UNIVERSITÉ MONTPELLIER 2
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THÈSE

présentée en vue d'obtenir le diplôme de DOCTORAT

Discipline : Mathématiques appliquées
Formation doctorale : Biologie Intégrative des Plantes
Ecole Doctorale : Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie - Environnement

DÉVELOPPEMENT D'UN MODÈLE CONTINU D'ENRACINEMENT BASÉ SUR L'AGRÉGATION DE L'ARCHITECTURE RACINAIRE DES PLANTES

par

Adrien BONNEU

soutenue le 23 novembre 2011 devant le jury composé de

M. Philippe HINSINGER	INRA	Président
M. Xavier DRAYE	UCL	Rapporteur
M. Jean LUBUMA	Université de Pretoria	Rapporteur
M. Claude DOUSSAN	INRA	Examinateur
M. Thierry FOURCAUD	CIRAD	Directeur de thèse
M. Michel LANGLAIS	Université de Bordeaux	Co-directeur de thèse
M. Yves DUMONT	CIRAD	Membre invité

Remerciements

Ce travail a été réalisé au CIRAD et plus particulièrement au sein de l'UMR AMAP (botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes).

Je tiens à remercier Thierry Fourcaud pour son encadrement de qualité, sa sympathie et sa bonne humeur.

Merci à Michel Langlais d'avoir accepté d'être le co-directeur de ma thèse, ainsi que Pierre Degond de m'avoir encouragé à poursuivre en thèse, après m'avoir initié lors de mon stage de master2 à la recherche.

Merci à Yves Dumont, qui, dès son arrivée au laboratoire, s'est fortement impliqué pour les aspects numériques et modélisation de la thèse.

Merci à Jean-François Barczi, Hervé Rey et Christophe Jourdan, pour les différentes discussions que l'on a pu avoir et pour les connaissances qu'ils m'ont apportées concernant la modélisation et le développement des systèmes racinaires.

Merci à Claire Atger pour les discussions sur les racines et leurs fonctionnements biologiques, qui m'ont permis d'acquérir le minimum de connaissances biologiques en début de thèse.

Merci à Loïc Pagès pour sa collaboration concernant les résultats issus du logiciel RootTyp permettant la calibration du modèle proposé dans cette thèse.

Merci à Mickaël Belluau pour son aide précieuse concernant la mise en forme de certaines figures présentes dans ce document.

Merci aux différents thésards et stagiaires de l'AMAP, avec qui j'ai pu échanger sur des sujets pluridisciplinaires, allant de l'informatique à la botanique.

Merci à Anaïs pour son soutien et sa disponibilité. Elle a su m'apporter équilibre et sérénité dans les moments difficiles.

Bien évidemment, un grand merci à mes parents et mes soeurs. Sans eux, je ne serais pas arrivé à ce niveau là. Ils ont toujours été là pour moi et ont toujours su me motiver et me donner confiance en moi.

Résumé

La modélisation et la simulation de la croissance racinaire des plantes en relation avec l'eau et le transfert de nutriments dans le sol constituent un défi majeur permettant des applications dans diverses thématiques de recherche. Les modèles de croissance racinaire ont été classés en SM (Structural Models), FSM (Functional Structural Models) et DBM (Density Based Models). Les modèles basés sur des représentations explicites de la structure du système racinaire simulent des systèmes de manière réaliste. Les modèles basés sur des densités agrègent le développement racinaire et décrivent l'évolution de densités racinaires dans l'espace et le temps. Le principal avantage de ce type de modèles basés sur des formulations continues est le temps de calcul qui est indépendant du nombre de racines, ce qui est particulièrement utile pour des applications à l'échelle d'une population de plantes. De plus, l'utilisation de modèles continus facilite le couplage avec d'autres modèles fonctionnels et physiques qui sont aussi basés sur des équations continues, tel que le transport de nutriments et d'eau dans le sol.

Le but de la thèse est de proposer un modèle continu générique (i.e. applicable à une large diversité d'architectures racinaires) et minimal (i.e. avec le moins de paramètres possibles), basé sur une équation aux dérivées partielles. Ce modèle est présenté en 3D et considère le nombre d'apex par unité de volume comme étant la variable de sortie. L'équation est composée de trois principaux phénomènes physiques, à savoir l'advection, la diffusion et la réaction, qui agrègent différents processus racinaires de développement et d'architecture, e.g. la croissance primaire, la ramification et la mortalité. Un schéma numérique basé sur la méthode de splitting d'opérateurs est proposée afin de résoudre l'équation en séparant les trois opérateurs physiques. C'est une méthode puissante et numériquement consistante qui permet de choisir des schémas numériques appropriés pour chaque opérateur.

Des données observées avec leur variabilité, qui sont codées en utilisant les modèles architecturaux, permettent la calibration du modèle continu. Le modèle continu est donc utilisé afin de simuler l'évolution spatio-temporelle de la densité moyenne du nombre d'apex pour des systèmes racinaires dont les développements diffèrent. L'évaluation de cette approche de modélisation est traitée sur : 1- des racines horizontales d'eucalyptus, chacune contrôlée par un apex principal ; 2- des systèmes centralisés, e.g. les systèmes du maïs, et 3- des systèmes décentralisés, e.g. les systèmes de chiendent. Les résultats de la méthode de calibration sont satisfaisants et ont permis de définir et simuler diverses stratégies de croissance racinaire.

Mots clés : advection, diffusion, réaction, méthode de splitting, calibration, eucalyptus, systèmes racinaires centralisés/décentralisés

Abstract

Modelling and simulating plant root growth in connection with soil water and nutrient transfer is an important challenge that finds applications in many fields of research. Root growth models have been classified into SM (Structural Models), FSM (Functional Structural Models) and DBM (Density Based Models). Models based on explicit representations of root system structures simulate realistic patterns. Density based models aggregate root development and describe the evolution of root densities in space and time. The main advantage of this kind of models based on continuous formulation is that the computational time is independent of the number of roots, which is especially useful for applications at the plant stand scale. Moreover, the use of continuous models facilitates coupling with other functional and physical models that are also based on continuous equations such as water and nutrient transport.

The aim of the thesis is to propose a minimal (i.e. involving a minimum number of parameters) and generic (i.e. applicable to a wide range of root architectures) continuous model based on a partial differential equation. This model is presented in a 3D form and considers the number of apices per unit volume of soil as output variable. The equation includes three main physical phenomena, namely advection, diffusion and reaction, which aggregate different aspects of root architectural and developmental rules, e.g. primary growth, branching and mortality. A numerical scheme based on an operator splitting method is proposed to solve the equation by separating the three different processes. It is a powerful and consistent numerical method that allows the use of appropriate numerical scheme for each operator.

Observed data with their variability, which are encoded using architectural models, are used to calibrate the continuous model. The continuous model is then used to simulate the spatio-temporal evolution of the mean density of apex number for root systems with different developmental rules. The evaluation of this modelling approach is carried out on : 1- horizontal roots of eucalyptus that are controlled by a main apex ; 2- centralized systems, e.g. maize root systems, and 3- decentralized root systems, e.g. couch grass root systems.
The results of the calibration method were satisfactory and allowed us to define and simulate different root growth strategies.

Key words : advection, diffusion, reaction, splitting method, calibration, eucalyptus, centralized/non-centralized root systems

Table des matières

Introduction générale **7**

I Synthèse bibliographique 11

1 Les racines **12**
1.1 Les racines et leurs fonctionnements 12
1.1.1 Organisation de la racine 12
1.1.2 Croissance racinaire 13
1.1.3 Principe d'absorption 14
1.1.4 Classification des racines 15
1.1.5 Diversité structurale et fonctionnelle 16
1.2 Développement du système racinaire 17
1.2.1 Phases de développement 17
1.2.2 La réitération 18
1.2.3 Stratégies de croissance 18

2 Les modèles de croissance racinaire **22**
2.1 Modèles de structure 22
2.1.1 Processus racinaires principaux 22
2.1.2 Quelques modèles 24
2.2 Modèles de densités 38
2.2.1 Approches diverses 39
2.2.2 Modèles d'équations continues 43
2.3 Conclusion de la synthèse 51

3 Premières simulations **53**
3.1 Le modèle simplifié 53
3.2 Modification du modèle de Bastian 54
3.2.1 Impédance mécanique du sol 54
3.2.2 Modélisation multi-sources 56
3.3 Discrétisation 2D 57

3.3.1 Schémas numériques . . . 57
3.3.2 Positivité de la variable n . . . 59
3.4 Résultats numériques . . . 60
3.4.1 Influence des paramètres de croissance . . . 60
3.4.2 Hétérogénéité du sol . . . 63
3.4.3 Influence de la condition initiale . . . 65
3.4.4 Impédance du sol . . . 71
3.4.5 Simulation multi-sources . . . 73

Conclusion de la partie I **76**

II Développement d'un modèle continu **79**

4 Proposition d'un modèle continu général **80**
4.1 Analogies biologiques des opérateurs physiques . . . 80
4.1.1 L'advection . . . 81
4.1.2 La diffusion . . . 83
4.1.3 Phénomène de réaction . . . 86
4.2 Présentation du modèle général . . . 87
4.2.1 Modèle général . . . 87
4.2.2 Méthode de splitting d'opérateurs . . . 89
4.3 Schémas numériques . . . 92
4.3.1 Maillage du domaine . . . 92
4.3.2 Discrétisation de l'advection . . . 93
4.3.3 Discrétisation de la diffusion . . . 96
4.3.4 Discrétisation de la réaction . . . 100
4.4 Simulations conceptuelles . . . 101
4.4.1 Tests numériques 1D . . . 101
4.4.2 Différents types de systèmes racinaires . . . 106

5 Résultats numériques **113**
5.1 Méthode de calibration . . . 113
5.1.1 Ordre du splitting pour l'optimisation . . . 113
5.1.2 Deux possibilités de calibration . . . 114
5.2 Logiciels pour l'extraction de données . . . 116
5.2.1 AMAPsim . . . 116
5.2.2 RootTyp . . . 117
5.3 Cas d'étude 1 : les racines horizontales d'Eucalyptus . . . 118
5.3.1 Données architecturales et simplifications du modèle . . . 118
5.3.2 Simulations numériques . . . 120
5.4 Cas d'étude 2 : Système racinaire du maïs . . . 128
5.4.1 Données architecturales . . . 128
5.4.2 Simulations numériques . . . 132
5.5 Cas d'étude 3 : Système décentralisé . . . 144

5.5.1 Données architecturales 144
5.5.2 Choix des paramètres 146
5.5.3 Calibration du modèle 3D 146

Conclusion de la partie II **153**

6 Discussion générale **155**
6.1 Modèle continu 155
6.1.1 Hypothèses 155
6.1.2 Conditions aux limites et initiales 157
6.1.3 Méthode numérique 157
6.2 Résultats 159
6.2.1 Confrontation à des données d'architecture 159
6.2.2 Méthode de calibration 159
6.2.3 Un pas en avant vers la généricité 161
6.3 Perspectives 162
6.3.1 Méthode d'apprentissage sur d'autres systèmes 162
6.3.2 Couplages 162

Annexes **165**
Annexe A : rappels sur les θ-schémas 165
Annexe B : schéma d'advection-diffusion 166

Introduction générale

La prédiction des interactions physiques entre le sol, la plante et l'air constitue un enjeu scientifique majeur. L'évolution démographique étant en perpétuelle croissance, la compréhension de ces interactions permettrait un meilleur contrôle des écosystèmes et des ressources naturelles, notamment en eau, une meilleure maîtrise des impacts du changement climatique sur l'environnement, et ainsi une gestion optimisée des techniques agricoles suivant les zones géographiques.
La plante est à l'interface des interactions sol/air. En effet, la partie aérienne permet principalement l'absorption du dioxyde de carbone et le rejet d'oxygène dans l'air (photosynthèse). Elle interagit avec les phénomènes abiotiques, tels que la lumière, la pluie, la sècheresse, les vents, ainsi qu'avec des facteurs biotiques (compétitions inter et intraspécifiques, symbioses, etc.). Son système racinaire permet son ancrage dans le sol, l'absorption d'eau et de nutriments et assure le transport nutritif vers la partie aérienne. De plus, il est au coeur des symbioses avec les bactéries et les champignons.
La rhizosphère est une composante importante du continuum sol/plante/atmosphère. Elle constitue une zone de sol où se produisent de fortes interactions entre les organismes y vivant et les systèmes racinaires des plantes. Le développement spatio-temporel d'un système racinaire dépend de facteurs internes (propres à l'espèce), mais aussi de facteurs externes liés à l'évolution de l'environnement dans lequel pousse la plante [65]. Le système racinaire constitue un réseau organisé composé de différents types de racines se ramifiant dans le sol [69, 80]. La stratégie de croissance et la réaction aux modifications du milieu diffèrent selon les types racinaires. On peut considérer qu'un système racinaire d'arbre est composé de deux grandes familles de racines (comportant chacune un certain nombre de types racinaires) : les racines de structure jouant un rôle mécanique majeur dans l'ancrage de la plante, et les racines fines permettant principalement l'absorption d'eau et de nutriments. Dans ce rapport, On définit "l'architecture racinaire" comme étant la structure d'un système racinaire (géométrie et topologie), dont la croissance et le développement sont plastiques, et peuvent être modifiés par des facteurs édaphiques [69].
La modélisation spatio-temporelle de la croissance aérienne des plantes intègre rarement le développement du système racinaire. Il est souvent considéré comme un sous compartiment du système entier. Par exemple, le modèle Greenlab [112] fait partie de la génération des modèles développant la structure de la plante en prenant en compte des

réactions à des processus biologiques (modèle dit structure-fonction). Il intègre l'évolution de l'architecture d'une plante au cours du temps, et des fonctions d'allocation en carbone. Dans ce modèle, la plante est en effet divisée en compartiments agissant comme des source-puits en carbone. Cependant, le système racinaire est considéré comme un puits et non comme une source. Certains modèles "plante entière", tels que les modèles GRAAL [36] et SPACSYS [110] ont vu le jour afin de simuler la structure de la partie aérienne et de la partie souterraine, répondant à des questions biologiques spécifiques. De manière générale, la connaissance sur les systèmes racinaires dans un environnement donné n'est pas encore suffisante pour avoir un modèle couplé, réagissant à des conditions climatiques variables (forte précipitation, sècheresse) ou à des contraintes aériennes significatives (vents forts, tempêtes). La simulation numérique des systèmes racinaires en interaction avec le sol n'est pas explicitement prise en compte dans la modélisation plante-entière et nécessite donc d'être développée.

La problématique de ce projet de thèse consiste à développer un modèle d'enracinement à l'échelle individuelle agrégeant un maximum de connaissances sur le développement racinaire. Il doit pouvoir être adapté à des simulations de populations d'espèces, et permettre le couplage avec les interactions du sol.
La modélisation de la croissance des systèmes racinaires basée sur la connaissance de leur développement individuel permet le couplage avec l'évolution des conditions locales du sol. Cette modélisation couplée peut être extrêmement utile à la compréhension du fonctionnement de la plante entière dans son environnement, ainsi qu' à l'étude des effets de la compétition interspécifique pour l'acquisition des ressources, dans un environnement modulé par des perturbations climatiques. D'autres applications prédictives sont envisageables, comme par exemple en éco-ingénierie des pentes [26, 44]. En effet, il est possible de stabiliser des sols en pente par la plantation d'arbres, afin d'éviter l'érosion et les glissements de terrain. Pour cela, la simulation spatio-temporelle de la croissance racinaire et notamment la localisation des zones les plus denses des racines fines permettant le calcul de la cohésion du sol sont indispensables à la prédiction du renforcement du sol par les racines.

Plusieurs types de modèles de croissance racinaire ont vu le jour depuis que l'outil informatique a permis la simulation numérique. Les premiers modèles sont apparus dans la littérature il y a moins d'un demi siècle, les pionniers étant Lungley [68], Diggle [33], ainsi que Pagès et Aries [82]. C'est le début de la génération des modèles développant la structure du système racinaire au cours du temps, en reconstruisant, segments racinaires par segments racinaires, le système tout entier [23, 43, 55, 70, 77, 87]. Certains d'entre eux intègrent le fonctionnement et la réaction à des conditions de sol comme la compaction, la présence de nutriments, etc [35, 99]. La modélisation de l'architecture racinaire au cours du temps est la plus réaliste et peut permettre de détailler le développement du système par types de racines. Ceci nous permet d'observer et de comprendre le fonctionnement de chacun des types racinaires dans un environnement donné. Cependant, il est très difficile d'observer un système racinaire dans sa totalité (des racines de structures jusqu'aux racines les plus fines), sans modifier le comportement du système

lui même [28, 67, 105]. Même si des protocoles relativement complexes permettent de réaliser ces observations, l'inconvénient principal de cette approche de modélisation est le temps de calcul pour créer l'architecture du système au cours du temps. En effet ces modèles dépendent du nombre de racines du système que l'on veut simuler. La simulation d'un nombre important de grosses racines de structure jusqu'aux racines les plus fines, comme pour un système racinaire d'arbres forestiers, demande du temps et une forte capacité de calcul informatique. La simulation à l'échelle du peuplement avec ce type de modélisation devient donc compliquée, voire impossible.
Dans l'idée d'un modèle dont un des objectifs est de réaliser des simulations à grande échelle, il est indispensable d'utiliser d'autres types de modélisations moins coûteuses numériquement. Plusieurs approches ont été développées, allant de modèles fonctionnels sans description spatiale du système [22, 95], simulant l'évolution temporelle de variables racinaires telles que la longueur ou le nombre, à des descriptions spatio-temporelles de densités racinaires [10, 42, 52, 75, 93]. Les modèles basés sur l'évolution spatio-temporelle de densités racinaires (longueur, nombre d'apex, volume, aire des sections apicales, etc.), sont la plupart du temps, modélisés à l'aide d'équations continues [1]. Ces modèles ont l'avantage non négligeable, d'être indépendants du nombre de racines présentes dans le système, et sont donc plus rapides à simuler. De plus, il a été montré dans le cas du Pin maritime [40], qu'une architecture racinaire à un instant donné, plongée dans un domaine discrétisé, permettait d'en extraire plusieurs informations de densités racinaires, telles que la densité de longueur, de volume, du nombre d'apex et d'angle d'insertion. Il est possible, à l'aide de la connaissance spatiale de ces densités, de reconstruire une architecture racinaire. Ce type de modélisation semble donc bien adapté à la problématique. Pour cela, ces équations doivent être testées à l'échelle individuelle dans un premier temps, afin de comprendre l'influence des paramètres du modèle continu sur le développement du système racinaire.

L'objectif de cette thèse consiste à développer et formaliser un modèle spatio-temporel continu, rapide, simple, simulant différents types de systèmes racinaires dans un environnement contrôlé. Le type de modélisation choisi doit permettre d'envisager le couplage avec le sol et la simulation de systèmes racinaires à l'échelle du peuplement. Les modèles continus basés sur les équations aux dérivées partielles répondent à ces caractéristiques, mais il est nécessaire d'établir des liens entre les paramètres du modèle et les processus racinaires qu'ils simulent.

Ce rapport a été scindé en deux parties. La première partie fait un état de l'art sur les connaissances publiées à ce jour. Tout d'abord, une brève description du développement biologique des racines et du système ramifié qu'elles développent, est présentée (Chapitre 1), afin de comprendre la complexité du développement racinaire. Ensuite, les principaux processus de développement racinaire à modéliser sont détaillés. Une description des différents modèles existant dans la littérature est donnée (Chapitre 2). Les différents modèles de croissance racinaire recensés ont été classés en trois grandes familles

1. Dans la liste des modèles basés sur des densités, seul le modèle de Mulia *et al.* [75] n'est pas formulé à l'aide d'équations continues (cf paragraphe 2.2).

allant de modèles décrivant explicitement le développement topologique et géométrique du système pas à pas, aux modèles agrégeant la structure du système en fournissant des informations sur des densités racinaires. Enfin, un modèle de la littérature a été choisi afin de tester ses capacités à simuler des stratégies de croissance (Chapitre 3). A partir de ce modèle, des effets comme l'impédance du sol, une répartition hétérogène des nutriments dans le sol, et des simulations multi-sources avec prise en compte de la compétition, ont été ajoutés. Cette première partie permet de réaliser un bilan global de la modélisation de la croissance racinaire dans la littérature et de comprendre les choix effectués dans la formalisation du modèle proposé dans la seconde partie.
La deuxième partie présente un modèle continu de croissance basé sur trois opérateurs physiques afin de répondre à la problématique principale (Chapitre 4). Il est suffisamment flexible pour y intégrer les effets étudiés dans le chapitre 3. Des analogies biologiques ont été établies entre ces opérateurs et les principaux processus racinaires. Une méthode numérique stable et efficace est proposée afin de résoudre le problème continu. Ensuite des résultats de calibration sur des données simulées basée sur des observations, sont présentés et discutés (Chapitre 5). Pour cela, la méthode de calibration choisie et les logiciels utilisés pour l'extraction des données simulées sont détaillés. Enfin, le modèle continu est calibré afin de simuler trois cas d'études dont les stratégies de croissance diffèrent, caractérisant ainsi la flexibilité d'un tel modèle. Il est voué à être intégré dans un modèle de stabilité des pentes [59] et couplé à un modèle de transfert d'eau et de nutriments dans le sol (par exemple dans le logiciel MIN3P [72]), dans le cadre d'un projet visant à regrouper les connaissances sur le développement biologique des systèmes racinaires dans son milieu et leurs modélisations (projet Rhizopolis).

Première partie

Synthèse bibliographique

Chapitre 1

Les racines

1.1 Les racines et leurs fonctionnements

En botanique, une racine est un organe souterrain d'une plante, même s'il existe des racines aériennes chez les plantes épiphytes par exemple. Elle diffère de la tige par plusieurs caractères : sa structure interne, son géotropisme positif, la présence d'une coiffe terminale et de poils absorbants, l'absence de feuilles, de fleurs et de bourgeons, même si des exceptions existent (cas des drageons).
Le système racinaire assure plusieurs fonctions essentielles au bon fonctionnement de la plante : ancrage, transport et prélèvement de l'eau et des sels minéraux dans le sol, transport et synthèses d'hormones, stockage et interactions avec des micro-organismes symbiotiques. Il est toutefois difficile d'étudier le système racinaire à causes de plusieurs obstacles méthodologiques : difficultés d'observation *in situ*, sensibilité aux variations du milieu, forte variabilité inter-individuelle. Cette introduction s'inspire et synthétise quelques notions énoncées dans la thèse de Claire Atger [7] et de celle de Yannick Le Roux [65], permettant de donner les définitions nécessaires au développement de modèles de croissance racinaire, pour les plantes.

1.1.1 Organisation de la racine

L'apex est la région terminale de la racine (non ramifiée). Elle porte souvent des poils absorbants qui sont les prolongements des cellules de l'épiderme (Figure 1.1).
Le méristème se situe dans l'apex derrière la coiffe. Le méristème apical est le point de croissance qui donne naissance aux cellules formant les tissus primaires construisant la racine. Il est protégé par la coiffe qui constitue l'ensemble de cellules recouvrant l'extrémité de la racine. La coiffe protège donc l'extrémité de la racine lors de sa progression dans le sol, sécrète un mucigel et intervient dans la définition de l'orientation de croissance racinaire. Il existe certaines espèces comme le marronnier, dont les racines n'ont pas de coiffe.
On appelle corps de la racine la zone où la racine s'allonge, se ramifie et s'épaissit. C'est dans cette zone que les tissus primaires issus du fonctionnement du point de croissance se différencient en prenant leur apparence et leur fonction (leur fonction est définitive quand la racine atteint un état mature). Il y a par exemple les tissus conducteurs : le

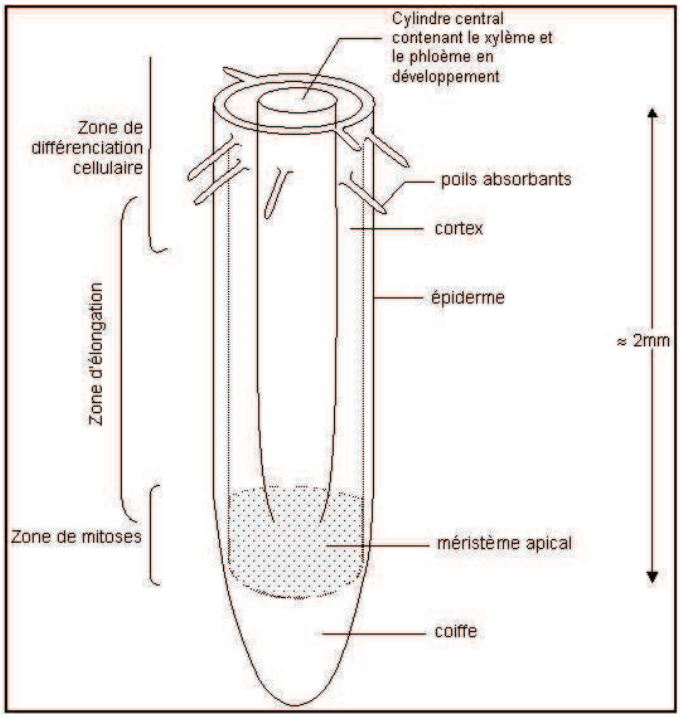


FIGURE 1.1 – Organisation du méristème racinaire (source : banque de schéma svt académie de Dijon http ://svt.ac-dijon.fr)

xylème conducteur de la sève montante (ou sève brute transportant eau et éléments minéraux) et le phloème conducteur de la sève descendante (ou sève élaborée transportant les produits synthétisés dans les feuilles). On trouve aussi des tissus de stockage (parenchyme), des tissus protecteurs, etc. Différentes zones peuvent être considérées le long d'une racine principale (figure 2.2 du paragraphe 2.1.1), comme notamment la zone apicale non ramifiée, la zone basale non ramifiée et la zone de ramification. Ces zones sont très souvent utilisées dans la modélisation de la dynamique de l'architecture du système racinaire (voir paragraphe 2.1).

1.1.2 Croissance racinaire

On parle de croissance primaire pour considérer l'élongation de la racine et de croissance secondaire pour l'augmentation en diamètre (croissance radiale) de la racine.

Dans le méristème, chaque cellule se divise en deux pour donner :

- vers l'extrémité de la racine (l'apex), une cellule regénérant la cellule qui lui donne naissance et assurant le maintien du méristème.
- vers la base de la racine (le corps), une cellule s'ajoutant à un des tissus formant le corps de la racine et participant à sa construction et son allongement.

La croissance primaire est le résultat de la division des cellules de son méristème et dépend donc du nombre de divisions cellulaires. La formation et la création d'une nouvelle racine est aussi fonction de son alimentation en substances élaborées par les feuilles de

la plante la nourrissant (en sucres par exemple), ou régulant sa croissance (hormones par exemple). La croissance de chaque racine se fait dans la zone apicale, et est donc sous le contrôle de la plante dans son ensemble mais varie selon de nombreux paramètres concernant l'environnement externe à la plante (facteurs exogènes) et à la plante elle-même (facteurs endogènes).

La croissance secondaire permet la croissance radiale (en diamètre) des racines. Elle est principalement, le résultat de l'activité du cambium vasculaire. En effet, le cambium vasculaire correspond à un méristème se divisant, produisant les cellules secondaires du xylème sur l'intérieur du méristème et les cellules secondaires du phloème sur l'extérieur. De manière générale, au cours des années, le cambium vasculaire développant de nouvelles cellules, les racines deviennent de plus en plus ligneuses, des anneaux se forment dans le xylème secondaire et les tissus situés à l'extérieur du cambium constituent une écorce épaisse et solide. La croissance secondaire n'est pas systématique selon les espèces et le type de racines considéré. Elle n'intervient pas (ou très faiblement) dans les systèmes racinaires de Monocotylédones [1].

1.1.3 Principe d'absorption

L'eau et les éléments nutritifs sont absorbés par la racine sous forme aqueuse et circulent en direction du xylème. Les portions jeunes des racines (âgées de quelques semaines) sont les portions les plus absorbantes. L'efficacité de l'absorption des nutriments répartis de manière hétérogène dans le sol dépend de caractéristiques morphologiques (la ramification entraîne un développement de racines latérales augmentant l'efficacité d'absorption) et structurelles telles que l'âge ou le diamètre des racines. Il est intéressant de noter que le fonctionnement racinaire est faible dans des régions de sol extrêmement sèches, mais aussi dans des zones saturées en eau. L'abondance des éléments minéraux essentiels tels que l'azote stimule l'activité racinaire. La richesse du sol agit directement sur l'allongement racinaire et la ramification. Cet effet peut influer sur la profondeur de l'enracinement et la distribution des racines dans le sol. Les sols les plus riches en minéraux ont des racines plus courtes et plus densément ramifiées que dans les sols pauvres où leur ramification est plus hétérogène. Identiquement à la teneur locale en eau, il y a deux seuils de concentration en minéraux en deçà et au-delà desquels le fonctionnement des racines n'est plus possible. La tolérance des racines aux différents éléments minéraux et la valeur de ces seuils, différent selon les espèces [65].
L'absorption des nutriments et leur circulation dans la racine sont régulées par la physiologie de la plante. La nutrition globale de la plante affecte la production et l'action des hormones telles les auxines. Ces hormones ont un rôle régulateur sur le nombre et la vigueur des racines.
Une modification de l'environnement externe induite par une hétérogénéité du sol ne modifie ni la nature ni la succession des événements responsables du développement racinaire. Elle bloque ou ralentit la vitesse de croissance des racines, leur ramification

1. Chez les angiospermes, on trouve les Dicotylédones et les Monocotylédones. Les Monocotylédones présentent un seul cotylédon sur l'embryon. Ils se différencient des Dicotylédones qui en possèdent deux.

et leur nombre.

1.1.4 Classification des racines

On considère deux types de racines : les grosses racines ligneuses d'établissement et d'ancrage (les macrorhizes), et les fines racines fibreuses non ligneuses de nutrition (brachyrhizes). Il existe cependant des racines intermédiaires entre courtes non ligneuses, éphémères et longues ligneuses, pérennes. On peut parler aussi de racines adventives ; il existe deux définitions pour définir ces dernières : ce sont des racines naissant de la tige, ou ce sont des racines nées hors séquence normale de ramification. Le terme adventif définit le lieu de génèse. Ces dernières peuvent être des racines aériennes mais aussi des racines de systèmes dits fasciculés (système racinaire du maïs par exemple), ou encore des racines pionnières. Une racine est dite séminale si elle est émise juste après la germination à partir de la graine.

Caractéristiques des racines longues ligneuses

- Elles forment des axes longs élargissant le volume et la surface de sol couverte par le système racinaire.
- Leur apex est long, large et recouvert d'une coiffe développée.
- Leur croissance en longueur est importante et rapide.
- Leur cambium fonctionne à une distance importante du méristème.
- Leur allongement peut cesser puis reprendre plusieurs fois au cours de la vie de la plante.
- Même si le point de croissance meurt, l'allongement de la racine se poursuit grâce à une racine latérale.
- Elles portent latéralement les racines courtes fibreuses non ligneuses.
- L'orientation de croissance est horizontale ou verticale.
- Elles ne se transforment jamais en ectomycorhizes [2].

Caractéristiques des racines courtes non ligneuses

- Ce sont des racines caduques qui assurent le prélèvement d'eau et de nutriments.
- Leur apex est court, rond, de petit diamètre et souvent dépourvu de coiffe.
- Les tissus primaires sont différenciés à une faible distance du méristème. Les surfaces occupées par les xylèmes et de phloèmes primaires sont plus petites que celles des racines longues.
- Leur allongement est lent, limité dans le temps et leur cambium est peu ou pas fonctionnel.
- Leur méristème peut avoir plusieurs cycles d'allongement mais quand il meurt, la totalité de la racine meurt aussi.
- Leur durée de vie est courte.
- L'orientation de croissance est aléatoire.
- Elles peuvent se transformer en ectomycorhizes.

2. Les ectomycorhizes sont des associations entre champignons et racines.

1.1.5 Diversité structurale et fonctionnelle

Les racines chez les conifères

- Les racines pionnières : elles ne sont pas ramifiées. Leur apex est long et volumineux. Elles ont une large quantité de tissus conducteurs primaires et une croissance rapide. Elles assurent l'exploration du milieu et l'extension du système racinaire.
- Les racines mères : elles sont ramifiées. Leur apex est moins long, moins volumineux. Elles ont une plus faible quantité de tissus conducteurs primaires et une croissance plus lente. Elles donnent naissance au troisième type de racines.
- Les racines mères subordonnées : leur vitesse de croissance est plus faible que les précédentes. Elles ont un plus grand nombre de racines latérales. Ces racines exploitent le milieu en développant des chevelus (racines non ligneuses d'absorption), éventuellement mycorhizés.

Les racines ligneuses coniques

Les racines ligneuses coniques sont volumineuses et donnent naissance à un système latéral abondamment ramifié.

1. Les racines ligneuses coniques verticales :
   - La racine pivotante : elle est le prolongement de la tige. Elle permet l'ancrage de la plante dans le sol, au moins dans les premiers stades de développement. Elle porte des racines latérales ligneuses horizontales, obliques ou verticales. Ces dernières peuvent se développer et se comporter comme la racine pivotante, soit pour la remplacer lors d'un traumatisme, soit pour renforcer la structure.
   - La racine suçoir : elle naît du pivot ou des racines horizontales ligneuses et est peu ou pas ramifiée. Son diamètre est inférieur à celui de la racine pivotante. Elle stabilise l'arbre en l'alimentant en eau.
2. Les racines ligneuses coniques horizontales :
   - Les racines charpentières : Elles ont une croissance horizontale. Elles constituent les éléments les plus massifs et les plus étendus du système racinaire. Elles peuvent atteindre un diamètre de 30cm. Elles permettent l'exploration du sol en surface.
   - Les racines aériennes : ce sont des racines adventives qui s'allongent en partie dans l'air.

Les racines ligneuses cylindriques

Leur durée de vie est moins importante que celle des racines charpentières et ne constituent pas les axes permanents du système racinaire. Elles accroissent le volume du système en périphérie.

- Les racines ligneuses horizontales cylindriques : Elles ont une croissance prolongée dans le temps mais finissent par s'élaguer à long terme. Leur rôle est la colonisation du milieu.

– Les racines ligneuses horizontales grêles : elles ont un diamètre constant et faible (quelques millimètres), leur durée de vie et leur extension sont limitées. Elles participent à l'exploitation du milieu.

Les racines courtes non ligneuses

Elles sont de faibles longueurs et dépourvues de tissus secondaires. Leur durée de vie est faible et leur développement est limité en profondeur. Elles ont une surface absorbante accrue par une ramification dense, d'où le développement de radicelles latérales courtes non ligneuses. Le rôle de ces racines non ligneuses ou chevelues est l'absorption à l'interface du système avec le milieu extérieur. Les modifications qu'elles subissent sont dues à différentes associations avec d'autres organismes, telles que les mycorhizes, les symbioses bactériennes et les associations parasitaires, ceci modifiant la morphologie des racines.

En résumé, les types racinaires majeurs (pivot, racine charpentière, racine de colonisation, racines d'exploitation et chevelus absorbants) sont communs à un grand nombre d'espèces. Les trois premiers types (racines pivotantes, charpentières et cylindriques) sont les racines les plus longues, les plus volumineuses et ont une durée de vie importante. Les deux derniers types (racines grêles et racines non ligneuses) sont des racines faiblement développées disparaissant à court ou moyen terme.

1.2 Développement du système racinaire

Le développement du système racinaire correspond à la mise en place d'un ensemble de types racinaires suivant des relations d'ordre entre eux. Cette hiérarchie permet la mise en place d'une architecture racinaire dépendant de l'espèce considérée, mais aussi des conditions locales du sol.

1.2.1 Phases de développement

Voici différentes étapes générales du développement d'un système racinaire :

1. Phase d'ancrage : la racine principale pivotante ancre la jeune plante au sol. Elle porte latéralement des chevelus ou des racines courtes non ligneuses assurant la nutrition.
2. Phase d'exploitation du sol : tandis que la majorité des racines les plus anciennes mises en place par la radicule disparaît à court terme, une partie d'entre elles, présentes à la base du pivot, vont poursuivre leur croissance. Ces racines se transforment en racines ligneuses grêles et exploitent le sol en surface à proximité de la racine primaire en développant latéralement des racines courtes non ligneuses ou chevelus absorbants assurant la nutrition.
3. Phase de colonisation du sol : Une partie de ces mêmes racines ligneuses grêles poursuivent leur croissance et commencent à s'épaissir. Elles se transforment en

racines ligneuses cylindriques de colonisation. La plupart de leurs racines latérales courtes s'élaguent à l'exception des plus périphériques qui se transforment en racines ligneuses grêles développant à leur tour des chevelus absorbants.

4. Phase d'exploration : une partie des racines de colonisation continue leur allongement. Elles prennent ensuite une forme conique et évoluent en racines charpentières. Elles développent latéralement des racines ligneuses de colonisation portant des racines grêles développant des chevelus.

1.2.2 La réitération

La réitération correspond, du point de vue architectural, à la mise en place d'un axe qui reprend la séquence de développement à un point antérieur. Dans la thèse [7], l'auteur définit la réitération comme une rupture dans l'expression de la hiérarchie du système ramifié et dans le déroulement de la séquence ramification, différenciation. Elle correspond à la répétition d'un même motif racinaire. Elle est qualifiée de sylleptique si elle s'inscrit dans le cours normal du développement d'un axe. A un moment donné, l'axe va donner naissance à deux axes identiques qui vont former des structures similaires. Cette réitération permet au système racinaire de coloniser plus efficacement le milieu. Cette réitération peut intervenir lors d'une reprise de croissance après l'hiver ou après un important stress hydrique.
La réitération proleptique correspond à la mise en place d'un axe sur une partie âgée de la plante. C'est un moyen, par exemple, pour un système racinaire de recoloniser les zones âgées proches du collet. La réitération permet aussi à un axe de survivre dans le cas d'une contrainte forte du milieu. Elle est alors qualifiée de traumatique.

1.2.3 Stratégies de croissance

Distributions des types racinaires

Les différents types racinaires peuvent avoir des directions de croissance privilégiées. Les racines plagiotropes sont des racines ayant des directions de croissance horizontales, et se développent la plupart du temps, dans des zones proches de la surface du sol. Les racines orthotropes sont soumises au géotropisme (gravitropisme) positif, à savoir soumises à l'attraction terrestre. Ces dernières ont donc des directions de croissance verticales. Il existe aussi des racines dites exotropes qui gardent leur direction de croissance au cours du temps, qui ne sont pas forcément verticales ou horizontales.

- Distribution horizontale des racines :
  La distribution horizontale des racines dans le sol peut subir de nombreuses variations dues à l'espèce, l'âge de l'arbre et son développement, l'aménagement du sol, aux paramètres du milieu (inclinaison du sol, perturbation du sol par des agents externes ou vent), aux techniques de plantation et d'irrigation, à la compétition et aux interactions racinaires.
- Distribution verticale des racines :
  Les variations de la distribution verticale des racines dans le sol dépendent de la compaction du sol, de la profondeur, de la présence des fissures, des apports en

eau, des fluctuations du niveau d'eau, des caractéristiques de l'espèce, de l'âge de la plante, de facteurs externes comme le climat (température et teneur en eau) ou comme les pratiques culturales.

Diversité de formes de systèmes racinaires

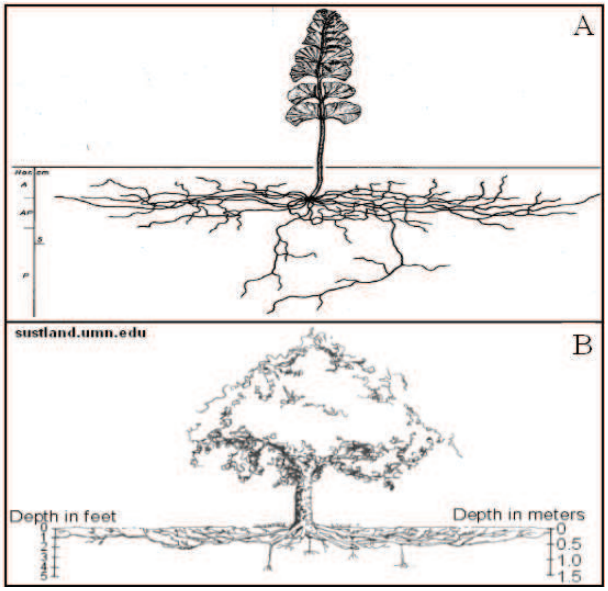


FIGURE 1.2 – Exemples de systèmes racinaires se développant principalement en surface. La figure 1.2.A provient de l'article [61]

Les systèmes racinaires développent un ensemble de types racinaires ayant leurs propres caractéristiques de développement détaillées précédemment. Ils forment un réseau complexe évoluant en fonction du développement ontogénique (propre à l'espèce) mais aussi en fonction des conditions locales du milieu.
Certains systèmes racinaires se développent majoritairement en surface (figure 1.2). Ces systèmes sont principalement composés de racines plagiotropes permettant l'exploration de la surface du sol. Ce type de développement est possible quand les ressources sont suffisantes sur toute la surface du sol, n'obligeant pas le système à aller chercher des nutriments plus en profondeur.
Il existe aussi des systèmes racinaires d'arbres et de plantes dont les apex racinaires se développent de manière homogène, dans toutes les directions, comme les plantes illustrées figure 1.3. La figure 1.4 présente des exemples de systèmes pivotants. Ces systèmes consistent au développement d'une racine primaire orthotrope appelée pivot. Ce type de système racinaire est fréquent chez les Dicotylédones. La racine primaire est orthotrope à croissance indéfinie et porte des macrorhizes plagiotropes. Il existe une dominance apicale importante du pivot sur le reste du système [109]. Cette racine principale a donc sa propre vitesse de croissance primaire et sa propre direction, et est déterminante pour le développement du système racinaire qu'elle porte.

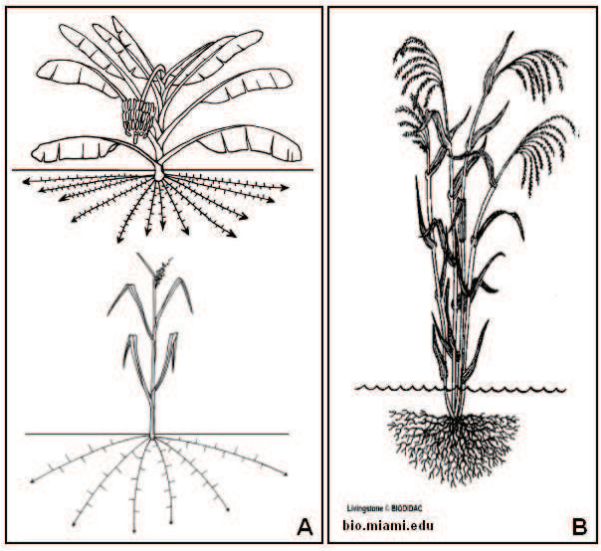


FIGURE 1.3 – Systèmes racinaires de plantes dont les apex ont des directions de croissance isotropes. La figure A provient de la revue bibliographique [19]

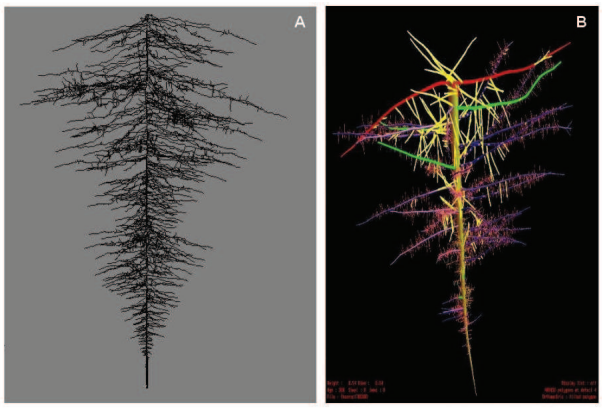


FIGURE 1.4 – Deux systèmes pivotants. La figure A correspond à l'*Hevea brasiliensis*, issue d'une présentation du logiciel Miniroot (Loïc Pagès). La figure B provient d'une simulation d'AMAPsim [8], effectuée par C. Jourdan, H. Rey et J.F. Barczi.

Il est possible de trouver dans la littérature des classifications de types de systèmes racinaires, combinant les stratégies de croissance décrites ci dessus. La figure 1.5 présente une classification parue dans l'article [39], de quatre types de systèmes racinaires différents à un instant donné. La figure 1.5a présente un système coeur ("Heart root system"), qui est un système racinaire ayant des racines occupant une large partie du sol de manière uniforme. La figure 1.5b correspond au système pivotant ("Tap root system"). La figure 1.5c caractérise les systèmes dits "Herringbone root system", ayant une racine verticale principale et des racines latérales horizontales au collet. La figure 1.5d est appelé "Plate like root system" qui n'a pas de racines pivots. Ce dernier système

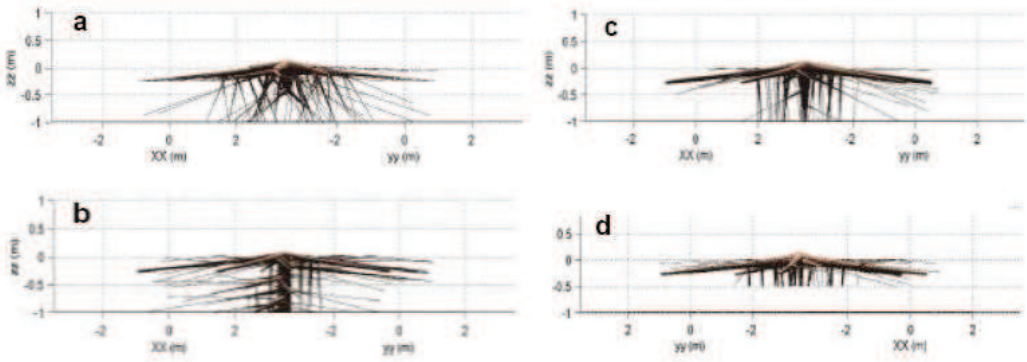


FIGURE 1.5 – Quatre types de systèmes racinaires idéalisés et simulés à l'aide du logiciel SIMUL3R [39]

est celui qui s'ancre le moins en profondeur. Il est intéressant de préciser que tous ces types de systèmes ne sont pas spécifiques. Chaque système racinaire a un développement qui lui est propre, et peut donc s'apparenter à un de ces types définis précédemment. Cependant une même espèce peut, selon les contraintes subies, avoir des systèmes différents. Ces types de systèmes racinaires peuvent en effet être modifiés au cours du temps, notamment en fonction des conditions locales du milieu.

Chapitre 2

Les modèles de croissance racinaire

Plusieurs types de modélisation existent dans la littérature. Il existe des modèles qui décrivent pas à pas, l'architecture racinaire de manière explicite. Ces modèles permettent de donner des représentations réalistes de différents systèmes racinaires, dans des conditions locales plus ou moins contrôlées. Ils ont néanmoins un inconvénient majeur à la modélisation : le temps de calcul augmente en fonction du nombre de racines. Ils sont donc difficilement exploitables pour des systèmes racinaires très denses et à l'échelle d'une population de plantes. D'autres types de modèle de croissance racinaire ont fait leur apparition, notamment pour pouvoir contourner ce genre de problèmes. Ces modèles ne décrivent pas explicitement l'évolution de la structure du système racinaire, mais constituent des agrégations des modèles de structure. Ils décrivent des quantités en fonction du temps, comme notamment l'évolution du nombre de racines. La plupart d'entre eux sont spatialisés et décrivent des densités racinaires au cours du temps. C'est le cas des modèles continus. Nous allons donc présenter dans ce chapitre, les principaux modèles racinaires existant dans la littérature, allant des modèles décrivant l'architecture racinaire aux modèles continus.

2.1 Modèles de structure

On appelle modèles de structure, les modèles, pas toujours dynamiques, simulant la topologie et de la géométrie du système racinaire. Ils sont mis en place à l'aide d'observations, et intègrent explicitement les principaux processus racinaires : la croissance, la mortalité et la ramification.

2.1.1 Processus racinaires principaux

Cette partie est principalement basée sur les travaux de Wu et al. [111]. Nous allons en effet voir les principaux processus racinaires qui sont utilisés dans la modélisation de la structure racinaire, et qui varient en fonction des propriétés locales du sol.

La croissance

Il existe deux types de croissance racinaire. Tout d'abord, la croissance dite primaire correspond à l'élongation de la racine par le principe de division cellulaire dans la zone apicale, principe expliqué dans le chapitre précédent. Chaque racine a son propre taux de croissance primaire. Au niveau de la modélisation, on peut considérer que chaque type racinaire a un taux d'élongation. On parle de type racinaire pour désigner un ensemble de racines ayant les mêmes caractéristiques (vitesse de croissance, direction de croissance, etc.) et mêmes fonctions (absorption, ancrage, exploration, etc.). L'expression du taux d'élongation racinaire V_a utilisé dans les modèles de structure, peut s'écrire sous la forme générale suivante :

$$V_a = V_p f(T, W, S, U) \tag{2.1}$$

Le taux réel de croissance racinaire primaire est égal au taux potentiel V_p qui peut éventuellement être modulé en fonction d'autres facteurs comme l'indique la formule (2.1), où $f(T, W, S, U)$ est une fonction réponse à la température du sol T, à l'humidité du sol W, à la résistance mécanique S et la concentration en nutriments. D'après [103],

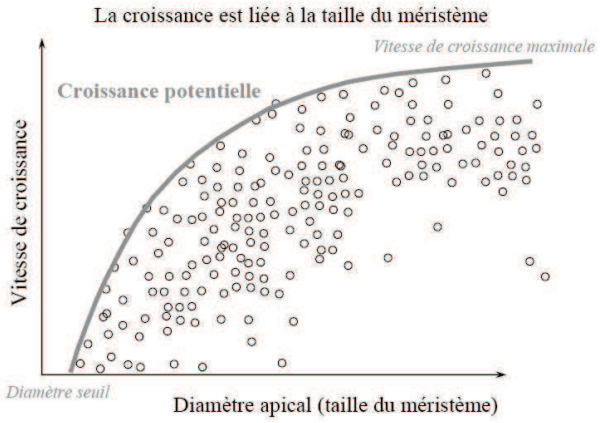


FIGURE 2.1 – Vitesse de croissance en fonction du diamètre apical [103]

le taux de croissance potentiel est fonction du diamètre apical, comme l'indique la figure 2.1. Le diamètre apical semble en effet être un marqueur prépondérant sur la nature de sa racine et de son rôle dans le système.

La croissance secondaire correspond à la croissance radiale de la racine. Ce processus est souvent modélisé par la théorie du "pipe model" [77]. La théorie du "pipe model" appliquée aux racines consiste à postuler que le diamètre d'une racine est proportionnel aux aires des sections transversales des racines qu'elle porte. Plus une racine porte des ramifications, plus elle s'épaissit.

La ramification

Chaque racine est composée d'un axe et de ses racines latérales. Les distances apicales non ramifiées, basales non ramifiées et inter-ramification sont des paramètres utilisés

pour construire la structure et pour l'émergence des racines latérales d'ordre supérieur 2.2. La distance inter-ramification est le paramètre le plus fréquemment utilisé pour

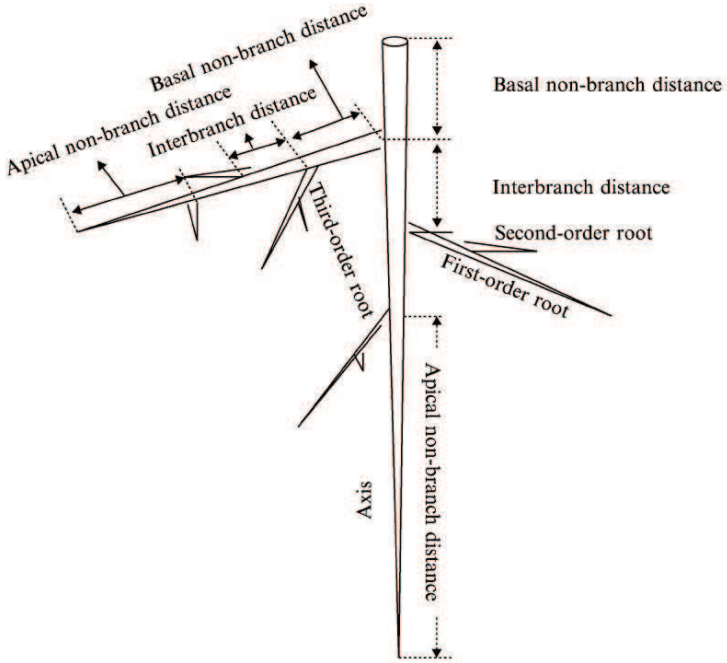


FIGURE 2.2 – Exemple d'une architecture racinaire avec définitions de zones caractéristiques [111]

caractériser la position des racines latérales. Une fois la position de la future racine connue, le paramètre suivant est l'orientation de cette dernière. La plupart du temps, les modèles développant explicitement la structure racinaire considèrent un angle d'insertion qui n'est autre que l'angle axial. Certains modèles considèrent un angle en plus qui n'est autre que l'angle radial, relatif à l'axe horizontal. Cet angle radial est souvent déterminé à l'aide du nombre total de pôles xylèmes.

La mortalité

La mortalité racinaire correspond à la sénescence de la racine. L'apex de celle ci meurt, puis intervient souvent un temps entre la mort de l'apex et la nécrose de la racine. Ce temps peut dépendre de l'activité des racines plus fines, d'ordre supérieur, portées par la racine considérée. La mort de la racine considérée entraîne la disparition des racines portées. On parle à ce moment là d'élagage racinaire naturel. En modélisation, on peut considérer une durée de vie racinaire moyenne dépendant du type racinaire considéré.

2.1.2 Quelques modèles

Ce paragraphe donne une brève description des principaux modèles de structure existant dans la littérature. Ils donnent des représentations réalistes de systèmes racinaires et peuvent permettre de mieux comprendre le développement de l'architecture racinaire.

Modèle de Lungley

L'article de Lungley [68] présente le premier modèle numérique 2D de croissance racinaire, développé au "Waite Agriculture Research Institut". Les paramètres du modèle sont constants tout au long de la simulation comme par exemple le taux d'élongation et la distance inter-ramifications. Ce modèle permet le développement d'une racine principale orthotrope, type pivot, de ses ramifications latérales de premier et second ordre.
Le modèle :
Chaque racine est découpée en "segments racinaires". La longueur totale et le nombre de segments de racines sont fonction du temps et de sept variables : les taux d'élongation de l'axe, du premier et du second ordre, respectivement notés AXEL, FOLEL et SOLEL (en cm par segment et par jour) ; les distances inter-ramifications le long de l'axe principal et le long des racines latérales du premier ordre, respectivement notées FOLIBD et SOLIBD (cm) ; les longueurs des zones apicales non ramifiées de l'axe et des latérales du premier ordre respectivement notées AXANZ et FOLANZ (cm). La figure 2.2 aide à localiser ces zones et ces distances. Ces variables ont des valeurs définies à l'aide d'observations sur différentes espèces de céréales. A chaque pas de temps, on construit le système racinaire segment par segment suivant ces variables observées.
Il y a élongation de segments d'une racine jusqu'à ce que la longueur de la partie basale non ramifiée soit supérieure ou égale à la somme des longueurs de la zone apicale non ramifiée et de la distance inter-ramifications. Quand ce cas arrive, on a un arrêt temporaire de la croissance primaire. On a ensuite ramification puis croissance primaire de cette ramification. Une fois l'élongation de toutes les racines latérales terminée, le programme incrémente la longueur de la racine d'ordre inférieur et on recommence jusqu'à ce que toutes les racines latérales soient générées.
En ce qui concerne l'orientation des ramifications, le modèle suppose une distribution racinaire symétrique par rapport au plan radial, et une direction attribuée à chaque segment produit.
Les valeurs en sortie calculées par cet algorithme sont : AX, longueur de l'axe ; FOL(J), longueur de la jème racine latérale du premier ordre ; SOL(J,K), longueur de la Kème racine latérale du second ordre par rapport à la Jème latérale de premier ordre ; NTAX, âge de la racine latérale de second ordre ; ND, âge du réseau racinaire.
On peut déduire la densité de longueur racinaire moyenne L_v (cm^{-2}) qui est donnée par la formule :

$$L_{v_i} = \frac{L_{p_i}\rho}{z_{i+1} - z_i}$$

où L_{p_i} (cm) est la longueur moyenne de racine par plante dans la i^{eme} couche de sol, z_i est la profondeur en i (cm) et ρ (cm^{-2}) est une densité de racines.
Les auteurs de l'article [3] ont utilisé ce modèle de croissance racinaire afin d'analyser les effets de la densité de flux de photons photosynthétiques ($PPFD$) et de la température du sol sur le taux d'élongation des systèmes racinaires de Tournesols (Helianthus annuus L.). Le système racinaire est pivotant. Les données observées permettent de souligner que l'élongation racinaire est principalement affectée par la $PPFD$. Par contre les effets de la température sur la densité de ramification ou sur le taux d'élongation d'une racine ont peu d'influence sur l'élongation totale du système racinaire. Deux processus cruciaux

ne sont pas assez impliqués dans le modèle : le changement en longueur de la zone de la racine pivot porteuse des nouvelles racines latérales, et la proportion de racines latérales qui s'arrêtent de croître très rapidement.

Conclusion :

Le modèle de Lungley [68] est suffisamment flexible pour y insérer de l'information sur des variations temporelles ou des variations locales des taux de croissance sous des conditions non uniformes. Ce modèle a ouvert la voie à la modélisation de la croissance de systèmes racinaires décrits ci dessous.

Modèle ROOTMAP

L'article de Diggle [33] a pour objectif de présenter ROOTMAP, modèle statique 3D permettant de générer la croissance de systèmes de racines fibreuses. Les données utilisées sont issues du blé.

Le modèle :

Le modèle utilise un taux d'élongation pour chaque ordre de ramification (multiplié par un paramètre de résistance du sol dépendant de la température), des densités de ramification et la durée de la non ramification apicale indépendamment de l'ordre des ramifications. En ce qui concerne la direction de croissance d'une racine, elle dépend de celle calculée à l'instant précédent, d'un angle de déviation (qui dépend d'une probabilité d'occurrence fonction d'un indice de déviation aléatoire), ainsi que d'un angle d'orientation (qui dépend d'une probabilité d'occurrence fonction d'un indice de géotropisme calculé pour chaque ordre de ramification).

La plupart des paramètres utilisés par ce modèle peuvent être directement mesurés expérimentalement et les autres peuvent être calculés en comparant les profils de densité de longueur racinaire réels et simulés. Ce modèle utilise une structure de données en arbre binaire pour stocker l'information concernant le système racinaire. Dans cette structure, chaque enregistrement d'extrémité racinaire et de ramification est traité dans un noeud. Pour chaque enregistrement de ramification, il y a quatre pointeurs [33, 111].

Conclusion :

Ce modèle donne une bonne représentation du système racinaire du blé. Il est cependant possible de l'améliorer en prenant en compte l'hétérogénéité du sol. En effet, les auteurs de l'article [37] ont intégré dans ROOTMAP la variation et le prélèvement du contenu en eau et en nutriments du sol et le transport de solutés, dans le développement du système racinaire simulé.

Modèle York

Fitter *et al.* [43] présentent un modèle qui permet le développement de systèmes racinaires 3D variant en fonction de caractéristiques architecturales différentes, incluant la géométrie (longueurs et rayons racinaires et angles de ramification) et la topologie. Le programme estime aussi l'efficacité d'exploitation de chaque système racinaire en calculant le ratio entre le volume de sol occupé par les zones de déplétion (zones où les ressources du sol sont épuisées) et le volume de tissu requis pour construire le système. Ce modèle permet donc de simuler la croissance du système racinaire en prenant en compte

son exploitation du sol, et de calculer la relation entre son efficacité d'exploitation et ses caractéristiques architecturales.

Le modèle :

Un système racinaire est un ensemble de noeuds et de liens entre eux (segments). A chaque noeud est imposée une probabilité de génération de racines $p(\omega)$ déterminée par l'ordre dit développemental et un coefficient de ramification défini par l'utilisateur, comme l'indique son expression :

$$p(\omega) = \frac{e^{-b_c\omega}}{\sum_{i=0}^{\omega_{max}} e^{-b_c(i+1)}}$$

où ω est l'ordre racinaire du noeud potentiel ($\omega = 0$ pour l'axe) et b_c est un coefficient de ramification (si b_c tend vers 0, les ramifications deviennent équiprobables à chaque noeud). La figure 2.3 montre l'architecture du système racinaire où les segments sont

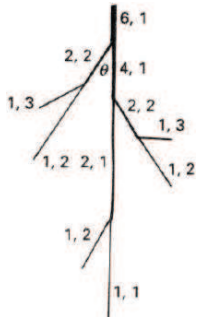


FIGURE 2.3 – Topologie du système racinaire [43]

définis par un couple de nombres. Le premier est l'ordre de grandeur (pour les segments les plus extérieurs, cet ordre vaut 1 et il est plus grand pour les segments inter-noeuds) et le second est l'ordre développemental (ordre chronologique d'apparition de racines). L'angle de ramification est représenté par θ sur cette figure, angle déclinant progressivement vers une valeur finale définie par l'utilisateur. L'angle horizontal, quant à lui, dépend du nombre de pôles xylèmes et d'un entier aléatoire (cf l'angle ϕ du modèle SARAH [82]). Le taux d'élongation V_a est défini ci dessous :

$$V_a(\omega) = \begin{cases} V_0/2 & \omega = 0 \\ V_a(0)/\omega^2 & \omega \geq 1 \end{cases}$$

où V_0 est une constante.

En ce qui concerne le calcul des paramètres, on considère l'altitude a du système (valeur indiquant le nombre de segments pour le chemin le plus long de l'origine aux segments extérieurs) et la magnitude μ du système (nombre de segments extérieurs). Les segments extérieurs représentent la distance apicale non ramifiée (extrémité racinaire croissante). Les deux paramètres a et μ sont enregistrés à la fin de chaque jour de croissance. La régression de $\log a$ sur $\log \mu$ est calculée et utilisée comme un indice topologique. Le rayon des segments dépend de la magnitude μ : $r = 0.2 + 0.01\mu$.

En ce qui concerne la déplétion, on calcule, pour chaque segment, le rayon de la zone de déplétion r_{dz} de la manière suivante :

$$r_{dz} = r_l + 2(Dt)^{\frac{1}{2}} \tag{2.2}$$

où r_l est le rayon du segment (dépend de μ), D est le coefficient de diffusion d'une ressource du sol définie par l'utilisateur et t est l'âge de la racine. Une fois ce rayon calculé, le volume de la zone de déplétion est déterminé. Le modèle examine une série de points dans ce volume autour de chaque segment et estime la proportion de points d'échantillonnage. Cette valeur est multipliée par le volume de sol pour chacun des points d'échantillonnage afin d'évaluer le volume total de sol exploité. Le quotient de ce volume et du volume racinaire est l'indice d'efficacité d'exploitation.
L'algorithme s'arrête une fois le nombre de jours maximum atteint ou la magnitude maximale atteinte. En sortie, on obtient la magnitude μ, l'altitude a, l'indice topologique (pente de la régression de $\log a$ sur $\log \mu$), les longueurs moyennes des segments intérieurs et extérieurs, ainsi que l'efficacité d'exploitation.
Conclusion :
Ce modèle permet d'obtenir un type de racines à savoir un système racinaire à chevrons (système pivotant) avec des racines longues. Vu que l'indice topologique est élevé et les segments racinaires longs, ce modèle décrit bien la réalité pour des plantes se développant dans des sols pauvres en eau et nutriments, et dans des sols où les ressources limitent la croissance racinaire. Les résultats numériques confirment que l'efficacité d'exploitation du système est une fonction de l'architecture racinaire. Cependant ce modèle ne teste qu'un aspect fonctionnel, à savoir l'efficacité d'exploration de sols uniformes.
Les notions d'exploitation racinaire et d'efficacité d'exploitation ont été reprises par Bernston [14]. Ce dernier présente un modèle qui examine à partir de différentes tailles de systèmes racinaires, les variations de l'exploitation racinaire et l'efficacité d'exploitation. Le but principal est de montrer la corrélation entre ces deux quantités et la taille du système sous différentes conditions environnementales. Les plantes utilisées pour tester ce modèle sont les *Senecio vulgaris L.*. Il en conclut que quand la taille du système est grande, on a une grande exploitation mais une faible efficacité d'exploitation, et inversement. Le système est plus large sous des conditions élevées en CO_2 atmosphérique et en humidité du sol. Même si un système occupe un plus grand volume de sol qu'un autre, il a cependant approximativement la même densité de longueur. Cependant, le modèle ne décrit pas explicitement le fonctionnement des conditions environnementales sur l'exploitation et l'efficacité.

Modèle Frac-Root

Dans l'article [77], les auteurs présentent un modèle 3D du système racinaire du *Gliricidia sepium*, basé sur les hypothèses de théorie fractale (principe d'auto-similarité) et de "pipe model", afin de prédire la ramification racinaire, la taille et la masse du système à l'échelle de la plante et aussi de la parcelle (simulation avec Frac-Root). Ce modèle a été construit à l'aide d'observations sur la topologie (lois de ramification, longueur, diamètre et orientation racinaire). Cette approche semble être adaptée pour les systèmes racinaires d'arbres adultes.

Le modèle :
La longueur et le diamètre des racines dépendent de l'ordre des racines. La figure 2.4 indique l'ordre de la racine considérée (premier nombre du couple) et le nombre de segments qu'elle a avec les autres (deuxième nombre du couple). On utilise un algorithme

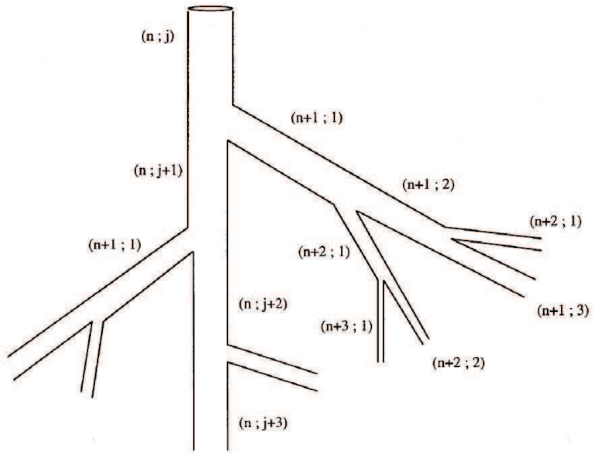


FIGURE 2.4 – Représentation schématique de la topologie du système racinaire [77]

récursif jusqu'à ce que le diamètre minimal D_{min} soit atteint pour toute les racines fines [100]. A un noeud donné, le diamètre d'une racine du même ordre D_l et le diamètre D_h pour un ordre h plus élevé, ont respectivement pour expression :

$$D_l^2 = \frac{q}{\alpha} D_{bb}^2, \qquad D_h^2 = \frac{1-q}{(n-1)\alpha} D_{bb}^2$$

où n est le nombre total de nouveaux segments générés au noeud considéré (la distribution de ce nombre de segments suit une loi uniforme), D_{bb} est le diamètre avant ramification, α et q sont deux coefficients du modèle : α est un facteur de proportionnalité entre l'aire de la section transversale de racine avant et après la ramification considérée ; q représente la répartition de la biomasse des nouvelles racines après la ramification considérée. Le cas $\alpha = 1$ caractérise un système auto-similaire et $q = 0.5$ correspond à un système dichotomique. La variation de ces deux coefficients a permis de tester la sensibilité du modèle et de les optimiser. Les positions des ramifications créés sont calculées en fonction de leur diamètre et ordre. La distance inter-ramification moyenne $\bar{L_{ib}}$ pour un ordre donné est calculée par la relation, avec $\bar{d}$ diamètre moyen : $\bar{L_{ib}} = 6.5136 \ln \bar{d} + 21.827$. Ce modèle utilise les angles d'insertion et radiaux, ainsi que la direction du nouveau segment, de manière identique au modèle SARAH [82].
Conclusion :
Le problème de ce modèle atemporel est la forte variabilité statistique de ses deux coefficients en fonction du diamètre, bien que la formule calculant ces deux paramètres ne dépende pas du diamètre. La prédiction des propriétés racinaires (longueurs des segments, nombre de segments et biomasse) est donc affectée par cette trop grande variabilité à l'échelle du système racinaire global. Bien que ce modèle soit facile à utiliser, il semble nécessiter des précautions quant à son utilisation.

Approche stochastique de Jourdan et Rey

L'objectif de l'article [55] est de modéliser le système racinaire du "palmier à huile" basé sur son "unité architecturale racinaire" et son développement séquentiel. Leur approche est basée sur la connaissance des notions sur le développement et l'architecture de parties aériennes [9] adaptées aux systèmes racinaires. Cette modélisation est basée sur une formalisation mathématique du système racinaire, dérivée de la théorie des graphes, à partir d'outils probabilistes et statistiques. Le graphe du système racinaire consiste à définir des "noeuds" sur des axes représentant les racines et des "unités de longueur élémentaire " comprises entre les noeuds comme l'indique la figure 2.5.

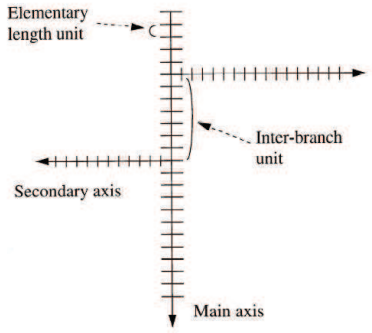


FIGURE 2.5 – système racinaire discrétisé par des unités de longueur élémentaire [55]

Le modèle :
Des observations sur différents types de racines fournissent des mesures sur les variables caractérisant les processus de croissance et de mortalité des racines. Le modèle combine les outils statistiques et probabilistes suivants :

- Modèle binomial avec estimation statistique pour le processus de croissance :
  Le fonctionnement des méristèmes peut être assimilé à une succession de tirages aléatoires indépendants ayant la même probabilité p de produire une nouvelle unité de longueur élémentaire. Le nombre N d'unités de longueur élémentaire observé sur les axes suit une loi binomiale de paramètres (N,p) de moyenne m et de variance v. On utilise la relation d'une loi binomiale $v = (1-p)m$, puis on estime p à partir d'une régression linéaire entre la moyenne et la variance empiriques sur les longueurs de 12 racines.
- Modèle de survie pour le processus de mortalité :
  Pour des classes de racines de différentes longueurs (classe i), on définit des probabilités de mortalité $p_m(i)$ et de survie $p_s(i)$ d'une unité de longueur élémentaire pour chaque classe i, dépendant de la proportion f_i de racines mortes dans i par rapport à la population initiale et du rang de la dernière unité de longueur dans i. On a, avec N_i le nombre d'unités de longueurs élémentaires de la base de la racine à la catégorie i :

$$p_s(i) = 1 - p_m(i) = \left(1 - \frac{f_i}{1 - \sum_{j=1}^{i-1} f_i}\right)^{1/(N_i - N_{i-1})}$$

Ces " probabilités de survie " sont calculées à partir des estimations de la " probabilité de mortalité " par un polynôme de degré 3 et des proportions de mortalité des longueurs des racines.

– Chaînes de Markov pour caractériser le processus de ramification :
On utilise des chaînes de Markov homogènes du premier ordre pour modéliser les processus de ramification de la radicule (chaîne à deux états), ensuite liés à la succession de différents types de racines portées par le radicule (chaîne à quatre états), puis liés aux autres types de racines (chaîne à deux états). Après avoir défini les matrices de transition, on peut calculer les différentes probabilités de ramification pour les différents types de racines à partir d'observations sur des palmiers âgés de 10 ans. Pour plus d'informations sur la modélisation des processus de ramification à l'aide de chaines de Markov, se référer à l'article Jourdan *et al.* [57].
– Angles aléatoires :
En ce qui concerne les paramètres géométriques, on considère deux types d'angles d'émission racinaire : l'angle radial, choisit aléatoirement entre $[0, 2\pi]$ et l'angle d'insertion, déterminé à l'aide de la moyenne et variance obtenues grâce aux observations.

Conclusion :
Ce modèle est un modèle descriptif. Il fournit des mesures spécifiques pour les palmiers à huile. Il permet de donner des estimations numériques pour les différents types de racines, des caractéristiques morphologiques, géométriques et topologiques, ainsi que les probabilités de changer de type. Etant basé sur les connaissances de l'architecture racinaire, il reproduit bien le développement de ce système dans un environnement donné. Cette approche a été simulée dans le logiciel AMAPsim [8], qui décrit l'architecture de la partie aérienne et souterraine d'une plante ou d'un arbre. Ce modèle est suffisamment flexible pour simuler des structures différentes.

Modèle SimRoot

Dans l'article [70], les auteurs décrivent un modèle géométrique de croissance racinaire, SimRoot. La connaissance de la direction de croissance et de la longueur de l'axe des racines est indispensable à l'établissement de ce modèle géométrique. Il est nécessaire de connaître le rayon de la racine, cette dernière étant approximée par un cône. Ce rayon dépend donc de la position sur l'axe de la racine, de l'ordre de la racine, de la concentration en nutriments, et éventuellement d'autres données empiriques.

Le modèle :
On considère deux paramètres pour la géométrie racinaire : l'angle axial β et l'angle radial α définis sur les figures 2.6 et 2.7 (calculés de manière identique à ceux du modèle SARAH [82]). Les auteurs utilisent une structure de données qui est un objet conceptuel dans lequel des données sont stockées de manière organisée. En effet, un arbre extensible de structure de données peut être créé, composé de noeuds (racines) et de pointeurs (les enfants pointent sur leurs parents et les enfants pointent sur leurs frères/soeurs situés à leur gauche et droite sur l'arbre), comme l'indique la figure 2.8. Cette approche extensible permet de mieux gérer la visualisation de l'architecture et les opérations de

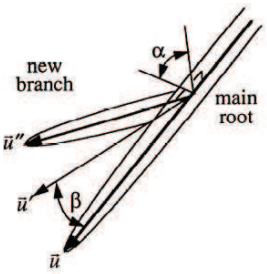


FIGURE 2.6 – Direction de la nouvelle racine $\vec{u}''$ à l'aide de β et α [70]

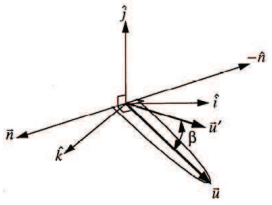


FIGURE 2.7 – Rotation d'angle β du vecteur directeur $\vec{u}$ de la racine mère autour du plan vertical pour former $\vec{u}'$ [70]

la base de données (contrairement au modèle ROOTMAP [33]). Pour la création d'une

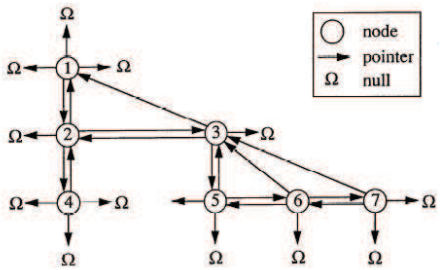


FIGURE 2.8 – Arbre extensible type [70]

racine, on ajoute un nouveau noeud qui pointe sur son père et on stocke les informations nécessaires (direction de croissance et longueur de la nouvelle racine).
Remarque : Le rayon r de la racine n'est pas stocké vu qu'il dépend de la position le long de l'axe de la racine (approximée par un cône tronqué). Il est calculé d'après la fonction définie dans [45], comme l'indique l'expression suivante : $r = aL^{-2}$, où a est un coefficient de croissance du rayon et L est la longueur du segment racinaire. Il faut savoir aussi qu'un facteur aléatoire est rajouté dans le modèle au niveau des directions des racines, afin de prendre en compte la présence éventuelle d'obstacles.
A cette approche géométrique de la croissance racinaire, on peut ajouter une approche cinématique pour insérer la dynamique spatio-temporelle des racines sous différentes conditions environnementales. Etant donné que l'arbre extensible permet de calculer l'âge des racines et la vitesse théorique le long de l'axe racinaire, on peut décrire le taux total d'effort L ($mm^3.mm^{-1}.h^{-1}$) à l'aide d'une équation continue simple qui représente en fait le taux relatif local d'évolution du volume racinaire le long d'un axe. Le premier terme du membre de droite de cette équation (équation 8 dans [70]) correspond au taux d'élongation relatif local et le second terme correspond aux composantes radiales et tangentielles du taux de croissance relatif. Ils définissent aussi une EDP pour décrire le taux local D ($mol.mm^{-1}$) d'absorption de nutriments, la respiration, l'exsudation et le dépôt d'hydrates de carbone. Le modèle a été modifié afin de prendre en compte des facteurs impliqués dans la compétition pour de multiples systèmes racinaires [96]. Ils

prennent en compte la zone de déplétion et l'expriment identiquement au modèle York [43].

Conclusion :

Ce modèle géométrique décrit la variation des fonctions racinaires en fonction de la variation spatiale des caractéristiques physiologiques le long des axes. Différentes applications numériques sont possibles avec SimRoot. On peut obtenir des architectures racinaires très diverses (motifs à chevrons, système racinaire d'haricots, ramifications dichotomiques,...), faire des estimations de consommation en carbone, analyse de la géométrie fractale, etc. Ce modèle permet de décrire la forme du système racinaire ainsi que ses propriétés fonctionnelles. Cependant, ce modèle requiert plusieurs informations pour chaque classe de racines, ce qui nécessite des protocoles expérimentaux significatifs, et réalisés par des experts en architecture racinaire.

Modèle RootTyp

Le modèle RootTyp [87] est une amélioration du modèle d'architecture 3D SARAH [82] qui est basé sur des observations *in situ* sur la morphogénèse du système racinaire. SARAH est basé sur trois processus : l'émergence des axes, l'extension racinaire et la ramification [84]. Le modèle RootTyp est plus générique et traite la réitération sylleptique et la mortalité.

Le modèle :

En ce qui concerne le processus d'émergence des axes, il a été montré dans le cas des céréales, que les racines primaires sont émises jusqu'à ce que la plante fleurisse. De plus, il y a une relation linéaire entre le nombre de racines primaires et la somme des températures de l'air depuis l'ensemencement.

La longueur et la direction de chaque axe racinaire doivent être évaluées. Pour cela, les variables utilisées sont l'ordre, le rang des inter-noeuds, l'âge et la position de l'apex de l'axe racinaire considéré. A chaque pas de temps, un méristème apical croît d'une distance qui dépend de son type, de son âge et des conditions locales du sol. La croissance potentielle l_{pot} dépend de l'âge du méristème suivant une loi monomoléculaire dont les paramètres dépendent du type d'axe. [107] ont estimé la longueur des racines et les variations en diamètre à l'aide d'observations quantitatives afin de définir une formule d'allongement définie en (2.3) et une formule d'évolution en diamètre définie en (2.4), intégrées dans RootTyp :

$$l_{pot} = A(1 - e^{\frac{-bt}{A}}) \tag{2.3}$$

où A est la longueur racinaire asymptotique et b est une constante dépendant de la vitesse de croissance racinaire. Cette croissance potentielle est modulée par une fonction dépendant de l'état du sol qui prend en compte l'état hydrique, la compaction,... La diminution de croissance se réalise dans des couches de sol relativement profondes.L'étendue de la croissance radiale dépendant des variations en diamètre le long des racines utilise le "pipe model", qui peut être exprimé ainsi :

$$S_M = \alpha \sum_{i=1}^{n} S_i \tag{2.4}$$

où S_M est l'aire de la section de l'axe principal, S_i est l'aire de la section de la branche i, α est une constante proportionnelle entre l'aire de la section de l'axe principal et la somme des aires des sections de tous les axes. L'augmentation en diamètre racinaire peut être liée à l'apparence de racines ramifiées. Les paramètres A, b, α sont estimés à l'aide de mesures sur le terrain. Avec les notations issues de [83], on s'intéresse à la

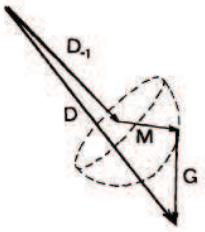


FIGURE 2.9 – Direction de croissance [87]

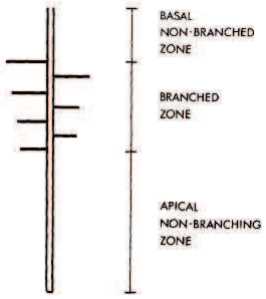


FIGURE 2.10 – Position des ramifications le long de l'axe racinaire [87]

direction de croissance D que va prendre la racine (figure 2.9). Cette direction dépend de la direction précédente D_{-1}, d'un vecteur de contrainte mécanique du sol M (on le considère isotropique donc aléatoire dans certaines parties du sol et dans les autres il a une direction donnée d'où une valeur fixée) et du vecteur de géotropisme G (sa norme est proportionnelle à l'élongation), ces deux derniers vecteurs dépendant de la position, de l'ordre et de l'inter-noeud.
En ce qui concerne la ramification racinaire, on définit des paramètres de longueur des zones représentées figure 2.10 (c'est le seul modèle à prendre en compte la longueur basale non ramifiée en tant que paramètre). La ramification intervient lorsque le méristème est suffisamment âgé et que la longueur de la portion de racine mise en place par le méristème apical dépasse un seuil qui dépend du type d'axe édifié. Ce seuil est modulé par l'intermédiaire d'une fonction qui représente les conditions locales du sol telle que la présence de nutriments par exemple. Les auteurs définissent des probabilités de ramification pour chaque type de racines. La figure 2.11 illustre l'orientation racinaire.

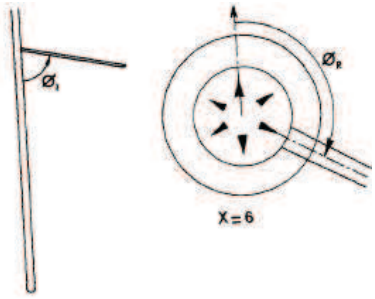


FIGURE 2.11 – Orientation de la ramification avec dans ce cas $X = 6$ [87]

En effet, l'angle d'orientation de la ramification considérée dépend de l'angle d'insertion

ϕ_I (angle entre la racine mère et sa ramification dans le plan formé par ces deux axes ; il est défini par l'utilisateur) et de l'angle radial ϕ_R (angle entre une direction donnée et la direction de ramification dans le plan perpendiculaire à la racine mère). ϕ_R est calculé en fonction du nombre de pôles xylèmes X et d'un entier aléatoire N compris entre 1 et X. On a $\phi_R = 2\pi N/X$.
La réitération sylleptique est prise en compte dans le modèle. Le système racinaire réitère par vague. A des dates prédéfinies, un test, paramétré par le type d'axe, est effectué afin de déterminer les axes suffisamment âgés qui doivent réitérer. Dans le cas positif, le nombre de complexes réitérés est tiré uniformément dans l'intervalle défini par le type d'axe. Cette réitération peut intervenir lors d'une reprise de croissance après l'hiver ou après un important stress hydrique.
Un méristème apical meurt lorsque sa vitesse de développement descend en dessous d'un seuil prédéfini. Il entre alors dans une période de sénescence. Après une durée de nécrose associée au type d'axe, la racine est élaguée à condition de ne plus porter de racines vivantes.
Conclusion :
Les simulations peuvent donner des architectures racinaires très différentes d'où cette généricité du modèle RootTyp. On peut obtenir des formes dichotomiques, "herring-bone", différents systèmes pivotants et fasciculés avec ou sans réitération, des systèmes isotropes, anisotropes,... La porosité du sol est un facteur important. A cause de leurs variations en diamètre, les racines ont différentes sensibilités et différents comportements à la porosité du sol. Le modèle peut être couplé avec d'autres approches. En effet, la simulation du prélèvement de l'eau a été intégré dans ce modèle par Doussan *et al.* [35], afin de modéliser l'architecture hydraulique de systèmes racinaires.

Modèle Davis

L'article [23] présente le modèle Davis qui est un modèle 3D simulant simultanément la croissance racinaire et la dynamique du mouvement de l'eau dans le sol. L'objectif est de simuler l'interaction entre les variations d'eau et de résistance du sol avec la croissance racinaire et les processus d'extraction d'eau, afin d'avoir une meilleure compréhension des interactions sol-racines. Les simulations sont réalisées pour trois niveaux de complexité différents, dépendant de l'information disponible au sujet de la plante : le premier considère la résistance du sol ; le second prend en compte en plus du premier, le taux de transpiration potentiel (fonction du temps, i.e. l'âge racinaire) et le prélèvement d'eau ; le dernier considère, en plus du deuxième, la croissance aérienne de la tige de la plante.
Le modèle :
Afin de rendre réalisable la simulation des interactions dynamiques, le modèle de croissance racinaire a été couplé avec un modèle de transport d'eau dans le sol basé sur une méthode d'éléments finis (FEM). Le domaine représentant le sol est discrétisé par une grille cubique d'éléments finis comme l'indique la figure 2.12. Des valeurs de résistance de sol et de température sont attribuées dans des régions du domaine. La résistance du sol augmente avec la profondeur. Les racines sont représentées par des segments. Pour chacun d'eux, la longueur et la masse du segment, ainsi que ses coordonnées spatiales

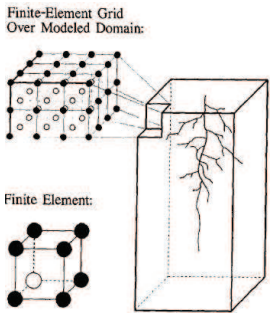


FIGURE 2.12 – Discrétisation du sol [23]

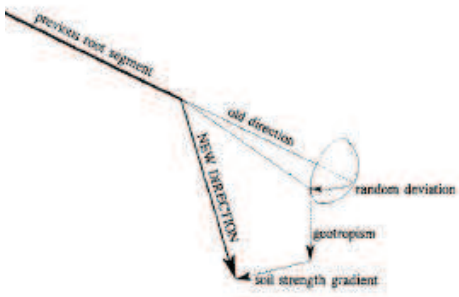


FIGURE 2.13 – Vecteur de direction de croissance [23]

sont enregistrées à chaque pas de temps. La croissance des segments racinaires est une fonction des conditions locales du domaine pour chaque ordre de ramification.
La figure 2.13 illustre la direction de croissance d'un apex obtenue en ajoutant le vecteur de la direction précédente modifiée par une déviation aléatoire (afin de prendre en compte l'exploration de l'espace du système racinaire en croissance), le vecteur de géotropisme (défini par l'utilisateur pour chaque groupe d'axes et des racines latérales principales) et le vecteur du gradient de résistance locale du sol.
Le taux d'élongation V_a dépend de facteurs environnementaux comme la température du sol (imp_t), la résistance du sol (imp_s) et la concentration de soluté (imp_c), tels que $V_a = V_p \cdot imp_t \cdot imp_s \cdot imp_c$. Ces facteurs sont définis dans les annexes de l'article [23].
Le flux d'eau dans le sol est représenté par l'équation de transport de Richards donnant l'évolution du contenu volumétrique en eau dans le sol. Cette équation dépend d'un tenseur du second ordre représentant la conductivité hydraulique du sol non saturée et d'un terme source caractérisant le prélèvement d'eau par les racines et dépendant du taux de prélèvement racinaire, de la distribution spatiale du site de prélèvement et du taux potentiel de transpiration.

Conclusion :

Le modèle utilise une représentation discrétisée du sol afin de simuler la croissance des racines individuellement, conditionnées par l'état du sol. Le prélèvement dynamique de l'eau par les racines affecte le potentiel d'eau du sol et ainsi la résistance mécanique du sol. Ce modèle intègre des aspects physiques importants dans les relations d'interactions sol-plante. Par contre, il est limité à l'échelle de la plante, ceci étant dû à la discrétisation qui ne peut être effectuée que pour des domaines spatiaux petits. Le transport de soluté, le prélèvement de nutriments et l'interaction entre la croissance de la plante et la concentration en nutriments ont été modélisés à l'aide d'équations aux dérivées partielles et ajoutées à ce modèle [99]. D'autres ajouts à ce modèle ont vu le jour, comme par exemple l'absorption de l'eau par les racines, présentés dans l'article de Javaux *et al.* [54].

Méthode numérique adaptative de Wilderotter

L'article [108] présente un modèle numérique simulant simultanément le flux d'eau dans le sol et la croissance racinaire de la plante. Un inconvénient majeur de tous les modèles basés sur la structure et les processus vus précédemment est le temps de calcul qui devient très long pour des simulations de mouvement d'eau en considérant les systèmes racinaires complets. Cet article montre que la méthode d'éléments finis adaptative est une nouvelle technique de calcul pour surmonter cette difficulté. Cette méthode est idéale pour des problèmes à deux échelles : l'idée essentielle est d'utiliser une résolution fine le long des racines individuellement (échelle microscopique), tandis qu'une résolution plus grossière est appliquée aux régions sans racines dans le sol (échelle macroscopique). Elle combine un modèle de flux d'eau 2D (équation de Richards) avec un modèle de croissance racinaire architectural 2D, basé sur des automates cellulaires et prenant en compte l'absorption d'eau dans le sol.

Le modèle mathématique :

Pour le modèle de flux d'eau dans le sol, l'équation de Richards est considérée :

$$\partial_t \Theta(h) - div(K(h)\nabla(h+z)) = F(h) \tag{2.5}$$

où h est la pression inconnue (m), Θ est le contenu volumétrique en eau dans le sol $(m^3.m^{-3})$, K est la conductivité hydraulique du sol $(m.d^{-1})$, z la profondeur (m) et F le terme source prenant en compte le prélèvement d'eau par les racines. Après une paramétrisation de Van Genuchten entre le contenu en eau et la pression, et après celle de Mualem entre la conductivité hydraulique et la pression, l'équation (2.5) peut être résolue en utilisant le schéma de Jäger-Kacur qui est un nouvel algorithme efficace pour résoudre des équations paraboliques. La fonction F est choisie sous la forme suivante :

$$F(x,y,t,h) = \frac{h - h_\omega}{R_s + R_r} l^{-1} \rho(x,y,t)$$

où h_ω est la pression de l'eau dans la racine (m), R_s est la résistance du sol (d), R_r est la résistance de la racine (d), l est la longueur d'un côté du cube représentant la cellule (m) et ρ est une fonction indicatrice sans dimension égale à 4 dans les cellules et vaut 0 sinon.

En ce qui concerne l'architecture racinaire, on utilise des automates cellulaires. Géométriquement, le système racinaire est un ensemble de cellules formant des axes d'ordres différents (la morphologie est varie pour des ordres différents). L'extension du système racinaire est simulée en réalisant trois processus développementaux formalisés : l'émission (génération de nouveaux axes de la tige), la croissance (élongation des axes existants) qui est fonction des conditions locales, et la ramification (développement de nouveaux axes latéraux). Différents pas de temps sont utilisés pour la simulation développementale racinaire (la longueur du pas est constante) et le modèle de flux d'eau (longueur du pas variable). Les lois de croissance primaire sont similaires à celles du modèle SARAH [82]. Pour définir la direction de croissance et le taux d'élongation, on utilise les données sur le contenu local en eau calculé à l'aide du modèle de flux d'eau dans le sol.

La direction de croissance et la longueur de chaque axe sont définies pour chaque pas de

temps. Il y a cinq possibilités de croissance, comme l'indique la figure 2.14 où s est la position actuelle. Pour les axes d'ordre 1, la direction est verticale et pour ceux d'ordre 2 et 3 on choisit un angle de 45 degrés par rapport à la racine mère (cf figure 2.15). Le

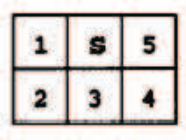


FIGURE 2.14 – Directions possibles de croissance [108]

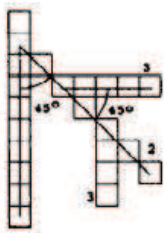


FIGURE 2.15 – Orientation de croissance

modèle permet tout de même de pouvoir dévier des directions choisies vers des zones du sol à plus fort contenu en eau.
Afin de calculer le taux d'élongation, deux facteurs sont utilisés : le contenu en eau et l'ordre de la racine (la température et le contenu en nutriments ne sont pas pris en compte).
La ramification est contrôlée par la distance inter-ramification le long de l'axe considéré (IBD) et de la longueur de la zone apicale non ramifiée (LAZ). Si la distance entre le sommet de l'axe considéré et le dernier axe latéral est supérieure à la somme entre IBD et LAZ, alors une nouvelle racine est créée (la formation de racines latérales est équitablement répartie du côté droit et gauche de l'axe principal).
L'"adaptativité" est utilisée dans ce modèle afin de calculer l'efficacité de la solution numérique pour faire face aux complexités du système racinaire. La stratégie adaptative introduit trois estimateurs d'erreur : l'estimateur d'erreur initiale, l'estimateur d'erreur de temps et l'estimateur d'erreur de la discrétisation spatiale. Tout ceci n'est possible que si l'on connaît la solution numérique et si l'on a des données.
Conclusion :
Une nouvelle méthode de représentation de l'évolution spatio-temporelle de l'architecture racinaire dépendant du flux d'eau dans le sol et de la résistance du sol a été développée. Le maillage de discrétisation est adaptatif dynamiquement. L'avantage principal de cette approche est la flexibilité du modèle et le temps de calcul fortement réduit. Un éventuel inconvénient à cette approche, serait la représentation géométrique du système qui est moins réaliste que la plupart des précédents modèles de structure présentés précédemment.

2.2 Modèles de densités

Les modèles présentés dans cette partie ne décrivent pas explicitement la structure du système racinaire. Certains d'entre eux intègrent des notions de processus racinaires tels que la croissance primaire, la ramification et la mortalité. Ils peuvent être de diverses approches, mais sont principalement formalisés par des équations continues aux équations aux dérivées partielles.

2.2.1 Approches diverses

Modèle de Gerwitz et Page

Dans l'article [46], les auteurs présentent un modèle mathématique simple décrivant le pourcentage de racines en fonction de la profondeur et dépendant de paramètres variant suivant les espèces et déterminés à partir de données.

Le modèle mathématique :

La relation entre le pourcentage de racines dP et l'épaisseur dx (x étant la profondeur en cm) est :

$$\frac{dP}{dx} = e^{-fx+C} \tag{2.6}$$

où f et C sont des constantes. A partir de cette équation, on peut calculer le pourcentage de racines entre la surface et une profondeur x de la manière suivante :

$$\int_0^x dp = \frac{e^C}{f}(1 - e^{-fx})$$

Si on prend le log de l'équation (2.6), on obtient une droite de pente f et d'ordonnée à l'origine C. On peut calculer ces deux constantes par une méthode de régression, à l'aide de données expérimentales qui prennent en compte des facteurs comme par exemple la fertilité du sol et l'âge de la plante.

Conclusion :

Sur les 101 ensembles de données testées, 61 sont validés de manière très satisfaisante par ce modèle. Ce dernier est tout de même limité vu qu'il décrit uniquement de manière statique, un pourcentage de racines en fonction de la profondeur.

Modèle WHTROOT

L'objectif des travaux de Porter *et al.* [91] était de décrire un modèle de croissance racinaire du blé qui génère des axes de racines séminales et adventives par couche de sol. Ce modèle donne en sortie l'évolution de la densité de longueur racinaire en fonction de la profondeur et du temps thermique. Il est destiné à être couplé à un modèle de développement de la tige de la plante.

Le modèle :

La figure 2.16 illustre le concept de base de ce modèle. La croissance des axes principaux se fait de manière verticale à un taux constant V_a ($cm.SDD^{-1}$), où SDD (Soil Degree Days) est le temps thermique mesuré comme la moyenne quotidienne de la température du sol cumulée pour chaque couche de sol. Le sol est en effet partitionné en couches de 10cm. SDD est distingué de ADD (Air Day Degree) qui est la somme des températures moyennes de l'air. Chaque segment d'axes produit un nombre n_f (nombre par unité de longueur) de racines latérales de premier ordre et chacun d'eux produit un nombre n_s (nombre par unité de longueur) de segments racinaires de second ordre. Les latérales de premier et de second ordre ont des taux de croissance constants notés respectivement V_f et V_s ($cm.SDD^{-1}$). La densité de racines est donc calculée pour chaque couche de sol. Ce modèle ne prend pas en compte la détérioration et la mort des racines.

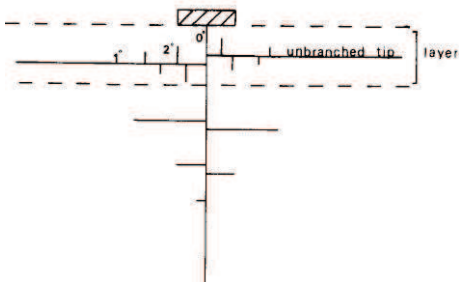


FIGURE 2.16 – Axe principal (0°) avec le développement de racines latérales de premier et de second ordre (1° et 2° resp.) [91]

L'article [11] ajoute à ce modèle l'absorption d'eau S_i par les racines dans la couche de sol i. Cette quantité dépend du taux de transpiration E_a (déterminé à partir du taux d'évapotranspiration), de l'indice de stress α_i dans cette couche i, et peut se formuler de la manière suivante :

$$S_i = \frac{E_a}{\Delta z_i} \frac{R_i \alpha_i}{\alpha_w}$$

où $\alpha_w = \sum R_i \alpha_i$ est un poids de stress, R_i est la longueur totale dans chaque couche i et Δz_i est la profondeur de chaque couche.
La conductivité hydraulique est estimée en fonction du potentiel d'air entrant et des contenus volumétriques en eau à saturation et à non saturation.
Ce modèle soulève l'importance de prendre en compte la résistance du sol dans le modèle, qui est inversement proportionnel au contenu d'eau dans le sol. En effet la résistance du sol est une entrée indispensable au modèle car elle limite la pénétration des racines dans le sol. Il faut tout de même préciser que les conditions pour que cette résistance limite la croissance, sont déterminées par la quantité et la distribution d'eau (venant des pluies), par le taux d'évapotranspiration potentiel mais aussi par l'altération des sols souvent due à des pratiques de cultures humaines.
Conclusion :
Le modèle WHTROOT [91] utilise comme variables d'entrée des températures
moyennes et des dates de semailles afin de générer en sortie des profils de densité de longueur. Le fait d'utiliser le temps thermique à la place du temps usuel, permet d'intégrer le facteur environnemental de température dans la prédiction temporelle de l'apparition et la pénétration des racines dans le sol. Un autre avantage de ce modèle est la possibilité de prédire la distribution de longueur et l'âge de racines par catégories d'axe (axe principal, premier et second ordre,...) dans chaque couche de sol. Par contre, l'inconvénient est le calcul des températures moyennes du sol qui est réalisé par un algorithme simple et peu précis. L'auteur de l'article [11] a prouvé que la résistance du sol était indispensable au modèle, car un sol sec entraîne une augmentation de la résistance du sol et une diminution du taux d'élongation racinaire. Un autre inconvénient du modèle est que la direction de croissance est influencée par une résistance du sol supposée uniforme dans le sol et ne prend pas en compte le gravitropisme. De plus, les auteurs ne disent pas si ce modèle est applicable à des systèmes racines autres que des systèmes pivotants

Dans les articles [47, 48], l'auteur s'inspire du modèle WHTROOT [91] et intègre les effets de transport d'O_2, du contenu en eau dans le sol , les concentrations en nutriments et d'autres aspects de l'activité biologique de la plante. Ces variables permettent notamment de réguler la croissance primaire des racines. La limitation de cette approche est dans le nombre important de variables d'états du modèle et de paramètres (plus de 120), rendant le modèle difficilement utilisable et rend la calibration impossible.

Modèle d'automates cellulaires

L'objectif de l'article [75], est de présenter un modèle 3D de croissance de systèmes racinaires d'arbres, à l'aide d'automates cellulaires. Il permet de simuler la densité de racines fines, la topologie des racines de structure, et la biomasse présente dans le système. Ce modèle prend en compte l'absorption d'eau par les racines et l'allocation en carbone. Il a été calibré sur des données d'un noyer (*Juglansnigra* × *regia*) et d'un mérisier (*Prunus avium L.*).

Le modèle mathématique :

Un automate cellulaire est utilisé afin de gérer localement la croissance du système. La demande journalière en matière sèche de racines fines permet de gérer la colonisation (déplacement vers un autre voxel) ou la prolifération (croissance interne au voxel) des racines de structure dans chaque voxel. La colonisation se fait quand la densité de longueur de racines dans le voxel dépasse un certain seuil, avec tout de même une certaine probabilité de proliférer malgré ce dépassement. La prolifération est systématique tant que la densité de longueur des racines dans le voxel ne dépasse pas ce seuil. Les auteurs définissent des taux de colonisation pour chaque voxel, dépendant de paramètres gérant le géotropisme et le plagiotropisme. En ce qui concerne la topologie, l'allocation en matières sèches de racines de structure est proportionnel au flux de suc dépendant de l'absorption locale d'eau.

Conclusion :

Les résultats permettent de calibrer et de comparer les profils de densité de longueur de racines fines entre un système se déplaçant fortement en profondeur (exemple du noyer) et un système plus en surface (le mérisier). Cette approche est intéressante pour la compréhension des interactions locales et globales entre l'eau et la croissance racinaire chez les arbres.

Approche statistique non paramétrique

Pour une architecture racinaire donnée, on obtient plusieurs informations sur la densité racinaire, telle que la densité de longueur, de volume, du nombre d'apex, etc. Dans l'article [40], les auteurs ont mis en place une approche statistique non paramétrique basée sur des fonctions de densité généralisée, décrivant l'évolution spatio-temporelle du nombre, du diamètre et de l'angle d'orientation des racines. Il est testé à l'aide de données sur le Pin maritime. Ce modèle donne l'architecture racinaire du Pin maritime à un instant donné.

Le modèle mathématique :

Soit $S(t)$ le système racinaire à l'instant t, composé de l'ensemble des racines R^k (k^{eme}

racine de S(t)), connectées ensemble par un ensemble de relations τ qui représente la topologie. On a :

$$S(t) = \bigcup_{1 \leq k \leq N(t)} R^k(t)$$

où $N(t)$ est le nombre de racine à l'instant t, et $R^k(t) = \{f^k(u) \in \mathbb{R}^s / u \in [t^k, t]\}$, où t^k est le temps d'apparition de la k^{eme} racine et $f^k(u)$ est une fonction continue à définir (linéaire pour approximer les racines en droites). Les points de ramification sont caractérisés par les propriétés de la racine mère et celles de la fille (coordonnées spatiales et variables morphologiques).
L'estimation non paramétrique de la densité généralisée utilise la fonction kernel gaussien (méthode du noyau). On a, pour $x \in \mathbb{R}^b$:

$$K(x) = \frac{1}{(2\pi v)^{b/2}} \exp(-\frac{\| x \|^2}{2v})$$

La densité est alors définie comme la somme sur les fonctions kernel centrées en chaque point x^k de la base de données :

$$\hat{d}(x) = \sum_{1 \leq k \leq N(t)} K(x - x^k)$$

Afin de choisir une variance v correcte de la densité normale, on utilise la méthode de maximum de vraisemblance. On choisit la variance maximale qui maximise la fonction du log de vraisemblance.
L'idée ensuite est de minimiser l'erreur entre la densité simulée $\hat{d}$ et observée d^*. Les caractéristiques de la racine $\hat{R}^{k+1}$ sont calculées tel que l'erreur $E^{k+1} = \sup_{x \in \mathbb{R}^b}(|d^* - \hat{d}^{k+1}|)$ soit minimisée. Les propriétés de la nouvelle branche x^{k+1} sont choisies telles que :

$$E^{k+1}(x^{k+1}) = \min_{x \in \mathbb{R}^b}(E^{k+1}(x))$$

Une fois le point de ramification optimal déterminé, la nouvelle racine est ajoutée au système racinaire qui devient :

$$S^{k+1} = S^k \bigcup R^{k+1}$$

En ce qui concerne les résultats numériques, les quantités de racines diminuent avec la distance à la tige, dans le cas réel et simulé. Les systèmes racinaires de ces deux cas ne présentent pas de différences significatives au niveau de la distance radiale, la profondeur, l'angle et l'ordre de ramification.
Conclusion :
Cette méthode donne des résultats réalistes et montre la capacité des fonctions de densité généralisée à représenter la complexité du système racinaire en utilisant un nombre limité de variables morphologiques. Si on utilisait des trajectoires racinaires plus réalistes, cela reviendrait à prendre en compte le géotropisme, ce qui améliorerait probablement les résultats numériques. Ce modèle souligne un point essentiel dans la représentation du développement racinaire par des densités racinaires. En effet, la connaissance des densités de ramification, de longueur et de biomasse, permettent de reconstruire de manière approchée l'architecture du système du Pin maritime, légitimant ainsi l'utilisation de modèles basés sur des équations continues.

2.2.2 Modèles d'équations continues

Il existe des approches continues à l'échelle de la racine, comme dans les articles [21] et [97]. Cependant, les modèles présentés dans ce paragraphe, sont considérés à l'échelle du système racinaire dans son ensemble. Ils sont généralement basés sur un ou plusieurs opérateurs décrivant des phénomènes physiques, comme par exemple l'advection, la diffusion et la réaction. L'advection d'une densité correspond au déplacement de celle-ci dans une direction donnée. La diffusion caractérise la dispersion d'une densité dans différentes directions du domaine dans lequel pousse le système. La réaction correspond généralement à la production de densité. Pour plus d'informations concernant l'interprétation de ces phénomènes, on peut se référer au paragraphe 4.1 dans lequel des analogies entre ces opérateurs physiques et des processus biologiques ont été établies pour une variable de sortie correspondant au nombre d'apex par unité de volume.

Modèle d'Adiku et al. [2]

Dans l'article [2], les auteurs ont pour but de simuler un modèle simple de croissance racinaire en prenant en compte les conditions variables du sol. Ce modèle assure que la croissance latérale des racines à une profondeur donnée est gouvernée par deux facteurs : la masse racinaire ou densité de longueur racinaire et un facteur environnemental qui limite la croissance racinaire.

Le modèle mathématique :

Le taux d'augmentation en croissance racinaire local est gouverné par trois principaux facteurs : la longueur racinaire $R_L(z,t)$ en z (profondeur), la longueur racinaire maximale R_{Lmax} et le facteur environnemental $E_f(z,t)$.

L'équation de croissance racinaire est donnée par :

$$\frac{\partial R_L(z,t)}{\partial t} = R_L(z,t)P_r\left(1 - \frac{R_L(z,t)}{R_{Lmax}}\right)E_f(z,t)$$

où P_r est le taux de croissance relative. Cette équation s'intègre relativement facilement si $E_f(z,t)$ et R_{Lmax} ne dépendent pas du temps. Supposons que le facteur environnemental dépende du contenu en eau, on peut considèrer l'expression sans dimension de $E_f(z,t)$ suivante :

$$E_f = \begin{cases} 1 & \theta_c < \theta < \theta_u \\ \frac{\theta - \theta_L}{\theta_c - \theta_L} & \theta_L \leq \theta < \theta_c \\ 0 & \theta < \theta_L \end{cases}$$

où θ_u est le contenu maximal en eau dans le sol, θ_c est le contenu d'eau en dessous duquel le facteur environnemental décline linéairement jusqu'à atteindre 0 en θ_L.

Le contenu d'eau dans le sol $\theta(z,t)$ est obtenu en sortie d'un modèle d'équilibre d'eau. L'équation de ce modèle de circulation d'eau est :

$$\frac{\partial \theta}{\partial t} = -\frac{\partial J_w}{\partial z} - S(z,t)$$

où J_w est le flux d'eau ($m.s^{-1}$). L'extraction d'eau par les racines est représentée par le terme source $S(z,t)$ ($m^3.m^{-3}.s^{-1}$), déterminé à partir de la longueur locale racinaire

R_L, l'absorption par unité de longueur racinaire q_r ($m^3.m^{-1}.s^{-1}$) et un facteur de stress de l'eau exprimé par $E_f(z,t)$. On a :

$$S(z,t) = R_L E_f(z,t) q_r$$

Conclusion :
En ce qui concerne les résultats numériques, les densités de longueur observées sont cohérentes avec la réalité (données sur les racines de *cowpea*, une espèce d'haricot). Cette approche permet d'atteindre le maximum de densité de longueur à chaque niveau de profondeur. Quand le sol en surface est pauvre en eau, on constate une croissance plus en profondeur. Le seul facteur environnemental utilisé est le contenu d'eau dans le sol. La prise en compte de ce facteur entraine une distribution racinaire qui décroît exponentiellement avec la profondeur. C'est un modèle flexible dans le sens où il est possible d'y insérer d'autres facteurs comme la nutrition, la salinité et la résistance du sol.

Modèle de diffusion-réaction d'Hayhoe [51]

L'article [51] présente un modèle de croissance racinaire basé sur une équation de diffusion non linéaire. Des données sur le maïs sont utilisées afin d'évaluer la sensibilité du modèle et d'estimer la diffusivité racinaire. L'absorption de l'eau du sol par les racines est exprimée par un terme source volumétrique (la distribution de racines doit être estimée afin de quantifier le terme source). Le modèle est simulé à l'aide de la méthode des éléments finis.
Le modèle mathématique :
L'auteur s'appuie sur les travaux réalisés par Page et Gerwitz [78], qui ont considéré un modèle mathématique de diffusion mono-dimensionnel afin de générer des cartes de densité racinaire au cours du temps. Ces derniers suggèrent que l'équation de diffusion avec un coefficient de diffusion constant peut décrire de manière cohérente plusieurs plantes de culture. Hayhoe, quant à lui, a généralisé ce modèle avec un coefficient variable en fonction de plusieurs paramètres.
Soit $W(x,t)$ la masse volumique racinaire ($g.cm^{-3}$), x la distance verticale de la surface du sol en cm ($0 \leq x \leq L$) et t le temps en minutes ($0 \leq t \leq T$) et $D_R(x,t,W)$ la fonction de diffusion racinaire. On considère l'équation suivante :

$$\frac{\partial W}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x}\left(D_R \frac{\partial W}{\partial x}\right) \tag{2.7}$$

La condition initiale est $W(x,0) = 0$ et la condition limite est $W(L,t) = 0$. La diffusion est un paramètre qui regroupe plusieurs facteurs caractérisant les conditions favorables, dans une zone considérée, à la pénétration racinaire. D_R est donc nul tant que la racine ne se trouve pas dans une zone fertile (entre 0 et un temps observé $t_1(x)$). Ensuite ce coefficient prend une valeur plus ou moins significative dans une zone fertile (entre $t_1(x)$ et $t_2(x)$), spécifique aux conditions du sol à la profondeur considérée. Finalement il faut considérer une phase de décroissance de la diffusion avec le temps, correspondant aux racines qui pénètrent difficilement dans des zones profondes. D_R est donc défini de la

manière suivante :

$$D_R(x,t,W) = \begin{cases} 0 & 0 < t \leq t_1(x) \\ D_{max}(x) & t_1(x) < t \leq t_2(x) \\ D_{max}(x)A^{(t-t_2(x))} & t_2(x) < t \leq T \end{cases}$$

où $t_2(x)$ est le temps observé pour lequel la croissance de nouvelles racines à la profondeur x commence à décroître, A est une constante inférieure ou égale à 1 et $D_{max}(x)$ est la diffusion maximale à la profondeur x liée au type de sols et aux conditions favorables pour la pénétration des racines.
La difficulté pour résoudre l'équation de diffusion (2.7) vient du fait que l'on doit connaître la distribution racinaire pour chaque x afin d'évaluer $t_1(x)$ et $t_2(x)$.
En ce qui concerne le mouvement de l'eau dans le sol et son absorption par le système racinaire, voici l'équation considérée :

$$\frac{\partial \theta}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x}\Big(D(\theta)\frac{\partial \theta}{\partial x} - K(\theta)\Big) - S(\theta, x, t)$$

où θ est le contenu volumétrique d'eau en cm^3 d'eau par cm^3 de sol, $K(\theta)$ est la conductivité hydraulique du sol en $cm.min^{-1}$, $S(\theta, x, t)$ est l'absorption d'eau par les racines en cm^3 d'eau par cm^3 de sol par min et $D(\theta)$ est la fonction de diffusion de l'eau dans le sol, définie par $D(\theta) = -\frac{d\psi}{d\theta}K(\theta)$, où $\psi(\theta)$ est le potentiel hydrique dans le sol.
On a aussi $S(\theta, x, t) = cK(\theta)(\psi_r - \psi(\theta))W(x)$, où ψ_r est le potentiel hydrique des racines et c est un paramètre d'ajustement de l'efficacité des racines pour l'absorption. Un des obstacles est de bien définir les fonctions $\psi(\theta)$ et $K(\theta)$. Dans cet article l'auteur propose de les faire varier en fonction d'un contenu en eau saturé θ_s. La transpiration par les plantes est controlée par le terme source $S(\theta, x, t)$ qui dépend de ψ_r.
Conclusion :
Les résultats numériques confirment la capacité du modèle de diffusion à approximer la croissance racinaire. Le modèle non-linéaire est plus précis que le modèle avec un coefficient de diffusion constant. Afin d'améliorer l'efficacité de l'extraction de l'eau par les racines, on pourrait imaginer que le terme c soit une fonction de l'âge de la racine, ce qui permettrait de prendre en compte l'efficacité décroissante des racines en fonction de leur âge.

Modèle de diffusion-réaction d'Heinen *et al.* [52]

Les auteurs de l'article [52] propose un modèle de réaction diffusion pour simuler la croissance racinaire en coordonnées cartésiennes (la suite peut être aussi écrite en coordonnées cylindriques). Ils comparent les résultats du modèle avec ceux obtenus à l'aide d'une solution analytique (cf annexe 1 dans l'article [30]) et avec des données sur les racines de maïs, d'une espèce particulière de glaïeul , le cèdre blanc *Thuja occidentalis* et de la tomate.
Le modèle mathématique :
Voici l'équation de diffusion appliquée à la densité de longueur racinaire $C(cm.cm^{-3})$:

$$\frac{\partial C}{\partial T} = \frac{\partial}{\partial X}(D_X\frac{\partial C}{\partial X}) + \frac{\partial}{\partial Z}(D_Z\frac{\partial C}{\partial Z}) - \Lambda C + Q \tag{2.8}$$

où T le temps (d), X et Z sont les coordonnées horizontales et verticales (cm), D_X et D_Z sont les coefficients de diffusion dans les directions respectives X et Z ($cm^2.d^{-1}$), Λ est le taux de détérioration racinaire (d^{-1}), et Q est la fonction de production de densité de longueur racinaire ($cm.cm^{-3}.d^{-1}$). Les paramètres D_X, D_Z, Λ et Q sont optimisés des données observées de longueur racinaire. Les paramètres sont constants dans la calibration, mais on peut imaginer un coefficient de diffusion dépendant d'une fonction dite de réduction $D = f_h$, dans le but d'introduire des conditions environnementales (on peut empêcher des racines à se développer dans certaines régions à définir suivant les conditions du sol). Il suffit de définr l'allure de f_h qui prendra des valeurs en fonction de la profondeur par exemple.
Pour résoudre numériquement l'équation (2.8), on utilise une méthode d'éléments finis. On divise la zone racinaire en volumes de contrôle (CV). Chaque CV est représenté par un noeud, localisé par la colonne I et la ligne J. Les interfaces entre deux CV sont localisées par les indices i et j, comme l'indique la figure 2.17.

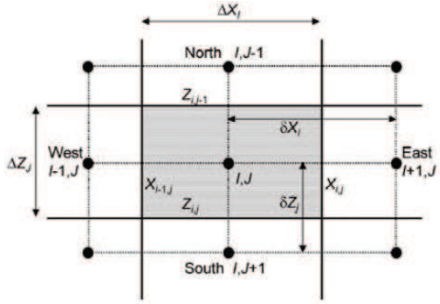


FIGURE 2.17 – Volume de controle autour de (I,J), figure issue de l'article [52]

Conclusion :
En ce qui concerne les résultats numériques observés, ils sont cohérents avec la réalité. Les auteurs définissent un ratio entre le coefficient de diffusion horizontale et verticale qui diffère suivant les espèces. Un système plagiotrope aura un coefficient horizontal supérieur au vertical, et inversement pour un système orthotrope. Par contre, la fonction de production de densité de longueur est considérée comme une condition aux limites, une zone bien spécifique à la surface du sol. Ce choix est limité pour des systèmes racinaires dont les sources ne sont pas "centralisées", *i.e.* pour des systèmes dont les sources se situent à plusieurs endroits au niveau de la surface du sol, comme par exemple un système qui développe des rhizomes sur une grande partie de la surface, développant eux-mêmes des racines orthotropes (comme pour le système racinaire du chiendent par exemple).

Modèle d'advection-diffusion-réaction [93]

L'objectif de l'article de Reddy et Pachepsky [93] est de présenter et de tester un modèle de réaction diffusion de croissance racinaire, en utilisant des taux de croissance et de dispersion. Des tests d'hypothèses statistiques sont testés sur la dépendance entre ces taux et des variables racinaires et du sol. Trois hypothèses sont testées dans cet

article : la diffusion racinaire (colonisation de nouvelles zones du sol) ne dépend pas de la concentration racinaire (h1), le taux potentiel de croissance racinaire augmente linéairement avec la concentration racinaire (h2) et il n'y a pas de tendance géotropique pour le développement racinaire dans le sol (h3). Le modèle numérique de diffusion est ensuite testé dans le cas du maïs se développant dans des pots de 24cm de haut et 12cm de diamètre, à l'aide du simulateur 2DSOIL, utilisant une méthode d'éléments finis.

Le modèle mathématique :

Identiquement à l'article [1], le modèle de réaction-diffusion est le suivant :
Soit Y la concentration massique des racines filles et M celle des mères ($kg.m^{-3}$), x l'axe horizontal et z l'axe vertical de profondeur. L'équation de conservation de masse racinaire (croissance axisymétrique) est de la forme :

$$\begin{cases} \dfrac{\partial Y}{\partial t} = \dfrac{\partial}{\partial x}(D\dfrac{\partial Y}{\partial x}) + \dfrac{\partial}{\partial z}(D\dfrac{\partial Y}{\partial z} - gY) + R - d_Y - T_{Y\to M} \\ \dfrac{\partial M}{\partial t} = T_{Y\to M} - d_M \end{cases} \tag{2.9}$$

où g est le vecteur de transport convectif de matière lié au géotropisme, D est le coefficient de diffusion ($m^2.d^{-1}$), R est le taux de croissance des jeunes racines ($kg.m^{-3}.d^{-1}$), d_Y et d_M sont respectivement les taux de détérioration des jeunes racines et des racines mères ($kg.m^{-3}.d^{-1}$) et $T_{Y\to M}$ est le taux de transformation de jeunes racines en racines mères ($kg.m^{-3}.d^{-1}$). Ces quatre taux et le coefficient de diffusion sont les variables pouvant dépendre de la concentration racinaire.
Les conditions limites du système (2.9) sont : le flux est nul en $z = 0$, $z = -L_z$ et $x = L_x$; le flux horizontal est nul en $x = 0$; il y a un axe de symétrie.
On considère l'expression du taux de croissance réel R :

$$R = R_{pot}\frac{\frac{dW}{dt}}{\int_0^{L_x}\int_{-L_z}^{0} R_{pot}\,x\,dx\,dz}$$

où R_{pot} est le taux potentiel de croissance racinaire local et W est la masse racinaire totale en fonction du temps.
Après avoir défini des expressions de D et de R_{pot} en fonction de Y et de paramètres régulant la dépendance avec Y, des tests d'hypothèses statistiques ont été réalisés sur les trois hypothèses définies avant le modèle. L'hypothèse h1 a été rejetée. Les résultats numériques confirment le fait que la performance du modèle est améliorée avec la dépendance entre D et la concentration racinaire. Les hypothèses h2 et h3 ne sont pas rejetées.

Conclusion :

Même si des erreurs se produisent dans quelques sections du sol, le modèle décrit de manière acceptable les données expérimentales. Cependant, le taux de transformation de racines filles en mères semble difficile à estimer. De plus, les plants de maïs poussent dans des pots de petite dimension. Ceci peut modifier le comportement ontogénique du système. Les hypothèses non rejetées devraient être re-testées dans des conditions expérimentales moins limitantes.

Modèle d'advection réaction [42]

Le modèle décrit dans les articles [41, 42], basé sur des équations d'advection-réaction, simule le mouvement spatio-temporel des méristèmes dans le sol. Il est illustré par des systèmes conceptuels type système dichotomique et système herringbone et calibré sur des données d'orge.

Le modèle mathématique :

Le modèle est composé de i équations de transport avec un terme source, chacune dépendant d'un ordre de ramification i. Les i équations d'advection-réaction, caractérisent le développement d'un ensemble de racines étant du type i associé. Le transport est caractérisé par un taux d'élongation e_i pour chacune des équations, par un angle de direction de croissance α, et par un terme lié au gravitropisme g_i. Soit ρ_{ia} la densité de méristèmes dans le sol. Voici l'équation générale pour un ordre de ramification i :

$$\frac{\partial \rho_{ia}}{\partial t} + \frac{\partial \rho_{ia} g_i}{\partial \alpha} + \frac{\partial \rho_{ia} e_i \cos(\alpha)}{\partial x} + \frac{\partial \rho_{ia} e_i \sin(\alpha)}{\partial z} = b_i \tag{2.10}$$

où le terme de ramification b_i est une fonction de ramification à l'ordre $i-1$. C'est ce terme qui permet de coupler les différentes équations associées aux différents ordres de ramification. A partir de la densité de méristèmes ρ_{ia}, on peut facilement retrouver les densités de longueur ρ_{in} et de ramification ρ_{ib} respectivement à l'aide des formules suivantes :

$$\frac{\rho_{in}}{\partial t} = e\rho_{ia}$$

$$\frac{\partial \rho_{ib}}{\partial t} = b_i$$

Ces trois densités permettent la reconstruction de l'architecture du système considéré [40]. Avec différentes fonctions de ramification b, on peut obtenir des vagues de méristèmes se déplaçant différemment dans le sol grâce à l'angle de ramification. Les auteurs obtiennent un système herringbone avec un angle de ramification pour les racines latérales, égale à $\pi/2$:

$$b = b_0 \frac{\rho_a(x, z, \alpha + \pi/2, t) + \rho_a(x, z, \alpha - \pi/2, t)}{2}$$

Un système dichotomique est obtenu avec un angle de ramification égale à $\pi/6$, pour une fonction de ramification de la forme :

$$b = b_0 \frac{\rho_a(x, z, \alpha + \pi/6, t) + \rho_a(x, z, \alpha - \pi/6, t)}{2} - \rho_a(x, z, t, \alpha)$$

Conclusion :

Ce modèle est très intéressant d'un point de vue architectural car il est basé sur des notions de types racinaires. Il est bien adapté pour des systèmes avec peu de types de racines. En effet, pour des systèmes racinaires d'arbres forestiers, le nombre de types racinaires est plus important et fait même débat dans la communauté des botanistes et des agronomes, spécialisés dans le développement racinaire.

Modèle de Bastian [10]

L'article [10] s'intéresse à des racines chevelues des *Ophiorrhiza mungos* qui sont génétiquement modifiées par les rhizogènes *Agrobacterium*. L'objectif de cet article est de présenter un modèle quantitatif de croissance de ces réseaux racinaires, basé sur une description continue utilisant des densités de l'extrémité et de volume racinaire. Les équations du modèle sont couplées avec la distribution de concentration en nutriments dans le milieu et à l'intérieur du réseau. Le modèle est résolu par la méthode de volumes finis et utilisent une méthode de splitting d'opérateurs.

Le modèle mathématique :

Deux densités suffisent pour décrire la croissance du réseau de racines chevelues. La première est $\rho(\vec{x},t)$, volume racinaire par unité de volume (en mm^3mm^{-3} ; $0 \leq \rho \leq 1$). L'autre est $n(\vec{x},t)$, aire de la section des extrémités des racines par unité de volume (en mm^2mm^{-3}). Le volume total de racines vaut $V_r(t) = \int_\Omega \rho(x,t)dx$.

1. Equation décrivant l'évolution spatio-temporelle de n :

$$\partial_t n + \nabla.(n\vec{v}) = f, \quad dans \quad (0,T) \times \Omega \tag{2.11}$$

où $0 < T < \infty$, $\vec{v}$ est la vitesse de croissance des extrémités définie en (2.16) et f est la fonction de ramification définie en (2.14).
La condition limite de cette équation est qu'il n'y a pas de flux à la surface :

$$n\vec{v}.\vec{\nu} = 0, \quad sur \quad \partial\Omega \tag{2.12}$$

où $\vec{\nu}$ est la normale extérieure aux frontières du domaine.

2. Equation décrivant l'évolution spatio-temporelle de ρ :

$$\partial_t \rho = n \parallel \vec{v} \parallel + q, \quad dans \quad (0,T) \times \Omega \tag{2.13}$$

où q est la fonction de croissance secondaire définie en (2.15).

3. Fonction de ramification f :
La concentration en nutriments dans le milieu $c(\vec{x},t)$ influe positivement sur la ramification racinaire. De plus la ramification entraîne un coût d'énergie et de ressources fourni par le réseau racinaire. f dépend donc aussi de la concentration en nutriments interne au réseau $\sigma(\vec{x},t)$. Plus précisément, le modèle dépend de la moyenne de concentration en nutriments interne i.e.,

$$s(t) = V_r^{-1}(t) \int_\Omega \sigma(\vec{x},t)\rho(\vec{x},t)dx$$

De plus, on veut qu'il n'y ait pas de ramification possible si on atteint la densité maximale ρ_{max}. Voici l'expression de f utilisée dans ce modèle :

$$f = \beta cs\rho(\rho_{max} - \rho) \tag{2.14}$$

où β est une constante caractérisant la sensibilité du taux de ramification par rapport aux concentrations en nutriments internes et externes.

4. Fonction de croissance secondaire q :
   Cette fonction est composée de deux parties : l'une concernant l'augmentation de masse due à la fluctuation de la vitesse, et l'autre concernant l'épaississement de la racine. Voici l'expression de q :

$$q = Rsn(\rho_{max} - \rho)\alpha_\tau + \xi S\rho(\rho_{max} - \rho) \tag{2.15}$$

   où R est une constante caractérisant le coefficient de taux de croissance, α_τ est une constante phénoménologique caractérisant la fluctuation de vitesse et ξ est un taux d'épaississement secondaire.

5. Vitesse de croissance $\vec{v}$:
   L'expression de la vitesse est inspirée des principes de la thermodynamique irréversible. On a :

$$\vec{v} = Rs(\rho_{max} - \rho)(\alpha_c \nabla c - \alpha_\rho \nabla \rho - \alpha_n \nabla n) \tag{2.16}$$

   où α_c, α_ρ et α_n sont des constantes phénoménologiques qui représentent des poids pour chaque stratégie de croissance. En effet, respectivement, la première constante est la tendance des racines à croître vers des concentrations en nutriments élevées, la deuxième correspond à la croissance vers un espace libre et la troisième caractérise la tendance des extrémités à se diffuser dans le sol.

6. Equation décrivant l'évolution de la concentration externe en nutriments :
   A l'aide de l'équation intégrale et de la loi de Fick, on a :

$$\partial_t((1-\rho)c) - \nabla.(\mathcal{D}_c(\rho)\nabla c) = -g, \quad dans \quad (0,T) \times \Omega \tag{2.17}$$

   où $\mathcal{D}_c(\rho) = D_c(1-\rho)$ est un coefficient de dispersion non constant et D_c est une constante. $g(c,n,\rho,s)$ est la fonction d'absorption qui est proportionnelle à la densité de volume racinaire et la densité d'extrémités de racines. Deux sortes de transport de nutriments sont possibles : le transport actif qui est supposé être unidirectionnel dans le réseau racinaire et dépendant de la concentration locale en nutriments c ; le transport passif dépend du gradient en nutriments entre le milieu et les racines et de la différence $c - s$. D'où l'expression de g :

$$g(c,n,\rho,s) = \frac{2\lambda n}{r}\rho(K_m(s)c + P(c-s)) \tag{2.18}$$

   où λ est la longueur caractéristique du tissu d'absorption active autour d'une extrémité de racines ($2\lambda n/r$ est la densité de surface d'absorption, où r est le rayon racinaire supposé constant dans ce modèle), $K_m(s)$ est le taux d'absorption et P la perméabilité.
   En ce qui concerne la condition limite de l'équation (2.17), on choisit :

$$\nabla c.\vec{v} = 0, \quad sur \quad \partial\Omega \tag{2.19}$$

7. Equation décrivant l'évolution de la concentration interne en nutriments :
   Quatre processus changeant la concentration interne sont considérés : l'absorption,

la croissance, la ramification et le métabolisme. Pour la concentration interne totale $S = sV_r = \int_\Omega \sigma(\vec{x}, t)\rho(\vec{x}, t)dx$, on considère l'équation suivante :

$$\frac{dS}{dt} = \int_\Omega g dx - \gamma_g \int_\Omega (n \parallel \vec{v} \parallel + q)dx - \gamma_r \int_\Omega f dx - \gamma_m S \tag{2.20}$$

où γ_g, γ_r et γ_m sont des constantes décrivant respectivement la proportion de métabolites utilisées pour la croissance, la ramification et le métabolisme.

Les équations (2.11), (2.13), (2.17), (2.20) forment le modèle complet de croissance du réseau dense racinaire. Il faut rajouter les conditions aux limites (2.12) et (2.19), ainsi que les conditions initiales suivantes : $S(0) = S_0$, et dans Ω on a $\rho(\vec{x}, 0) = \rho_0\phi(\vec{x})$, $n(\vec{x}, 0) = n_0\phi(\vec{x})$, $c(\vec{x}, 0) = c_0$, où ϕ est une distribution spatiale initiale définie par la fonction :

$$\phi(\vec{x}) = \left(1 - \tanh(||\vec{x} - \vec{x_0}|| - r_{max})/2\right)/2 \tag{2.21}$$

Conclusion :
Après avoir comparé les résultats numériques et les donnéess, les auteurs ont conclu que le modèle décrivait parfaitement l'augmentation de la masse racinaire et l'absorption de nutriments. Ce modèle est un bon départ pour modéliser la production de métabolites et ouvre aussi la possibilité de tester plusieurs hypothèses et de déterminer quels processus de croissance peuvent être optimisés.

2.3 Conclusion de la synthèse

Le tableau 2.1 répertorie la majorité des modèles de croissance racinaire existants dans la littérature. Les modèles de structure, *i.e.* développant le système racinaire segment par segment, regroupent les "Structural Models" (SM) développant uniquement la structure à partir d'observations, et les "Functional Structural Models" (FSM) intégrant la structure en réaction avec du fonctionnement (absorption d'eau, des nutriments, résistance du sol, etc.). Ces modèles donnent des représentations réalistes du système considéré. Même si quelques approches utilisent des astuces numériques afin de diminuer le temps de calcul de ces types de modèles, la simulation de systèmes à l'échelle d'un peuplement semble difficile. En ce qui concerne les "Density Based Models" (DBM), plusieurs formalismes sont proposés. Ces modèles étant indépendants du nombre de racines, ils semblent plus adaptés à grande échelle. Cependant ils nécessitent d'être formalisés avec des hypothèses biologiques, ce qui est rarement le cas. Désirant un modèle rapide, simple d'utilisation, facilement couplable avec des modèles de transfert d'eau et de nutriments, les modèles basés sur des équations continues semblent adaptés. Dans le chapitre suivant, on va tester le modèle de Bastian [10]. C'est un modèle général qui prend en compte deux variables de sortie (densité de volume et densité des airs apicales), plusieurs processus racinaires tels que la ramification, la vitesse de croissance, la production de biomasse, et il est couplé avec d'autres phénomènes physiques, notamment une équation de transfert d'eau et de nutriments.

Référence Modèle	**Type**	**Plante considée**	**Variables de sortie**	**Interaction avec l'environnement**	**Limites du modèle**
Lungley 1973	SM	Céréales	structure 2D densité de longueur	PPFD$^{(1)}$ [3]	Sol homogène construction pas à pas
Hayhoe 1981	DBM	(2)	masse volumique racinaire contenu en eau	contenu en eau	masse conservative unidirectionnel
Rose 1983	FM	Blé/orge	nombre de racines longueurs racinaires	non	non spatialisé
Porter *et al* 1986 WHTROOT	DBM	Blé	densité de longueur	résistance sol [11] contenu en eau [11]	calcul de T^{o}C sol unidirectionnel
Diggle 1988 ROOTMAP	SM	Blé	structure 3D	contenu en eau concentration nutriments	construction pas à pas
Fitter *et al.* 1991	SM	Systèmes pivotants	structure 3D EE $^{(3)}$	ressources sol	construction pas à pas
Bernston 1994	SM	*Snenecio vulgaris*	Structure 2D EE et EP $^{(3)}$	$C0_2$ atmosphérique humidité sol	-
Clausnitzer et Hopmans 1994	FSM	Orge	structure 3D	T^{o}C, résistance sol nutriments, soluté [99]	échelle plante
Adiku *et al.* 1996	DBM	Haricots	densité longueur contenu en eau	contenu eau	unidirectionel
Jourdan et Rey 1996	SM	Palmier à huile	structure 3D	non	tps calcul fonction du nb de types
Lynch *et al.* 1997 SimRoot	FSM	Haricots, systèmes dichotomiques et pivotants	structure 3D	nutriments respiration exsudation	tps calcul fonction du nb de types
Ozier-Lafontaine *et al.* 1999 Frac-Root	SM	*Gliricidia sepium*	structure 3D taille et masse du système	non	statique variabilité coeff
Reddy et Pachepksy 2001	DBM	Maïs	densité de masse	non	systèmes hierarchisés
Wilderotter 2003	FSM	nc	structure 2D	contenu eau résistance sol	représentations peu réalistes
Heinen *et al.* 2003	DBM	Maïs, glaïeul cèdre blanc tomate	densité de longueur	résistance sol	systèmes décentralisés
Pagès *et al.* 2004 RootTyp	FSM	(4)	structure 3D profils de longueur	résistance sol contenu en eau [35]	tps calcul fonction du nb de types
Bastian *et al.* 2008	DBM	*Ophiorrhiza mungos*	densité volume, et aires apicales	nutriments	complexe
Dupuy *et al.* 2010	DBM	Orge, systèmes herringbones et dichotomiques	densité nb d'apex, densité longueur densité ramification	non	fonction du nb de types
Mulia *et al.* 2010	DBM	*Juglansnigra* × *regia* *Prunus avium L.*	densité racines fines topologie grosses racines biomasse	contenu eau	pas de géométrie

TABLE 2.1 – Tableau de synthèse des modèles de croissance à l'échelle du système racinaire, existants dans la littérature.
(1) : flux de photons photosynthétiques
(2) : Carote, salade, choux, oignon, céleri-rave, persil, poireau, tomate, endive, pois, gesse, orge, blé, sorgho, maïs, ivraie.
(3) : Efficacité d'Exploitation (EE) et Potentiel d'Exploitation (EP)
(4) :*Arabidopsis thaliana, Lolium multiforum, Achillea millefolium, Rumex crispus, Euphorbia helioscopa, Anchusa officinalis, Cerinthe minor, Chondrilla juncea.*

Chapitre 3

Premières simulations

Dans ce chapitre, on simule une partie du modèle de Bastian [10], issu de la littérature. Ce modèle semble suffisamment général pour simuler des stratégies de croissance différentes. De plus, il est couplé à une équation de transfert d'eau et de nutriments dans le sol. Plusieurs notions biologiques comme la ramification, l'élongation, l'absorption des nutriments, les relations entre densités des aires des sections transversales des apex et densités volumiques, y sont intégrées. Une fois le modèle simplifié, quelques modifications ont été effectuées afin de prendre en compte l'impédance du sol et un sol hétérogène, et de réaliser des simulations conceptuelles avec plusieurs sources de systèmes, afin de tester les capacités du modèle.

3.1 Le modèle simplifié

Le modèle de Bastian [10] et ses fonctions sont explicités au paragraphe 2.2.2. Dans un souci de simplicité, on va tester la dynamique de ce modèle en prenant en compte le couplage avec la concentration en eau et en nutriments (sans l'équation de concentration en nutriments interne aux racines définie en (2.20)). On va aussi réaliser quelques modifications sur les fonctions du modèle. Voici donc le modèle général que l'on veut simuler :

$$\partial_t \rho = n \left\| \vec{v} \right\| + q, \quad dans \quad (0,T) \times \Omega \tag{3.1}$$

$$\partial_t n + \nabla.(n\vec{v}) = f, \quad dans \quad (0,T) \times \Omega \tag{3.2}$$

$$\partial_t((1-\rho)c) - \nabla.(\mathcal{D}_c(\rho)\nabla c) = -g, \quad dans \quad (0,T) \times \Omega \tag{3.3}$$

$$\rho(\vec{x},0) = \rho_0 \phi(\vec{x}), \quad dans \quad \Omega \tag{3.4}$$

$$n(\vec{x},0) = n_0 \phi(\vec{x}), \quad dans \quad \Omega \tag{3.5}$$

$$n\vec{v}.\vec{\nu} = 0, \quad sur \quad \partial\Omega \tag{3.6}$$

où $n(x,z,t)$ est l'aire des sections des extrémités racinaires (apex) par unité de volume ($cm^2.cm^{-3}$), $\rho(x,z,t)$ est le volume racinaire par unité de volume ($cm^3.cm^{-3}$), $c(x,y,t)$ est la concentration locale en nutriments ($mg.cm^{-3}$), $f(\rho)$ est la fonction de ramification, $q(n,\rho)$ est la fonction de production de volume (biomasse), $\mathcal{D}_c(\rho) = D_c(1-\rho)$ est un coefficient de dispersion non constant où D_c est constante, $g(c,n,\rho,s)$ est la fonction

d'absorption racinaire, $\vec{v}(n,\rho)$ est la vitesse de croissance globale des apex, $\phi(x,z)$ est la distribution spatiale initiale, et $\vec{\nu}$ est la normale extérieure à ω (volume élémentaire inclus dans Ω). Les fonctions $q(n,\rho)$, $\vec{v}(n,\rho)$, $f(\rho)$ et $g(c,n,\rho,s)$ sont respectivement définies par (3.10), (3.11), (3.9), (2.18).
Il est possible de déduire la densité du nombre d'apex $N(x,z,t)$ si l'on connaît la distribution du rayon racinaire. La formule nous permettant de déduire cette quantité est définie par :

$$N = \frac{n}{\pi r^2} \tag{3.7}$$

où r est le rayon apical moyen ou la distribution des rayons apicaux.

3.2 Modification du modèle de Bastian

On a utilisé ce modèle afin de réaliser les premières simulations d'un modèle continu complet. On a cependant intégré dans les fonctions du modèle, un paramètre d'impédance du sol, afin de prendre en compte de manière théorique, la résistance à la pénétration dans le sol des racines. De plus, on a formalisé un modèle à plusieurs sources, où chaque source représente un modèle continu (3.1)-(3.6). Cette dernière amélioration nous permet de simuler, soit plusieurs systèmes racinaires en compétition, soit plusieurs sources de racines fines au sein d'une même espèce, ce qui pourrait notamment être utile pour simuler les systèmes racinaires d'arbres forestiers où l'on peut distinguer les racines de structure et les racines fines [105].

3.2.1 Impédance mécanique du sol

Il est possible de prendre en compte la résistance du sol, qui augmente avec la profondeur. On peut choisir une fonction I_R caractérisant l'impédance du sol de telle manière (figure 3.1 gauche) :

$$I_R(z) = \exp(-z/z_{seuil}) \tag{3.8}$$

Cette fonction permet de faire tendre vers 0 les fonctions f et v avec la profondeur. Les fonctions du modèle que l'on veut simuler sont les suivantes :

– Fonction de ramification :

$$f(\rho) = \gamma_f \rho(\rho_{max} - \rho) I_R \tag{3.9}$$

où Le coefficient γ_f est fonction de la concentration des nutriments et du volume de racines présents localement. On écrit : $\gamma_f = c(1-\rho)$, avec c qui est la variable représentant la concentration en nutriments. Le terme $(1-\rho)$ correspond au volume local non occupé par les racines. Plus la densité de volume racinaire ρ tend vers la densité de volume racinaire maximal ρ_{max}, plus l'effet de la ramification diminue localement (figure 3.1 droite). De plus, le coefficient I_R permet de diminuer l'effet de la ramification quand ce coefficient diminue, à savoir quand l'impédance du sol augmente.

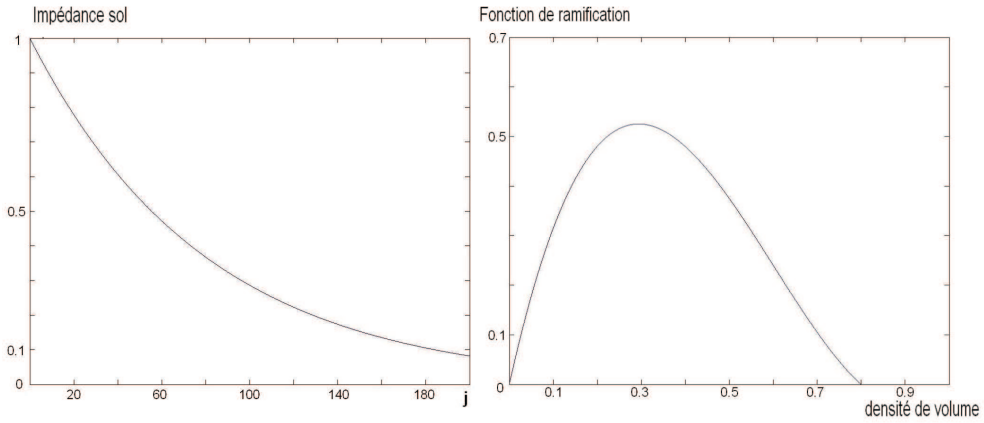


FIGURE 3.1 – Fonction caractérisant l'impédance du sol en fonction de $j = z/\Delta z$ et $\Delta z = 0.1cm$, définie en (3.8) avec $z_{seuil} = 8cm$ (gauche) ; fonction de ramification en fonction de la densité ρ, avec $\rho_{max} = 0.8cm^3.cm^{-3}$, $I_R = 1$ (droite)

– Fonction de production de biomasse :

$$q(n, \rho) = \gamma_{q1} n(\rho_{max} - \rho) I_R + \gamma_{q2} \rho(\rho_{max} - \rho) \tag{3.10}$$

où γ_{q_1} est une constante caractérisant l'effet local de la croissance primaire sur la production en biomasse racinaire. γ_{q_2} est un coefficient caractérisant l'augmentation de la biomasse racinaire en fonction de la croissance secondaire. Dans cette fonction, on diminue l'effet de la croissance primaire avec la diminution de I_R, à savoir avec l'augmentation de l'impédance du sol. Le deuxième terme de la fonction $q(n, \rho)$ n'est pas affecté par l'impédance du sol, même s'il semblerait que le diamètre racinaire aurait tendance à augmenter avec l'augmentation de l'impédance du sol pour les racines à diamètres importants.

– Vitesse de croissance globale :

$$\vec{v}(n, \rho) = -\gamma_v(\rho_{max} - \rho)(\alpha_\rho \nabla\rho + \alpha_n \nabla n - \alpha_c \nabla c) I_R \tag{3.11}$$

où γ_v est une constante de croissance. α_c, α_ρ et α_n sont des constantes dont leurs valeurs déterminent des stratégies de croissance qui peuvent être bien différentes. En effet, respectivement, la première constante caractérise la tendance des racines à croître vers des concentrations en nutriments élevées, la deuxième correspond à la croissance vers un espace libre et la troisième caractérise la tendance des extrémités racinaires à s'éloigner les unes des autres. Le poids donné à chacune de ces constantes permet de générer des systèmes de densité différents, du système peu étalé en espace mais très dense, au système dont sa densité est spatialement dispersée.
De plus, la vitesse de croissance globale du système diminue avec l'augmentation en ρ (3.11). En effet plus le volume racinaire est important localement, proche du volume local maximal, moins les racines peuvent se déplacer dans des zones voisines.

3.2.2 Modélisation multi-sources

Il est possible de faire des simulations avec plusieurs sources de ce modèle continu, chaque source représentant un modèle de Bastian [10]. L'idée est de voir comment on pourrait prendre en compte la compétition racinaire à différentes échelles, au sein d'un même individu ou entre plusieurs individus. Afin de prendre en compte la compétition au sein d'un même système racinaire, on peut distinguer racines de structure et racines fines. Les racines de structures peuvent être modélisées par un domaine (une structure) dans le domaine sol et les racines fines sont prises en compte par le modèle continu. On peut formaliser ces concepts à l'aide de termes de pénalisation. Le formalisme présenté dans ce paragraphe est défini dans le cas où les nutriments sont répartis de manière homogène dans le sol ($\nabla c = 0$).

Compétition racinaire

Il est possible de simuler plusieurs systèmes racinaires à l'aide de plusieurs sources de modèles continus. Nous allons formaliser ici la compétition racinaire entre plusieurs sources de racines. Pour cela, la condition sur la densité de volume racinaire maximale est modifiée afin de considérer la compétition entre différentes sources. Si $s = 1..N$ sont les N sources (points rouges sur la figure 3.2 pour la compétition au sein d'un même individu), les équations (3.9), (3.10) and (3.11) s'écrivent respectivement :

$$f_s = c(1 - \bar{\rho})\rho_s(\rho_{max} - \bar{\rho})I_R \tag{3.12}$$

$$\vec{v}_s = -\gamma_v(\rho_{max} - \bar{\rho})(\alpha_\rho \nabla \rho_s + \alpha_n \nabla n_s)I_R \tag{3.13}$$

$$q_s = (\rho_{max} - \bar{\rho})(\gamma_{q1} n_s I_R + \gamma_{q2}\rho_s) \tag{3.14}$$

avec

$$\bar{\rho} = \sum_{s=1}^{N} \rho_s$$

Cette modification permet d'éviter l'accumulation de la densité volumique localement et évite ainsi de dépasser une valeur ρ_{max} localement. Il est donc possible de simuler différents systèmes racinaires avec pour chacun, des paramètres caractéristiques et de gérer la compétition racinaire entre les individus.

Terme de pénalisation

Le sol en 2D peut être représenté par un carré et est noté Ω. L'idée est de distinguer le domaine des grosses racines et celui des racines fines. La structure des grosses racines est l'ensemble Ω_c qui est un domaine fixe de Ω. Le complémentaire de ce domaine inclus dans Ω n'est autre que Ω_f représentant le domaine où les racines fines peuvent se développer, comme l'illustre la figure 3.2. On a $\Omega = \Omega_c \cup \Omega_f$. On considère le domaine Ω_c fixe par rapport au développement des racines fines simulées par les sources , car ces deux types de racines ont des pas de temps différents en terme de renouvellement, ramification et durée de vie par exemple [7, 105]. On ajoute aux équations un terme de

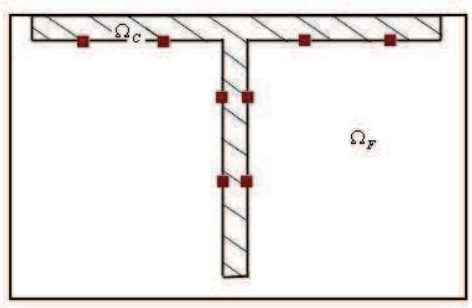


FIGURE 3.2 – Schéma d'une structure Ω_c dans un domaine Ω avec des points sources en rouge. Cet exemple illustre de manière conceptuelle un système composé d'un ensemble de racines de structure modélisé par le domaine Ω_c portant des points sources de racinaires fines

pénalisation [5] pour chaque équation représentant un solide caractérisant la structure des grosses racines. On écrit :

$$\begin{cases} \partial_t n + \nabla.(n\vec{v}) = f(\rho) - k_1 \mathbb{1}_{\Omega_c} n, & dans \quad (0,T) \times \Omega \\ \partial_t \rho = n \left\| \vec{v} \right\| + q(n,\rho) - k_2 \mathbb{1}_{\Omega_c} \rho, & dans \quad (0,T) \times \Omega \\ n\vec{v}.\vec{\nu} = 0, & sur \quad \partial\Omega \cup \Sigma \end{cases} \tag{3.15}$$

où Σ est la frontière entre Ω_c et Ω_f, frontière où l'on positionne les points sources afin de développer le modèle de racines fines. k_1 et k_2 sont des constantes à fortes valeurs. En effet, dans Ω_c, les termes de croissance sont négligeables devant ces deux constantes. Dans Ω_c, la solution se comporte donc comme une exponentielle décroissante :

$$n \propto n_0 e^{-k1t}, \quad \rho \propto \rho_0 e^{-k2t} \quad dans\, \Omega_c$$

Il est intéressant de noter que le domaine Ω_c peut aussi éventuellement simuler un ou plusieurs obstacles dans le sol, tels que des roches.

3.3 Discrétisation 2D

3.3.1 Schémas numériques

On discrétise en 2D le modèle simplifié de Bastian (3.1)-(3.6), à l'aide de schémas aux différences finies. On a utilisé une méthode numérique "intuitive" et non optimale, vu notre volonté de tester rapidement ce modèle et les effets de ses paramètres. Soit un maillage réalisé par des noeuds. Chaque noeud a deux coordonnées $i = 1..Nx$ et $j = 1..Ny$, correspondant respectivement à l'axe horizontal $x = i\Delta x$ et vertical $z = j\Delta z$, Δx et Δz étant les pas d'espace. Soient les variables $\rho^k_{i,j}$, $c^k_{i,j}$ et $n^k_{i,j}$ discrétisées à l'instant k à la maille (i,j). Voici les étapes de la discrétisation, avec un pas de temps noté Δt :

1. On discrétise l'équation (3.1), de la manière suivante, à l'instant suivant $k+1$:

$$\rho^{k+1}_{i,j} = \rho^k_{i,j} + n^k_{i,j} \sqrt{(v^k_{x,i,j})^2 + (v^k_{z,i,j})^2} \Delta t + q^k_{i,j} \Delta t \tag{3.16}$$

où

$$q_{i,j}^k = \gamma_{q1} n_{i,j}^k (\rho_{max} - \rho_{i,j}^k) I_R(j\Delta z) + \gamma_{q2} \rho_{i,j}^k (\rho_{max} - \rho_{i,j}^k)$$

2. Ensuite on discrétise l'équation concernant le transfert de nutriments dans le sol (3.3). Vu que l'on a $h(\rho, c) = \nabla.(D_c(1-\rho)\nabla c) = D_c(1-\rho)\Delta c - D_c \nabla\rho.\nabla c$, voici la discrétisation de l'équation (3.3) :

$$c_{i,j}^{k+1} = \frac{1}{1-\rho_{i,j}^k}\left((1-\rho_{i,j}^k)c_{i,j}^k + h_{i,j}^k \Delta t - g_{i,j}^k \Delta t\right) \tag{3.17}$$

avec $h_{i,j}^k$ correspondant à la discrétisation du terme diffusif $h(\rho, c)$ et ayant pour discrétisation :

$$h_{i,j}^k = D_c(1-\rho_{i,j}^k)\left(\frac{c_{i+1,j}^k - 2c_{i,j}^k + c_{i-1,j}^k}{\Delta x^2} + \frac{c_{i,j+1}^k - 2c_{i,j}^k + c_{i,j-1}^k}{\Delta z^2}\right)$$
$$-D_c\left(\left(\frac{\rho_{i,j}^k - \rho_{i-1,j}^k}{\Delta x}\right)\left(\frac{c_{i,j}^k - c_{i-1,j}^k}{\Delta x}\right) + \left(\frac{\rho_{i,j}^k - \rho_{i,j-1}^k}{\Delta z}\right)\left(\frac{c_{i,j}^k - c_{i,j-1}^k}{\Delta z}\right)\right)$$

Le terme d'absorption racinaire $g_{i,j}^k$ peut se discrétiser de la manière suivante :

$$g_{i,j}^k = -\frac{2\lambda K}{r} n_{i,j}^k \rho_{i,j}^k c_{i,j}^k$$

3. Ensuite on calcule la densité $n_{i,j}^{k+1}$ à l'aide d'une méthode upwind décentrée [66] :

$$n_{i,j}^{k+1} = n_{i,j}^k - \frac{\Delta t}{\Delta x}\mathcal{D}_{i,j}^x(n^k) - \frac{\Delta t}{\Delta z}\mathcal{D}_{i,j}^z(n^k) + f(\rho_{i,j}^{k+1})\Delta t \tag{3.18}$$

où le schéma est décentré à gauche ou à droite suivant la valeur de la vitesse :

$$\mathcal{D}_{i,j}^x(n^k) = \begin{cases} v_{x,i,j}^k n_{i,j}^k - v_{x,i-1,j}^k n_{i-1,j}^k & \text{if } v_{x,i,j}^k > 0 \\ v_{x,i+1,j}^k n_{i+1,j}^k - v_{x,i,j}^k n_{i,j}^k & \text{if } v_{x,i,j}^k < 0 \end{cases}$$

$$\mathcal{D}_{i,j}^z(n^k) = \begin{cases} v_{z,i,j}^k n_{i,j}^k - v_{z,i,j-1}^k n_{i,j-1}^k & \text{if } v_{z,i,j}^k > 0 \\ v_{z,i,j+1}^k n_{i,j+1}^k - v_{z,i,j}^k n_{i,j}^k & \text{if } v_{z,i,j}^k < 0 \end{cases}$$

et le terme de ramification est discrétisé de la manière suivante :

$$f_{i,j}^{k+1} = \gamma_f c_{i,j}^{k+1} \rho_{i,j}^{k+1} (\rho_{max} - \rho_{i,j}^{k+1}) I_R(j\Delta z)$$

4. Enfin, la vitesse de déplacement du système est calculé à l'instant $k+1$:

$$v_{x,i,j}^{k+1} = V_x^k\left(\alpha_\rho \frac{\rho_{i+1,j}^{k+1} - \rho_{i-1,j}^{k+1}}{2\Delta x} + \alpha_n \frac{n_{i+1,j}^{k+1} - n_{i-1,j}^{k+1}}{2\Delta x} - \alpha_c \frac{c_{i+1,j}^{k+1} - c_{i-1,j}^{k+1}}{2\Delta x}\right)$$

$$v_{z,i,j}^{k+1} = V_z^k\left(\alpha_\rho \frac{\rho_{i,j+1}^{k+1} - \rho_{i,j-1}^{k+1}}{2\Delta z} + \alpha_n \frac{n_{i,j+1}^{k+1} - n_{i,j-1}^{k+1}}{2\Delta z} - \alpha_c \frac{c_{i,j+1}^{k+1} - c_{i,j-1}^{k+1}}{2\Delta z}\right)$$

où

$$V_x^{k+1} = -\gamma_{v_x}(\rho_{max} - \rho_{i,j}^{k+1}) I_R(j\Delta z)$$
$$V_z^{k+1} = -\gamma_{v_z}(\rho_{max} - \rho_{i,j}^{k+1}) I_R(j\Delta z)$$

3.3.2 Positivité de la variable n

Nous allons ici brièvement nous intéresser à la positivité de la variable principale n. Intéressons nous à l'équation (3.2). Afin d'obtenir la discrétisation de cette équation donnée par l'équation (3.18), on aurait pu écrire une étape intermédiaire à la méthode dite "méthode des lignes" donnant une équation discrétisée uniquement en espace :

$$\frac{dn}{dt} = An + f$$

Après discrétisation en temps, on obtient l'équation discrète suivante :

$$n^{k+1} = (I + \Delta t A)n^k + f^{k+1}\Delta t \tag{3.19}$$

Démontrons que la matrice A est de **Metzler**, c'est à dire que les termes hors diagonaux de A sont positifs ou nuls.
Preuve :
D'après l'équation (3.18), on peut connaître la forme générale de la matrice A (figure 3.3). Différents cas se posent :

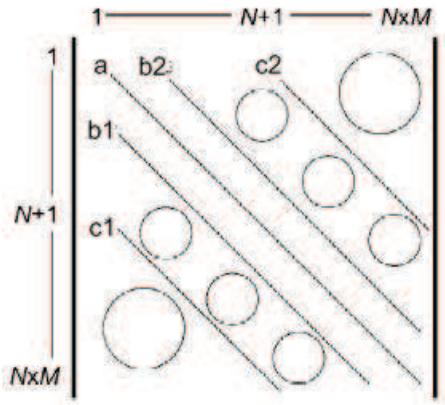


FIGURE 3.3 – Forme de la matrice A

- **Cas 1 :** Si $v^k_{x,i,j} > 0$ et $v^k_{z,i,j} > 0$
  Dans ce cas là, on obtient : $b2 = c2 = 0$, et :

$$a = -\frac{v^k_{x,i,j}}{\Delta x} - \frac{v^k_{z,i,j}}{\Delta z} < 0, \quad b1 = \frac{v^k_{x,i-1,j}}{\Delta x} > 0, \quad c1 = \frac{v^k_{z,i,j-1}}{\Delta z} > 0$$

- **Cas 2 :** Si $v^k_{x,i,j} < 0$ et $v^k_{z,i,j} < 0$
  Dans ce cas là, on obtient : $b1 = c1 = 0$, et :

$$a = \frac{v^k_{x,i,j}}{\Delta x} + \frac{v^k_{z,i,j}}{\Delta z} < 0, \quad b2 = -\frac{v^k_{x,i+1,j}}{\Delta x} > 0, \quad c2 = -\frac{v^k_{z,i,j+1}}{\Delta z} > 0$$

domain length ($cm \times cm$)	10×10	ρ_0 ($cm^3.cm^{-3}$)	0.1
N_{iter}	300	γ_f ($cm^{-1}.d^{-1}$)	1
N_i and N_j	101	γ_{v_x} ($cm^{-1}.d^{-1}$)	1
Δx and Δz (cm)	0.1	γ_{v_z} ($cm^{-1}.d^{-1}$)	1
Δt (d)	0.01	γ_{q1} ($cm.d^{-1}$)	1
ρ_{max} ($cm^3.cm^{-3}$)	0.8	D_c	0.1
γ_{q1} ($cm.d^{-1}$)	1	γ_{q2} (d^{-1})	0

TABLE 3.1 – Valeurs des paramètres

– **Cas 3 :** Si $v^k_{x,i,j} > 0$ et $v^k_{z,i,j} < 0$
Dans ce cas là, on obtient : $b2 = c1 = 0$, et :

$$a = -\frac{v^k_{x,i,j}}{\Delta x} + \frac{v^k_{z,i,j}}{\Delta z} < 0, \quad b1 = \frac{v^k_{x,i-1,j}}{\Delta x} > 0, \quad c2 = -\frac{v^k_{z,i,j+1}}{\Delta z} > 0$$

– **Cas 4 :** Si $v^k_{x,i,j} < 0$ et $v^k_{z,i,j} > 0$
Dans ce cas là, on obtient : $b1 = c2 = 0$, et :

$$a = \frac{v^k_{x,i,j}}{\Delta x} - \frac{v^k_{z,i,j}}{\Delta z} < 0, \quad b2 = -\frac{v^k_{x,i+1,j}}{\Delta x} > 0, \quad c1 = \frac{v^k_{z,i,j-1}}{\Delta z} > 0$$

La matrice A est donc bien une matrice de Metzler.
De plus, si on a $0 \leq \rho \leq \rho_{max}$ et $c \geq 0$, alors la fonction f est positive ou nulle quelque soit ρ. Par conséquent, on a bien, d'après l'équation (3.19) et la nature de A, que $n \geq 0$. En ce qui concerne la positivité des variables ρ et c, ces dernières sont positives sous certaines conditions liées aux valeurs des paramètres du modèle.

3.4 Résultats numériques

Les résultats numériques présentés ici correspondent à des résultats "conceptuels". Les simulations ne sont pas confrontées à des données réelles mais présentent les capacités d'un tel modèle. On va regarder l'influence du choix de la condition initiale, des valeurs des paramètres, de la compétition et de la réaction avec le sol. Quand ce n'est pas précisé, les simulations qui suivent ont été réalisées avec la prise en compte de l'impédance du sol dont l'évolution en fonction de z est décrite sur la figure 3.1 (gauche)

3.4.1 Influence des paramètres de croissance

On suppose que les racines fines n'ont pas de croissance secondaire ($\gamma_{q2} = 0$). Ce coefficient a pour effet (quand sa valeur augmente) de croître la densité de volume racinaire et de diminuer l'intensité locale de la densification du nombre d'apex racinaire (diminution de la densité n). Dans ce qui suit, les profils de n et de ρ ont été réalisés à l'aide d'une coupe pour une profondeur z fixée ($z = 1.5cm$).

Dans cette partie, les nutriments sont répartis de manière uniforme : $c_0 = 15mg/l$ sur tout le domaine Ω. On choisit la condition initiale lisse définie par la fonction définie plus loin dans le document (voir équation (3.20)). Dans la table 3.1, on trouve les paramètres utilisés pour les simulations qui suivent. Dans ce paragraphe, on teste l'influence des paramètres $K_m\lambda$ (définis dans le modèle de Bastian détaillé dans le paragraphe 2.2.2), α_ρ, α_n et α_c. On définit différents jeux de valeurs de paramètres pour comparer les différentes simulations :
Cas 1 : $\alpha_\rho = 0$, $\boxed{\alpha_n = 1}$ ou $\boxed{\alpha_n = 0.1}$, $\alpha_c = 0$ et $K_m\lambda = 0.5$.
Cas 2 : $\boxed{\alpha_\rho = 0.1}$, $\alpha_n = 0$, $\alpha_c = 0$ et $K_m\lambda = 0.5$.
Cas 3 : $\alpha_\rho = 0$, $\alpha_n = 0$, $\boxed{\alpha_c = 0.1}$ et $K_m\lambda = 0.5$.
Cas 4 : $\alpha_\rho = 0$, $\alpha_n = 1$, $\alpha_c = 0.1$ et $\boxed{K_m\lambda = 5}$.
Le cas 1 consiste à regarder la stratégie de croissance due à la variation du coefficient α_n. Ce coefficient caractérise la tendance des apex à se diffuser dans l'espace. Ensuite le cas 2 consiste à simuler la vitesse avec uniquement le paramètre α_ρ qui caractérise la tendance des apex à occuper les espaces libres (les espaces peu denses en volume racinaire). Le cas 3 permet de simuler l'effet du paramètre α_c correspondant à la tendance des apex à se développer et à croître plus rapidement dans des zones où le gradient en concentration en nutriments est important. Finalement le cas 4 permet de tester le paramètre d'efficacité d'absorption racinaire.

Cas 1 : tendance à la diffusion des apex

On se place tout d'abord dans le cas 1. Plus le coefficient α_n est élevé, plus on observe le phénomène de diffusion des apex avec une densification moins importante mais une occupation plus marquée, notamment en volume (figure 3.4 et figure 3.5). La vitesse de croissance globale y est en effet plus importante dans le cas où $\alpha_n = 1$. α_n caractérise bien la tendance des apex à s'éloigner les uns des autres, pouvant éventuellement caractériser un système racinaire exploitant le sol de manière isotrope.

Cas 2 : tendance à occuper les espaces vides

Le coefficient α_ρ caractérise la tendance des apex à occuper les espaces libres. On observe en effet une forte densification à l'intérieur du système racinaire (figure 3.6).
Par contre, la valeur de n dépasse la valeur 1, ceci étant dû aux conditions de stabilité et par conséquent, à la valeur du coefficient de ramification γ_f. En effet, le choix des schémas numériques montrent qu'il est possible de dépasser la borne théoriquement supérieure et égale à 1. Plus α_ρ augmente, plus on observe des rayures, dues à des instabilités numériques.

Cas 3 : tendance à croître vers des zones riches en nutriments

Enfin nous allons tester le paramètre α_c. On se place dans le cas 3. On peut observer les cartographies de densité et les profils associés (figure 3.7). α_c est un coefficient caractérisant la tendance des apex à se développer et à croître vers des zones de concentrations en nutriments plus élevées. On constate bien que les apex se trouvent majoritairement

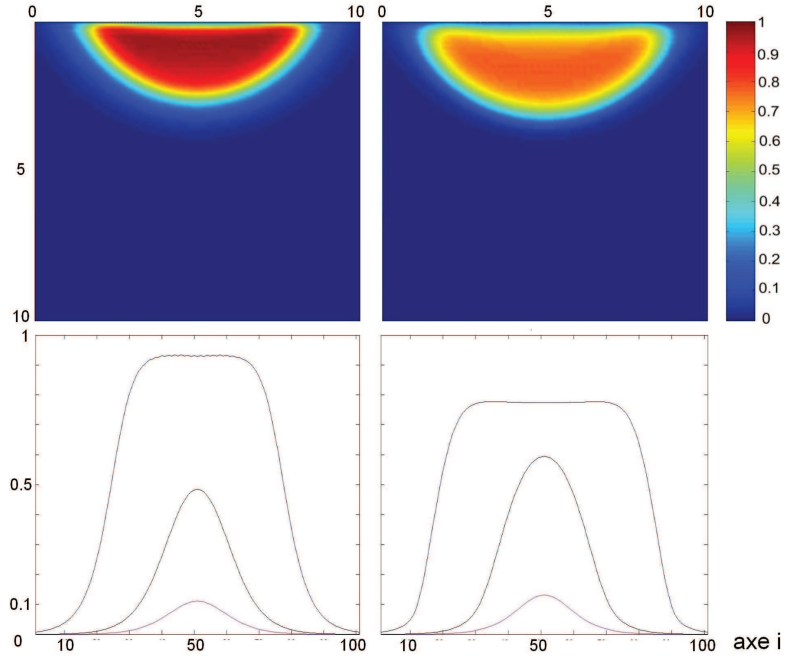


FIGURE 3.4 – Cartographies 2D (unités du domaine en cm) et profils de densité de n pour le cas 1 où $\alpha_n = 0.1$ (gauche) et $\alpha_n = 1$ (droite). Les profils sont capturés à différents instants : La courbe magenta est capturée pour $N_{iter} = 75$, la courbe noire pour $N_{iter} = 150$ et la courbe bleue pour $N_{iter} = 300$

au front apical, vu que le gradient de concentration à cet endroit est le plus élevé. Cependant une valeur trop élevée de ce paramètre peut entraîner l'explosion du schéma numérique. Il semblerait que certains types racinaires pourraient avoir tendance à suivre des gradients progressifs de forte concentration en nutriments dans le sol, mais la plupart des racines ne sont globalement pas attirées vers une zone fertile. Elles auraient en effet tendance à suivre leur direction "prédéfinie" puis à fortement ramifier et à ralentir dans ces zones [94].

Cas 4 : efficacité d'absorption

On se place dans le cas 4. Le paramètre $K_m\lambda$ est un paramètre caractérisant l'efficacité d'absorption des racines. Plus sa valeur est élevée, plus la fonction d'absorption est importante. On voit bien que l'augmentation du paramètre $K_m\lambda$ augmente l'efficacité d'absorption et diminue la densification apicale (figure 3.8). On voit bien que l'évolution du profil de la concentration en nutriments dans le milieu c est logiquement opposée au profil de ρ (figure 3.9). Ceci peut être mieux observé sur la figure 3.10, où les profils de c ont été capturés sur une abscisse fixée au milieu de l'axe horizontal ($x = 5cm$). La concentration totale en nutriments présents dans le milieu diminue plus rapidement dans le cas 4 que dans le cas 2, confirmant l'influence du paramètre $K_m\lambda$ sur l'efficacité d'absorption. D'un point de vue biologique, ce paramètre dépendrait du type de racines que l'on simule [65].

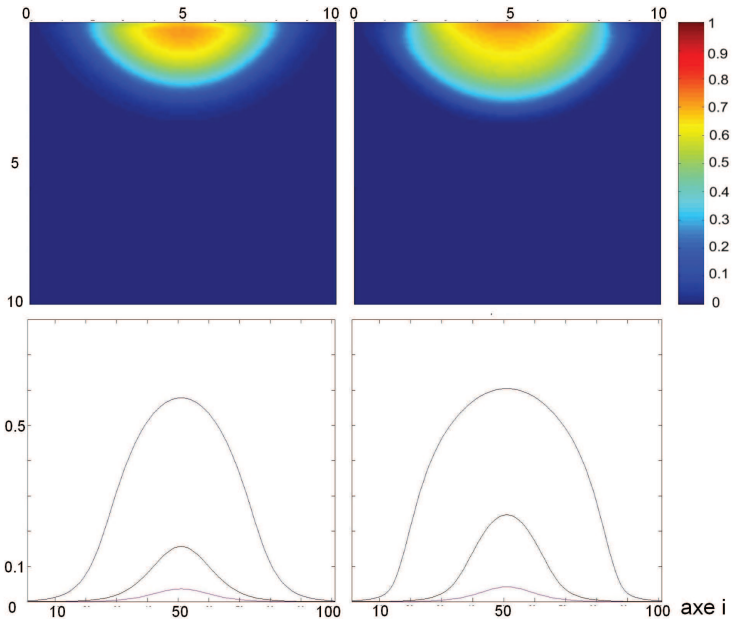


FIGURE 3.5 – Cartographies 2D (unités du domaine en cm) et profils de densité de ρ pour le cas 1 où $\alpha_n = 0.1$ (gauche) et $\alpha_n = 1$ (droite). Les profils sont capturés à différents instants : La courbe magenta est capturée pour $N_{iter} = 75$, la courbe noire pour $N_{iter} = 150$ et la courbe bleue pour $N_{iter} = 300$

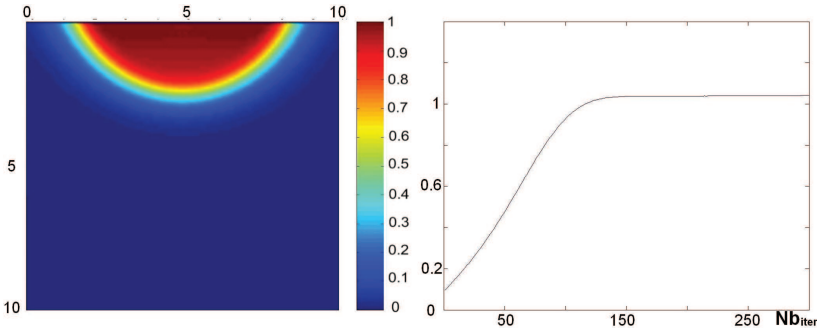


FIGURE 3.6 – Cartographie 2D (unités du domaine en cm) de densité n (gauche) et maximum de densité n en fonction du nombre d'itérations dans le cas 2

3.4.2 Hétérogénéité du sol

Les équations (3.1)-(3.6) permettent de simuler l'hétérogénéité du sol en terme d'eau et de nutriments dans le sol et la réaction du système racinaire à cette répartition spatiale de la fertilité locale du milieu. La simulation présentée sur la figure 3.11 montre des nutriments répartis en couches à l'instant initial, avant la croissance du système racinaire. A l'instant final, on peut observer la zone d'absorption racinaire en haut à droite, ainsi que les densités n et ρ respectivement à gauche et à droite sur la deuxième ligne (figure 3.11). Les fonctions de ramification et de vitesse de croissance globale

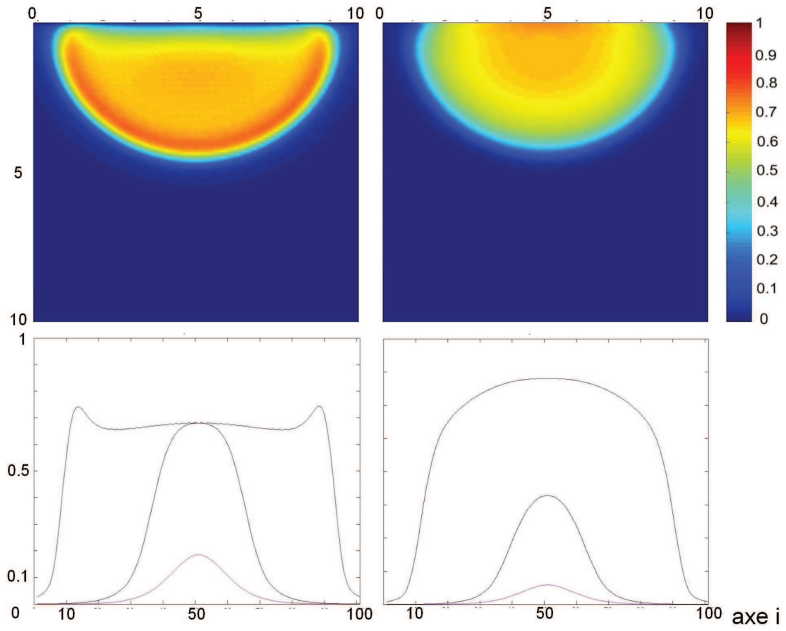


FIGURE 3.7 – Cartographies 2D (unités du domaine en cm) et profils de densité n ($cm^2.cm^{-3}$) (gauche) et de densité ρ ($cm^3.cm^{-3}$) (droite). Les profils sont capturés pour différentes itérations : $N_{iter} = 75$ (courbe magenta), $N_{iter} = 150$ (courbe en noir) et $N_{iter} = 300$ (courbe en bleu)

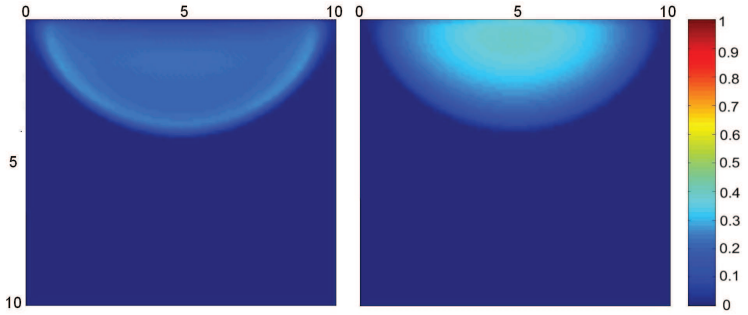


FIGURE 3.8 – Cartographies 2D (unités du domaine en cm) de densité n (gauche) et de densité ρ (droite)

ont réagi à la présence des nutriments avec des intensités différentes en fonction de la concentration locale. Le système a tendance à se diriger et à augmenter sa vitesse de croissance globale à l'approche des zones où le gradient de la concentration en nutriments est élevé. De plus, le système intensifie sa ramification dans les zones locales où la concentration en nutriments est élevée.

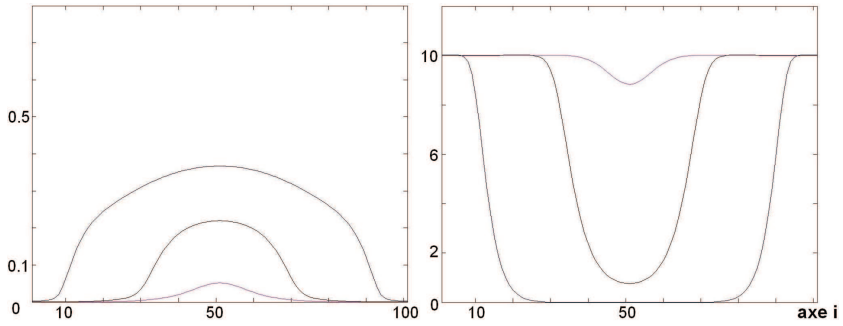


FIGURE 3.9 – Profils de ρ (gauche) et de c (droite) à différents instants en fonction dec i (coupe $j = 15$)

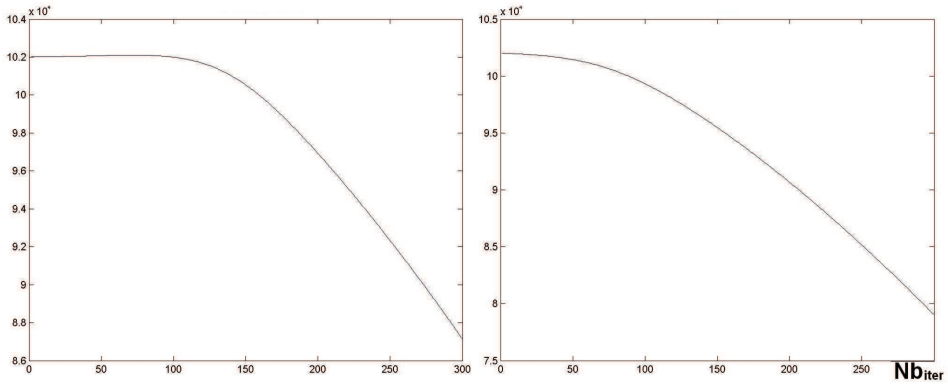


FIGURE 3.10 – courbe de la concentration totale en nutriments présents dans le milieu en fonction du nombre d'itération dans le cas 3 (gauche) et dans le cas 4 (droite)

3.4.3 Influence de la condition initiale

Nous allons maintenant tester l'influence du choix de la condition initiale. Le premier cas est simulé avec la fonction initiale lisse définie par :

$$\phi(x, z) = 1 - \tanh(\sqrt{(x - x_0)^2 + z^2}) \tag{3.20}$$

Dans le modèle de Bastian [10], la fonction initiale étant proche de cette distribution, il est intéressant de tester dans un deuxième cas, une fonction créneau. Une fonction créneau est une fonction à support compact, *i.e.* définie sur un intervalle d'espace et nulle sur tout le reste du domaine. Dans ce paragraphe on considère l'influence du sol définie par la courbe de la figure 3.1.

Cas 1 : fonction initiale lisse

Dans ce paragraphe, on choisit la fonction définie en (3.20) et illustrée par la figure 3.12. Les valeurs des paramètres du modèle utilisées pour les résultats numériques présentés ici sont définies table 3.2. Le nombre maximal d'itérations est de 1000 (ce qui

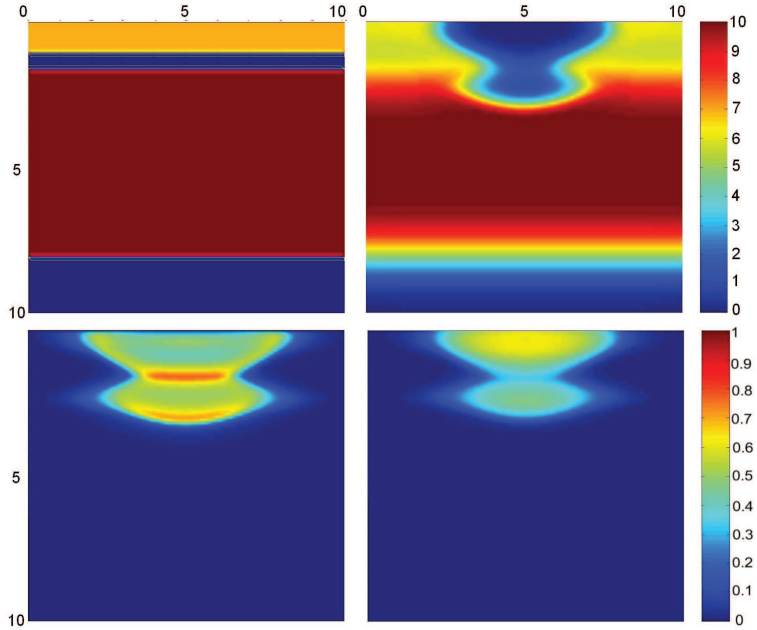


FIGURE 3.11 – Sur la première ligne on trouve la répartition de la concentration en eau et nutriments dans le domaine sol en 2D, à l'instant initial (gauche) et à l'instant final (droite) de la simulation ; sur la deuxième ligne, les simulations de la densité n (gauche) et ρ à l'instant final. Les unités du domaine sont en cm

dimensions $(cm \times cm)$	20×20	c $(cm^{-2}.d^{-1})$	5
N_x et N_y	201	γ_{v_x} $(cm^{-1}.d^{-1})$	1
Δx et Δz (cm)	0.01	γ_{v_z} $(cm^{-1}.d^{-1})$	100
Δt (d)	0.01	γ_{q1} $(cm.d^{-1})$	1
ρ_{max} $(cm^3.cm^{-3})$	0.8	γ_{q2} (d^{-1})	1
n_0 $(cm^3.cm^{-3})$	0.1	α_ρ (cm)	0.0001
ρ_0 $(cm^3.cm^{-3})$	0.1	α_n (cm^2)	0.01

TABLE 3.2 – Valeurs des paramètres dans le cas 1

correspondrait à 10 jours si l'unité du pas de temps est en jours).
En ce qui concerne les profils, on peut observer l'évolution des cartographies de densités de n et de ρ au cours de la simulation (figure 3.13). On peut aussi obtenir les profils racinaires de n et de ρ en fonction de la profondeur à différents instants, comme l'indique la figure 3.14. Ces profils ont été tracés à l'aide d'une coupe verticale en $i = 51$. On voit bien que les profils sont amplifiés au cours du temps. Au cours de la simulation, on constate que la densité en volume ne dépasse pas la valeur ρ_{max} et que la densité des aires apicales est inférieure à 1 (figure 3.15). Si on s'intéresse à la CFL numérique (la condition de Courant-Fredrichs-Lewy [24]), on constate, grâce à la figure 3.16 (gauche),

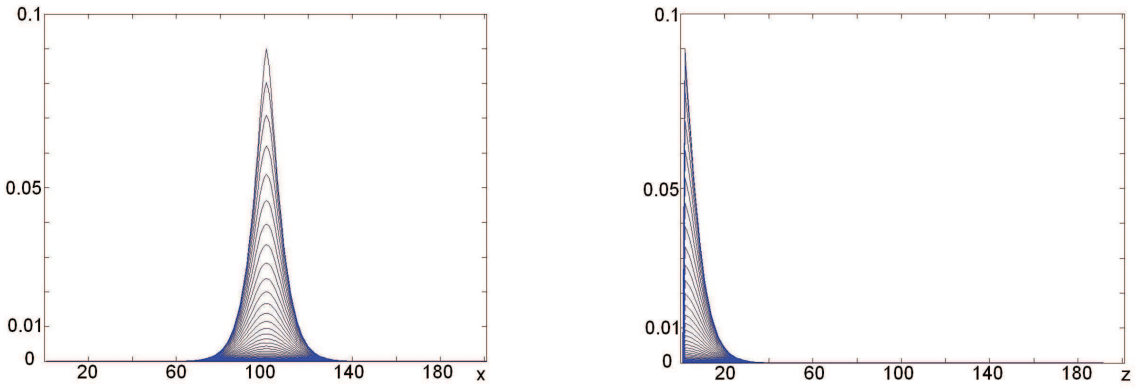


FIGURE 3.12 – Exemple de la fonction initiale $\phi(x,.)$ (gauche) et valeurs de $\phi(.,z)$ (droite)

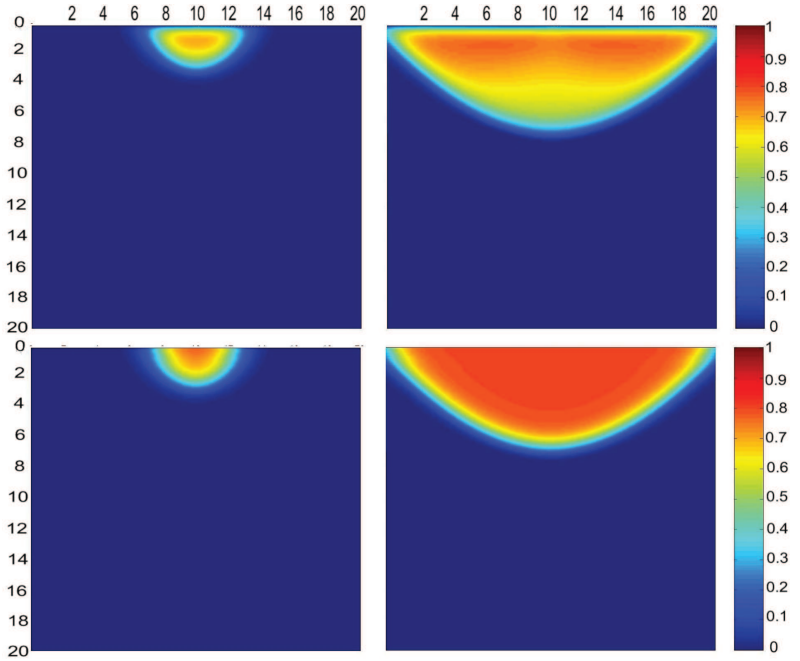


FIGURE 3.13 – Cartographies de densité respectivement de n et de ρ pour $N_{iter} = 300$ (figures de gauche) et pour $N_{iter} = 1000$ (figures de droite)

que la valeur maximale de la vitesse ne dépasse pas 0.3 pour $N_{iter} = 1000$. S'il l'on suppose f négligeable pour le calcul de la CFL, la condition de stabilité est respectée. Sur le profil de ρ (figure 3.14 droite), on peut extraire à chaque instant les abscisses de la courbe (correspondant à la profondeur) pour une valeur $\rho = \rho_{max}/2$. L'idée est de tracer les valeurs des abscisses obtenues, correspondant aux valeurs de profondeur z, en fonction du temps, afin de connaître la vitesse de propagation de l'onde, c'est à dire la vitesse de croissance de l'onde racinaire. La notion d'onde racinaire a été définie dans le modèle de Dupuy [42]. On obtient la figure 3.16 (droite). A des temps relativement longs ($t > 10 jours$), on s'attend à ce que la courbe $z(t)$ tende vers une droite. On voit

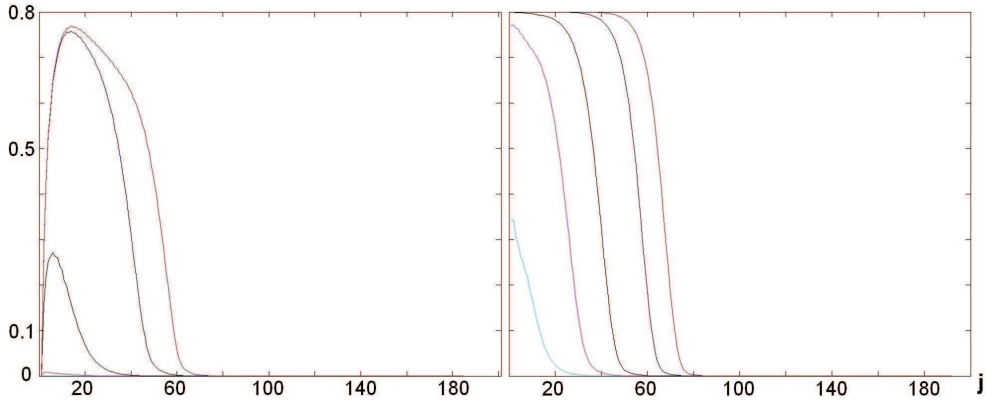


FIGURE 3.14 – profils de n (gauche) et de ρ (droite) en fonction de la profondeur, à différents instants : courbes de couleurs magenta pour $N_{iter} = 300$, noire pour $N_{iter} = 500$, bleue pour $N_{iter} = 800$ et rouge pour $N_{iter} = 1000$

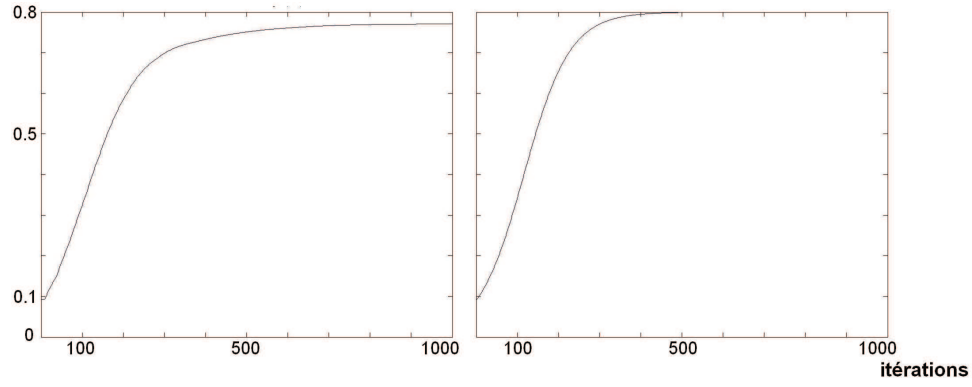


FIGURE 3.15 – Courbes de la valeur maximale de n (gauche) et de ρ (droite) à chaque instant

qu'il est possible pour $N_{iter} > 600$ de faire une régression linéaire afin d'avoir une droite minimisant l'écart des points à celle-ci (droite en rouge sur la figure 3.16 de droite). Le coefficient directeur de cette droite nous donne la vitesse de propagation de l'onde racinaire et vaut dans ce cas $a = 3.6cm.d^{-1}$.
On va maintenant regarder que deviennent ces résultats si l'on prend une fonction créneau en fonction ϕ initiale.

Cas 2 : fonction initiale créneau

On choisit comme fonction de répartition initiale, une fonction créneau définie par :

$$\phi(x,z) = \begin{cases} n_0 & \text{si } x \in [x_0 \pm \epsilon] \\ 0 & \text{sinon} \end{cases}$$

Les valeurs des paramètres du modèle pour ce cas sont listées table 3.3. Les cartographies

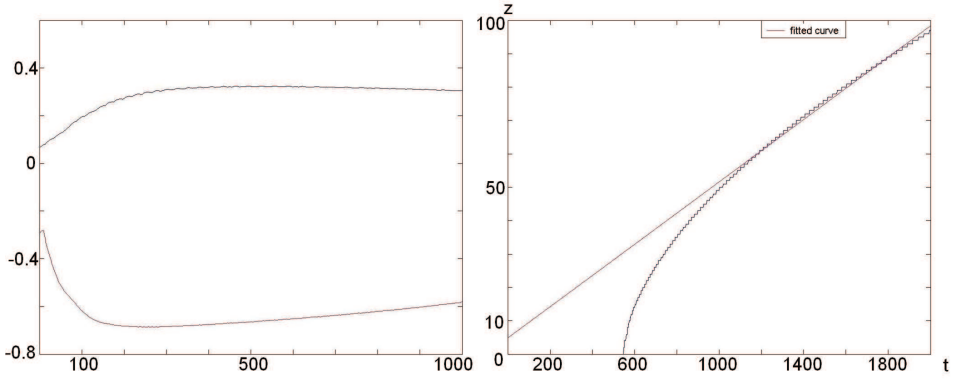


FIGURE 3.16 – Evolution de la vitesse maximale (noir) et minimale (rouge) en fonction du temps (gauche) ; Profondeur z en fonction du temps (droite)

dimensions $(cm \times cm)$	10×10	c $(cm^{-2}.d^{-1})$	5
N_x et N_y	101	γ_{v_x} $(cm^{-1}.d^{-1})$	10
Δx et Δz (cm)	0.01	γ_{v_z} $(cm^{-1}.d^{-1})$	100
Δt (d)	0.01	γ_{q1} $(cm.d^{-1})$	1
ρ_{max} $(cm^3.cm^{-3})$	0.8	γ_{q2} (d^{-1})	1
n_0 $(cm^3.cm^{-3})$	0.1	α_ρ (cm)	0.0001
ρ_0 $(cm^3.cm^{-3})$	0.1	α_n (cm^2)	0.01

TABLE 3.3 – Valeurs des paramètres dans le cas 2

de densités sont données par la figure 3.17. On constate qu'elles ont logiquement des formes différentes à celles dans le cas de la fonction lisse. A l'instant initial, les densités ont une forme carrée puis sont déformées au cours du temps sous l'effet des paramètres du modèle (figure 3.18). Le paramètre γ_{v_z} est 10 fois plus grand que le paramètre γ_{v_x}, d'où une croissance en profondeur du système plus importante que la croissance verticale.
Identiquement au paragraphe précédent, il est possible d'extraire les abscisses de la courbe du profil de ρ (figure 3.18 droite), correspondant aux valeurs de profondeur du sol pour une valeur de $\rho_{max}/2$, à chaque instant. Cette courbe est présentée figure 3.19 (droite). On voit bien qu'à partir de 200 itérations environ, les points sont situés autour d'une droite qu'il est possible de tracer par régression linéaire. Contrairement au cas 1, les points semblent se stabiliser plus vite autour d'une droite, ceci étant dû à la forme de la fonction initiale. Dans ce cas l'onde se propage de manière plus régulière à une vitesse $a = 4.1cm.d^{-1}$.

Problème d'oscillations

Les schémas numériques présentés au paragraphe 3.3 sont très sensibles aux paramètres. C'est pourquoi, dans les deux cas précédents, on peut observer des oscillations

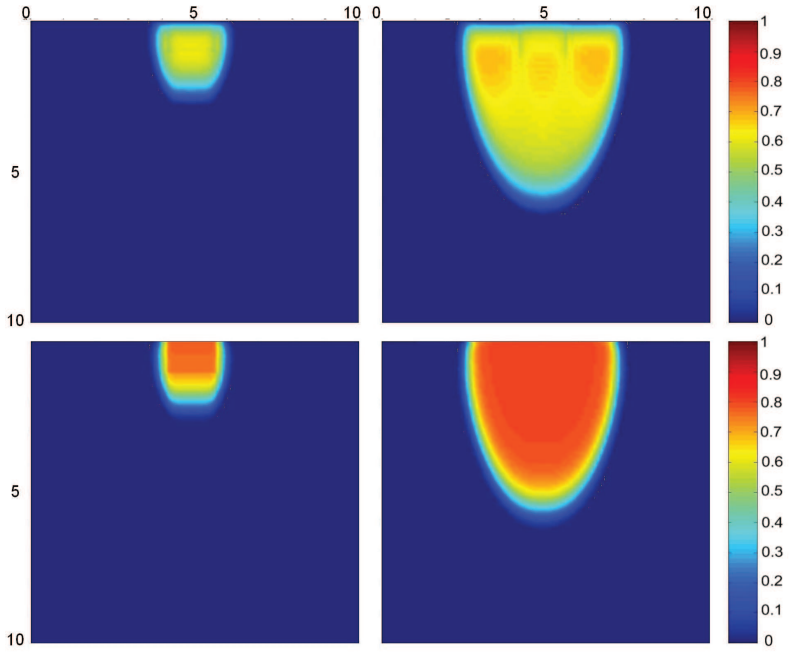


FIGURE 3.17 – Cartographies de densité respectivement de n et de ρ pour $N_{iter} = 300$ (figures de gauche) et pour $N_{iter} = 1000$ (figures de droite)

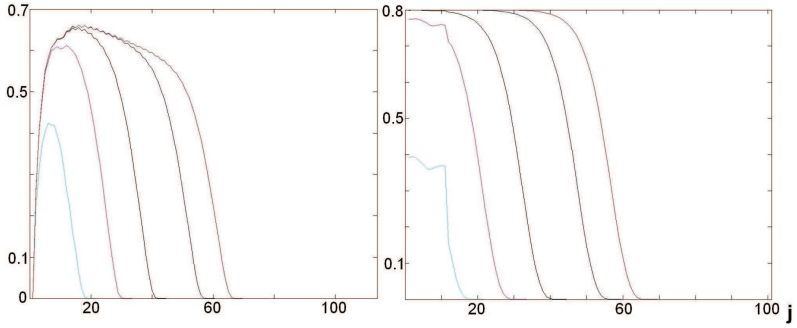


FIGURE 3.18 – profils de n (gauche) et de ρ (droite) en fonction de la profondeur, à différents instants : courbes de couleurs cyan pour $N_{iter} = 100$ magenta pour $N_{iter} = 300$, noire pour $N_{iter} = 500$, bleue pour $N_{iter} = 800$ et rouge pour $N_{iter} = 1000$

numériques dues principalement aux schémas numériques qui ont des conditions de stabilités numériques restreintes. Le cas 1 peut avoir des oscillations numériques pour des valeurs de $\frac{\alpha_\rho}{\alpha_n} \geq 1$. Les oscillations les plus marquées sont tout de même observées dans le cas d'une condition initiale créneau. On peut remarquer que dans ce cas, les valeurs initiales $n(x, z, 0)$ et $\rho(x, z, 0)$ peuvent être proches de 0.8, sans que des oscillations n'apparaissent (figure 3.20). Par contre si l'on impose une valeur 0.5 au créneau, on observe de fortes oscillations numériques, notamment pour les profils de n (figure 3.21). Ces exemples montrent l'importance de choisir des méthodes numériques stables

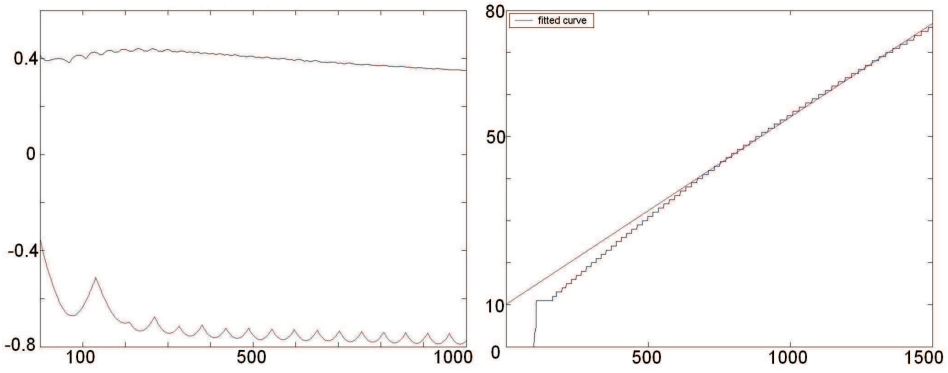


FIGURE 3.19 – Evolution de la vitesse maximale (noir) et minimale (rouge) en fonction du temps (gauche) ; Profondeur z en fonction du temps (droite)

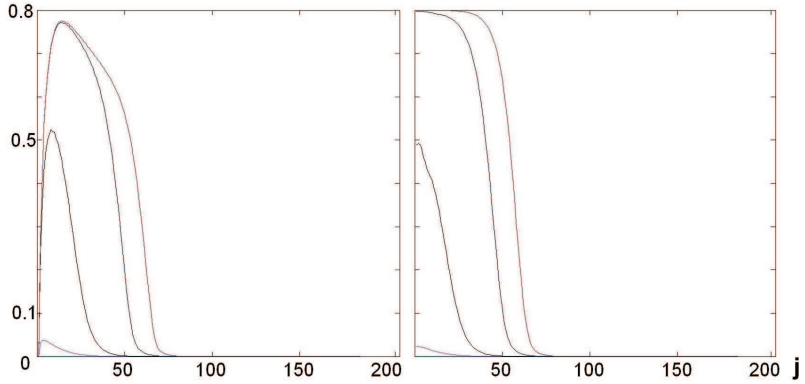


FIGURE 3.20 – profils de n (gauche) et de ρ (droite) en fonction de la profondeur pour $n(x, z, 0) = \rho(x, z, 0) = 0.5$ (idem pour une valeur de 0.75), à différents instants : courbes de couleurs cyan pour $N_{iter} = 100$ magenta pour $N_{iter} = 300$, noire pour $N_{iter} = 500$, bleue pour $N_{iter} = 800$ et rouge pour $N_{iter} = 1000$

et consistantes où l'on contrôle les différentes conditions de stabilité. Intéressons nous maintenant à l'influence des paramètres de croissance afin de voir notamment quels sont les phénomènes physiques qui seraient biologiquement cohérents.

Nous allons maintenant tester les modifications apportées au modèle, à savoir la prise en compte de l'impédance du sol et de plusieurs sources de racines.

3.4.4 Impédance du sol

Les valeurs des paramètres utilisés sont issues de la table 3.2. On choisit la condition initiale lisse définie par la fonction (3.20). Dans ce paragraphe, on va simuler l'effet de l'impédance du sol défini par l'expression (3.8). La figure 3.13 a été simulée avec la prise en compte de l'impédance du sol dont l'évolution en fonction de z est décrite sur la figure

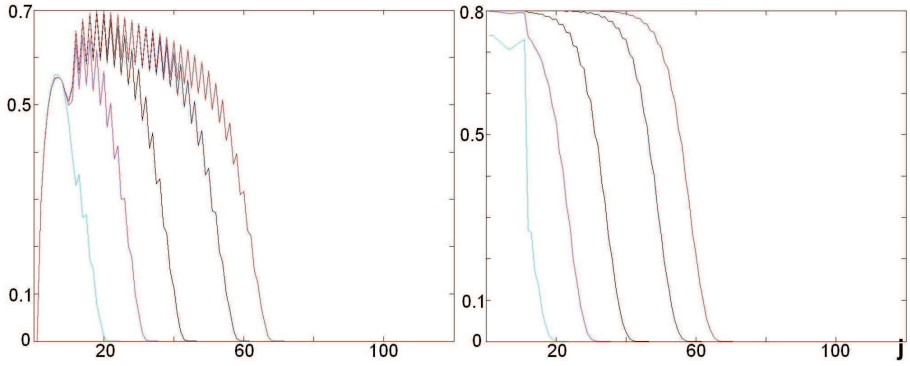


FIGURE 3.21 – profils de n (gauche) et de ρ (droite) en fonction de la profondeur $z = j\Delta z$ pour une valeur initiale de la fonction créneau égale à 0.5, à différents instants : courbes de couleurs cyan pour $N_{iter} = 100$ magenta pour $N_{iter} = 300$, noire pour $N_{iter} = 500$, bleue pour $N_{iter} = 800$ et rouge pour $N_{iter} = 1000$

3.1 (gauche). Si on impose $I_R(z) = 1$, on obtient la figure 3.22. On distingue aisément la

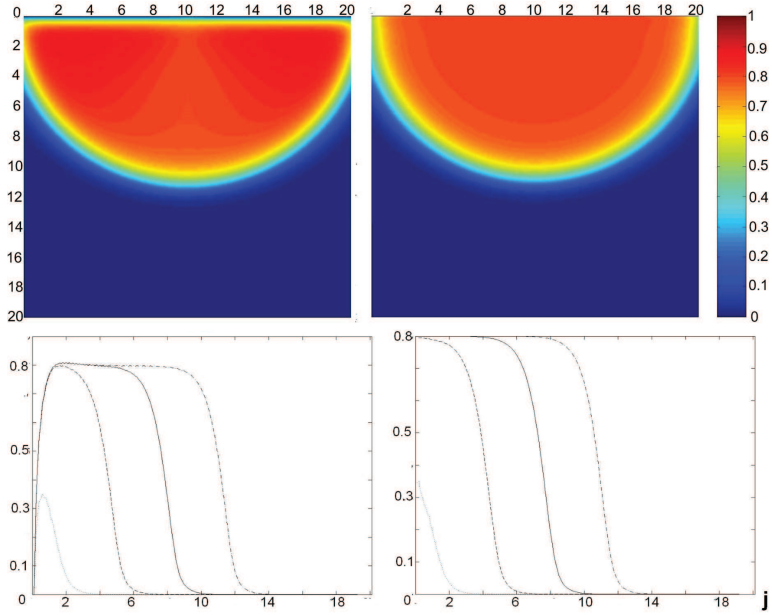


FIGURE 3.22 – Sur la première ligne, cartographies 2D (unités du domaine en cm) de densité de n (gauche) et de ρ (droite) pour $N_{iter} = 1000$; sur la seconde ligne, profils de n (gauche) et de ρ (droite), les différentes lignes correspondant à différentes itérations : la courbe pointillée correspond à $N_{iter} = 100$, avec des tirets pour $N_{iter} = 400$, pleine pour $N_{iter} = 700$ et tiret-pointillé pour $N_{iter} = 1000$.

différence entre les figures prenant en compte l'impédance (figures 3.13 (gauche) et 3.14) et celle sans impédance 3.22. L'impédance du sol affecte bien la vitesse de croissance globale du système en fonction de la profondeur. De plus, il est possible de déduire de

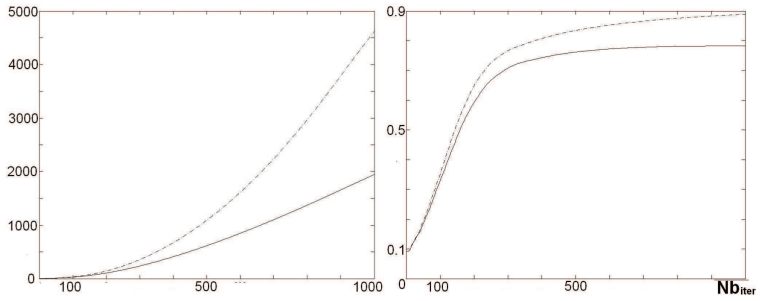


FIGURE 3.23 – Nombre total d'apex par itération avec $r = 1mm$ (gauche) et courbe de la densité maximale n ($cm^2.cm^{-3}$) par itération (droite). les courbes en pointillés correspondent au cas sans effet d'impédance du sol et les courbes pleines avec prise en compte de l'impédance.

la variable n, le nombre total d'apex racinaires par la formule (3.7). Sur la figure 3.23, on peut voir que la quantité d'apex produits au cours du temps est plus faible avec la prise en compte de la résistance du sol. Ceci est logiquement dû à l'ajout du coefficient $I_R(z)$ dans l'expression de la fonction de ramification définie en (3.9).
Si on connaît les valeurs paramètres du modèle, caractéristiques pour une espèce donnée dont la croissance racinaire est non contrainte en profondeur, il est possible d'estimer ce coefficient d'impédance du sol.

3.4.5 Simulation multi-sources

Les valeurs des paramètres utilisés sont issues de la table 3.2 et la fonction initiale est définie par (3.20). On considère ici le cas où deux sources simulant deux modèles continus, sont positionnées sur l'axe horizontal en surface. Le maximum local de la densité n de ρ dépasse leur valeur maximale, respectivement 1 et ρ_{max}, si on considère chaque source indépendamment. En effet, les deux réseaux de racines fines de chaque source se rencontrent après 420 itérations environ, les valeurs des densités s'ajoutant localement, comme l'illustre la figure 3.24. Par contre, si on prend en compte la compétition racinaire formalisée dans les expressions (3.12), (3.13) et (3.14), on obtient la figure 3.25. Dans ce cas, on considère toutes les sources de manière locale, *i.e.* en prenant en compte la somme des densités volumiques de toutes les sources dans chaque volume élémentaire. On constate bien que les densités maximales de n et de ρ de chacune des sources ne dépassent pas leur valeur maximale.
Ce formalisme de compétition est plutôt simpliste mais pose tout de même des questions biologiques majeures : comment réagit un système racinaire lorsqu'il est en compétition avec une autre plante ? Toute la biomasse racinaire qui aurait due être créée dans la zone de compétition ne devrait-elle pas s'exprimer ailleurs ou autrement dans le système ?
Il est possible de considérer les sources de racines fines comme sous-parties d'un seul individu. En effet, cette caractérisation a un sens pour des systèmes racinaires d'arbres dans lesquels il est intéressant de distinguer deux principales familles de racines : d'une part, les racines de structure à forts diamètres permettant l'ancrage racinaire de l'indi-

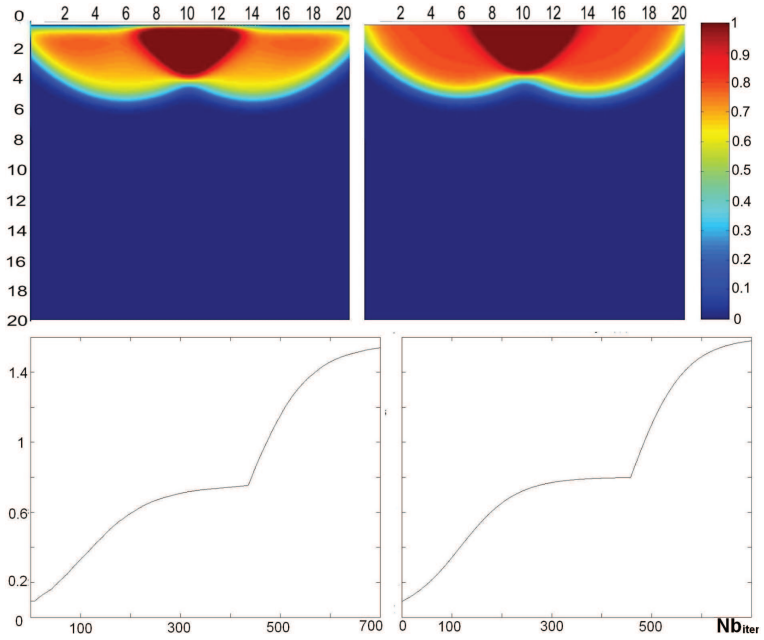


FIGURE 3.24 – Cartographies de densité de n et évolution du maximum de n au cours du temps (gauche) ; Cartes de densité de ρ et évolution du maximum de ρ au cours du temps (droite)

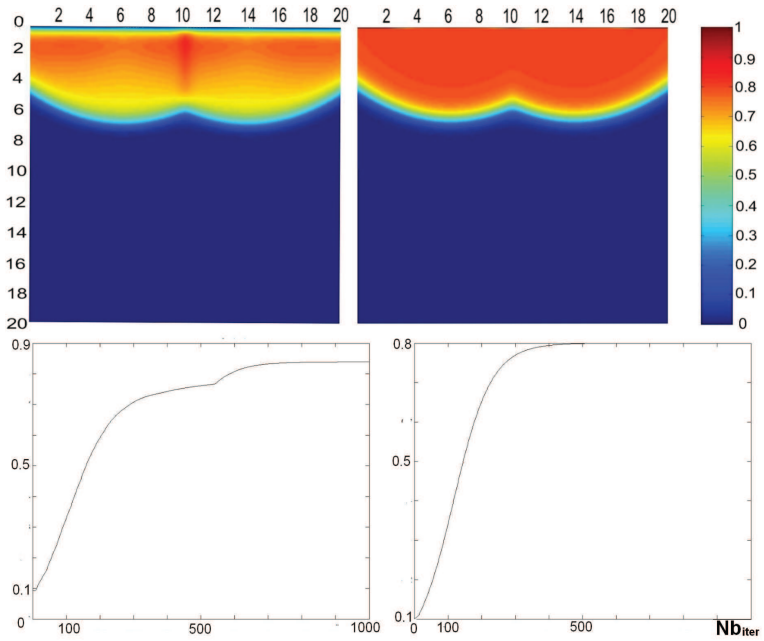


FIGURE 3.25 – Cartographies de n et évolution du maximum de n au cours du temps (gauche) ; cartographies de ρ et évolution du maximum de ρ au cours du temps (droite)

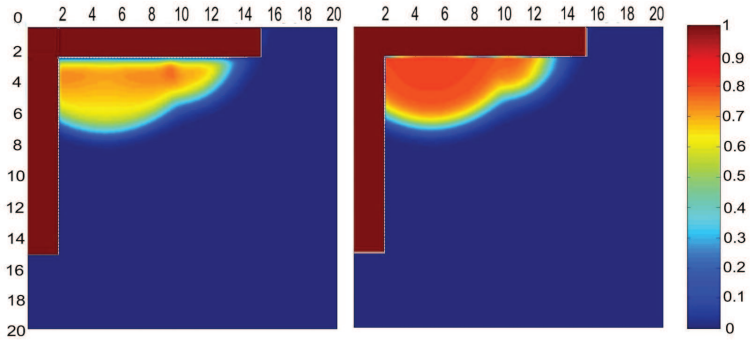


FIGURE 3.26 – Cartographies 2D de la densité n ($cm^2.cm^{-3}$) (gauche) et celles de la variable ρ ($cm^3.cm^{-3}$) (droite), pour $N_{iter} = 800$ et $t_c = N_{iter}/2$

vidu et l'exploration spatiale du sol ; d'autre part les racines fines à faibles diamètres, ayant des durées de vie plus courtes mais possédant une forte capacité d'absorption d'eau et de nutriments dans le sol, permettant d'alimenter ses racines porteuses. On considère donc une structure fixe dans le sol sur laquelle on positionne des sources de racines fines, ceci étant formalisé par les équations (3.15) et illustré par la figure 3.2. La figure 3.26 présente les résultats numériques pour deux sources positionnées sur un axe horizontal de la structure des racines fines en rouge. Afin de rendre biologiquement cohérent la simulation, la source la plus proche de la base de la structure racinaire, a commencé sa croissance avant la suivante. Cette croissance déphasée est considérée à l'aide d'un temps caractéristique entre les deux sources. La compétition racinaire entre les sources, au sein d'un même individu, a été prise en compte. La diversité des systèmes racinaires d'arbres forestiers dépend du développement des racines de structure, en terme de direction de croissance et de la position des sources sur leur porteuse. En conséquence, en ce qui concerne la simulation de systèmes racinaires d'arbres forestiers pour des questions d'éco-ingénierie (stabilité des pentes par la plantation), il serait intéressant de développer un modèle hybride entre modèle de structure et modèles continus. Le modèle de structure donnerait l'évolution et la représentation des racines de structure dans le sol et les modèles continus permettraient de simuler les densités des réseaux de racines fines portées par ces racines d'ancrage. Cependant, avant de pouvoir réaliser ce type de modélisation, il est nécessaire de développer un modèle continu de croissance racinaire dont le développement biologique est agrégé.

Conclusion de la partie I

Pour les raisons évoquées dans la conclusion de la synthèse, notre choix de modélisation s'est porté sur les modèles continus simulant des densités racinaires. Dans la littérature, il existe différents types de modèles continus. Les trois phénomènes classiques utilisés dans la plupart des modèles continus sont : l'advection, la diffusion et la réaction.

Le premier modèle de croissance racinaire basé sur des équations aux dérivées partielles est apparu dans la littérature en 1974 [78]. Ce modèle a été par la suite adapté et couplé avec une équation, également de type diffusion-réaction, simulant le transfert d'eau par unité de volume [51]. Ce modèle a été calibré sur des données de maïs. Ce modèle est intéressant du point de vue couplage avec le sol, mais le fait d'optimiser le système en 1D contourne le problème de son développement spatial dans la direction horizontale, direction importante dans le développement du système racinaire du maïs (paragraphe 5.4). Ce modèle est uniquement conservatif, ce qui semble biologiquement incorrect, vu que la masse volumique racinaire change au cours du temps, phénomène dû à la production et la mortalité racinaires.
Le modèle de [52] simule des densités de longueur et est calibré sur des systèmes racinaires de différentes espèces, à savoir le maïs, d'une espèce particulière de glaïeul, le cèdre blanc *Thuja occidentalis* et de tomate. Ils montrent les différents ratios entre le coefficient de diffusion horizontal versus vertical. Ce ratio permet de caractériser des systèmes racinaires dont le développement est plus horizontal que vertical et inversement. A mon sens cet article est très important dans la mesure où il définit implicitement l'angle global d'insertion des racines dans le sol. Le terme de ramification est spatialisé et intervient comme une condition aux limites (en un point précis). Pour ce type de plantes, cette hypothèse est tout à fait satisfaisante. Cependant, la source d'émission des racines n'est pas toujours localisée dans une zone limitée, comme on le verra plus loin dans le cas des systèmes décentralisés (Chapitre 5). De plus, la variable de sortie étant une densité de longueur, il manque dans ce modèle une explication sur le phénomène de diffusion de longueurs racinaires. Ce type de modélisation est donc très intéressant mais n'est pas suffisamment générique en terme de développement.

Ensuite il existe un modèle d'advection-réaction permettant le développement de la densité de méristèmes dans le sol [41, 42]. Cette variable de sortie permet d'en déduire

d'autres, comme par exemple la densité de longueur. Dans ce modèle, le mouvement spatial des méristèmes au cours du temps est décrit à l'aide de plusieurs équations d'advection-réaction, chacune d'entre elles correspondant à un type racinaire avec ses propres paramètres. Chaque équation simule des "vagues de méristèmes" ayant leurs propres vitesses de croissance correspondant aux différents types, et des coefficients de ramifications propres. Ce coefficient de ramification dépend de l'angle de ramification. Ce modèle permet la simulation de systèmes racinaires différents comme les systèmes "herringbone", les systèmes dichotomiques, et les systèmes de l'orge. Cette approche de modélisation d'équations par type de racines est très intéressante du point de vue architectural. Cependant, ce modèle demande un minimum de connaissances sur l'architecture du système considéré et de savoir combien de types sont présents dans le système. Cela devient compliqué pour des systèmes à architecture complexe. En effet, un système racinaire d'arbre peut avoir beaucoup de types racinaires différents. Par exemple, le système racinaire d'eucalyptus observé sur le terrain [104] et simulé à l'aide du logiciel d'AMAPsim [8], est composé de 5 types racinaires différents avec leurs propres caractéristiques (vitesse de croissance primaire, la distance inter-ramifications, probabilité de ramification, etc.).
Il existe un modèle d'advection-diffusion-réaction simulant l'évolution spatio-temporelle de la masse racinaire [93]. Cette équation concerne la masse racinaire de racines fines, dépendant d'un taux de transformation de racines filles en racines mères. Une équation de masse des racines mères est donc couplée à la première. Ce modèle considère les trois opérateurs dans la même équation. Il semble donc très intéressant d'un point de vue modélisation, afin de caractériser plusieurs processus. Par contre, ce taux de transformation fille/mère semble trop "subjectif" et délicat à estimer. Les résultats numériques concernant le maïs sont discutés dans le paragraphe (6.2.3).

Un modèle de croissance racinaire basé sur des équations paraboliques dégénérées hyperboliques, couple deux équations sur deux variables racinaires (densité de volume et densité d'aires des sections apicales), avec une équation de transfert d'eau et de nutriments dans le sol [10]. Nous avons adapté et modifié ce dernier modèle, afin de comprendre les différentes stratégies de croissance que l'on pouvait simuler, afin de voir de manière conceptuelle le couplage avec des nutriments, l'ajout d'une impédance de sol, et des simulations multi-sources afin de simuler la compétition racinaire interspécifique [18]. Ce modèle continu de croissance racinaire est en effet le plus complexe de ceux issus de la littérature, et prend en compte plusieurs processus racinaires en interaction avec l'évolution de l'environnement. Cependant ce modèle est difficilement utilisable. Les questions d'existence et d'unicité de ce modèle continu sont délicates, et ne sont pas mentionnées dans l'article [10]. Ce modèle est relativement complexe et est composé de beaucoup de paramètres difficiles à interpréter.

Nous avons donc décidé de présenter un modèle prenant en compte les trois opérateurs d'advection-diffusion-réaction formulé par une équation aux dérivées partielles. L'étude de la littérature a montré que ces opérateurs pouvaient générer des profils différents. Ce modèle doit être suffisamment flexible pour le coupler à une équation de transfert d'eau et de nutriments, et d'y insérer les améliorations formalisées dans le chapitre 3. Des analogies biologiques à ces opérateurs physiques vont être établies. La variable de sortie choisie est le nombre d'apex par unité de volume. Cette variable de sortie permet d'en déduire d'autres comme la densité de longueur [42] ou encore la densité de volume racinaire [10]. De plus, elle permet la localisation des zones denses de racines fines, caractérisant les zones où l'activité d'absorption d'eau et de nutriments est significative.

Deuxième partie

Développement d'un modèle continu

Chapitre 4

Proposition d'un modèle continu général

Ce chapitre présente un modèle continu simple sous la forme d'une équation d'advection - diffusion - réaction dont la variable de sortie $u(x, y, z, t)$ est le nombre d'apex par unité de volume. A l'aide de la connaissance de la distribution ou de la moyenne des rayons racinaires du système considéré, il est possible de déduire de cette variable de sortie, la densité des aires des sections transversales des apex racinaires par unité de volume, calculée par la formule (3.7) . Les phénomènes physiques du modèle permettent le développement de densités au cours du temps, issues de systèmes racinaires différents en terme d'architecture. L'équation est en effet composée des trois opérateurs physiques d'advection-diffusion-réaction, dépendant de leurs propres paramètres. Ces paramètres peuvent être des fonctions variables en espace et en temps, très diverses suivant le système que l'on veut décrire et suivant les conditions locales du sol. Nous verrons tout d'abord que des analogies entre des phénomènes biologiques et les effets des opérateurs physiques peuvent être établies. Ensuite nous présenterons le modèle général, ainsi que les méthodes numériques utilisées afin de simuler l'équation.

4.1 Analogies biologiques des opérateurs physiques

Dans la littérature, plusieurs modèles continus utilisent explicitement les opérateurs d'advection [41] et/ou de diffusion et réaction [10, 51, 52, 78, 93]. Dans ces références, les opérateurs physiques ont été peu voire nullement discutés, notamment en ce qui concerne leur signification biologique au niveau du développement du système. Ces références montrent essentiellement la capacité des modèles continus à décrire différentes densités racinaires, de manière statique ou dynamique, à différentes échelles, pour différents systèmes racinaires. Dans l'article [17], nous avons proposé des analogies entre les effets des opérateurs physiques du modèle et les phénomènes biologiques sous-jacents, que nous présentons dans ce paragraphe.

4.1.1 L'advection

Phénomène physique

L'advection correspond au transport d'une quantité $u(x, y, z, t)$, qu'elle soit scalaire ou vectorielle. Cette quantité est conservée par un champ vectoriel $v(x, y, z, t)$. Cette équation conservative fait partie des problèmes dits hyperboliques et peut s'écrire sous la forme suivante :

$$\partial_t u + \nabla.(uv) = 0 \tag{4.1}$$

La solution de cette équation conservative correspond à la solution initiale $u_0(x, y, z)$ transportée à la vitesse $v = (v_x, v_y, v_z)^T$ à chaque instant t :

$$u(t) = u_0(x - v_x t, y - v_y t, z - v_z t)$$

La résolution de l'équation (4.1) provient de la méthode des caractéristiques [66]. La

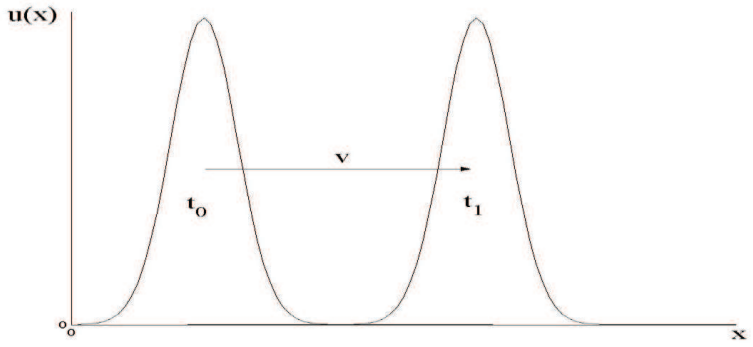


FIGURE 4.1 – Exemple d'un phénomène de transport d'une fonction suivant l'axe x

figure 4.1 illustre le phénomène physique du transport constant d'une fonction gaussienne dans la direction x. Cette fonction est conservée au cours du temps et se déplace dans cette direction à la vitesse v.

Analogies biologiques

La figure 4.2 présente deux systèmes racinaires à deux instants de développement. Le système de la figure 4.2A peut caractériser un système fasciculé comme par exemple le système racinaire du maïs. Le second 4.2B correspond quant à lui, à un système dominé par un apex principal, pouvant correspondre par exemple, à un système pivotant. Si $u(x, y, z, t)$ correspond au nombre de racines par unité de volume dans l'équation (4.1), plusieurs interprétations biologiques du phénomène d'advection sont possibles :
- La figure 4.2A présente un système où les racines sont orientées verticalement en t_1. Elles subissent ensuite une croissance orthotrope entre t_1 et t_2. Ce phénomène correspond à l'élongation des racines dans la même direction et avec la même norme. Dans l'article [41], les auteurs ont utilisé des plantes comme l'orge pour valider un modèle de plusieurs équations d'advection, chacune correspondant à un type de racines, ayant

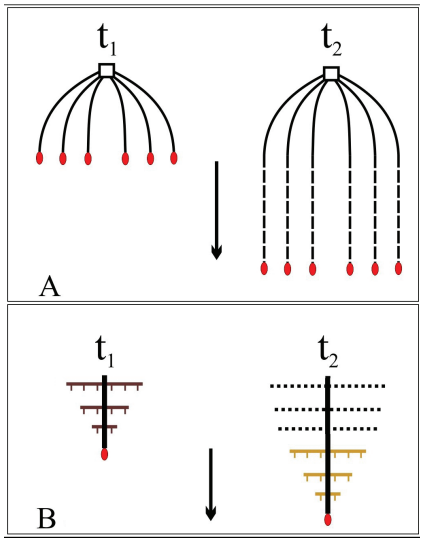


FIGURE 4.2 – Schémas conceptuels de systèmes racinaires à deux instants t_1 et t_2, pour un système fasciculé (A) et un système dominé par un apex principal (B). Ces schémas illustrent le phénomène d'advection constante appliqué à deux types de systèmes différents.

chacun leur propre norme et direction de croissance. Ce modèle requiert tout de même une bonne connaissance de l'architecture du système considéré.
- Sur la figure 4.2B, on peut observer entre t_1 et t_2, le transport d'une quantité d'apex d'un système dominé par un apex principal. Physiquement, on retrouve la même géométrie et la même quantité de racines en t_1 (racines en marron) et t_2 (racines en jaune) mais transporté le long de la racine principale. Cependant, étant donné que la croissance primaire de la racine principale se situe dans la zone apicale et non basale (paragraphe 1.2.1), les racines jaunes en t_2 ne sont pas les mêmes que les racines marrons en t_1. En effet, l'ensemble des racines latérales en t_1 se sont allongées jusqu'à ce que leur durée de vie soit atteinte. Après un certain temps, leurs apex meurent, entraînant l'élagage des racines latérales et de celles qu'elles portent. Les racines en t_2 sont les nouvelles racines latérales qui n'ont pas encore atteint leur durée de vie maximale. Ces dernières sont différentes des racines latérales en t_1, même si elles sont dans le même état "physiologique" qu'elles. Dans cette interprétation, le temps t_2 est relativement bien supérieur à t_1, vu que plusieurs phases architecturales se sont produites sans qu'on les observe. En effet, plusieurs étapes de développement ont été implicitement intégrées dans ce cas, à savoir la ramification, la croissance primaire des premières racines émises, la mortalité ainsi que l'élagage.

En conclusion, on peut considérer l'advection comme étant l'opérateur de croissance primaire pour des racines d'un même type, avec un comportement de croissance identique. Il peut donc par exemple caractériser le géotropisme avec une advection dans la direction verticale. En plus de gérer la croissance primaire, il peut permettre aussi, avec un champ d'advection variable le long de la racine principale, de simuler la répartition de

la quantité d'apex dans différentes zones le long de la principale, assurant ainsi l'élagage racinaire dans ces zones.

4.1.2 La diffusion

Phénomène physique

La diffusion est un phénomène qui tend à homogénéiser des densités ou des concentrations dans un milieu. Ce phénomène caractérise la migration et la dispersion d'une quantité dans toutes les directions. L'équation de diffusion est basée sur les lois de Fick, dont le flux de diffusion est proportionnel au gradient de concentration ou de densité. L'équation conservative de la diffusion d'une quantité $u(x, y, z, t)$ peut s'écrire de la manière suivante :

$$\partial_t u - \nabla.(D\nabla u) = 0 \tag{4.2}$$

Elle appartient aux problèmes dits paraboliques. Intéressons nous à la solution exacte de cette équation dans le cas 1D avec un coefficient de diffusion constant $\bar{D}$, afin de simplifier les calculs. On considère donc l'équation de diffusion en 1D suivante :

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= \bar{D}\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \\ u(0,t) = 0 \text{ et } u(L,t) &= 0 \\ u(x,0) &= u_0(x) \end{aligned}$$

A l'aide de la méthode de séparation des variables $u(x,t) = X(x)T(t)$, on obtient :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = X(x)\frac{\partial T(t)}{\partial t} = \bar{D}\frac{\partial^2 u}{\partial^2 x} = \bar{D}T(t)\frac{\partial^2 X(x)}{\partial x^2}$$

On a donc :

$$\frac{1}{\bar{D}T(t)}\frac{\partial T}{\partial t} = \frac{1}{X(x)}\frac{\partial^2 X(x)}{\partial x^2}$$

Le membre de gauche de l'équation précédente est uniquement en temps et le second membre uniquement en espace. Pour avoir l'égalité, ces deux membres doivent être égaux à la même constante, que l'on choisit ici égale à $-\lambda^2$ (choix qui simplifie la solution). On obtient donc les deux EDO suivantes à résoudre :

$$\frac{1}{\bar{D}T(t)}\frac{dT}{dt} = -\lambda^2 \tag{4.3}$$

$$\frac{1}{X(x)}\frac{d^2 X(x)}{dx^2} = -\lambda^2 \tag{4.4}$$

La solution de l'équation (4.3) est de la forme $T(t) = C_1 e^{-\lambda^2 \bar{D} t}$, tandis que celle de l'équation (4.4) est de la forme $X(x) = B\sin(\lambda x) + C\cos(\lambda x)$. La solution générale devient, pour $u(x,t) = X(x)T(t)$:

$$u(x,t) = e^{-\lambda^2 \bar{D} t}\Big(C_1 \sin(\lambda x) + C_2 \cos(\lambda x)\Big)$$

Or on a $u(0,t) = 0 = C_2 e^{-\lambda^2 Dt}$, d'où $C_2 = 0$. De plus, on a $u(L,t) = 0 = C_1 e^{-\lambda^2 \bar{D}t} \sin(\lambda L)$. L'idée est d'annuler le sinus. Si $k \in \mathbb{N}$, on a :

$$\lambda_k = \frac{k\pi}{L}$$

k donne une solution de l'équation différentielle avec la condition de Dirichlet homogène. L'équation la plus générale est la somme de toutes les solutions possibles. Cette solution générale peut s'écrire comme suit :

$$u(x,t) = \sum_{k=1}^{\infty} C_k e^{-\lambda_k^2 \bar{D}t} \sin(\lambda_k x) \tag{4.5}$$

La condition initiale $u(x,0) = u_0(x)$ devient donc :

$$u_0(x) = \sum_{k=1}^{\infty} C_k \sin(\lambda_k x) \tag{4.6}$$

L'EDO de $X(x)$ (4.4) est un problème de Sturm-Liouville. Chaque terme $C_k \sin(\lambda_k x)$ sont les solutions aux valeurs propres. On multiplie les membres de l'équation (4.6) par $\sin(\lambda_m x)$, afin d'obtenir un produit de deux fonctions sinus qui est nul pour deux fréquences différentes ($k \neq m$), reflétant l'orthogonalité des fonctions sinus. On a :

$$\int_0^L u_0(x) \sin(\lambda_m x) dx = \int_0^L \sum_{k=1}^{\infty} C_k \sin(\lambda_m x) \sin(\lambda_k x) dx = C_m \int_0^L \sin^2(\lambda_m x) dx$$

On en déduit le coefficient C_m :

$$C_m = \frac{2}{L} \int_0^L u_0(x) \sin(\lambda_m x) dx$$

L'expression de la distribution initiale $u_0(x)$ nous permet de calculer C_m que l'on injecte dans l'équation (4.5) afin d'avoir la solution de l'équation de diffusion en 1D.

La figure 4.3 illustre le phénomène physique de diffusion constante pour une fonction sinus. Cette fonction s'aplatit au cours du temps, suivant l'axe x. L'aire sous la courbe reste la même au cours du temps, illustrant le caractère conservatif de ce phénomène. Si le temps de la simulation tend vers l'infini, l'aire sous la courbe tend vers 0 pour des conditions de Dirichlet homogène sur les bords du domaine.

Analogies biologiques

Biologiquement, le phénomène de diffusion peut caractériser la tendance des apex à se diffuser suivant un ou plusieurs axes. Cet effet a été observé dans les simulations préliminaires du chapitre 3. La figure 4.4 présente deux schémas avec, pour le premier, un effet diffusif dans toutes les directions et vertical pour le second. Le premier schéma montre un système colonisant de manière homogène le sol en t_1, pouvant être appelé système coeur [39]. La diffusion est isotrope mais les apex ont des vitesses de croissance

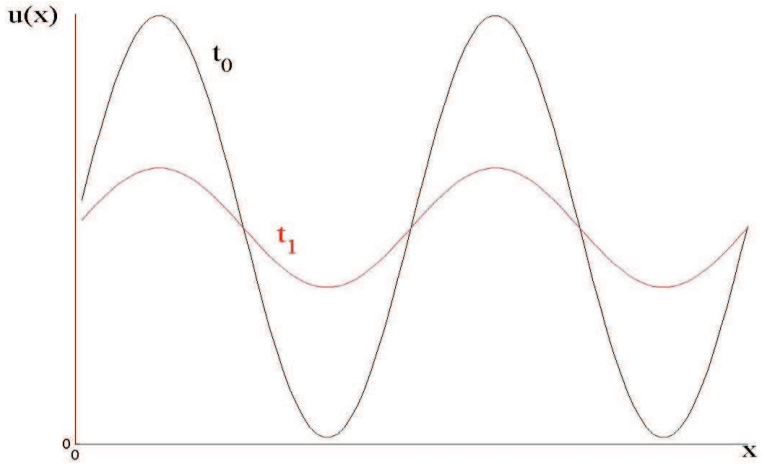


FIGURE 4.3 – Exemple d'un phénomène de diffusion suivant l'axe x d'une fonction sinus

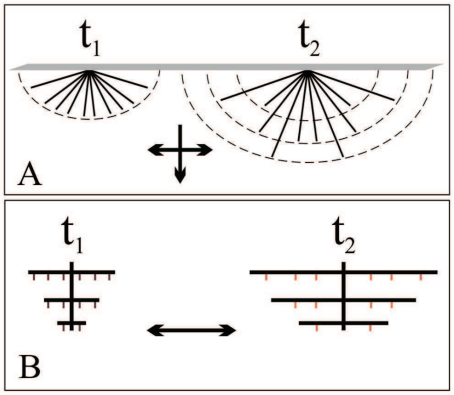


FIGURE 4.4 – Schémas conceptuels de systèmes racinaires à deux instants t_1 et t_2, pour un système avec des racines dans toutes les directions (A) et pour un système avec racines horizontales (B). Ces schémas illustrent le phénomène de diffusion d'apex pour deux systèmes différents.

primaire différentes, soulignant le caractère aléatoire dont est issu le phénomène de diffusion en physique.
Le deuxième schéma peut éventuellement correspondre à un système "herringbone". Le système est plus allongé horizontalement en t_2. En effet la diffusion caractérise dans ce cas l'allongement des racines latérales. Les apex ont tendance à s'éloigner horizontalement les uns des autres. La distance inter-ramification sur l'axe horizontal est plus grande en t_2 qu'en t_1. Il manque l'effet de ramification racinaire pour que ce système soit biologiquement cohérent. Cependant, on peut supposer qu'en t_2, il y a eu croissance primaire des latérales avec certaines petites racines portées qui sont mortes entre t_1 et t_2. La quantité totale d'apex en t_1 et t_2 est identique, même si les racines portées par les latérales ne sont physiquement pas les mêmes.

L'effet entrainé par la diffusion semble donc être lié à la cinétique intrinsèque d'élongation des racines principales mais le problème est qu'il est difficile de donner une valeur "biologique" aux coefficients de diffusion qui correspond à un déplacement d'une surface par unité de temps.

4.1.3 Phénomène de réaction

Forme générale

La modélisation de systèmes biologiques, à l'aide d'équations continues, a souvent fait appel à des fonctions dites de réaction. En biologie elles sont fréquemment définies par des formes logistiques [76]. Dans notre cas, le phénomène de réaction permet la gestion de la production et de la mortalité des apex racinaires. C'est le phénomène qui permettra de gérer le couplage avec la concentration de nutriments et le transfert d'eau dans le sol. On peut définir l'équation de réaction pour une quantité $u(t)$ par une forme logistique très générale de la forme suivante :

$$d_t u = \beta u^{\alpha}(1 - \gamma u) - \mu u \tag{4.7}$$

où $\beta(.)$ et $\mu(.)$ correspondent respectivement au coefficient de ramification et de mortalité par unité de temps. Le coefficient α permet de définir la vitesse de croissance de la courbe logistique, contrôlant ainsi l'intensité de la croissance des apex au cours du temps. Le coefficient γ est un paramètre dépendant de l'aire maximale des sections racinaires. Calculons la solution exacte de l'équation de réaction (4.7), avec $u(0) = u_0$, $\beta = cste \neq 0$, $\mu = cste \neq 0$, $\gamma = cste \neq 0$ et on pose $\alpha = 0$. On peut récrire l'équation 4.7 sous la forme suivante :

$$\frac{du}{\beta u(1 - \gamma u) - \mu u} = dt$$

Après séparation en fractions partielles, pour $u \neq 0$, l'équation précédente est équivalente à :

$$\frac{1}{\beta - \mu}\frac{du}{u} + \frac{\beta\gamma}{\beta - \mu}\frac{du}{\beta(1 - \gamma u) - \mu} = dt$$

On intègre chacun des termes de l'équation précédente et on obtient, avec c_1, c_2 et c_3 constantes :

$$\frac{1}{\beta - \mu}\ln(u) + c_1 - \frac{1}{\beta - \mu}\ln(\beta(1 - \gamma u) - \mu) + c_2 = t + c_3$$

ce qui entraîne :

$$\frac{u}{\beta(1 - \gamma u) - \mu} = \Lambda \exp((\beta - \mu)t)$$

avec Λ constante. En $t = 0$, on trouve la constante $\Lambda = \frac{u_0}{\beta(1-\gamma u_0)-\mu}$.
La solution de l'équation (4.7) est donc :

$$u(t) = \frac{(\beta - \mu)u_0 \exp((\beta - \mu)t)}{\beta - \mu + \beta\gamma u_0(\exp((\beta - \mu)t) - 1)} \tag{4.8}$$

Analogies biologiques

Si on considère la fonction $u(t)$, correspondant au nombre d'apex par unité de temps, l'équation (4.7) caractérise l'évolution temporelle de la quantité totale d'apex du système racinaire considéré. Les coefficients $\beta(.)$ et $\mu(.)$ gèrent respectivement la ramification (production d'apex) et la mortalité racinaire au cours du temps. Si aucune information spécifique sur la vitesse de croissance de la production d'apex et sur l'aire des sections racinaires du système n'est disponible, on peut simplifier l'équation (4.7) en posant $\alpha = 0$ et $\gamma = 1$. Dans ce cas là, et en considérant l'effet de la réaction dans un système spatialisé, les fréquences de ramification $\beta(.)$ et de mortalité $\mu(.)$ sont proportionnelles au nombre d'apex par unité de volume. En effet, les phénomènes de ramification et de mortalité sont à ce moment là, appliqués dans les zones locales où la quantité d'apex $u(x, y, z, t)$ est présente. Si la répartition des nutriments $c(x, y, z, t)$ est localement connue dans le sol, il est possible de définir le coefficient de ramification comme étant le produit d'un coefficient de ramification b (unité de longueur par unité de temps et par unité de concentration) et de la concentration en nutriments c (unité de concentration par unité de volume) :

$$\beta(t) = b(t)c(x, y, z, t)$$

Avec cette formulation, il est possible de simuler l'effet de la répartition spatiale des nutriments dans le sol sur la ramification racinaire au cours du temps. Plus le sol est fertile localement, plus l'activité racinaire s'intensifie, et inversement. Le fait de connaître les valeurs des coefficients de la réaction d'un système racinaire poussant dans un sol homogène (après calibration par exemple), peut nous permettre de tester des hypothèses sur l'effet des nutriments sur le système, dans un milieu hétérogène dont on contrôle la fertilité locale.

4.2 Présentation du modèle général

Cette partie présente l'équation générale continue de croissance racinaire, ainsi que la méthode de splitting d'opérateurs. Cette méthode numérique permet la résolution d'une telle équation et est présentée à l'ordre 1 et 2.

4.2.1 Modèle général

Soit $\Omega \subset \mathbb{R}^N$ avec $N = 1, 2, 3$, le domaine de sol où le système racinaire se développe. Γ est la frontière du domaine. On va étudier l'équation générale non linéaire d'advection-diffusion-réaction suivant :

$$\partial_t u = \mathcal{A}(u) + \mathcal{D}(u) + \mathcal{R}(u) \quad \text{dans } \Omega \times [0, T] \tag{4.9}$$

$$u(., ., ., 0) = u_0(x, y, z) \quad \text{dans } \Omega \tag{4.10}$$

$$+\text{Condition limite} \quad \text{sur } \Gamma \times [0, T] \tag{4.11}$$

où $u(x, y, z, t)$ est la variable de sortie et $u_0(x, y, z)$ la fonction spatiale de répartition initiale de la quantité $u(x, y, z, 0)$. A l'aide de la connaissance de la densité du nombre

d'apex $u(x, y, z, t)$, il est possible de déduire d'autres variables telles que la densité des aires des sections racinaires, de volume racinaire [10] et de longueur racinaire [41].
L'existence et l'unicité d'une équation de ce type a été étudiée dans la littérature [4, 16, 32]. L'équation (4.9) est composée des trois opérateurs physiques définis dans le paragraphe précédent 4.1 :
- l'**opérateur d'advection**

$$\mathcal{A}(u) = -\nabla.(uv) \tag{4.12}$$

permettant au système de se déplacer suivant la direction et la norme de la vitesse d'advection $v(x, y, z, t)$. On choisira une advection dans une seule direction, direction globale de croissance du système.
- l'**opérateur de diffusion**

$$\mathcal{D}(u) = \nabla.(D\nabla u) \tag{4.13}$$

entraînant la diffusion du système dans plusieurs directions, dépendant du coefficient de diffusion $D(x, y, z, t)$.
- l'**opérateur de réaction**

$$\mathcal{R}(u) = \beta(t)u - \mu(t)u \tag{4.14}$$

dépendant d'un coefficient de ramification $\beta(t)$ et d'un taux moyen de mortalité $\mu(t)$. Afin d'utiliser un modèle le plus simple possible, on a choisi de simplifier l'équation (4.7) en posant $\alpha = 0$ et $\gamma = 1$. Cette simplification rend le terme de réaction linéaire par rapport à u.

Ces trois opérateurs se combinent au cours du temps afin de générer des systèmes racinaires diverses en terme d'architecture et de développement. L'opérateur de réaction est l'opérateur permettant au cours du temps la création et la mortalité d'apex. A cet opérateur, on associe les opérateurs conservatifs d'advection et de diffusion avec différents poids suivant le type de système que l'on veut simuler. En effet, un système racinaire dominé par un apex principal, type pivotant, pourra être simulé par l'opérateur d'advection permettant la croissance du système dans la direction de cet apex principal. Dans un tel système la diffusion, notamment horizontale, pourra être utilisée pour simuler la croissance primaire des racines latérales. Au début du développement du système dominé par un apex principal, une advection faible dans la zone basale de la racine principale caractérisera un faible transport des apex, correspondant à une forte ramification dans cette zone. Une forte advection dans la partie basale de la racine principale peut correspondre à l'élagage des racines latérales présentent dans cette zone.
En ce qui concerne la plupart des monocotylédones, notamment les systèmes dits fasciculés, les racines sont émises dans toutes les directions, phénomène pouvant être simulé par l'opérateur de diffusion. Dans ces systèmes, l'advection permet de gérer les effets de géotropisme et d'orthotropisme des racines. Le rapport entre diffusion horizontale et diffusion verticale permet de générer des systèmes en surface ou en profondeur suivant les valeurs affectées à ce coefficient.

4.2.2 Méthode de splitting d'opérateurs

La présence des trois opérateurs dans l'équation (4.9) entraîne souvent des difficultés lors de sa résolution. En effet, une même méthode numérique n'est pas nécessairement efficace pour la discrétisation de ces trois opérateurs simultanément. Les méthodes numériques stables et consistantes permettant la discrétisation des trois opérateurs simultanément, sont généralement basées sur des méthodes non standards, afin d'approximer des équations linéaires d'advection-diffusion-réaction (voir chapitre 2 du livre [74]), même avec des réactions non linéaires [58]. Afin de rester le plus général possible, de laisser la possibilité d'introduire des paramètres du modèle dépendant de la densité u rendant l'équation non linéaire, et étant donné que le couplage de cette équation avec une autre équation doit être rendu possible (couplage avec le transfert des nutriments dans le sol), on va préférer une méthode dite de "splitting" d'opérateurs [53, 63, 66, 102] ou encore appelée méthode à pas fractionnaires. Cette méthode de splitting permet de découpler une équation et d'associer un schéma numérique adapté à chaque phénomène physique. Cette méthode apporte deux intérêts majeurs. Elle permet de résoudre exactement ou numériquement chacune des sous équations. De plus, elle permet de traiter des variables ou des opérateurs correspondant à des échelles très différentes. L'idée est donc de découpler l'équation d'advection-diffusion-réaction (4.9) afin d'avoir un bon schéma numérique (en terme de stabilité et de convergence) associé aux différents phénomènes traités séparément. On va brièvement donner l'algorithme formel pour la méthode de splitting d'ordre 1 et 2. Soit u^n l'approximation de la solution u à l'instant t_n. L'algorithme formel à l'ordre 1 associé à cette méthode est décrit ci dessous [53] :

Algorithme 1 : Méthode de splitting du 1er ordre
Pour n = 0 :T
1. On résout $\frac{du_{\mathcal{A}}}{dt} = \mathcal{A}(u_{\mathcal{A}})$ pour $t \in]t_n, t_{n+1}]$, avec la donnée $u_{\mathcal{A}}(t_n) = u^n$;
2. On résout $\frac{du_{\mathcal{D}}}{dt} = \mathcal{D}(u_{\mathcal{D}})$ pour $t \in]t_n, t_{n+1}]$, avec la donnée $u_{\mathcal{D}}(t_n) = u_{\mathcal{A}}(t_{n+1})$;
3. On résout $\frac{du_{\mathcal{R}}}{dt} = \mathcal{R}(u_{\mathcal{R}})$ pour $t \in]t_n, t_{n+1}]$, avec la donnée $u_{\mathcal{R}}(t_n) = u_{\mathcal{D}}(t_{n+1})$;
4. On en déduit $u^{n+1} = u_{\mathcal{R}}(t_{n+1})$.
fin

Les quantités $u_{\mathcal{A}}$, $u_{\mathcal{D}}$ et $u_{\mathcal{R}}$ correspondent respectivement aux solutions des problèmes d'équations d'advection, de diffusion et de réaction, dans les différentes étapes de la méthode du splitting.

Remarque : une méthode ADI ("Alternative Direction Implicit") aurait pu être utilisée dans le cas où les paramètres des opérateurs sont constants en espace [53]. Cependant, la calibration sur des données a montré que les paramètres d'advection et de diffusion étaient dépendants de zones spatiales (voir Chapitre 5).

L'erreur de troncature locale ρ_n^1 dans le cas du splitting du 1er ordre s'écrit [53] :

$$\rho_n^1 = \frac{\Delta t}{2}([\mathcal{A}, \mathcal{R}] + [\mathcal{A}, \mathcal{D}] + [\mathcal{D}, \mathcal{R}])u + \mathcal{O}(\Delta t^2) \tag{4.15}$$

où Δt est le pas de temps et

$$[X, Y] = \frac{\partial Y}{\partial u} X - Y \frac{\partial X}{\partial u}$$

L'erreur de troncature est nulle quand tous les opérateurs commutent [63]. Cependant, quand ce n'est pas le cas, l'erreur de splitting s'accumule et peut conduire à une approximation de la solution s'éloignant de la solution continue. Dans ce cas, il est préférable d'utiliser l'opérateur le plus "raide" en dernier dans l'algorithme 1 [101]. Afin de diminuer l'erreur de splitting avec des pas de temps relativement petits, Strang [102] et Marchuk [71] ont proposé une méthode de splitting à l'ordre 2 dont l'algorithme formel pourrait éventuellement s'écrire [53] :

Algorithme 2 : Méthode de splitting d'ordre 2
Pour n = 0 :T
1. On résout $\frac{du_{\mathcal{A}}}{dt} = \mathcal{A}(u_{\mathcal{A}})$ pour $t \in]t_n, t_{n+1/2}]$, avec la donnée $u_{\mathcal{A}}(t_n) = u^n$;
2. On résout $\frac{du_{\mathcal{D}}}{dt} = \mathcal{D}(u_{\mathcal{D}})$ pour $t \in]t_n, t_{n+1/2}]$, avec la donnée $u_{\mathcal{D}}(t_n) = u_{\mathcal{A}}(t_{n+1/2})$;
3. On résout $\frac{du_{\mathcal{R}}}{dt} = \mathcal{R}(u_{\mathcal{R}})$ pour $t \in]t_n, t_{n+1}]$, avec la donnée $u_{\mathcal{R}}(t_n) = u_{\mathcal{D}}(t_{n+1/2})$;
4. On résout $\frac{du_{\mathcal{D}}}{dt} = \mathcal{D}(u_{\mathcal{D}})$ pour $t \in]t_{n+1/2}, t_{n+1}]$, avec la donnée $u_{\mathcal{D}}(t_{n+1/2}) = u_{\mathcal{R}}(t_{n+1})$;
5. On résout $\frac{du_{\mathcal{A}}}{dt} = \mathcal{A}(u_{\mathcal{A}})$ pour $t \in]t_{n+1/2}, t_{n+1}]$, avec la donnée $u_{\mathcal{A}}(t_{n+1/2}) = u_{\mathcal{D}}(t_{n+1})$;
6. On en déduit $u^{n+1} = u_{\mathcal{A}}(t_{k+1})$.
fin

L'erreur de troncature locale ρ_n^2 dans le cas du splitting du 2nd ordre s'écrit :

$$\rho_n^2 = \frac{\Delta t^2}{24}\Big(2([\mathcal{A},\mathcal{A},\mathcal{R}] + [\mathcal{D},\mathcal{D},\mathcal{R}] + [\mathcal{D},\mathcal{D},\mathcal{A}] + [\mathcal{D},\mathcal{A},\mathcal{R}] + [\mathcal{A},\mathcal{D},\mathcal{R}]) - ([\mathcal{R},\mathcal{R},\mathcal{A}] + [\mathcal{R},\mathcal{R},\mathcal{D}] + [\mathcal{A},\mathcal{A},\mathcal{R}])\Big)u + \mathcal{O}(\Delta t^4) \quad (4.16)$$

où $[X, Y, Z] = [X, [Y, Z]]$.

Les opérateurs physiques peuvent éventuellement commuter sous certaines conditions. Les auteurs de l'article [63] énoncent le théorème suivant :

Théorème : **[63]**
(a) L'advection commute avec la diffusion si v et D sont indépendants de l'espace.
(b) L'advection commute avec la réaction si $\nabla.v = 0$ et R est indépendant de l'espace.
(c) La diffusion commute avec la réaction si la réaction est linéaire par rapport à u et indépendante de l'espace.
(d) Avec une intégration exacte, il n'y a pas d'erreur de splitting si la réaction est linéaire par rapport à u, et si v, D et la réaction sont indépendants de l'espace.

Dans notre modèle, on peut déjà affirmer que (a) et (d) du théorème 1 ne sont pas respectés si les paramètres ne sont pas constants en espace. L'opérateur de réaction $\mathcal{R}(u)$ étant linéaire (4.14), on peut déjà dire que le (c) du théorème est respecté. Quant

au (b), la condition de la divergence nulle n'est pas respectée, mais vu l'hypothèse de linéarité faite pour la réaction dans le modèle proposé au paragraphe 4.2.1, cette condition n'est pas nécessaire pour la commutativité entre l'advection et la réaction. En effet, on va démontrer que les opérateurs d'advection et de réaction dans notre modèle, définis respectivement par les formules (4.12) et (4.14) commutent. Ce résultat est aussi démontré dans le livre d'Hundsdorfer et Verwer [53].

Proposition :
Si l'opérateur de réaction est linéaire par rapport à u et indépendant de l'espace, alors l'advection et la réaction commutent.

Démonstration :
On suppose que la réaction est de forme linéaire. On pose donc :

$$f(u) = -\nabla.(uv), \quad g(u) = \mathcal{R}(u) = Cu$$

où $u(x, y, z, t)$ est la fonction de sortie du modèle, v est un vecteur ayant un nombre de composantes égal au nombre de dimensions et C est constant en espace. Dans cette démonstration, le signe ' désigne la dérivée par rapport à u. Montrons que l'advection commute avec la réaction dans notre modèle, *i.e.* montrons que $g'(u)f(u) = f'(u)g(u)$: On a

$$g'(u)f(u) = -\mathcal{R}'(u)\nabla.(uv) = -\mathcal{R}'(u)\nabla u.v - \mathcal{R}'(u)u\nabla.v = -C\nabla u.v - Cu\nabla.v$$

Pour n'importe quel opérateur s, $f'(u)s \equiv f(s) = -\nabla(sv)$ où f est l'opérateur d'advection. On a donc :

$$f'(u)g(u) = -\nabla.(v\mathcal{R}(u)) = -(\nabla\mathcal{R}(u)).v - \mathcal{R}(u)(\nabla.v) = -C\nabla u.v - Cu\nabla.v$$

On a donc $f'(u)g(u) = g'(u)f(u)$. □
Avec un opérateur de réaction linéaire, on a bien commutation entre l'advection et la réaction (sans avoir besoin de condition de divergence nulle pour la vitesse d'advection).

Remarque : La convergence et l'ordre global des méthodes de splitting est donnée directement dans les cas où les opérateurs sont bornés et linéaires [53]. Par contre, pour des cas plus complexes (opérateurs non bornés et non linéaires), l'étude de la convergence est plus délicate [29, 63].

Remarque : L'ordre usuel de la résolution des opérateurs est Advection-Diffusion-Réaction [53]. Cet ordre peut être bouleversé quand les opérateurs commutent. De plus, on utilise généralement l'opérateur le plus raide en dernier [101].

Dans notre modèle, l'advection et la diffusion commutent avec la réaction. Ces deux conditions sont importantes pour la suite car l'ordre du splitting énoncé dans l'algorithme 1 peut changer, permettant de traiter la réaction dans la première étape de l'algorithme, ce qui permet de simplifier la calibration du modèle sur des données. Il est

aussi possible d'utiliser la méthode de splitting à l'ordre 2 (algorithme 2), pour résoudre numériquement le modèle [102]. Cependant quand on désire calibrer les paramètres de notre modèle, il semble plus facile d'utiliser une méthode d'ordre 1. En effet, l'advection et la diffusion étant des phénomènes conservatifs, il est nécessaire d'appliquer la réaction avant ces opérateurs conservatifs. Cela nous permet d'avoir dès la fin de la première étape de l'algorithme 1, le même nombre d'apex total entre notre modèle et les données que l'on veut fitter. Ces questions sont abordées plus en détail dans le chapitre 5.

4.3 Schémas numériques

La méthode numérique présentée précédemment permet de choisir un schéma numérique stable, robuste et consistant pour chacun des phénomènes. Les méthodes numériques efficaces pour résoudre ces phénomènes physiques sont de natures différentes : explicite pour l'advection (avec possibilité d'ajout d'un limiteur de flux) et semi-implicite pour la diffusion. Quant au terme de réaction, nous allons calculer la solution exacte afin d'écrire le schéma numérique exacte associé. L'advection est considérée unidirectionnelle. Les schémas sont présentés pour une discrétisation 3D.

4.3.1 Maillage du domaine

Le domaine sol est considéré comme un cube de longueur $L_x \times L_y \times L_z$. Le pas de maillage équivaut à $\Delta x = \frac{L_x}{N_x}$, $\Delta y = \frac{L_y}{N_y}$ et $\Delta z = \frac{L_z}{N_z}$, où N_x, N_y et N_z sont le nombre de noeuds qui découpent les longueurs suivant l'axe x, y et z, respectivement. Le domaine

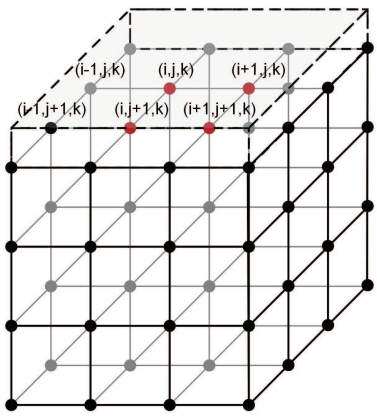


FIGURE 4.5 – Partie du domaine maillé. Les maillés sont localisées par les noeuds (i, j, k). Les 4 points en rouge correspondent à l'instant initial, *i.e.* il existe 1 chance sur 4 de trouver le premier apex dans une de ces mailles.

est donc composé de noeuds indicés (i, j, k), avec $i = 1..N_x$, $j = 1..N_y$ et $k = 1..N_z$ (figure 4.5). La variable continue $u(x, y, z, t)$ calculée aux noeuds du maillage est notée $u^n_{i,j,k}$ à l'instant n. Dans la première couche verticale $k = 1$, on impose une condition de

dirichlet homogène. Ce choix a été fait pour les trois cas d'études du chapitre 5. En effet, dans ces trois systèmes différents, l'extraction des données utilisées pour la calibration, montre qu'il y a une première couche vide en $k = 1$, couche étant l'interface entre la graine et la surface du sol. Le premier apex racinaire apparaît dans la seconde couche en $k = 2$. Durant la croissance des systèmes racinaires, plusieurs apex apparaissent dans la couche $k = 1$, mais en nombre négligeable par rapport au nombre d'apex total dans le système. Pour les autres côtés du domaine, on peut aussi choisir la même condition ou bien la condition de Neumann homogène. Dans les résultats présentés au chapitre 5, en 1D, la condition initiale correspond au premier apex qui apparaît dans la couche de sol $k = 2$. En 2D, à l'instant initial, la quantité $u^0_{i,2}$sur les deux noeuds centraux notés $i = N_x/2$ et $i = (N_x/2)+1$ (sur l'axe x), vaut $1/2$ sur ces deux noeuds. Cela correspond à avoir une chance sur deux d'avoir le premier apex dans un de ces noeuds. De même, en 3D, la quantité $u^0_{i,j,k}$ pour $i = \{N_x/2, (N_x/2)+1\}$, $j = \{N_y/2, (N_y/2)+1\}$ et $k = 2$ vaut $1/4$. Dans ces trois cas, la quantité est nulle partout ailleurs dans le domaine, confirmant le choix d'une condition initiale à support compact. Le fait de choisir une fonction à support compact permet de tester la stabilité des schémas numériques que l'on va utiliser, comme on a pu le constater dans les tests numériques des fonctions initiales du paragraphe 3.4.3. De plus, ce choix pour les dimensions deux et trois, permettent de développer des profils symétriques au cours du temps, assurant ainsi une des hypothèses du modèle, à savoir que le milieu est contrôlé (homogène dans le domaine).

4.3.2 Discrétisation de l'advection

L'advection s'effectue dans une seule direction de l'espace. Dans les schémas qui suivent on a choisi la direction z (axe vertical). Le schéma s'écrit de la même manière pour une advection unidirectionnelle dans un autre axe x ou y (i ou j pour les noeuds correspondants). On désire discrétiser l'équation de réaction de l'étape 1 de l'algorithme 1. Pour cela, nous avons mis en place un schéma upwind à l'ordre 1, avec la prise en compte d'un limiteur de flux numérique [53, 66].

Schéma upwind

On peut approximer, à l'instant n, l'opérateur d'advection $\mathcal{A}(u)$ de l'équation (4.9) pour une vitesse dépendant de l'axe z et du temps t, à l'aide d'un schéma du 1er ordre appelé "upwind method", identiquement à [53, 66] :

$$\mathcal{A}(u) = -\nabla.(uv) \approx -\left(\frac{V^{+,n}_{i,j,k+\frac{1}{2}} u^n_{i,j,k} - V^{+,n}_{i,j,k-\frac{1}{2}} u^n_{i,j,k-1}}{\Delta z} + \frac{V^{-,n}_{i,j,k+\frac{1}{2}} u^n_{i,j,k+1} - V^{-,n}_{i,j,k-\frac{1}{2}} u^n_{i,j,k}}{\Delta z}\right) \tag{4.17}$$

où

$$V^{+,n}_{i,j,k\pm\frac{1}{2}} = \max(0, V^n_{i,j,k\pm\frac{1}{2}})$$

et

$$V^{-,n}_{i,j,k\pm\frac{1}{2}} = \min(0, V^n_{i,j,k\pm\frac{1}{2}})$$

On décentre en amont ou en aval suivant le signe du coefficient d'advection. Le coefficient d'advection aux interfaces $k \pm \frac{1}{2}$ est la moyenne des coefficients d'advections aux noeuds (i, j, k) et $(i, j, k \pm 1)$:

$$V^n_{i,j,k\pm\frac{1}{2}} = \frac{1}{2}(V^n_{i,j,k} + V^n_{i,j,k\pm1})$$

On calcule ensuite la solution de l'équation d' advection (4.1), discrétisée à l'instant $n + 1$:

$$u^{n+1}_{\mathcal{A}} = u^n_{\mathcal{A}} + \Delta t \mathcal{A}(u^n_{\mathcal{A}}) \tag{4.18}$$

avec $u^n_{\mathcal{A}} = u^n$. La condition de stabilité est la CFL (condition de Courant-Friedrichs-Lewy) :

$$|\max V_z| \frac{\Delta t}{\Delta z} < 1$$

Les paramètres V_z, Δt et Δz doivent respecter la condition précédente afin d'assurer la stabilité du schéma d'advection.

Ajout d'un limiteur de flux

Réécrivons l'équation d'advection (4.1) suivant l'axe z :

$$\partial_t u + \partial_z(v_z u) = 0$$

Cette équation peut s'écrire sous la forme :

$$\partial_t u + (f(u))_z = 0$$

On discrétise l'équation précédente sous la forme :

$$u^{n+1}_{i,j,k} = u^n_{i,j,k} + \Delta t \left(\frac{1}{\Delta z}(F^n_{i,j,k-1/2} - F^n_{i,j,k+1/2}) \right) \tag{4.19}$$

Où F peut être associé à un flux suivant l'axe z. Avec un schéma upwind du 1er ordre, certes on contrôle la stabilité à l'aide des pas de temps et d'espace, mais cette méthode n'est pas toujours efficace pour préserver la monotonie, la positivité et éviter des fausses oscillations (agitations), dues aux chocs et aux discontinuités par exemple. L'idée d'introduire un limiteur de flux noté $\psi(\theta^n_{i,j,k\pm\frac{1}{2}})$ avec

$$\theta^n_{i,j,k+\frac{1}{2}} = \frac{u^n_{i,j,k} - u^n_{i,j,k-1}}{u^n_{i,j,k+1} - u^n_{i,j,k}} \tag{4.20}$$

Ceci permet d'ajouter une correction au niveau du flux pour limiter les chocs ou les discontinuités de gradient de la solution. En effet le schéma upwind du 1er ordre génère une diffusion numérique si on ne le corrige pas, d'où l'utilité d'un correcteur de flux. Voici les expressions du flux F à l'aide d'un limiteur [53] :

$$\text{- Si } V^n_{i,j,k+\frac{1}{2}} \geq 0, \quad F^n_{i,j,k+\frac{1}{2}} = V^n_{i,j,k+\frac{1}{2}} \left(u^n_{i,j,k} + \psi\big(\theta^n_{i,j,k+\frac{1}{2}}\big)\big(u^n_{i,j,k+1} - u^n_{i,j,k}\big) \right)$$

$$\text{- Si } V^n_{i,j,k+\frac{1}{2}} \leq 0, \quad F^n_{i,j,k+\frac{1}{2}} = V^n_{i,j,k+\frac{1}{2}} \left(u^n_{i,j,k+1} + \psi\big(\tfrac{1}{\theta^n_{i,j,k+\frac{1}{2}}}\big)\big(u^n_{i,j,k} - u^n_{i,j,k+1}\big) \right)$$

Remarque : Si $\theta = 0$, i.e. on a de forts gradients, des pentes opposées ou des gradients nuls, alors on utilise un schéma de résolution d'ordre faible. Si $\theta = 1$, la solution est lisse, on utilise un schéma de résolution d'ordre élevé afin d'éviter la diffusion numérique.

Plusieurs choix de limiteur sont possibles [66, 98], dont voici quelques exemples :
- Le limiteur "minmod" :

$$\psi(\theta) = minmod(1, \theta) \tag{4.21}$$

où la fonction minmod est définie de la manière suivante :

$$minmod(a, b) = \begin{cases} a \text{ si } |a| < |b| \text{ et } ab > 0 \\ b \text{ si } |a| > |b| \text{ et } ab > 0 \\ 0 \qquad\qquad\quad \text{si } ab \leq 0 \end{cases}$$

- Le limiteur de Van Leer :

$$\psi(\theta) = \frac{\theta + |\theta|}{1 + \theta} \tag{4.22}$$

- le limiteur superbee :

$$\psi(\theta) = \max(0, \min(1, 2\theta), \min(2, \theta)) \tag{4.23}$$

- le limiteur superbee "modifié" peut être utilisé afin de limiter la correction qui peut être trop importante suivant les fonctions initiales choisies :

$$\psi(\theta) = \max(0, \min(1/2, \theta), \min(1, \theta/2)) \tag{4.24}$$

Ces limiteurs corrigent plus ou moins intensément la diffusion numérique générée par le schéma upwind du 1er ordre. On verra dans la partie 4.4.1., quelques tests numériques sur ces limiteurs.

Préservation de la positivité

Le raisonnement étant identique, on se place dans le cas où le coefficient d'advection est positif, *i.e.* $V^n_{i,j,k\pm1/2} \geq 0$. On pose $\nu^n_{i,j,k\pm1/2} = V^n_{i,j,k\pm1/2}\frac{\Delta t}{\Delta z}$. D'après l'expression (4.20), l'équation (4.19) peut s'écrire sous la forme suivante :

$$u^{n+1}_{i,j,k} = u^n_{i,j,k}\left(1 + \nu^n_{i,j,k-\frac{1}{2}}\psi(\theta^n_{i,j,k-\frac{1}{2}}) - \nu^n_{i,j,k+\frac{1}{2}}\left(1 + \frac{\psi(\theta^n_{i,j,k+\frac{1}{2}})}{\theta^n_{i,j,k+\frac{1}{2}}}\right)\right) +$$
$$u^n_{i,j,k-1}\left(\nu^n_{i,j,k-\frac{1}{2}}\left(1 - \psi(\theta^n_{i,j,k-\frac{1}{2}})\right) + \nu_{i,j,k+\frac{1}{2}}\frac{\psi(\theta^n_{i,j,k+\frac{1}{2}})}{\theta^n_{i,j,k+\frac{1}{2}}}\right)$$

A partir de cette expression et si la CFL est respectée, on remarque que si on a les conditions suivantes :

$$0 \leq \psi(\theta) \leq 1 \quad 0 \leq \tfrac{\psi(\theta)}{\theta} \leq 1 \quad \forall\theta \in \mathbb{R}, \tag{4.25}$$

alors la positivité est conservée, condition énoncée dans [53, 66].
Remarque : La méthode numérique avec la prise en compte du limiteur de flux est TVD (Total Variation Diminishing). Elle préserve donc la monotonie, *i.e.* $u^n_{i,j,k} \geq u^n_{i,j,k+1} \Rightarrow u^{n+1}_{i,j,k} \geq u^{n+1}_{i,j,k+1}$, pour tout k.

4.3.3 Discrétisation de la diffusion

Plusieurs schémas numériques sont possibles pour discrétiser l'équation de diffusion de l'étape 2 de l'algorithme 1. Nous allons voir une méthode explicite puis deux méthodes semi-implicites appelées schéma de Crank-Nicholson et la méthode TR-BDFγ.

Schéma explicite

L'opérateur de diffusion $\mathcal{D}(u)$ peut se discrétiser de manière explicite :

$$\begin{aligned}\mathcal{D}(u) = \nabla.(D\nabla u) \approx & \frac{D^n_{i+\frac{1}{2},j,k}(u^n_{i+1,j,k} - u^n_{i,j,k}) - D^n_{i-\frac{1}{2},j,k}(u^n_{i,j,k} - u^n_{i-1,j,k})}{\Delta x^2} + \\ & \frac{D^n_{i,j+\frac{1}{2},k}(u^n_{i,j+1,k} - u^n_{i,j,k}) - D^n_{i,j-\frac{1}{2},k}(u^n_{i,j,k} - u^n_{i,j-1,k})}{\Delta y^2} + \\ & \frac{D^n_{i,j,k+\frac{1}{2}}(u^n_{i,j,k+1} - u^n_{i,j,k}) - D^n_{i,j,k-\frac{1}{2}}(u^n_{i,j,k} - u^n_{i,j,k-1})}{\Delta z^2}\end{aligned} \tag{4.26}$$

où les termes de diffusion aux interfaces $D^n_{i\pm\frac{1}{2},j,k}$, $D^n_{i,j\pm\frac{1}{2},k}$ et $D^n_{i,j,k\pm\frac{1}{2}}$ sont calculés à l'aide des moyennes harmoniques, respectivement données par les formules suivantes :

$$D^n_{i\pm\frac{1}{2},j,k} = \frac{2D^n_{i,j,k}D^n_{i\pm1,j,k}}{D^n_{i,j,k} + D^n_{i\pm1,j,k}}$$

$$D^n_{i,j\pm\frac{1}{2},k} = \frac{2D^n_{i,j,k}D^n_{i,j\pm1,k}}{D^n_{i,j,k} + D^n_{i,j\pm1,k}}$$

$$D^n_{i,j,k\pm\frac{1}{2}} = \frac{2D^n_{i,j,k}D^n_{i,j,k\pm1}}{D^n_{i,j,k} + D^n_{i,j,k\pm1}}$$

On peut donc calculer la solution de l'équation de diffusion (4.2) à l'instant $n+1$:

$$u^{n+1}_{\mathcal{D}} = u^n_{\mathcal{D}} + \Delta t\mathcal{D}(u^n_{\mathcal{D}}) \tag{4.27}$$

où $u^n_{\mathcal{D}} = u^{n+1}_{\mathcal{A}}$ en considérant le splitting d'opérateur.

Afin d'obtenir les conditions de stabilité de ce schéma, on utilise l'analyse de stabilité au sens de Von Neumann consistant à développer la solution numérique en ondes élémentaires encore appelées modes de Fourier. On se place dans le cas 1D avec un coefficient de diffusion constant. On définit les vecteurs de la base de Fourier :

$$w^p = (\exp(ipx_j/L))_{j=0..N} \quad \text{pour} \quad p \in \mathbb{Z}$$

où L est la longueur maximale du domaine suivant x. La solution numérique u s'écrit dans la base w^n, avec $\hat{u}$ la transformée de Fourier de u :

$$u = \sum_{p=0}^{N} \hat{u}_p w^p$$

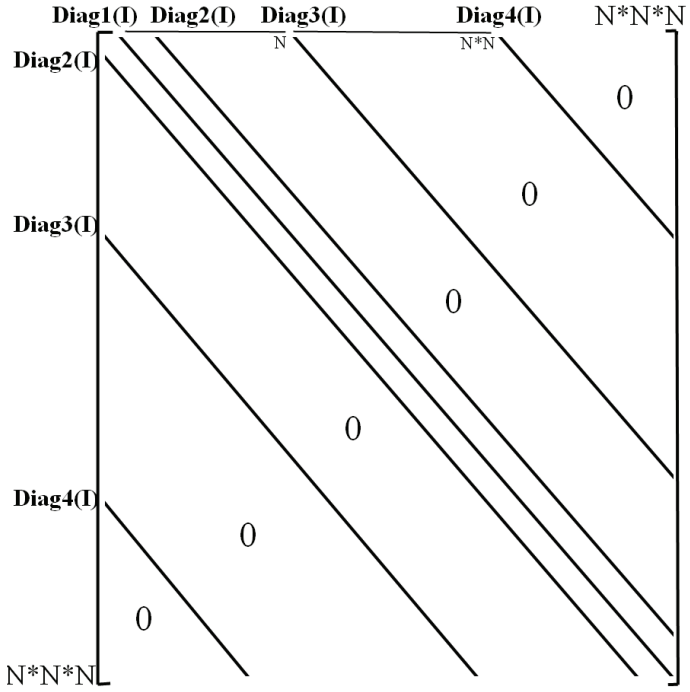


FIGURE 4.6 – Forme de la matrice de diffusion D^n

Si l'on remplace l'expression précédente de u dans l'expression (4.27) en 1D avec un coefficient constant, le schéma de différence finie devient en Fourier, en posant $\alpha = D\frac{\Delta t}{\Delta x^2}$ et $h = \Delta x$:

$$\hat{u}^{n+1}\exp(ipx_i) = \hat{u}^n\exp(ipx_i)[1 + \alpha(\exp(-iph) - 2 + \exp(iph))]$$

ceci peut s'écrire sous la forme :

$$\hat{U}^{n+1} = A_p\hat{U}^n$$

avec $A_p = 1 - 2\alpha(1 - \cos(ph)) = 1 - 4C\sin^2(ph/2)$ appelé le facteur d'amplification de l'onde élémentaire de fréquence $f_p = p/L$. Pour assurer la stabilité, on doit avoir $|A_p| < 1$, *i.e.* $\alpha < \frac{1}{2}$ d'où la condition de stabilité suivante :

$$\frac{D\Delta t}{\Delta x^2} < \frac{1}{2}$$

Si cette dernière n'est pas respectée, on observe des instabilités numériques. Ce schéma est donc très instable et trop contraint par rapport aux valeurs des paramètres de diffusion et des pas de discrétisation. On va s'intéresser à des schémas plus stables numériquement.

Schéma de Crank-Nicholson

Le schéma de Crank Nicholson correspond à un θ-schéma pour $\theta = 1/2$ (cf annexe), *i.e.* l'équation (4.2) se ramène donc dans ce cas là, à l'équation matricielle suivante, à

l'instant n :

$$u_{\mathcal{D}}^{n+1} = u_{\mathcal{D}}^{n} + \frac{\Delta t}{2}(D^n u_{\mathcal{D}}^{n+1} + D^n u_{\mathcal{D}}^{n})$$

où D^n est la matrice symétrique de diffusion associée à l'instant n, dont la forme est présentée figure 4.6. Les différents termes de la matrice D^n sont formulés dans l'algorithme de remplissage de cette matrice, à l'étape n, donné par l'algorithme 3 qui suit. Si la matrice $(I - \Delta t D^n)$ est inversible (I est la matrice identité), ce système se ramène au système matriciel suivant :

$$u_{\mathcal{D}}^{n+1} = (I - \frac{\Delta t}{2}D^n)^{-1}(I + \frac{\Delta t}{2}D^n)u_{\mathcal{D}}^{n} \tag{4.28}$$

avec $u_{\mathcal{D}}^{n} = u_{\mathcal{A}}^{n+1}$ en considérant le splitting d'opérateurs.
Avec les notations de l'analyse au sens Von Neumann définies précédemment, on peut montrer avec un raisonnement identique, que le facteur d'amplification vaut dans ce cas :

$$A_p = \frac{1 - 2\alpha \sin^2(ph/2)}{1 + 2\alpha \sin^2(ph/2)}$$

La condition $|A_p| < 1$ est donc toujours respectée, c'est pourquoi on parle de schéma inconditionnellement stable (en norme quadratique), quelque soit les pas d'espace et de temps. On peut montrer que ce schéma est A-stable. En effet, avec les notations de l'annexe sur les θ-schémas, pour $\lambda \in]-\infty, 0]$, $|G(\lambda\Delta t)| = |(1+\lambda\Delta t/2)/(1-\lambda\Delta t/2)| \leq 1$. On gagne donc en stabilité par rapport au schéma explicite. Cependant des oscillations numériques peuvent intervenir. Pour éviter cela, il faut choisir un pas de temps Δt et un pas d'espace Δx tel que $\Delta t < \Delta x^2/2$. Pour des pas de temps larges ou pour une résolution spatiale fine, on préfèrera une autre méthode afin d'éviter les oscillations. Si les pas de temps et d'espace sont "imposés" pour des raisons pratiques et de prédiction et que cette condition n'est pas respectée, on peut choisir la méthode TR-BDFγ.

Algorithme 3 : calcul des termes de la matrice de diffusion D^n

%%%% Remplissage des termes dépendant de Δx^2 %%%%
for $(i = 1..N-1)$
  for $(j = 1..N)$
    for $(k = 1..N)$
      $I = (k-1)N^2 + (j-1)N + i$
      $Diag1(I) = Diag1(I) - \frac{D^n_{i+1/2,j,k} + D^n_{i-1/2,j,k}}{\Delta x^2}$
      $Diag2(I) = \frac{D_{i+1/2,j,k}}{\Delta x^2}$
    end
  end
end
%%%% Remplissage des termes dépendant de Δy^2 %%%%
for $(i = 1..N)$
  for $(j = 1..N-1)$
    for $(k = 1..N)$
      $I = (k-1)N^2 + (j-1)N + i$
      $Diag1(I) = Diag1(I) - \frac{D^n_{i,j+1/2,k} + D^n_{i,j-1/2,k}}{\Delta y^2}$
      $Diag3(I) = \frac{D_{i,j+1/2,k}}{\Delta y^2}$
    end
  end
end
%%%% Remplissage des termes dépendant de Δz^2 %%%%
for $(i = 1..N)$
  for $(j = 1..N)$
    for $(k = 1..N-1)$
      $I = (k-1)N^2 + (j-1)N + i$
      $Diag1(I) = Diag1(I) - \frac{D^n_{i,j,k+1/2} + D^n_{i,j,k-1/2}}{\Delta z^2}$
      $Diag4(I) = \frac{D_{i,j,k+1/2}}{\Delta z^2}$
    end
  end
end
%%%% Remplissage des bords %%%%
$i = N$
for $(j = 1..N)$
  for $(k = 1..N)$
    $I = (k-1)N^2 + (j-1)N + i$
    $Diag1(I) = Diag1(I) - \frac{2D^n_{i,j,k} + D^n_{i-1/2,j,k}}{\Delta x^2}$
  end
end
$j = N$
for $(i = 1..N)$
  for $(k = 1..N)$
    $I = (k-1)N^2 + (j-1)N + i$
    $Diag1(I) = Diag1(I) - \frac{2D^n_{i,j,k} + D^n_{i,j-1/2,k}}{\Delta y^2}$
  end
end
$k = N$
for $(i = 1..N)$
  for $(j = 1..N)$
    $I = (k-1)N^2 + (j-1)N + i$
    $Diag1(I) = Diag1(I) - \frac{2D^n_{i,j,k} + D^n_{i,j,k-1/2}}{\Delta z^2}$
  end
end

La Méthode TR-BDFγ

La Méthode TR-BDFγ est une méthode du second ordre décomposée en deux équations discrètes dont la première correspond à la règle trapézoïdale et la seconde à l'approximation implicite BDFγ [31] :

$$\text{TR} : \quad u_{\mathcal{D}}^{n+\gamma} = u_{\mathcal{D}}^{n} + \tfrac{\gamma\Delta t}{2}(D^n u_{\mathcal{D}}^{n} + D^n u_{\mathcal{D}}^{n+\gamma}) \tag{4.29}$$

$$\text{BDF}\gamma : \quad A u_{\mathcal{D}}^{n+1} - B u_{\mathcal{D}}^{n+\gamma} + C u_{\mathcal{D}}^{n} = (1-\gamma)\Delta t D^n u_{\mathcal{D}}^{n+1} \tag{4.30}$$

où $A = 2-\gamma$, $B = 1/\gamma$, $C = (1-\gamma)^2/\gamma$, la matrice D^n est représentée figure 4.6 et $u_{\mathcal{D}}^{n} = u_{\mathcal{A}}^{n+1}$ en considérant le splitting.
La fonction d'amplification ou encore de stabilité a été calculée et vaut pour un paramètre γ quelconque :

$$G_\gamma(z) = \frac{2\gamma - 4 - (2 - 2\gamma + \gamma^2)z}{\gamma(\gamma-1)z^2 + (2-\gamma^2)z + 2\gamma - 4}$$

Pour $z \leq 0$, $|G_\gamma(z)| \leq 1$ [31], prouvant ainsi la A-stabilité du schéma. De plus on voit aisément que $G(\infty) = 0$, ce qui montre que le schéma TR-BDF est L-stable. Le choix standard le plus connu est $\gamma = 1/2$. Cependant, il a été prouvé qu'en terme de stabilité et de rapidité numérique, qu'il valait mieux choisir $\gamma = 2 - \sqrt{2}$, valeur appelée "magic choice" [31]. Avec ce choix, la région de stabilité est la plus grande. Contrairement au choix standard, le "magic choice" permet d'effectuer une inversion matricielle en moins. En effet avec $\gamma = 2 - \sqrt{2}$, les deux étapes combinées (4.29) et (4.30) donne :

$$u_{\mathcal{D}}^{n+1} = \frac{1}{2} M^{-1}\left(\frac{1}{\sqrt{2}-1} M^{-1}\Big(I + (1 - \frac{\sqrt{2}}{2})\Delta t D^n\Big) - (\sqrt{2}-1)I\right) u_{\mathcal{D}}^{n} \tag{4.31}$$

où $M = I + (1 - \frac{\sqrt{2}}{2})\Delta t D^n$. Choix permet d'inverser une seule fois la matrice M^{-1} car elle se retrouve deux fois dans l'expression.
Ce schéma est donc très intéressant en terme de stabilité et permet d'éviter les oscillations générées par le schéma de Crank Nicholson. De plus les valeurs que peuvent prendre les coefficients de diffusion ne sont pas contraints par les différents paramètres du modèle, ce qui peut être extrêmement utile pour la calibration du modèle sur des données biologiques. Cependant, l'inconvénient de cette méthode est qu'elle augmente le temps de calcul pour des domaines de très grande dimension car il faut calculer plusieurs fois la matrice D^n et faire plusieurs inversions matricielles. Il existe toutefois des astuces numériques afin de réduire ce temps de calcul, notamment en utilisant une factorisation de Cholesky, permettant d'utiliser la symétrie de la matrice pour les inversions.

4.3.4 Discrétisation de la réaction

En ce qui concerne la discrétisation de l'équation de réaction définie à l'étape 3 de l'algorithme 1, on va utiliser un schéma exact, schéma numérique non standard. Le splitting d'opérateur permet en effet de calculer de manière triviale la solution exacte de l'équation de réaction, afin d'obtenir un schéma exact pour cet opérateur, dont la stabilité est indépendante du pas de temps et d'espace. En considérant l'équation de réaction

définie à l'étape 3 de l'algorithme 1, avec un opérateur de réaction dont l'expression est définie par la formule (4.14), la solution exacte a pour expression :

$$u(t) = u_0 \exp\Big((\beta - \mu)t\Big) \tag{4.32}$$

A partir de cette expression on déduit le schéma exact de l'opérateur de réaction. En posant $u(t) = u_{\mathcal{R}}^{n+1}$ et $u_0 = u_{\mathcal{D}}^{n+1}$, le schéma exact a pour expression :

$$\frac{u_{\mathcal{R}}^{n+1} - u_{\mathcal{R}}^{n}}{\phi(\Delta t)} = (\beta - \mu) u_{\mathcal{R}}^{n}$$

où $\phi(\Delta t) = \frac{\exp((\beta-\mu)\Delta t)-1}{\beta-\mu}$. Ce schéma n'est pas contraint par des conditions de stabilité et est donc indépendant du pas de temps. Si on choisit d'utiliser la fonction de réaction (4.7), on trouve, de la même manière, le schéma exact associé à sa solution définie par la fonction (4.8).

4.4 Simulations conceptuelles

Dans ce paragraphe, nous allons effectuer des simulations numériques des schémas définis précédemment. On va effectuer des tests numériques de l'advection et de la diffusion. Ensuite des stratégies de croissance racinaire seront simulées de manière conceptuelle, afin de montrer quels sont les opérateurs "dominants" pour les décrire.

4.4.1 Tests numériques 1D

On va effectuer brièvement des tests numériques sur les schémas d'advection et de diffusion, et comparer un schéma d'advection-diffusion non "splitté" avec la méthode de splitting.

Advection

On va tester ici les limiteurs de flux du schéma d'advection définis dans le paragraphe 4.3.1. Les valeurs utilisées dans les simulations des schémas d'advection sont :

$$\Delta t = 5, \quad \Delta z = 5, \quad v_z = 0.5$$

Si l'on simule une fonction initiale carrée, on voit que le schéma sans limiteur propage une diffusion numérique de plus en plus importante au cours de la simulation (figure 4.7). Ceci souligne le caractère indispensable de la prise en compte d'un limiteur de flux pour un schéma upwind à l'ordre 1. Le schéma avec les différents limiteurs de flux de la figure 4.8 reproduit bien la dynamique de la solution exacte. Si maintenant on s'intéresse à une fonction initiale plus lisse, le schéma sans limiteur est toujours aussi diffusif (figure 4.9), et avec la prise en compte des limiteurs (figure 4.10), seul le limiteur minmod permet de limiter la diffusion numérique du schéma. En effet, les trois autres limiteurs corrigent excessivement cette diffusion, générant des valeurs négatives en amont et en aval du profil de la fonction. Ces valeurs négatives s'amplifient au cours de la

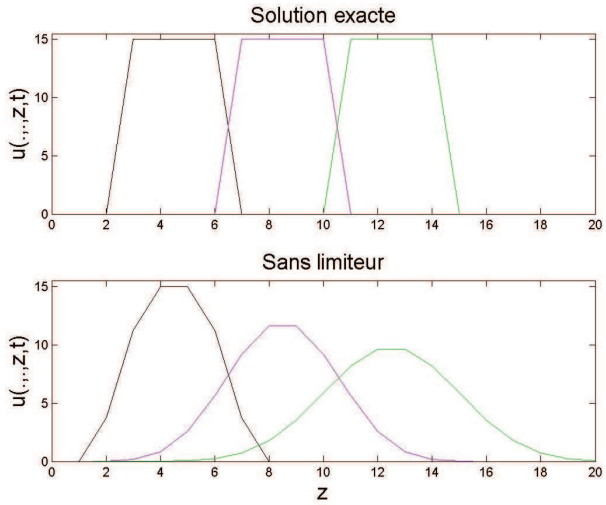


FIGURE 4.7 – Simulation de l'advection suivant l'axe z d'une fonction initiale carrée. Comparaison entre la solution exacte et le schéma numérique sans limiteurs de flux à différents instants.

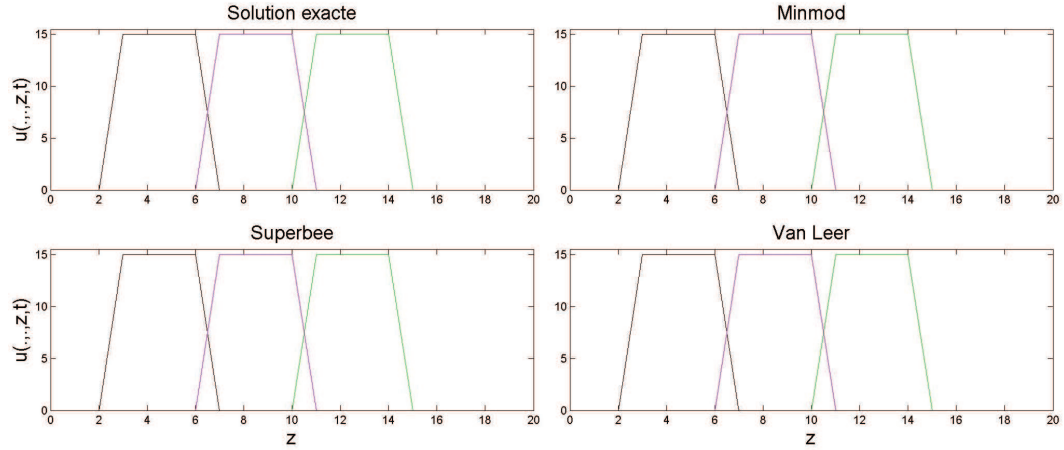


FIGURE 4.8 – Simulation de l'advection suivant l'axe z d'une fonction initiale carrée. Comparaison entre la solution exacte et le schéma numérique avec différents limiteurs de flux à différents instants.

simulation, rendant l'approximation de plus en plus mauvaise. Cependant les profils sont mieux approximés avec la prise en compte de ces limiteurs si on diminue le pas de temps ($\Delta t < 0.1$). Vu que le modèle doit être utilisable pour les biologistes avec la possibilité d'imposer des contraintes de pas de temps et d'espace, il est nécessaire de choisir un limiteur de flux qui marche pour des pas de temps relativement grands, de l'ordre de la semaine (Δt prenant des valeurs de 5 à 7 jours). D'après l'article [98], le choix du limiteur Superbee est un bon compromis entre la préservation de la forme des fonctions et le temps de calcul numérique. Cependant le limiteur Superbee peut être modifié afin

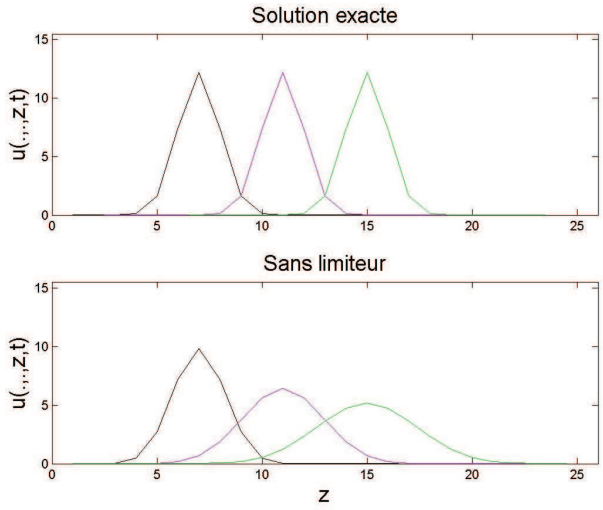


FIGURE 4.9 – Simulation de l'advection suivant l'axe z d'une fonction initiale lisse. Comparaison entre la solution exacte et le schéma numérique sans limiteurs de flux à différents instants.

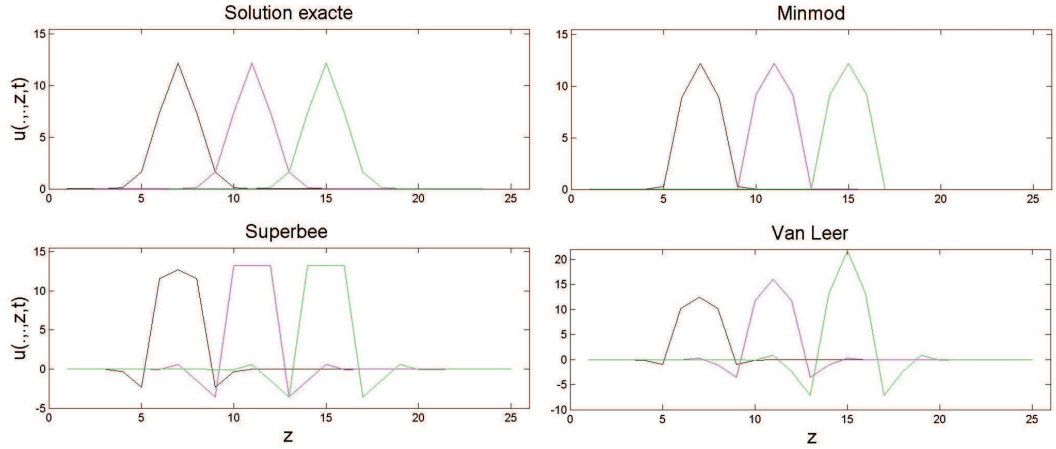


FIGURE 4.10 – Simulation de l'advection suivant l'axe z d'une fonction initiale lisse. Comparaison entre la solution exacte et le schéma numérique avec différents limiteurs de flux à différents instants.

d'éviter les valeurs négatives observées sur la figure 4.10. On peut utiliser le limiteur Superbee modifié défini dans le paragraphe 4.3.1, afin d'avoir une bonne approximation de fonctions relativement lisses, comme l'indique la figure 4.11. Les limiteurs minmod et superbee modifié donnent des approximations à peu près similaires. Cependant, vu que le limiteur minmod semble toutefois corriger un peu trop le flux numérique en amont et en aval du profil lisse (figure 4.10) et vu que le temps de calcul est plus élevé dans le cas du minmod, on va choisir dans les simulations qui suivent le superbee modifié.

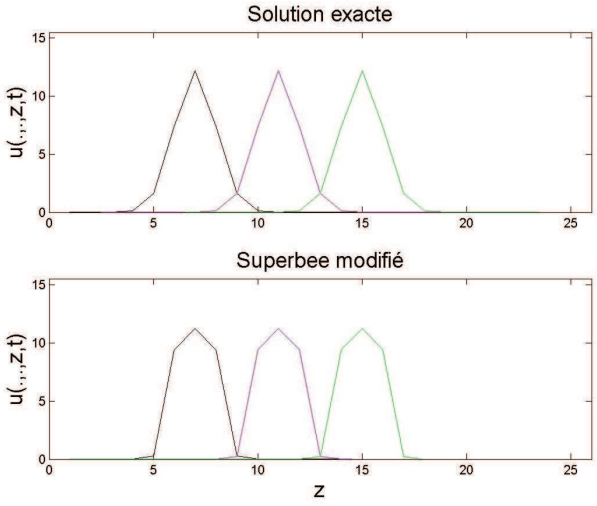


FIGURE 4.11 – Simulation de l'advection suivant l'axe z d'une fonction initiale lisse. Comparaison entre la solution exacte et le schéma numérique avec le limiteur de flux Superbee modifié à différents instants.

Diffusion

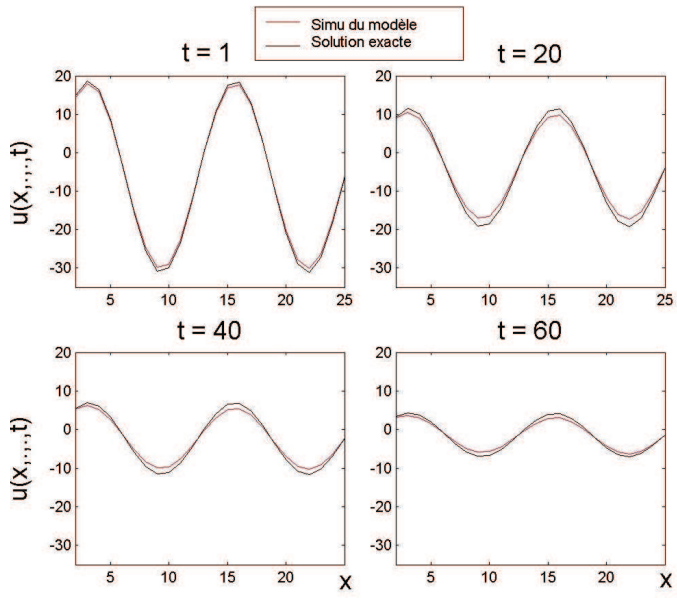


FIGURE 4.12 – Simulation de la diffusion suivant l'axe x d'une fonction initiale sinusoïdale. Comparaison entre la solution exacte et le schéma numérique TR-BDF à différentes itérations.

En ce qui concerne la diffusion, les résultats entre le schéma Crank-Nicholson et la méthode TR-BDFγ sont similaires si la condition $D\Delta t/\Delta x^2 < 1/2$ est respectée. Afin

de ne pas être contraint par cette condition, on va directement s'intéresser au schéma TR-BDFγ avec le "magic choice" (cf partie 4.3.2.). La figure 4.12 montre un exemple d'une fonction sinus diffusée au cours du temps par un coefficient $D_x = 0.5$. La solution exacte est simulée à l'aide de la formule (4.5). On voit bien que la fonction sinusoïdale se diffuse le long de l'axe x. Le schéma numérique reproduit de manière précise cette dynamique au cours du temps.

Advection-Diffusion

On peut comparer les schémas d'advection et de diffusion dans la méthode de splitting, à un schéma d'advection-diffusion non "splitté", afin de voir l'effet du splitting entre la diffusion et l'advection. Le terme de réaction est nul dans ce paragraphe. Le schéma

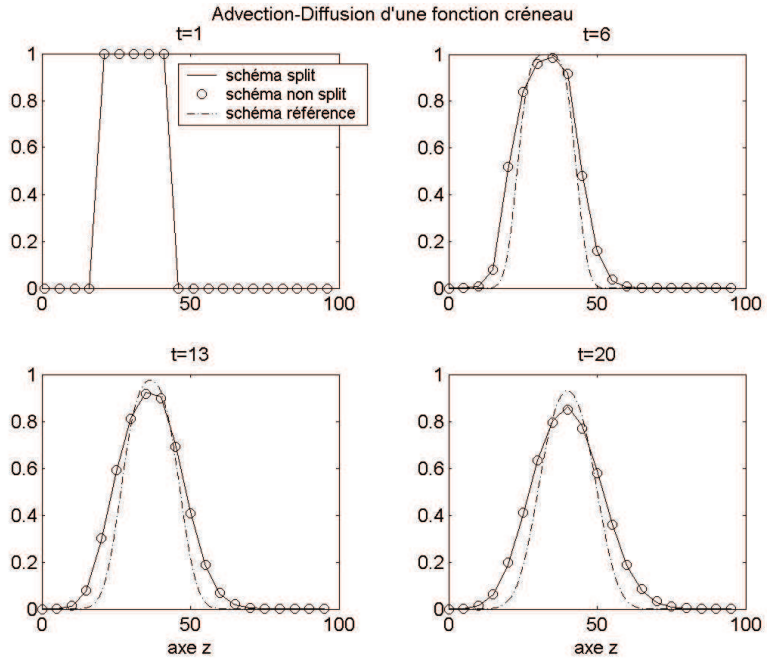


FIGURE 4.13 – Différents profils en fonction de la profondeur z à 4 instants de la simulation. La courbe en pointillés correspond au schéma de référence ($\Delta t = 0.01$ et $\Delta z = 0.05$), celle en trait plein au schéma avec splitting et les cercles au schéma non splitté, ces deux derniers étant simulés pour $\Delta t = 1$ et $\Delta z = 5$.

sans splitting est un schéma TRBDFγ décrit dans l'annexe B, avec une approximation décentrée pour le terme d'advection. On va comparer ce schéma, en 1D, aux schémas d'advection sans limiteur de flux et de diffusion dans la méthode de splitting. Afin d'y parvenir, on utilise une solution numérique de référence. Cette solution numérique de référence est obtenue pour la méthode de splitting avec des pas de temps et d'espace relativement petits. En effet, plus le pas de temps diminue, plus l'erreur de splitting est faible (voir équations (4.15) et (4.16)). De plus, des pas de temps et d'espace relativement faibles, rendent la solution numérique proche de la solution continue. On va

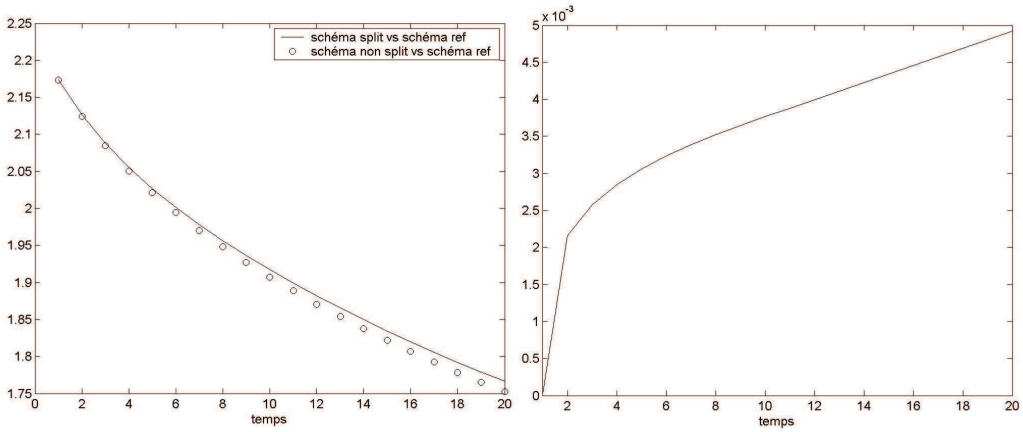


FIGURE 4.14 – A gauche : norme L2 entre le schéma de référence et le schéma de splitting avec un pas de temps grand (trait plein), et norme L2 entre le scéma de référence et le schéma sans splitting. A droite : norme L2 entre le schéma de splitting de référence et le schéma sans splitting de référence ($\Delta t = 0.01$ et $\Delta z = 0.05$).

donc choisir un schéma de référence en prenant en compte le splitting d'opérateur avec $\Delta t = 0.01$ et $\Delta z = 0.05$. Pour une fonction créneau initiale, on obtient les profils au cours du temps présentés figure 4.13. L'erreur entre le schéma de référence et les deux autres diminuent légèrement au cours du temps (figure 4.14 gauche). De plus, on peut constater une faible différence entre les schémas avec et sans splitting pour $\Delta t = 1$ et $\Delta z = 5$ (figure 4.13), mais aussi pour $\Delta t = 0.01$ et $\Delta z = 0.05$ (figure 4.14 droite). Ceci caractérise le fait que séparer ou non l'advection et la diffusion entraîne une erreur de splitting, certes augmentant au cours du temps, mais qui est relativement faible. Ces tests montrent aussi que prendre un pas de temps cent fois plus élevé, n'a pas une influence significative sur l'approximation du schéma.

4.4.2 Différents types de systèmes racinaires

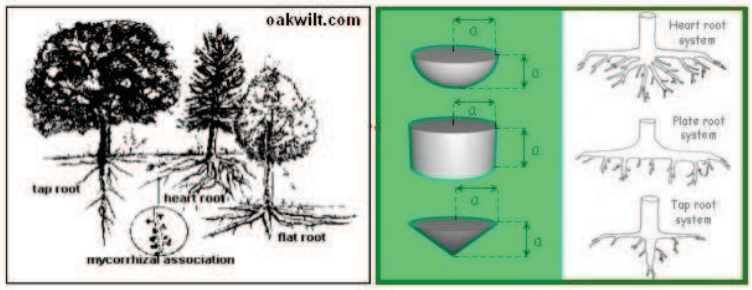


FIGURE 4.15 – Trois types de systèmes racinaires d'arbres forestiers (figure de droite provenant de l'article [59])

Il existe plusieurs types de systèmes racinaires dépendant de leur ontogénèse. La structure de ces systèmes peut être modifiée en fonction des conditions locales du sol. Dans ce paragraphe, l'idée est d'identifier les opérateurs nécessaires au développement de systèmes divers illustrés figure 4.15 et par les figures du paragraphe 1.2.3., comme les systèmes à croissance uniquement en surface, à croissance isotrope et les systèmes pivotants. Ceci montre la généricité d'un tel modèle continu suivant les opérateurs que l'on favorise pour la simulation. Dans les simulations qui suivent, nous avons volontairement omis les unités des paramètres car ces simulations sont conceptuelles et sont valables pour différentes échelles spatiales et temporelles. De plus, à l'instant initial, on a choisi une fonction à support compact de forme cubique dont les valeurs sont égales à $1/4$ dans chacune des quatre mailles de la couche superficielle, *i.e.* en $(m_x, m_y, 1)$, $(m_x+1, m_y, 1)$, $(m_x, m_y+1, 1)$, $(m_x+1, m_y+1, 1)$, où m_x et m_y correspondent respectivement au milieu des côtés des longueurs L_x et L_y, longueurs du domaine en x et en y. Cette condition permet de définir, à l'instant initial, une zone dont la probabilité de trouver le premier apex racinaire émis est d'une chance sur quatre. Ceci permet de générer une fonction à support compact en entrée. Cette fonction se déforme et se développe en système symétrique au cours du temps, si les paramètres du modèle sont spatialement répartis de manière homogène.

Systèmes en surface

Plusieurs plantes et arbres forestiers ont un fort développement racinaire en surface. Deux exemples sont présentés dans le chapitre 1, figure 1.2. L'opérateur de diffusion permet de simuler cet effet de croissance en surface dans notre modèle. L'idée est d'imposer une diffusion horizontale plus forte que la diffusion verticale. La prise en compte de l'advection verticale n'est pas nécessaire dans ce cas. L'opérateur de réaction est considéré afin de produire, proportionnellement au nombre d'apex présents localement, des ramifications racinaires à chaque instant. On peut par exemple considérer le jeu de paramètre suivant :

$$\begin{aligned} D_x = D_y = 0.75, \quad D_z = 0.15, \\ v_z = 0, \\ \beta(t) - \mu(t) = 0.1 \end{aligned} \tag{4.33}$$

Des exemples de simulation du modèle illustrés sur les figures 4.16 et 4.17, sont obtenus avec la prise en compte des valeurs des paramètres définis précédemment en (4.33). Ce choix de paramètres permet de simuler l'effet d'une croissance en surface plus forte que celle en profondeur et peut correspondre au schéma conceptuel décrit figure 4.4B, avec en plus, la prise en compte de l'opérateur de réaction. On a choisi dans ces exemples, une réaction constante au cours du temps où la création d'apex est toujours supérieure à la mortalité. L'échelle spatiale et temporelle sont à définir, suivant si l'on désire simuler un système racinaire d'arbres ou de plantes, et suivant la fréquence à laquelle on veut l'observer.

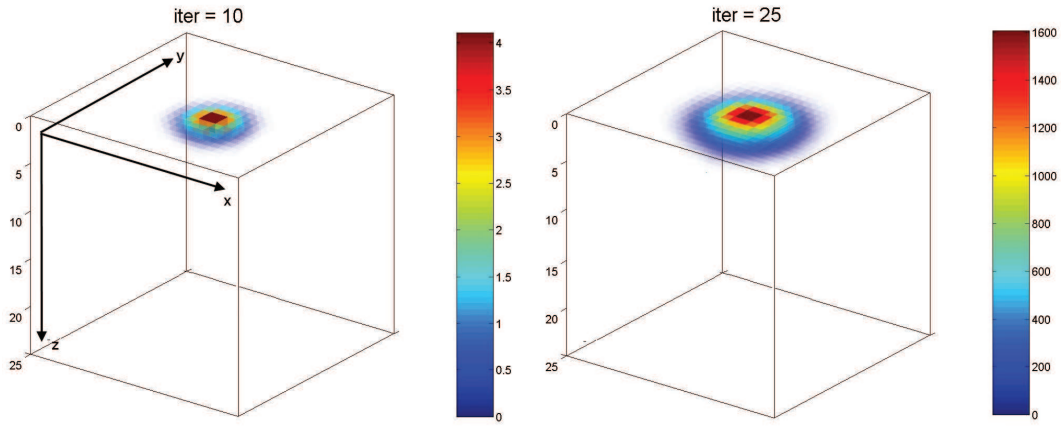


FIGURE 4.16 – Visualisation 3D du nombre d'apex par unité de volume avec les valeurs de paramètres définis en (4.33), à deux itérations différentes.

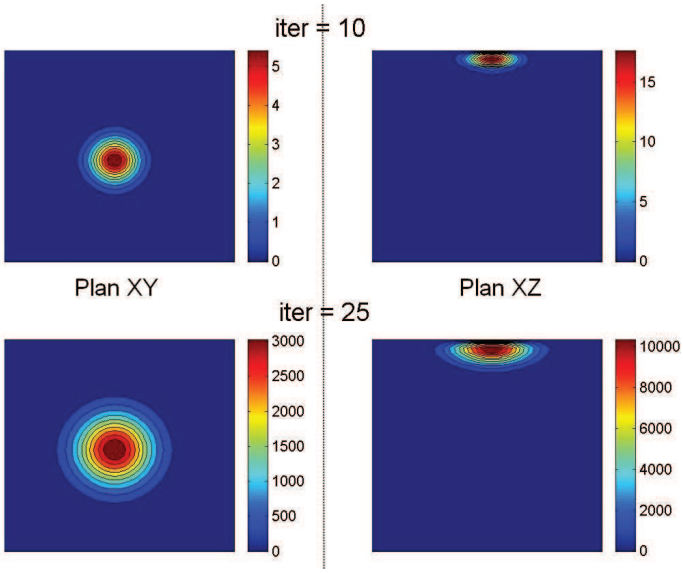


FIGURE 4.17 – Visualisation à deux itérations différentes, des densités d'apex projetées en 2D dans le plan XY (gauche) et dans le plan XZ (droite), des résultats du modèle avec les paramètres (4.33).

Systèmes à croissance isotrope

Contrairement aux systèmes pivotants, il n'existe généralement pas, dans les systèmes à croissance isotrope, de dominance apicale forte (figure 1.3). Cet effet de croissance peut être caractérisé par les opérateurs de diffusion. Le rapport entre les valeurs des coefficients de diffusion horizontaux (D_x et D_y considérés identiques) et la valeur du coefficient de diffusion vertical, détermine si le système se propage plus vite dans une direction privilégiée. En effet, dans l'article [52], les auteurs ont étudié ce rapport pour

différentes plantes données, à l'aide d'une équation de diffusion-réaction (leur modèle est expliqué dans le paragraphe 2.2.2.). On peut simuler un système dont les coefficients de diffusion sont identiques afin de reproduire un système se développant de manière homogène dans le sol. On choisit le jeu de paramètres suivant :

$$\begin{aligned} D_x = D_y = D_z &= 0.75, \\ v_z &= 0, \\ \beta(t) - \mu(t) &= 0.1 \end{aligned} \tag{4.34}$$

Les figures 4.18 et 4.19 sont issues des simulations du modèle avec les valeurs des

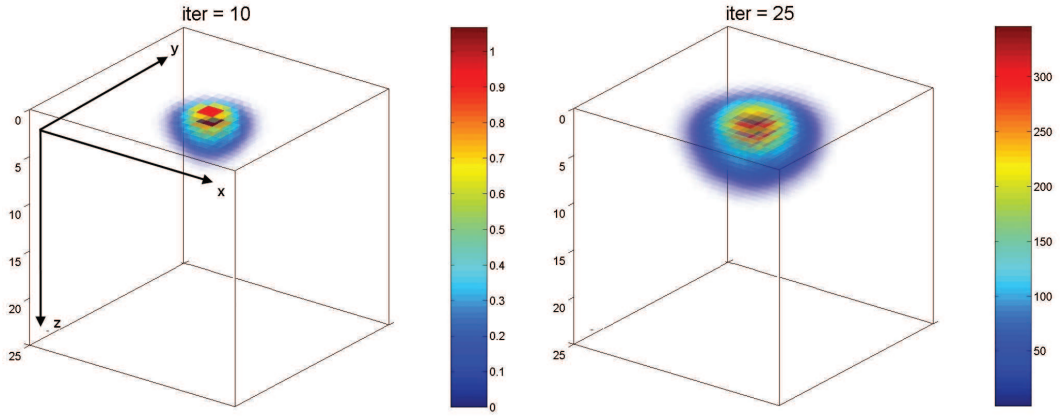


FIGURE 4.18 – Visualisation 3D du nombre d'apex par unité de volume avec les valeurs de paramètres définis en (4.34), à deux itérations différentes.

paramètres définis précédemment en (4.34). On voit bien qu'au cours du temps, la croissance du profil de densité du nombre d'apex se développe de manière isotrope au cours du temps, illustrant par exemple la croissance de plusieurs monocotylédones dans des sols dont la richesse nutritive est suffisante dans toutes les directions.

Systèmes pivotants

La figure 1.4 présente des exemples de systèmes pivotants. Ces systèmes peuvent aussi bien être présents chez des plantes que chez des arbres. Ils sont caractérisés par le développement d'une racine primaire orthotrope appelée pivot. Il existe une forte dominance apicale du pivot. Il développe des racines latérales ayant des croissances primaires variables. La croissance de ce type de systèmes est fortement dépendante de celle du pivot. Cette racine principale a sa propre vitesse de croissance primaire et sa propre direction. Afin de simuler ce type de développement, on va privilégier l'advection dans la direction verticale. En effet, l'advection va permettre de déplacer les apex dans une direction donnée avec une norme donnée liée à la croissance primaire du pivot. On

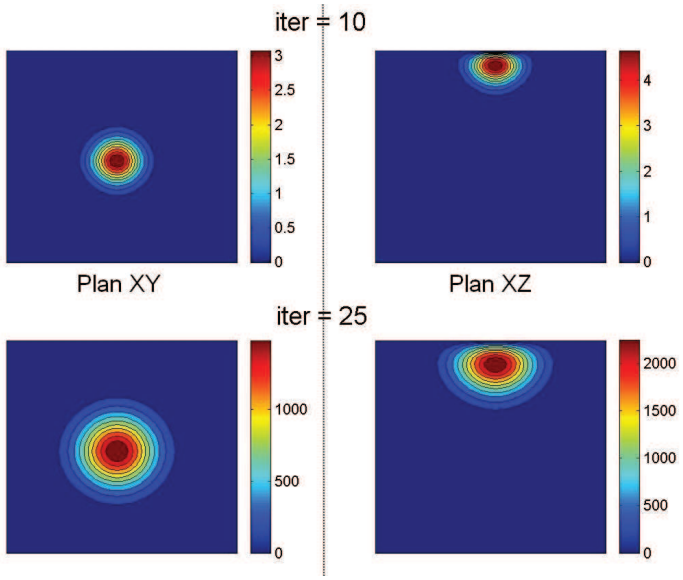


FIGURE 4.19 – Visualisation à deux itérations différentes, des densités d'apex projetées en 2D dans le plan XY (gauche) et dans le plan XZ (droite), des résultats du modèle avec les paramètres (4.34).

peut par exemple choisir le jeu de paramètre suivant :

$$\begin{aligned} D_x = D_y = 0.15, D_z = 0 \\ v_z \text{ est définie figure 4.22} \\ \beta(t) - \mu(t) = 0.075 \end{aligned} \tag{4.35}$$

Les résultats du modèle avec ce jeu de paramètres, présentés figures 4.20 et 4.21,

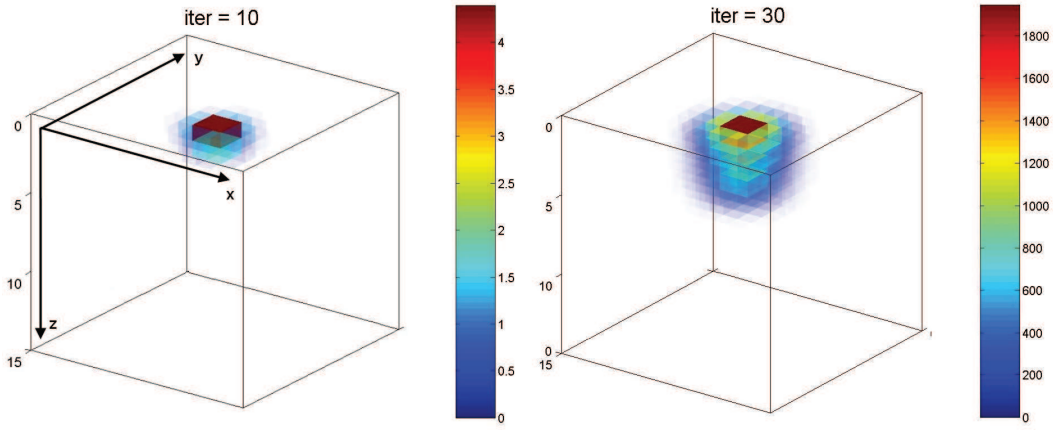


FIGURE 4.20 – Visualisation 3D du nombre d'apex par unité de volume avec les valeurs de paramètres définis en (4.35), à deux itérations différentes.

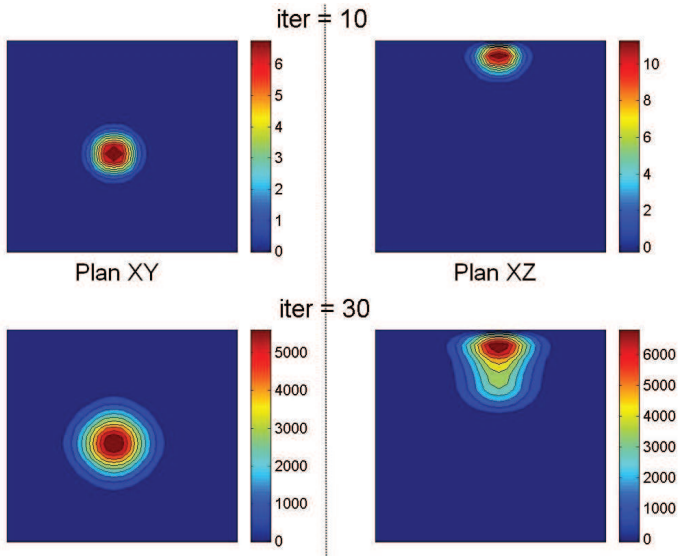


FIGURE 4.21 – Visualisation à deux itérations différentes, des densités d'apex projetées en 2D dans le plan XY (gauche) et dans le plan XZ (droite), des résultats du modèle avec les paramètres (4.34).

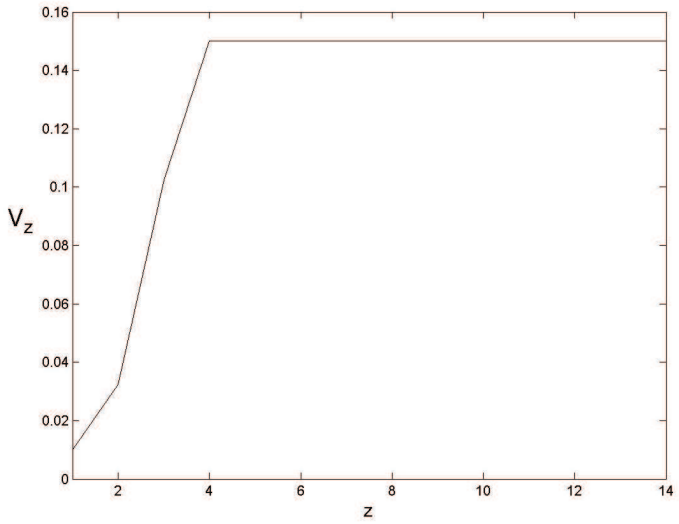


FIGURE 4.22 – Paramètre d'advection V_z (noté $V_{i,j,k+1/2}$ aux interfaces $k + 1/2$ dans le cas discrétisé), suivant l'axe vertical z

montrent un système évoluant principalement dans la direction verticale. Les coefficients de diffusion dans les directions horizontales x et y sont plus ou moins élevés suivant l'intensité de la croissance primaire des racines latérales. On voit dans cet exemple, que la diffusion dans la direction verticale est nulle et peut donc être négligée par rapport à l'advection dans cette même direction. La densification la plus forte du profil est proche de la surface. Ceci est rendu possible par la forme du paramètre d'advection en fonction

de z (figure 4.22). Au niveau de la surface du sol, le paramètre d'advection est faible, ce qui entraîne un faible flux d'apex dans cette zone. Les apex étant plus nombreux au niveau des mailles proches de la surface, ils ramifient plus, le coefficient de ramification étant proportionnel au nombre d'apex dans la formule (4.14). Plus on se situe en profondeur, plus la vitesse de croissance est forte, caractérisant la croissance primaire de l'apex de la racine principale. Un fort flux au niveau de la surface du sol caractériserait un fort déplacement des apex en profondeur, à savoir, correspondrait à l'élagage des apex présents à la surface.

Le modèle continu permet donc de simuler différentes stratégies de croissance. On va donc confronter notre modèle à des données issues de la connaissance de l'architecture racinaire.

Chapitre 5

Résultats numériques

Les résultats numériques présentés dans ce chapitre correspondent à des systèmes racinaires différents en terme d'architecture et de développement. Tout d'abord nous allons décrire la méthode de calibration utilisée pour optimiser les paramètres du modèle. Ensuite nous étudierons le premier cas d'étude qui consiste à reproduire la densité du nombre d'apex des racines horizontales d'Eucalyptus au cours du temps. Le modèle est confronté aux données architecturales issues du logiciel AMAPsim [8]. Ensuite nous étudierons deux cas d'étude concernant deux systèmes racinaires dits système centralisé (type maïs) et système décentralisé (type chiendent). Ces données architecturales proviennent du logiciel RootTyp [87]. Ces trois cas d'étude sont caractéristiques de trois développements architecturaux différents. Il est possible d'extrapoler le fonctionnement de ces systèmes à d'autres systèmes racinaires à développements similaires (système en surface, diffus, pivotant, etc.), mais n'ayant pas la même échelle de développement. Dans tous ces résultats numériques, les conditions aux limites sont celles de Dirichlet homogène, *i.e.* $n = 0$ sur les frontières du domaine, le domaine discrétisé étant suffisamment large et peu d'apex étant présent à la base des systèmes (premières mailles en $k = 1$). De plus, afin de simplifier la calibration, on choisira le même pas de temps et les mêmes pas d'espace que ceux des données architecturales que l'on veut simuler.

5.1 Méthode de calibration

Nous allons présenter dans cette partie, deux possibilités de calibration du modèle. Il est possible d'utiliser d'autres méthodes, voire de les améliorer. Les méthodes présentées sont relativement triviales et donnent des résultats dans des délais de courte durée.

5.1.1 Ordre du splitting pour l'optimisation

Le splitting d'opérateurs devient intéressant pour la méthode de calibration du modèle. En effet, il est ainsi possible d'utiliser des méthodes d'optimisation différentes pour chacun des opérateurs tout en respectant l'ordre du splitting. Etant donné que l'opérateur de réaction commute avec la diffusion et l'advection (cf paragraphe 4.2.2.), on utilise pour la méthode de calibration, l'ordre de splitting énoncé dans l'algorithme for-

mel suivant :

Algorithme 4 : Méthode de splitting après commutation
Pour n = 0 :T
1. On résout $\frac{du_{\mathcal{R}}}{dt} = \mathcal{R}(u_{\mathcal{R}})$, avec la donnée $u_{\mathcal{R}}(t_n) = u^n$ sur $[t_n, t_{n+1}]$;
2. On résout $\frac{du_{\mathcal{A}}}{dt} = \mathcal{A}(u_{\mathcal{A}})$, avec la donnée $u_{\mathcal{A}}(t_n) = u_{\mathcal{R}}(t_{n+1})$ sur $[t_n, t_{n+1}]$;
3. On résout $\frac{du_{\mathcal{D}}}{dt} = \mathcal{D}(u_{\mathcal{D}})$, avec la donnée $u_{\mathcal{D}}(t_n) = u_{\mathcal{A}}(t_{n+1})$ sur $[t_n, t_{n+1}]$;
4. On en déduit $u^{n+1} = u_{\mathcal{D}}(t_{n+1})$.
end

Il est indispensable de calibrer l'opérateur de réaction en premier. En effet les opérateurs d'advection et de diffusion étant conservatifs, il est nécessaire d'avoir le même nombre total d'apex entre le modèle continu et les données architecturales avant la calibration de ces opérateurs. Ceci explique notamment le choix d'une méthode de splitting à l'ordre 1 dans la méthode de calibration. La simplicité de l'expression de l'opérateur de réaction permet d'avoir facilement la solution de l'équation de réaction calculée à l'étape 1 de l'algorithme 4. Les paramètres du schéma exact de la réaction sont donc optimisés de manière directe en résolvant un problème aux moindres carrés à l'aide d'une méthode de simplex [62] (une méthode de descente type gradient fonctionne aussi très bien et donne exactement les mêmes résultats). La méthode de simplex est bien définie pour des fonctions analytiques lisses et des problèmes unimodaux. La question de la calibration des opérateurs conservatifs est un peu plus délicate. On pourrait les optimiser individuellement, mais cela signifierait que l'on connaît l'opérateur dominant par rapport à l'autre. En effet, sans connaissance à priori en terme d'architecture et de développement, on va préférer les optimiser ensemble. L'idée est d'utiliser une méthode heuristique type recuit simulé [15], afin d'optimiser les paramètres de l'advection et de la diffusion de manière simultanée. Dans ce cas la norme L_2 de la différence entre les données architecturales et la densité du modèle est minimisée.

5.1.2 Deux possibilités de calibration

Il est possible de calibrer le modèle sur des intervalles de temps ou à chaque pas de temps. Tout dépend de la connaissance du développement architectural du système racinaire que l'on a, mais aussi de la précision des résultats du modèle que l'on veut.

Calibration par intervalles de temps

Si le biologiste a une notion de phases de développement du système racinaire considéré, on va préférer une calibration par intervalles de temps. Dans ce cas, il faut définir différents intervalles de temps $[n_0^p; n_f^p]$ où $p = 1..N_p$ correspond à la phase p (N_p est le nombre maximal de phases considérées dans le système). On va donc tout d'abord effectuer une étude temporelle où l'on optimise les paramètres de la réaction à chaque itération, car la réaction est indépendante de l'espace. L'idée est donc de minimiser la

différence entre le nombre total d'apex issu des données u^n_{data} et celui du modèle u^n_{num} :

$$\min_{\beta,\mu} \sum_{n=n_0}^{n_f} \left(u^n_{data} - u^n_{num}\right)^2 \tag{5.1}$$

La méthode de simplex nous donne donc les paramètres $\beta(.)$ et $\mu(.)$ pour chaque intervalle $n \in [n^p_0; n^p_f]$. Une fois les paramètres de la réaction obtenus à chaque pas de temps, on optimise les paramètres des opérateurs d'advection et de diffusion en minimisant la norme L_2 de la différence entre la densité d'apex locale issue des données $u^n_{data,i,j,k}$ et celle du modèle $u^n_{num,i,j,k}$ sur chaque intervalle de temps $[n^p_0; n^p_f]$:

$$\sum_{n=n^p_0}^{n^p_f} \sqrt{\sum_{i=1}^{N_i}\sum_{j=1}^{N_j}\sum_{k=1}^{N_k} \left(u^n_{data,i,j,k} - u^n_{num,i,j,k}\right)^2}$$

La méthode de recuit simulé est donc utilisée afin d'obtenir des paramètres d'advection et de diffusion constants sur chaque intervalle de temps $[n^p_0; n^p_f]$, défini auparavant.

Calibration par pas de temps

Quand aucune connaissance biologique n'est disponible sur le système racinaire que l'on veut simuler, on peut effectuer une calibration par pas de temps. En effet à chaque pas de temps, on effectue la calibration par étape de calcul du splitting d'opérateurs définis par l'algorithme 4. On calibre tout d'abord la réaction à chaque itération, en résolvant le problème aux moindres carrés à l'aide d'une méthode de simplex :

$$\min_{\beta,\mu} \left(u^n_{data} - u^n_{num}\right)^2 \tag{5.2}$$

Ensuite, si on n'a aucune connaissance sur l'opérateur conservatif dominant du système que l'on veut simuler, il est préférable de calibrer les opérateurs conservatifs de manière simultanée comme l'illustre l'algorithme formel ci dessous :

Algorithme 5 : Méthode de calibration par pas de temps
Pour $n = 0 : \Delta t : n_f$
1. Méthode de simplex : calibration de $\mathcal{R}(u_{\mathcal{R}})$.
$\Rightarrow \beta^n$ et $\mu^n \Rightarrow u^{n+1}_{\mathcal{R}}$;
2. Méthode de recuit simulé : calibration de $\mathcal{A}(u_{\mathcal{A}})$ et de $\mathcal{D}(u_{\mathcal{D}})$
$\Rightarrow V^n_{i,j,k}$ et $D^n_{i,j,k} \Rightarrow u^{n+1}_{\mathcal{A}}$ et $u^{n+1}_{\mathcal{D}}$.
3. On en déduit $u^{n+1} = u^{n+1}_{\mathcal{D}}$.
end

Une fois les paramètres de la réaction obtenus pour une itération donnée, on optimise les paramètres des opérateurs d'advection et de diffusion en minimisant la norme L_2 de la différence entre la densité d'apex locale issue des données $u^n_{data,i,j,k}$ et celle du modèle $u^n_{num,i,j,k}$ à chaque itération n :

$$\sqrt{\sum_{i=1}^{N_i}\sum_{j=1}^{N_j}\sum_{k=1}^{N_k} \left(u^n_{data,i,j,k} - u^n_{num,i,j,k}\right)^2}$$

On réitère ce processus d'optimisation jusqu'à atteindre l'itération maximale n_f (algorithme 5).

5.2 Logiciels pour l'extraction de données

5.2.1 AMAPsim

Le logiciel AMAPsim implémente un modèle stochastique d'architecture, basé sur la notion d'axe de référence [8]. Ce logiciel permet la simulation de la morphogénèse, afin de

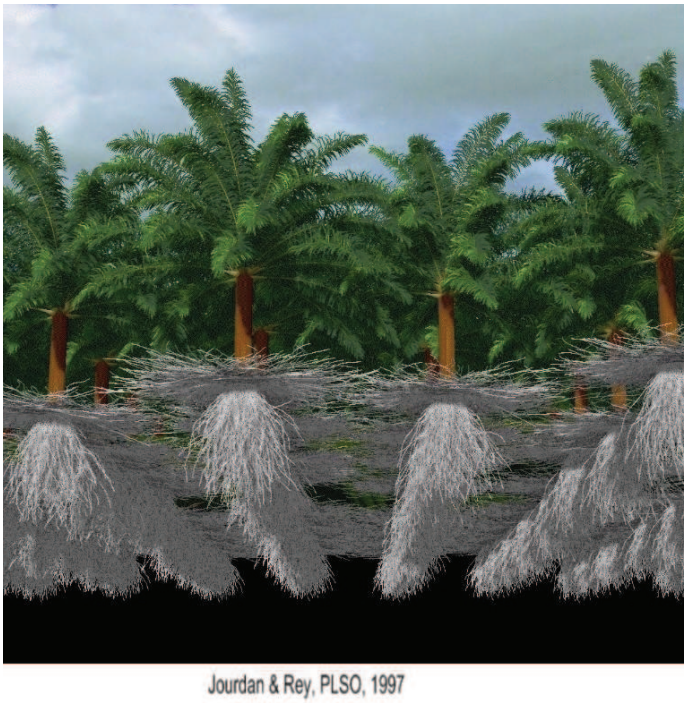


FIGURE 5.1 – Simulation à un instant donné, de l'architecture aérienne et racinaire d'une population de palmier (gauche) et de l'architecture racinaire d'un système pivotant (droite)

produire des architectures complexes et réelles d'arbres et de plantes de manière précise et détaillée dans l'espace. AMAPsim a été adapté pour simuler, en plus de la croissance aérienne, la croissance architecturale des racines du système. La figure 5.1 illustre un exemple d'une simulation de ce logiciel, montrant l'architecture aérienne et racinaire d'une population de Palmiers. Le développement de l'architecture racinaire est basé sur le modèle statistique et markovien de Christophe Jourdan et Hervé Rey, explicité dans le paragraphe 2.1.2. et dans l'article [55]. La méthode consiste en effet à déterminer la croissance potentielle de chacune des racines en fonction de l'âge physiologique de chacun des apex [9]. Un ensemble fini d'âges physiologiques est représenté sur un axe dit "de référence" associant des paramètres de croissance, de ramification et de mortalité. L'activité de chacun des apex est modulée suivant des processus stochastiques. Ceci

permet de construire l'architecture d'un système notamment racinaire en 3D, à chaque pas de temps. L'outil RACINES [56] permet d'utiliser les données architecturales 3D et de les intégrer dans un domaine en 3D appelé scène. Dans cette scène, on peut définir des couches ou des voxels qui permettent la discrétisation du domaine. Dans chaque maille, plusieurs informations agrégées sur les valeurs de variables racinaires (la longueur, le nombre d'apex, le volume, la biomasse, etc.), sont disponibles dans les fichiers de sortie. On va utiliser la sortie concernant le nombre d'apex afin de calibrer notre modèle, avec un pas de temps $\Delta t = 1mois$ et des pas d'espace $\Delta x = \Delta y = \Delta z = 0.75m$.

5.2.2 RootTyp

Le logiciel RootTyp [87] simule la croissance racinaire d'arbres et de plantes. Le modèle de croissance de ce logiciel est détaillé dans le paragraphe 2.1.2. Similairement au logiciel AMAPsim, RootTyp est basé sur la définition de types racinaires et associe les paramètres de croissance, de ramification et de mortalité détaillés dans ce paragraphe. Ceci permet de simuler le développement spatio-temporel en 3D de l'architecture d'un

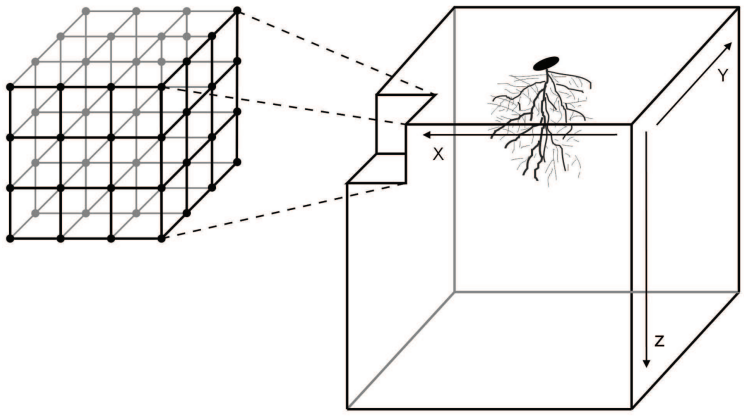


FIGURE 5.2 – Exemple d'un système racinaire plongé dans un domaine discrétisé

système racinaire de maïs. RootTyp permet en effet de plonger le système architectural dans un cube dont le maillage est composé de cubes élémentaires, comme l'illustre la figure 5.2.2. Dans chaque cube élémentaire, on a directement diverses informations, notamment la variable qui nous intéresse, à savoir le nombre d'apex par unité de volume. Dans les cas d'étude 2 et 3, on utilise RootTyp afin d'extraire les informations 3D sur le nombre d'apex moyen de ces systèmes par unité de volume. Les pas d'espace utilisés sont $\Delta x = \Delta y = \Delta z = 5cm$ et le pas de temps est de $\Delta t = 6j$.

5.3 Cas d'étude 1 : les racines horizontales d'Eucalyptus

On va s'intéresser dans ce premier cas d'étude, aux racines horizontales d'Eucalyptus. Elles ont la spécificité d'être chacune dominée par une racine principale. Nous allons tout d'abord nous intéresser à l'architecture de ces racines horizontales. Ensuite, nous effectuerons une étude temporelle afin d'optimiser les coefficients de la réaction sur plusieurs intervalles de temps. Finalement, nous présenterons la calibration spatio-temporelle du modèle par intervalle de temps. Les résultats de cette étude ont été soumis dans l'article [17].

5.3.1 Données architecturales et simplifications du modèle

Ce premier cas d'étude correspond à des données d'architecture racinaire d'Eucalyptus, mesurées sur le terrain. La croissance des différents eucalyptus s'est effectuée sous des conditions contrôlées, dans des plaines de Pointe-Noire au Congo [104]. On s'intéresse uniquement dans ce cas d'étude, aux racines horizontales des systèmes racinaires des eucalyptus. Chaque racine horizontale a un rôle d'exploration en surface, et est composée d'un réseau de racines fines se développant autour d'elle. On peut considérer le plan horizontal en 2D de ce système permettant de restreindre l'extraction des données simulées dans le cas 2D (figure 5.3B). Le système racinaire que l'on étudie ici est composé de cinq types de racines, dont l'axe de référence est présenté sur la figure 5.3C. Chaque racine horizontale R1-PL porte en effet des racines de type R2-FS et R2-FL, correspondant respectivement aux racines latérales fines courtes et fines longues. Ensuite le type R2 porte des racines courtes de type R3-FS, elles mêmes portant le type R4-FS. La durée de vie des racines les plus fines (R4-FS) est de 9 mois environ. Celle des types R3-FS et R2-FS se situe aux alentours de 12 mois. A partir de 16 mois, la mortalité des racines latérales de type R2-FL commence, entraînant la disparition de tous les types qu'elles portent. Ces données architecturales ont été statistiquement analysées et intégrées dans le formalisme d'AMAPsim. Après avoir intégré les paramètres architecturaux du système dans le logiciel AMAPsim, des simulations architecturales en 3D ont été générées dans le but de reproduire, *in silico*, des systèmes racinaires d'eucalyptus à différents stades de croissance, en prenant en compte la variabilité spatiale observée en terme de distance d'entre-noeuds, de vitesse de croissance primaire et de probabilité de ramification. La figure 5.3A présente un exemple des racines de structure (sans racine fine), du système racinaire d'un eucalyptus.
On a simulé des données dynamiques de 15 racines horizontales différentes avec leur variabilité spatio-temporelle observée afin de calibrer notre modèle continu. Le plan où s'effectue la croissance de la racine principale en 2D correspond au plan XY. Le domaine du sol peut être discrétisé en 2D, avec $\Delta x = \Delta y = 0.75m$ (figure 5.3D, y représentant l'axe de la racine horizontal). Des cartographies en 2D du nombre d'apex par unité de volume ont pu être simulées à l'aide de l'outil RACINES [56], avec un pas de temps $\Delta t = 1month$ (figure 5.8). Etant donné que l'on a une connaissance architecturale du système, à savoir on a des phases de développement correspondant à la mortalité des

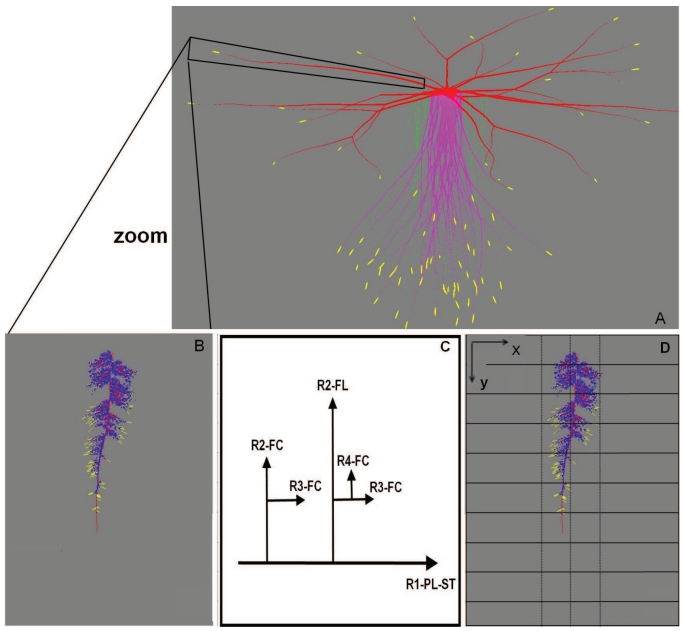


FIGURE 5.3 – (A) Racines primaires d'un système d'eucalyptus basé sur des données réelles et simulées par AMAPsim ; (B) Vue de dessus d'une racine horizontale portant son réseau de racines fines à 11 mois de croissance ; (C) Types racinaires définis sur un axe de référence ; (D) Maillage 1D effectué par l'outil RACINES, pour la calibration du modèle ;

types racinaires, notamment du type R2, on va effectuer une calibration par intervalles de temps (cf paragraphe 5.1.2 pour la méthode).
Chaque racine horizontale contrôle le réseau qu'elle porte. Ces systèmes sont fortement dominés par l'apex principal de cette racine horizontale. La racine principale a en effet un taux d'élongation élevé. Elle peut mesurer jusqu'à $12m$ de long et a principalement un rôle d'exploration. Par contre, les racines latérales ne mesurent pas plus de 75cm (distance entre deux mailles). De plus, on suppose dans notre modèle que le réseau de racines fines porté par la racine horizontale est distribué de manière uniforme et symétrique autour de l'axe principal. Une calibration en 1D dans la direction y est donc suffisante dans ce cas d'étude. Dans un premier temps, on va considérer tous les opérateurs du modèle et voir si on peut en négliger un. L'opérateur d'advection va évoluer dans la direction y. Ceci revient à changer z par y et k par j dans les expressions du paragraphe 4.3.2. L'opérateur de réaction nous donne l'évolution temporelle du nombre d'apex total produit au cours du temps, tandis que les opérateurs d'advection et de diffusion permettent de répartir la quantité d'apex le long de l'axe principal. La condition initiale est fixée à 1 apex correspondant à l'apparition de l'apex de la racine principale.

5.3.2 Simulations numériques

Les outils des logiciels AMAPSim et RACINES nous ont permis de simuler 15 racines horizontales différentes, avec leurs réseaux de racines fines. On a stocké, à chaque pas de temps et dans chaque couche de sol j, le nombre d'apex moyen, maximum et minimum entre ces 15 systèmes. On va effectuer une calibration du modèle continu par intervalles de temps (cf paragraphe 5.1.2) pour les profils maximum, moyen et minimum, à savoir une calibration de l'opérateur de réaction à chaque pas de temps suivi d'une calibration des opérateurs d'advection et de diffusion sur différents intervalles de temps. Le critère utilisé pour estimer la qualité de la calibration des paramètres de la réaction est l'erreur $E(n)$ définie par :

$$E(n) = \frac{|u^n_{data} - u^n_{num}|}{\max_n(u^n_{data})} \tag{5.3}$$

où u^n_{data} et u^n_{num} sont respectivement le nombre total d'apex issu des données et celui du modèle. En ce qui concerne la calibration de l'opérateur d'advection et celui de la diffusion, on va utiliser l'erreur $E(j,n)$ par itération n et par maille j, $j = 1..12$ définie par la formule suivante :

$$E(j,n) = \frac{|u^n_{data,j} - u^n_{num,j}|}{\max_{j,n}(u^n_{data,j})} \tag{5.4}$$

où $u^n_{data,j}$ et $u^n_{num,j}$ correspondent respectivement à la densité du nombre d'apex issu des données architecturales et celle du modèle.

Etude temporelle

Vu que la mortalité des racines les plus fines débute aux alentours de 9 mois, le paramètre de mortalité μ est nul avant cette date et vaut $1/3$ ($mois^{-1}$) après celle ci. Cette valeur provient des experts après analyses statistiques et reste donc constante après 9 mois. Seul le coefficient de ramification β est optimisé en utilisant la méthode de simplex en résolvant le problème aux moindres carrés (5.1). Vu que le coefficient de mortalité est fixé, le coefficient de ramification optimisé est unique et a un sens biologique. Les valeurs de β optimisées sont données par la table 5.1. Les données architecturales ont été extraites tous les mois sur l'intervalle de temps $[1, 25]$. On a séparé cet intervalle en sous-intervalles en fonction des temps relatifs au début de la mortalité des différents types, ainsi que de la précision désirée pour la calibration de l'opérateur de réaction. Dans le but d'accélérer le processus d'extraction de données, les pas de temps utilisés pour l'étude temporelle pour les intervalles $]25, 40]$ et $]40, 160]$, valent respectivement 15 et 20 mois. Ce choix donne des résultats très satisfaisants (figure 5.4). Les courbes du nombre total d'apex au cours du temps, simulées par le modèle après calibration, s'ajustent bien aux données. On constate que, durant les premiers stades de croissance, la courbe du nombre d'apex évolue de manière exponentielle jusqu'à atteindre une valeur maximale aux alentours de $n = 17$ mois, correspondant approximativement au début de la mortalité des racines latérales de type R2. Après cette période, la mortalité racinaire excède la production, *i.e.* la quantité $\beta^n - \mu^n$ devient négative. Ceci explique la décroissance observée de la courbe du nombre d'apex (figure 5.4A). Il est intéressant de noter qu'un seul coefficient de ramification est nécessaire pour reproduire les données sur l'intervalle

Iteration ($mois$)	β^n_{max}	β^n_{mean}	β^n_{min}	$\beta_{max} - \mu^n$	$\beta^n_{mean} - \mu^n$	$\beta^n_{min} - \mu^n$
$n \in]1, 5]$	1.6388	1.5891	1.4296	1.6388	1.5891	1.4296
$n \in]5, 8]$	0.5672	0.5605	0.6435	0.5672	0.5605	0.6435
$n \in]8, 11]$	0.6239	0.6006	0.6116	0.2906	0.2673	0.2783
$n \in]11, 15]$	0.4468	0.4384	0.4213	0.1135	0.1051	0.0880
$n \in]15, 17]$	0.3338	0.3478	0.3154	0.0005	0.0145	-0.0180
$n \in]17, 20]$	0.2692	0.2692	0.2632	-0.0641	-0.0641	-0.0701
$n \in]20, 25]$	0.2515	0.2175	0.2270	-0.0818	-0.1158	-0.1063
$n \in]25, 40]$	0.2719	0.2824	0.2907	-0.0614	-0.0509	-0.0426
$n \in]40, 160]$	0.3236	0.3233	0.3205	-0.0097	-0.0100	-0.0128

TABLE 5.1 – Coefficients de ramification calibré β^n_{max}, β^n_{mean} et β^n_{min} (en $mois^{-1}$) par intervalle de temps, respectivement pour le nombre maximum, moyen et minimum d'apex. Les quantités $\beta^n - \mu^n$ entre les taux de ramification et de mortalité sont aussi données en $mois^{-1}$.

de temps $]40, 160]$. On peut aussi constater que les paramètres de ramification sont plus dispersés dans les premiers mois du développement.
Etant donné que l'eucalyptus a grandi dans des conditions contrôlées, on peut supposer que la courbe du nombre total d'apex peut varier fortement en fonction de conditions du sol non favorables au développement. D'un point de vue agronomique, les racines horizontales d'eucalyptus sous des conditions favorables, ont un développement similaire en terme d'évolution du nombre d'apex, même en prenant en compte leur variabilité spatio-temporelle. Le temps CPU de cette étude temporelle vaut environ 0.15s (Intel Corel2Duo CPU P8600 @ 2,40Ghz).

Calibration spatio-temporelle

Après la calibration de l'opérateur de réaction, les paramètres d'advection et de diffusion $V^n_{.,j,.}$ et D^n sur l'axe y sont optimisés sur une période de 25 mois. Il nous est difficile d'obtenir les données spatialisées sur une période plus longue, à cause du temps de calcul nécessaire à l'extraction. Trois phases de développement sont considérées durant cette période, *i.e.* $]1, 11]$, $]11, 15]$ et $]15, 25]$ (en mois). La première correspond à la phase avant le début de la mortalité des types R3-FS et R2-FS (début d'élagage de ces types portant des racines R4-FS), la seconde à celle avant le début de la mortalité des premières racines de type R2-FL émises en début de croissance. La dernière de ces trois phases correspond donc à l'élagage des racines latérales à la racine principale, entraînant une dynamique particulière. Pour la première et la troisième phase, on a considéré deux sous intervalles où le paramètre d'advection change de forme spatiale suivant y. Les paramètres de la réaction calibrés précédemment (voir table 5.1), sont directement utilisés. Les paramètres de diffusion obtenus pour la calibration du profil moyen sont donnés table 5.2. Les paramètres d'advection calibrés avec et sans prise en compte de

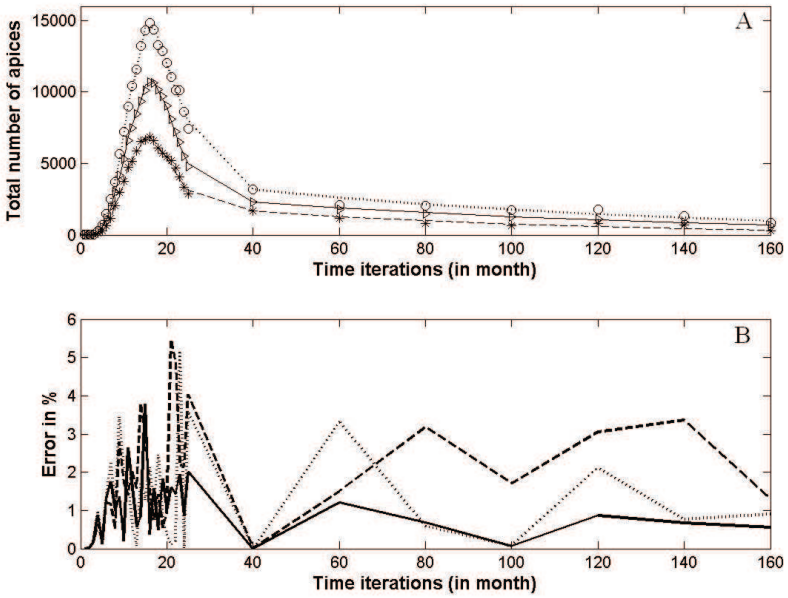


FIGURE 5.4 – (A) Nombre total d'apex par itération simulé par le modèle (lignes pleines) et issu des données architecturales (symboles). Les cercles, triangles et étoiles correspondent respectivement aux points extraits des profils maximum, moyen et minimum. (B) Erreur en pourcentage entre les données et la simulation du modèle calibré par itération (voir équation (5.3)). Les lignes en pointillés, solides et tirés, correspondent à la simulation du modèle (A) et à l'erreur (B) pour les profils maximaum, moyen et minimum, respectivement.

Itération (en $mois$)	$n \in]0,5]$	$n \in]5,11]$	$n \in]11,15]$	$n \in]16,20]$	$n \in]20,25]$
Valeurs de D_j^n	0.0066	0.0314	0.0671	0.0386	0.0044

TABLE 5.2 – Coefficients de diffusion calibrés D_j^k (en $m^2.mois^{-1}$), dans chaque sous-intervalle

l'opérateur de diffusion dans le processus de calibration, sont respectivement illustrés par les fonctions des figures 5.5 et 5.6. On a choisi entre un et trois paramètres le long de l'axe y. On aurait pu en choisir plus pour affiner la calibration mais l'idée est de dégager des fonctions générales avec le minimum de paramètres. La connaissance architecturale nous a permis de définir trois phases de développement du système :
-**Phase I :** $]1,11]$ mois
Cette phase correspond à la mise en place de tous les ordres racinaires du système, avant la mortalité des types 2 et 3. Dans un premier sous-intervalle $]2,5]$, le paramètre d'advection calibré à l'aide du profil moyen est constant le long de l'axe y et vaut $0.0082 m.mois^{-1}$. Dans le cas sans prise en compte de la diffusion dans le processus de calibration, le paramètre d'advection calculé pour les profils minimum, moyen et

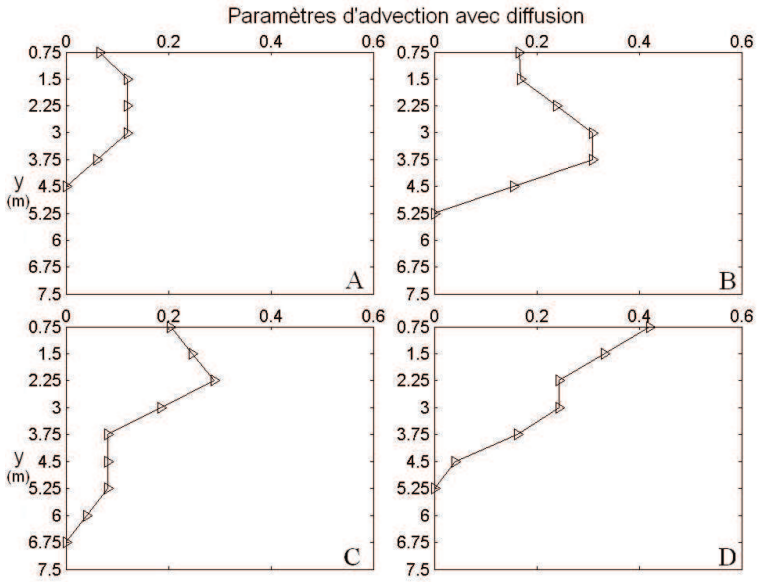


FIGURE 5.5 – Distribution spatiale des paramètres d'advection aux interfaces $V^n_{.,j+1/2,.}$ (en $m.mois^{-1}$), avec la prise en compte de l'opérateur de diffusion dans le processus de calibration , pour les intervalles de temps $n \in]5, 11]$ (A), $n \in]11, 15]$ (B), $n \in]15, 20]$ (C) et $n \in]20, 25]$ (D). Ces paramètres sont variables le long de la direction de l'apex dominant, *i.e.* l'axe y (en m).

maximum vaut respectivement $0,0131$, $0,0240$ et $0,0322$. Avec diffusion, le paramètre d'advection est moins important car l'opérateur de diffusion joue aussi dans ce sous-intervalle, le rôle de croissance primaire. Dans le sous-intervalle $]5, 11]$, le paramètre d'advection varie le long de l'axe de la racine principale comme l'indique les figures 5.5A et 5.6A. L'erreur spatiale exprimée par la formule (5.4) est globalement faible, inférieure à 3% en moyenne (figure 5.7 dans le cas sans diffusion, même ordre de grandeur que dans le cas avec diffusion). Le paramètre d'advection est faible dans les premiers mètres proches de la base de la racine horizontale et augmente ensuite avec l'axe y. Ceci entraîne une forte densification à la base de la racine principale et un plus fort déplacement des apex situés plus loin le long de l'axe y. En effet, la ramification est proportionnelle au nombre d'apex localement, et vu qu'il y en a plus dans la zone basale de la racine horizontale (ceci étant dû à un faible coefficient d'advection dans cette zone), l'effet de densification est plus fort. Cette fonction d'advection caractérise donc la mise en place des ordres racinaires (ramification basale de la racine horizontale), ainsi que la croissance de la racine principale.

-Phase II : $]11, 15]$ mois

Lors de cette phase, les valeurs du paramètre de l'advection sont plus élevées que précédemment (figures 5.5B et 5.6B). La mortalité des types racinaires R3FC et R2FS débute dans cette phase. En effet, les premiers apex de ces types émis durant la première phase commencent à mourir, entraînant l'élagage des racines de ces types, portant des types supérieurs R4, dans la zone proche de la base de la principale. Ceci explique les valeurs

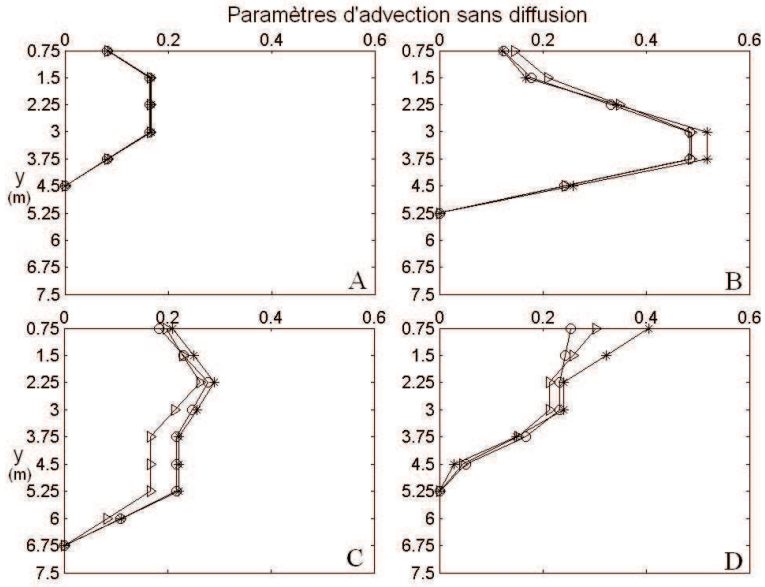


FIGURE 5.6 – Distribution spatiale des paramètres d'advection aux interfaces $V^n_{.,j+1/2,.}$ (en $m.mois^{-1}$), pour les intervalles de temps $n \in]5, 11]$ (A), $n \in]11, 15]$ (B), $n \in]15, 20]$ (C) et $n \in]20, 25]$ (D). Ces paramètres sont variables le long de la direction de l'apex dominant, *i.e.* l'axe y (en m). Les Cercles, triangles et étoiles correspondent aux paramètres de l'advection pour les profils maximum, moyen et minimum, respectivement.

plus élevées dans les premiers mètres, proches de la zone basale. Les profils maximum, moyen et minimum, ainsi que les erreurs spatiales associées, sont présentés dans la troisième ligne de la figure 5.7, dans le cas sans diffusion.

-Phase III : $]15, 25]$ mois

Durant cette phase, on distingue deux fonctions d'advection différentes suivant y (figures 5.5C-D, et figures 5.6C-D). Le premier sous intervalle est $]15, 20]$. Durant cette période, la mortalité des racines latérales de type R2FL débute. Ces racines portes les types R3 et R4, ce qui explique les valeurs élevées du coefficient d'advection dans les premiers mètres (figure 5.5C et figure 5.6C). De plus, la croissance primaire de l'apex principal ralentit aux alentours d'une distance de 5 mètres par rapport à la base, phénomène caractérisé par des valeurs du paramètre d'advection proche de 0 aux environs de 5 mètres. La zone la plus dense du profil du nombre d'apex se déplace le long de l'axe y. La quatrième ligne de la figure 5.7 donne un exemple des profils maximum, moyen et minimum , et de l'erreur spatiale entre les données et le modèle à 20 mois de croissance, dans le cas sans diffusion. La mortalité des apex continue dans l'intervalle suivant $]20, 25]$, expliquant des valeurs toujours élevées dans les premiers mètres de la base de la racine horizontale (figure 5.5D et figure 5.6D). La zone la plus dense du profil du nombre d'apex "rattrape" la zone apicale de la racine principale, confirmant le ralentissement de la croissance de la racine principale durant cette phase (dernière ligne de la figure 5.7). Cependant, les valeurs dans la zone basale de la racine principale sont plus élevées à cause de la mortalité des apex des racines latérales, générant un fort élagage racinaire dans cette zone.

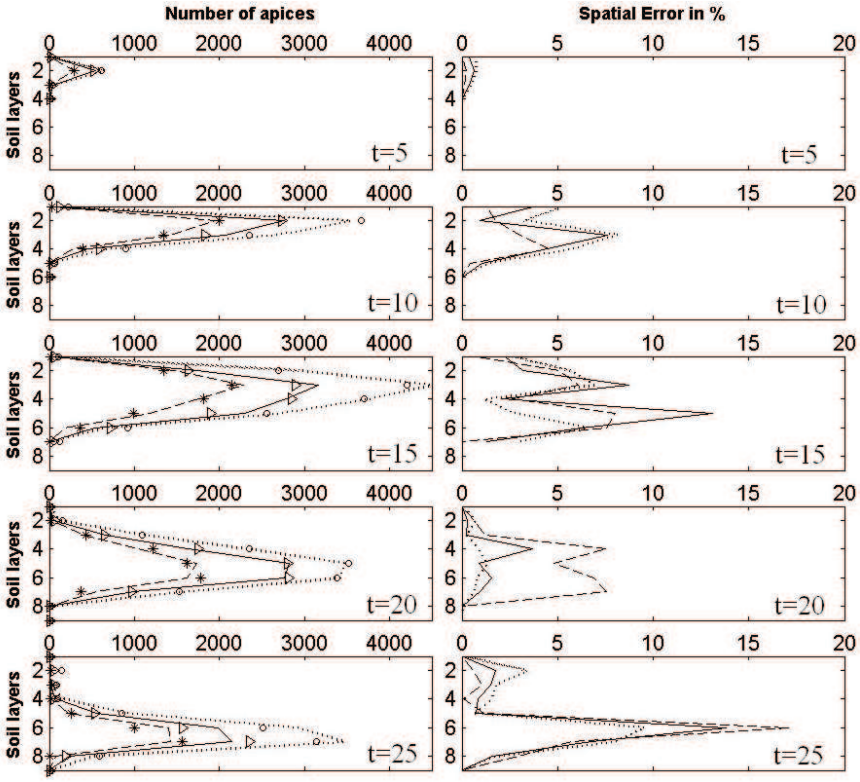


FIGURE 5.7 – Gauche : nombre d'apex simulé par le modèle (lignes) et issu des données architecturales simulées (symboles), dans chaque couche j, à différents instants. Les Cercles, triangles et étoiles correspondent aux paramètres de l'advection pour les profils maximum, moyen et minimum, respectivement. Droite : erreur spatiale entre la simulation du modèle calibré et les données d'AMAPsim (profils de gauche), definie par (5.4). Les lignes en pointillés, solides et tirets, correspondent à la simulation du modèle (gauche) et à l'erreur (droite) pour les profils maximum, moyen et minimum, respectivement. Ces figures sont réalisées sans la prise en compte de l'opérateur de diffusion dans le processus de calibration

Il est intéressant de noter que les valeurs de l'advection dans la partie basale sont plus élevées avec la prise en compte de l'opérateur de diffusion (figure 5.5D) que sans (5.6D). Ceci est logiquement dû au fait que l'opérateur de diffusion s'applique sur tout l'axe, ce qui entraîne la présence d'apex dans la zone basale de la racine principale. Vu qu'à la fin de la simulation, peu voire pas du tout d'apex sont présents dans cette zone, il faut les "déplacer", d'où un effet advectif plus significatif.
Les erreurs spatiales sont relativement faibles en moyenne tout au long des simulations (moins de 4% avec et sans diffusion). L'approximation du modèle est satisfaisante afin de simuler le développement et les processus liés aux racines horizontales d'eucalyptus, même si localement, on peut trouver des erreurs significatives. Des cartographies 2D dynamiques peuvent être reconstruites à partir de cette calibration 1D, en supposant dans notre modèle que le réseau de racines fines se répartit de manière homogène et

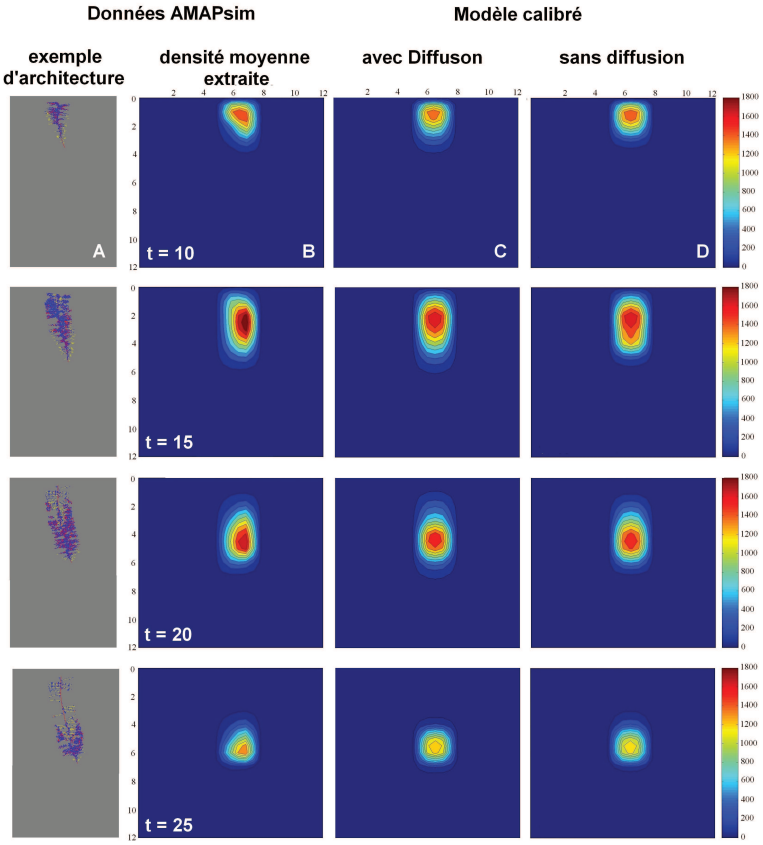


FIGURE 5.8 – Un exemple d'architecture d'une racine horizontale et de son réseau de racines fines simulé par AMAPsim est présenté (A), à différents instants $t = \{10, 15, 20, 25\}$ en mois. Cartographies 2D de la densité du nombre d'apex moyen des 15 systèmes racinaires extraits à l'aide de RACINES (B), celle du nombre d'apex simulée par le modèle avec diffusion (C), et sans diffusion (D), aux différents instants t. L'unité du domaine est en mètres.

symétrique autour de la racine horizontale (figure 5.8). Le temps de calcul pour la simulation des profils 2D, indépendant du nombre de racines, est très court dans ce cas d'étude avec un temps CPU de l'ordre de 0.7340 secondes (Intel Corel2Duo CPU P8600 @ 2,40Ghz). Le modèle décrit bien l'évolution des zones les plus denses au cours des différents stades de développement, sans reproduire exactement l'architecture racinaire avec sa variabilité intrinsèque. L'hétérogénéité observée dans le profil moyen, extrait des 15 systèmes simulés, est due au fait que l'apex principal apparaît le plus souvent à l'instant initial, dans la maille de droite de l'axe de symétrie considéré dans notre modèle 2D. Il est possible de symétriser ce profil extrait en considérant, comme le modèle 2D, qu'on a 1/2 apex dans les deux mailles centrales, ce qui signifie qu'on a une chance sur 2 de trouver l'apex dans une de ces mailles. On constate dans ces simulations qu'entre le modèles calibrés sans et avec diffusion, sont assez similaires. Cependant l'erreur entre le modèle avec diffusion et les données simulées est en moyenne meilleure de 13% (figure 5.9A). La diffusion joue dans ce cas un rôle d'ajustement des profils le long de l'axe de la

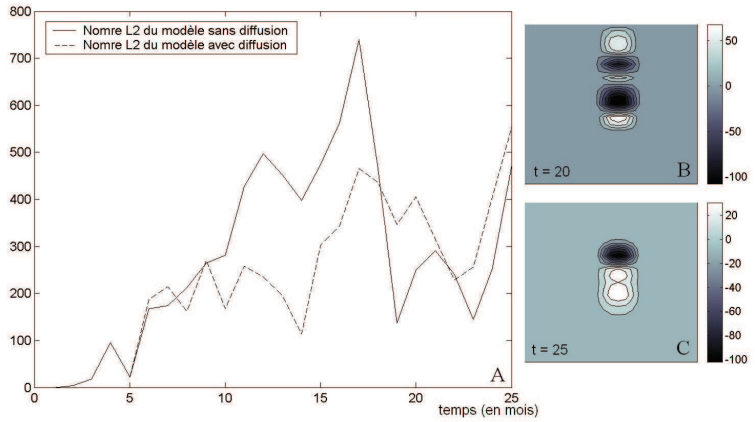


FIGURE 5.9 – (A) Norme L2 de la différence entre le modèle calibré sans diffusion et les données simulées (trait plein), et entre le modèle avec diffusion et les données simulées (traits en pointillés). Différences entre les profils 2D avec diffusion et celui sans diffusion, pour $t = 20mois$ (B) et $t = 25mois$ (C)

racine principale, *i.e.* il permet d'ajuster les distances entre noeuds des racines latérales. Cependant ce coefficient de diffusion (relativement faible) tendrait vers 0 si on rajoutait un plus grand nombre de paramètres d'advection. Il vient donc compenser notre choix de prendre un minimum de paramètres d'advection (on a choisi jusqu'à 3 paramètres maximum le long de l'axe). Si on effectue la différence entre les profils 2D avec diffusion et ceux sans diffusion, on constate que les zones où l'on trouve plus d'apex dans le cas avec diffusion, se situent au niveau de la base de la racine principale (figure 5.9B) et au niveau de la zone apicale de l'apex principal (figrue 5.9C). On voit bien qu'avec l'opérateur de diffusion, on ne reproduit pas exactement l'arrêt de croissance observé par le profil moyen extrait (figure 5.8, dernière ligne) et simulé par les fonctions d'advection (figures 5.5C-D, et figures 5.6C-D).

Conclusion

Ce cas d'étude confirme une des hypothèses du modèle illustrée par la figure 4.2, à savoir que l'advection est l'opérateur permettant de gérer la croissance et l'élagage racinaire d'un système dominé par un apex principal. En effet, on a montré que la diffusion n'était pas forcément négligeable, ceci étant dû au fait qu'on s'est limité en nombre de paramètres d'advection. Notre modèle continu doit suivre le principe de parcimonie (peu de paramètres dans un modèle prédictif) et être facilement utilisable par des scientifiques autre que numériciens. Les résultats sans diffusion sont très satisfaisants et permettent de caractériser toutes les phases de développement d'un tel système dépendant de l'état physiologique d'un apex principal. De plus, cette étude a permis de caractériser la forme de l'advection suivant l'axe de la racine principale (figure 5.10). La courbe en cloche caractérise une forte activité de production de racines dans la zone basale de la racine principale (courbe de gauche), et la courbe de droite présente une forte advection dans cette même zone, assurant l'effet spatial de l'élagage des premières

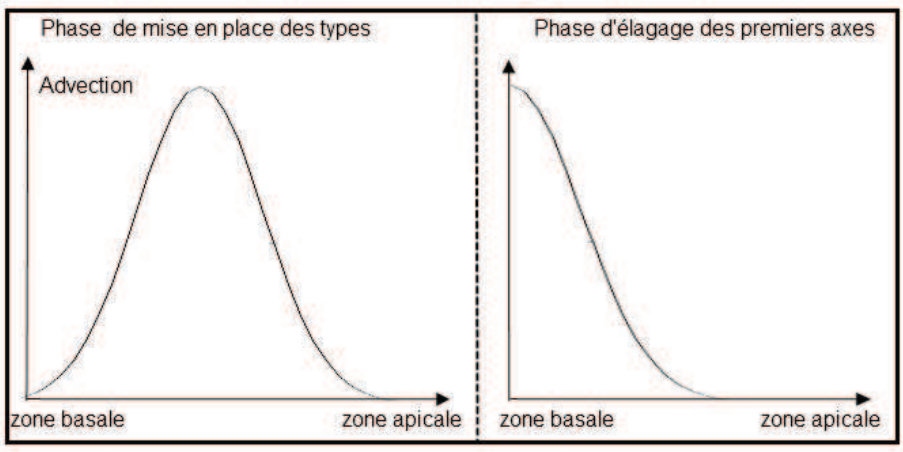


FIGURE 5.10 – Fonctions caractéristiques de l'advection en fonction de l'axe de la racine principale, pour un système dominé par un apex (ou un ensemble d'apex poussant dans une même direction). Ces fonctions illustrent des phases de développement du système : la mise en place de tous les ordres racinaires (gauche), puis l'élagage des premières racines latérales émises.

racines latérales émises. Enfin, il est intéressant de préciser que dans ce cas d'étude, avec uniquement la prise en compte des opérateurs d'advection et de réaction, l'erreur de splitting est nulle, du fait de la commutation de ces opérateurs entre eux.

5.4 Cas d'étude 2 : Système racinaire du maïs

Ce cas d'étude concerne un système centralisé, c'est à dire un système composé de racines adventives émises depuis une même zone. Cette zone se situe autour de la partie basale de la tige dans le sol. Ces racines se déplacent dans l'espace tout en étant influencées par le phénomène de géotropisme, et en développant des ramifications. Dans ce paragraphe, le système racinaire du maïs illustrera un exemple parmi les systèmes centralisés. Nous allons donc nous intéresser au développement architectural d'un système centralisé type maïs dans une première partie. Ensuite nous présenterons les résultats de la calibration du modèle en 2D et en 3D, en précisant les différents choix des paramètres des opérateurs physiques composant notre modèle.

5.4.1 Données architecturales

Description du système

On dispose du logiciel RootTyp [87], qui permet des simulations de systèmes centralisés dont le maïs en est l'exemple. Les données concernant le développement architectural d'un système centralisé, et plus particulièrement du maïs [83, 85, 86, 89, 90], ont permis de calculer les valeurs moyennes des paramètres de RootTyp, avec les écart-types propres à chacun. Ceci permet de simuler la variabilité observée des différentes données issues de

la littérature sur la croissance du système racinaire de maïs. Au début de sa croissance, le maïs développe un système racinaire à la base de la tige dans le sol (zone proche de la surface du sol). Les racines adventives sont émises depuis cette zone jusqu'à la période de fin de floraison de la partie aérienne du maïs. Ces racines subissent un géotropisme marqué et développent au cours de leur croissance des ordres de ramification supérieurs. Les simulations issues de RootTyp considèrent trois principaux types de racines. En effet, à la base de la tige, sont émises des racines primaires adventives, développant des longues racines latérales ramifiées. Ces deux précédents types racinaires produisent le type 3 correspondant aux racines latérales courtes non ramifiées. La figure 5.11 présente

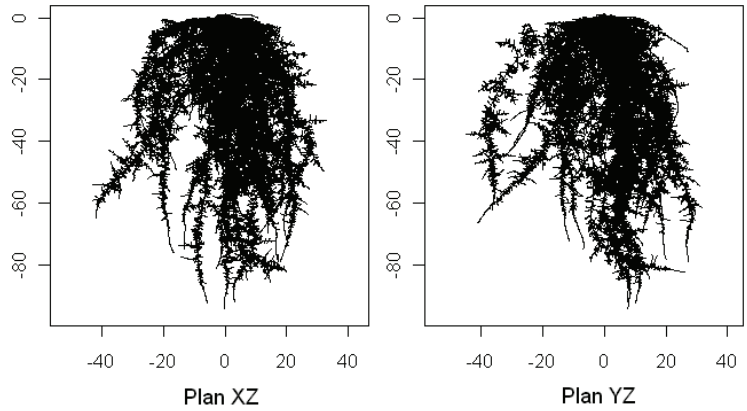


FIGURE 5.11 – Exemple d'une simulation, à 72 jours de croissance, de l'architecture racinaire d'un maïs à l'aide de RootTyp. On visualise les projections du système racinaire dans le plan XZ (gauche) et le plan YZ (droite), les unités étant le cm.

un système racinaire de maïs, simulé par RootTyp après 72 jours de croissance, dans les projections des plans XZ et YZ. Chaque simulation génère des systèmes assez hétérogènes, en terme de répartition spatiale de racines dans l'espace, même s'ils ont tous le même type de développement. En effet, on a pu constater que, dans chaque système simulé, la zone la plus dense en terme de nombre d'apex se situe au niveau de la base de la tige, proche de la surface du sol (caractéristique d'un système dit centralisé). De là, les racines se dispersent dans le sol avec une profondeur caractéristique de 110cm et une envergure de 80 cm environ. Le modèle continu doit permettre de localiser les zones plus denses d'apex et de décrire de manière satisfaisante, le développement du système dans le sol avec un nombre d'apex local relativement précis, de l'ordre de grandeur de ceux du profil observé. On a donc effectué une moyenne de 35 systèmes de maïs afin d'homogénéiser les profils des densités racinaires. RootTyp permet d'extraire plusieurs informations spatialisées à différents instants de croissance, dans un système racinaire donné. On peut donc obtenir le nombre d'apex du système par unité de volume au cours du temps. Après avoir stocké le nombre d'apex par unité de volume des 35 systèmes architecturaux simulés, tous les 6 jours, on peut simuler le nombre d'apex total du système au cours du temps, ainsi que la dérivée en temps de cette quantité (figure 5.12). La simulation s'arrête à 90 jours car la phase qui suit cette date, correspond

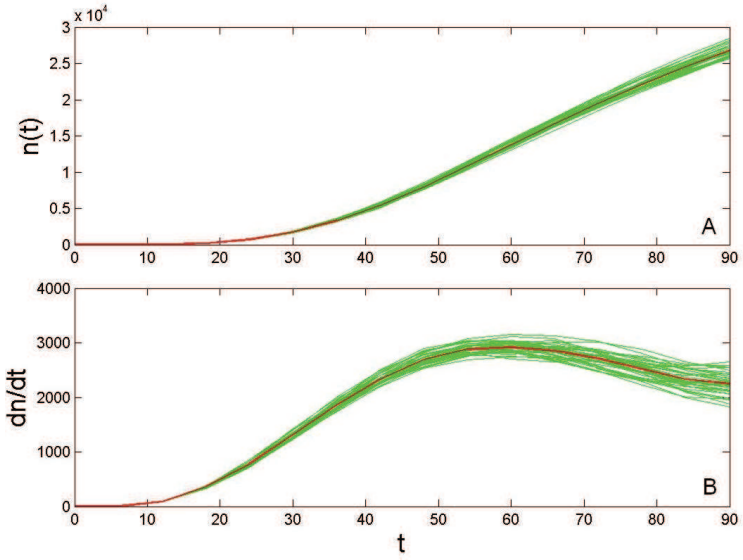


FIGURE 5.12 – Nombre d'apex du système (A) et gradient de cette quantité (B) au cours du temps. Les courbes vertes correspondent aux 35 systèmes et la courbe rouge à la moyenne de ces systèmes.

à la nécrose totale du système, correspondant à la fin de floraison du maïs. La figure 5.12A présente le nombre d'apex total au cours du temps des 35 systèmes simulés par RootTyp (courbes en vert), ainsi que la moyenne de ces systèmes (courbe rouge). On remarque qu'il existe une première phase de croissance exponentielle suivie d'une phase qui semble se stabiliser. Si on observe la figure 5.12B, les deux phases observées précédemment sont confirmées par la variation de la quantité d'apex entre deux instants. En effet, on constate qu'il y a bien une phase de croissance exponentielle jusqu'à environ 40-45 jours et on observe ensuite une phase où la vitesse de croissance du nombre total d'apex diminue. Ces dates semblent correspondre au début de la mortalité du type 2, portant le type 3, le type 1 commençant sa mortalité à la fin de floraison du système ($> 90j$ environ). Ces deux phases observées vont être déterminantes dans le choix des paramètres des opérateurs d'advection et de diffusion.

Estimation du taux de mortalité

A l'aide de la connaissance des paramètres du logiciel RootTyp, il est possible d'estimer le nombre d'apex théorique sans prise en compte de la mortalité racinaire. En effet, on peut obtenir le nombre d'apex total théorique, $u_{th}(t)$, au cours du temps, d'après la relation suivante :

$$u_{th}(t) = 1 + u_{type1}(t) + u_{type2}(t) + u_{type3}(t) \tag{5.5}$$

Cette expression dépend du nombre d'apex total des 3 types composant le système. Le nombre d'apex du type 1 s'écrit, à l'aide des paramètres du simulateur :

$$u_{type1}(t) = 0.56(t - 6)$$

Le type 2 se calcule à l'aide de la formule suivante :

$$u_{type2}(t) = 150 u_{type1}(t)\left(1 - e^{-3(t-16)/150}\right)/2$$

L'expression du membre de droite prend en compte la longueur des racines de type 1 (formule définie en (2.3) dans le paragraphe 2.1.2), ainsi que la densité du type racinaire 1 (dépendant du paramètre de la distance inter-ramifications). Le type 1 et le type 2 produisent des racines de type 3, d'où l'expression du nombre d'apex de type 3 :

$$u_{type3}(t) = 150 u_{type1}(t)\left(1 - e^{-3(t-16)/150}\right)4.5 + 10 u_{type2}(t)\left(1 - e^{-0.7(t-18)/10}\right)2.5$$

La courbe en noir de la figure 5.13 correspond au nombre d'apex théorique défini par la

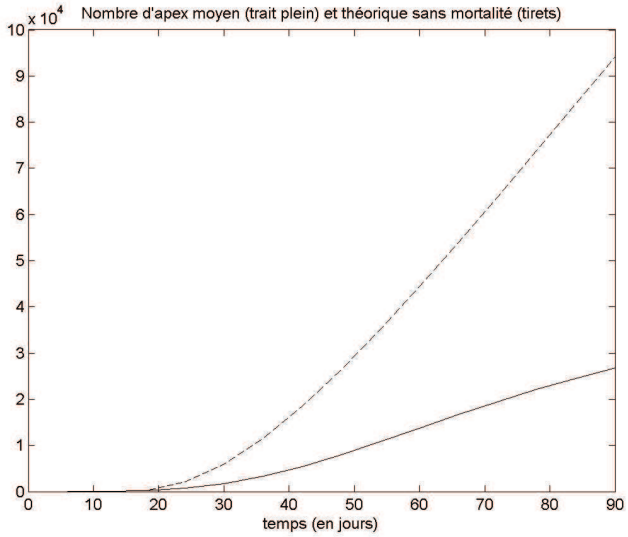


FIGURE 5.13 – Nombre d'apex théorique (courbe en pointillés), défini par la formule 5.5, et moyenne du nombre d'apex des 35 systèmes (courbe pleine), au cours du temps.

formule (5.5). L'écart entre la courbe théorique (ne prenant pas en compte la mortalité) et la courbe moyenne du nombre d'apex des 35 systèmes simulés, permet d'estimer un taux moyen de mortalité racinaire μ. Soit $n = 1..T$ par pas de Δt, on note u^n_{th} et u^n_{moy} le nombre d'apex théorique et le nombre moyen d'apex, à l'instant n. Le taux de mortalité peut être défini de la manière suivante :

$$\mu^n = \frac{u^n_{th} - u^n_{moy}}{\Delta t}\frac{1}{u^n_{th}} \tag{5.6}$$

où μ^n est le taux de mortalité à l'instant n. Pour un pas de temps $\Delta t = 6j$, on obtient les valeurs de μ^n définies table 5.3. On va donc utiliser ces valeurs pour la calibration du système, afin d'estimer de manière unique le coefficient de ramification.

Instants n (en j)	μ^n (en j^{-1})	β^n (en j^{-1})	$\beta^n - \mu^n$ (en j^{-1})
6	0	0	0
12	0.0128	0.2438	0.2310
18	0.0203	0.6535	0.6332
24	0.1091	0.3387	0.2296
30	0.1178	0.2658	0.1480
36	0.1184	0.2277	0.1093
42	0.1175	0.1998	0.0823
48	0.1162	0.1802	0.0640
54	0.1153	0.1659	0.0506
60	0.1149	0.1549	0.0400
66	0.1152	0.1472	0.0320
72	0.1158	0.1417	0.0259
78	0.1168	0.1378	0.0210
84	0.1180	0.1353	0.0173
90	0.1193	0.1337	0.0144

TABLE 5.3 – Taux de mortalité μ^n, estimé à partir des données ramification, taux de ramification β^n calibré, et la différence $\beta^n - \mu^n$, en fonction des différents instants n

5.4.2 Simulations numériques

On a effectué une première calibration du modèle en 2D. Le temps de calcul étant considérablement réduit dans le cas 2D, on a commencé par optimiser nos paramètres en 2D, et réalisé quelques tests numériques. On se place dans ce cas là, dans le plan YZ, toutes les données en x étant projetées sur ce plan. Ensuite nous présenterons les résultats du modèle calibré en 3D.

Choix des paramètres

Dans ce paragraphe, on va présenter les résultats de la calibration du modèle, en utilisant la moyenne des 35 systèmes racinaires. On utilise RootTyp afin d'extraire les informations 3D sur le nombre d'apex moyen de ces systèmes par unité de volume. Les pas d'espace utilisés en 3D sont $\Delta x = \Delta y = \Delta z = 5cm$, et on choisit un pas de temps $\Delta t = 6j$. Ce choix vient du fait que le temps d'extraction des systèmes dans RootTyp est dépendant du pas de temps et des pas d'espace choisis. De plus, un pas d'espace trop petit entraîne des profils extraits trop hétérogènes. Le choix de ces pas de temps sont biologiquement acceptables du fait que l'observation sur le terrain pour des systèmes de plantes comme le maïs, peut s'effectuer toutes les semaines environ et dans des cubes de $5cm$ de côté.
En ce qui concerne le système centralisé, on peut identifier deux phases principales à

partir de la courbe de la dérivée du nombre d'apex au cours du temps présentée figure 5.12. Avec le pas de temps choisi, ces deux phases peuvent être respectivement définies par les intervalles $[6, 48[$ et $]48, 90]$. Il faut préciser que le premier apex racinaire apparaît en moyenne à partir de 6 jours, temps moyen nécessaire à la germination de la graine. De plus, la mortalité racinaire des premières racines du type 2 émises, commence aux environs de $48j$, ce qui confirme le changement de dynamique du système observé à partir de cette date. En effet, la mortalité du type 3 débute plus tôt (aux alentours de $20j$), mais étant donné que les types 2 portent des types 3, l'effet entraîné par la mort des racines de type 2 est plus significatif.
Les phénomènes biologiques sous jacents associés à ce type de développement centralisé avec un fort géotropisme sont illustrés par l'association des deux figures 4.4A et 4.2A, la première correspondant à un système centralisé diffusant des apex dans toutes les directions et la deuxième présentant ce même type centralisé mais avec une forte tendance à croître verticalement. Afin d'avoir le modèle le plus simple possible, on va définir deux formes spatiales caractéristiques pour les coefficients d'advection et de diffusion, pour chacune des deux phases de développement. Il s'agit en effet de découper notre domaine en sous domaines dans lesquels on va définir des paramètres différents suivant l'effet de croissance que l'on veut simuler. Jusqu'à atteindre la fin du stade de floraison, le maïs développe un système racinaire composé d'une source locale émettant en continu des racines, dans la partie centrale au niveau de la surface du sol. On doit considérer une advection et une diffusion faibles dans cette zone, afin de créer la forte densification. Les fonctions d'advection et de diffusion sont définies pour les deux phases, en 2D (plan YZ), sur la figure 5.30 (gauche). Les coefficients $a1$ et $d1$ permettent de gérer la densité de la zone correspondant à la source d'émission de racines. Le paramètre $a1$ est défini dans une zone de dimension $\Delta x \times \Delta y \times \Delta z$ dans la première phase et de $3\Delta x \times 3\Delta y \times \Delta z$ dans la deuxième phase. Les paramètres $d1$ pour la diffusion verticale, sont de dimension $\Delta x \times \Delta y \times 2\Delta z$ et $3\Delta x \times 3\Delta y \times 2\Delta z$, respectivement dans la première et la deuxième phase. Ces coefficients permettent de gérer numériquement la zone dense d'émission des racines (à la surface au centre du domaine, zone autour de la graine), caractéristique d'un système centralisé. Ensuite nous avons de la diffusion verticale $d2v$ et horizontale $d2h$ dans tout le reste du domaine (figure 5.30 (gauche)). Dans la couche $k = 2$, on a une diffusion horizontale différente du reste du domaine (paramètres $d1$), ceci étant dû au fait qu'il y peu de racines émises horizontalement dans cette couche de sol. Il y a en effet un certain angle d'insertion des racines émises. Le paramètre $a2$ permet de gérer l'effet du géotropisme sur les apex qui ont tendance à se diriger horizontalement. Si ce coefficient est faible, on a une densification qui se situe dans les zones où il est défini. Par contre, si les valeurs de ce coefficient sont importantes au cours du temps, ceci permet d'introduire une forte tendance au géotropisme des racines émises proches de la surface du sol. Le paramètre $a3$ joue un rôle global de croissance primaire des apex subissant le géotropisme à partir d'une certaine profondeur, profondeur à partir de laquelle les racines primaires advectives sont toutes orientées verticalement.

Résultats 2D

Afin de comparer les résultats du modèle calibré et les données de RootTyp, on définit l'erreur en 2D suivante :

$$E_{2D}(n) = \frac{||u^n_{data,j,k} - u^n_{num,j,k}||_{L2}}{\sum_{j,k} u^n_{data,j,k}} \tag{5.7}$$

Dans un premier temps, on a calibré les coefficients de réaction tous les $\Delta t = 6j$. Cette opération prend très peu de temps (moins de 0.1s CPU (Intel Corel2Duo CPU P8600 652 @ 2,40Ghz)). Les valeurs du coefficient de mortalité étant estimées auparavant, les valeurs du paramètre de ramification β et de la quantité produite $\beta - \mu$ à chaque instant, sont données table 5.3. On constate que les valeurs du coefficient de ramification les plus élevées se situent au début de la simulation, lors de la mise en place de tous les ordres racinaires. Ce constat est similaire au cas de l'étude 1. Ceci caractérise la croissance exponentielle du nombre total d'apex présents dans le système en début de simulation (courbe de la figure 5.14). Ensuite, à partir du début de la deuxième phase ($48 jours$

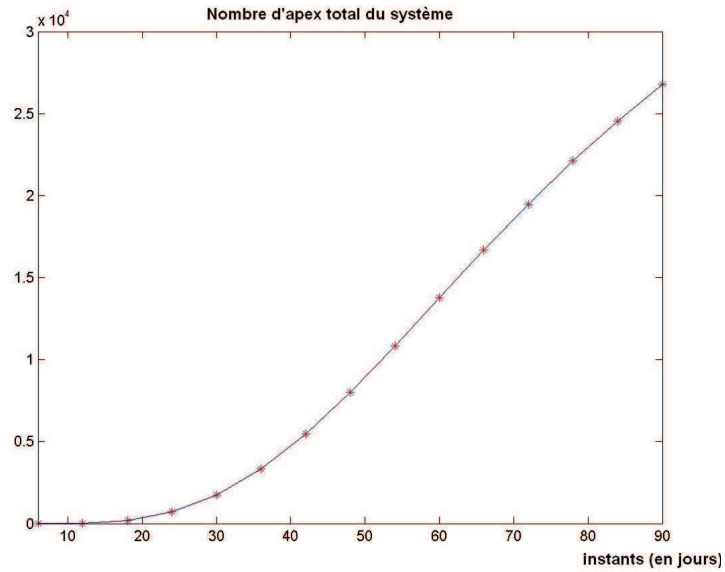


FIGURE 5.14 – Nombre total d'apex simulé par le modèle après calibration (courbe) et issu des données extraites de RootTyp (points rouges)

environ), la vitesse de croissance de la courbe du nombre d'apex du système diminue au cours du temps. La quantité $\beta^n - \mu^n$ tend vers 0 à la fin de la simulation (voir table 5.3), aux alentours de $90j$, date à laquelle débute la nécrose totale du système.
Après avoir optimisé les paramètres de ramification au cours du temps, on peut utiliser ces valeurs pour optimiser les coefficients moyens des opérateurs d'advection et de diffusion sur chacune des deux phases. Il est éventuellement possible d'optimiser un seul coefficient de réaction pour chacune des deux phases, mais dans un souci de précision, on se sert des coefficients de réaction calibrés précédemment tous les 6 jours. Ceci nous

Phases (en j)	$a1$	$a2$	$a3$	$d1$	$d2v$	$d2h$
$n \in [6, 48[$	0.0333	0.5473	0.2284	0.5922	4.0779	2.3448
$n \in [48, 90]$	0.0738	0.6637	0.3240	0.2920	9.4687	1.5928

TABLE 5.4 – Coefficients d'advection $a1$, $a2$, $a3$ (en $cm.j^{-1}$), et coefficients de diffusion $d1$, $d2v$, $d2h$ (en $cm^2.j^{-1}$), pour chacune des deux phases.

permet de réduire le nombre de solutions possibles pour l'optimisation des paramètres des opérateurs d'advection et de diffusion, car on compare ces opérateurs avec le même nombre total d'apex dans la calibration du modèle et dans les données de RootTyp. Ces deux opérateurs sont calibrés de manière simultanée à l'aide d'une méthode de recuit simulé, méthode détaillée dans le paragraphe 5.1.2. On va utiliser les paramètres d'advection et de diffusion définis figure 5.30 (gauche). Les paramètres obtenus pour cette calibration, pour chacune des deux phases sont présentés table 5.4. Les deux paramètres d'advection $a1$ gérant la zone la plus dense (source d'émission racinaire), sont négligeables et du même ordre de grandeur $10^{-2} cm.j^{-1}$. La zone spatiale où est défini $a2$, correspond à la croissance primaire des racines orientées verticalement. On constate une diminution du paramètre $a2$ entre les deux phases. Il faut savoir que les vitesses de croissance du type 1 sont fortes au départ et diminuent au cours du temps. Ensuite les paramètres $a3$ permettent de gérer l'effet du géotropisme dans les zones spatiales où ils sont appliqués. Ces zones correspondent à l'espace où le peu d'apex s'y trouvant, vont avoir tendance à être déplacées verticalement dans les mailles plus profondes (effet visible dans l'exemple de l'architecture racinaire simulée figure 5.11). On constate que ce paramètre augmente dans la deuxième phase. L'effet du géotropisme semble plus significatif, notamment dû au fait qu'il y a un nombre d'apex total plus important dans le système. Les deux paramètres de diffusion $d1$ sont faibles par rapport aux paramètres de diffusion verticale $d2v$ et horizontale $d2h$. Le paramètre $d1$ permet la diffusion horizontale et verticale des racines émises de la zone centrale. Ensuite le rapport entre la diffusion verticale $d2v$ et horizontale $d2h$ permet de définir la direction globale de l'exploration spatiale du domaine par les racines. Il intègre implicitement un angle global d'insertion des racines. Dans la première phase, les valeurs de ces deux paramètres sont à peu près du même ordre avec une tendance légèrement plus forte des apex à se déplacer verticalement. Les apex exploitent globalement le système dans toutes les directions. Par contre, dans la deuxième phase, le coefficient $d2v$ est environ sept fois plus élevé que $d2h$. Dans cette phase, les apex ont tendance à exploiter verticalement le sol.
La figure 5.15 présente les profils obtenus par le modèle calibré et les données de RootTyp, à différents instants de la simulation. On voit bien que l'on reproduit la dynamique globale du système centralisé en moyenne. On localise la zone centrale émettant des vagues d'apex dans toutes les directions, avec un poids plus significatif concernant la direction de croissance verticale.
L'erreur entre les profils du modèle calibré et ceux de RootTyp augmente au cours du temps de manière absolue, mais si on ramène l'erreur au nombre d'apex total du système à l'instant n (formule (5.7)), on voit que celle-ci diminue relativement au nombre total

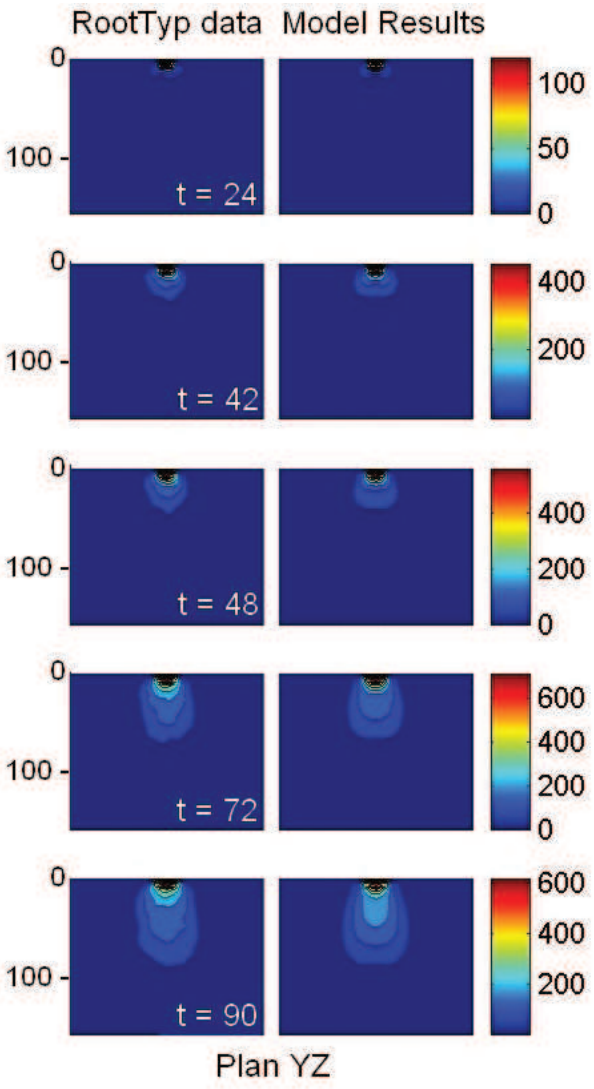


FIGURE 5.15 – Cartes de densité du nombre d'apex ($.cm^{-3}$) issues des données simulées par RootTyp (gauche) et des résultats du modèle calibré (droite) à différents instants t (en $jours$), pour la moyenne de 35 systèmes racinaires de maïs.

(figure 5.16). Le but de notre modèle étant de simuler les zones les plus denses dans le système, ces résultats sont satisfaisants. En effet, cette simulation reproduit globalement la croissance d'un système centralisé avec pour caractéristique une zone dense localisée émettant jusqu'à nécrose du système des racines subissant un géotropisme marqué. Le temps de simulation des 90 jours de croissance est de l'ordre de 2s CPU (Intel Corel2Duo CPU P8600 652 @ 2,40Ghz).

Remarque : Nous avons testé la méthode de calibration pas à pas. Ceci donne des coefficients $a1$, $a2$, $a3$, $d1$, $d2v$ et $d2h$ à chaque pas de temps Δt. Les résultats sont plus précis que dans le cas à calibration par phase, mais cette méthode est beaucoup moins

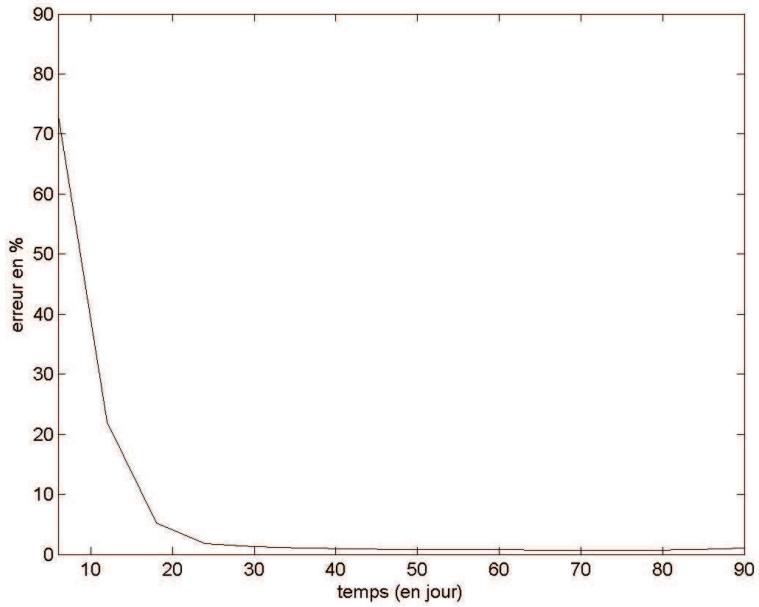


FIGURE 5.16 – Erreur en pourcentage donné par la formule (5.7) à différents instants.

intéressante du point de vue utilisation. En effet, avoir le moins de paramètres possibles est une des priorités dans la modélisation de la croissance racinaire, c'est pourquoi, si l'expertise de botanistes détermine des phases de développement du système racinaire, il est plus intéressant de les intégrer dans la méthode de calibration. Par contre, sans connaissance à priori de stades de développement, il est indispensable de réaliser une calibration pas à pas afin de tenter de déterminer numériquement ces phases. Dans ce cas, le changement de phases se caractérise par une augmentation de l'erreur locale, entraînant donc un changement de la répartition spatiale des paramètres d'advection et/ou de diffusion afin de minimiser cette erreur. Cette méthode, avec un minimum d'intuition, peut permettre d'identifier des phases de développement par le calcul numérique.

Tests numériques 2D

On s'intéresse tout d'abord à la sensibilité des paramètres du modèle calibré 2D. Il n'est pas nécessaire de tester la sensibilité des paramètres de l'opérateur de réaction, étant donné que cet opérateur donne la quantité du nombre d'apex au cours du temps et s'applique spatialement de manière proportionnelle au nombre local d'apex. On se focalise donc sur les paramètres des opérateurs conservatifs permettant la répartition spatiale des apex, à savoir les opérateurs d'advection et de diffusion. On fixe les coefficients calibrés d'advection, on augmente les valeurs des paramètres de diffusion d'un paramètre $\epsilon = -40..40\%$. On effectue de même sur l'advection avec les paramètres de diffusion fixés. On obtient la figure 5.17. On constate logiquement que plus on augmente ou on diminue un des paramètres des deux opérateurs, plus l'erreur entre le modèle et les données est importante. De plus, l'opérateur de diffusion est plus sensible aux variations de ses paramètres que celui d'advection. Plus on diminue les valeurs des paramètres,

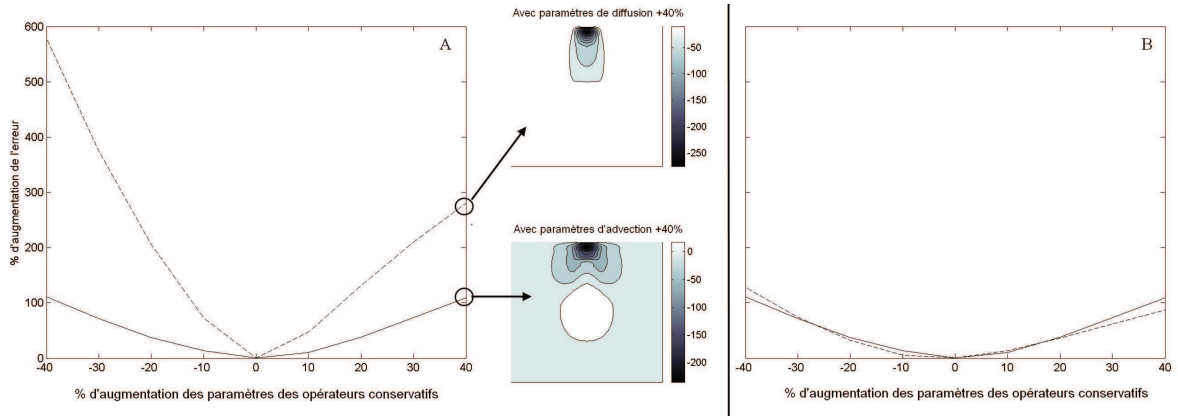


FIGURE 5.17 – Courbe d'augmentation en % de l'erreur en fonction de l'augmentation des paramètres de diffusion en fixant les paramètres calibrés d'advection (tirets) et en fonction de l'augmentation des paramètres d'advection en fixant les paramètres calibrés de diffusion (trait plein). Les paramètres sont augmentés de $\epsilon = -40..40\%$. Le cas (A) correspond à l'augmentation de tous les paramètres. Le profil de densité du haut correspond à la différence entre le profil avec augmentation de 40% du paramètre de diffusion et sans augmentation, et celui du bas correspond à la différence entre le profil avec augmentation de 40% du paramètre d'advection et sans augmentation. Le cas (B) correspond à l'augmentation des paramètres sauf ceux définissant la zone centrale, *i.e.* sauf les paramètres $a1$ et $d1$ définis par la figure 5.30 à gauche.

moins on déplace les apex dans l'espace, notamment au niveau de la zone la plus dense, zone d'émission des racines. Inversement, une augmentation des paramètres du modèle entraîne un déplacement plus marqué des apex dans l'espace. L'erreur spatiale la plus significative se situe bien dans la zone centrale du système, qui dans ce cas, devient peu dense avec cette augmentation (voir profils de densité figure 5.17). De plus, si on fixe les valeurs optimisées gérant spatialement la zone centrale ($a1$ pour l'advection et $d1$ pour la diffusion), on constate que l'augmentation de l'erreur pour le même pourcentage d'augmentation des paramètres, est inférieure (figure 5.17B). Ceci confirme l'importance des paramètres définis dans la zone centrale afin de simuler un système centralisé (ce qui est logique). Dans les deux cas, les paramètres ont une sensibilité aux variations relativement faible jusqu'à 10%.

On peut s'interroger sur l'erreur de splitting dans le cas du maïs. On va utiliser les paramètres d'advection et de diffusion calibrés (sans prise en compte de la réaction), pour un pas de temps $\Delta t = 6j$, sans limiteur de flux, et simuler le modèle sans limiteur avec ces mêmes paramètres pour un pas de temps $\Delta t = 0.01j$. On va de plus simuler avec ces mêmes paramètres le schéma prenant en compte l'advection et la diffusion de manière simultanée (schéma défini dans l'annexe B). Le schéma que l'on va appeler par la suite "schéma de référence", correspond à la méthode de splitting avec un pas de temps $\Delta t = 0.01j$, solution numérique réduisant fortement l'erreur de splitting. Les normes L2 relatives (c.a.d divisées par le nombre total d'apex à l'itération considérée)

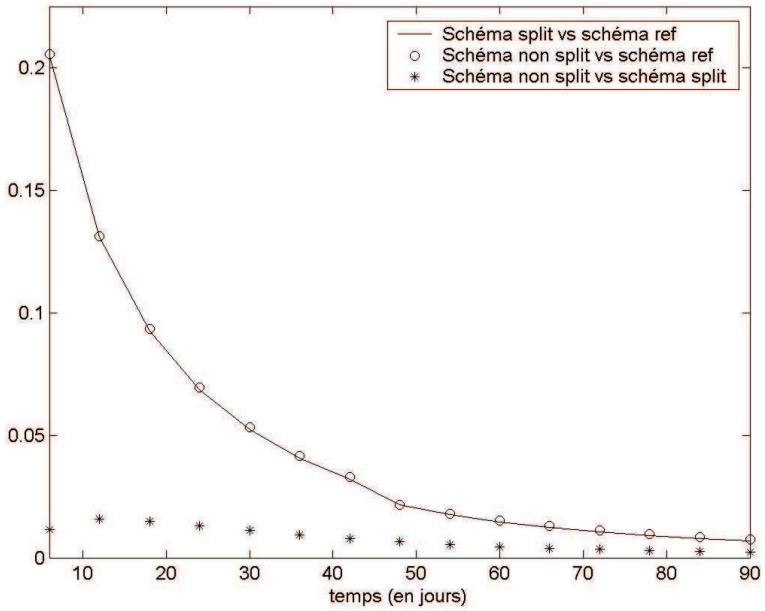


FIGURE 5.18 – Norme L2 relative entre le schéma de référence avec $\Delta t = 0.01j$ et le schéma avec splitting avec $\Delta t = 6j$ (trait plein), le schéma de référence avec $\Delta t = 0.01j$ et le schéma sans splitting avec $\Delta t = 6j$ (ronds), le schéma sans splitting et le schéma avec splitting pour $\Delta t = 6j$ (étoiles)

entre, d'une part, le schéma de référence et le schéma avec splitting pour $\Delta t = 6j$, d'autre part le schéma de référence et le schéma sans splitting avec $\Delta t = 6j$, et enfin entre le schéma sans splitting et avec splitting pour $\Delta t = 6j$, sont présentées sur la figure 5.18. On constate que l'erreur (de splitting et d'approximation des schémas) diminue avec le temps. De plus, il existe une erreur entre le schéma avec et sans splitting pour $\Delta t = 6j$, mais relativement faible. On en déduit que l'erreur de splitting effectuée entre l'advection et la diffusion n'est pas significative. Ceci justifie l'utilisation de la méthode de splitting, même si en théorie, les opérateurs ne commutent pas dans des cas où les paramètres d'advection et de diffusion varient spatialement et temporellement.

Résultats 3D

Afin de comparer les résultats du modèle calibré et les données de RootTyp, on définit l'erreur en 3D suivante :

$$E_{3D}(n) = \frac{||u^n_{data,i,j,k} - u^n_{num,i,j,k}||_{L2}}{\sum_{i,j,k} u^n_{data,i,j,k}} \tag{5.8}$$

On peut effectuer la calibration du modèle 3D. Pour cela on choisit, comme dans le cas 2D, les paramètres d'advection et de diffusion définis par la figure 5.30 (gauche), avec $D^n_{i\pm1/2,j,k} = D^n_{i,j\pm1/2,k}$. En effet, on suppose dans notre modèle que les profils de densité racinaire dans un milieu contrôlé sont homogènes en terme de développement. Ceci entraîne des profils axisymétriques où les projections dans les plans XZ et YZ

sont identiques, justifiant le fait d'utiliser des moyennes de systèmes racinaires issus de RootTyp afin d'homogénéiser les profils. L'optimisation du coefficient de ramification de l'opérateur de réaction donne logiquement les mêmes valeurs β^n définies table 5.3.

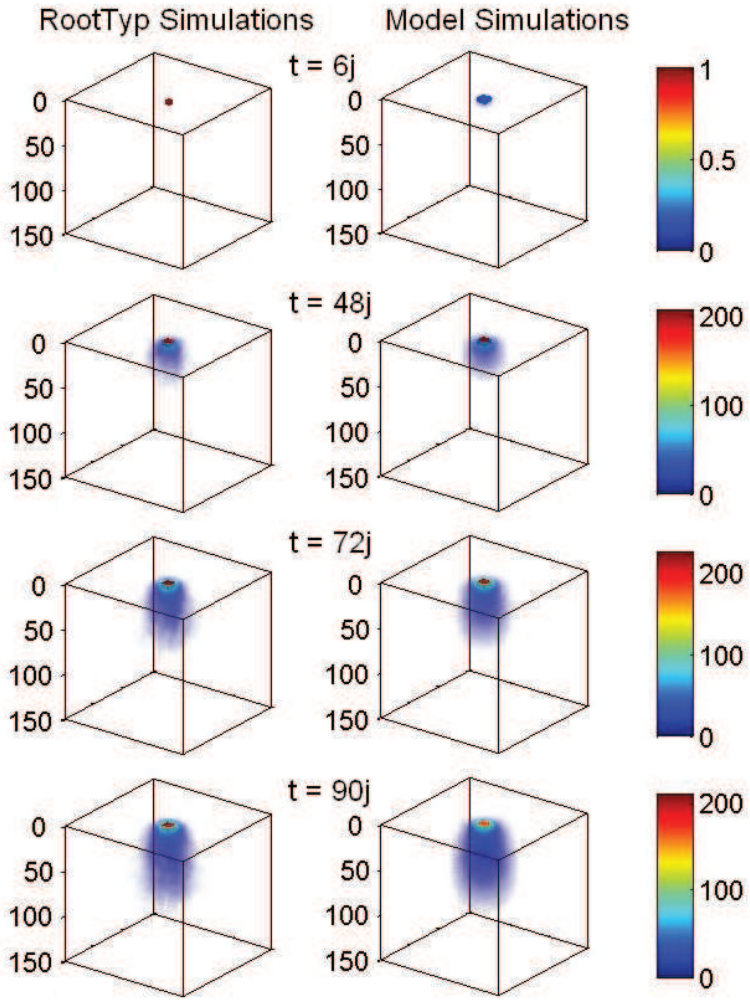


FIGURE 5.19 – Nombre d'apex par unité de volume (cm^{-3}), issu des données extraites de RootTyp (gauche) et issu de la simulation du modèle continu 3D (droite). L'unité du domaine est le cm.

Les valeurs moyennes sur les deux phases pour les coefficients d'advection et de diffusion calibrés, sont présentés table 5.5. Les valeurs trouvées sont certes différentes des valeurs du cas 2D, mais les ordres de grandeur sont en moyenne proches. On peut en effet réaliser le même constat que dans la calibration 2D. On observe une forte densification caractérisée par un effet faible des paramètres de diffusion $d1$ et d'advection $a1$ dans la zone d'émission racinaire, tout au long de la simulation.

Phase I : $[6, 48[$

A l'instant initial, on a choisi une fonction à support compact comme indiquée sur la figure 5.19 (droite), à $t = 6jours$. Ceci correspond au fait que l'on a une chance sur quatre

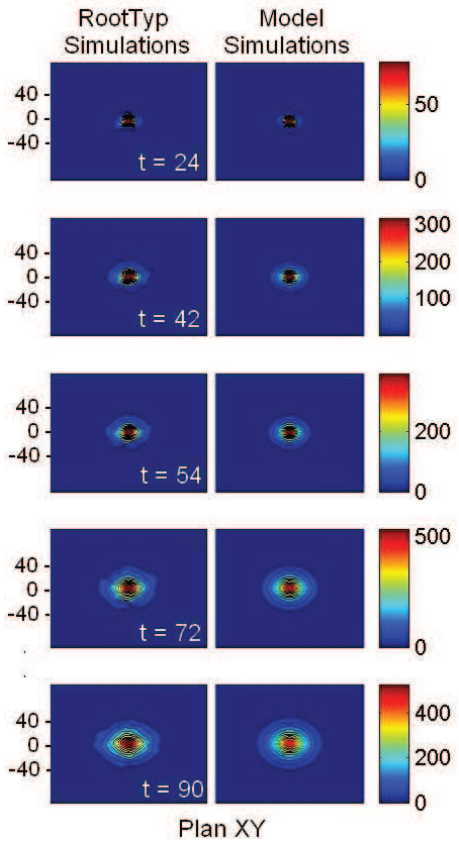


FIGURE 5.20 – Nombre d'apex par unité de volume (cm^{-3}), issu des données extraites de RootTyp (gauche) et issu de la simulation du modèle continu 3D (droite). Les cartes de densité présentent les résultats projetés sur le plan XY (vue de dessus). L'unité du domaine est le cm.

Phases (en j)	$a1$	$a2$	$a3$	$d1$	$d2v$	$d2h$
$n \in [6, 48[$	0.0711	0.2247	0.4541	0.3350	3.6285	2.3455
$n \in [48, 90]$	0.0692	0.6618	0.1233	0.3028	9.51867	1.7849

TABLE 5.5 – Coefficients d'advection $a1$, $a2$, $a3$ (en $cm.j^{-1}$), et coefficients de diffusion $d1$, $d2v$, $d2h$ (en $cm^2.j^{-1}$), pour chacune des deux phases.

de trouver le premier apex émis dans cette zone ($i = \{m_x, m_x + 1\}$, $j = \{m_y, m_y + 1\}$, $k = 2$). L'effet de diffusion verticale et horizontale étant quasiment identiques, cette première phase correspond à la mise en place et l'exploitation homogène du système racinaire dans toutes les directions. Le paramètre $a3$ est relativement faible par rapport à sa valeur dans le cas 2D ou dans la phase suivante. L'effet du géotropisme dans les premières couches de sol proches de la surfaces, est existant mais relativement peu marqué. Le paramètre $a2$ assure la direction verticale de croissance des racines atteignant une certaine profondeur (environ $15cm$).

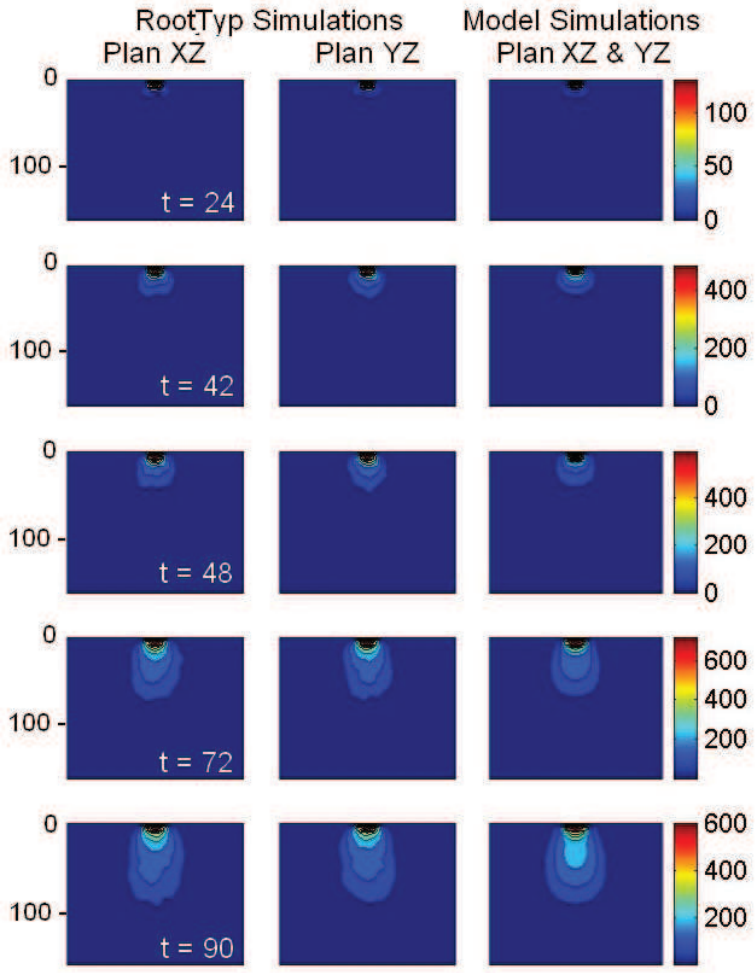


FIGURE 5.21 – Nombre d'apex par unité de volume (cm^{-3}), issu des données extraites de RootTyp (2 premières colonnes de gauche) et issu de la simulation du modèle continu 3D (droite). Les cartes de densité présentent les résultats projetés sur les plans XZ et YZ (vues de côté). L'unité du domaine est le cm.

Phase II : $[48, 90]$
Lors de cette deuxième phase, on assiste à une exploitation en profondeur du système plus prononcée. Ceci est simulé par une valeur du coefficient de diffusion verticale $d2v$, environ 7-8 fois plus élevée que celle du coefficient de diffusion horizontale. De plus, on assiste à un ralentissement de la croissance primaire des apex (notamment ceux des racines de type 1), se situant dans la zone où est défini le paramètre $a2$, d'où sa valeur inférieure à 0.2. L'effet du géotropisme simulé par le paramètre $a3$ est plus marqué dans cette deuxième phase, caractérisé numériquement par le déplacement des apex dans les mailles plus profondes.

La figure 5.22 présente l'erreur commise au cours du temps, calculée par la formule

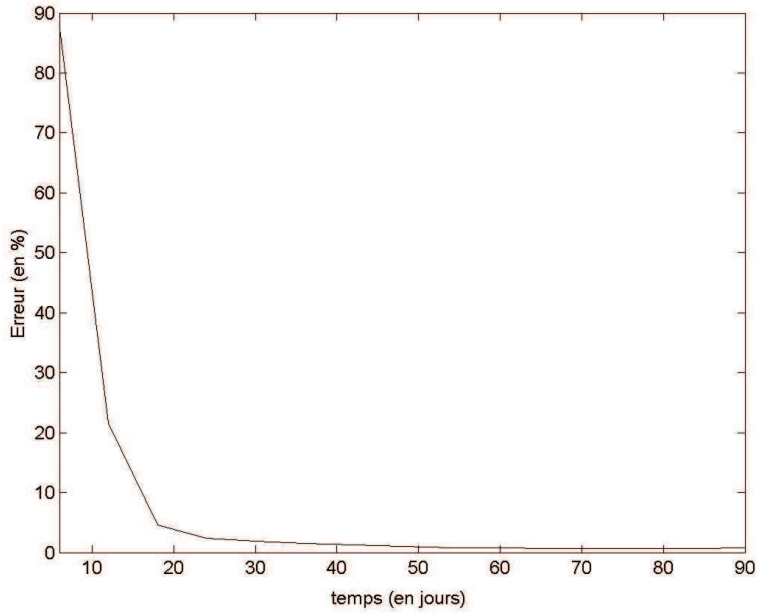


FIGURE 5.22 – Erreur en pourcentage donné par la formule (5.8) à différents instants.

(5.8). On constate qu'au début de la simulation l'erreur est importante. Ceci est dû au fait que peu d'apex sont présents dans le système, et qu'on a, à l'instant initial, une probabilité de trouver un apex dans quatre mailles différentes, alors qu'en réalité, on a un apex dans une maille définie. On a choisi cette condition initiale afin de développer un profil symétrique à partir d'une distribution à support compact à l'instant initial. A partir de 18 jours, la courbe de l'erreur tend vers 0.
Le temps CPU pour la simulation de la densité 3D à l'aide de la méthode de splitting est de l'ordre de 116s dans le cas de notre modèle continu (Intel Corel2Duo CPU P8600 652 @ 2,40Ghz). Si on décide de choisir un schéma sans splitting, *i.e.* prenant en compte la discrétisation de l'advection et de la diffusion simultanément (schéma défini en annexe), le temps CPU de la simulation, avec les mêmes paramètres, est de 460s environ. Ceci confirme l'avantage, en temps de calcul, d'utiliser la méthode de splitting pour notre modèle continu, en séparant advection et diffusion.

Conclusion

L'erreur de splitting entre les deux opérateurs conservatifs est relativement peu importante. De plus, le splitting d'opérateurs permet d'utiliser les propriétés intéressantes de chacun des schémas approximant chacun des phénomènes. En effet, la matrice de diffusion étant symétrique, il est possible d'utiliser des astuces numériques telles que la factorisation de Cholesky et le choix du "magic choice" afin d'accélérer le temps de calcul, notamment intéressant pour les simulations 3D. Ce cas d'étude donne des résultats satisfaisants et confirme les hypothèses du modèle concernant l'advection et la diffusion pour des systèmes fasciculés, illustrées par la combinaison entre la figure 4.2 et la figure

4.4, respectivement.

5.5 Cas d'étude 3 : Système décentralisé

Ce cas d'étude concerne les systèmes dits "décentralisés", en opposition aux systèmes centralisés type maïs [87]. Ces systèmes caractérisent par exemple le développement de la plante *Achillea millefolium* ou du chiendent. Dans le sol, les systèmes racinaires de ces plantes développent des rhizomes développant eux mêmes des systèmes plongeant en profondeur. Dans ces systèmes, deux stratégies principales de croissance sont simulées, un effet en surface dans la couche au niveau de la graine (effet dû aux rhizomes) et un effet orthotrope des racines plongeant en profondeur. Ces notions sont extrapolables à des systèmes racinaires d'arbres forestiers ayant deux grands types de racines de structure (comme le palmier de la figure 5.1 et l'eucalyptus de la figure 5.3A). Le premier type correspond à un développement plagiotrope dû à des racines horizontales et le deuxième à un développement orthototrope. Nous allons calibrer notre modèle 3D sur des données simulées issues de RootTyp.

5.5.1 Données architecturales

Le système décentralisé simulé par RootTyp [87] est basé sur des observations qualitatives des images du livre de Kutchera [60]. Ce système développe des rhizomes dans le sol, dans une couche horizontale, au niveau de la graine. A partir de ces rhizomes, des racines primaires orthotropes de type 1 sont créées. Ces racines plongent verticalement dans le sol, comme des pivots, et développent des racines latérales vigoureuses de type 2. Les types 1 et 2 peuvent donner des racines fines de type 3 et 4 qui sont des brachyrhizes. Un exemple de simulation de l'architecture d'un système décentralisé est

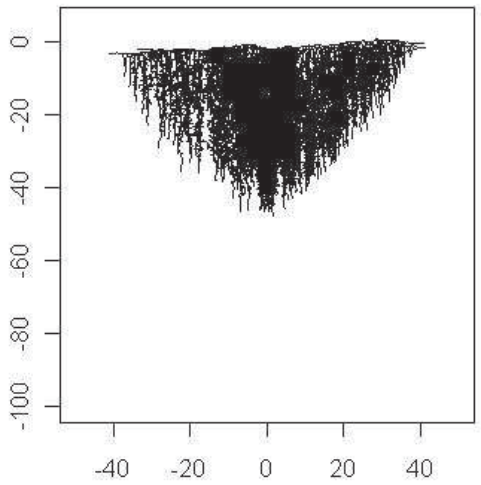


FIGURE 5.23 – Exemple d'un système racinaire décentralisé au bout de 72 jours de croissance.

présenté figure 5.23. Identiquement au cas du système centralisé, RootTyp intègre de la variabilité spatio-temporelle dans les différentes simulations. On a simulé 35 systèmes racinaires différents et effectué la moyenne des profils de ces 35 systèmes, à chaque pas de temps $\Delta t = 6j$. On effectue cette moyenne afin d'homogénéiser le profil racinaire obtenu. Tous les 6 jours, on peut simuler le nombre d'apex total du système au cours

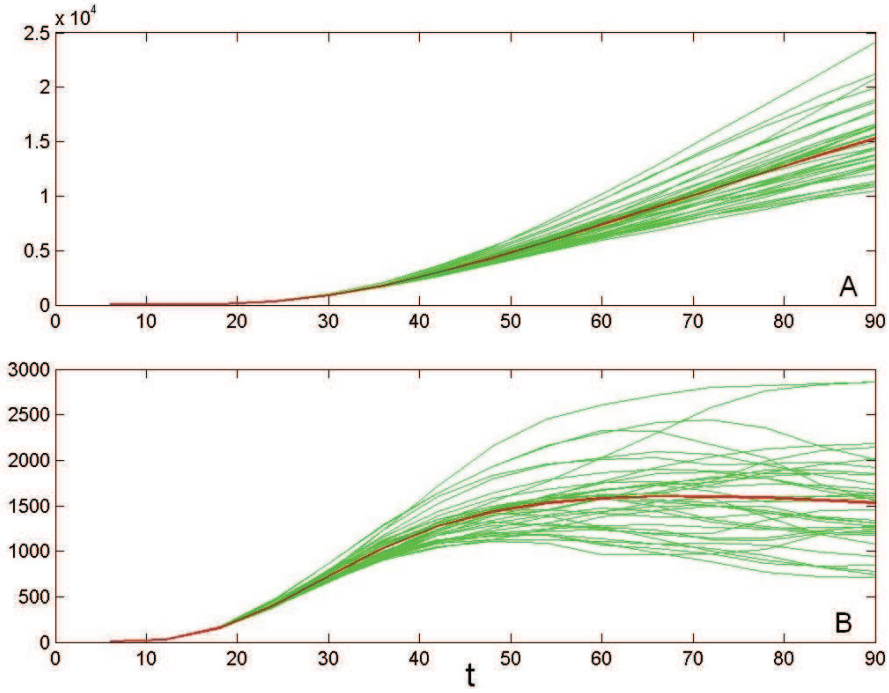


FIGURE 5.24 – Nombre d'apex du système (A) et gradient de cette quantité (B) au cours du temps. Les courbes vertes correspondent aux 35 systèmes et la courbe rouge à la moyenne de ces systèmes.

du temps, ainsi que la dérivée en temps de cette quantité. La figure 5.24 présente le nombre moyen d'apex dans le système (courbe rouge), ainsi que le nombre total d'apex pour chacun des 35 systèmes (courbes en vert). La variabilité observée des courbes en vert sur cette figure, est due aux écarts types des différentes paramètres introduits dans RootTyp. En ce qui concerne le nombre d'apex pour l'ensemble de ces courbes, on observe, identiquement aux deux cas d'étude précédents, une croissance exponentielle du nombre d'apex en début de simulation. A partir d'un certain temps (environ 60 jours), la courbe moyenne semble adopter une croissance approximativement linéaire (figure 5.24A). Ce constat est confirmé par l'étude de la dérivée de cette courbe (figure 5.24B) où l'on observe une stabilisation de la dérivée aux alentours de $t \geq 60j$. N'ayant pas de connaissance à priori, on va utiliser cette observation afin de définir les paramètres d'advection et de diffusion, sur deux phases de développement, correspondant aux intervalles $[6, 60[$ et $[60, 90]$.

5.5.2 Choix des paramètres

Pour les mêmes raisons que dans le cas d'étude 2 concernant les systèmes décentralisés, on va utiliser un pas de temps $\Delta t = 6j$ et des pas d'espaces $\Delta x = \Delta y = \Delta z = 5cm$. Les longueurs du domaines sont aussi identiques : $L_x = L_y = L_z = 150cm$ et $N_x = N_y = N_z$. La formule du nombre d'apex théorique étant trop complexe et le système simulé par RootTyp n'étant pas basé sur des données de terrain, on ne peut estimer un taux de mortalité, contrairement au cas du système centralisé. On va donc optimiser directement la quantité produite $q^n = \beta^n - \mu^n$ à chaque instant. En ce qui concerne l'advection et la diffusion, les opérateurs dominants sont la diffusion dans la couche horizontale où se trouve la graine, afin de caractériser les déplacements des rhizomes en surface, et l'advection verticale afin de simuler les pivots orthotropes qui plongent dans le sol à partir de ces rhizomes. On a choisi dans ce cas, des découpages d'espace pour les paramètres d'advection et de diffusion assez simples 5.30 (droite). Ceci est dû au fait que dans ce cas d'étude, on cherche à caractériser deux stratégies de croissance différentes dans un même système, à savoir le phénomène de croissance horizontale en surface dû aux déplacements des rhizomes et la croissance verticale des pivots proximaux et distaux.

5.5.3 Calibration du modèle 3D

On effectue l'optimisation de la quantité $q^n = \beta^n - \mu^n$ produite à chaque pas de temps. On obtient les valeurs de la table 5.6. Avec ces valeurs des coefficients de ré-

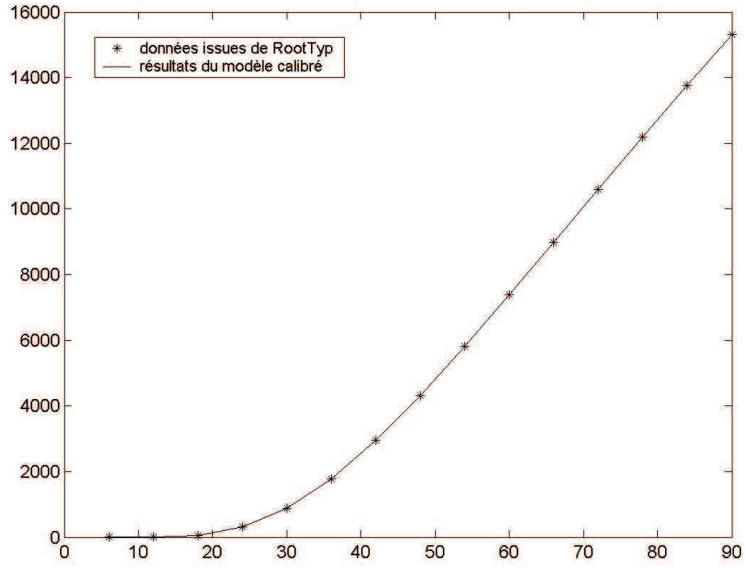


FIGURE 5.25 – Nombre total d'apex simulé par le modèle après calibration (courbe) et issu des données extraites de RootTyp (étoiles)

action au cours du temps, on obtient la figure 5.25, présentant la courbe moyenne du nombre d'apex au cours du temps. Le temps CPU pour le calcul de ces coefficients ne

Instants n (en j)	$\beta^n - \mu^n$ (en j^{-1})
6	0.3720
12	0.2184
18	0.3809
24	0.3908
30	0.2671
36	0.1853
42	0.2174
48	0.1634
54	0.1497
60	0.1395
66	0.1328
72	0.1274
78	0.1233
84	0.1204
90	0.1176

TABLE 5.6 – Différence $\beta^n - \mu^n$, en fonction des différents instants n

Phases (en j)	$a1$	$a2$	$a3$	$d1$	$d2v$	$d2h$
$n \in [6, 60[$	0.2770	0.1069	0	1.7673	0.7065	0.4915
$n \in [60, 90]$	0.8293	0.0574	0.0780	4.8734	1.0530	2.8775

TABLE 5.7 – Coefficients d'advection $a1$, $a2$, $a3$ (en $cm.j^{-1}$), et coefficients de diffusion $d1$, $d2v$, $d2h$ (en $cm^2.j^{-1}$), pour chacune des deux phases.

prend que 0.15s CPU (Intel Corel2Duo CPU P8600 652 @ 2,40Ghz). Une fois cette étude temporelle réalisée, on injecte les coefficients de réaction q^n déjà calibrés à chaque pas de temps, dans le processus d'optimisation des paramètres de diffusion et d'advection. Les valeurs moyennes sur les deux phases pour les coefficients d'advection et de diffusion calibrés, sont présentés table 5.7. On constate que les valeurs les plus fortes de l'advection sont les paramètres $a1$ définis dans la colonne centrale de la figure 5.30 (droite). Les valeurs d'advection pour le reste du domaine sont plus faibles. Ceci est dû au fait qu'à un instant donné dans cette première phase, les racines dans la colonne centrale ont été émises avant les racines orthotropes à l'extérieur de cette zone. En ce qui concerne la diffusion, le paramètre $d1$ est défini dans la zone où les rhizomes se déplacent créant des apex racinaires de type 1 plongeant à leur tour en profondeur. ce paramètre est plus élevé que les autres paramètres de diffusion $d2v$ et $d2h$. Le coefficient de diffusion horizontale $d2h$ est un terme permettant l'ajustement du profil aux données. Le coefficient de diffusion verticale $d2v$ est légèrement plus élevé que le précédent. Le

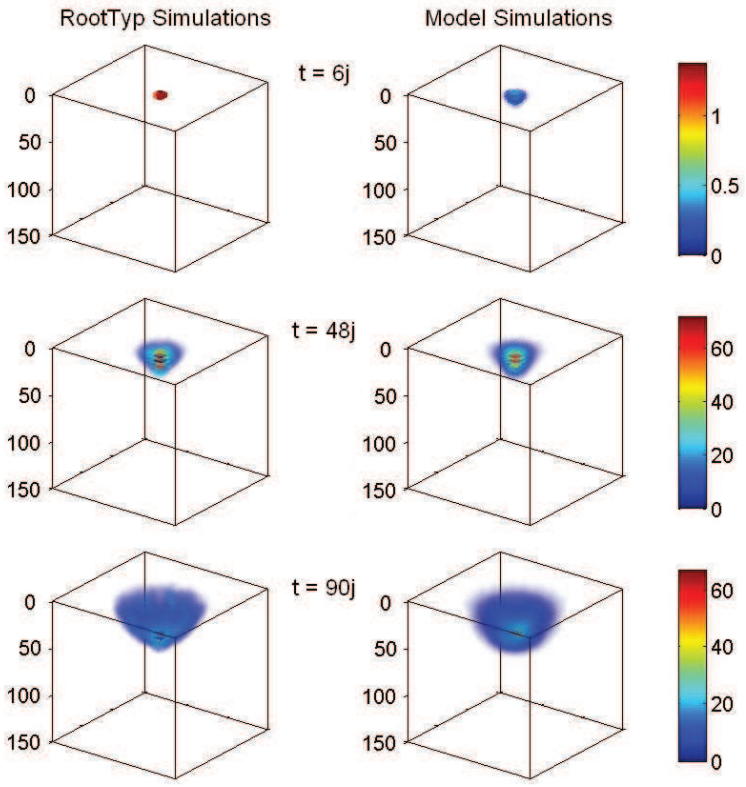


FIGURE 5.26 – Nombre d'apex par unité de volume (cm^{-3}), issu des données extraites de RootTyp (gauche) et issu de la simulation du modèle continu 3D (droite). L'unité du domaine est le cm.

ratio entre ces deux derniers coefficients $d2h$ et $d2v$ permet d'avoir une idée de l'angle d'insertion global des racines latérales aux racines de type 1.
Dans la deuxième phase, la colonne centrale est plus grande que dans la première phase (voir figure de droite 5.30). Dans cette zone, le paramètre $a1$ a une valeur élevée, proche de la valeur maximale que le coefficient d'advection peut atteindre à cause de la condition CFL. Cette forte valeur caractérise l'élagage racinaire des racines latérales (type 2), déplaçant la zone la plus dense en profondeur. Cet effet est observé dans les profils 2D de densité dans les plans XZ et YZ (figure 5.27). Les autres valeurs d'advection $a2$ et $a3$ définies dans le reste du domaine sont du même ordre et ont un effet très faible. Ces valeurs montrent qu'il n'y a pas encore d'effet d'élagage pour les racines de type 2 dans la zone extérieure à la colonne centrale (figure 5.30). Ce résultat est logique vu que dans cette zone, les racines orthotropes de type 1 sont apparues plus tard. Le paramètre $a3$ étant faible, les racines orthotropes semblent donc ralentir en fonction de la profondeur. On observe sur le profil moyen extrait, des arrêts de croissance significatifs des racines de type 1. Notre modèle continu peut difficilement reproduire plus précisément cet effet. Ce système semble agir comme une frontière libre en surface et en profondeur, le système se densifiant à l'intérieur. La diffusion horizontale en surface correspondant au développement des rhizomes (paramètre $d1$), est plus significative dans cette deuxième

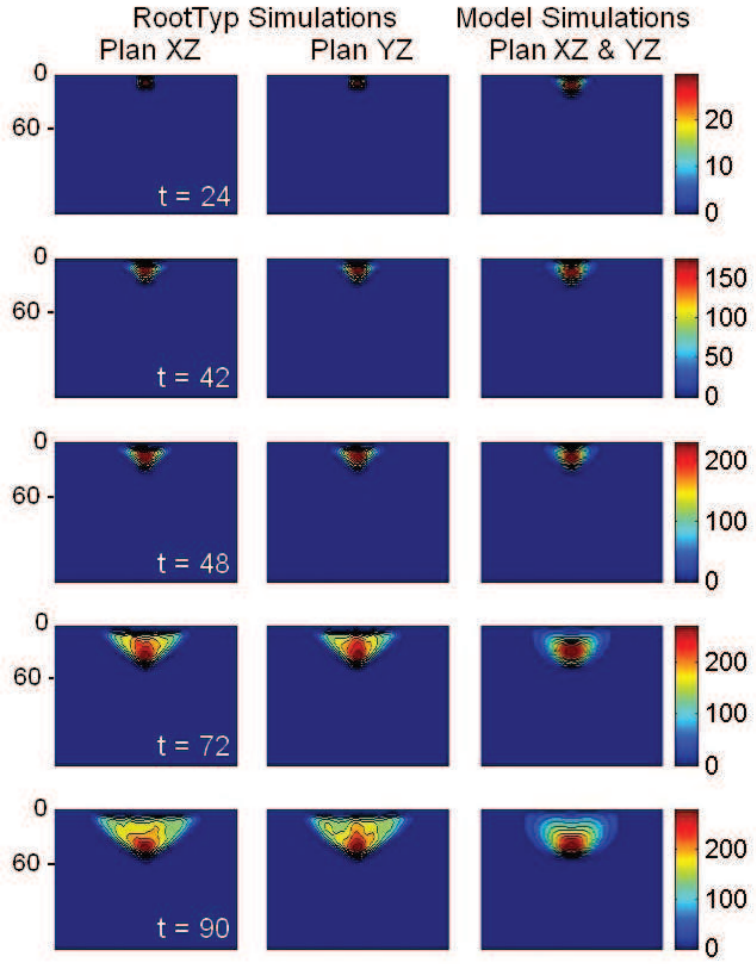


FIGURE 5.27 – Nombre d'apex par unité de volume (cm^{-3}), issu des données extraites de RootTyp (2 premères colconnes de gauche) et issu de la simulation du modèle continu 3D (droite). Les cartes de densité présentent les résultats projetés sur les plans XZ et YZ (vues de côté). L'unité du domaine est le cm.

phase. Les valeurs de diffusion verticale $d2v$ et horizontale $d2h$ sont aussi plus élevées. Le coefficient de diffusion verticale est sûrement plus élevé que dans la phase précédente, afin de compenser la perte d'advection verticale dans la zone centrale dont sa valeur atteint la valeur maximale possible. Si on s'intéresse au plan XY en surface, on voit que dans la colonne centrale se trouvent moins d'apex dans notre modèle que dans le cas du profil moyen extrait (figure 5.28). Ceci est dû au fait que la diffusion horizontale est quasiment uniforme dans tout le domaine. Les apex de la colonne centrale sont donc diffusés horizontalement expliquant la différence entre les profils extraits et simulés.
L'erreur définie par la formule (5.8), est présentée figure 5.29 et est relativement faible (environ 8.5% en moyenne). Les résultats sur ce cas d'étude sont satisfaisants. Le découpage spatial des paramètres d'advection et de diffusion est plus simple que dans le cas d'étude précédent mais il permet la simulation de différentes stratégies de croissance au

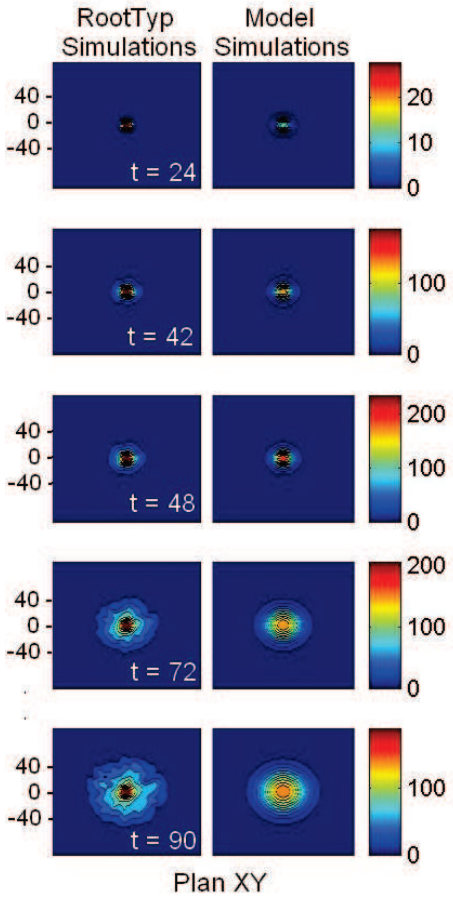


FIGURE 5.28 – Nombre d'apex par unité de volume (cm^{-3}), issu des données extraites de RootTyp (gauche) et issu de la simulation du modèle continu 3D (droite). Les cartes de densité présentent les résultats projetés sur le plan XY (vue de dessus). L'unité du domaine est le cm.

sein d'un même système racinaire. De plus, le phénomène d'élagage observé dans le cas d'étude 1 est considéré dans le cas présent, et est caractérisé par le déplacement vertical de la zone la plus dense.

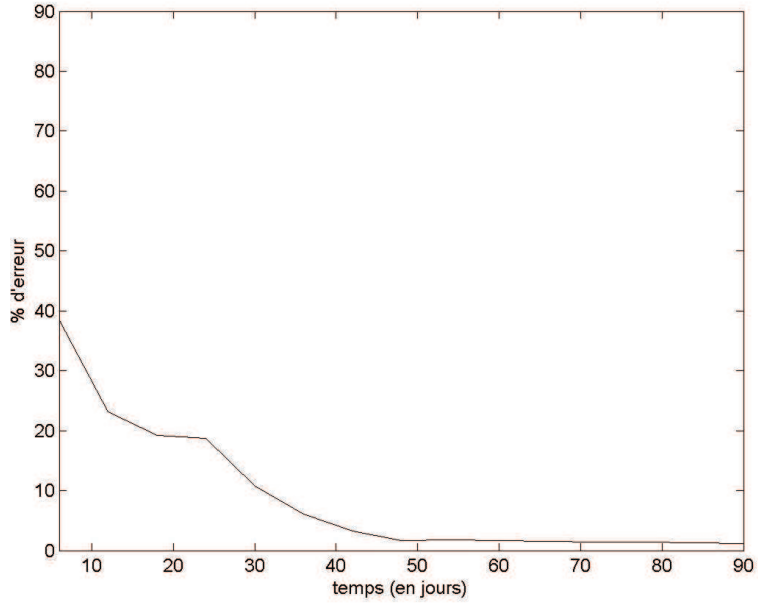


FIGURE 5.29 – Erreur en pourcentage donnée par la formule (5.8) à différents instants.

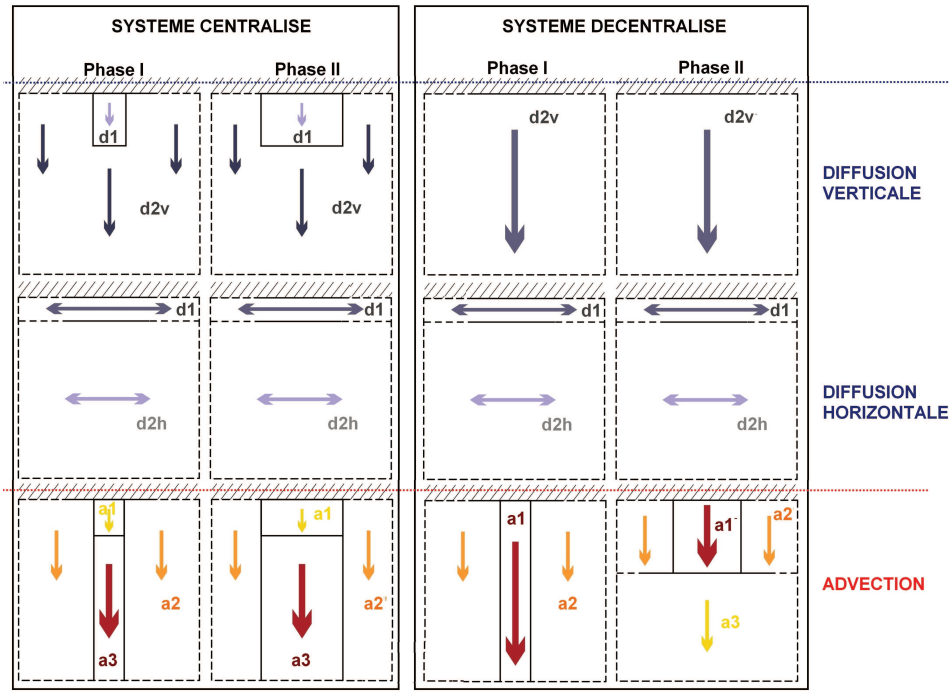


FIGURE 5.30 – Paramètres spatiaux d'advection et de diffusion pour les systèmes centralisés (gauche) et décentralisés (droite).
- **Système centralisé :** en 3D, pour la diffusion verticale, la zone centrale où est défini le paramètre $d1$ a une dimension de $\Delta x \times \Delta y \times 2\Delta z(cm^3)$ dans la phase I, et une dimension de $3\Delta x \times 3\Delta y \times 2\Delta z(cm^3)$ dans la phase II ; en 3D, pour l'advection, la zone centrale où est défini le paramètre $a1$ a une dimension de $\Delta x \times \Delta y \times \Delta z(cm^3)$ dans la phase I, et une dimension de $3\Delta x \times 3\Delta y \times \Delta z(cm^3)$ dans la phase II.
- **Systèmes décentralisé :** en 3D, pour l'advection, la zone centrale où est défini le paramètre $a1$ a une dimension de $\Delta x \times \Delta y \times 150(cm^3)$ dans la phase I, et une dimension de $3\Delta x \times 3\Delta y \times 7\Delta z(cm^3)$ dans la phase II.
Pour ces deux systèmes, les zones où sont définis les paramètres de diffusion horizontale sont similaires : le paramètre $d1$ est défini dans la couche horizontale $k = 2$ et le paramètre $d2h$ partout ailleurs.

Conclusion de la partie II

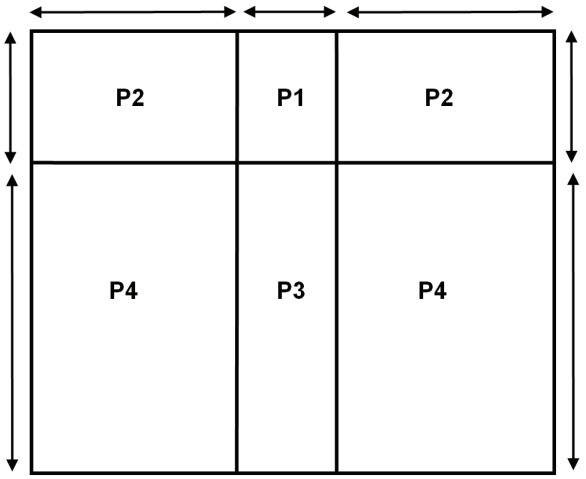


FIGURE 5.31 – Grille spatiale générale de coefficients P_i, $i = 1..4$ à optimiser en 2D

La deuxième partie de ce document de thèse propose un modèle simple d'advection diffusion réaction (4.9), numériquement résolu à l'aide de la méthode de splitting d'opérateurs. Les hypothèses ont pu être formulées à l'aide des analogies établies pour chacun des opérateurs du modèle continu. La réaction permet de gérer la ramification et la mortalité dont les coefficients sont constants en espace si l'on considère que le développement racinaire s'effectue dans un sol homogène. Il fournit dans ce cas, la quantité totale d'apex au cours du temps et permet de localiser des phases de développement dépendant de l'effet produit par l'élagage racinaire induisant un comportement différent du système.
L'opérateur d'advection permet de gérer la croissance du système (direction et vitesse) ou d'un ensemble de types racines se déplaçant dans la même direction. Il permet aussi de simuler l'effet de l'élagage racinaire spatialement. Ce phénomène a été étudié dans les cas d'études 1 et 3. Le cas d'étude 1 a montré qu'on pouvait généraliser deux phases principales de développement. Une phase de mise en place des ordres racinaires avec une advection faible au niveau de la base de la (des) racine(s) principale(s) (figure 5.3.2

gauche). Ensuite, une phase d'élagage des premières racines émises débute et peut être caractérisée par des valeurs d'advection fortes au niveau basal, phénomène illustré par la courbe théorique de la figure 5.10 (droite). Ces résultats ont été confirmés dans le cas d'étude 3.
La diffusion permet de simuler la croissance d'un système sans dominance apicale, dans toutes les directions, avec un angle global d'insertion des racines, suivant les valeurs du coefficient de diffusion dans la direction horizontale et verticale. Les cas d'étude 2 et 3 montrent que l'on peut caractériser deux types de systèmes avec des développements différents à l'aide de la combinaison entre les trois opérateurs du modèle. Un système se développera de manière centralisé, si les paramètres d'advection et de diffusion ont des effets différents dans la zone centrale que dans tout le reste du domaine (voir figure 5.30 gauche). Contrairement à ce type de développement centralisé, les systèmes décentralisés sont caractérisés par un effet significatif de la diffusion horizontale en surface (dans la couche se situant au niveau de la graine), combiné à un effet advectif vertical permettant de gérer la tendance au géotropisme suivant des zones dans le sol (voir figure 5.30 droite). Ces deux cas d'étude montrent qu'il est possible de généraliser une méthode d'apprentissage afin de trouver les zones spatiales, caractéristiques du système. On peut imaginer un algorithme qui découpe le domaine en sous domaines avec 4 paramètres, afin de tester les effets se produisant dans ces zones (voir figure 5.30 droite).

En conséquence, le modèle continu (4.9) permet la simulation de différentes stratégies de croissance racinaire, comme la plagiotropie, l'orthotropie et l'isotropie, ainsi que des processus racinaires comme la croissance primaire, la ramification et l'élagage. Il peut donc être adapté à des systèmes racinaires à une autre échelle (systèmes d'arbres forestiers), développant ces types de stratégies de croissance. Il est suffisamment flexible pour y ajouter les effets étudiés de manière conceptuelle dans la partie I, comme le couplage avec des équations de transport d'eau et de nutriments dans le sol, l'ajout des effets d'impédance du sol et la simulation d'un peuplement avec la prise en compte de manière "numérique", de la compétition racinaire.

Chapitre 6

Discussion générale

6.1 Modèle continu

6.1.1 Hypothèses

Les hypothèses du modèle continu (4.9) sont basées sur la connaissance physique des trois opérateurs d'advection-diffusion-réaction et leur capacité à décrire les processus biologiques mis en jeu lors de la croissance d'un système racinaire (ramification, élongation, mortalité). L'advection et la diffusion étant des phénomènes conservatifs, il est naturel de supposer qu'ils jouent le rôle de répartition spatiale de la densité racinaire dans le sol, au cours du temps.

Le caractère unidirectionnel de l'opérateur d'advection nous a entraînés à faire l'hypothèse qu'il permettait la simulation d'un système se déplaçant dans une direction prédéfinie. Dans le modèle de l'article [42], les auteurs montrent que l'advection simule des "vagues" d'apex dépendant du type racinaire considéré. Chaque type racinaire est simulé par une équation d'advection-réaction ayant ses propres paramètres de vitesse, de croissance et de ramification. Cette stratégie de croissance primaire d'un type racinaire donné est considérée dans nos hypothèses et illustrée par la figure 4.2.
De plus, la croissance d'un système dominé par une racine principale dépend des caractéristiques de développement de son apex (par exemple la vitesse et la direction de croissance). Ce phénomène peut être caractérisé par l'advection dans la direction de la racine dominante. Cette hypothèse a été vérifiée dans le cas d'étude 1, où l'on a prouvé que l'opérateur combiné avec celui de réaction était suffisant pour représenter la croissance des racines horizontales d'eucalyptus avec son réseau de racines fines (paragraphe 5.3.2). L'opérateur de diffusion peut être pris en compte dans les simulations afin d'améliorer la précision du modèle, mais cet ajustement est dû au fait qu'on s'est limité à trois paramètres d'advection.

La diffusion est un opérateur permettant l'exploitation aléatoire du sol dans toutes les directions, si les conditions le permettent. Une diffusion isotrope est supposée caractériser la croissance des apex dans toutes les directions, hypothèse illustrée par la figure 4.4. D'un point de vue physique, ce phénomène peut être comparé à la diffusion de la

matière dans un environnement donné, s'étirant dans tous les endroits du domaine si aucun obstacle n'est présent.
Le ratio entre diffusion horizontale et verticale a été testé dans l'article [52] pour différents systèmes racinaires de plantes. Ce ratio caractérise la tendance du système à se développer de manière plagiotrope (l'effet de la diffusion horizontale est supérieur à celui de la diffusion verticale), orthotrope (l'effet de la diffusion horizontale est inférieur à celui de la diffusion verticale) ou isotrope (les effets de la diffusion horizontale et verticale sont identiques). Ce ratio agrège la notion d'angle moyen d'insertion racinaire. Cependant, il est difficile de donner un sens biologique du phénomène de diffusion de densité de longueur dans le sol. De plus, ce modèle ne permet pas de caractériser le phénomène de transport que l'on peut observer dans certains systèmes.
Nous avons fait l'hypothèse que la diffusion horizontale dans un système dominé par une racine verticale, permettait de caractériser la croissance primaire des racines latérales. Cette hypothèse n'a pas pu être testée, car dans le cas d'étude 1, la croissance des racines latérales est négligeable par rapport à la croissance de la racine primaire. Il serait intéressant de tester le modèle continu que l'on propose, sur un système pivotant ayant des racines latérales avec une croissance primaire relativement importante afin de confirmer cette hypothèse, comme illustré par le test conceptuel du paragraphe 4.4.2 concernant le système pivotant (figure 4.22).

L'opérateur de réaction permet le calcul de la quantité d'apex produite au cours du temps. Il dépend donc de coefficients de ramification et de mortalité comme la plupart des modèles d'équations aux dérivées partielles décrivant la croissance racinaire [10, 41, 52, 93]. Cependant, on suppose que la réaction doit être spatialisée uniquement quand on connaît la répartition spatiale des nutriments dans le sol. En effet, dans des sols supposés homogènes, *i.e.* des sols où la nutrition est contrôlée dans des conditions agronomiques, la ramification s'applique de manière proportionnelle au nombre d'apex présents localement. D'un point de vue modélisation, les apex racinaires dans des conditions locales fertiles, n'ont aucune raison de ne pas ramifier, à moins que ce soit le dernier type racinaire possible dans le système considéré. Cette hypothèse soulève toutefois une question concernant les types racinaires. Dans un système racinaire complexe, les différents types racinaires n'ont pas forcément les mêmes caractéristiques de ramification, de mortalité et d'absorption d'eau et de nutriments. Un taux moyen de ramification et de mortalité était suffisant pour nos trois cas d'étude du chapitre 5, mais il est possible d'imaginer que cela pose des problèmes pour des systèmes racinaires de certains arbres forestiers possédant un nombre important d'ordres de ramification. Il faudrait dans ce cas, là recourir à une autre approche comme par exemple un modèle de plusieurs équations décrivant chacune l'évolution d'un type racinaire considéré [42], ou bien un modèle mixte gérant les racines de structure par un modèle de structure (de type RootTyp [87] ou AMAPsim [8]) pour simuler les racines de structure, et un modèle de densité pour la simulation des racines les plus fines [18].

6.1.2 Conditions aux limites et initiales

En ce qui concerne la condition aux limites de la première couche horizontale, on a choisi des conditions de Dirichlet homogène. En effet, cette première couche de sol est située à environ 5cm de la surface. Le fait de considérer une condition de Dirichlet homogène dans cette couche vient du fait que c'est une zone où se développent au cours du temps, quelques racines en nombre négligeable par rapport au nombre total d'apex du système. On a donc décidé de garder cette zone vide au cas où un couplage avec la partie aérienne serait établie. Dans ce cas, on peut imaginer que cette couche joue un rôle dans le développement du système souterrain, notamment par la prise en compte d'un flux entrant dépendant de la quantité d'eau de pluie s'immiscant dans le sol par exemple.

Dans notre modèle continu, on a choisi une condition initiale à support compact dont l'aire vaut 1, correspondant à 1 apex à l'instant initial. Par exemple, dans le cas du maïs et du système centralisé, on a défini quatre mailles au centre du domaine ayant chacune 1/4 pour valeur du nombre d'apex (paragraphes 5.4 et 5.5). Ceci signifie qu'il existe une chance sur quatre de trouver le premier apex racinaire dans une de ces quatre mailles. Avec une hypothèse de sol homogène pour le terme de la réaction, les profils générés sont donc symétriques. Les moyennes de plusieurs profils de densités extraites des simulateurs d'architecture racinaire (AMAPsim et RootTyp), peuvent être considérées symétriques. Ce choix de condition initiale est donc cohérent. Les modèles continus de croissance racinaire recensés dans la littérature (cf paragraphe 2.2.2), ne mentionnent pas le type de condition initiale utilisée, excepté le modèle de Bastian [10] qui utilise une condition n'étant pas à support compact, qui est formulée par l'équation (2.21). Le problème des fonctions qui ne sont pas à support compact est qu'elles limitent l'action des opérateurs du modèle. Une fonction à support compact est, par définition, une fonction définie dans une (ou plusieurs) zone(s) de l'espace et vaut zéro partout ailleurs. Si on choisit une fonction lisse, la densité initiale est définie sur tout le domaine (même si localement, les valeurs peuvent être extrêmement faibles). Or la réaction, dans la plupart des modèles continus de croissance racinaire, s'appliquent de manière proportionnelle à la densité locale de sortie. Dans ce cas, elle s'applique alors sur tout le domaine. Le fait de choisir une fonction à support compact oblige l'utilisateur à prendre en compte les opérateurs conservatifs qui permettent l'exploration du domaine. En imposant une fonction initiale à support compact correspondant au premier apex apparu dans une maille précise (cf cas d'étude 1) ou une fonction initiale type créneau permettant de donner la probabilité de trouver le premier apex dans cette zone (cf cas d'études 2 et 3), les paramètres d'advection et de diffusion sont caractéristiques du développement racinaire.

6.1.3 Méthode numérique

Des méthodes numériques efficaces existent pour simuler une équation d'advection-diffusion-réaction linéaire. Elles sont basées sur des méthodes non standards (voir chapitre 2 du livre [74]), et peuvent même traiter des cas avec un opérateur de réaction non linéaire [58]. Cependant, notre modèle doit être le plus général possible et il n'est pas

exclu que les paramètres du modèle peuvent devenir non linéaires, notamment quand ce modèle sera couplé à un modèle de transfert de nutriments dans le sol. La méthode numérique que l'on a utilisée est donc la méthode de splitting d'opérateurs [53] permettant de résoudre numériquement les opérateurs séparément (paragraphe 4.2.2). Elle peut permettre la simulation d'une équation non linéaire. L'erreur de splitting n'est toutefois pas négligeable dans les cas d'étude 2 et 3, où les trois opérateurs physiques sont simulés simultanément. Cependant, l'erreur de splitting et d'approximation des schémas numériques n'ont pas tendance à augmenter avec le temps. Dans le premier cas d'étude, en prenant en compte uniquement l'advection et la réaction, les opérateurs commutent, ce qui conforte le choix de ne pas considérer l'opérateur de diffusion.
En ce qui concerne les schémas numériques utilisés, le schéma exact de la réaction et le schéma TRBDFγ, avec le choix du magic choice (paragraphe 4.3.3 et 4.3.4) sont des schémas stables et indépendants du pas de temps. Le schéma exact, étant issu de la solution analytique de l'équation de réaction (4.14), est le meilleur choix que l'on puisse faire. Quant au schéma de diffusion, il est très intéressant d'un point de vue numérique et pratique. La matrice de diffusion est en effet symétrique (figure 4.6), ce qui permet d'utiliser une factorisation de Cholesky pour sa résolution numérique, réduisant le temps de calcul. De plus, contrairement au choix standard $\gamma = 2$, le magic choice ($\gamma = 2 - \sqrt{2}$) réduit le temps de calcul en permettant une seule fois le calcul d'une matrice inverse, utilisée deux fois dans la formule discrétisée (4.31). Il entraîne aussi un élargissement de la région de stabilité (paragraphe 4.3.3). Ces deux schémas numériques de réaction et de diffusion, sont aussi très intéressants d'un point de vue calibration. Ils ne sont en effet pas contraints par les paramètres du modèle. Afin de répondre à des problématiques biologiques, il est donc possible, avec l'utilisation de ces deux schémas, d'imposer des contraintes de pas de temps et d'espace.
Le schéma numérique d'advection choisi est un schéma limité. Il est contraint par la condition CFL [24], mais aussi par le choix d'un limiteur de flux. En effet, avec un schéma décentré ("upwind method"), il est nécessaire d'utiliser un limiteur de flux afin d'éviter la diffusion numérique de ce schéma (paragraphe 4.4.1). Cependant le choix du limiteur de flux que l'on veut ajouter au schéma décentré est toujours délicat. Même si notre choix est cohérent dans le sens où l'on choisit un limiteur rapide à calculer, limitant la diffusion numérique sans déformer le profil, le schéma numérique est relativement contraint. On a pu voir dans les résultats du système décentralisé que le paramètre $a1$ dans la deuxième phase atteignait une valeur proche de la valeur maximale imposée par la CFL (paragraphe 5.5.3). Ceci montre dans ce cas, la limite de ce schéma numérique. Le paramètre de diffusion vertical permet de corriger cet effet. Cependant, si jamais on connaît le champ des vitesses de croissance d'un type racinaire dans le sol via un simulateur ou des observations, il faut pouvoir intégrer ces valeurs biologiques dans les paramètres et notamment dans l'opérateur d'advection. Pour le moment, si ces valeurs ne satisfont pas la condition CFL, on ne peut pas intégrer cette connaissance biologique. Il serait donc intéressant de réfléchir à un nouveau schéma d'advection stable, évitant les oscillations et la diffusion numériques, et permettant d'élargir la région de stabilité. Pour cela, on pourrait par exemple tester le schéma CTU et voir s'il correspond aux attentes [106].

6.2 Résultats

6.2.1 Confrontation à des données d'architecture

Le modèle continu est confronté dans le chapitre 5 à des données simulées par des logiciels décrivant l'architecture racinaire pas à pas. Ces modèles sont basés sur la connaissance biologique du développement de l'architecture racinaire. Ce choix vient du fait que les simulateurs utilisés, AMAPsim [8] et RootTyp [87], sont calibrés à l'aide de données observées sur le terrain. Ces données ont permis de définir des lois de probabilités de ramification, de croissance, etc. Les écarts types des séries de données permettent la simulation de la variabilité observée en terme de distance d'entre-noeuds, de probabilité de ramification, etc. En effet, le système d'eucalyptus utilisé dans le cas d'étude 1, provient de l'observation de plusieurs systèmes racinaires de cette espèce dans le même milieu [104]. La variabilité observée a donc du sens vu que les systèmes racinaires poussent dans des environnements similaires, même si dans la réalité les conditions locales ne sont jamais identiques. En ce qui concerne le système racinaire du maïs (cas d'étude 2), les paramètres de RootTyp ont été calibrés à l'aide d'une importante base de données sur cette espèce [83, 85, 86, 89, 90]. Il prend donc en compte les différentes observations effectuées dans la littérature et donc la variabilité observée est moyennée. De plus, on peut constater qu'un profil de densité racinaire d'une espèce est hétérogène, même s'il pousse dans des conditions agronomiques et contrôlées. En effet, tant que le système racinaire a les ressources nécessaires, il n'utilise pas tout son potentiel de croissance. L'hétérogénéité de développement observée pour un même système dans un environnement contrôlé, montre que le système a une variabilité génétique dans l'expression des processus de croissance. De plus, cette hétérogénéité peut être due à des conditions locales du sol à l'échelle microscopique, non observable. Ceci justifie le fait de réaliser des moyennes de plusieurs profils avec leur variabilité. Cela permet de simuler un profil moyen donnant des probabilités de trouver localement la densité d'apex considérée, dans un environnement "idéal". Il est donc possible d'étudier et de caractériser les effets sur le développement racinaire d'un sol hétérogène, sachant que le comportement moyen du système est connu dans un sol homogène.
Afin d'éviter des protocoles expérimentaux trop complexes, on a tout intérêt à s'appuyer sur la connaissance architecturale intégrée dans ces modèles de structure, calibrés sur plusieurs données d'une même espèce dans des environnements relativement similaires. Ceci permet d'obtenir des comportements moyens de différents systèmes simulés par le modèle calibré en sol supposé homogène, et ainsi de pouvoir tester, à l'aide de nouveaux protocoles, la réaction de ces systèmes dans des environnements où l'hétérogénéité du milieu est contrôlée. Ceci va permettre l'étude de la modification des paramètres du modèle continu qui caractérisera l'adaptation du système dans un milieu limitant.

6.2.2 Méthode de calibration

Dans la méthode de calibration par phase, on effectue tout d'abord une étude temporelle consistant à résoudre l'opérateur de réaction au cours du temps (une méthode de simplex est suffisante). Une fois les paramètres de la réaction optimisés, on les fixe

et on effectue le processus de calibration pour les opérateurs d'advection et de diffusion simultanément, à l'aide d'une méthode de recuit simulé. Cette méthode d'optimisation nécessite peut être des améliorations. En effet, elle converge en théorie, vers l'optimum global avec le bon choix de température (décroissance logarithmique). En pratique ce processus d'optimisation permet de balayer un ensemble important de valeurs à tester, mais demande un grand nombre d'itérations afin de converger. Le temps de calcul de l'optimum peut en être affecté, surtout dans les exemples en 3D.

La méthode de calibration utilisée dans le chapitre 5 est une méthode basée sur la définition de phases de développement. Ces phases sont obtenues à l'aide de la connaissance du développement du système racinaire. En effet, l'élagage de types racinaires portant plusieurs types, entraîne une évolution du comportement du système. L'élagage est souvent visible dans les profils de densités (voir cas d'étude 1 et 3). Il est caractérisé par le déplacement d'une zone relativement dense dans l'espace, induisant un changement dans le comportement des paramètres du modèle, particulièrement en ce qui concerne l'opérateur d'advection. Ces phases sont aussi visibles à l'aide de l'étude du nombre total d'apex moyen dans le système. En effet, cette courbe subit des variations en fonction de la production d'apex au cours du temps. On a observé une croissance exponentielle au début de la croissance du système caractérisée par la mise en place de tous les types racinaires. Une fois ces types établis, les racines les plus fines, ayant des durées de vie plus courtes, meurent. Puis vient la mortalité de types de racines portant d'autres types de racines, leur élagage entraînant la mortalité de tous les apex portés par ce type. A ce moment là la production racinaire devient linéaire et décroît ensuite au cours du temps (voir cas d'études 1, 2, 3), jusqu'à atteindre la nécrose totale du système.

Les pas de temps et d'espace pour la calibration du modèle sont les mêmes que ceux issus de l'extraction des données simulées. Ce choix a été réalisé dans un souci de simplicité. Cependant, on aurait très bien pu prendre des pas de temps plus petits que ceux utilisés dans l'extraction et calculer l'erreur entre le modèle et les données sur quelques pas de temps. On a vu dans les résultats 2D du maïs (paragraphe 5.4.2), qu'en réduisant le pas de temps, une erreur se cumulait. Cette erreur est due à l'erreur du splitting qui augmente avec le nombre d'itérations, mais aussi à l'accumulation d'erreurs d'approximation des schémas, particulièrement celui de l'advection. Une calibration spatio-temporelle du maïs avec un pas de temps de $\Delta t = 0.1j$, donne approximativement les mêmes valeurs de paramètres qu'avec un pas de temps plus grand.
Le choix du pas d'espace est important. On a choisi un pas d'espace identique à ceux utilisés en agronomie ($5cm$ pour les systèmes de plantes). Un pas d'espace tendant vers zéro pour l'extraction, entraîne des profils de densités tendant vers l'architecture racinaire. Il est donc important d'avoir des schémas non contraints par ces pas d'espace et de temps, afin de pouvoir leur imposer des valeurs différentes, afin de répondre à des questionnements biologiques de manière rapide et efficace.

6.2.3 Un pas en avant vers la généricité

Le modèle continu (4.9) a été testé sur trois systèmes racinaires à développement différent. Le premier cas d'étude concerne les racines horizontales d'eucalyptus avec leurs réseaux de racines fines. Ces systèmes ont la particularité d'être dominés par une racine principale, ce qui par hypothèse, est contrôlé par l'opérateur d'advection dans la direction de croissance de l'apex de cette racine. C'est la première fois dans la littérature que ce type de système racinaire est calibré par un modèle continu [17]. De plus, le modèle continu (4.9) est le premier modèle mathématique, à gérer spatialement l'élagage racinaire. Ce cas d'étude permet de montrer qu'il est possible de simuler d'autres types de systèmes racinaires que ceux des monocotylédones.

Le modèle continu (4.9) a été ensuite calibré sur des données simulées, en considérant la densité locale du nombre d'apex pour un système centralisé de type maïs. Les résultats ont montré que le système racinaire du maïs subissait l'effet du géotropisme. Or, les auteurs du modèle d'advection-diffusion-réaction de l'article [93], ont conclu qu'il n' y avait pas de tendance au géotropisme pour les racines de ce système. Cependant, leurs expériences sont basées sur des plantations de maïs dans des pots de culture ayant pour dimension $12 \times 24cm$. Ils émettent l'hypothèse que la non-observation du géotropisme est peut être due à la petite taille des pots. Les simulations du maïs à l'aide du logiciel RootTyp, ainsi que les observations de terrain utilisées dans le modèle de [93], montrent que les systèmes racinaires atteignent $24cm$ de profondeur (limite du pot), au bout de $10j$ de croissance après émergence des premières racines. On peut donc supposer qu'au moment où les racines adventives atteignent la profondeur maximale du pot, elles ne peuvent plus croître verticalement. Le système racinaire, ayant encore besoin de se développer afin d'assurer la croissance et la floraison de la partie aérienne, s'adapte aux conditions limitantes du pot et développe ainsi un comportement différent afin d'exploiter les espaces les plus vides. Il va donc se développer horizontalement, créant un système semblant diffus dans toutes les directions. Ce principe fonctionne pour beaucoup de plantes qui s'adaptent à des contraintes de sol.

En ce qui concerne le troisième cas d'étude, les simulations de la croissance du système décentralisé par RootTyp est basé sur des observations de représentations architecturales effectuées par Kutschera [60]. La calibration de ce système par le modèle continu (4.9) montre que la production d'apex ne peut être gérée comme une condition aux limites localisée et jouant le rôle de source d'émission, simplification utilisée dans l'article [52]. Ce système est contrôlé par un fort déplacement des rhizomes dans une couche horizontale au niveau de la graine (phénomène pris en compte par la diffusion horizontale), ceux-ci développant des racines orthotropes plongeant verticalement dans le sol et se ramifiant. Les sources d'émission racinaire évoluent dans l'espace au cours du temps, et sont des points sources dépendant de la présence des rhizomes dans la couche horizontale au niveau de la graine. Même si les résultats numériques ne reproduisent pas exactement le développement du profil, le modèle continu permet de caractériser cet effet horizontal plus important dans la couche au niveau de la graine que dans le reste du domaine.
Il serait intéressant de tester les connaissances acquises par le système décentralisé afin

de calibrer le modèle continu sur un système racinaire d'arbre développant des racines ayant différentes stratégies de croissance. Par exemple, le palmier développe des racines plagiotropes, orthotropes et agéotropes [55, 56]. On pourrait imaginer simuler un effet de diffusion horizontale important en surface, afin de développer les racines plagiotropes, et un effet d'advection dans la zone centrale sous la graine (voir le système racinaire simulé sur la figure 5.1).

6.3 Perspectives

6.3.1 Méthode d'apprentissage sur d'autres systèmes

Les résultats des cas d'étude 2 et 3 montrent qu'il est possible de considérer un domaine découpé en zones dépendant de 4 paramètres (voir la figure 5.31). Le découpage spatial pour les paramètres du modèle demande une expertise numérique. En effet, si on a la connaissance des phases biologiques de développement, il est possible de faire des tests de découpage sur chacune des phases et voir si des phases consécutives donnent a peu près le même découpage du domaine afin de les regrouper en une seule phase. Par contre sans connaissances à priori, et même avec la notion de phases définies sur l'intervalle de temps de la simulation, il est préférable de commencer par une calibration par pas de temps (paragraphe 5.1.2), afin de voir l'évolution des paramètres et du découpage du domaine. Cela permet de trouver les différentes zones caractéristiques du développement du système. On a pu voir dans les trois cas d'études, que l'étude temporelle consistant à optimiser l'opérateur de réaction uniquement, permettait d'obtenir le nombre d'apex total présents dans le système, au cours du temps. La vitesse de croissance de cette courbe (gradient), montre qu'il est possible de définir des phases par rapport à ces courbes. En effet, le début du développement du système correspond à une croissance exponentielle du nombre d'apex. Durant cette phase, le système met en place sa structure avec tous les ordres racinaires. Ensuite débute la mortalité des racines les plus fines n'ayant pas un impact considérable sur la vitesse de croissance du nombre d'apex total. Enfin, la mortalité de types portant d'autres types débutent, entraînant un effet d'élagage visible au niveau spatial (voir cas d'étude 1 et 3), mais aussi au niveau temporel. En effet, la vitesse de croissance du nombre d'apex ralentit jusqu'au début de la nécrose du système. Cette méthode permettrait de tester le modèle sur d'autres systèmes racinaires, sans connaissance à priori de son comportement.

6.3.2 Couplages

Le modèle continu (4.9) calibré sur les données architecturales peut permettre la prédiction du comportement du système dans un environnement variable. En effet, le modèle a été calibré à partir de simulateurs de croissance basés sur le développement de l'architecture des systèmes racinaires. Ces développements se font dans le cadre de sols supposés homogènes. Les paramètres du modèle obtenus après le processus de calibration sont les paramètres caractéristiques du système dans un environnement non limitant. Du coup, il est possible d'étudier le changement de ces paramètres dans l'espace et le

temps en fonction de la fertilité du sol. Par exemple, pour le maïs, il serait intéressant et utile, de réaliser des protocoles où l'hétérogénéité des conditions du milieu est contrôlée, et d'observer la réaction du système racinaire au cours du temps. Ceci nous permettrait de calibrer le modèle continu sur ces données afin de comprendre comment évoluent les paramètres du modèle.
L'étude préliminaire a permis de tester le couplage avec une équation de transfert d'eau et de nutriments (Chapitre 3). Il est aussi possible de coupler une équation de ce type avec le modèle continu (4.9), et d'intégrer des réactions du système, comme par exemple l'adaptation de la croissance racinaire face à des déficits en eau [6]. Identiquement au modèle de Bastian [10], le siège du couplage avec l'eau et les nutriments s'effectuerait dans l'opérateur de réaction. En effet, le système racinaire a tendance à intensifier son activité de ramification dans des zones riches [94]. Ceci permettrait la spatialisation du phénomène de réaction. Dans ce cas, la commutation des opérateurs de réaction n'est plus systématique, ce qui souligne l'importance d'avoir un modèle continu calibré dans un sol homogène. Il suffirait de fixer les valeurs des paramètres d'advection et de diffusion et de calibrer uniquement un coefficient d'absorption racinaire dans la réaction, et de voir si les résultats suffisent. Si cette approche ne donne pas des résultats satisfaisants, il faut considérer l'effet de l'hétérogénéité du sol dans les opérateurs conservatifs. Dans l'article [51], les auteurs utilisent un coefficient de diffusion dépendant des conditions locales du milieu. En effet, il est possible de supposer qu'un système racinaire se développant dans un milieu où les nutriments sont répartis de manière hétérogène, va avoir tendance à exploiter les zones riches par diffusion spatiale. Ceci nous permettrait de savoir si la diffusion change en fonction du milieu ou si le fait de considérer une ramification dépendante du milieu est suffisant avec les hypothèses de notre modèle continu. De plus, l'efficacité d'absorption d'eau par les racines dépend du type de racine considéré [35, 54]. Si le modèle continu proposé ne permet pas de reproduire la réaction d'un système racinaire possédant un nombre relativement important de types racinaires, à son environnement hétérogène en terme de concentration en eau et nutriments, il serait intéressant de proposer un modèle de densité basé sur différentes équations dépendant chacune d'un type donné. Cette approche se formaliserait de la même manière que le modèle de Dupuy *et al.* [42], à savoir chaque équation a des paramètres liés au type racinaire correspondant.

Identiquement à l'étude préliminaire effectuée au chapitre 3, il est possible de considérer des effets d'impédance du sol dans le modèle continu (4.9). Il suffit d'ajouter un terme décroissant dans les opérateurs conservatifs, en fonction de la profondeur du sol par exemple. De plus, ce type d'approche permet la simulation à l'échelle d'une population. En effet, il est possible de considérer plusieurs sources de modèles continus (4.9), ayant leurs propres valeurs d'advection, de diffusion et de réaction suivant le système racinaire considéré, afin de simuler, à l'échelle d'une parcelle, la compétition racinaire. Le formalisme mathématique pour prendre en compte cette compétition a été étudié de manière conceptuelle dans le chapitre 3. Tester la réaction d'un système en compétition avec un autre est tout de même primordial pour améliorer ce formalisme. En effet, pour le moment, quand deux systèmes rentrent en compétition, ils se développent localement,

jusqu'à atteindre une valeur maximale. Une fois cette valeur atteinte, les deux systèmes ne ramifient plus dans cette zone de compétition (chapitre 3). Ceci soulève tout de même une question biologique primordiale avant de faire des simulations à grande échelle : comment réagissent les systèmes racinaires en compétition ? Développent-ils leur biomasse non produite dans la zone en compétition, dans une autre zone sans compétition ? Se développent-ils plus en profondeur ou en surface ? Ces questions dépendent des systèmes racinaires considérés. Leur adaptation ne sera pas la même suivant l'espèce et le milieu. En conséquence, avant d'envisager la prédiction à grande échelle, il est indispensable d'utiliser des données déjà existantes, ou de réaliser des protocoles permettant de répondre à ces questions de manière globale.

En ce qui concerne les applications en éco-ingénierie et plus particulièrement les problèmes de stabilité des pentes par la plantation d'arbres [26, 44], les racines de structure et racines fines ayant des fonctions principales différentes, il serait intéressant de réfléchir à un modèle de croissance racinaire hybride, couplant les approches de modèles de structure et modèles continus. En effet, le modèle de structure pourrait générer le développement des grosses racines permettant l'ancrage de l'arbre et conférant au sol une plus grande résistance au cisaillement. Le modèle continu simulerait les réseaux de racines fines absorbantes, portées par ces racines de structure. Le formalisme associé aux racines fines pour cette approche de modélisation, a été présenté dans l'étude préliminaire (chapitre 3).
Dans un future lointain, il serait intéressant d'intégrer le développement spatio-temporel des systèmes racinaires dans les simulations plante-entière. Par exemple, le logiciel structure-fonction Greenlab [112] fournit, en plus de l'architecture aérienne, la quantité de biomasse allouée dans tous les compartiments de la plante, dont le système souterrain. Cette notion de biomasse allouée au système racinaire peut permettre de contraindre le volume du système racinaire. Ce couplage donnerait un potentiel maximum de croissance racinaire dans le sol en fonction des conditions hors sol, permettant ainsi de mieux comprendre les interactions entre la partie aérienne et la partie souterraine.

Annexes

Annexe A : rappels sur les θ-schémas

Soit l'équation suivante :

$$\frac{du}{dt} = g(u,t)$$

On choisit ici un θ-schéma pour illustrer les notions d'erreur et de stabilité car il est assez général dans le sens où l'on peut retrouver un schéma explicite (si $\theta = 0$), un schéma implicite (si $\theta = 1$) et des schémas semi-implicites comme par exemple le schéma de Crank Nicholson avec $\theta = 1/2$. Le θ-schéma associé à l'équation peut s'écrire de la manière suivante :

$$u_{k+1} = u_k + \Delta t(1-\theta)g(u_k,t) + \Delta t\theta g(u_{k+1},t_{k+1})$$

Cette discrétisation est l'approximation de la solution exacte donnée par :

$$u(t_{k+1}) = u(t_k) + \Delta t(1-\theta)g(u(t_k),t_k) + \Delta t\theta g(u(t_{k+1}),t_{k+1}) + \rho_k$$

où ρ_k est un résidu à l'ordre 2, encore appelé erreur de troncature. L'erreur globale correspond à $\epsilon_k = u(t_k) - u_k$. Dans le cas linéarisé ($g(u,t) = \lambda u$), on obtient :

$$\epsilon_{k+1} = \epsilon_k + (1-\theta)\lambda\Delta t\epsilon_k + \theta\lambda\Delta t\epsilon_{k+1} + \rho_k$$

λ est une valeur propre de la matrice jacobienne $J = \frac{\partial g}{\partial u}$. Si on pose :

$$G(z) = \frac{1+(1-\theta)z}{1-\theta z}$$

l'erreur s'écrit :

$$\epsilon_{k+1} = G(\lambda\Delta t)\epsilon_k + \delta_k$$

où $\delta_k = (1-\theta\lambda\Delta t)^{-1}\rho_k$ est appelée l'erreur locale, erreur effectuée sur un pas de temps. On appelle "fonction de stabilité", la fonction $G(z)$ de la variable complexe (pour généraliser) $z \in \mathbb{C}$. Dans le cas linéarisé, on a :

$$u_{k+1} = G(\lambda\Delta t)u_k$$

Pour $\lambda \leq 0$, lorsque le problème est linéarisé, la perturbation décroît. On peut s'attendre à la même propriété dans le cas discrétisé, c'est pourquoi on définit les méthodes A-stables pour lesquelles l'ensemble $\mathbb{C}^-$ est contenu dans le domaine de stabilté :

$$S = \{z \in \mathbb{C}, |G(z)| \leq 1\}$$

On peut montrer que la θ-méthode est A-stable pour $\theta \geq 1/2$. Sinon il est suffisant de vérifier que $\lambda \Delta t \in S$ pour garantir la stabilité du schéma.
On parle de L-stabilité quand on a $G(\infty) = 0$. Cela correspond en pratique au cas asymptotique $\lambda \Delta t >> 1$.

Annexe B : schéma d'advection-diffusion

On considère une équation de conservation d'advection diffusion, d'une quantité $u(x, y, z, t)$ dont on sait que l'advection ne se fait que dans la direction z et la diffusion dans toutes les directions de l'espace. On peut l'écrire de la manière suivante :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\partial_z(v_z u) + \nabla . D \nabla u$$

On va utiliser la méthode TR-BDFγ pour les deux opérateurs :

$$\text{TR :} \qquad u^{n+\gamma} = u^n + \tfrac{\gamma \Delta t}{2}(\mathcal{L}^n(u^n) + \mathcal{L}^n(u^{n+\gamma})) \tag{6.1}$$

$$\text{BDF}\gamma : \quad u^{n+1} = \tfrac{1}{2-\gamma}\left(\tfrac{1}{\gamma}u^{n+\gamma} - \tfrac{(1-\gamma)^2}{\gamma}u^n + (1-\gamma)\Delta t \mathcal{L}^n(u^{n+1})\right) \tag{6.2}$$

où l'opérateur $\mathcal{L} = \mathcal{A} + \mathcal{D}$ est la somme des opérateurs d'advection et de diffusion. En supposant que la vitesse dans la direction z est positive, on peut approximer la partie advective par :

$$\partial_z(v_z u) = \frac{V_{i,j,k+1/2} u_{i,j,k} - V_{i,j,k-1/2} u_{i,j,k-1}}{\Delta z}$$

De plus, on choisit le magic choice défini dans le paragraphe 4.3.3. La matrice à calculer, a une forme similaire à la matrice de l'opérateur de diffusion définie par la figure 4.6, sauf qu'on rajoute les termes d'advection de manière décentrée dans les diagonales $Diag1(I)$ et $Diag4(I)$ dans l'algorithme 3 (paragraphe 4.3.3). Un des inconvénients numériques de cette approche est qu'on ne peut plus utiliser les propriétés de symétrie de cette matrice, permettant l'utilisation par exemple, de la factorisation de Cholesky.

Bibliographie

[1] Acock B., Pachepsky Ya. A., 1996, *Convective-diffusive model of two-dimensional root growth and proliferation*, Plant and Soil 180 : 231-240.

[2] Adiku S. G., Braddock R.D., Rose C.W., 1996, *Simulating root growth dynamics*, Environmental Software 11 : 99-103.

[3] Aguirrezabal L.A.N., Tardieu F., 1996, *An architectural analysis of the elongation of field-grown sunflower root systems. Elements for modelling the effects of temperature and intercepted radiation*, Journal of Experimental Botany, vol.47, No.296 : 411-420.

[4] Amann H., 1986, *Semigroups and Nonlinear Evolution Equations*, Linear Algebra and its Applications 84 : 3-32.

[5] Angot P., Bruneau C.H., Fabrie P., 1999, *A penalization method to take into account obstacles in incompressible viscous flows*, Numerische Mathematik 81 : 497-520.

[6] Asseng S., Ritchie J.T., Smucker A.J.M., Robertson M.J., 1998, *Root growth and water uptake during water deficit and recovering in wheat*, Plant and Soil 201 : 265-273.

[7] Atger C., 1992, *Essai sur l'architecture racinaire des arbres*, Thèse de Doctorat, Université Montpellier II.

[8] Barczi J.F., Rey H., Caraglio Y., De Reffye P., Barthélémy D., Dong Q.X. and Fourcaud T., 2007, *AmapSim : a structural whole-plant simulator based on botanical knowledge and designed to host external functional models*, Annals of Botany : 1-14.

[9] Barthélémy D., Caraglio Y., 2007, *Plant architecture : a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny*, Annals of Botany 99 : 375-407.

[10] Bastian P., Chavarria-Krauser A., Engwer C., Jäger W., Marnach S., Ptashnyk M., 2008. *Modelling in vitro growth of dense root networks*, Journal of Theoretical Biology 254 : 99-109.

[11] Bengough A.G., 1997, *Modelling rooting depth and soil strength in a drying soil profile*, Journal of Theoretical Biology 186 : 327-338.

[12] Bengough A.G., Croser C., Pritchard J., 1997, *A biophysical analysis of root growth under mechanical stress*, Plant and Soil 189 : 155-164.

[13] Berntson G.M., 1992, *A computer program for characterizing root system branching patterns*, Plant and Soil 140 : 145-149.

[14] Berntson G.M., 1994, *Modelling root architecture : are there tradeoffs between efficiency and potential of resource acquisition ?*, New Phytologist 127 : 483-493.

[15] Bertsimas D., Tsitsiklis J., 1993, *Simulating Annealing*, Statistical Science 8 : 10-15.

[16] Blanchard D., Murat F., Redwane H., 1999, *Existence et unicité de la solution renormalisée d'un problème parabolique non linéaire assez général*, Compte Rendu de l'Académie des Sciences à Paris, Série I, p.575-580.

[17] Bonneu A., Dumont Y., Rey H., Jourdan C., Fourcaud T., 2011, *A minimal continuous model for simulating root growth and development at plant and population scales*, accepted paper in Plant and Soil.

[18] Bonneu A., Fourcaud T., Ducrot A., Langlais M., 2010, *Proposition of a conceptual density based model to describe fine roots networks in tree root system*,In PMA09 - Plant Modelling Applications. Eds. M Jaeger and B G Li. pp 18-25. IEEE Computer Society, Los Alamitos, California.

[19] Charles-Dominique T., Mangenet T., 2009, *Développements des systèmes racinaires de six monocotylédones cultivées*, Revue bibliographique 74p.

[20] Charles-Dominique T., Mangenet T., Rey H., Jourdan C., Edelin C., 2009, *Architectural analysis of root system of sexually vs. vegetatively propagated yam (Dioscorea rotundata Poir.), a tuber monocot*, Plant and Soil 317 : 61-77.

[21] Chavarria-Krauser A., Schurr U., 2004, *A cellular growth model for root tips*, Journal of Theorical Biology 230 : 21-32.

[22] Chopart J.L., Siband P., 1999, *Development and validation of a model to describe root length density of maize from root counts on soil profiles*, Plant and Soil 214 : 61-74.

[23] Clausnitzer V., Hopmans J.W., 1994, *Simultaneous modeling of transient three-dimensional root growth and soil water flow*, Plant and Soil 164 : 299-314.

[24] Courant, R., Friedrichs, K., Lewy, H., 1928, *Uber die partiellen Differenzengleichungen der mathematischen*, Physik. Math. Ann. 100 : 32-74.

[25] Coutts M.P., 1987, *Developmental processes in the tree root systems*, Canadian Journal of Forest Research 17 : 761-767.

[26] Danjon F., Barker D.H., Drexhage M., Stokes A., 2008, *Using three-dimensional plant root architecture in models of shallow-slope stability*, Annals of Botany 101 : 1281-1293.

[27] Danjon F., Fourcaud T., Bert D., 2005, *Root architecture and wind-firmness of mature Pinus pinaster*, New Phytologist 168 : 387-400.

[28] Danjon F., Reubens B., 2008, *Assessing and analysing 3D architecture of woody root systems, a review of methods and applications in tree and soil stability, resource acquisition and allocation*, Plant and Soil 303 : 1-34.

[29] Descombes S., 2001, *Convergence of a splitting method of high order for reaction-diffusion systems*, Mathematics of Computation 70(236) :1481-1501 (electronic).

[30] De Willigen P., Heinen M., Mollier A., Van Noordwijk M., 2002, *Two dimensional growth of a root system modelled as diffusion process.I.Analytical solutions*, Plant and Soil 240 : 225-234.

[31] Dharmaraja S., Wang Y., Strang G., 2009, *Optimal stability for trapezoidal-backward difference split-steps*, IMA Journal of Numerical Analysis 30 : 141-148.

[32] Di Perna R.J., Lions P.L., *Équations différentielles ordinaires et équations de transport avec des coefficients irréguliers*, Séminaire Equations aux Dérivées Partielles (1988-1989), no. 14, p. 9.

[33] Diggle A.J., 1988a, *ROOTMAP - a model in three dimensional coordinates of the growth and structure of fibrous root systems*, Plant and Soil 105 : 169-178.

[34] Diggle A.J., 1988b, in *ROOTMAP2.1 - A root growth simulation program*, Miscellaneous Publication No. 6188, Western Australian Department of Agriculture.

[35] Doussan C., Pagès L., Vercambre G., 1998, *Modelling of the hydraulic architecture of root systems : An integrated approach to water absorption-model description*, Annals of Botany 81 : 213-223.

[36] Drouet J.L., Pagès L., 2003, *GRAAL : a model of GRowth, Architecture and carbon ALlocation during the vegetative phase of the whole maize plant. Model description and parametrisation*, Ecological Modelling 165 : 147-173.

[37] Dunbabin V.M., Diggle A.J., Rengel Z., Van Hugten R., 2002, *Modelling the interactions between water and nutrient uptake and root growth*, Plant and Soil 239 : 19-38.

[38] Dupuy L., Fourcaud T., Lac P. and Stokes A., 2007, *A generic 3D finite element model of tree anchorage integrating soil mechanics and real root system architecture*, American Journal of Botany 94(9) : 1506-1514.

[39] Dupuy L., Fourcaud T., Stokes A., 2005, *A numerical investigation into the influence of soil type and root architecture on tree anchorage*, Plant and Soil 278 : 119-134.

[40] Dupuy L., Fourcaud T., Stokes A., Danjon F., 2005, *A density based approach for the modelling of root architecture : application to maritime pine (Pinus pinaster Ait.) root systems*, Journal of Theorical Biology 236 : 323-334.

[41] Dupuy L., Gregory P.J., Bengough A.G., 2010, *Root growth models : towards a new generation of continuous approaches*, Journal of Experimental Botany pp1-13.

[42] Dupuy L., Vignes M., McKenzie B., White P., 2010, *The dynamics of root meristem distribution in soil*, Plant, Cell and environement 33, 358-369.

[43] Fitter A.H., Stickland T.R., Harvey M.L., Wilson G.W., 1991, *Architectural analysis of plant root systems. 1.Architectural correlates of exploitation efficiency*, New Phytologist 118 : 375-382.

[44] Fourcaud T., Zhang X., Stokes A., Lambers H., Körner C., 2008, *Plant growth modelling and applications : the increasing importance of plant architecture in growth models*, Annals of Botany 101 : 1053-1063.

[45] 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 and Soil 218 : 159-171.

[46] Gerwitz A., Page E.R., 1974, *An empirical mathematical model to describe plant root systems*, Journal of Applied Ecology 11 : 773-781.

[47] Grant R.F., 1993a, *Simulation model of soil compaction and root growth. I. Model structure*, Plant and Soil 150 : 1-14.

[48] Grant R.F., 1993b, *Simulation model of soil compaction and root growth. II. Model performance and validation*, Plant and Soil 150 : 15-24.

[49] Guo Y., Ma Y., Zhan Z., Li B., Dingkuhn M., Luquet D., De Reffye P., 2006, *Parameter optimization and field validation of the functional-structural model Greenlab for maize*, Annals of Botany 97 : 217-230.

[50] Hackett C., Rose D.A., 1972, *A model of the extension and branching of a seminal root of barley, and its use in studying relations between root dimensions*, Australian Journal of Biological Science 25 : 669-679.

[51] Hayhoe H., 1981, *Analysis of a diffusion model for plant root growth and an application to plant soil-water uptake*, Soil Science 131 : 334-343.

[52] Heinen M., Mollier A., De Willigen P., 2003 *Growth of a root system described as diffusion numerical model and application*, Plant and Soil 252 : 251-265.

[53] Hundsdorfer W. and Verwer J., 2003, *Numerical solution of time-dependent advection-diffusion-reaction equations*, Springer series in Computational Mathematics, vol. 33, 471 pp.

[54] Javaux M., Schröder T., Vanderborght J., Vereecken H., *Use of three-dimensional detailed modeling approach for predicting root water uptake*

[55] Jourdan C. and Rey H., 1997a, *Modelling and simulation of the architecture and development of the oil-palm (Elaeis guineensis Jacq.) root system. I The model*, Plant and Soil 190, 217-233.

[56] Jourdan C. and Rey H., 1997b. *Modelling and simulation of the architecture and development of the oil-palm (Elaeis guineensis Jacq.) root system. II Estimation of root parameters using the RACINES postprocessor*, Plant and Soil 190, 235-246.

[57] Jourdan C., Rey H., Guédon Y., 1995, *Architectural analysis and modelling of the branching process of the young oil-palm root system*, Plant and Soil 177 : 63-72.

[58] Kojouharov H. and Chen B., 1999, *Nonstandard methods for the convective-dispersive transport equation with nonlinear reactions*, In : John Wiley and Sons, Inc., Numerical Methods Partial Differential Equations vol 15, issue 6 : 617-624.

[59] Kokutse N., Fourcaud T., Kokou K., Neglo K., Lac P., 2006, *3D numerical modelling and analysis of the influence of forest structure on hill slopes stability*, in Marui Hea ed., Interpraevent 2006 : Disaster Mitigation of Debris Flows, Slope Failures and Landslides, 561-567, Niigata, Japan.

[60] Kutschera L., 1960, *Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen*. DLG Verlag, Frankfurt am main, Germany.

[61] Kutschera L. and Lichtenegger E., Wurzelatlas Mitteleuropäischer Grünlandpflanzen, 1992, Band 2. Pteridophyta und Dicotyledoneae. Teil 1.Morphologie, Anatomie, Ökologie, Verbreitung, Soziologie,Wirtschaft.Gustav Fischer, Stuttgart

[62] Lagarias J.C., Reeds J.A., Wright M.H., Wright P.E., 1998, *Convergence Properties of the Nelder-Mead Simplex Method in Low Dimensions*, SIAM Journal of Optimization 9 : 112-147.

[63] Lanser D. and Verwer J., 1999, *Analysis of operator splitting for advection-diffusion-reaction*, Journal of Computational and Applied Mathematics 111 : 201-216.

[64] Lecompte F., Ozier-Lafontaine H., Pagès L., 2001, *The relationships between static and dynamic variables in the description of root growth. Consequences for field interpretation of rooting variability*, Plant and Soil 236 : 19-31.

[65] Le Roux Y., 1994, *Mise en place de l'architecture racinaire d'Hevea brasiliensis - Etude comparée du semis et de la microbouture*. Thèse de Doctorat, Université d'Aix Marseille III.

[66] Leveque R.J., 2002, *Finite volume methods for hyperbolic problems*, Cambridge University Press, Cambridge.

[67] Levillain J., Thongo M'Bou A., Deleporte P., Saint-André, Jourdan C., 2011, *Is the simple auger coring method reliable for below-ground standing biomass estimation in Eucalyptus forest plantations ?*, Annals of Botany : 1-10.

[68] Lungley D.R., 1973, *The growth of root systems - a numerical computer simulation model*, Plant and Soil 38 : 145-159.

[69] Lynch J.P., 1995, *Root architecture and plant productivity*, Plant Physiol. 109 : 7-13.

[70] Lynch J.P., Nielsen K.L., Davis R.D. and Jablokow A.G., 1997, *SimRoot : Modelling and visualization of root systems*, Plant and Soil 188 : 139-151.

[71] Marchuk G.I., 1968, *Some applications of splitting-up methods to the solution of mathematical physics problems*, Aplikace Matematiky 13, 103-132

[72] Mayer K.U., Benner S.G. and Blowes D.W., *The reactive transport model Min3p : application to acid mine drainage generation and treatment - nickel rim mine site, Sudbury, Ontario*, University of Waterloo, Department of earth sciences.

[73] Meinen C., Hertel D., Leuschner C., 2009, *Biomass and morphology of fine roots in temperate broad-leaved forests differing in tree species diversity : is there evidence of below-ground overyielding ?*, Oecologia 161 : 99-111.

[74] Mickens R., 2000, *Applications of nonstandard finite difference schemes*, World Scientific.

[75] Mulia R., Dupraz C., Van Noordwijk M., 2010, *Reconciling root plasticity and architectural ground rules in tree root growth models with voxel automata*, Plant Soil 337 : 77-93.

[76] Murray J., 1990, *Mathematical Biology*, Biomathematics, vol. 19, 2nd ed., Springer-Verlag.

[77] Ozier-Lafontaine H., Lecompte F., Sillon J.F., 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 and Soil 209 : 167-180.

[78] Page R., Gerwitz A., 1974, *Mathematical models, based on diffusion equations, to describe root systems of isolated plants, row crops and swards*, Plant and Soil 41 : 243-254.

[79] Pagès L., 1995, *Growth patterns of the lateral roots of young oak (Quercus robur) tree seedlings. Relationship with apical diameter*, New Phytologist 130 : 503-509.

[80] Pagès L., 1999, *Root system architecture : from its representation to the study of its elaboration*, Agronomie 19 : 295-304.

[81] Pagès L., 2000, *How to include organ interactions in models of the root system architecture ? The concept of endogenous environment*, Annals of Forest Science 57 : 535-541.

[82] Pagès L., Aries F., 1988, *SARAH : modèle de simulation de la croissance, du développement et de lŠarchitecture des systèmes racinaires*, Agronomie 8(10) : 889-896.

[83] Pagès L., Jordan M.O., Picard D., 1989, *A simulation model of the three dimensional architecture of the maize root system*, Plant and Soil 119 : 147-154.

[84] Pagès L., Kervella J., 1990, *Growth and development of root systems : geometrical and srtuctural aspects*, Acta Biotheoretica 38 : 289-302.

[85] Pagès L., Pellerin S., 1994, *Evaluation of parameters describing the root system architecture of field grown maize plants (Zea mays L.). II. Density, length, and branching of first-order lateral roots*, Plant Soil 164, 169-176.

[86] Pagès L., Pellerin S., 1996, *Study of differences between vertical root maps observed in a maize crop and simulated maps obtained using a three-dimensional model of the root system architecture*, Plant Soil 182, 329-337

[87] Pagès L., Vercambre G., Drouet J.L., Lecompte F., Collet C., Le Bot J., 2004, *RootTyp : a generic model to depict and analyse the root system architecture*, Plant and Soil 258 : 103-119.

[88] Pavé A., 1994, *Modélisation en biologie et en écologie*, Aléas éditeur.

[89] Pellerin S., Pagès L., 1994, *Evaluation of parameters describing the root system architecture of field grown maize plants (Zea mays L.). I. Elongation of seminal and nodal roots and extension of their branched zone*, Plant Soil 164, 155-167.

[90] Pellerin S., Pagès L., 1996, *Evaluation in field conditions of a three-dimensional architectural model of the maize root system : comparison of simulated and observed horizontal root maps*, Plant Soil 178, 101-112.

[91] Porter J.R., Klepper B., Belford R.K., 1986, *A model (WHTROOT) which synchronizes root growth and development with shoot development for winter wheat*, Plant and Soil 92 : 133-145.

[92] Pregitzer K.S., DeForest J.L., Burton A.J., Allen M.F., Ruess R.W., Hendrick R.L., 2002, *Fine root architecture of nine north american trees*, Ecological Monographs 72(2) : 293-309.

[93] Reddy V.R., Pachepsky Ya.A., 2001, *Testing a convective dispersive model of two dimensional root growth and proliferation in a greenhouse experiment with mare plants*, Annals of Botany 87 : 759-768.

[94] Robinson D., 1996, *Resource capture by localized root proliferation : why do plants bother ?*, Annals of Botany 77 : 179-185.

[95] Rose D.A., 1983, *The description of the growth of roots systems*, Plant and Soil 75 : 405-415.

[96] Rubio G., Walk T., Ge T., Yan X., Liao H., Lynch J.P., 2001, *Root Gravitropism and Below-ground Competition among Neighbouring Plants : A Modelling Approach*, Annals of Botany 88 : 929-940.

[97] Silk W.K., Wagner K.K., 1980, *Growth-sustaining Water Potential Distributions in the Primary Corn Root*, Plant Physiology 66 : 859-863.

[98] Smaoui H., Radi B., 2002, *Comparative study of different advective schemes : Application to the MECCA model*, Environmental Fluid Mechanics 1 : 361-381.

[99] Somma F., Hopmans J.W., Clausnitzer V., 1998, *Transient three-dimensional modeling of soil water and solute transport with simultaneous root growth, root water and nutrient uptake*, Plant and Soil 202 : 281-293.

[100] Spek L.Y., Van Noordwijk M., 1994, *Proximal root diameter as predictor of total root size for fractal branching models. II. Numerical model*, Plant and Soil 164 : 119-127.

[101] Sportisse B., *An analysis of operator splitting techniques in the stiff case*, Journal of Computational Physics 161 : 140Ű168.

[102] Strang G., 1968, *On the construction and comparison of difference schemes*, SIAM Journal on Numerical Analysis, vol.5, No.3 : 506-517.

[103] Thaler P., Pagès L., 1998, *Modelling the influence of assimilate avaibility on root growth and architecture*, Plant and Soil 201 : 307-320.

[104] Thongo M'Bou A., Jourdan C., Deleporte P., Nouvellon Y., Saint-Andr*é* L., Bouillet J.P., Mialoundama F., Mabiala A., Epron D., 2008, *Root elongation in tropical Eucalyptus plantations : effect of soil water content*, Ann For Sci 65 : 609.

[105] Tobin B., Cermak J., Chiatante D., Danjon F., Di Iorio A., Dupuy L., Eshel A., Jourdan C., Kalliokoski T., Laiho R., Nadezhdina N., Nicoll B., Pagès L., Silva J., Spanos I., 2007, *Towards developmental modelling of tree root systems*, Plant Biosystems 141 : 481-501.

[106] Tran Q. H., 1998, *Schémas de type multidimensionnel en maillage déformé structuré pour l'advection scalaire linéaire I : CTU et Galerkin discontinus*, Rapport IFP 45163, Institut Français du Pétrole.

[107] Vercambre G., Pagès L., Doussan C., Habib R., 2003 *Architectural analysis and synthesis of the plum tree root system in an orchard usiong a quantitative modelling approach*, Plant and Soil 251 : 1-11.

[108] Wilderotter O., 2003, *An adaptive numerical method for the Richards equation with root growth*, Plant and Soil 251 : 255-267.

[109] Wilson B.F., 2000, *Apical control of branch growth and angle in woody plants*, American Journal of Botany 87(5) : 601-607.

[110] Wu L., McGechan M.B., McRoberts N., Baddeley J.A., Watson C.A., 2007, *SPACSYS : Integration of a 3D root architecture component to carbon, nitrogen and water cyclingŮModel description* Ecological Modelling 200 : 343-359.

[111] Wu L., McGechan M.B., Watson C.A., Baddeley J.A., 2005, *Developing existing plant root system architecture models to meet future agricultural challenges*, Advances in Agronomy 85 : 181-219.

[112] Yan H.P., Kang M.Z., De Reffye P., Dingkuhn M., 2004, *A dynamic, architectural plant model simulationg resource-dependent growth*, Annals of Botany 93 : 591-602.