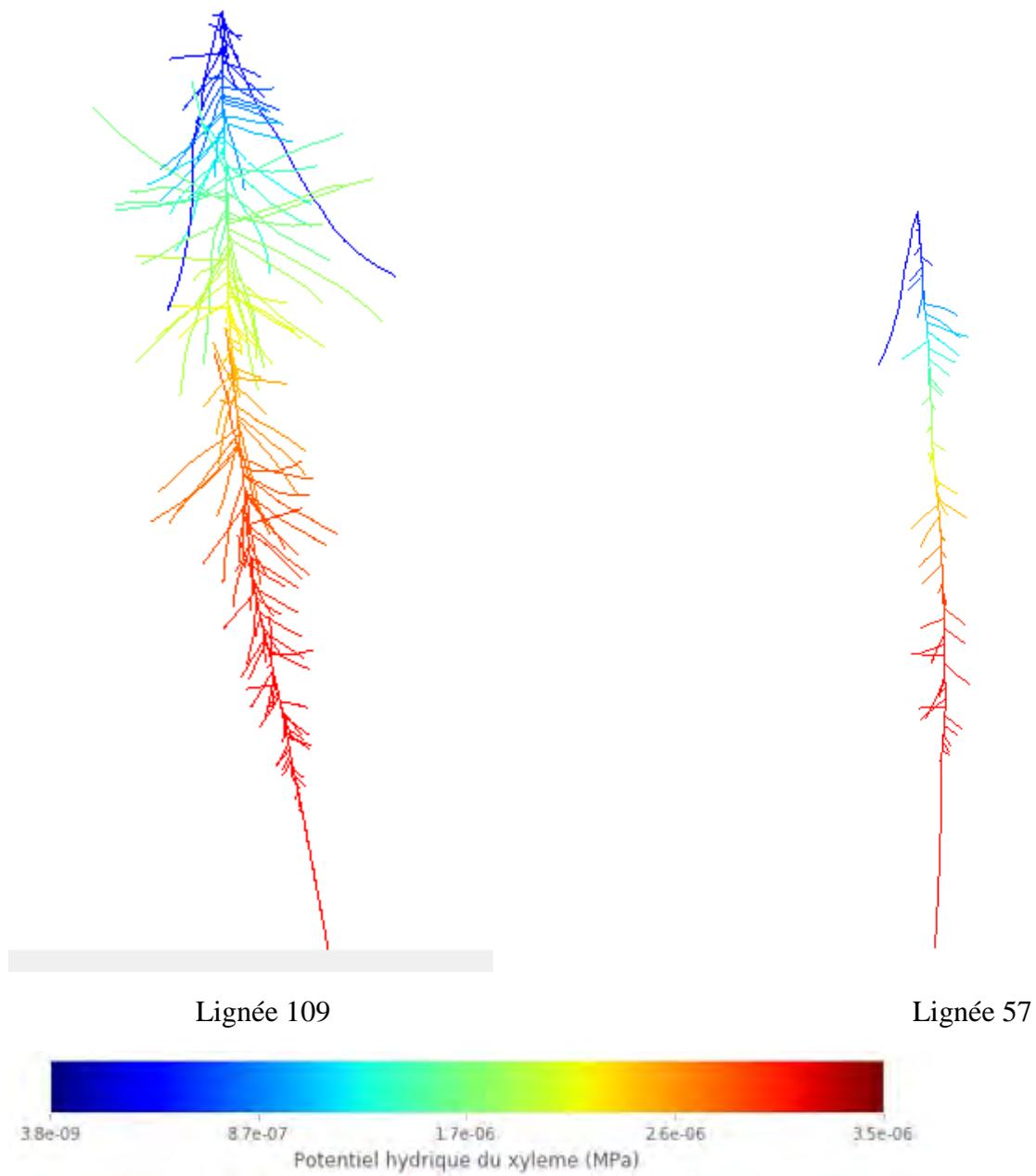
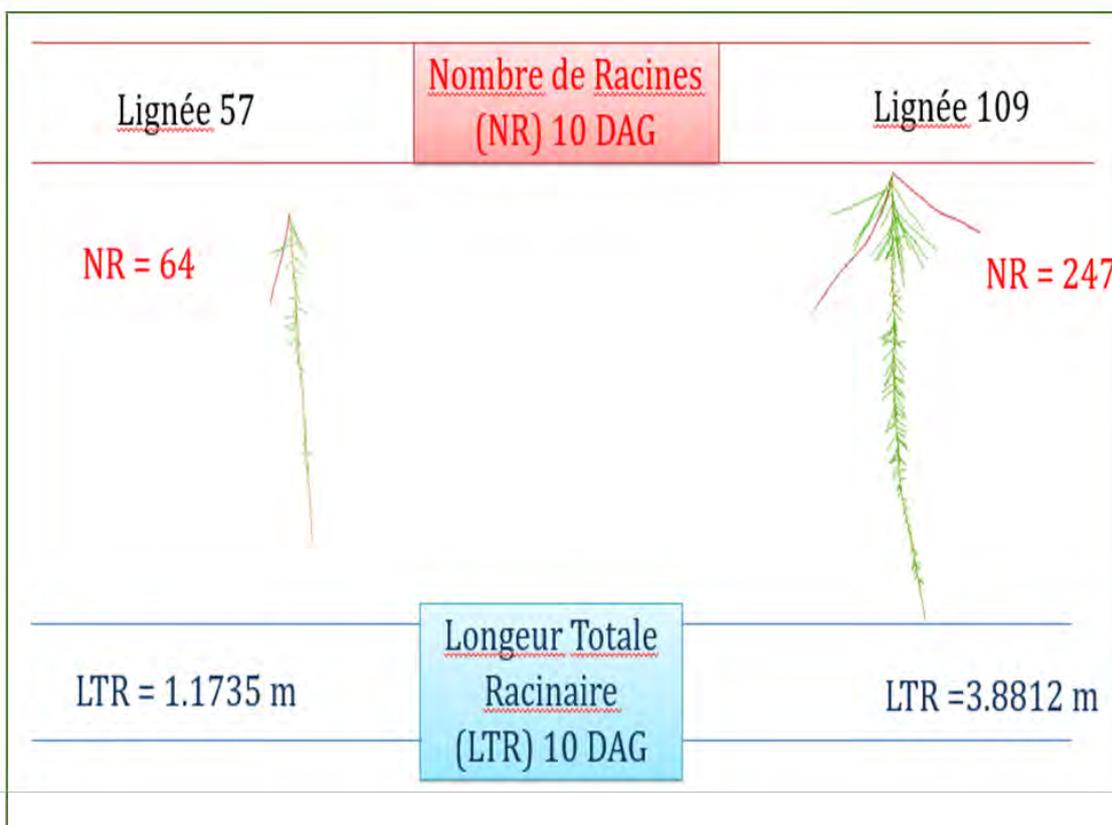


Figure 3-7 : Simulation de la distribution du potentiel hydrique le long du système racinaire chez deux lignées de mil.

3.2. Prédiction du modèle et analyse de sensibilité chez deux lignées de mil : vers l'identification d'idéotypes résistant au stress hydrique...

Prédire la sortie d'un modèle consiste à calculer une estimation quantifiée des valeurs de sortie futures en fonction des observations passées des entrées et des sorties du système. L'intérêt et la force des modèles structure-fonction résident essentiellement dans leur valeur prédictive. En effet, ils offrent la possibilité de tester et de prédire le comportement des plantes de manière efficace et quantitative face à des scénarios environnementaux variés et différents (Sievänen et al., 2014).

Nous avons calibré Millet Root avec les données phénotypiques des deux lignées de mil obtenues à l'échelle racinaire et tissulaire en capturant la dynamique développementale et la physiologie hydraulique racinaires par la quantification des propriétés locales morpho-anatomiques. Les architectures tridimensionnelles reconstruites ont permis de calculer un certain nombre de propriétés architecturales émergentes. Ces propriétés sont des traits ou descripteurs structuraux inférés des architectures 3D et sont donc différents des traits initialement mesurés expérimentalement pour la paramétrisation du modèle. Millet Root sera donc validé sur des propriétés globales émergentes. Ces descripteurs globaux prédits sont la longueur totale du système racinaire, le nombre de racines total et le volume de l'enveloppe convexe qui est un indicateur de l'ampleur du volume du système racinaire (figure 3-7). La lignée 109 montre des valeurs plus élevées pour ces descripteurs que la lignée 57 à 10 jours après germination (DAG). Elle présente alors une aptitude plus rapide à occuper un volume de sol donné que la 57 et posséderait en théorie donc une meilleure adaptabilité à des environnements pauvres en eau et en nutriments.



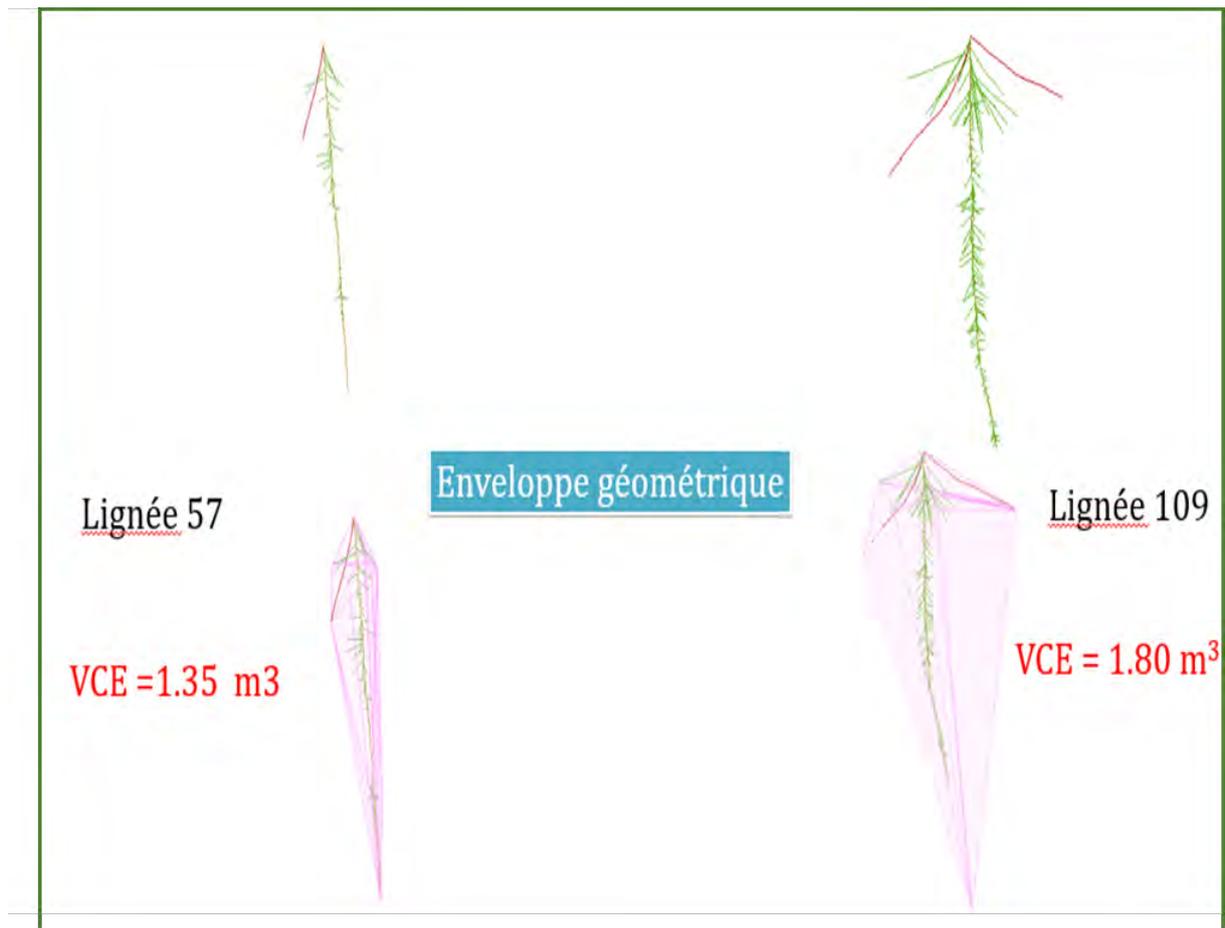


Figure 3-7 : Descripteurs globaux prédits à partir des modèles 3D d'architectures simulées des systèmes racinaires des lignées 57 et 109.

Par ailleurs, nous avons également réalisé une analyse de sensibilité pour déterminer la relation entre certains traits spécifiques et les propriétés hydrauliques régissant la dynamique d'acquisition d'eau. Ainsi, nous avons évalué l'interaction entre la taille du système racinaire et la conductance hydraulique globale calculée pour chaque lignée (figure 3-8). Les résultats montrent que la taille du système racinaire est positivement corrélée à la conductance hydraulique globale racinaire pour les deux lignées. Toutefois, la 109 (en bleu sur la figure 3-8) présente des valeurs de conductances globales plus importantes que la 57 (en rouge) et ceci même pour des tailles de séminales égales (gamme [0.1-0.43m]) (figure 3-8). La 109 possède donc une meilleure capacité d'acquisition d'eau que la 57.

On observe, en revanche, pour les deux lignées une diminution des valeurs de conductances globales en augmentant le pas de ramification (figure 3-9). Cela veut dire que plus il y a de latérales le long de la racine séminale, plus la conductivité hydraulique globale du système racinaire est grande pour les deux lignées de mil. On note également que la lignée 57 est plus sensible à la variation du taux de ramification que la 109, car elle enregistre une baisse plus

importante des valeurs de conductance racinaire globale. La ramification altère donc fortement les propriétés hydrauliques racinaires chez le mil.

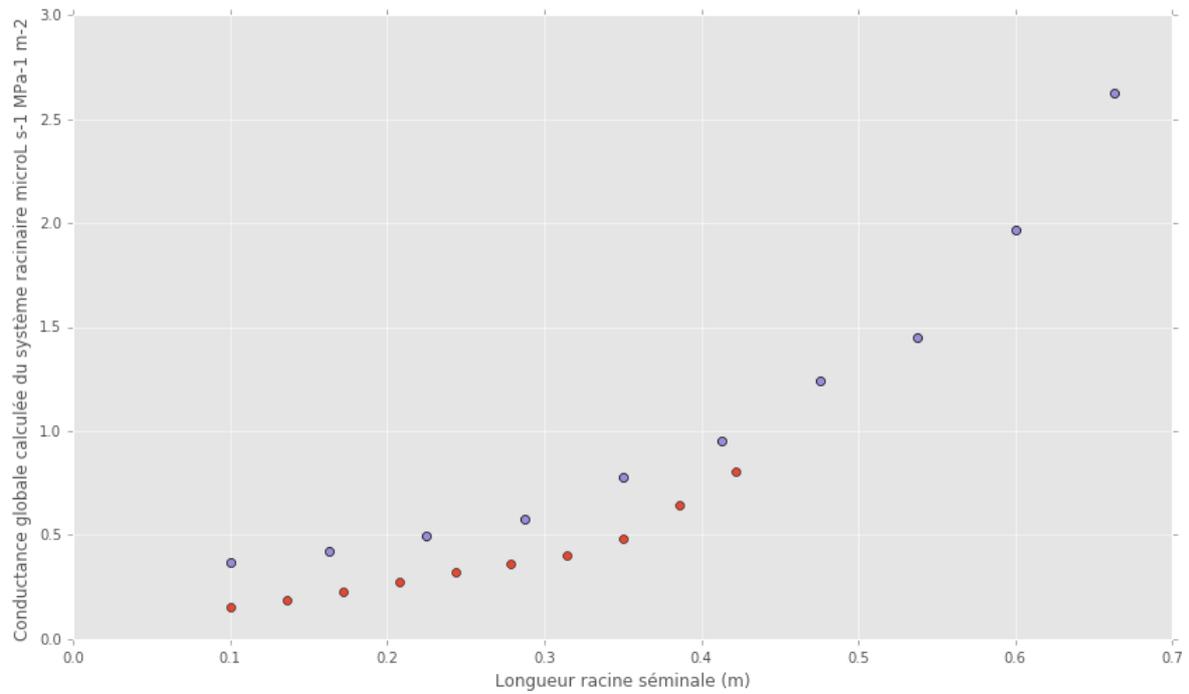


Figure 3-8 : Analyse de sensibilité : Relation entre la taille de la racine séminale et la conductance hydraulique globale calculée chez deux lignées de mil.

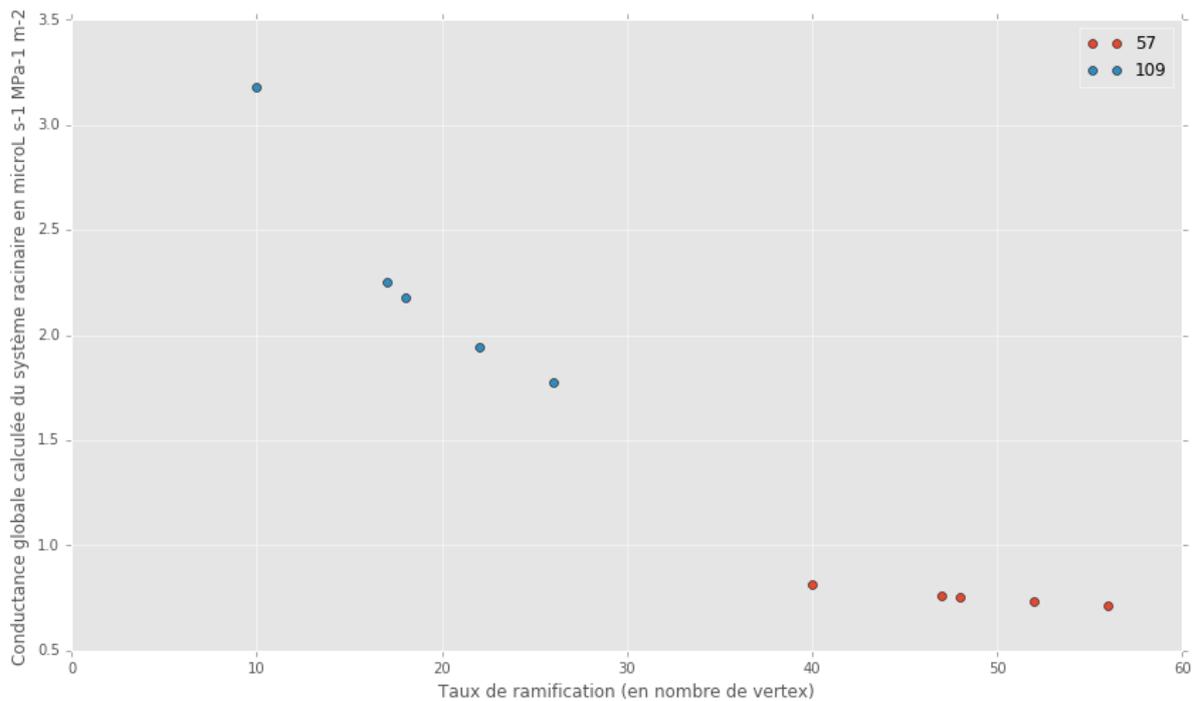


Figure 3-9 : Analyse de sensibilité du modèle : Relation entre le taux de ramification et la conductance hydraulique racinaire globale calculée chez deux lignées de mil.

Millet Root a été également utilisé pour estimer les profils de conductances radiales des systèmes racinaires des deux lignées. Pour cela, nous avons utilisé une approche d'inversion du modèle qui consiste à trouver la bonne gamme de valeurs de conductances radiales s'ajustant et correspondant aux flux d'eau mesurés expérimentalement en chambre à pression. Le modèle est capable d'approximer la variabilité des valeurs de flux d'eau mesurés en laboratoire. La figure 3-10 montre que les flux d'eau observés et calculés ont la même distribution en moyenne. Elle montre le pouvoir du modèle à prédire le profil des flux d'eau dans des conditions standards de croissance. La figure 3-11 montre, toutefois, que la conductance radiale est un facteur limitant pour les deux lignées. Même avec une gamme de valeurs de conductances égales (en fixant les mêmes valeurs de paramètres hydrauliques égales pour les deux lignées et que l'architecture étant le seul point de différence), la 109 montre des flux d'eau plus élevés que la 57 et par voie de conséquence une meilleure capture d'eau que la 57. Cela prouve encore une fois l'influence de l'architecture racinaire sur l'efficacité de l'absorption d'eau.

En résumé, les résultats de simulation du modèle permettent de commencer à dessiner le portrait d'un idéotype de mil :

- Les prédictions du modèle indiquent que la 109 a une enveloppe convexe (influencée par l'étalement des racines coronaires) de l'appareil racinaire plus importante que la 57 et donc présenterait un volume de sol exploré potentiellement plus élevé. L'idéotype devrait donc avoir une grande enveloppe convexe pour permettre maximiser l'exploration du sol considérée comme une caractéristique positive pour améliorer la tolérance à la sécheresse (de Dorlodot et al., 2007).
- La figure 3-4 montre que la 109 présentant une racine séminale plus longue, indique une meilleure facilité d'acquisition d'eau que la 57. L'idéotype devrait donc avoir une longue racine séminale qui devrait permettre d'améliorer l'accès à l'eau dans les couches profondes du sol (où l'eau a tendance à se concentrer comme c'est le cas dans les sols sablonneux où pousse généralement le mil) et améliorer le statut hydrique de la plante (Leitner et al., 2014).
- L'analyse de la relation entre le pas de ramification et la conductance globale du système racinaire (figure 3-9) révèle que l'idéotype devrait avoir un système racinaire dense en racines latérales, car une plus grande densité de racines latérales entraîne une amélioration de la capacité d'acquisition d'eau. De plus, de récentes études ont montré que les latérales constituent le principal site d'acquisition d'eau chez le maïs (Ahmed et al., 2016).
- La figure 3-1 montre que chez le mil, la racine séminale et les racines coronaires absorbent la plus grande quantité d'eau, donc l'idéotype devrait avoir beaucoup de coronaires pour améliorer l'influx d'eau du sol vers le xylème (Lynch, 2013).

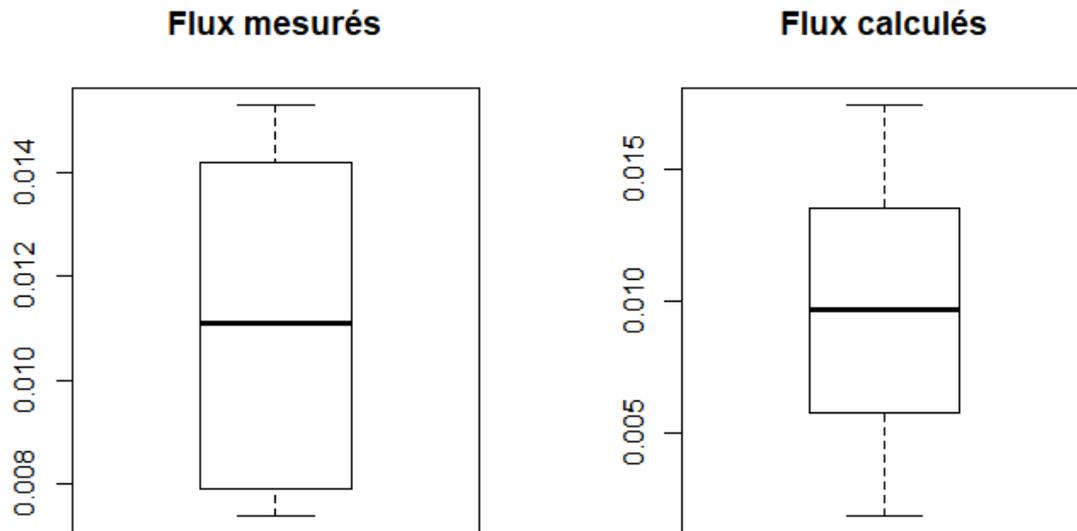


Figure 3-10 : Boite à moustache de la distribution des flux mesurés et calculés.

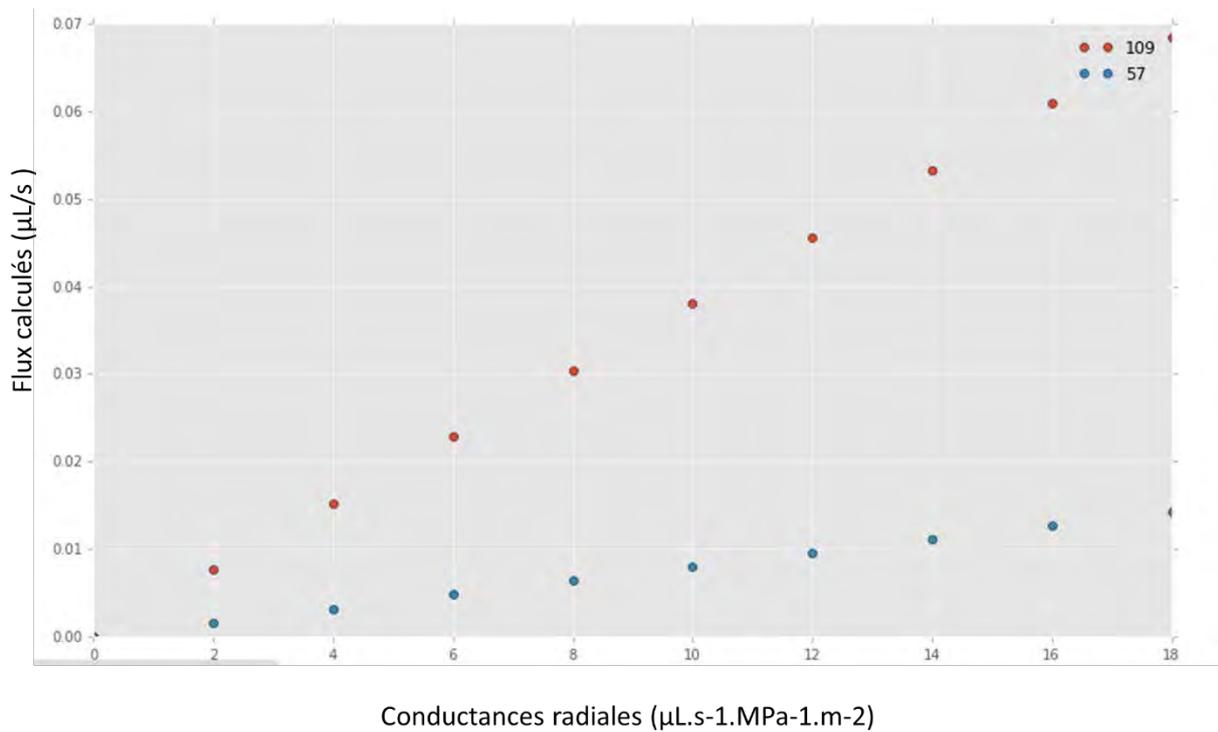


Figure 3-11 : Analyse de sensibilité : Variation de la conductance globale sur le flux d'eau global du système racinaire.

3.3. Influence des propriétés hydrauliques du sol : Couplage avec un modèle de sol 1D

Pour tester l'influence des propriétés hydrauliques du sol sur la dynamique d'acquisition d'eau, nous avons plongé Millet Root dans un modèle de sol 1D qui simule un sol sablonneux (milieu où croit généralement le mil) où l'eau s'accumule dans les couches profondes. Notre modèle de sol est une superposition de couches (3-12) avec un potentiel hydrique hétérogène croissant qui varie en fonction de la profondeur (figure 3-13) contrairement au milieu externe avec un potentiel hydrique constant simulé dans les autres versions du modèle.

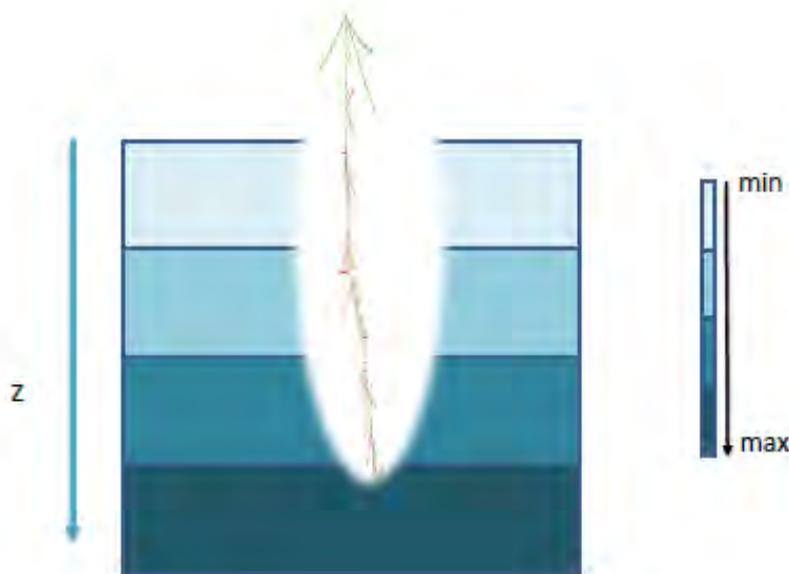


Figure 3-12 : Modèle de sol 1D simulant un sol sablonneux avec un potentiel variant

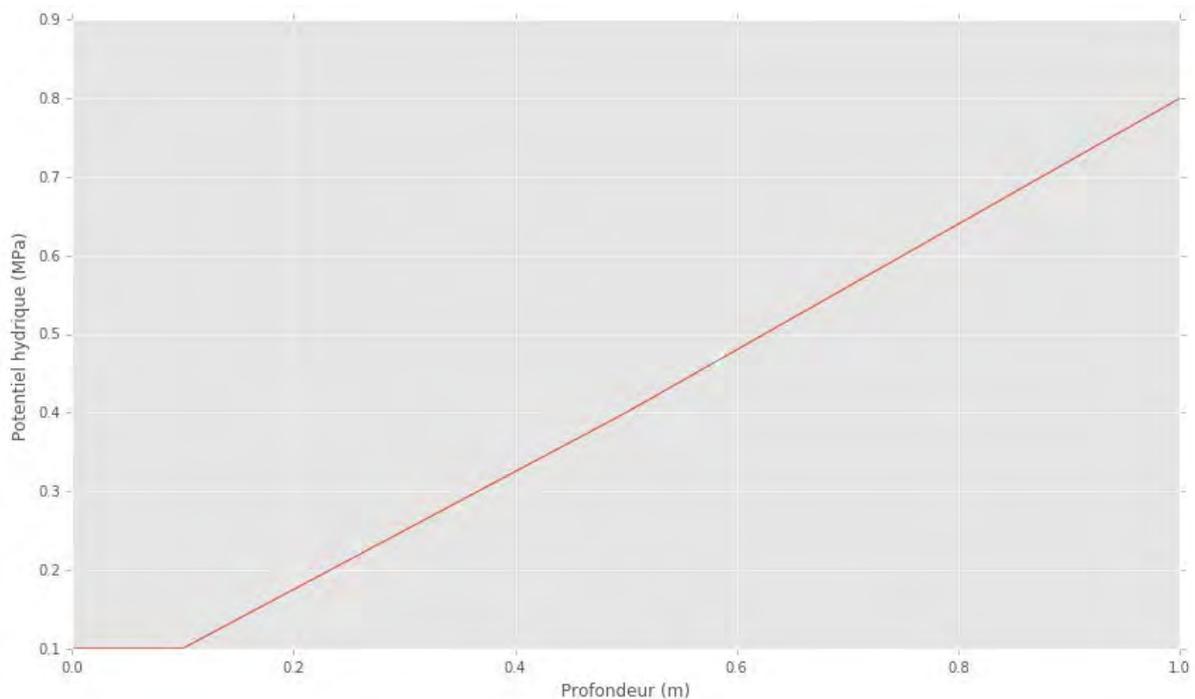


Figure 3-13 : Profil de sol sablonneux : gradient de potentiel hydrique en fonction de la profondeur.

Les résultats de simulations montrent que le potentiel hydrique disparate du sol modifie significativement la dynamique d'acquisition d'eau (figure 3-14). En effet, dans le sol sablonneux, la variation du potentiel hydrique a entraîné une grande réduction de l'absorption d'eau chez les deux lignées (figure 3-14) contrairement à ce que l'on observe en chambre à pression (figure 3-5). La capture d'eau en sol sablonneux est assurée principalement par la racine séminale pendant les phases précoces de développement (figure 3-14) à la différence des conditions en chambre à pression où les racines coronaires et la séminale absorbent la quantité majoritaire d'eau au détriment des racines latérales (figure 3-5). Cette acquisition d'eau en sol sablonneux est plus importante dans les parties distales que dans celles proximales.

Les résultats présentés dans la figure 3-15 montre qu'en sol sablonneux, le potentiel hydrique modifie significativement les distributions des flux d'eau observés chez les deux lignées de mil (même avec une même gamme de valeurs de conductances radiales pour la 57 et la 109) en entraînant une déplétion importante de l'absorption d'eau globale du système racinaire. Elle montre, en outre, que la lignée 109 est plus sensible à la variation du potentiel hydrique du sol que la 57. Le potentiel hydrique en sol sablonneux semble être un facteur limitant et est un véritable élément de régulation pour moduler la dynamique d'absorption d'eau.

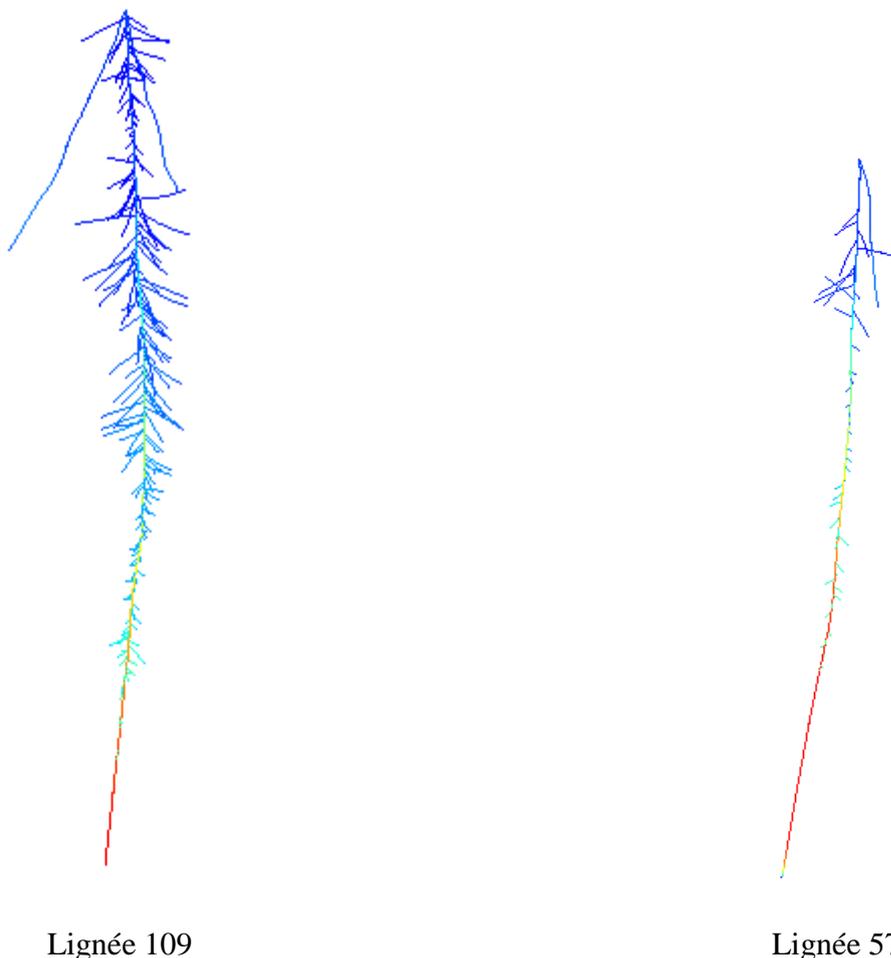


Figure 3-14 : Simulation de l'absorption d'eau racinaire dans un sol sablonneux chez deux lignées de mil aux systèmes racinaires contrastés.

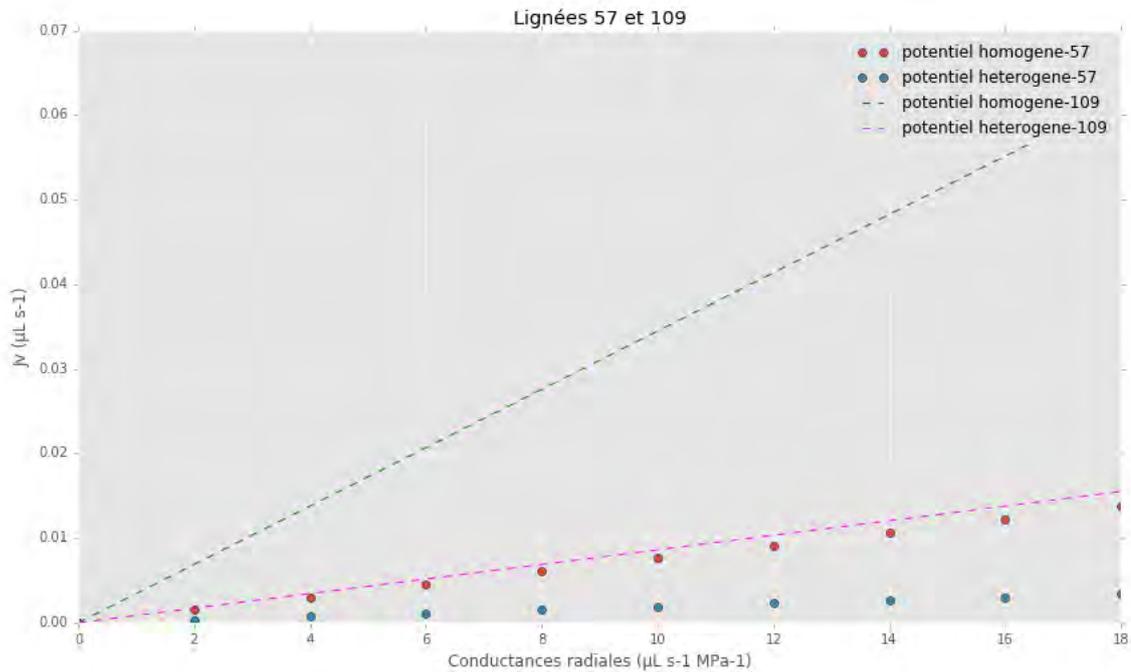


Figure 3-15 : Variation de la conductance radiale racinaire sur le flux d'eau global en sol sablonneux avec un potentiel hydrique hétérogène.

3.4. Validation du modèle

Comme Millet Root est un modèle structure-fonction composé d'un modèle architectural et d'un modèle hydraulique, la validation du modèle consiste, premièrement, à valider le modèle architectural et deuxièmement le modèle hydrique.

Pour la validation du modèle architectural, les travaux sont toujours en cours, mais reposent sur deux méthodes que sont :

- La comparaison visuelle des architectures réelles et simulées : En effet, un premier jeu de données architecturales a été récolté à la suite à d'une première expérience de phénotypage qui a duré 10 jours. Ces données ont servi à paramétrer le modèle. La figure 2-19 montre le pouvoir du modèle à simuler de manière représentative, fidèle et factuelle la variabilité phénotypique observée expérimentalement. Elle met en exergue la force du modèle à approximer les architectures réelles
- La comparaison de descripteurs globaux (en cours) : c'est une approche plus rigoureuse qui consiste à extrapoler le modèle (implémenté sur la base de données

obtenues à 10 jours) à 15 jours et ensuite de comparer les descripteurs globaux prédits à 15 jours avec ceux mesurés directement sur un deuxième jeu de données expérimentales obtenu après 15 jours de phénotypage.

Le modèle hydraulique a été validé en confrontant les flux d'eau mesurés en chambre à pression avec ceux prédits par le modèle. La figure 3-6 montre que la distribution des flux d'eau mesurés et prédits est la même en moyenne. Le modèle est capable de prédire la bonne gamme de valeurs de conductance radiale correspondant à la bonne gamme de flux d'eau observés expérimentalement (figure 3-7). Une sonde à pression pourra être utilisée à l'avenir pour mesurer la conductance radiale du système du mil *in vivo* et confirmer ou infirmer les prédictions du modèle.

4. Discussion

Nous avons utilisé le modèle structure-fonction du système racinaire du mil Millet Root pour explorer le rôle de l'architecture racinaire dans la dynamique de l'eau au sein du système racinaire du mil. Le modèle a donc été calibré avec les données de deux géotypes présentant des caractéristiques phénotypiques contrastées.

Les résultats de simulation montrent que l'architecture influence significativement la distribution des flux d'eau et la dynamique des propriétés hydrauliques racinaires. En effet, les simulations basées sur les données obtenues en laboratoire indiquent que la capture n'est pas homogène sur l'ensemble du système racinaire pour les deux lignées et pour le mil de façon générale (figure 3-1). Elles indiquent que la racine séminale et les racines coronaires assurent principalement l'acquisition par un processus de transport radial. Cela suggère que les racines latérales pourraient être impliquées dans d'autres processus physiologiques comme l'acquisition de nutriments, généralement situés dans les couches superficielles. Ce résultat est en désaccord avec les résultats obtenus chez le maïs ; en effet, Ahmed et al., 2016 ont utilisé la radiographie à neutrons couplé à un modèle numérique diffusion-convection pour déterminer le site d'acquisition d'eau dans les racines de mil. Ils concluent que la fonction des racines latérales est qu'elles assurent essentiellement l'absorption d'eau du sol tandis que celle des racines séminales et primaires est de permettre le transport axial de l'eau dans les parties aériennes de la plante. Les racines coronaires constituent une zone où l'absorption est plus active à l'égard de la séminale (en conditions de chambre à pression) donc plus de coronaires permettraient de capturer plus d'eau. Ce résultat est en contradiction avec l'étude très récente de Gao and Lynch, 2016 qui a montré chez le maïs que des systèmes racinaires sous stress hydrique avec un nombre réduit de racines coronaires absorbaient plus d'eau, avaient une meilleure croissance et produisaient un rendement plus important grâce à une réduction significative du coût métabolique.

La structure 3-D du modèle architectural a permis de calculer des descripteurs globaux qui sont des propriétés émergentes très intéressantes telles que la longueur totale racinaire, le nombre de racines et le volume de l'enveloppe convexe. Des expériences au champ sont actuellement en cours pour valider les prédictions du modèle concernant ces descripteurs globaux en utilisant la méthode de Chopart (Chopart and Siband, 1999) basée sur l'excavation des racines de mil.

Nous avons utilisé Millet Root pour estimer comment la capacité d'absorption d'eau du système racinaire variait avec l'élongation racinaire. En d'autres termes, l'absorption d'eau racinaire croit-elle linéairement avec la longueur racinaire ou existe-t-il un compromis entre longueur racinaire et capture d'eau ? Nous avons simulé le flux d'eau global absorbé par une racine séminale en croissance chez deux lignées de mil (0.1 à 0.42 m pour la 57 et 0.1 à 0.66m pour la 57). Les résultats montrent que l'acquisition d'eau croit avec la croissance de la racine séminale (figure 3-4) pour les deux lignées. En revanche, la 109 présentant une croissance racinaire plus prononcée affiche une capture d'eau plus importante que la 57. Ce résultat confirme l'hypothèse de Chopart, qu'améliorer la vitesse de croissance de la racine séminale dans les phases précoces chez mil permet d'accroître la quantité d'eau absorbée en colonisant plus rapidement les couches profondes du sol sablonneux où se concentre essentiellement l'eau (Chopart, 1983) et donc d'améliorer sa tolérance à la sécheresse.

D'autre part l'analyse de la relation entre le pas de ramification (distance entre deux racines latérales) et le flux d'eau global absorbé montre que la densité de racines latérales est un des traits qui permet de réguler l'absorption d'eau. En effet, la figure 3-5 montre que la lignée 109 présentant un système plus dense en latérales capturerait plus d'eau que la lignée 57. Cela veut dire que la densité de racines latérales est positivement corrélée à l'absorption d'eau chez le mil. En d'autres termes plus il y a de racines latérales, plus il y a d'eau absorbée. Toutefois, les études de Zhan et al., 2015 prouvent le contraire chez le maïs sujet au stress hydrique. En effet, les auteurs ont montré qu'une densité de racines latérales réduite diminuait le coût métabolique de l'exploration du sol en optimisant la respiration racinaire, améliorant, par conséquent l'acquisition d'eau, la croissance de la plante et le rendement.

La conductance radiale a également été inférée par une approche d'inversion du modèle. L'analyse de sensibilité a permis de déterminer la gamme de valeurs de conductance radiale correspondant aux flux d'eau mesurés. Toutefois, les valeurs calculées correspondent à une conductance radiale globale pour l'ensemble du système racinaire. Cela veut dire que tous les types racinaires composant le système racinaire du mil ont la même conductance radiale. Ce qui n'est pas vraiment le cas puisque la caractérisation anatomique des racines de mil a révélé des différences importantes sur l'organisation cellulaire de chaque type racinaire (Passot et al., 2016a). Le modèle pourra être étendu à l'avenir de manière à pouvoir prédire la spatialisation des profil des conductances radiales le long des différents types racinaires comme ce fut le cas chez le maïs et le lupin (Doussan et al., 1998; Zarebanadkouki et al., 2016). On pourra ainsi prédire de manière plus fiable l'absorption d'eau de chaque type racinaire ou de différentes architectures dans des conditions de croissance variées. Par conséquent, il sera possible de savoir par des simulations quel type absorbe plus ou moins d'eau et donc de quantifier les contributions respectives de chaque type racinaire à la capture d'eau globale du système racinaire, car la distribution des conductivités hydrauliques le long de l'appareil racinaire influence le taux et le site de capture d'eau (Bramley et al., 2009; Frensch and Steudle, 1989; Javaux et al., 2008a).

L'influence des propriétés hydrauliques édaphiques sur la dynamique d'acquisition d'eau a été également testée en plongeant Millet Root dans un modèle simplifié de sol 1D. Le sol simulé est de type sablonneux et est constitué d'une superposition de couches où l'eau se niche dans les zones profondes. Il est donc assimilé à un sol avec un potentiel hydrique croissant hétérogène en partant de la surface contrairement à la chambre à pression où le potentiel hydrique est constant et homogène. Les résultats montrent que la capture d'eau est

essentiellement assurée par la séminale (principalement active dans les parties distales) et les latérales des couches profondes. Le même motif d'absorption d'eau avait été obtenu avec un mélange de sable et d'argile par Doussan et al., 2006 qui avait simulé la déplétion de la teneur en eau du sol par deux architectures racinaires contrastées de lupin. Le modèle a simulé les fronts d'extraction pour ces architectures et les simulations ont montré qu'il y a plus d'eau absorbée en profondeur et moins dans les couches superficielles du sol.

Discussion générale, conclusions et perspectives

L'objectif de cette étude était d'abord (1) de développer un modèle architectural tridimensionnel du système racinaire du mil simulant la dynamique de croissance et de développement des différents types racinaires composant le mil, (2) d'étendre ce modèle structural avec des données physiologiques liées à la physiologie du transport d'eau au sein du système racinaire pour générer un modèle structure-fonction de l'hydraulique racinaire du mil et enfin (3) d'évaluer l'impact de l'architecture sur la dynamique de distribution des propriétés hydrauliques chez deux géotypes de mil contrastées en termes d'architecture racinaire.

Dans cette partie, nous discutons des avancées accomplies en termes de modélisation de l'architecture fonctionnelle du système racinaire du mil, des limites identifiées à chaque étape du processus de développement du modèle, des applications et des perspectives concernant l'extension du modèle. Nous discutons également des expériences futures à effectuer pour valider les prédictions du modèle par rapport à des données physiologiques et environnementales observables afin que ces prédictions puissent être prises en compte dans les programmes de sélection variétale visant à développer de nouvelles variétés de mil avec un meilleur rendement et une tolérance à la sécheresse améliorée.

1. Millet Root, un modèle de mil structure-fonction

Durant cette thèse, nous avons développé au sein de la plateforme de modélisation collaborative *OpenAlea* (Pradal et al., 2008b, 2015b) le premier modèle structure-fonction 3D du système racinaire du mil à l'échelle cellulaire que nous avons appelé Millet Root. Il couple un modèle architectural empirique avec une approche de modélisation hydraulique mécaniste basée sur l'analogie électrique à l'échelle cellulaire pour décrire le transport d'eau au sein des racines de mil.

Le modèle architectural est une reconstruction tridimensionnelle sous forme de graphe arborescent multi-échelle ou MTG de l'architecture racinaire du mil. Il est basé sur des paramètres expérimentaux extraits de l'analyse d'images des données de phénotypage obtenues à des stades précoces du cycle de développement du mil en rhizotron. La distribution de ces paramètres mesurés a permis d'estimer des lois de croissance locales qui ont servi à encoder une architecture racinaire représentative par simulation de croissance et de développement. Le modèle reproduit la variabilité phénotypique observée à l'échelle racinaire.

Millet Root intègre ensuite des paramètres physiologiques relatifs au transport d'eau dans le modèle architectural. Ces paramètres sont des mesures histologiques et physiologiques additionnelles. La conductance axiale est estimée à partir des diamètres de vaisseaux de xylème en appliquant la loi d'Hagen-Poiseuille. La conductance radiale est déterminée en partie par l'activité des aquaporines et est considérée comme constante le long du système racinaire du mil pour cette première version du modèle.

A l'aide du modèle, nous avons simulé la dynamique des flux d'eau dans le système racinaire et prédit les patterns d'absorption d'eau et les profils de potentiel hydraulique des différents types racinaires du mil. Millet Root est à la fois un modèle générique et un paquet logiciel

déjà intégré dans OpenAlea. Il sera bientôt déployé sous licence libre sur l'organisation OpenAlea (<https://github.com/openalea>) hébergée par Github, le plus populaire des services web d'hébergement et de gestion de projets logiciels. La structure du paquet Millet Root a été développée de façon à ce que le code soit bien séparé des données. Par conséquent, le modèle qui a été calibré avec les données biologiques de deux lignées de mil, peut être paramétré avec d'autres données architecturales et physiologiques d'une large gamme de variétés de mil afin de simuler plus largement la diversité architecturale et fonctionnelle existant au sein des systèmes racinaires de mil.

2. Millet Root, un outil pour étudier la tolérance à la sécheresse dans les phases précoces de développement chez le mil

La sécheresse est la contrainte primaire à la productivité des cultures (Lynch, 1995b). Des études très récentes ont corrélé les caractéristiques morpho-anatomiques du système racinaire à la tolérance à la sécheresse de la plante chez le maïs (Gao and Lynch, 2016a; Lynch et al., 2014; Zhan et al., 2015). Par homologie, on peut penser qu'optimiser l'architecture et le fonctionnement du système racinaire pourrait aider à créer de nouvelles variétés de mil résistant mieux à la sécheresse et produisant un meilleur rendement.

Chez le mil, la sécheresse intervient pendant la phase végétative et entre la floraison et le remplissage des grains (stress hydrique terminal). Alors que les mécanismes de résistance à la sécheresse dans les stades terminaux du développement seraient liés à l'acide abscissique (ABA; Kholová et al., 2010), la tolérance à la sécheresse dans les stades précoces de croissance pourrait être liée, entre autres, à une architecture racinaire optimale capable de maximiser l'exploitation des ressources en eau du milieu. Toutefois, ceci est une hypothèse qui n'a jamais été testée.

Dans l'avenir, Millet Root pourra être utilisé pour étudier le rôle de l'architecture racinaire dans la résistance à la sécheresse durant la phase végétative du cycle de développement du mil. Dans un premier temps, des conditions de stress hydriques statiques pourront être simulées afin d'évaluer le rôle des différents paramètres racinaires morphologiques et physiologiques sur l'absorption d'eau dans un environnement soumis à des contraintes hydriques (par exploration de l'espace des paramètres). Dans un deuxième temps, Millet Root pourrait être employé dans le cadre d'une étude de dynamique développementale couplée à des contraintes hydriques dynamiques afin de reproduire les conditions de stress hydriques régnant en champ lors des semis de mil traditionnels (semis après première pluie, levée de mil à la pluie suivante). Cela permettrait de caractériser un ou des types racinaires ou architectures dynamiques (idéotypes) permettant de maximiser l'efficacité de la capture d'eau dans ces conditions particulières.

3. Applications et limites du modèle Millet Root

Comme le souligne François Tardieu (2010), bien que les modèles de plante (plant models) et de culture (crop models) soient couramment utilisés aujourd'hui pour, par exemple, calculer la transpiration à l'échelle de la canopée, prédire les conséquences des changements

climatiques sur la production des cultures, leur utilisation en biologie végétale ou dans les programmes de sélection variétale (création d'idéotypes avec les modèles) n'en est encore qu'à ses balbutiements.

Nous pensons que Millet Root est un outil adapté pour répondre à un large éventail de questions. Nous avons montré précédemment que le modèle pouvait être utilisé pour étudier l'influence de l'architecture racinaire dans les mécanismes de résistance à la sécheresse dans les premières étapes de développement en couplant la croissance et l'architecture racinaires à l'absorption d'eau dans un environnement hétérogène soumis à des contraintes hydriques. Il permettrait d'identifier les traits potentiellement critiques et sensibles à la variation des influx d'eau dans les racines. Des expériences pourraient ensuite être menées pour identifier les déterminants génétiques contrôlant ces traits et caractériser leur impact dans le rendement et la tolérance à la sécheresse chez le mil. De manière générale, l'utilisation du modèle permet l'observation simultanée de toutes les variables et états du système racinaire. En conséquence, l'interaction entre les différents mécanismes de régulation du système racinaire, qu'il est difficile d'enregistrer expérimentalement, peut être facilement observée à l'aide du modèle en utilisant les approches d'analyse de sensibilité (York et al., 2016). De plus, avec une validation robuste, le modèle pourrait être utilisé pour explorer de nouvelles voies de recherche à un coût minimal et fournir des idées sur les besoins expérimentaux futurs (Postma and Lynch, 2011). Par exemple, en utilisant le modèle après sa validation, l'impact de la croissance différentielle et de la ramification sur la capture d'eau pourrait être analysé *in silico* en intégrant la dynamique des tropismes (gravitropisme, allotropisme, etc.)

OpenAlea offre un environnement de programmation visuel convivial et interactif appelé VisuAlea (Pradal et al., 2008, 2015) intégrant un système de workflows scientifiques permettant d'exécuter des expériences virtuelles. Millet Root pourrait donc être utilisé par les biologistes pour leurs recherches, mais également pour les étudiants en sciences végétales comme outil d'enseignement. Le modèle architectural de Millet Root est convertible en RSML, format standard des données architecturales (Lobet et al., 2015), et pourrait être utilisé dans d'autres plateformes de modélisation des plantes comme Cross Talk (Draye and Pagès, 2006) pour aborder différents d'objectifs de recherche visant à évoluer les interactions sol-racine chez le mil ou chez d'autres céréales.

Par ailleurs, Millet Root, en tant que modèle, est basé sur une abstraction de la réalité. Comme tout modèle, il présente donc un certain nombre de limites. Il est complètement écrit en Python en utilisant une approche orientée objet (Blaha and Premerlani, 1998) et est basé sur des hypothèses et des simplifications qui impacte son réalisme et son niveau de prédiction dans certains contextes. Par exemple, Millet Root ne prend pas en compte la rétroaction entre la croissance et le sol alors que des études ont prouvé que les propriétés du sol influencent fortement la croissance racinaire (Draye et al., 2010; Hamblin, 1986). Contrairement à notre modèle, beaucoup de modèles précédents implémentent la régulation des processus développementaux racinaires par le sol, notamment ROOTMAP (Diggle, 1988; Dunbabin et al., 2002), Root Typ (Pagès et al., 2004), ou SimRoot (Lynch et al., 1997). Par exemple dans Root Typ, les apex racinaires interagissent avec le sol qui régule l'élongation racinaire, la direction de croissance et la densité de ramification. Millet Root n'implémente pas l'arrêt de croissance et la mortalité des méristèmes (qui sont pourtant des processus très importants contribuant à l'architecture des systèmes racinaires dans la mesure où de longues échelles de temps sont envisagées, c'est-à-dire plusieurs mois.), mais utilise une approche stochastique.

Millet Root est, en revanche, un modèle empirique qui a été spécialement conçu pour le mil (bien que pouvant être ajusté et adapté à d'autres céréales) alors que Root Typ est plutôt un modèle théorique/générique, indépendant de l'espèce et peut être utilisé pour n'importe quel type de plante. Une autre limite de Millet Root est le manque de données quantitatives sur les racines latérales et coronaires. En effet, le modèle implémente les 3 types de racines latérales identifiés expérimentalement par Passot et al. (2016) dans le calcul de la croissance racinaire, mais considère que tous les 3 types ont le même profil de conductance axiale dans le modèle hydraulique alors que des différences anatomiques importantes ont été observées pour les 3 types (Passot et al., 2016), suggérant des capacités de transport d'eau axial contrastées.

4. Validation des prédictions de Millet Root

Pour pouvoir utiliser les prédictions de Millet Root dans les programmes de sélection variétale assistée par modèle, elles doivent être validées par rapport à des données physiologiques observables et mesurables. Dans une revue que nous avons écrite (et retranscrite dans le chapitre 1), nous passons en revue l'ensemble des techniques, à l'état actuel des connaissances, utilisant des méthodes non-destructives et non-invasives et pouvant être utilisées pour valider le profil des flux d'eau prédits par les modèles FSPM de l'hydraulique racinaire des plantes à l'image de Millet Root.

L'imagerie par transmission de lumière 2D (Garrigues et al., 2006) pourrait être utilisée pour suivre la déplétion dynamique de l'eau dans le continuum environnement-racine. Les données expérimentales tirées de cette expérience devraient alors être confrontées aux profils d'absorption d'eau prédits par Millet Root. Il s'agira de voir si les flux d'eau prédits sont qualitativement et quantitativement représentatifs de la dynamique observée dans le système environnement-racine. Une autre alternative pour mesurer les profils d'absorption d'eau expérimentalement serait d'utiliser la radiographie neutronique combinée à l'injection deutérée comme traceur (Zarebanadkouki et al., 2012, 2013, 2014, 2016).

D'un autre côté, Millet Root a permis, en utilisant une approche d'inversion du modèle, de prédire la gamme de valeurs de conductance radiale (à l'échelle cellulaire) correspondant aux flux d'eau observés expérimentalement en chambre à pression sur la base des conductances globale et axiales. Ces valeurs prédites pourront être validées en utilisant une sonde à pression pour déterminer les conductances radiales *in situ* (Steudle, 2000b).

Enfin des expériences au champ sont actuellement conduites pour valider les descripteurs globaux inférés de la structure tridimensionnelle de l'architecture racinaire du mil sur une période de croissance de 1 mois.

5. Développements futurs de Millet Root

Nous avons développé Millet Root pour simuler la croissance et le développement des racines de mil et prédire la distribution d'un certain nombre de propriétés hydrauliques le long du système racinaire dans les conditions normales de croissance. Cependant, le développement de Millet Root n'est pas achevé. En effet, Millet Root pourra être couplé à un modèle de sol 3D pour mieux prendre en compte les propriétés hydrauliques locales du sol. Cela impliquera

d'implémenter les équations de Darcy-Richards modélisant la variation de la teneur en eau dans le sol en interaction avec un système racinaire comme ce fut déjà le cas dans d'autres modèles avancés (Doussan et al., 2006; Javaux et al., 2008b). Nous pourrions ainsi tester l'impact de la structure et du type de sol sur la dynamique d'acquisition d'eau dans le continuum sol-racine (Draye et al., 2010). Dans la même ligne de recherche, des études, déjà en cours chez le mil, étudient l'impact des mycorhizes sur la croissance des racines de mil ; Millet Root sera étendu pour intégrer les interactions biotiques, de sorte à définir une rétroaction entre la croissance racinaire et la dynamique de développement des mycorhizes.

Par ailleurs, comme Millet Root est un MTG (ou graphe arborescent multi-échelle), il résume la dynamique développementale racinaire du mil comme une paramétrisation. Cela permet donc facilement d'étendre le modèle à des stades plus tardifs de la vie de la plante en le calibrant avec des données de croissance tardive. Il sera donc possible de tester l'effet de l'acide abscissique (ABA) connu pour contrôler les mécanismes de tolérance à la sécheresse chez le mil dans les phases terminales de développement (Kholová et al., 2010).

La structure du modèle Millet Root permet d'implémenter d'autres processus physiologiques comme l'acquisition de nutriments notamment le phosphore qui est un facteur limitant majeur de la croissance du mil en Afrique de l'Ouest. Il sera donc aussi possible d'utiliser Millet pour simuler l'interaction entre le système racinaire du mil et l'efficacité d'absorption du phosphore en évaluant les compromis fonctionnels entre l'arrangement spatial des racines et l'absorption de phosphore (P) à l'image de modèles racinaires structure-fonction avancés comme *SimRoot* (Lynch et al., 1997) et R-SWMS (Javaux et al., 2008b) ou Min3P (Gérard et al., 2017). Ge et al., 2000 et Walk et al., 2006 ont utilisé SimRoot pour étudier l'effet de l'architecture racinaire et de l'approvisionnement en P sur l'efficacité d'acquisition du phosphore des haricots communs. La modélisation confirmée par des études expérimentales a montré que les systèmes racinaires moins profonds (augmentation de l'enracinement adventif et réduction de l'angle des racines basales) acquièrent plus de phosphore en raison de la fouille améliorée des racines dans les couches superficielles du sol relativement riches en phosphore.

Enfin, il serait très intéressant de prendre en compte dans Millet Root les aerenchymes corticaux racinaires (ACR) détectés par Passot et al., 2016 dans l'anatomie de l'appareil racinaire du mil. En effet, les ACR améliorent l'absorption d'eau et de nutriments en réduisant les coûts métaboliques de l'exploration du sol (Lynch et al., 2014; Zhu et al., 2010). Ils seront implémentés dans Millet Root et leur rôle dans la tolérance à la sécheresse et dans l'absorption de phosphore sera étudié. Le modèle *SimRoot* couplé à un module d'ACR a permis d'étudier le rôle que jouent les ACR dans l'efficacité d'acquisition de phosphore chez le mil. Les résultats ont pu démontrer un soutien théorique à l'hypothèse selon laquelle l'ACR est un trait adaptatif pour l'acquisition du phosphore et de l'azote dans les sols à faible fertilité, l'avantage relatif de l'ACR étant fonction à la fois de l'architecture racinaire et de la physiologie des racines (Postma and Lynch, 2011).

En définitive, nous prendrons en compte la plasticité développementale dans les développements futurs de Millet à l'égard de modèles comme ROOTMAP (Dunbabin et al., 2002). Nous implémenterons les réponses du système racinaire à l'approvisionnement en ressources ainsi que l'acquisition de nutriments localisée et les réponses de croissance racinaire vers des plaques nutritives locales. Millet Root simulera la rétroaction entre la demande des plantes pour les ressources souterraines (azote, phosphore et eau) et la capacité

des différents segments racinaires à fournir ces ressources. Ce mécanisme de rétroaction qui sera implémentée dans Millet Root pilotera l'allocation des ressources aux apex racinaires pour la croissance, à tous les segments racinaires pour la ramification, la maintenance et l'absorption d'eau et de nutriments.

Références

- Ahmed, M. A., Zarebanadkouki, M., Kaestner, A., and Carminati, A. (2016). Measurements of water uptake of maize roots: the key function of lateral roots. *Plant Soil* 398, 59–77. doi:10.1007/s11104-015-2639-6.
- Amenu, G. G., and Kumar, P. (2008). A model for hydraulic redistribution incorporating coupled soil-root moisture transport. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 12, 55–74. doi:10.5194/hess-12-55-2008.
- Araus JL and Cairns JE. 2014. Field high-throughput phenotyping: the new crop breeding frontier. *Trends Plant Sci* 19: 52–61.
- Audebert A, Ghneim T, Roques S, et al. 2010. Development of a high-throughput system for phenotyping rice roots traits. In: 3rd International Rice Congress Proceedings. Hanoi, Vietnam. pp. 102.
- Azcón-Aguilar C, Padilla I, Encina C, and Arcon R. 1996. Arbuscular mycorrhizal inoculation enhances plant growth and changes root system morphology. *Agron Sustain Dev* 16: 647–52.
- Balduzzi M, Binder BM, Bucksch A, et al. 2017. Reshaping plant biology: Qualitative and quantitative descriptors for plant morphology. *Front Plant Sci.* 8:117. doi:10.3389/fpls.2017.00117.
- Barthélémy, D., Edelin, C., and Hallé, F. (1991). Canopy architecture. Available at: <http://agritrop.cirad.fr/405694/> [Accessed March 28, 2017].
- Benjamin JG, Ahuja LR, and Allmaras RR. 1996. Modelling corn rooting patterns and their effects on water uptake and nitrate leaching. *Plant Soil* 179: 223–32.
- Berger B, Regt B de, and Tester M. 2012. High-throughput phenotyping of plant shoots. *Methods Mol Biol* 918: 9–20.
- Bernier, J., Serraj, R., Kumar, A., Venuprasad, R., Impa, S., R.P., V. G., et al. (2009). The large-effect drought-resistance QTL qtl12.1 increases water uptake in upland rice. *F. Crop. Res.* 110, 139–146. doi:10.1016/j.fcr.2008.07.010.
- Bidinger, F., and Hash, C. (2004). Pearl millet. plant breeding. Marcel Dekker, New York. Available at: <https://books.google.com/books?hl=fr&lr=&id=IuIccxzuWzcC&oi=fnd&pg=PA225&dq=Bidinger+et+Hash,+2004+pearl+millet&ots=mZORUhqLtR&sig=yOFIpg99QW5UGBVZISMEibL5zFA> [Accessed June 2, 2017].
- Bilquez, A., Jacquinet, L., Pouzet, D., and Puard, M. (1974). Amélioration des mils du Sénégal.
- Biondini, M. (2008). Allometric scaling laws for water uptake by plant roots. *J. Theor. Biol.* 251, 35–59. doi:10.1016/j.jtbi.2007.11.018.
- Biscarini F, Cozzi P, Casella L, Riccardi P, Vattari A, Orasen G, Perrini R, Tacconi G, Tondelli A, Biselli C, Cattivelli L, Spindel J, McCouch SR, Abbruscato P, Valé G, Piffanelli

- P and Greco R. 2016. Genome-Wide Association Study for Traits Related to Plant and Grain Morphology, and Root Architecture in Temperate Rice Accessions. *PLoS One*. 11: e0155425.
- Blaha, M., and Premerlani, W. (1998). Object-oriented modeling and design for database applications. Prentice Hall Available at: <https://dl.acm.org/citation.cfm?id=264777> [Accessed November 24, 2017].
- Blossfeld, S., and Gansert, D. (2012). “The Use of Planar Optodes in Root Studies for Quantitative Imaging,” in *Measuring Roots* (Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg), 83–92. doi:10.1007/978-3-642-22067-8_5.
- Blum A. 2009. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crop Res* 112: 119–23.
- Blum, A. (2009). Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *F. Crop. Res.* 112, 119–123. Available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378429009000860> [Accessed May 15, 2016].
- Boudon F, Pradal C, Cokelaer T, et al. 2012. L-py: an L-system simulation framework for modeling plant architecture development based on a dynamic language. *Front Plant Sci* 3: 76.
- Boudon, F., Pradal, C., Cokelaer, T., Prusinkiewicz, P., and Godin, C. (2012). L-py: an L-system simulation framework for modeling plant architecture development based on a dynamic language. *Front. Plant Sci.* 3, 76. doi:10.3389/fpls.2012.00076.
- Boursiac, Y., Chen, S., Luu, D.-T., Sorieul, M., Dries, N. van den, and Maurel, C. (2005). Early Effects of Salinity on Water Transport in Arabidopsis Roots. Molecular and Cellular Features of Aquaporin Expression. *PLANT Physiol.* 139, 790–805. doi:10.1104/pp.105.065029.
- Bramley, H., Turner, N. C., Turner, D. W., and Tyerman, S. D. (2009). Roles of morphology, anatomy, and aquaporins in determining contrasting hydraulic behavior of roots. *Plant Physiol.* 150, 348–64. doi:10.1104/pp.108.134098.
- Bucksch A, BurrIDGE J, York L, and Das A. 2014. Image-based high-throughput field phenotyping of crop roots. *Plant Physiol* 166: 470–86.
- Bucksch A., Das A., Schneider H., Merchant N. and Weitz, J. S. 2017. Overcoming the law of the hidden in cyberinfrastructures. *Trends Plant Sci* 22(2), 117-123.
- Burton A, Williams M, Lynch J, and Brown K. 2012. RootScan: Software for high-throughput analysis of root anatomical traits. *Plant Soil* 357: 189–203.
- Carminati A, Moradi AB, Vetterlein D, et al. 2010. Dynamics of soil water content in the rhizosphere. *Plant Soil* 332: 163–76.
- Chen YL, Dunbabin VM, Postma JA, et al. 2011. Phenotypic variability and modelling of root structure of wild *Lupinus angustifolius* genotypes. *Plant Soil* 348: 345–64.
- Chopard J. 2004. 3D modelling of water transfers in soil and roots systems. In: *Proc. 4th Int. Workshop on Functional-Structural Plant*, Montpellier.

- Chopart, J., and Siband, P. (1999). Development and validation of a model to describe root length density of maize from root counts on soil profiles. *Plant Soil* 214, 61–74. Available at: <http://www.springerlink.com/index/m33rv32352032001.pdf> [Accessed September 4, 2017].
- Chopart, J.-L. (1983). Etude du système racinaire du mil (*Pennisetum typhoides*) dans un sol sableux du Sénégal. Available at: <http://agritrop.cirad.fr/421325/> [Accessed March 21, 2017].
- Christopher, J., Christopher, M., Jennings, R., Jones, S., Fletcher, S., Borrell, A., et al. (2013). QTL for root angle and number in a population developed from bread wheats (*Triticum aestivum*) with contrasting adaptation to water-limited environments. *Theor. Appl. Genet.* 126, 1563–74. doi:10.1007/s00122-013-2074-0.
- Clausnitzer V and Hopmans JW. 1994. Simultaneous modeling of transient three-dimensional root growth and soil water flow. *Plant Soil* 164: 299–314.
- Cohen-Boulakia, S., Belhajjame, K., Collin, O., Chopard, J., Froidevaux, C., Gaignard, A., et al. (2017). Scientific workflows for computational reproducibility in the life sciences: Status, challenges and opportunities. *Futur. Gener. Comput. Syst.* doi:10.1016/j.future.2017.01.012.
- Colin-Belgrand M, Joannes H, Dreyer E, and Pagès L. 1989. A new data processing system for root growth and ramification analysis: Description of methods. *Ann For Sci* 46M305s – 309s.
- Collet C, Löf M, and Pagès L. 2006. Root system development of oak seedlings analysed using an architectural model. Effects of competition with grass. *Plant Soil* 279: 367–83.
- Courtois B, Shen L, Petalcorin W, Carandang S, Mauleon R, and Li, Z. 2003. Locating QTLs controlling constitutive root traits in the rice population IAC 165 × Co39. *Euphytica* 134: 335–345.
- Courtois, B., Ahmadi, N., Khowaja, F., Price, A. H., Rami, J.-F., Frouin, J., et al. (2009). Rice Root Genetic Architecture: Meta-analysis from a Drought QTL Database. *Rice* 2, 115–128. doi:10.1007/s12284-009-9028-9.
- Courtois, B., Shen, L., Petalcorin, W., Carandang, S., Mauleon, R., and Li, Z. (2003). Locating QTLs controlling constitutive root traits in the rice population IAC 165 × Co39. *Euphytica* 134, 335–345. doi:10.1023/B:EUPH.0000004987.88718.d6.
- Couvreur, V., Vanderborght, J., and Javaux, M. (2012). A simple three-dimensional macroscopic root water uptake model based on the hydraulic architecture approach. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 16, 2957–2971. doi:10.5194/hess-16-2957-2012.
- Danjon F and Reubens B. 2008. Assessing and analyzing 3D architecture of woody root systems, a review of methods and applications in tree and soil stability, resource acquisition and allocation. *Plant Soil* 303: 1–34.
- Danjon F, Bert D, Godin C, and Trichet P. 1999. Structural root architecture of 5-year-old *Pinus pinaster* measured by 3D digitising and analysed with AMAPmod. *Plant Soil.* 217: 49–63.
- Danjon F, Fourcaud T, and Bert D. 2005. Root architecture and wind-firmness of mature *Pinus pinaster*. *New Phytol* 168: 387–400.

- Dardanelli J, Ritchie J, and Calmon M. 2004. An empirical model for root water uptake. *F Crop Res* 87: 59–71.
- de Dorlodot, S., Forster, B., Pagès, L., Price, A., Tuberosa, R., and Draye, X. (2007). Root system architecture: opportunities and constraints for genetic improvement of crops. *Trends Plant Sci.* 12, 474–81. doi:10.1016/j.tplants.2007.08.012.
- Deans J and Ford E. 1983. Modelling root structure and stability. *Tree Root Syst Their Mycorrhizas* 71: 189–95.
- DeJong, T. M., Da Silva, D., Vos, J., and Escobar-Gutierrez, A. J. (2011). Using functional-structural plant models to study, understand and integrate plant development and ecophysiology. *Ann. Bot.* 108, 987–989. doi:10.1093/aob/mcr257.
- Diggle A. 1988a. ROOTMAP: A root growth model. *Math Comput Simul* 30: 175–80.
- Diggle AJ. 1988b. ROOTMAP—a model in three-dimensional coordinates of the growth and structure of fibrous root systems. *Plant Soil* 105: 169–78.
- Dorlodot S de, Bertin P, Baret P, and Draye X. 2005. Scaling up quantitative phenotyping of root system architecture using a combination of aeroponics and image analysis. *Aspects Appl. Biol.* 73: 41–54
- Doussan C, Pagès L, and Pierret A. 2003. Soil exploration and resource acquisition by plant roots: an architectural and modelling point of view. *Agronomie* 23: 5–6.
- Doussan C. 1998. Modelling of the hydraulic architecture of root systems: An integrated approach to water absorption—Model description. *Ann Bot* 81: 213–23.
- Doussan, C., Pierret, A., Garrigues, E., and Pagès, L. (2006). Water uptake by plant roots: II - Modelling of water transfer in the soil root-system with explicit account of flow within the root system - Comparison with experiments. in *Plant and Soil*, 99–117. doi:10.1007/s11104-004-7904-z.
- Doussan, C., Vercambre, G., and Pagès, L. (1998). Modelling of the Hydraulic Architecture of Root Systems: An Integrated Approach to Water Absorption—Distribution of Axial and Radial Conductances in Maize. *Ann. Bot.* 81, 225–232. doi:10.1006/anbo.1997.0541.
- Draye, X., and Pagès, L. (2006). CrossTalk: A Simulation Platform for the Linking of Existing Soil, Plant and Atmosphere Models. in *2006 Second International Symposium on Plant Growth Modeling and Applications* (Los Alamitos: IEEE Computer Society), 93–100. doi:10.1109/PMA.2006.49.
- Draye, X., Kim, Y., Lobet, G., and Javaux, M. (2010). Model-assisted integration of physiological and environmental constraints affecting the dynamic and spatial patterns of root water uptake from soils. *J. Exp. Bot.* 61, 2145–2155. doi:10.1093/jxb/erq077.
- Dunbabin V, Diggle A, Rengel Z, and Hugten R van. 2002. Modelling the interactions between water and nutrient uptake and root growth. *Plant Soil* 239: 19–38.
- Dunbabin V, Postma J, and Schnepf A. 2013. Modelling root–soil interactions using three-dimensional models of root growth, architecture and function. *Plant Soil* 372: 93–124.

- Dunbabin, V., Diggle, A., and Rengel, Z. (2002). Simulation of field data by a basic three-dimensional model of interactive root growth. *Plant Soil* 239, 39–54. Available at: <http://link.springer.com/article/10.1023/A:1014952728942> [Accessed May 11, 2016].
- Dunbabin, V., Diggle, A., and Rengel, Z. (2003). Is there an optimal root architecture for nitrate capture in leaching environments? *Plant. Cell Environ.* 26, 835–844. Available at: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-3040.2003.01015.x/full> [Accessed April 28, 2016].
- Dupuy L, Gregory PJ, and Bengough AG. 2010. Root growth models: Towards a new generation of continuous approaches. *J Exp Bot* 61: 2131–43.
- Eberbach P and Hoffmann J. 2013. Rhizo-lysimetry: Facilities for the simultaneous study of root behaviour and resource use by agricultural crop and pasture systems. *Plant Methods* 9: 3.
- Ehlert C, Maurel C, Tardieu F, Simonneau T. 2009. Aquaporin-Mediated Reduction in Maize Root Hydraulic Conductivity Impacts Cell Turgor and Leaf Elongation Even without Changing Transpiration. *Plant Physiol* 150: 1093-1104.
- Eldin, M. (1993). Analyse de l'effet des déficits hydriques sur la récolte du mil au Niger : conséquences agronomiques. in Réunion Thématique sur le Mil (#Pennisetum glaucum\$ L.) (Montpellier), 149-160 + 272-283 : . Available at: <http://www.documentation.ird.fr/hor/fdi:38958>.
- Feddes R. 1974. Field test of a modified numerical model for water uptake by root systems. *Water Resour Res* 10: 1199–206.
- Fournier C, Pradal C, Louarn G, et al.. 2010. Building modular FSPM under OpenAlea: Concepts and applications. In: 6th workshop on Functional-Structural Plant Models. Davis, CA, pp 109–112
- Frensch, J., and Steudle, E. (1989). Axial and Radial Hydraulic Resistance to Roots of Maize (*Zea mays* L.). *Plant Physiol.* 91, 719–26. doi:10.1104/PP.91.2.719.
- Furbank R and Tester M. 2011. Phenomics—technologies to relieve the phenotyping bottleneck. *Trends Plant Sci*, 16:635-644.
- Gao L, Turner MK, Chao S, Kolmer J and Anderson JA. 2016. Genome Wide Association Study of Seedling and Adult Plant Leaf Rust Resistance in Elite Spring Wheat Breeding Lines. *PLoS One*. 11: e0148671.
- Gao, Y., and Lynch, J. P. (2016a). Reduced crown root number improves water acquisition under water deficit stress in maize (*Zea mays* L.). *J. Exp. Bot.* 67, 4545–4557. doi:10.1093/jxb/erw243.
- Gardner W. 1960. Dynamic aspects of water availability to plants. *Soil Sci* 89: 63–73.
- Garin G, Fournier C, Andrieu B, Houlès V, Robert C and Pradal C. 2014. A modelling framework to simulate foliar fungal epidemics using functional–structural plant models. *Ann Bot* 114: 795-812
- Garré S, Pagès L, Laloy E, et al. 2012. Parameterizing a dynamic architectural model of the root system of spring barley from minirhizotron data. *Vadose Zo J* 11.

- Garrigues, E., Doussan, C., and Pierret, A. (2006). Water Uptake by Plant Roots: I – Formation and Propagation of a Water Extraction Front in Mature Root Systems as Evidenced by 2D Light Transmission Imaging. *Plant Soil* 283, 83–98. doi:10.1007/s11104-004-7903-0.
- Ge Z, Rubio G, and Lynch J. 2000. The importance of root gravitropism for inter-root competition and phosphorus acquisition efficiency: Results from a geometric simulation model. *Plant Soil* 218: 159–71.
- Ge, Z., Rubio, G., and Lynch, J. P. (2000). The importance of root gravitropism for inter-root competition and phosphorus acquisition efficiency: results from a geometric simulation model. *Plant Soil* 218/2, 159–171. doi:10.1023/A:1014987710937.
- Gérard, F., Blitz-Frayret, C., Hinsinger, P., and Pagès, L. (2017). Modelling the interactions between root system architecture, root functions and reactive transport processes in soil. *Plant Soil* 413, 161–180. doi:10.1007/s11104-016-3092-x.
- Giuliani S, Sanguineti MC, Tuberosa R, Bellotti M, Salvi S, and Landi P. 2005. Root-ABA1, a major constitutive QTL, affects maize root architecture and leaf ABA concentration at different water regimes. *J. Exp. Bot.* 56: 3061–70.
- Giuliani, S., Sanguineti, M. C., Tuberosa, R., Bellotti, M., Salvi, S., and Landi, P. (2005). Root-ABA1, a major constitutive QTL, affects maize root architecture and leaf ABA concentration at different water regimes. *J. Exp. Bot.* 56, 3061–70. doi:10.1093/jxb/eri303.
- Godin C and Sinoquet H. 2005. Functional-structural plant modelling. *New Phytol* 166: 705–8.
- Godin C, Costes E, and Caraglio Y. 1997. Exploring plant topological structure with the AMAPmod software: an outline. *Silva Fenn* 31: 357–68.
- Godin C, Costes E, and Sinoquet H. 1999. A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. *Ann Bot* 84: 343–57.
- Godin C, Costes E, and Sinoquet H. 2005. Plant architecture modelling - virtual plants, dynamic and complex systems. In: Turnbull, C. *Plant architecture and its manipulation*, Blackwell Publishing.
- Godin C. 2000. Representing and encoding plant architecture: a review. *Ann For Sci* 57: 413–38.
- Godin, C., and Caraglio, Y. (1998). A multiscale model of plant topological structures. *J. Theor. Biol.* 191, 1–46. doi:10.1006/jtbi.1997.0561.
- Godin, C., and Sinoquet, H. (2005). Functional-structural plant modelling. *New Phytol.* 166, 705–708. doi:10.1111/j.1469-8137.2005.01445.x.
- Godin, C., Costes, E., and Caraglio, Y. (1997). Exploring plant topological structure with the AMAPmod software: an outline. *Silva Fenn.* 31, 357–368. Available at: <https://helda.helsinki.fi/handle/1975/8533> [Accessed May 3, 2016].
- Granier C and Vile D. 2014. Phenotyping and beyond: Modelling the relationships between traits. *Curr Opin Plant Biol* 18: 96–102.

- Gregory PJ. 2006. Roots, rhizosphere and soil: the route to a better understanding of soil science? *Eur J Soil Sci* 57: 2–12.
- Griffon S and de Coligny F. 2014. AMAPstudio: An editing and simulation software suite for plants architecture modelling. *Ecol Modell* 290: 3–10.
- Guédon Y, Barthélémy D, Caraglio Y, Costes E. 2001. Pattern analysis in branching and axillary flowering sequences. *J Theor Biol* 212: 481–520.
- Guigaz, M. (2002). Memento de l’Agronome. Montpellier CIRAD-GRET Ministère des Aff.
- Hamblin, A. P. (1986). The Influence of Soil Structure on Water Movement, Crop Root Growth, and Water Uptake. 38, 95–158. doi:10.1016/S0065-2113(08)60674-4.
- Hammer GL, Dong ZS, McLean G, Doherty A, et al. 2009. Can changes in canopy and/or root system architecture explain historical maize yield trends in the US corn belt? *Crop Science* 49: 299-312.
- Han L, Costes E, Boudon F, Cokelaer T, Pradal C, Da Silva D, and Faivre R. 2012. Investigating the influence of geometrical traits on light interception efficiency of apple trees: a modelling study with MAppleT. In *IEEE 4th Int. Symp. on PMA*. 152-159
- Harper, J. L., Rosen, B. R. (Brian R., White, J., and Royal Society (Great Britain) (1986). The Growth and form of modular organisms : proceedings of a Royal Society discussion meeting, held on 27 and 28 June 1985. Royal Society Available at: <http://library.wur.nl/WebQuery/clc/255899> [Accessed March 28, 2017].
- Hassan E and El-Awadi M. 2013. Brief review on the application of histochemical methods in different aspects of plant research. *Nat Sci* 11: 54.
- Herder G Den, Isterdael G Van, Beeckman T, and Smet I De. 2010. The roots of a new green revolution. *Trends Plant Sci* 15: 600–7.
- Herman, J., and Usher, W. (2017). SALib: An open-source Python library for Sensitivity Analysis. *J. Open Source Softw.* 2. doi:10.21105/joss.00097.
- Hinsinger P, Bengough AG, Vetterlein D, and Young IM. 2009. Rhizosphere: biophysics, biogeochemistry and ecological relevance. *Plant Soil* 321: 117–52.
- Homaee M, Feddes RA, and Dirksen C. 2002. A macroscopic water extraction model for nonuniform transient salinity and water stress. *Soil Sci Soc Am J* 66: 1764.
- Hufnagel B, Sousa SM de, Assis L, et al. 2014. Duplicate and conquer: multiple homologs of PHOSPHORUS-STARVATION TOLERANCE1 enhance phosphorus acquisition and sorghum performance on low-phosphorus soils. *Plant Physiol* 166: 659–77.
- Hunter, J. D. (2007). Matplotlib: A 2D Graphics Environment. *Comput. Sci. Eng.* 9, 90–95. doi:10.1109/MCSE.2007.55.
- Hüsken D, Steudle E, Zimmermann U. 1978. Pressure probe technique for measuring water relations of cells in higher plants. *Plant Physiol* 61: 158-163
- FAO, ICRISAT. World Sorghum and Millet Economy Facts, trends and outlook. A joint FAO and ICRISAT Study, 1996, p. 68

- Iversen C, Murphy M, and Allen M. 2012. Advancing the use of minirhizotrons in wetlands. *Plant Soil* 352: 23.
- Iwata H, Minamikawa MF, Kajiya-Kanegae H, Ishimori M and Hayashi T. 2016. Genomics-assisted breeding in fruit trees. *Breed Sci.* 66: 100–115.
- Javaux, M., Schroder, T., Vanderborgh, J., and Vereecken, H. (2008a). Use of a three-dimensional detailed modeling approach for predicting root water uptake. *Vadose Zo. J.* 7, 1079–1088. doi:10.2136/vzj2007.0115.
- Javot, H., Lauvergeat, V., Santoni, V., Martin-Laurent, F., Güçlü, J., Vinh, J., et al. (2003). Role of a single aquaporin isoform in root water uptake. *Plant Cell* 15, 509–22. doi:10.1105/tpc.008888.
- Jones, E., Oliphant, T., and Peterson, P. (2001). {SciPy}: Open source scientific tools for {Python}. Available at: www.scipy.org [Accessed July 4, 2017].
- Karwowski R and Prusinkiewicz P. 2003. Design and implementation of the L+ C modeling language. *Electron Notes Theor Comput Sci* 86: 134–52.
- Kashiwagi J, Krishnamurthy L, Serraj R, et al. 2005. Genetic variability of drought-avoidance root traits in the mini-core germplasm collection of chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Euphytica* 146: 213–222
- Kashiwagi, J., Krishnamurthy, L., Upadhyaya, H. D., Krishna, H., Chandra, S., Vadez, V., et al. (2006). Genetic variability of drought-avoidance root traits in the mini-core germplasm collection of chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Euphytica* 146, 213–222. doi:10.1007/s10681-005-9007-1.
- Kell DB. 2011. Breeding crop plants with deep roots: their role in sustainable carbon, nutrient and water sequestration. *Ann Bot* 108: 407–18.
- Kholová J, Hash CT, Kumar PL, et al. 2010. Terminal drought-tolerant pearl millet [*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.] have high leaf ABA and limit transpiration at high vapour pressure deficit. *J Exp Bot* 61: 1431–40.
- Kholová J, Tharanya M, Kaliamoorthy S, Malayee S, Baddam R, Hammer GL, McLean G, Deshpande S, Hash CT, Craufurd PQ and Vadez V. 2014. Modelling the effect of plant water use traits on yield and stay-green expression in sorghum. *Funct. Plant Biol* 41: 1019–1034.
- Khuder H, Stokes A, Danjon F, et al. 2007. Is it possible to manipulate root anchorage in young trees? *Plant Soil* 294: 87–102.
- Kniemeyer O., Kurth W. 2008. The modelling platform GroIMP and the programming language XL. In: Schürr A., Nagl M., Zündorf A. (eds) *Applications of Graph Transformations with Industrial Relevance. AGTIVE 2007. LNCS, vol 5088.* Springer, Berlin, Heidelberg
- Knox J, Hess T, Daccache A, and Wheeler T. 2012. Climate change impacts on crop productivity in Africa and South Asia. *Environ Res Lett* 7: 034032.

- Knox, J., Hess, T., Daccache, A., and Wheeler, T. (2012). Climate change impacts on crop productivity in Africa and South Asia. *Environ. Res. Lett.* 7, 34032. doi:10.1088/1748-9326/7/3/034032.
- Koebnick N, Weller U, Huber K, et al. 2014. In Situ Visualization and Quantification of Three-Dimensional Root System Architecture and Growth Using X-Ray Computed Tomography. *Vadose Zo J* 13.
- Kuijken RCP, Eeuwijk FA van, Marcelis LFM, and Bouwmeester HJ. 2015. Root phenotyping: from component trait in the lab to breeding. *J Exp Bot* 66: 5389–401.
- Landsberg, J. J., and Fowkes, N. D. (1978). Water Movement Through Plant Roots. *Ann. Bot.* 42, 493–508. doi:10.1093/oxfordjournals.aob.a085488.
- Lavenus J, Goh T, Roberts I, et al. 2013. Lateral root development in Arabidopsis: fifty shades of auxin. *Trends Plant Sci* 18: 450–8.
- Le Marié C. 2014. Rhizoslides: paper-based growth system for non-destructive, high throughput phenotyping of root development by means of image analysis. *Plant Methods* 10: 13.
- Lee R. 2011. The outlook for population growth. *Science* 333: 569–73.
- Leitner D, Felderer B, Vontobel P, and Schnepf A. 2014. Recovering root system traits using image analysis exemplified by two-dimensional neutron radiography images of lupine. *Plant Physiol* 164: 24–35.
- Leitner D, Klepsch S, Bodner G, and Schnepf A. 2010a. A dynamic root system growth model based on L-Systems. *Plant Soil* 332: 177–92.
- Leitner D, Klepsch S, Knieß A, and Schnepf A. 2010b. The algorithmic beauty of plant roots – an L-System model for dynamic root growth simulation. *Math Comput Model Dyn Syst* 16: 575–587.
- Leitner D, Meunier F, Bodner G, Javaux M, Schnepf A. 2014. Impact of contrasted maize root traits at flowering on water stress tolerance: a simulation study. *Field Crops Res* 165:125–137
- Leitner, D., Felderer, B., Vontobel, P., and Schnepf, A. (2014). Recovering root system traits using image analysis exemplified by two-dimensional neutron radiography images of lupine. *Plant Physiol.* 164, 24–35. Available at: <http://www.plantphysiol.org/content/164/1/24.short> [Accessed April 21, 2016].
- Lindenmayer A. 1968. Mathematical models for cellular interactions in development II. Simple and branching filaments with two-sided inputs. *J Theor Biol* 18: 300–15.
- Lobell DB, Burke MB, Tebaldi C, et al. 2008. Prioritizing climate change adaptation needs for food security in 2030. *Science* (80-) 319: 607–10.
- Lobell, D. B., and Gourdji, S. M. (2012). The Influence of Climate Change on Global Crop Productivity. *Plant Physiol.* 160, 1686–1697. doi:10.1104/pp.112.208298.

- Lobell, D. B., Burke, M. B., Tebaldi, C., Mastrandrea, M. D., Falcon, W. P., and Naylor, R. L. (2008). Prioritizing Climate Change Adaptation Needs for Food Security in 2030. *Science* (80-.). 319, 607–610. doi:10.1126/science.1152339.
- Lobet G, Draye X, and Périlleux C. 2013. An online database for plant image analysis software tools. *Plant Methods* 9: 38.
- Lobet G, Pound MP, Diener J, Pradal C, et al. 2015. Root system markup language: toward a unified root architecture description language. *Plant Physiol* 167: 617–27.
- Lobet, G., Pagès, L., and Draye, X. (2011b). A novel image-analysis toolbox enabling quantitative analysis of root system architecture. *Plant Physiol.* 157, 29–39. doi:10.1104/pp.111.179895.
- Lobet, G., Pound, M. P., Diener, J., Pradal, C., Draye, X., Godin, C., et al. (2015). Root system markup language: toward a unified root architecture description language. *Plant Physiol.* 167, 617–27. doi:10.1104/pp.114.253625.
- Lucas M, Guédon Y, Jay-Allemand C, Godin C and Laplaze L. 2008. An auxin transport-based model of root branching in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS ONE*.3: e3673.
- Lynch JP, Chimungu JG, and Brown KM. 2014. Root anatomical phenes associated with water acquisition from drying soil: targets for crop improvement. *J Exp Bot* 65: 6155–66.
- Lynch JP, Nielsen KL, Davis RD, and Jabllokow AG. 1997. SimRoot: modelling and visualization of root systems. *Plant Soil* 188: 139–51.
- Lynch JP. 1995. Root architecture and plant productivity. *Plant Physiol* 109: 7–13.
- Lynch JP. 2013. Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Ann Bot* 112: 347–57.
- Lynch, J. P. (2007). Turner review no. 14. Roots of the second green revolution. *Aust. J. Bot.* 55, 493–512. doi:10.1071/BT06118.
- Lynch, J. P. (2011). Root Phenotypes for Enhanced Soil Exploration and Phosphorus Acquisition: Tools for Future Crops. *PLANT Physiol.* 156, 1041–1049. doi:10.1104/pp.111.175414.
- Lynch, J. P. (2013). Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Ann. Bot.* 112, 347–57. doi:10.1093/aob/mcs293.
- Lynch, J. P. (2015). Root phenotypes that reduce the metabolic costs of soil exploration: opportunities for 21st century agriculture. *Plant. Cell Environ.* 38, 1775–1784. doi:10.1111/pce.12451.
- Lynch, J. P., Chimungu, J. G., and Brown, K. M. (2014). Root anatomical phenotypes associated with water acquisition from drying soil: targets for crop improvement. *J. Exp. Bot.* 65, 6155–66. doi:10.1093/jxb/eru162.
- Lynch, J. P., Nielsen, K. L., Davis, R. D., and Jabllokow, A. G. (1997). SimRoot: Modelling and visualization of root systems. *Plant Soil* 188, 139–151. doi:10.1023/A:1004276724310.

- Ma Z, Walk T, Marcus A, and Lynch J. 2001. Morphological synergism in root hair length, density, initiation and geometry for phosphorus acquisition in *Arabidopsis thaliana*: a modeling approach. *Plant Soil* 236: 221–35.
- Mace ES, Singh V, Van Oosterom EJ, Hammer GL, Hunt CH, Jordan DR. 2012. QTL for nodal root angle in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) co-locate with QTL for traits associated with drought adaptation. *Theor Appl Genet* 124: 97-109.
- MacMillan, K., Emrich, K., Piepho, H.-P., Mullins, C. E., and Price, A. H. (2006). Assessing the importance of genotype \times environment interaction for root traits in rice using a mapping population II: conventional QTL analysis. *Theor. Appl. Genet.* 113, 953–964. doi:10.1007/s00122-006-0357-4.
- Maeght J, Rewald B, and Pierret A. 2013. How to study deep roots—and why it matters. *Front Plant Sci* 4: 299.
- Mairhofer S and Zappala S. 2013. Recovering complete plant root system architectures from soil via X-ray μ -Computed Tomography. *Plant Methods* 9: 8.
- Mairhofer S, Zappala S, and Tracy S. 2012. RooTrak: automated recovery of three-dimensional plant root architecture in soil from X-ray microcomputed tomography images using visual tracking. *Plant Physiol* 158: 561–9.
- Maiti, R. K., and Bidinger, F. R. (1981). Growth and Development of the Pearl Millet Plant. Research Bulletin no. 6. Available at: <http://oar.icrisat.org/1073/> [Accessed March 21, 2017].
- Mano Y, and Omori F. 2009. High-density linkage map around the root aerenchyma locus Qaer1.06 in the backcross populations of maize Mi29 \times teosinte “*Zea nicaraguensis*.” *Breed Sci* 59: 427–433.
- Mano, Y., and Omori, F. (2009). High-density linkage map around the root aerenchyma locus Qaer1.06 in the backcross populations of maize Mi29 \times teosinte “*Zea nicaraguensis*.” *Breed. Sci.* 59, 427–433. doi:10.1270/jsbbs.59.427.
- Manschadi AM, Christopher JT, Peter deVoil P, Hammer GL. 2006. The role of root architectural traits in adaptation of wheat to water-limited environments. *Func Plant Bio* 33: 823-837.
- Martre, P., North, G. B., and Nobel, P. S. (2001). Hydraulic conductance and mercury-sensitive water transport for roots of *Opuntia acanthocarpa* in relation to soil drying and rewetting. *Plant Physiol.* 126, 352–62. doi:10.1104/PP.126.1.352.
- Mathieu L and Lobet G. 2015. “Rhizoponics”: a novel hydroponic rhizotron for root system analyses on mature *Arabidopsis thaliana* plants. *Plant Methods* 11: 3.
- McKinney, W. (2010). Data Structures for Statistical Computing in Python. 51–56. Available at: <http://conference.scipy.org/proceedings/scipy2010/mckinney.html> [Accessed July 4, 2017].
- Metzner R, Eggert A, Dusschoten D van, et al. 2015. Direct comparison of MRI and X-ray CT technologies for 3D imaging of root systems in soil: potential and challenges for root trait quantification. *Plant Methods* 11: 17.

- Meunier, F., Couvreur, V., Draye, X., Vanderborght, J., and Javaux, M. (2017). Towards quantitative root hydraulic phenotyping: novel mathematical functions to calculate plant-scale hydraulic parameters from root system functional and structural traits. *J. Math. Biol.* doi:10.1007/s00285-017-1111-z.
- Molz F. 1981. Models of water transport in the soil/plant system: A review. *Water Resour Res* 17: 1245–60.
- Mooney SJ, Pridmore TP, Helliwell J, and Bennett MJ. 2011. Developing X-ray Computed Tomography to non-invasively image 3-D root systems architecture in soil. *Plant Soil* 352: 1–22.
- Moradi AB, Carminati A, Vetterlein D, et al. 2011. Three-dimensional visualization and quantification of water content in the rhizosphere. *New Phytol* 192: 653–63.
- Neufeld HS, Durall DM, Rich PM, and Tingey DT. 1989. A rootbox for quantitative observations on intact entire root systems. *Plant Soil* 117: 295–8.
- Neufeld, H. S., Durall, D. M., Rich, P. M., and Tingey, D. T. (1989). A rootbox for quantitative observations on intact entire root systems. *Plant Soil* 117, 295–298. doi:10.1007/BF02220725.
- Nielsen K and Lynch J. 1994. Carbon cost of root systems: an architectural approach. *Plant Soil* 165: 161–9.
- Nimah, M. N., and Hanks, R. J. (1973). Model for Estimating Soil Water, Plant, and Atmospheric Interrelations: I. Description and Sensitivity. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 37, 522. doi:10.2136/sssaj1973.03615995003700040018x.
- Noordwijk M van and Mulia R. 2002. Functional branch analysis as tool for fractal scaling above-and belowground trees for their additive and non-additive properties. *Ecol Modell* 149: 41–51.
- Oliphant, T. E. (2007). Python for Scientific Computing. *Comput. Sci. Eng.* 9, 10–20. doi:10.1109/MCSE.2007.58.
- Ong Y, Streit K, Henke M & Kurth W. 2014. An approach to multiscale modelling with graph grammars. *Ann Bot*, 114(4), 813-827.
- Orman-Ligeza B, Civava R, Dorlodot S de, and Draye X. 2014. Root engineering (A Morte and A Varma, Eds). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Oumar, I., Mariac, C., Pham, J. L., and Vigouroux, Y. (2008). Phylogeny and origin of pearl millet (*Pennisetum glaucum* [L.] R. Br) as revealed by microsatellite loci. *Theor. Appl. Genet.* 117, 489–497. doi:10.1007/s00122-008-0793-4.
- Ozier-Lafontaine H, Lecompte F, and Sillon JF. 1999. Fractal analysis of the root architecture of *Gliricidia sepium* for the spatial prediction of root branching, size and mass: model development and evaluation in agroforestry. *Plant Soil* 209: 167–79.
- Paez-Garcia A, Motes C, Scheible W-R, et al. 2015. Root traits and phenotyping strategies for plant improvement. *Plants* 4: 334–55.

Page E and Gerwitz A. 1974. Mathematical models, based on diffusion equations, to describe root systems of isolated plants, row crops, and swards. *Plant Soil* 41: 243–54.

Pagès L, Jordan MO, and Picard D. 1989. A simulation model of the three-dimensional architecture of the maize root system. *Plant Soil* 119: 147–54.

Pages L. 2002. Modelling root system architecture. In: *Plant roots: the hidden half*. 3rd edn. Marcel Dekker, New York.

Pagès, L., Vercambre, G., and Drouet, J. (2004). Root Typ: a generic model to depict and analyse the root system architecture. *Plant Soil*. Available at: <http://link.springer.com/article/10.1023/B:PLSO.0000016540.47134.03> [Accessed April 28, 2016].

Palta, J., Chen, X., and Milroy, S. (2011). Large root systems: are they useful in adapting wheat to dry environments? *Funct. Plant Biol.* 38, 347–354. Available at: <http://www.publish.csiro.au/?paper=FP11031> [Accessed May 15, 2016].

Passot, S., Gnacko, F., Moukouanga, D., Lucas, M., Guyomarc'h, S., Ortega, B. M., et al. (2016). Characterization of Pearl Millet Root Architecture and Anatomy Reveals Three Types of Lateral Roots. *Front. Plant Sci.* 7, 829. doi:10.3389/fpls.2016.00829.

Péret B, Li G, Zhao J, Band LR, Voß U, Postaire O, Luu DT, Da Ines O, Casimiro I, Lucas M, Wells DM, Lazzerini L, Nacry P, King JR, Jensen OE, Schäffner AR, Maurel C, Bennett MJ. 2012. Auxin regulates aquaporin function to facilitate lateral root emergence. *Nat Cell Biol.* 14:991-8.

Péret B, Middleton AM, French AP, Larrieu A, Bishopp A, Njo M, et al. 2013. Sequential induction of auxin efflux and influx carriers regulates lateral root emergence. *Mol. Syst. Biol.* 9:699.

Perez, F., and Granger, B. E. (2007). IPython: A System for Interactive Scientific Computing. *Comput. Sci. Eng.* 9, 21–29. doi:10.1109/MCSE.2007.53.

Perret JS, Al-Belushi ME, and Deadman M. 2007. Non-destructive visualization and quantification of roots using computed tomography. *Soil Biol Biochem* 39: 391–9.

Pierret, A., Doussan, C., Capowiez, Y., Bastardie, F., and Pagès, L. (2007). Root Functional Architecture: A Framework for Modeling the Interplay between Roots and Soil. *Vadose Zo. J.* 6, 269. doi:10.2136/vzj2006.0067.

Pohlmeier A, Oros-Peusquens A, Javaux M, et al. 2008. Changes in soil water content resulting from root uptake monitored by magnetic resonance imaging. *Vadose Zo J* 7: 1010.

Postma J and Lynch J. 2010. Theoretical evidence for the functional benefit of root cortical aerenchyma in soils with low phosphorus availability. *Ann Bot* 107: 829-841

Postma, J., and Lynch, J. (2011). Root cortical aerenchyma enhances the growth of maize on soils with suboptimal availability of nitrogen, phosphorus, and potassium. *Plant Physiol.* 56, 1190–1201. Available at: <https://www.plantphysiol.org/content/156/3/1190.full> [Accessed May 12, 2016].

- Pound, M. P., French, A. P., Atkinson, J. A., Wells, D. M., Bennett, M. J., and Pridmore, T. (2013). RootNav: navigating images of complex root architectures. *Plant Physiol.* 162, 1802–14. doi:10.1104/pp.113.221531.
- Pradal C, Artzet S, Chopard J, et al. 2017. InfraPhenoGrid: A scientific workflow infrastructure for plant phenomics on the grid. *Future Gener Comput Syst.* 67: 341-353
- Pradal C, Dufour-Kowalski S, Boudon F, et al. 2008. OpenAlea: a visual programming and component-based software platform for plant modeling. *Funct Plant Biol* 35: 751–60.
- Pradal C, Fournier C, Valduriez P and Cohen-Boulakia S. 2015. OpenAlea: scientific workflows combining data analysis and simulation. In *ACM SSDBM '15*. doi:10.1145/2791347.2791365
- Pradal, C., Artzet, S., Chopard, J., Dupuis, D., Fournier, C., Mielewczik, M., et al. (2017). InfraPhenoGrid: A scientific workflow infrastructure for plant phenomics on the Grid. *Futur. Gener. Comput. Syst.* 67, 341–353. doi:10.1016/j.future.2016.06.002.
- Pradal, C., Barbeau, D., Cokelaer, T., and Moscardi, E. (2010). VisuAlea, Towards a Scientific Modelling Environment using Visual Programming. Available at: <https://hal.inria.fr/hal-00831794/> [Accessed March 21, 2017].
- Pradal, C., Boudon, F., Nouguié, C., Chopard, J., and Godin, C. (2009). PlantGL: A Python-based geometric library for 3D plant modelling at different scales. *Graph. Models* 71, 1–21. doi:10.1016/j.gmod.2008.10.001.
- Pradal, C., Dufour-Kowalski, S., Boudon, F., Fournier, C., and Godin, C. (2008a). OpenAlea: a visual programming and component-based software platform for plant modeling. *Funct. Plant Biol.* 35, 751–760. doi:10.1071/FP08084.
- Pradal, C., Fournier, C., Valduriez, P., and Cohen-Boulakia, S. (2015). OpenAlea. in *Proceedings of the 27th International Conference on Scientific and Statistical Database Management - SSDBM '15* (New York, New York, USA: ACM Press), 1–6. doi:10.1145/2791347.2791365.
- Price, A. H., Steele, K. A., Moore, B. J., and Jones, R. G. W. (2002). Upland rice grown in soil-filled chambers and exposed to contrasting water-deficit regimes: II. Mapping quantitative trait loci for root morphology and distribution. *F. Crop. Res.* 76, 25–43. doi:10.1016/S0378-4290(02)00010-2.
- Prusinkiewicz P and Karwowski R. 1999. L-studio/cpfg: A software system for modeling plants. In: *Applications of Graph*, Springer Berlin Heidelberg.
- Prusinkiewicz P and Lindenmayer A. 1990. *The Algorithmic Beauty of Plants*. Springer-Verlag New York, Inc. New York.
- Prusinkiewicz, P. (2004). Modeling plant growth and development. *Curr. Opin. Plant Biol.* 7, 79–83. Available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1369526603001389> [Accessed May 3, 2016].
- Rellán-Álvarez R, Lobet G, Lindner H, Pradier P L, Sebastian J, Yee M C et al. 2015. GLO-Roots: an imaging platform enabling multidimensional characterization of soil-grown root systems. *Elife* 4:e07597.

Richard C and Hickey L. 2015. High-throughput phenotyping of seminal root traits in wheat. *Plant Methods* 11: 1.

Richards RA, & Passioura JB. 1989. A breeding program to reduce the diameter of the major xylem vessel in the seminal roots of wheat and its effect on grain yield in rain-fed environments. *Crop Pasture Sci* 40: 943-950.

Room, P. M., Maillette, L., and Hanan, J. S. (1994). "Module and Metamer Dynamics and Virtual Plants," in (Elsevier Science & Technology), 105–157. doi:10.1016/S0065-2504(08)60214-7.

Room, P., and Hanan, J. (1996). Virtual plants: new perspectives for ecologists, pathologists and agricultural scientists. *Trends Plant Sci*. Available at: <https://scholar.google.com/scholar?q=Room%252C+P.%252C+Hanan%252C+J.+and+Prusinkiewicz%252C+P.+%25281996%2529+%25E2%2580%2598Virtual+plants%253A+new+perspectives+for+ecologists%252C+pathologists+and+agricultural+scientists%25E2%2580%2599%252C+Trends+in+Pl> [Accessed March 21, 2017].

Roose T, Fowler AC. 2004. A mathematical model for water and nutrient uptake by plant root systems. *J Theor Biol* 228: 173-184.

Roose T, Fowler AC. 2004. A model for water uptake by plant roots. *J Theor Biol* 228: 151-171.

Roose T, Keyes SD, Daly KR, et al. 2016. Challenges in imaging and predictive modeling of rhizosphere processes. *Plant Soil* 407: 9.

Sayar, R., Khemira, H., and Kharrat, M. (2007). Inheritance of deeper root length and grain yield in half-diallel durum wheat (*Triticum durum*) crosses. *Ann. Appl. Biol.* 151, 213–220. doi:10.1111/j.1744-7348.2007.00168.x.

Schmidhuber J and Tubiello FN. 2007. Global food security under climate change. *Proc Natl Acad Sci USA* 104: 19703–19708.

Schneider CL, Attinger S, Delfs JO, and Hildebrandt A. 2010. Implementing small scale processes at the soil-plant interface – the role of root architectures for calculating root water uptake profiles. *Hydrol Earth Syst Sci* 14: 279–89.

Schnepf A, Leitner D, and Klepsch S. 2011. Modelling phosphorus dynamics in the soil–plant system. In: *Phosphorus in Action*. *Soil Biology* 26: 113-133

Schnepf A, Leitner D, and Klepsch S. 2012. Modeling phosphorus uptake by a growing and exuding root system. *Vadose Zo J* 11.

Seabold, S., and Perktold, J. (2010). Statsmodels: Econometric and statistical modeling with python. in *Proceedings of the 9th Python in Science*, 61. Available at: https://www.researchgate.net/profile/Josef_Perktold/publication/264891066_Statsmodels_Econometric_and_Statistical_Modeling_with_Python/links/5667ca9308ae34c89a0261a8/Statsmodels-Econometric-and-Statistical-Modeling-with-Python.pdf [Accessed June 25, 2017].

Sharma, S., Xu, S., Ehdaie, B., Hoops, A., Close, T. J., Lukaszewski, A. J., et al. (2011). Dissection of QTL effects for root traits using a chromosome arm-specific mapping

population in bread wheat. *Theor. Appl. Genet.* 122, 759–69. doi:10.1007/s00122-010-1484-5.

Shen, L., Courtois, B., McNally, K. L., Robin, S., and Li, Z. (2001). Evaluation of near-isogenic lines of rice introgressed with QTLs for root depth through marker-aided selection. *TAG Theor. Appl. Genet.* 103, 75–83. doi:10.1007/s001220100538.

Sievänen, R., Godin, C., DeJong, T. M., and Nikinmaa, E. (2014). Functional-structural plant models: a growing paradigm for plant studies. *Ann. Bot.* 114, 599–603. doi:10.1093/aob/mcu175.

Singh V, van Oosterom EJ, Jordan DR, Hammer GL. 2012. Genetic control of nodal root angle in sorghum and its implications on water extraction *Europ. J. Agronomy* 42: 3–10.

Singh V, van Oosterom EJ, Jordan DR, Messina CD, Cooper M, Hammer GL. 2010. Morphological and architectural development of root systems in sorghum and maize. *Plant Soil* 333: 287-299.

Somma F, Clausnitzer V, and Hopmans J. 1998. Transient three-dimensional modeling of soil water and solute transport with simultaneous root growth, root water and nutrient uptake. *Plant Soil* 202: 281.

Sperry JS, Love DM. 2015. What plant hydraulics can tell us about plant responses to climate-change droughts. *New Phytol* 207: 14-17.

Sperry JS, Stiller V, Hacke UG. 2002. Soil water uptake and water transport through root systems. In: *Plant Roots: The Hidden Half* (eds. Y. Waisel, A. Eshel, U. Kafkafi), 3rd ed. Marcel Dekker, New York, NY, pp. 663-681.

Sperry JS, Wang Y, Wolfe BT, Mackay DS, Anderegg WR, McDowell NG, Pockman WT. 2016. Pragmatic hydraulic theory predicts stomatal responses to climatic water deficits. *New Phytol.* 212:577-589.

Sperry JS. 2011. Hydraulics of vascular water transport. In: Wojtaszek P ed., *Signalling and communication in plants: mechanical integration of plant cells and plants* 303-327. Springer, Berlin.

Spindel J, Begum H, Akdemir D, Virk P, Collard B, Redoña E, Atlin G, Jannink JL and McCouch SR. 2015. Genomic Selection and Association Mapping in Rice (*Oryza sativa*): Effect of Trait Genetic Architecture, Training Population Composition, Marker Number and Statistical Model on Accuracy of Rice Genomic Selection in Elite, Tropical Rice Breeding Lines. *PLoS Genet.* 11: e1004982.

St.Clair, S. B., and Lynch, J. P. (2010). The opening of Pandora's Box: climate change impacts on soil fertility and crop nutrition in developing countries. *Plant Soil* 335, 101–115. doi:10.1007/s11104-010-0328-z.

Steele, K. A., Virk, D. S., Kumar, R., Prasad, S. C., and Witcombe, J. R. (2007). Field evaluation of upland rice lines selected for QTLs controlling root traits. *F. Crop. Res.* 101, 180–186. doi:10.1016/j.fcr.2006.11.002.

Steudle E, & Peterson CA. 1998. How does water get through roots? *J Exp Bot* 49: 775-788

- Steudle, E. (2000a). Water uptake by plant roots: an integration of views. *Plant Soil* 226, 45–56. doi:10.1023/A:1026439226716.
- Steudle, E. (2000b). Water uptake by roots: effects of water deficit. *J. Exp. Bot.* 51, 1531–1542. doi:10.1093/jexbot/51.350.1531.
- Stingaciu L, Schulz H, Pohlmeier A, et al. 2013. In situ root system architecture extraction from magnetic resonance imaging for water uptake modeling. *Vadose Zo J* 12.
- Strayer DL, Power ME, Fagan WF, et al. 2003. A classification of ecological boundaries. *Bioscience* 53: 723.
- Sultan, B., Roudier, P., Quirion, P., Alhassane, A., Muller, B., Dingkuhn, M., et al. (2013). Assessing climate change impacts on sorghum and millet yields in the Sudanian and Sahelian savannas of West Africa. *Environ. Res. Lett.* 8, 14040. doi:10.1088/1748-9326/8/1/014040.
- Tardieu F. 2012. Any trait or trait-related allele can confer drought tolerance: just design the right drought scenario. *J Exp Bot* 63:25–31.
- Tardieu, F. (2010). Why work and discuss the basic principles of plant modelling 50 years after the first plant models? *J. Exp. Bot.* 61, 2039–2041. doi:10.1093/jxb/erq135.
- Tournaire-Roux, C., Sutka, M., Javot, H., Gout, E., Gerbeau, P., Luu, D.-T., et al. (2003). Cytosolic pH regulates root water transport during anoxic stress through gating of aquaporins. *Nature* 425, 393–397. doi:10.1038/nature01853.
- Trachsel S, Kaeppeler S, Brown K, and Lynch J. 2011. Shovelomics: high throughput phenotyping of maize (*Zea mays* L.) root architecture in the field. *Plant Soil* 341: 75–87.
- Tron S, Bodner G, Laio F, Ridolfi L, Leitner D. 2015. Can diversity in root architecture explain plant water use efficiency? A Modeling study. *Ecol Model* 312: 200–210
- Tuberosa, R., Salvi, S., Sanguineti, M. C., Landi, P., Maccaferri, M., and Conti, S. (2002a). Mapping QTLs regulating morpho-physiological traits and yield: Case studies, shortcomings and perspectives in drought-stressed maize. *Ann. Bot.* 89, 941–963. doi:10.1093/aob/mcf134.
- Tuberosa, R., Sanguineti, M. C., Landi, P., Michela Giuliani, M., Salvi, S., and Conti, S. (2002b). Identification of QTLs for root characteristics in maize grown in hydroponics and analysis of their overlap with QTLs for grain yield in the field at two water regimes. *Plant Mol. Biol.* 48, 697–712. doi:10.1023/A:1014897607670.
- Uga, Y., Okuno, K., and Yano, M. (2008). QTLs underlying natural variation in stele and xylem structures of rice root. *Breed. Sci.* 58, 7–14. doi:10.1270/jsbbs.58.7.
- Vadez V, Kholova J, Medina S, Aparna K, Anderberg H. 2014. Transpiration efficiency: new insights into an old story. *J Exp Bot* 65: 6141-6153
- Vadez V, Krishnamurthy L, Hash CT, Upadhyaya HD, Borrell AK. 2011. Yield, transpiration efficiency, and water use variations and their relationships in the sorghum reference collection. *Crop Pasture Sci* 62: 1-11.
- Vadez V, Soltani A, Krishnamurthy L, Sinclair TR. 2012. Modelling possible benefit of root related traits to enhance terminal drought adaption of chickpea. *Field Crops Res* 137:108-115

- Vadez V. 2014. Root hydraulics: the forgotten side of root in drought adaptation. *Field Crops Res* 165: 15-24.
- Vadez, V., Hash, T., Bidinger, F. R., and Kholova, J. (2012). II.1.5 Phenotyping pearl millet for adaptation to drought. *Front. Physiol.* 3, 386. doi:10.3389/fphys.2012.00386.
- van den Honert, T. H. (1948). Water transport in plants as a catenary process. *Discuss. Faraday Soc.* 3, 146. doi:10.1039/df9480300146.
- van der Walt, S., Colbert, S. C., and Varoquaux, G. (2011). The NumPy Array: A Structure for Efficient Numerical Computation. *Comput. Sci. Eng.* 13, 22–30. doi:10.1109/MCSE.2011.37.
- Varshney RK, Thudi M, Nayak SN, et al. 2014. Genetic dissection of drought tolerance in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Theor Appl Genet* 127: 445-462.
- Vos J, Marcelis LFM, and Evers JB. 2007. Functional-Structural plant modelling in crop production: adding a dimension. *Frontis* 22: 1–12.
- Vos, J., Evers, J. B., Buck-Sorlin, G. H., Andrieu, B., Chelle, M., and De Visser, P. H. B. (2010). Functional-structural plant modelling: A new versatile tool in crop science. *J. Exp. Bot.* 61, 2101–2115. doi:10.1093/jxb/erp345.
- Walk, T., Jaramillo, R., and Lynch, J. (2006). Architectural tradeoffs between adventitious and basal roots for phosphorus acquisition. *Plant Soil* 279. Available at: <http://link.springer.com/article/10.1007/s11104-005-0389-6> [Accessed May 12, 2016].
- Wasson AP, Richards RA, Chatrath R, Misra SC, Prasad SV, Rebetzke GJ, Kirkegaard JA, Christopher J, Watt M. 2012. Traits and selection strategies to improve root systems and water uptake in water-limited wheat crops. *J Exp Bot* 63:3485–3498
- Xu L, Henke M, Zhu J, et al. 2011. A functional-structural model of rice linking quantitative genetic information with morphological development and physiological processes. *Ann Bot* 107: 817–28.
- York, L. M., Silberbush, M., and Lynch, J. P. (2016). Spatiotemporal variation of nitrate uptake kinetics within the maize (*Zea mays* L.) root system is associated with greater nitrate uptake and interactions with architectural phenes. *J. Exp. Bot.* 67, 3763–3775. doi:10.1093/jxb/erw133.
- Zarebanadkouki M, Kim Y, Jijh L, and Hyg B. 2012. Quantification and modeling of local root water uptake using neutron radiography and deuterated water. *Vadose Zo J* 11.
- Zarebanadkouki, M., Kim, Y. X., and Carminati, A. (2013). Where do roots take up water? Neutron radiography of water flow into the roots of transpiring plants growing in soil. *New Phytol.* 199, 1034–44. doi:10.1111/nph.12330.
- Zarebanadkouki, M., Kim, Y., Jijh, L., and HYG, B. (2012). Quantification and modeling of local root water uptake using neutron radiography and deuterated water. *Vadose Zo. J.* 11. Available at: <https://dl.sciencesocieties.org/publications/vzj/abstracts/11/3/vzj2011.0196> [Accessed May 14, 2016].

Zarebanadkouki, M., Kroener, E., Kaestner, A., and Carminati, A. (2014). Visualization of root water uptake: Quantification of deuterated water transport in roots using neutron radiography and numerical modeling. *Plant Physiol.* 166, 487–499. Available at: <https://www.plantphysiol.org/content/166/2/487.full> [Accessed May 17, 2016].

Zarebanadkouki, M., Meunier, F., Couvreur, V., Cesar, J., Javaux, M., and Carminati, A. (2016). Estimation of the hydraulic conductivities of lupine roots by inverse modelling of high-resolution measurements of root water uptake. *Ann. Bot.* 118, 853–864. doi:10.1093/aob/mcw154.

Zhan, A., Schneider, H., and Lynch, J. P. (2015). Reduced Lateral Root Branching Density Improves Drought Tolerance in Maize. *Plant Physiol.* 168. doi:10.1104/pp.15.00187.

Zhao, C. X., Deng, X. P., Shan, L., Steudle, E., Zhang, S. Q., and Ye, Q. (2005). Changes in root hydraulic conductivity during wheat evolution. *J. Integr. Plant Biol.* 47, 302–310. doi:10.1111/j.1744-7909.2005.00043.x.

Zheng, H. G., Babu, R. C., Pathan, M. S., Ali, L., Huang, N., Courtois, B., et al. (2000). Quantitative trait loci for root-penetration ability and root thickness in rice: comparison of genetic backgrounds. *Genome* 43, 53–61. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10701113> [Accessed November 22, 2016].

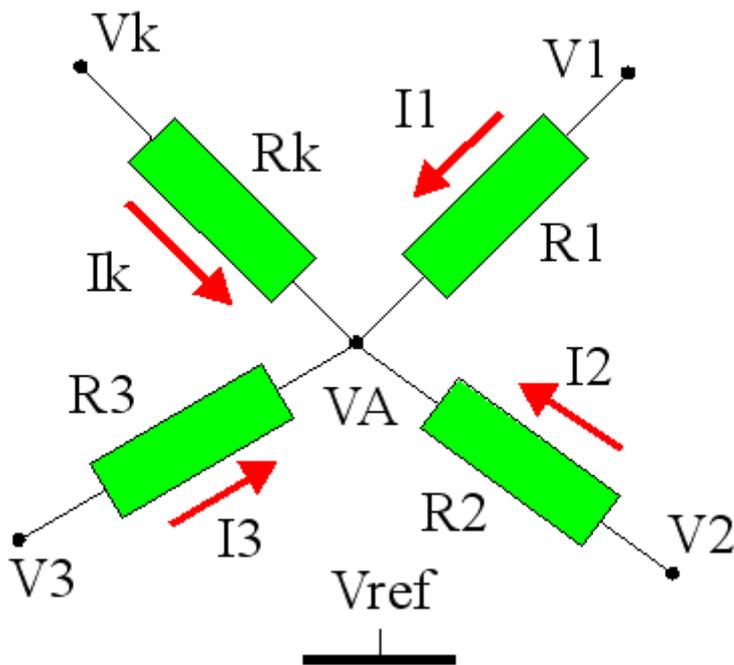
Zhu, J., Brown, K. M., and Lynch, J. P. (2010). Root cortical aerenchyma improves the drought tolerance of maize (*Zea mays* L.). *Plant. Cell Environ.* 33, 740–749. doi:10.1111/j.1365-3040.2009.02099.x.

Zimmermann MH. 1978. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. *Can J Bot* 56:2286–2295

Annexes

Annexe 1 : Théorème de Millman

Nous avons utilisé ce théorème pour calculer le potentiel hydrique en tout sommet du graphe.



On considère un nœud A auquel aboutissent k branches ; les potentiels V_i des extrémités des branches sont tous définis par rapport à un **même potentiel de référence** V_{ref} ;

R_i est la résistance de la branche i et G_i sa conductance.

La loi des nœuds s'écrit :

$$\sum_{i=1}^k I_i = I_1 + I_2 + \dots + I_k = 0$$

$$\frac{V_1 - V_A}{R_1} + \frac{V_2 - V_A}{R_2} + \dots + \frac{V_k - V_A}{R_k} = 0$$

$$(V_1 - V_A) \cdot G_1 + (V_2 - V_A) \cdot G_2 + \dots + (V_k - V_A) \cdot G_k = 0$$

$$V_A \cdot \sum G_i = \sum V_i \cdot G_i$$

Le potentiel du point A par rapport à celui de la référence commune est donc :

$$V_A = \frac{\sum_i V_i \cdot G_i}{\sum_i G_i}$$

Annexe 2 : Module architecture (architecture.py) pour simuler une architecture racinaire à partir de paramètres de croissance mesurés et de lois développementales estimées

La fonction principale *millet_mtg* prend en entrée des paramètres et des lois exprimées sous forme de fonctions et retourne un graphe arborescent de type MTG

```
DEBUG = False

import numpy as np
from openalea.mtg import *
from openalea.mtg import MTG, fat_mtg
from openalea.mtg import algo
from openalea.mtg.algo import orders, axis
from openalea.mtg.traversal import pre_order2_with_filter, post_order2
import random
from hydroroot import radius

import math

# CPL: not used
# import numpy as np

def root_base(g):
    return g.component_roots_iter(g.root).next()

def add_branching_linear_axis(g, parent_id, nb_segments, **kwargs):
    vertices = []
    vid = g.add_child(parent_id, edge_type='+', **kwargs)
    vertices.append(vid)
    for i in range(nb_segments - 1):
        vid = g.add_child(vid, edge_type='<', **kwargs)
        vertices.append(vid)
    return vertices
```

```

def millet_mtg(
    g=None,
    vid=None,
    seed=None,
    # seminal
    nb_vertices=350,
    branching_variability=0.2,
    branching_delay=0.2,
    LR_length_law=None,
    nude_tip_length=0,
    order_max=2,
    branching_stability=0.8,
    # crown
    nb_crown=2,
    crown_length= 50,
    **kwargs):
    """ Generate a Millet architecture.

    This parametric function generates a millet RSA.
    The set of parameters defines seminal and crown roots.

    The MTG will contain two type of roots :
        - Seminal
        - Crown

    Parameters
    =====

        - g : MTG (None)
            The initial RSA
        - vid (int)
            vertex that will hold the generated sub-tree

    Returns
    =====

        - g : MTG

    Examples
    =====

    ..:: g = millet_mtg()

    nude_tip_length = (nb_vertices*15) / 75 # for a root 75cm-root we computed a
    #15cm nude tip length, so for a given root length we infer the corresponding
    #length of apical zone
    segment_length = 1e-4
    anchors = [] # list of Future branching points
    branching_positions = [] # list of distances to the apex of branching points
    collet_ids=[]

    if g is None:
        g = MTG()

    if vid is None :
        vid = g.add_component(g.root, label='collet', order = 0)
        collet_ids.append(vid)

```

```

for i in range(nb_crown):
    vid= g.add_child(vid,label='collet',edge_type='<')
    collet_ids.append(vid)

def add_CR(nbre,length):
    label = 'Crown'

    for i in range(nbre):
        add_branching_linear_axis(g, collet_ids[i] , length, label=label)

#if LR_length_law is None :
#def LR_length_law(x):
#    #return 10*np.random.geometric(0.77) # We use a geometric law to
simulate LR length

def delayed_markov(timer):
    """ markov chain with a delay between ramification """
    if (timer <= 0) :
        return (1,branching_delay)
    else :
        timer -= 1
        return 0,timer

def create_randomized_delayed_axis(nid, n, anchors=anchors, **kwds):
    """ create an axis of length n using the delayed markov
    and randomized the id of the branching points in anchors
    around the theoretical branching positions

    :Parameters:
        - nid: root node for the axis
        - n : number of vertices for this axis
        - anchors: future ramification points on this axis
    """
    n = int(n)
    axis = []
    shuffled_axis = []
    branch, time = delayed_markov(0)

    for i in range(n-1):
        branch, time = delayed_markov(time)
        if (n-i) > (nude_tip_length): # we initialize the unbranched zone
#to zero
            axis.append((branch, n-i)) #n-i: distance to the tip
            shuffled_axis.append((branch,n-i))
        else:
            axis.append((0,0))
            shuffled_axis.append((0,0))

    for i in range(n-1):
        # shift (1-branching_stability) branching points
        # at max (1-branching_stability)*branching delay away from
        # theoretical branching position
        if (axis[i][0] == 1): # read 'axis' only to avoid treating the
same branching point after each shift
            if 1 : #random.random() < branching_variability :

```

```

        var = int(round(branching_variability*branching_delay))
        shift = random.randint(-var,var)
        # shift occurs only if the target is not branched already
#or outside the axis
        if ((i+shift)>0) and ((i+shift)<n-1) and
(shuffled_axis[i+shift][0]==0) : #the final position before the shift should not
#be branched
            b, p = shuffled_axis[i] # we recover the mean
#branching point of branching point
            shuffled_axis[i] = (0, p) #the branching point becomes
#an unbranched point
            shuffled_axis[i+shift] = (1, p) # the new branching
#point after shift

    for ramif, position in shuffled_axis:
        # nid = g.add_child(nid, edge_type='<', **kwds)
        # nid_position_index = position
        # if ramif :
        #     anchors.append(nid)
        #     branching_positions.append(nid_position_index)
        order = algo.order(g,nid._vid)
        nid = nid.add_child(order=order, edge_type='<',**kwds)
        nid.position_index = position
        if ramif :
            anchors.append(nid)
            #branching_positions.append(nid._vid)
        #print branching_positions

    if DEBUG:
        print 'Begining MTG building'

    # Create the first axis
    create_randomized_delayed_axis(g.node(collet_ids[-1]), nb_vertices,
label='Seminal')

    #Be sure that below a root length of 15cm, there is no branching
    if nb_vertices <= nude_tip_length:
        pass
    else:

        while anchors: # while they are branching point left
            nid = anchors.pop(0)
            position_index = g.property('position_index')
            pos_index = nid.position_index # distance to the tip
            nid_order = algo.order(g,nid._vid)
            if nid_order < order_max: # check if maximal branching order was
reached

                # if there is a length law, use it to compute lateral root length
at this position
                if LR_length_law:
                    lateral_length = LR_length_law(pos_index)

                else: # standard lateral root length - can't be longer than the

```

```

bearing axis remaining branching length (remaining length - nude tip length)
        # n =
len(list(algo.descendants(g,nid._vid,RestrictedTo='SameAxis')))
        # #n = random.randint(1, max(n-nude_tip_length,1))
        # n = max(n-nude_tip_length,1)
        lateral_length = int(50*np.random.geometric(0.77))

        # create axis of appropriate length
        if lateral_length > 0:
            # branching_variability also apply to the length of LR
            lateral_length = int(lateral_length)
            # var = int(lateral_length*branching_variability)
            # lateral_length = random.randint(max(1,lateral_length-
#var), lateral_length+var)
            # Create the first node of the branching point and the
#corresponding axis
            cid = nid.add_child(order=nid_order+1, edge_type='+',
label= g.label(nid._vid))
            create_randomized_delayed_axis(cid,lateral_length,
label=g.label(cid._vid))
            #for i in range(lateral_length):
            #cid= g.add_child(cid,edge_type='<')

        #print branching_positions
        #p_b = [position[i] for i in branching_positions]
        #t=zip(branching_positions,p_b)
        #print t
        if DEBUG:
            print 'entering addition of crown root to the MTG'
            add_CR(nb_crown,crown_length)

        if DEBUG:
            print 'ending crown roots addition to the MTG'

        if DEBUG:
            print 'ending MTG building'

        g = fat_mtg(g)

        # Compute Order on each vertex
        _orders = orders(g, scale=g.max_scale())
        g.properties()['order'] = _orders

        return g

```

Annexe 3 : Module analyse (analysis.py)

Dans ce module, nous avons la fonction *convert_from_csv_to_dataframe* qui permet de convertir des données contenues dans un fichier csv en *data frame*, une structure de données plus simple à manipuler avec des méthodes très intéressantes.

La fonction *fit_with_best_distribution* permet de trouver la meilleure loi mathématique s'ajustant au mieux à la distribution de n'importe quel type de données.

Les fonctions prennent en entrée des fichiers csv et retournent des fonctions.

```
import warnings
import numpy as np
import pandas as pd
import scipy.stats as st
import statsmodels as sm
import matplotlib
import matplotlib.pyplot as plt
from mpltools import style

matplotlib.rcParams['figure.figsize'] = (14.0, 8.0)
style.use('ggplot')

def convert_from_csv_to_dataframe(filename,sep=';'):

    """Read CSV data and convert it to pandas DataFrame"""

    data = pd.io.parsers.read_csv(filename, sep=sep,
header='infer',engine='python')

    return data

def groupby_data(dataframe,variable_name):

    """Group data together according a given variable"""

    regrouped_data = dataframe.groupby(variable_name)

    regrouped_data = [i[1] for i in regrouped_data]

    return regrouped_data

# Create models from data
def best_fit_distribution(data, bins=200, range_bins=None, ax=None):

    # Get histogram of original data
    y, x = np.histogram(data, bins=bins, range=range_bins, normed=True)
    x = (x + np.roll(x, -1))[:-1] / 2.0

    # Distributions to check
    DISTRIBUTIONS = [

st.alpha,st.anglit,st.arcsine,st.beta,st.betaprime,st.bradford,st.burr,st.cauchy,s
t.chi,st.chi2,st.cosine,

st.dgamma,st.dweibull,st.erlang,st.expon,st.exponweib,st.exponpow,st.f,st.fatigue1
ife,st.fisk,

st.foldcauchy,st.foldnorm,st.frechet_r,st.frechet_l,st.genlogistic,st.genpareto,st
.genexpon,

st.genextreme,st.gausshyper,st.gamma,st.gengamma,st.genhalflogistic,st.gilbrat,st.
gompertz,st.gumbel_r,
```

```

st.gumbel_l,st.halfcauchy,st.halflogistic,st.halfnorm,st.hypsecant,st.invgamma,st.
invgauss,

st.invweibull,st.johnsonsb,st.johnsonsu,st.ksone,st.kstwobign,st.laplace,st.levy,s
t.levy_l,st.levy_stable,

st.logistic,st.loggamma,st.loglaplace,st.lognorm,st.lomax,st.maxwell,st.mielke,st.
nakagami,st.ncx2,st.ncf,

st.nct,st.norm,st.pareto,st.pearson3,st.powerlaw,st.powerlognorm,st.powernorm,st.r
dist,st.reciprocal,

st.rayleigh,st.rice,st.recipinvgauss,st.semicircular,st.t,st.triang,st.truncexpon,
st.truncnorm,st.tukeylambda,

st.uniform,st.vonmises,st.wald,st.weibull_min,st.weibull_max,st.wrapcauchy
]

```

```

# Best holders

```

```

best_distribution = st.norm
best_params = (0.0, 1.0)
best_sse = np.inf

```

```

# Estimate distribution parameters from data
for distribution in DISTRIBUTIONS:

```

```

    # Try to fit the distribution

```

```

    try:

```

```

        # Ignore warnings from data that can't be fit

```

```

        with warnings.catch_warnings():
            warnings.filterwarnings('ignore')

```

```

        # fit dist to data

```

```

        params = distribution.fit(data)

```

```

        # Separate parts of parameters

```

```

        arg = params[:-2]
        loc = params[-2]
        scale = params[-1]

```

```

        # Calculate fitted PDF and error with fit in distribution

```

```

        pdf = distribution.pdf(x, loc=loc, scale=scale, *arg)
        sse = np.sum(np.power(y - pdf, 2.0))

```

```

        # if axis pass in add to plot

```

```

        try:

```

```

            if ax:
                pd.Series(pdf, x).plot(ax=ax)
            end

```

```

        except Exception:

```

```

            pass

```

```

        # identify if this distribution is better

```

```

        if best_sse > sse > 0:
            best_distribution = distribution
            best_params = params
            best_sse = sse

```

```

        except Exception:
            pass

    return (best_distribution.name, best_params)

def make_pdf(dist, params, size=10000):

    """Generate distributions's Propbability Distribution Function """

    # Separate parts of parameters
    arg = params[:-2]
    loc = params[-2]
    scale = params[-1]

    # Get sane start and end points of distribution
    start = dist.ppf(0.01, *arg, loc=loc, scale=scale) if arg else dist.ppf(0.01,
loc=loc, scale=scale)
    end = dist.ppf(0.99, *arg, loc=loc, scale=scale) if arg else dist.ppf(0.99,
loc=loc, scale=scale)

    # Build PDF and turn into pandas Series
    x = np.linspace(start, end, size)
    y = dist.pdf(x, loc=loc, scale=scale, *arg)
    pdf = pd.Series(y, x)

    return pdf

def fit_with_best_distribution(data, plot, title='CR angles distribution',
x_label='Crown root angles', y_label='Frequency', range_bins=None, ax=None):

    """Model data by finding best fit distribution to data"""

    # Find best fit distribution
    best_fit_name, best_fir_paramms = best_fit_distribution(data, 12, range_bins,
ax)
    best_dist = getattr(st, best_fit_name)

    # Make PDF
    pdf = make_pdf(best_dist, best_fir_paramms)

    if plot:
        # Display
        plt.figure(figsize=(10,6))
        ax = pdf.plot(lw=2, label='PDF', legend=True)
        data.plot(kind='hist', bins=10, normed=True, alpha=0.5, label='Data',
legend=True, ax=ax)

        param_names = (best_dist.shapes + ', loc, scale').split(', ') if
best_dist.shapes else ['loc', 'scale']
        param_str = ', '.join(['{}={:0.2f}'.format(k,v) for k,v in
zip(param_names, best_fir_paramms)])
        dist_str = '{}({})'.format(best_fit_name, param_str)

        ax.set_title(u''+title+'\n' + dist_str)
        ax.set_xlabel(u''+x_label)
        ax.set_ylabel(y_label)

```

```

    return best_dist,best_fir_paramms

def generate_random_variabe_from_distribution(dist,params,size):

    """Generate random numbers from given paramaters of a distribution"""

    arg = params[:-2]
    loc = params[-2]
    scale = params[-1]

    numbers = dist.rvs(loc=loc, scale = scale, size=size,*arg)

    return numbers

```

Annexe 4 : Module loi (law.py)

Ce module contient l'ensemble des fonctions permettant d'estimer les lois développementales et physiologiques régissant la croissance des différents types racinaires et leurs dynamiques hydrauliques

```

import random

import numpy as np
from scipy.optimize import curve_fit
from scipy.interpolate import interp1d, InterpolatedUnivariateSpline
from matplotlib import pylab

from openalea.mtg import algo
from openalea.mtg.algo import orders, axis
from openalea.mtg.traversal import pre_order2_with_filter, post_order2

from hydroroot import length
from hydroroot import radius
from hydroroot import conductance

def read_data(data_xy, scale_x, scale_y,sort = True):
    # sort by position
    xy = data_xy
    if sort == True:
        xy.sort(axis=0)
    xy = xy.tolist()
    x, y = zip(*xy) # Separate x and y coordiantes
    x = np.array(x) * scale_x
    # x = np.array(x)
    y = np.array(y) * scale_y

```

```

x = x.tolist()
y = y.tolist()

return x,y

def read_csv_data(file_name):
    xy = np.genfromtxt(file_name,float,
delimiter=';',missing_values='na',filling_values=np.nan, names= True)
    return xy

#####

def interpolate_law(x,y, segment_length = 1e-4, scale_x =1, scale_y = 1.e-2, plot=
True):

    x= x * scale_x
    y= y * scale_y

    y = list(y/segment_length)
    x = list(x)

    law = length.fit_law(y,x)

    xx = law(y)

    if plot:
        pylab.plot(x,y,'ko', label="Original Data")
        pylab.plot(xx, y, 'r-', label="Fitted Curve")
        pylab.legend()

    return law

def interp_law(x,y, segment_length = 1e-4, scale_x =1, scale_y = 1.e-2, plot=
True):

    if type(x)==list and type(y)==list:
        x = np.array(x)
        y = np.array(y)

    x= x * scale_x
    y= y * scale_y

    x = list(x/segment_length)
    y = list(y)

    #law = length.fit_law(x,y)
    law = InterpolatedUnivariateSpline(x,y)

    yy = law(x)

    if plot:
        pylab.plot(x,y,'ko', label="Original Data")
        pylab.plot(x, yy, 'r-', label="Fitted Curve")
        pylab.legend()

```

```

return law

def fit_law_to_data(data_xy, scale_x, scale_y, function=None, segment_length = 1e-
4, plot = True):

    x,y = read_data(data_xy, scale_x = scale_x, scale_y=scale_x)
    #The popt argument are the best-fit paramters for a and b
    x = list(np.array(x)/segment_length)
    popt, pcov = curve_fit(function, x, y)
    #Simulate y-data using best-fit parameters
    yy= function(x,*popt)

    if plot:
        pylab.plot(x,y,'ko', label="Original Data")
        pylab.plot(x, yy, 'r-', label="Fitted Curve")
        pylab.legend()

    def f(k,fn = function):
        return fn(k,*popt)

    law = f
    return law

def expovariate_law(data_xy, size=5e-2, segment_length =1e-4, plot=False):
    """
    Fit a spline law from measured data by adding stochasticity.

    To compute the law, data are first sampled using equal amplitude method. Then,
    a mean is computed on each sample.
    Then, an expovariate distribution is simulated from the mean of each sample.
    Finally a spline is interpolated based on the simulated data.

    Parameters
    =====
    - data_xy:
    - size:
    - scale_x:
    - scale_y:
    - plot:

    Example
    =====

    >>> filename = 'lr_length_law_data.csv'
    >>> xy = read_CSVFile(filename)
    >>> law = fit_law(data_xy=xy, size=5e-2)
    """
    #return x and y as lists
    x,y = read_data(data_xy, scale_x=1e-2, scale_y=1e-2)

    X, values = discretize(x, y, size=size)

```

```

Y = [np.mean(ys) for ys in values]
YY = [(random.exponential(1. / v) if v > 0 else 0.) for v in Y]

if plot:
    Y_max = [max(ys) for ys in values]
    Y_min = [min(ys) for ys in values]

    pylab.plot(x, y, label="original data")
    pylab.plot(X, Y_max)
    pylab.plot(X, Y_min)
    pylab.plot(X, YY, label="fitted law")
    pylab.legend()

#Convert length(m) to number of vertex
X = list(np.array(X) / segment_length)
YY = list(np.array(YY) / segment_length)

law = length.fit_law(X, YY)

return law

def discretize(x, y, size=5e-2):
    """ Discretize by 5cm-intervals by using equal amplitudes method"""

    m, M = min(x), max(x)

    nb_class = int((M - m) / size)

    points = [(m + i * size) for i in range(1, nb_class - 1)]

    points.insert(0, m)
    points.append(M)
    nb_points = len(points)
    intervals = [(points[i], points[i + 1]) for i in range(nb_points) if i !=
(nb_points - 1)]

    ys = [[y[i] for i, p in enumerate(x) if p1 <= p <= p2] for p1, p2 in
intervals]

    ys.insert(0, [0.])

    return points, ys

#####
#####

def diameter_law(data_xy, function=None, segment_length = 1e-4, plot= True):

    """this function checks the the best paramters of the fonction that fit the
data"""

    x,y = read_data(data_xy, scale_x=1e-2, scale_y=1e-6)
    #Convert x to vertex

```

```

x = list(np.array(x)/segment_length)
#The popt argument are the best-fit parameters for a and b
popt, pcov = curve_fit(function, x, y)
#Simulate y-data using best-fit parameters
yy= function(x,*popt)

if plot:
    pylab.plot(x,y,'ko', label="Original Data")
    pylab.plot(x, yy, 'r-', label="Fitted Curve")
    pylab.legend()

def f(k,fn = function):
    return fn(k,*popt)

law = f
return law

def compute_radius_from_laws(g,
    seminal_RootDiameter_law=None,
    crown_RootDiameter_law=None,
    lr_RootDiameter_law=None):

    #g= radius.compute_length(g)
    #g= radius.compute_relative_position(g)
    #position = g.property('position')
    #order= g.property('order')
    segment_length = 1e-4

    for v in g.vertices_iter(g.max_scale()):
        node = g.node(v)
        pos = node.position/segment_length #convert position which is expressed in
# to number of vertex
        #We use a logarithmic law that takes position as input to estimate
#diameter so the position can be null
        if pos <= 1 or node._vid in [0,1,2,3]:
            node.radius = 270.*1e-6
        else:
            if node.label == 'Crown':
                node.radius = crown_RootDiameter_law(pos)
            elif node.label == 'Seminal':
                if node.order == 0:
                    node.radius = seminal_RootDiameter_law(pos)
                else:
                    node.radius = lr_RootDiameter_law(pos)

    return g

# ***** Here we define evolution diameter laws of different root
# types*****

def compute_diameter(g,
    seminal_RootDiameter_law=None,
    crown_RootDiameter_law=None,
    lr_RootDiameter_law=None):

```

```

segment_length = 1e-4
diameters = {}
order= g.property('order')
g = radius.compute_length(g, segment_length)
g= radius.compute_relative_position(g)
positions = g.property('relative_position')
for vid in g.vertices_iter(g.max_scale()):
    if g.label(vid)=='Crown':
        if positions[vid] < 1:
            diameters[vid] = 380.0
        else:
            diameters[vid] = crown_RootDiameter_law(positions[vid])
    elif g.label(vid) == 'Seminal':
        if order[vid] == 0:
            if positions[vid] < 1:
                diameters[vid] = 260.0
            else:
                diameters[vid]= seminal_RootDiameter_law(positions[vid])
        else:
            if positions[vid] < 1:
                diameters[vid]= 240.0
            else:
                diameters[vid] = lr_RootDiameter_law(positions[vid])
    else : #for the collet
        diameters[vid] = 380.0

g.properties()['diam'] = diameters

return g

#####

def radius_from_computed_diameters(g):
    radius = {}
    diameters= g.property('diam')
    for i,j in diameters.iteritems():
        radius[i] = (j/2.)*1e-4
    g.properties()['radius'] = radius

    return g

#####

#####
def age_law(data_xy, segment_length = 1e-4,scale_x =1, scale_y = 1.e-2, plot=
True):
    """compute age property from position of each vertex """

    x,y = read_data(data_xy, scale_x=scale_x, scale_y=scale_y, sort=False)
    #Convert x to vertex

    y = list(np.array(y)/segment_length)
    x= list(x)
    #The popt argument are the best-fit paramters for a and b

```

```

#popt, pcov = curve_fit(function, x, y)

law = length.fit_law(y,x)

xx = law(y)

if plot:
    pylab.plot(x,y,'ko', label="Original Data")
    pylab.plot(xx, y, 'r-', label="Fitted Curve")
    pylab.legend()

return law

#####
# age = {}

# is_seminal = lambda v: g.label(v) != 'Crown'
# sr= g.Trunk(g.root,g.max_scale())
# len_sr = len(sr)
# delta_sr = sr_age / float(len_sr)

# for v in post_order2(g, 1, pre_order_filter=is_seminal):
#     if g.is_leaf(v):
#         age[v] = sr_age
#     else:
#         if g.order(v)==0:
#             age[v] = max(age.get(cid,sr_age) for cid in g.children(v))-
delta_sr

# for v in post_order2(g, 1, pre_order_filter=is_seminal):
#     if g.edge_type(v)=='+' :
#         p= g.parent(v)
#         lr= algo.local_axis(g,v)
#         lr=list(lr)
#         len_lr = len(lr)
#         delta_lr = (sr_age) /float(len_lr)
#         age[v] = max(age.get(cid,sr_age) for cid in g.children(v))-
delta_lr

# for v in pre_order2_with_filter(g, 1, pre_order_filter=is_seminal):
#     pid = g.parent(v)
#     if g.edge_type(v) =='+':
#         age_p, age_v = age[pid], age[v]
#         if age_p +delta_lr_appareance < age_v:
#             m = age_p + delta_lr_appareance
#             for vid in local_axis(g,v):
#                 age[v] = m
#                 m= m+delta_lr

# # Crown roots : they appear 6 days after germination

```

```

# # with a different speed?

# root_crowns = [v for v in g if g.label(v) == 'Crown' and g.label(v) !=
g.label(g.parent(v))]

# for v in root_crowns:
#     date = date_cr_appareance
#     cr = alog.local_axis(g, v)
#     len_cr = len(list(cr))
#     speed = (delta_cr_appareance-sr_age) / float(len_cr)
#     for cid in cr:
#         age[cid] = date_cr_appareance
#         date += speed

# g.properties()['age'] = age
# return g

#####

def compute_K_from_laws(g, seminal_axial_conductivity_law
=None, crown_axial_conductivity_law=None, lateral_axial_conductivity_law=None):

    """Compute the axial conductances of different root types from estimated
    evolution laws"""
    K={}
    segment_length = 1e-4

    positions= g.property('position')
    orders = g.property('order')

    for vid in g.vertices_iter(g.max_scale()):
        if g.label(vid)=='Crown':
            K[vid] = crown_axial_conductivity_law(positions[vid])
        elif g.label(vid) == 'Seminal' :
            if orders[vid] == 0:
                K[vid] = seminal_axial_conductivity_law(positions[vid])
            else:
                K[vid] = lateral_axial_conductivity_law(positions[vid])
        else:
            K[vid] = crown_axial_conductivity_law(positions[vid])

    g.properties()['K'] = K

    return g

#####

def developmental_age(g, nude_tip_length=15):
    """ Compute the developmental age of each vertex.

    A new property is added to the MTG that represent the age of apparition of the
    segment.
    It allows to express a dynamic as a parametrisation.
    """
    age = {}

```

```

is_seminal = lambda v: g.label(v) != 'Crown'

for v in post_order2(g, 1, pre_order_filter=is_seminal):
    if g.is_leaf(v):
        age[v] = 0
    else:
        age[v] = max(age.get(cid,0) for cid in g.children(v))+1

age_max = age[1]

k, v = np.array(age.keys()), np.array(age.values())
v = age_max - v

age = dict(zip(list(k), list(v)))

delta = nude_tip_length

for v in pre_order2_with_filter(g, 1, pre_order_filter=is_seminal):
    pid = g.parent(v)
    if g.edge_type(v) == '+':
        age_p, age_v = age[pid], age[v]
        if age_p + delta < age_v:
            age[v] = age_p + delta # replace by a stat distribution rather
#than min
        elif pid is not None:
            age[v] = age[pid] + 1

# Crown roots : Same for seminal with a delta
# and a different speed?
delta_crown_age = 2344

root_crowns = [v for v in g if g.label(v) == 'Crown' and g.label(v) !=
g.label(g.parent(v))]

speed = 1.
for v in root_crowns:
    date = delta_crown_age
    for cid in axis(g, v):
        age[cid] = date
        date += speed

g.properties()['age'] = age
return g

#####
#####

def add_soil(g, soil_data):

    """ add a soil a hetergeneous water potential """

    x,y = soil_data

    segment_length = 1.e-4

    # Compute absolute z coordinate and normalize
    vids = g.property('xyz').keys()

```

```

    zs = np.array([pt.z * segment_length for pt in
g.property('xyz').itervalues()])
    zs/=zs.max()
    zs = zs.tolist()
    # Fit data on z coordinate to compute psi_e on each vertex
    g.properties()['height'] = dict(zip(vids,zs))
    soil_law = length.fit_law(x,y)
    g = conductance.fit_property_from_spline(g, soil_law, 'height', 'psi_e')

return g

```

Annexe 5 : Module prédiction (prediction.py)

Ce module permet d'inférer des propriétés émergentes globales à partir de la structure tridimensionnelle (de type MTG) de l'architecture du système racinaire. Ces propriétés sont la longueur totale racinaire, l'enveloppe convexe qui est un indicateur du volume de sol exploré et le nombre total de racines.

```

import openalea.plantgl as pl
import openalea.plantgl.all as pgl
from openalea.mtg import algo

def compute_soil_volume_explored(scene,plot=False):

    """Compute the soil volume explored from geometric envelope"""

    import math
    import openalea.plantgl.all as pgl
    from openalea.plantgl.all import *

    cyl = pgl.Cylinder()
    scene.add(cyl)
    scene.add(pgl.AxisRotated((0,1,0), math.radians(90), cyl))

    mesher = pgl.Discretizer()

    geoms = [s.geometry for s in scene]

    l = []
    for g in geoms:
        mesher.process(g)
        pts = list(mesher.result.pointList)
        l.extend(pts)

    pts = Point3Array(l)
    cvHull = Fit(pts).convexHull()

    if plot:
        cvHull = Shape(cvHull, Material(name='Green', ambient=Color3(0, 100,
0), shininess=0, ))
        # shapes = dict( (sh.getId(),sh) for sh in scene)

```

```

        # l= [cvHull]
        # l.extend(shapes.values())
        # s = Scene(l)
        scene.add(cvHull)
        Viewer.display(scene)

    vol = pgl.volume(cvHull)

    return vol

def cvxHull( scene ):
    #work with scene or shape list
    group = pgl.Group( [ sh.geometry for sh in scene ] )
    tglSet = pgl.fit( 'convexhull', group )
    hull = pgl.Shape( tglSet, __Green )
    return hull

def roots_number(g):
    "compute the number of roots a given depth"

    n= 0
    max_scale = g.max_scale()
    ramifs = [vid for vid in g.vertices(scale=max_scale) if
g.edge_type(vid)!='<']
    total_number = len(ramifs) +1 #add seminal root

    return total_number

def compute_total_root_length(g,segment_length=1.e-4):
    s =0
    max_scale = g.max_scale()
    ramifs = [vid for vid in g.vertices(scale=max_scale) if
g.edge_type(vid)!='<']
    sr= g.Trunk(g.root, max_scale)
    n = len(sr)-1
    len_sr = n * segment_length
    s += len_sr
    for v in ramifs:
        l= g.Axis(v)
        ns = len(l)-1
        s += ns * segment_length
    return s

```

Annexe 6 : Module rayon (radius.py)

Ce module contient des fonctions qui permettent de calculer les propriétés géométriques du système racinaire comme le diamètre de chaque segment racinaire, le volume total racinaire, la surface totale racinaire, etc.

Les fonctions prennent en entrée le graphe de type MTG et retourne le MTG + *nouvelles propriétés*

```

from openalea.mtg import *
from openalea.mtg import algo
from math import pi
import numpy as np

def radius(g):
    radius = {}
    diameters= g.property('diam')
    for i,j in diameters.iteritems():
        radius[i] = j/2
    g.properties()['radius'] = radius

def cont_radius(g, r_base, r_tip):
    """ Compute the radius of each segment of a root system.

    Set radius for elements of a mtg with an increase rate computed from
    given base and tip radius in a continuous way.
    """
    r_base, r_tip = float(r_base), float(r_tip)

    assert (r_base>r_tip),"Base radius should be greater than tip radius"

    base = g.component_roots_iter(g.root).next()
    base = g.node(base)
    base.radius = r_base

    _tips = dict((vid, g.order(vid)) for vid in g.vertices_iter(scale =
g.max_scale()) if g.is_leaf(vid))
    tips = {}
    for tip,order in _tips.iteritems():
        tips.setdefault(order, []).append(tip)

    max_order = max(tips)
    for order in range(max_order+1):
        for tip in tips[order]:
            l = [g.node(vid) for vid in algo.axis(g,tip)]
            n = len(l)
            if n==1: # only one segment in the lateral root - very young lateral
                l[0].radius = r_tip
            else : # more than one segment in the lateral root
                parent = l[0].parent()
                r0 = parent.radius if parent else r_base
                dr = (r0-r_tip)/(n-1)
                for node in l:
                    if node.radius==r0: # keep the value of the base/junction
#radius for the first segment of the lateral
                        continue
                    node.radius = node.parent().radius - dr # decrease the radius
#from base to tip

    return g

```

```

def discount_radius(g, r_base, r_tip):
    """ Compute the radius of each segment of a root system.

    Set radius for elements of a mtg with an increase rate computed
    from the length of the longest axis and its base and tip radius.

    Radius can be discontinuous e.g. for a young/small lateral on an old root,
    the young root radius is very small initially compared to the old one.
    """
    r_base, r_tip = float(r_base), float(r_tip)

    assert (r_base>r_tip),"Base radius should be greater than tip radius"

    base = g.component_roots_iter(g.root).next()
    base = g.node(base)
    base.radius = r_base

    _tips = dict((vid, g.order(vid)) for vid in g.vertices_iter(scale =
g.max_scale()) if not algo.sons(g,vid,EdgeType='<'))
    tips = {}
    for tip,order in _tips.iteritems():
        tips.setdefault(order, []).append(tip)

    max_order = max(tips)

    max_len = 0
    for order in range(max_order+1): #find the longest axis length among all
axis
        for tip in tips[order]:
            max_len = max(max_len, len(list(algo.axis(g,tip))))
        assert (max_len>1), "MTG too short for analysis"
        growth_rate = (r_base-r_tip)/(max_len-1) #define growth rate according to
radius extremities of the longest axis

        # radius are computed from tips to bases according to growth rate extrapolated
#from absolute longest axis of the MTG
        for order in range(max_order+1):
            for tip in tips[order]:
                node = g.node(tip)
                node.radius = r_tip
                while node and node.parent() and node.edge_type() != '+':
                    node.parent().radius = node.radius + growth_rate
                    node = node.parent()

    return g

def ordered_radius(g, ref_radius=1e-4, order_decrease_factor=0.5):
    """ Compute the radius of each segment of a root system.

    Set radius for elements of a mtg with fixed decrease between each order.

    ref_radius: reference radius of the primary root (in m)
    order_decrease_factor: radius decrease factor applied when increasing order
    """
    #print 'entering MTG radius setting'
    max_scale = g.max_scale()
    ref_r, d_factor = float(ref_radius), float(order_decrease_factor)

```

```

base = g.component_roots_iter(g.root).next()

orders = algo.orders(g, scale=max_scale)
max_order = max(orders)

radius_order = {}
for order in range(max_order+1):
    radius_order[order] = ref_r*(d_factor**order)

g_radius = g.properties()['radius'] = {}
for vid, order in orders.iteritems():
    g_radius[vid] = radius_order[order]

#print 'exiting MTG radius setting'
return g

"""
max_scale = g.max_scale()
ref_r, d_factor = float(ref_radius), float(order_decrease_factor)

base = g.component_roots_iter(g.root).next()

base = g.node(base)
base.radius = ref_r

def has_successor(vid):
    return any(v for v in g.children(vid) if g.edge_type(v) == '<')

orders = algo.orders(g, scale=max_scale)
_tips = dict((vid, orders[vid]) for vid in g.vertices_iter(scale=max_scale) if
not has_successor(vid))

tips = {}
for tip, order in _tips.iteritems():
    tips.setdefault(order, []).append(tip)

max_order = max(tips)

# radius are applied from tips to bases and scaled according to root order
for order in range(max_order+1):
    rad = ref_r*(d_factor**order)
    for tip in tips[order]:
        node = g.node(tip)
        node.radius = rad
        while node and node.parent() and node.edge_type() != '+':
            node.parent().radius = node.radius
            node = node.parent()

return g
"""

def compute_length(g, length = 1.e-4):
    """ Set the length of each vertex of the MTG
    """
    #print 'entering MTG length setting'
    length = float(length)
    for vid in g.vertices_iter(scale=g.max_scale()):
        g.node(vid).length = length
    #print 'exiting MTG length setting'

```

```

return g

def compute_surface(g):
    """ Compute the total surface of the MTG (in square meters)
    """
    #print 'entering surface computation'
    surf = 0
    max_scale = g.max_scale()
    radius = g.property('radius')
    length = g.property('length')
    for vid in g.vertices_iter(scale = max_scale):
        if radius.has_key(vid) and length.has_key(vid):
            surf += 2 * pi * radius[vid] * length[vid]
    #print 'surface (sq. meters): ',surf
    #print 'leaving surface computation'
    return g, surf

def compute_volume(g):
    """ Compute the total volume of the MTG (in cubic meters)
    If there is a varying volume the equation is rather:
    .. math::
        V = \frac{\pi h}{3}(R_1^2+R_2^2+R_1 R_2)
    """
    #print 'entering volume computation'
    volume = 0.
    max_scale = g.max_scale()
    radius = g.property('radius')
    length = g.property('length')
    for vid in g.vertices_iter(scale = max_scale):
        if radius.has_key(vid) and length.has_key(vid):
            volume += pi * (radius[vid]**2) * length[vid]
    #print 'volume (cube meters): ',volume
    #print 'leaving volume computation'
    return g, volume

def compute_relative_position(g):
    """ Compute the position of each segment relative to the axis bearing it.
    Add the properties "position" and "relative_position" to the MTG.
    """
    #print 'entering MTG node positionning computation'
    scale = g.max_scale()
    position = {}
    position_measure = {}
    axis_length = {}
    length = g.property('length')
    root_id = g.component_roots_at_scale_iter(g.root, scale=scale).next()
    for vid in traversal.post_order2(g, root_id):
        #sons = algo.sons(g,vid,EdgeType='<')
        sons = [cid for cid in g.children(vid) if g.edge_type(vid) == '<']
        position[vid] = position[sons[0]]+1 if sons else 0
        position_measure[vid] = position[vid]*length[vid]
        if g.edge_type(vid) == '+' or g.parent(vid) is None:
            axis_length[vid] = position[vid]

    relative_position = {}
    for axis_id, _length in axis_length.iteritems():
        _length = float(max(1, _length))
        for v in algo.local_axis(g,axis_id):

```

```

        relative_position[v] = position[v] / _length

g.properties()['position'] = position_measure
g.properties()['relative_position'] = relative_position
#print 'exiting MTG node positionning computation'
return g

```

Annexe 7 : Module flux (flux.py)

Ce modèle définit un algorithme original qui calcule d'abord la conductance équivalente en tout segment du système racinaire puis le flux d'eau transporté et le potentiel hydrique sur la base de la conductance calculé.

Les fonctions prennent en entrée le MTG et retourne le MTG + **de nouvelles propriétés**

```

from openalea.mtg import traversal

class Flux(object): # edit this to also allow for flux computation instead just
#redistribution
    """ Compute the water potential and fluxes at each vertex of the MTG.
    """

    def __init__(self, g, Jv, psi_e, psi_base, invert_model=False, k=None, K=None,
CONSTANT=1.):
    """ Flux computes water potential and fluxes at each vertex of the MTG `g`.

        :Parameters:
            - `g` (MTG) - the root architecture
            - `k` (dict) - lateral conductance
            - `K` (dict) - axial conductance
            - `Jv` (float) - water flux at the root base in microL/s
            - `psi_e` - hydric potential outside the roots (pressure chamber) in
MPa
                if None, then consider that the value has been defined on each
vertex.
            - `psi_base` - hydric potential at the root base (e.g. atmospheric
pressure for decapited plant) in MPa
            - `invert_model` - when false, distribute output flux within the root
; when true, compute the output flux for the given root and conditions

        :Example:

        """
        flux = Flux(g, ...)
self.CONSTANT = CONSTANT # used for sensitivity analysis
self.g = g
self.k = k if k else g.property('k')

```

```

self.K = K if K else g.property('K')
self.Jv = Jv
self.psi_e = psi_e if psi_e else g.property('psi_e')
self.psi_base = psi_base
self.length = g.property('length')
self.invert_model = invert_model

self.HAS_SOIL = psi_e is None

def run(self):
    """ Compute the water potential and fluxes of each segments

    For each vertex of the root, compute :
        - the water potential ( $\psi$ ) at the base;
        - the water flux ( $J$ ) at the base;
        - the lateral water flux ( $j$ ) entering the segment.

    :Algorithm:
        The algorithm has two stages:
            - First, on each segment, an equivalent conductance is computed in
post_order (children before parent).
            - Finally, the water flux and potential are computed in pre order
(parent then children).
    """

    g = self.g; k = self.k; K = self.K ; CONSTANT = self.CONSTANT
    Jv = self.Jv; psi_e = self.psi_e; psi_base = self.psi_base
    length = self.length; invert_model = self.invert_model

    # Select the base of the root
    v_base = g.component_roots_at_scale_iter(g.root,
scale=g.max_scale()).next()

    # Add properties
    g.add_property('Keq')
    g.add_property('psi_in')
    g.add_property('psi_out')
    g.add_property('j')
    g.add_property('J_out')

    # Convert axial conductivities to axial conductances
    for vid in K:
        K[vid] /= length[vid]
        K[vid] *= CONSTANT

    # Apply scaling k and K values
    #for vid in k:
    #    k[vid] *= CONSTANT
    #for vid in K:
    #    K[vid] *= CONSTANT
    #Jv *= CONSTANT

    # Equivalent conductance computation
    Keq = g.property('Keq')
    #print 'entering Keq computation'
    for v in traversal.post_order2(g, v_base):
        r = 1./(k[v] + sum(Keq[cid] for cid in g.children(v)))
        R = 1./K[v]
        Keq[v] = 1./(r+R)

```

```

#print 'exiting Keq computation'

# Water flux and water potential computation
psi_out = g.property('psi_out')
psi_in = g.property('psi_in')
j = g.property('j')
J_out = g.property('J_out')

if not(invert_model) : # distribute a given output into the root system

    #print 'entering Jv distribution'

    for v in traversal.pre_order2(g, v_base):
        #compute psi according to Millman theorem, then compute radial flux
        parent = g.parent(v)
        brothers = g.children_iter(parent)
        children = g.children_iter(v)

        Keq_brothers = sum( Keq[cid] for cid in brothers)
        Keq_children = sum( Keq[cid] for cid in children)

        if parent is None:
            assert v == v_base
            psi_out[v] = psi_base
            J_out[v] = Jv
        else:
            psi_out[v] = psi_in[parent]
            J_out[v] = (J_out[parent] - j[parent]) * ( Keq[v] /
Keq_brothers )

            if not self.HAS_SOIL:
                psi_in[v] = (K[v] * psi_out[v] + psi_e * (k[v] +
Keq_children)) / (k[v] + K[v] + Keq_children)
                j[v] = (psi_e - psi_in[v]) * k[v]
            else:
                psi_in[v] = (K[v] * psi_out[v] + psi_e[v] * (k[v] +
Keq_children)) / (k[v] + K[v] + Keq_children)
                j[v] = (psi_e[v] - psi_in[v]) * k[v]

        #print 'exiting Jv distribution'

    else : # compute the water output for the given root system and
#conditions

    #print 'entering Psi computation'
    for v in traversal.pre_order2(g, v_base):
        #compute psi according to Millman theorem from root base to root tips
        parent = g.parent(v)
        children = g.children_iter(v)
        if parent is None:
            assert v == v_base
            psi_out[v] = psi_base
        else:
            psi_out[v] = psi_in[parent]
            Keq_children = sum( Keq[cid] for cid in children )
            if not self.HAS_SOIL:
                psi_in[v] = (K[v] * psi_out[v] + psi_e * (k[v] +
Keq_children)) / (k[v] + K[v] + Keq_children)
            else:

```

```

        psi_in[v] = (K[v] * psi_out[v] + psi_e[v] * (k[v] +
Keq_children)) / (k[v] + K[v] + Keq_children)

    #print 'exiting Psi computation'

    print 'entering Jv computation'
    for v in traversal.post_order2(g, v_base):
    # compute water flux according to the psis from root tips to root base
        if not self.HAS_SOIL:
            j[v] = (psi_e - psi_in[v]) * k[v]
        else:
            j[v] = (psi_e[v] - psi_in[v]) * k[v]
            children = g.children_iter(v)
            if children is None:
                J_out[v] = j[v]
            else: # TODO CHECK THIS !!!
                influx = j[v] + sum( J_out[cid] for cid in children )
                J_out[v] = influx #(psi_in[v]-psi_out[v])*K[v]
            #print J_out

    if not self.HAS_SOIL:
        Jv_global = Keq[v_base] * (psi_e - psi_base)
    else:
        Jv_global = Keq[v_base] * (psi_e[v_base] - psi_base)

    print "Local Computation Water Flux Jvl = ", J_out[v_base]
    print "Global Computation Water Flux Jvg = ", Jv_global

```

```

class RadialShuntFlux(Flux):
    """ Compute the water potential and fluxes at each vertex of the MTG.

    On each vertex, the topology of the radial resistance network
    has one direct shortcut to the parent. The shortcut has two new parameters a
    and b.
    """

    def __init__(self, a=1., b=0., **kws):
        """ Flux computes water potential and fluxes at each vertex of the MTG
        `g`.

        :Parameters:
        - `g` (MTG) - the root architecture
        - `k` (dict) - lateral conductance
        - `K` (dict) - axial conductance
        - `Jv` (float) - water flux at the root base in microL/s
        - `psi_e` - hydric potential outside the roots (pressure chamber) in
        MPa
            if None, then consider that the value has been defined on each
            vertex.
        - `psi_base` - hydric potential at the root base (e.g. atmospheric
        pressure for decapited plant) in MPa
        - `invert_model` - when false, distribute output flux within the root
        ; when true, compute the output flux for the given root and conditions
        - `a` - relative factor to the main radial path conductivity.
        - `b` - relative factor to the shortcut path conductivity.

        :Algorithm:

```

```

:Example:

    flux = RadialShuntFlux(g, ..., a=0.8, b=0.2)
"""
Flux.__init__(self, **kws)
self.a = a if a else g.property('a')
self.b = b if b else g.property('b')

def run(self):
    """ Compute the water potential and fluxes of each segments

    For each vertex of the root, compute :
        - the water potential ( $\psi^{\text{out}}$ ) at the base;
        - the water flux ( $J$ ) at the base;
        - the lateral water flux ( $j$ ) entering the segment.

    :Algorithm:
        The algorithm has two stages:
            - First, on each segment, an equivalent conductance is computed in
post_order (children before parent).
            - Finally, the water flux and potential are computed in pre order
(parent then children).
    """

    g = self.g; k = self.k; K = self.K ; CONSTANT = self.CONSTANT
    Jv = self.Jv; psi_e = self.psi_e; psi_base = self.psi_base
    length = self.length; invert_model = self.invert_model

    # NEW addition
    a = self.a
    b = self.b

    # Select the base of the root
    v_base = g.component_roots_at_scale_iter(g.root,
scale=g.max_scale()).next()

    # Add properties
    g.add_property('Keq')
    g.add_property('psi_in')
    g.add_property('psi_out')
    g.add_property('j')
    g.add_property('J_out')

    # NEW properties
    g.add_property('alpha')
    g.add_property('beta')

    # Convert axial conductivities to axial conductances
    for vid in K:
        K[vid] /= length[vid]
        K[vid] *= CONSTANT

    # Equivalent conductance computation
    Keq = g.property('Keq')
    alpha = g.property('alpha')
    beta = g.property('beta')

```

```

#print 'entering Keq computation'

# TODO
# NEW EQUATION g, children Keq, k, K, a, b
# equation
for v in traversal.post_order2(g, v_base):
    # compute
    r, ra, rb, R = 0., 0., 0., 0.
    # compute Keq[v]
    #r = 1./(k[v] + sum(Keq[cid] for cid in g.children_iter(v)))
    #R = 1./K[v]
    #Keq[v] = 1./(r+R)
    # compute alpha and beta
    Keqc = sum(Keq[cid] for cid in g.children_iter(v))
    alpha[v] = a*b*k[v] + (a+b)*K[v]+b*Keqc
    alpha[v] /= a*b*k[v] + K[v]*(1+a+b)

    beta[v] = K[v] + b*Keqc
    beta[v] /= a*b*k[v] + K[v]*(1+a+b)

#print 'exiting Keq computation'

# Water flux and water potential computation
psi_out = g.property('psi_out')
psi_in = g.property('psi_in')
j = g.property('j')
J_out = g.property('J_out')

# TODO Write the two systems
if not(invert_model) :
    # distribute a given output into the root system

    #print 'entering Jv distribution'

    for v in traversal.pre_order2(g, v_base):
        #compute psi according to Millman theorem, then compute radial flux
        parent = g.parent(v)
        brothers = g.children_iter(parent)
        children = g.children_iter(v)

        Keq_brothers = sum( Keq[cid] for cid in brothers)
        Keq_children = sum( Keq[cid] for cid in children)

        if parent is None:
            assert v == v_base
            psi_out[v] = psi_base
            J_out[v] = Jv
        else:
            psi_out[v] = psi_in[parent]
            J_out[v] = (J_out[parent] - j[parent]) * ( Keq[v] /
Keq_brothers )

        if not self.HAS_SOIL:
            # TODO
            #psi_in[v] = (K[v] * psi_out[v] + psi_e * (k[v] +
#Keq_children)) / (k[v] + K[v] + Keq_children)
            #j[v] = (psi_e - psi_in[v]) * k[v]

```

```

        pass
    else:
        # TODO
        #psi_in[v] = (K[v] * psi_out[v] + psi_e[v] * (k[v] +
#Keq_children)) / (k[v] + K[v] + Keq_children)
        #j[v] = (psi_e[v] - psi_in[v]) * k[v]
        pass

    #print 'exiting Jv distribution'

else : # compute the water output for the given root system and
#conditions

#print 'entering Psi computation'
for v in traversal.pre_order2(g, v_base):
#compute psi according to Millman theorem from root base to root tips
    parent = g.parent(v)
    children = g.children_iter(v)
    if parent is None:
        assert v == v_base
        psi_out[v] = psi_base
    else:
        psi_out[v] = psi_in[parent]
        Keq_children = sum( Keq[cid] for cid in children )

    # TODO
    if not self.HAS_SOIL:

        #psi_in[v] = (K[v] * psi_out[v] + psi_e * (-a * k[v] * beta[v]
#+ Keq_children) / (a * k[v] + K[v] + Keq_children - a * k[v] * alpha[v])
        psi_in[v] = (K[v] * psi_out[v] + psi_e * (k[v] +
Keq_children)) / (k[v] + K[v] + Keq_children)
    else :
        #psi_in[v] = (K[v] * psi_out[v] + psi_e[v] * (-a * k[v] *
#beta[v] + Keq_children) / (a * k[v] + K[v] + Keq_children - a * k[v] * alpha[v])
        psi_in[v] = (K[v] * psi_out[v] + psi_e[v] * (k[v] +
Keq_children)) / (k[v] + K[v] + Keq_children)

#print 'exiting Psi computation'

#print 'entering Jv computation'
for v in traversal.post_order2(g, v_base):
# compute water flux according to the psis from root tips to root base
    if not self.HAS_SOIL:
        j[v] = (psi_e - psi_in[v]) * k[v] * alpha[v]
    else:
        j[v] = (psi_e[v] - psi_in[v]) * k[v] * alpha[v]
    children = g.children_iter(v)
    if children is None:
        J_out[v] = j[v]
    else: # TODO CHECK THIS !!!
        influx = j[v] + sum( J_out[cid] for cid in children )
        J_out[v] = influx #(psi_in[v]-psi_out[v])*K[v]

if not self.HAS_SOIL:
    Jv_global = Keq[v_base] * (psi_e - psi_base)
else:

```

```
Jv_global = Keq[v_base] * (psi_e[v_base] - psi_base)
```

```
def flux(g, Jv=0.1, psi_e=0.4, psi_base=0.101325, invert_model=False, k=None,
K=None, CONSTANT=1., shunt=False, a=1., b=0.):
    """ flux computes water potential and fluxes at each vertex of the MTG `g`.

        :Parameters:
            - `g` (MTG) - the root architecture
            - `Jv` (float) - water flux at the root base in microL/s
            - `psi_e` - hydric potential outside the roots (pressure chamber) in
MPa
            - `psi_base` - hydric potential at the root base (e.g. atmospheric
pressure for decapitated plant) in MPa
            - `invert_model` - when false, distribute output flux within the root
; when true, compute the output flux for the given root and conditions

        :Optional Parameters:
            - `k` (dict) - lateral conductance
            - `K` (dict) - axial conductance
            - `shunt` (bool) : use the RadialShunt Flux (True) or the classical
one (False)
            - `a` : relative factor to the main radial path conductivity.
            - `b` : relative factor to the shortcut path conductivity.

        :Example::

        """
    my_flux = flux(g)
    """
    if not shunt:
        f = Flux(g, Jv, psi_e, psi_base, invert_model, k=k, K=K,
CONSTANT=CONSTANT)
    else:
        f = RadialShuntFlux(a, b, g=g, Jv=Jv, psi_e=psi_e, psi_base=psi_base,
invert_model=invert_model, k=k, K=K, CONSTANT=CONSTANT)

    f.run()

    return f.g
```

Annexe 8 : Module visualisation (display.py)

Ce module permet de générer des graphiques qui reconstruisent la structure 3D du système racinaire du mil (sous forme de graphe MTG) et d'afficher le MTG de manière statique (à un temps donné) ou dynamique (film de la croissance). Elle contient également une fonction qui permet de visualiser les propriétés stockés dans le graphe (flux d'eau, potentiel hydrique, diamètre, âge, etc.).

```
""" TODO: Header
"""

#####
#####
# Imports
```

```

import random
from collections import defaultdict

import numpy as np

from openalea.mtg.mtg import *
from openalea.mtg.io import *
from openalea.mtg.traversal import *
from openalea.mtg.turtle import *
from openalea.mtg.plantframe import *
from openalea.mtg.plantframe.color import *
from openalea.plantgl import *
import openalea.plantgl.all as pgl

from millet import architecture
from millet import turtle, law
reload(color)

#####

def plot_mtg(g,lr_angle_law,cr_angle_law, static, save_image=False,
dir='C:/Users/ndour/Desktop/mon_dossier/my_Ph.D/Plant_images_BD/Film_MTG/architect
ure'):
    """
    Plot an MTG at final stage or during its development.

    Parameters:
    =====
    - g : MTG
    - state : static or dynamic

    Example:
    =====

    >>> plot_mtg(g, "static")
    >>> plot_mtg(g, "dynamic")

    """
    scene=[]
    if 'age' not in g.property_names():
        g =law.developmental_age(g,15)
    ages = g.property('age')

    age_max = max(ages.values())
    l= np.linspace(1,age_max,50)
    l=map(int,l)
    if static == True:
        g, scene =
turtle.mtg_turtle_time(g,age_max,LR_angle_law=lr_angle_law,CR_angle_law=cr_angle_l
aw)
        Viewer.display(scene)
    else:
        for t in l:
            g, scene =
turtle.mtg_turtle_time(g,t,LR_angle_law=lr_angle_law,CR_angle_law=cr_angle_law)
            Viewer.display(scene)
            if save_image==True:

```

```

        Viewer.saveSnapshot(dir+'/millet_%04d.png'%t)
    return scene

#####
#####

def plot_property(g,lr_angle_law,cr_angle_law,static=True,save_image=True,
prop_cmap='radius',
cmap='jet',lognorm=True,dir='C:/Users/ndour/Desktop/mon_dossier/my_Ph.D/Plant_images_BD/Film_MTG/architecture+j'):

    #r_base, r_tip = float(r_base), float(r_tip)

    #if not has_radius:
        #radius.discont_radius(g,r_base=r_base, r_tip=r_tip)

    #turtle = turt.PglTurtle()
    #turtle.down(180)
    #scene = turt.TurtleFrame(g, visitor= visitor, turtle=turtle, gc=False)

    age = g.property('age')
    age_max = max(age.values())

    l= np.linspace(1,age_max,75)
    l=map(int,l)

    if static == True:
        g, scene =
turtle.mtg_turtle_time(g,age_max,LR_angle_law=lr_angle_law,CR_angle_law=cr_angle_law)

        # Compute color from radius
        colormap(g,prop_cmap, cmap=cmap, lognorm=lognorm)

        shapes = dict( (sh.getId(),sh) for sh in scene)

        colors = g.property('color')
        for vid in colors:
            shapes[vid].appearance = pgl.Material(colors[vid])
        scene = pgl.Scene(shapes.values())
        Viewer.display(scene)

    else:
        for t in l:
            g, scene =
turtle.mtg_turtle_time(g,t,LR_angle_law=lr_angle_law,CR_angle_law=cr_angle_law)
            # Compute color from radius
            colormap(g,prop_cmap, cmap=cmap, lognorm=lognorm)
            shapes = dict( (sh.getId(),sh) for sh in scene)
            colors = g.property('color')
            for vid in shapes:
                shapes[vid].appearance = pgl.Material(colors[vid])
            scene = pgl.Scene(shapes.values())
            Viewer.display(scene)
            if save_image==True:
                Viewer.saveSnapshot(dir+'/millet_%04d.png'%t)
#####
#####

```


Annexe 10 : Liste des publications et communications scientifiques

- *The role of hydraulics FSPMs in the context of root breeding : a case study on Pearl Millet*

Adama Ndur , Christophe Pradal , Vincent Vadez , Sixtine Passot , Yann Guédon , Laurent Laplaze , Mikael Lucas

European Geosciences Union General Assembly 2018, Soil-Root Interactions
Vienna, Austria, 8–13 April 2018

- *Deployment of unmanned aerial methods based on multi-spectral imaging for field phenotyping of Sorghum Growth and nutritional status in West-Africa*

A. Ndur, D. Luquet, V. Vadez, B. Gano, J. Dembele, A. Comar, F. Baret, A. Audebert
International conference Sorghum in 21th century, **Cape Town, South Africa**, 9-12
April 2018

- *Virtual Plants Need Water Too: Functional-Structural Root System Models in the Context of Drought Tolerance Breeding*

Adama NDOUR, Christophe Pradal, Vincent Vadez, Mikael Lucas. . *Front. Plant Sci.* <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01577>

- *Role of auxin during intercellular infection of Discaria Trinervis by Frankia*

Imanishi L, Perrine-Walker FM, Ndur A, Vayssières A, Conejero G, Lucas M, Champion A, Laplaze L, Wall L, Svistoonoff S. *Front. Plant Sci.*, 21 August 2014 | doi: 10.3389/fpls.2014.00399

- *3D Functional-Structural root model of pearl millet root system: Application for tolerance to drought*

Adama NDOUR, Christophe PRADAL, MIKAEL LUCAS, Laurent LAPLAZE.
International conference on sustainable intensification: biodiversity and ecological engineering for a sustainable intensification of agriculture. **Dakar, 2017**

- *Using Systems biology to decipher the role of auxin in D. trinervis and C. glauca actinorhizal symbioses*

Adama NDOUR, Francine Perrine-Walker, Leandro Imanishi, Geneviève Conjero, Didier Bogusz, Claudine Franche, Luis G. Wall, Mikael Lucas, Laurent Laplaze, Sergio Svistonoff.
Poster. Seminar organized at **Montpellier, 2013**

- *In silico plants: What interests for Africa?*

Adama NDOUR (in preparation)

- *Bioinformatics in western Africa: state of art and challenges*

Adama NDOUR (in preparation)