

MODÉLISATION DE L'ARCHITECTURE DES SYSTÈMES RACINAIRES

L. Pagès

INRA, Station d'Agronomie, 84 140 Montfavet

R é s u m é. On présente dans cette note un modèle mathématique de simulation de l'architecture tri-dimensionnelle des systèmes racinaires. Il s'agit d'un modèle numérique dans lequel le temps est déroulé par pas constants. A chaque pas de temps, les différents axes du système sont allongés et éventuellement ramifiés. Les hypothèses de base du modèle, pour la croissance et la ramification des axes, formalisent les connaissances sur la morphogenèse des systèmes racinaires. A partir de la structure ramifiée qui est générée par le modèle, il est possible de calculer différentes "sorties" que l'on peut confronter aux observations. Quelques exemples illustrent les possibilités de validations de ce type de modèle.

1. INTRODUCTION

Pour comprendre le fonctionnement du système racinaire en tant que capteur d'eau et d'éléments minéraux, il faut étudier non seulement sa physiologie, mais aussi sa distribution spatiale, car les ressources contenues dans le sol sont généralement peu concentrées et réparties de façon hétérogène. Dans ce milieu, la répartition spatiale des racines, ou des allongements racinaires (pour les éléments peu mobiles) conditionnera bien souvent le niveau de prélèvement.

Il s'agit donc de décrire la morphologie du système racinaire, en s'attachant à caractériser la disposition dans l'espace de ses éléments.

De telles descriptions ont été menées avec principalement deux approches [14]:

- l'analyse de la variation des densités racinaires le sol (exprimées par exemple en longueur de racines par volume de sol), et la présentation de ces résultats sous forme de profils racinaires mono-dimensionnels [4] ou de cartes bi-dimensionnelles [19].

- l'étude de la structure du réseau racinaire, qui prend en compte les liaisons entre racines et qui fait plus ou moins référence au développement. Ces études ont donné lieu à des typologies de forme [2, 7], ou à l'analyse des séquences

de développement [8, 9, 15]. Quelques auteurs ont entrepris la formalisation mathématique des règles morphogénétiques pour construire des modèles de cinétiques de croissance [18] et pour générer dans le temps des profils racinaires mono-dimensionnels [11].

Nous poursuivons cette approche en présentant ici un modèle architectural dynamique et tri-dimensionnel, qui génère une structure ramifiée dans l'espace.

Dans une première partie, nous présentons la structure générale du modèle, ainsi que les hypothèses de base et les paramètres quantitatifs à estimer pour son étalonnage.

Nous étudions ensuite quelques exemples de "sortie" du modèle permettant sa validation et offrant les "entrées" à d'autres modèles de fonctionnement, étudiant notamment l'absorption hydrique et minérale.

2. HYPOTHÈSES DE BASE OU MODÈLE

2.1. Introduction

Le système racinaire est une structure ramifiée constituée d'un ensemble d'axes. Nous appellerons "axe" ou "racine" l'entité générée par un méristème. Ces axes peuvent être hiérarchisés par leur "ordre". Le (ou les) axe(s) d'ordre 1 émerge(nt) directement de la base de la plante. Les axes d'ordre n portent les axes d'ordre $n+1$.

Dans le modèle, le temps est discret, et déroulé par pas constants. L'unité est choisie par l'utilisateur (jour, degré-jour, phyllochrone, etc.), ainsi que la durée du pas. Les paramètres sont évalués par des fonctions que l'on peut appeler à tout instant dans le déroulement de la simulation. Ainsi, ces paramètres de base peuvent devenir des variables dépendent (par l'intermédiaire d'autres paramètres) du temps, de l'espace, de la position dans la structure, etc.

La génération de la structure se résume en un traitement de chaque axe à chaque pas de temps avec deux opérations fondamentales: croissance et ramification que nous allons détailler.

2.2. Croissance des axes

Pour représenter l'allongement d'un axe lors d'un pas de temps dans l'espace à trois dimensions, on doit se préoccuper de la longueur de cet accroissement (paramètre L), de sa direction et de son sens. Ces caractéristiques sont naturellement représentées par un vecteur d'accroissement.

La longueur (L) est calculée à chaque pas de temps et pour chaque axe par un sous-modèle qui peut faire intervenir: l'ordre de l'axe considéré, le temps, la

position spatiale (x, y, z) de l'apex. Ce sous-modèle peut être enrichi au fur et à mesure de l'avancement des connaissances en matière de croissance racinaire.

L'orientation de croissance est également calculée par un module chargé de décrire les tropismes (géotropisme notamment) et les réactions aux contraintes mécaniques (contournements d'obstacles par exemple).

Sous sa forme actuelle, le modèle simule uniquement la courbure géotropique des racines.

2.3. Ramification des axes

2.3.1. Localisation de la ramification

Les hypothèses concernant la localisation (et donc le moment d'apparition) des racines latérales reprennent les observations faites par d'autres auteurs sur différentes espèces, aussi bien sur céréales [5, 11], que sur arbres [12]. Ainsi, la

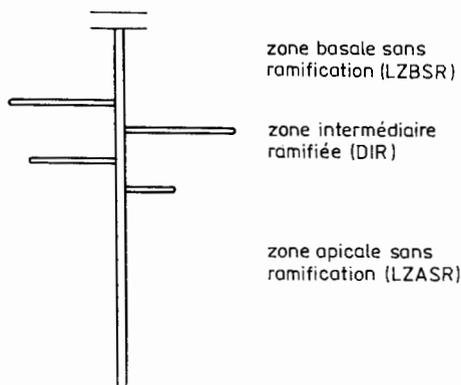


Fig. 1. Description des différentes zones sur une racine, et paramètres associés

Fig. 1. Description of the different zones on the root and the associated parameters

racine peut être découpée en trois zones (fig. 1) : une zone basale sans ramification, une zone intermédiaire où les ramifications sont distribuées relativement régulièrement, et une zone apicale sans ramification. L'émission de racines latérales se fait à l'interface de ces deux dernières zones. Au cours de l'allongement de l'axe, la zone ramifiée s'étend en suivant la progression de l'apex [13].

Dans le modèle, nous supposons qu'un axe ne peut se ramifier que quand il a atteint une certaine longueur seuil (paramètre LZASR : longueur de la zone apicale sans ramification). De plus, sa ramification est strictement acropète de s'effectuer dès que la distance entre l'apex et la dernière ramification émise est supérieure à cette même longueur seuil.

Les ramifications sont supposées être séparées les unes des autres par une certaine distance inter-ramification le long d'un axe (paramètre DIR: distance inter-ramification). Dès qu'une ramification est émise, elle est située à cette distance (DIR) de la précédente, ou à une distance définie par rapport à la base (paramètre LZBSR: longueur de la zone basale sans ramification) il s'agit de la première ramification de l'axe.

La vision simplificatrice que nous présentons ici n'est proche de la réalité que lorsque la racine pousse sans trop de perturbations, dans un milieu homogène. Les paramètres définis ont alors une relative stabilité, et traduisent un ensemble de corrélations morphogénétiques. Dans le cas où la croissance d'un pivot est inhibée par exemple, ces paramètres de localisation des ramifications sont profondément modifiés [16, 17].

2.3.2. Orientation de la ramification

Le départ d'un axe doit être également orienté dans l'espace (vecteur de ramification). Nous caractérisons cette orientation par deux angles: l'angle d'insertion (AI) et l'angle de génératrice (AG).

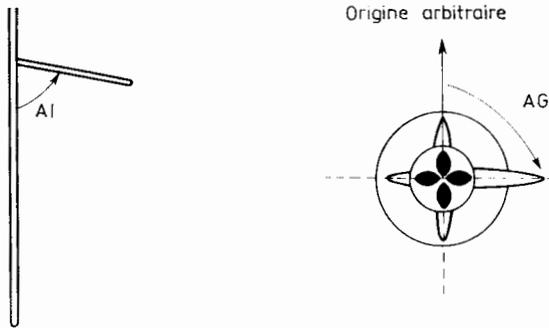


Fig. 2. Orientation de la ramification avec paramètres de caractérisation
Fig. 2. Orientation of the branching with the characteristic parameters

L'angle d'insertion est défini comme l'angle entre l'axe mère et sa ramification dans le plan de ces deux axes.

Dans le sens radial, l'émergence des racines latérales se fait suivant un schéma généralement précis, soit juste en face des pôles de protoxylème pour une majorité d'espèces, soit entre ces pôles chez quelques familles. Il en résulte des alignements des racines latérales suivant les génératrices d'un axe [13]. De la même façon que sur les parties aériennes donc, il y a sur un axe un nombre limité de directions d'émergence des ramifications. Cependant, on ne rencontre pas sur

les racines une "rhizotaxie" qui serait l'analogue de la phyllotaxie caulinaire [3].

Le modèle suppose que les génératrices sont régulièrement réparties autour de l'axe, et qu'il suffit donc d'en connaître le nombre (NG) pour en déduire les différentes orientations, ou angles (AG). A chaque ramification émise, le numéro de la génératrice d'origine est tiré au hasard, et l'angle d'orientation radiale automatiquement déduit.

$AG = 2\pi N/NG$ (N étant un entier tiré au hasard entre 1 et NG inclus, pour chaque racine émise).

2.4. Paramètres du modèle

Finalement, pour chacun des ordres racinaires que l'on veut décrire, on utilise un jeu de paramètres qui concernent ses lois de croissance et de ramification.

T a b l e a u 1. Récapitulatif des noms de paramètres utilisés avec leur unité
T a b l e 1. The list of the parameters used with their dimensions

Paramètre	Signification	Dimension
L	élongation de l'axe pendant un pas de temps	longueur/temps
LZASR	longueur de la zone apicale sans ramification	longueur
LZBSR	longueur de la zone basale sans ramification	longueur
DIR	distance entre deux ramifications successives	longueur
AI	angle d'insertion	angle
NG	nombre de génératrices	-

Le nombre final de paramètres va dépendre de la complexité des sous-modèles que l'on veut introduire, pouvant contenir eux-mêmes un ensemble de paramètres de second niveau.

Au minimum, nous devons décrire pour chaque ordre:

- l'élongation (L),
- les longueurs: de la zone apicale ramification (LZASR), de la zone basale sans ramification (LZBSR), et entre ramifications (DIR),
- l'angle d'insertion (AI),
- le nombre de génératrices (NG).

La structure du modèle permet de tirer au hasard chacun des paramètres dans une distribution connue; le modèle devient alors stochastique.

3. SORTIES DE VALIDATION

3.1. Introduction

L'estimation des paramètres et la validation de ce modèle posent bien sûr les problèmes liés aux difficultés d'observation des systèmes racinaires [1]. Si le suivi de la croissance et du développement est relativement aisé pour de jeunes

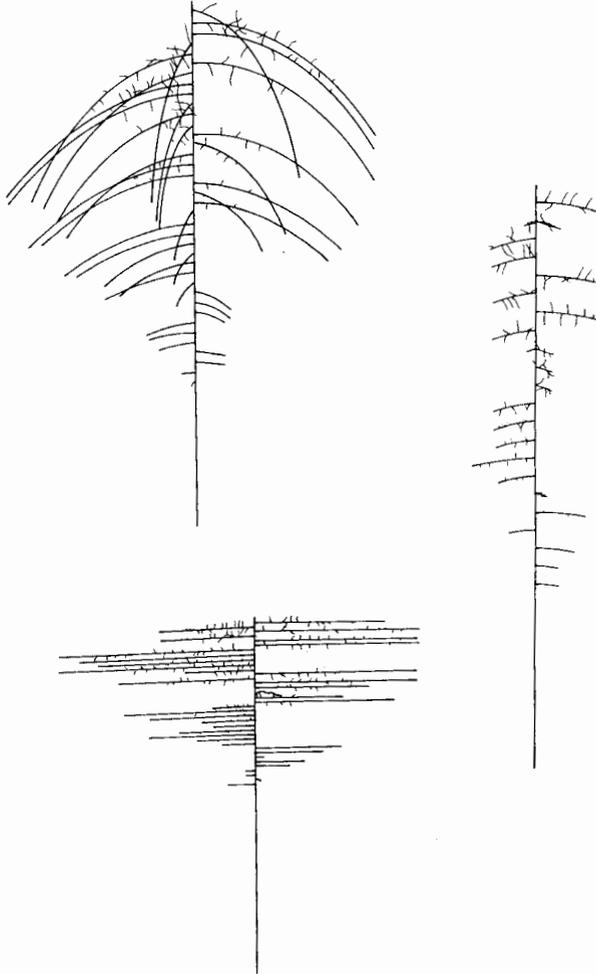


Fig. 3. Projection de quelques structures tri-dimensionnelles simulées en faisant varier les paramètres

Fig. 3. Projection of some simulated three-dimensional structures for the various parameters

plantes élevées en conteneurs sur substrats simples, il reste difficile à réaliser in situ.

Comme ce type de modèle décrit la cinétique de croissance et de développement ainsi que la structure et la disposition spatiale du système racinaire, il peut être validé à ces différents niveaux, suivant différents critères. Les critères étant a priori très nombreux, il convient de définir et de choisir les plus pertinents pour l'utilisation potentielle du modèle.

Nous donnons ici quelques exemples de sorties du modèle architectural pour en illustrer la richesse et les possibilités de validation à partir de données classiquement recueillies sur les racines.

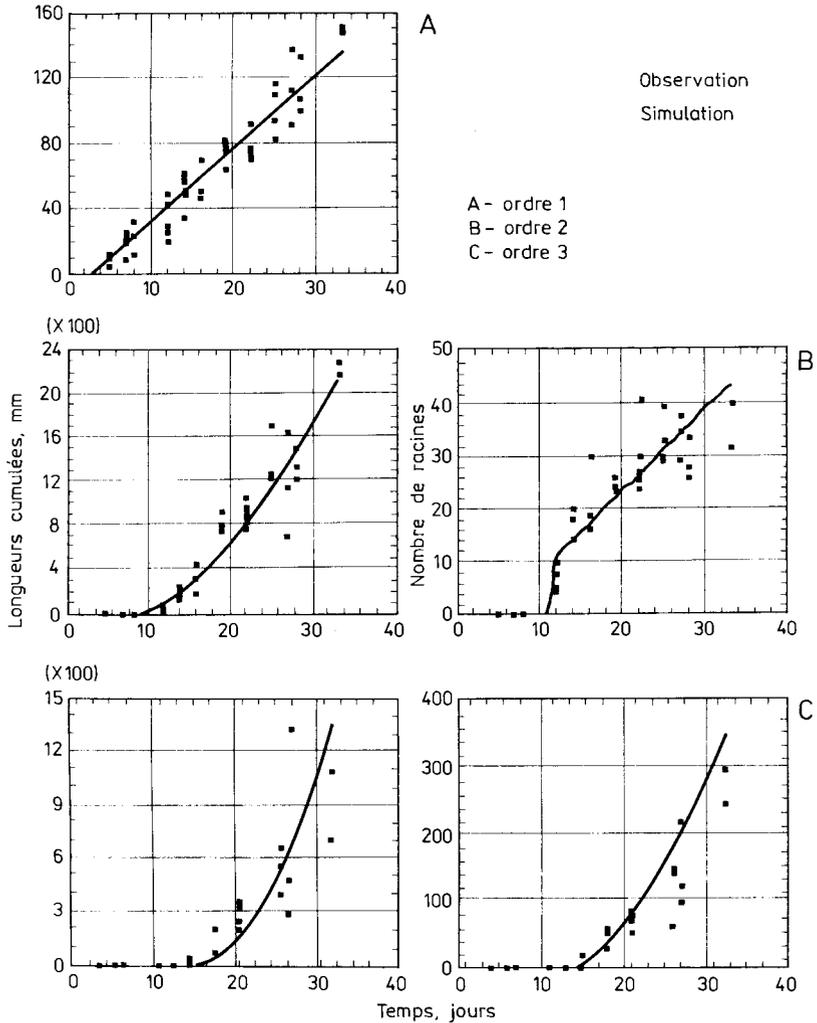


Fig. 4. Cinétiques de croissance et développement, valeurs observées et simulées par le modèle

Fig. 4. Kinetics of the growth and the development, simulated by the model and values observed

3.2. Validations visuelles

Différents auteurs ont essayé de représenter les systèmes racinaires sous forme de croquis ou de photos, à partir d'observations faites après excavation [10] ou en rhizotron. Sur ces bases morphologiques, des classifications ont été réalisées [2, 8, 20].

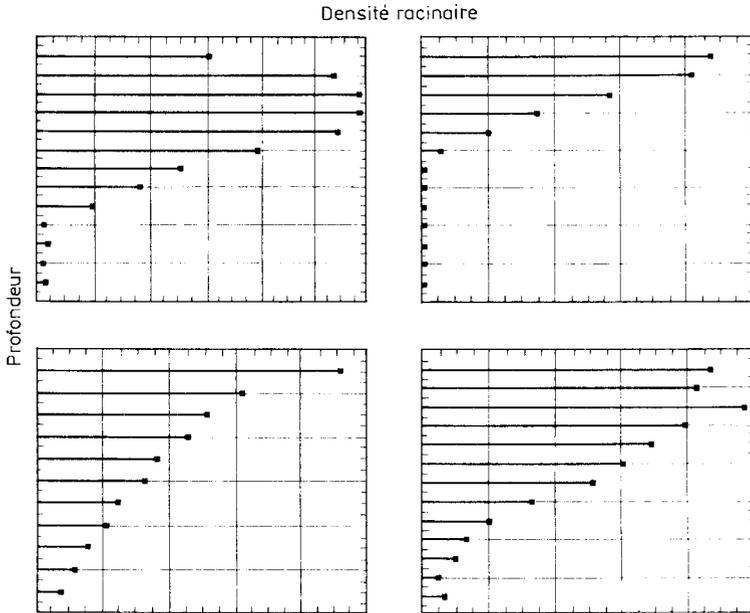


Fig. 5. Profils d'enracinement

Fig. 5. Rooting profiles

La figure 3 montre quelques exemples de formes obtenues en faisant varier les paramètres du modèle. Ces formes peuvent être rapprochées des types de systèmes racinaires définis par Cannon [2] sur des bases morphologiques et écologiques.

3.3. Validations concernant la chronologie du développement

La validation peut être faite en comparant des cinétiques observées et simulées d'apparition et de croissance de divers types d'axes.

Sur la figure 4 nous présentons des comparaisons de cinétiques simulées par le modèle et observées sur jeunes pêcheurs (*Prunus persica* variété INRA GF 305) cultivés sur vermiculite à 21°C. Les paramètres ont été estimés sur une expérimentation indépendante.

3.4. Profils d'enracinement

Les profils d'enracinement (relations profondeur-densité racinaire) sont abondants dans la littérature [4] car ils constituent une représentation naturelle des données obtenues en prélevant des carottes de sol. La densité racinaire y est exprimée généralement par unité de volume, en longueur ou en masse, surface, nombre d'apex, etc. Il est bien sûr tout à fait possible de calculer un profil

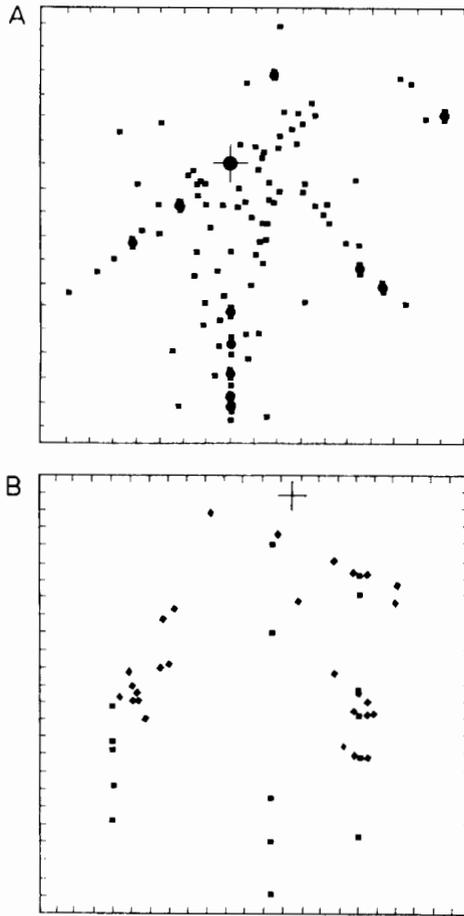


Fig. 6. Cartes d'impacts simulées à partir d'une architecture racinaire. Les diamètres varient suivant les ordres racinaires coupés. Chaque croix représente la base de la plante sur le plan de coupe
 A - coupe horizontale, B - coupe verticale

Fig. 6. Maps of the simulated punching points going from the root architecture. The diameters change according to the cutted orders. Each cross represents the projection of the base plate to the cutted plane
 A - horizontal cross section, B - vertical cross section

d'enracinement à partir d'une structure simulée. La figure 5 en montre quelques exemples. Par conséquent, on peut étudier la sensibilité du profil aux variations des paramètres du modèle.

3.5. Cartes d'impacts

Lorsque l'hypothèse d'homogénéité racinaire dans le plan horizontal n'est pas valide, le profil d'enracinement mono-dimensionnel perd beaucoup de sa valeur. L'hétérogénéité de l'enracinement peut être induite par l'isolement des plantes dans certains peuplements [6] ou par des hétérogénéités dans la structure du sol [19].

Dans ces situations, il devient nécessaire de décrire plus en détail la distribution spatiale des racines. L'élément de validation du modèle peut être alors une carte d'impacts racinaires obtenue sur un front de tranchée, horizontal ou vertical [1].

La coupe par un plan (choisi par l'utilisateur) d'une structure racinaire simulée permet d'obtenir une carte d'impacts théorique (fig. 6) que l'on peut confronter à la réalité.

4. CONCLUSION

Le modèle d'architecture du système racinaire est un outil d'analyse et de synthèse.

Du point de vue de l'analyse, il permet en effet de répertorier explicitement les paramètres à mesurer ou à étudier pour être capable de reconstituer dans le temps l'architecture du système racinaire. Ainsi peut-il mettre en évidence les domaines où les connaissances doivent être approfondies, et, par analyse de sensibilité, de hiérarchiser l'importance des différents paramètres.

Le modèle permet également de lier à un moment donné un ensemble de connaissances en une synthèse qu'il est possible de confronter à la réalité grâce aux "sorties".

Cette modélisation est aussi utile à l'agronomie pour l'étude des facteurs du milieu (sol notamment) sur la dynamique de distribution racinaire, qu'au sélectionner pour la sélection précoce sur des critères de morphologie du système racinaire.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. Böhm W.: Methods of studying root systems. Ecological Studies, Springer-Verlag, 1979.
2. Cannon W. A.: A tentative classification of root systems. Ecology, 30, 542, 1949.
3. Charlton W. A.: Patterns of distribution of lateral root primordia. Ann. Bot., 51, 417, 1983.
4. Gerwitz A., Page E. R.: An empirical mathematical model to describe plant root systems. J. appl. Ecol., 11, 773, 1974.
5. Hackett C., Rose D. A.: A model of the extension and branching of a seminal root of barley, and its use in studying relations between root dimensions. 1. The model. Aust. J. Biol. Sci., 25, 669, 1972.
6. Hunt E. R., Noel P. S.: A two-dimensional model for water uptake by desert succulents: implications of root distribution. Ann. Bot., 59, 559, 1987.
7. Jenik J.: Roots and root systems in tropical trees: morphologic and ecologic aspects. Fourth Cabot symposium. Harvard forest, Petersham, Massachusetts, 1976/04/26-30. [In:] Tomlinson P. B., Zimmermann M. H. (Eds): Tropical trees as living systems. 14, 323-349. Cambridge University Press, 1978.
8. Kahn F.: Analyse structurale des systèmes racinaires des plantes ligneuses de la forêt tropicale dense humide. Candollea, 32, 321.
9. Klepper B., Belford R. K., Rickman R. W.: Root and shoot development in winter wheat. Agron. J., 76, 117, 1984.
10. Kutschera L.: Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkrauter und Kulturpflanzen. DLG-Verlags-GmbH, Frankfurt am Main, 1960.
11. Lungley D. R.: The growth of root systems. A numerical computer simulation model. Plant Soil, 38, 145, 1973.
12. Lyford W. H.: Development of the root system of northern red oak (*Quercus rubra* L.). Harvard Forest Paper, 21, Harvard University, Petersham, Massachusetts, 1980.
13. McCully M. E.: The development of lateral roots. [In:] Torrey J. G., Clarkson D. T. (Eds): The development and function of roots. 105. Academic Press. London, 1975.
14. Pagès L.: Modèles descriptifs de la morphologie et de la croissance des systèmes racinaires (revue bibliographique). Note interne, INRA, Station d'Agronomie, Montfavet, 1987.
15. Picard D., Jordan M. D., Trendel R.: Rythme d'apparition des racines primaires du maïs (*Zea mays* L.). 1. Etude détaillée pour une variété en un lieu donné. Agronomie, 5, 67, 1985.
16. Pilet P. E.: Growth inhibitor from the root cap of *Zea mays*. Planta, 111, 275, 1973.
17. Riedacker A., Belgrand M.: Morphogénèse des systèmes racinaires des semis et boutures de Chêne pédonculé. Plant Soil, 71, 131, 1983.
18. Rose D. A.: The description of the growth of root systems. Plant Soil, 75, 405, 1983.
19. Tardieu F., Manichon H.: Caractérisation en tant que capteur d'eau de l'enracinement du maïs en parcelle cultivée. 2. Une méthode d'étude de la répartition verticale et horizontale des racines. Agronomie, 6, 415, 1986.
20. Weaver J. E.: Classification of root systems of forbs of grassland and a consideration of their significance. Ecology, 39, 393, 1958.

L. Pagés

MODELLING THE ROOT SYSTEM ARCHITECTURE

S u m m a r y

In this paper, a mathematical simulation model of the three-dimensional root system architecture is presented. It is a numerical computer model with discrete time steps. At each time step, the axes of the root system are elongated and possibly branched by the program. The basic rules, for axes growth and branching, are a translation of the knowledge on root system morphogenesis. From the three-dimensional branched pattern, it is easy to compute various outputs which can be compared to observed data. Some examples of possible model validations are presented.

L. Pagés

PRZESTRZENNE MODELOWANIE SYSTEMU KORZENIOWEGO

S t r e s z c z e n i e

Przedstawiono matematyczny model z zastosowaniem dyskretnego kroku czasowego symulujący przestrzenne rozmieszczenie systemu korzeniowego. Przy każdym kroku czasowym oś korzeniowa wydłuża się i tworzą się odgałęzienia boczne. Przyjęte założenia oparte są na cechach morfologicznych systemu korzeniowego. Z trójwymiarowego wzoru łatwo jest wyliczyć różne charakterystyki korzeni, które mogą być porównane z danymi doświadczalnymi. Przedstawiono kilka przykładów sprawdzających poprawność modelu.