

# Ecophysiologie et FSPM:

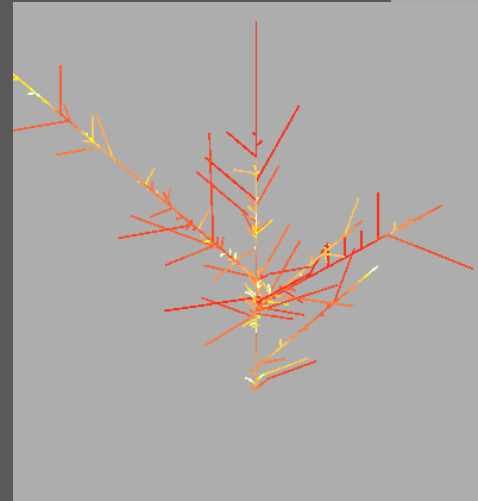
*La modélisation structure-fonction pour simuler la variabilité génotypique des flux et de l'allocation de carbone et d'hormones et leurs conséquences développementales : application au pommier*

Benoît Pallas

<sup>1</sup>INRA, UMR AGAP, Montpellier, France

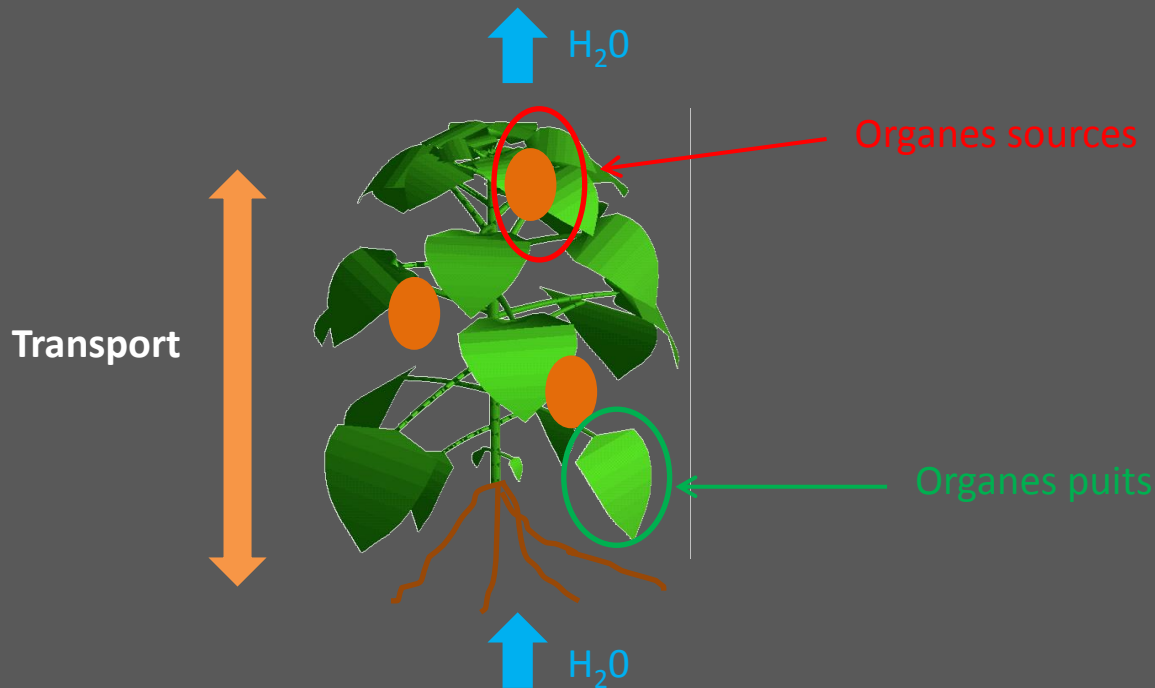


Module Agreenium: introduction à la modélisation  
structure fonction  
Mars 2018



# Flux dans les plantes

- Les flux de carbone, d'hormones et d'eau dans les plantes conditionnent une grande partie des processus **de développement et de croissance**.



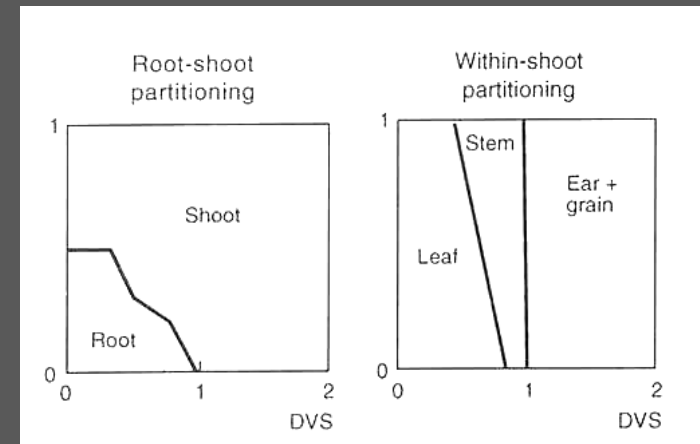
- **Objectif de la modélisation** : rendre compte des flux ou de l'allocation des ressources entre les différents organes de la plante.

# Flux et allocation et d'hormones dans les plantes

## Classification des modèles d'allocation et de flux de carbone (Lacointe, 2000)

### 1. Modèles basés sur des règles empiriques

- . Pas de description de l'architecture
- . Règles d'allocation simples
- . Plutôt utilisés pour les crop models.



*Goudriaan et Van Laar, 1994*

# Flux et allocation et d'hormones dans les plantes

## Classification des modèles d'allocation et de flux de carbone (Lacointe, 2000)

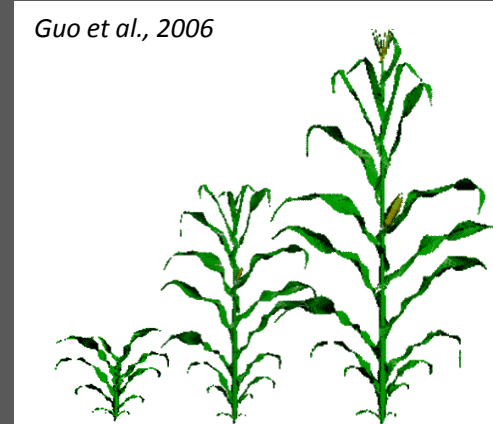
### 1. Modèles basés sur des règles empiriques

- . Pas de description de l'architecture
- . Règles d'allocation simples
- . Plutôt utilisés pour les crop models.

### 2. Modèles sources-puits

- . Basés sur la notion de force de puits
- . Prise en compte ou non des distances sources/puits
- . Pas d'explicitation des flux.

Guo et al., 2006



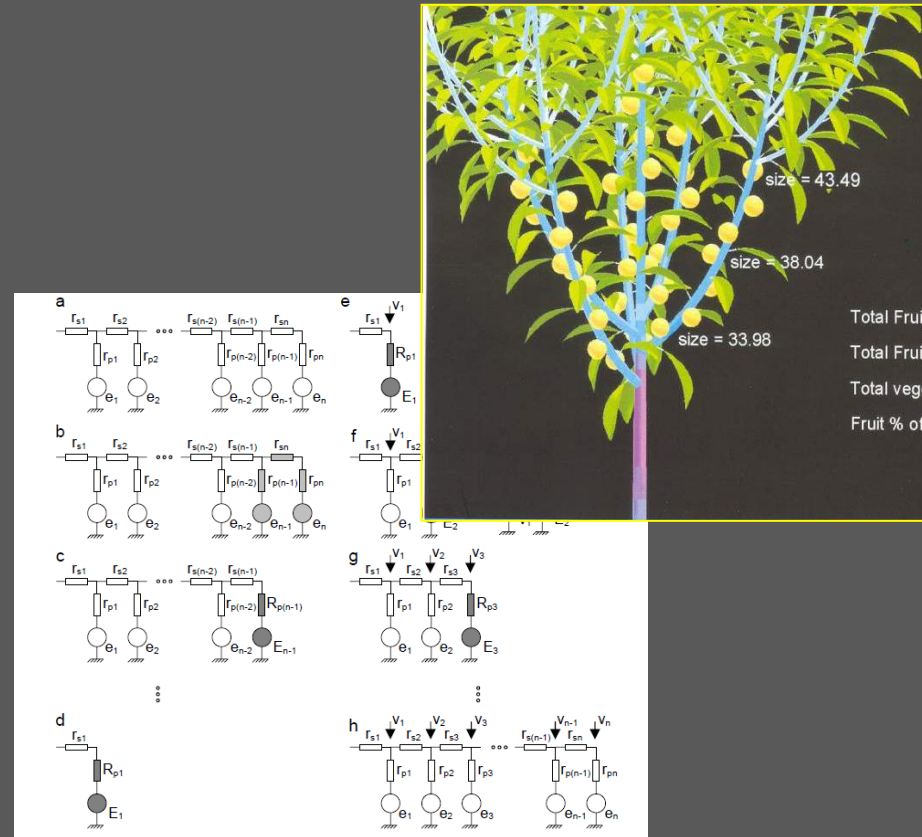
$$\Delta q_o(j, k, t) = P_o(k) \cdot f_o(j) \cdot \frac{Q(t)}{D(t)}$$

$q_o$ : la biomasse allouée à l'organe  $o$ ,  $P_o$ , la force de puits de l'organe  $o$ ,  $Q$ , l'offre en biomasse totale à l'échelle de la plante,  $D$ : la demande en biomasse totale à l'échelle de la plante.

# Flux et allocation et d'hormones dans les plantes

## Classification des modèles d'allocation et de flux de carbone (Lacointe, 2000)

1. Modèles basés sur des règles empiriques
  - . Pas de description de l'architecture
  - . Règles d'allocation simples
  - . Plutôt utilisés pour les crop models.
2. Modèles sources-puits
  - . Basés sur la notion de force de puits
  - . Prise en compte ou non des distances sources/puits
  - . Pas d'explicitation des flux.
3. Modèles « transport-resistance »
  - . Basés sur une analogie électrique
  - . Explication des flux et des concentrations locales en ressources



Allen et al., 2005; Prusinkiewicz et al., 2007

# Flux et allocation et d'hormones dans les plantes

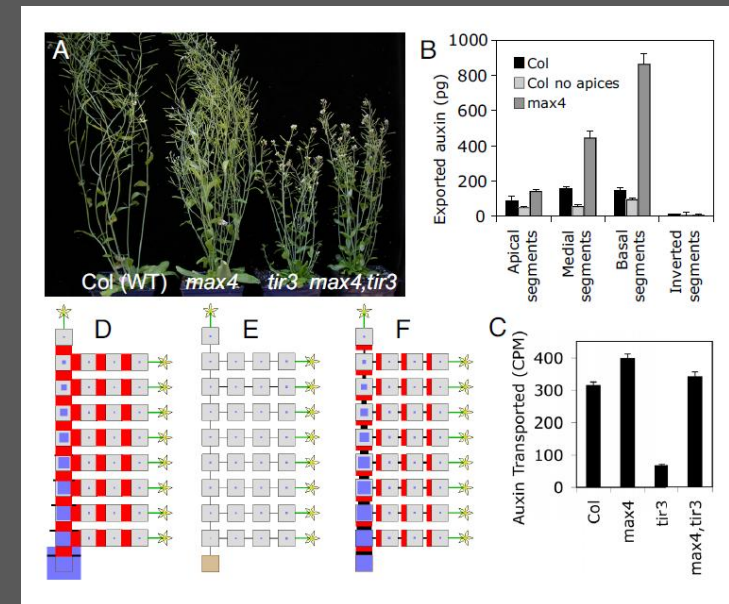
## Classification des modèles d'allocation et de flux de carbone (Lacointe, 2000)

1. Modèles basés sur des règles empiriques
  - . Pas de description de l'architecture
  - . Règles d'allocation simples
  - . Plutôt utilisés pour les crop models.
2. Modèles sources-puits
  - . Basés sur la notion de force de puits
  - . Prise en compte ou non des distances sources/puits
  - . Pas d'explicitation des flux.
3. Modèles « transport-resistance »
  - . Basés sur une analogie électrique
  - . Explicitation des flux et des concentrations locales en ressources

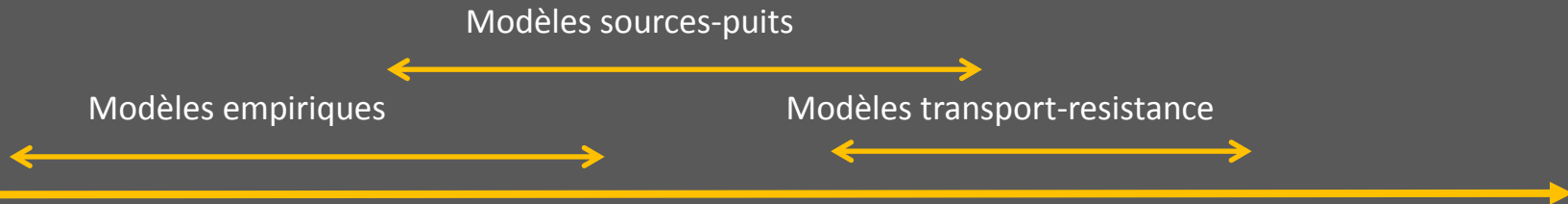
## Modélisation des flux d'hormones

Peu d'études

Principalement menées sur la modélisation du transport polarisé d'auxine



# Choix de l'échelle spatiale: différents degrés de représentation de la structure et de l'architecture de la plante



Plante  
entière

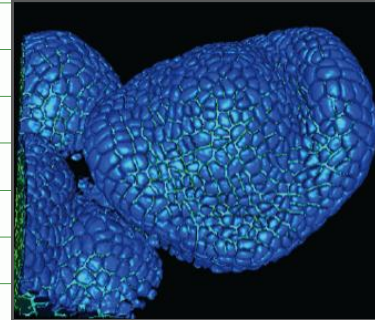
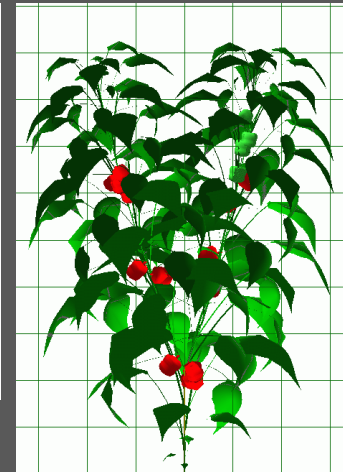
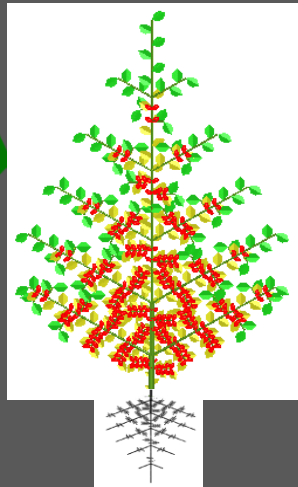
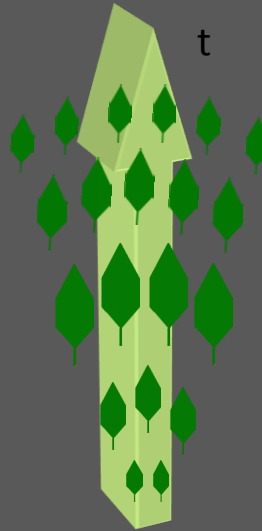
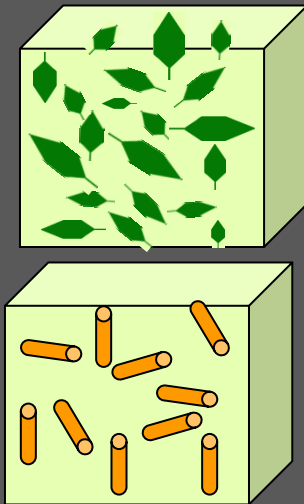
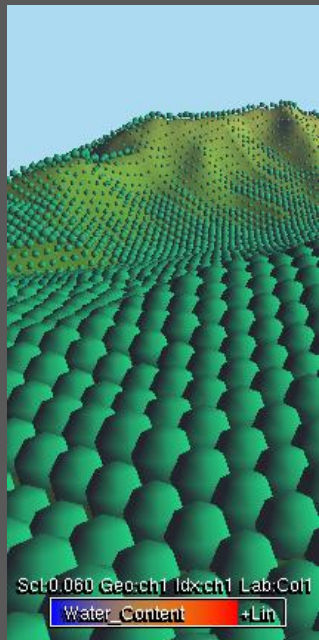
Comparti-  
ments

Organes  
(Phénologie)

Topologie

Géométrie 3D

Cellule



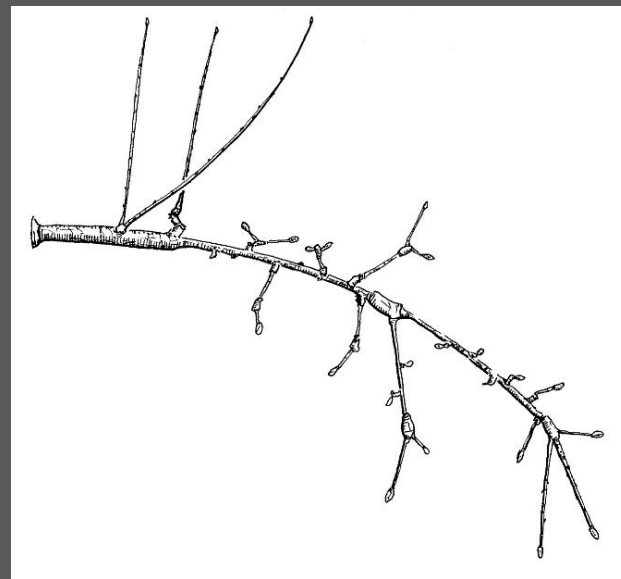
*Virtual plant team*

## Cas d'étude: le pommier.

- Le pommier est composée d'une population de pousses très hétérogènes :

- Pousses **végétatives**
- Pousses **reproductives**

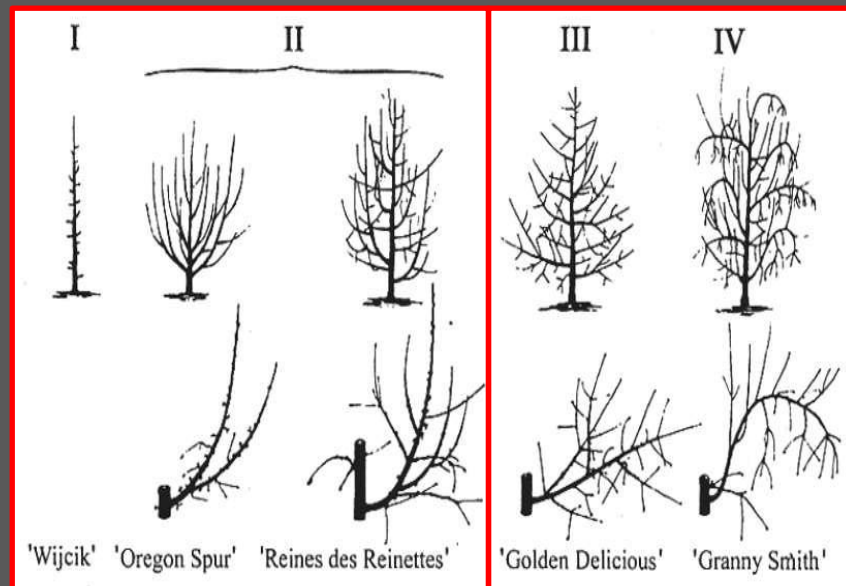
- + Forte variabilité des **longueurs** de pousses.



- Forte variabilité génotypique de l'architecture

- Liée à la variabilité des **dimensions des organes**, à la **succession** temporelle des **unités de croissance** et au **pattern de ramification**.

- La **variabilité des patterns de production** est associée à la variabilité architecturale.



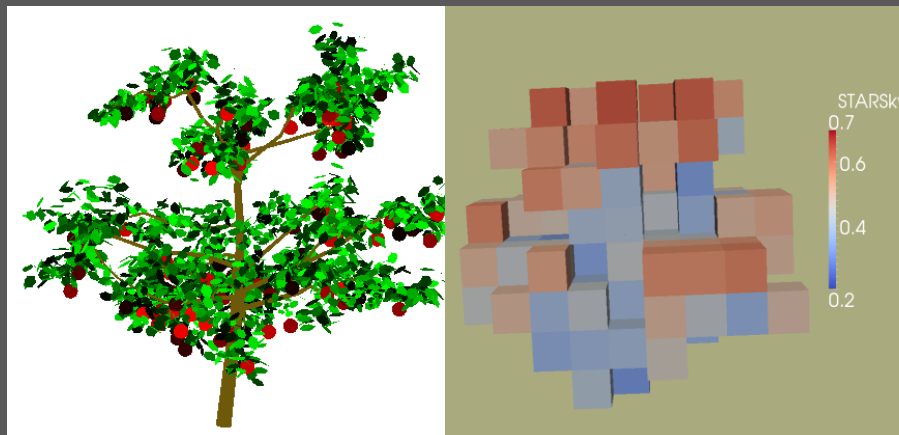
Types alternants

Types réguliers



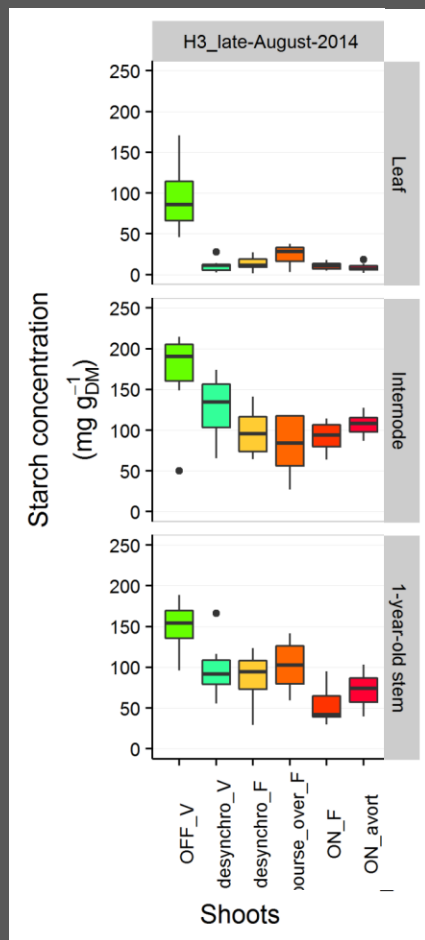
# Variabilité intra-plante du bilan carboné et de la production d'hormones

## Light interception



Pallas et al., 2015

## Starch concentration

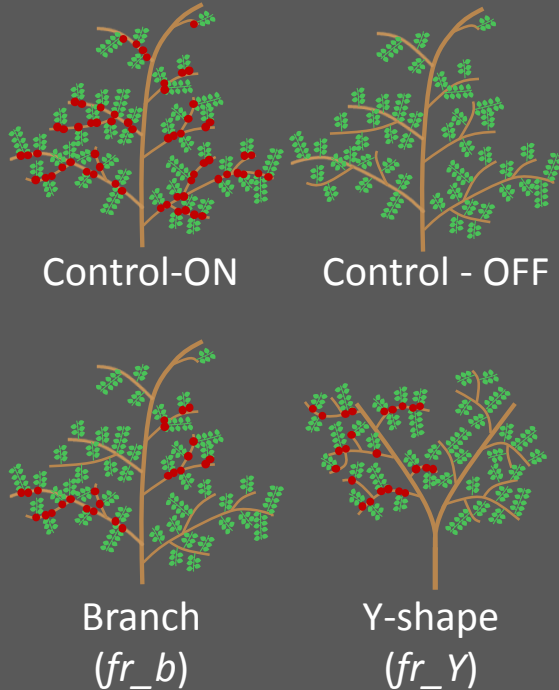


Pallas et al., 2018

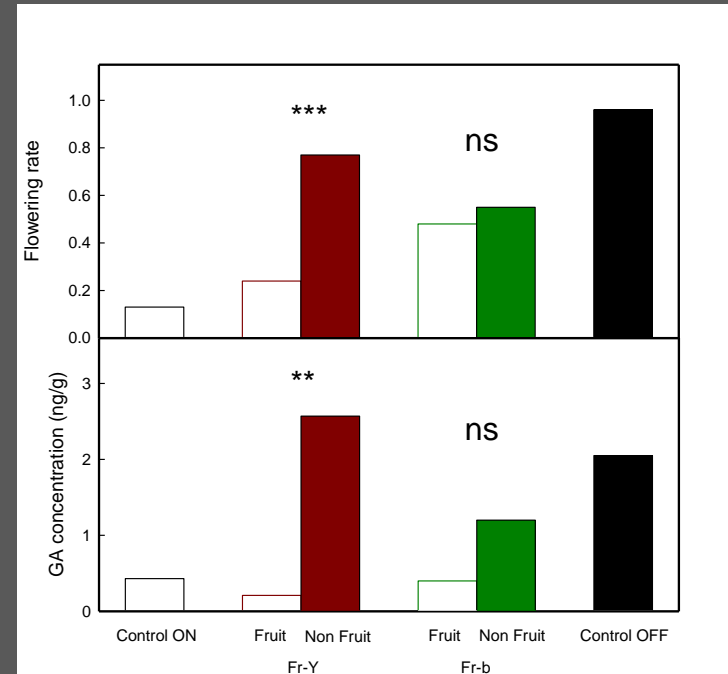
- Dans le cadre des arbres fruitiers, une **forte variabilité des conditions locales de disponibilités des ressources** ou de production d'hormones est observée au sein de l'arbre.
- Cette variabilité est associée aux patterns de floraison

# Variabilité intra-plante du bilan carboné et de la production d'hormones

50% fruit  
removal  
(2016)



*GA content and Floral induction*



*Pallas et al., 2017 and Belhassine thesis*

➤ Nécessité d'utiliser des modèles **explicitant les distances et les relations topologiques** entre les organes pour simuler la variabilité intra-arbre et inter-arbre des processus de croissance et développement.

# Objectifs de modélisation

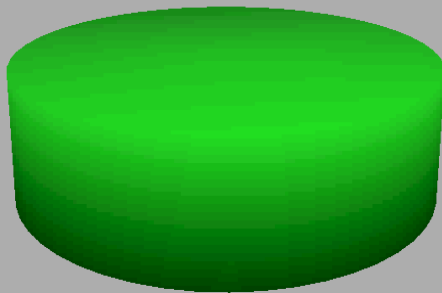
Simulations des flux (allocation) de carbone et de signaux  
inhibiteurs: application à la modélisation de la variabilité intra-  
arbre de la croissance des organes et processus d'induction  
florale



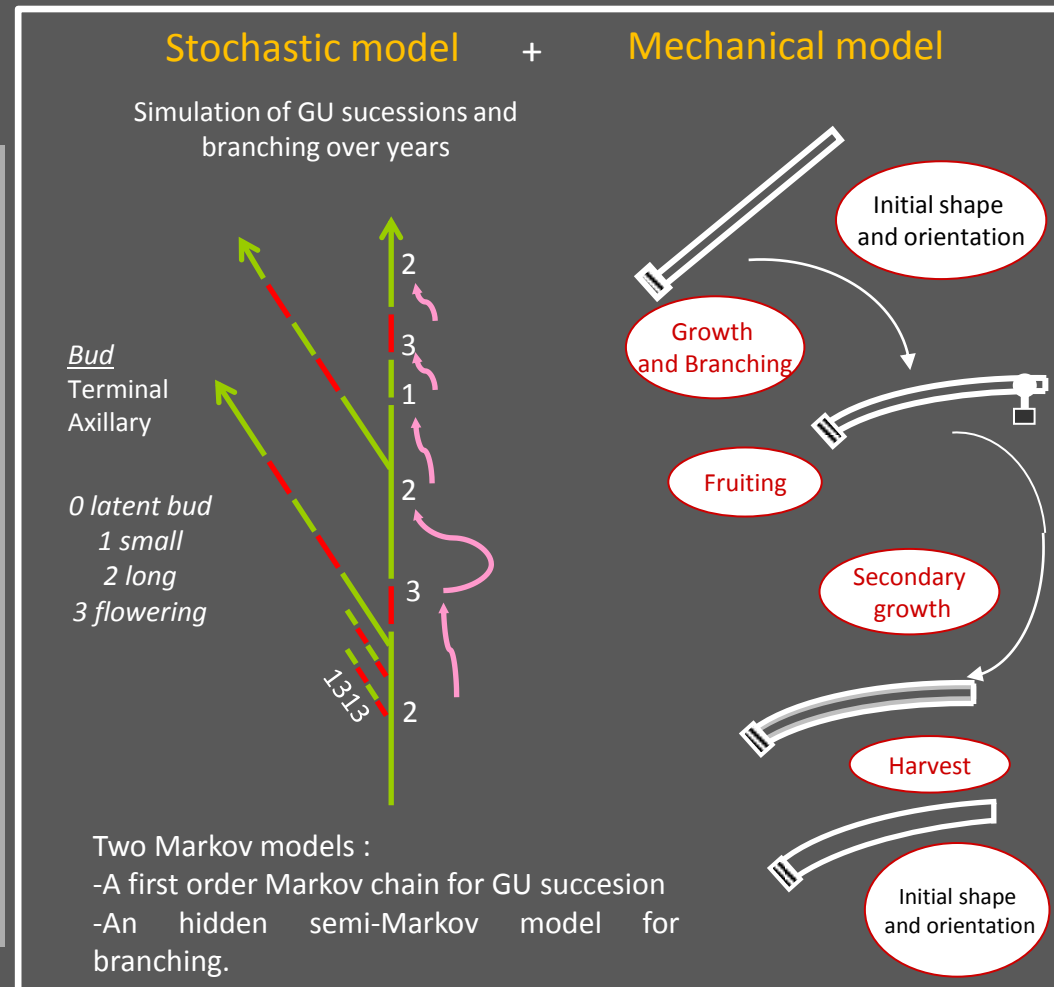
# Le modèle MAppleT

MappleT un modèle de simulation de l'architecture du pommier servant de base à la modélisation des flux et de l'allocation de carbone.

metamers : 0.000e+00  
leaves : 0.000e+00  
tla : 0.000e+00  
fruits : 0.000e+00  
fruitdw : 0.000e+00

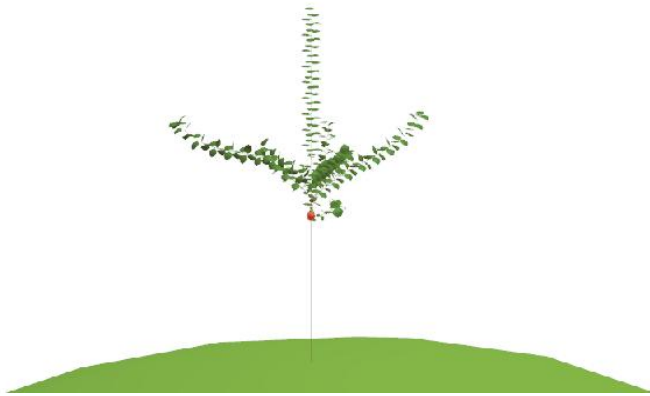


1994-1-14

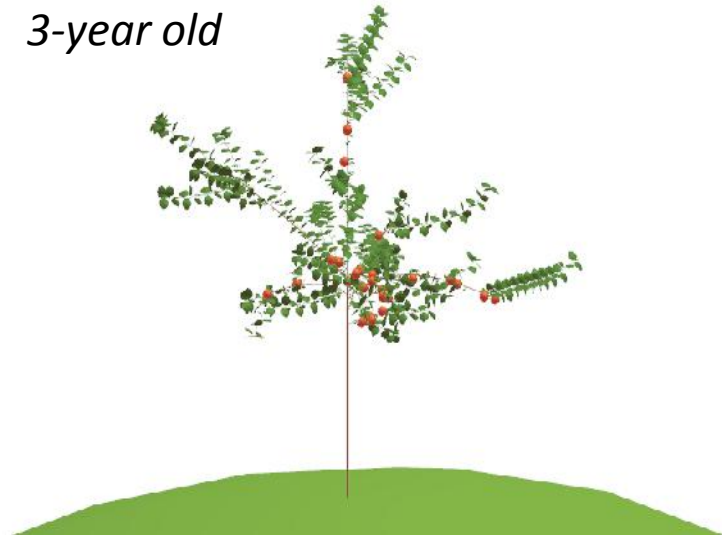


# MappleT outputs: tree structure over years

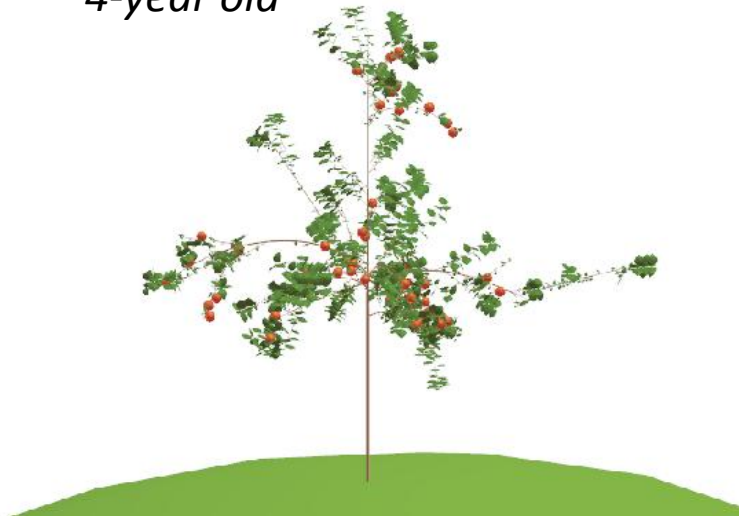
*2-year old*



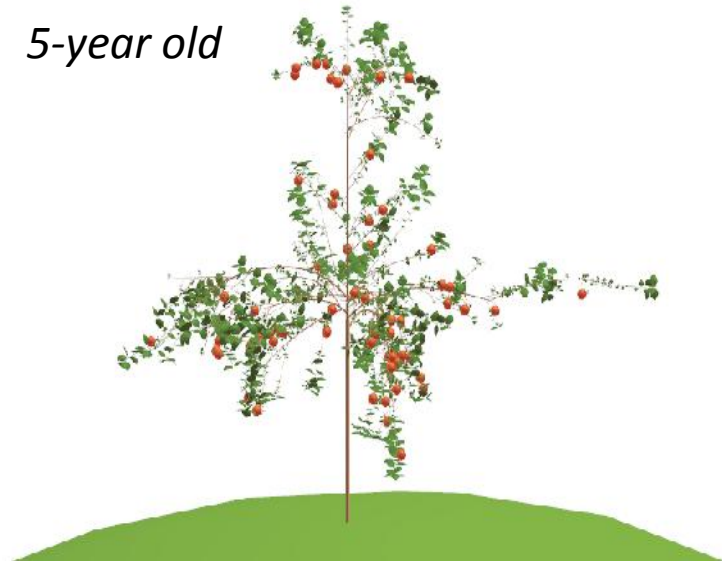
*3-year old*



*4-year old*



*5-year old*



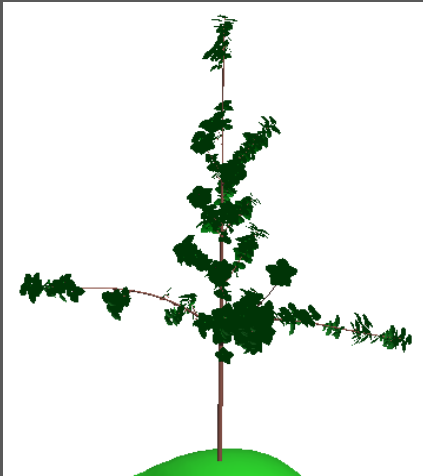
# Objectives

## Development of a modelling workflow

between

- MappleT (Simulation of tree architecture)
- Qualtree (Simulation of carbon allocation and resulting growth)

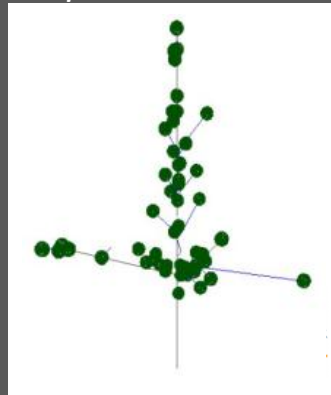
*MappleT* Simulation of tree architecture



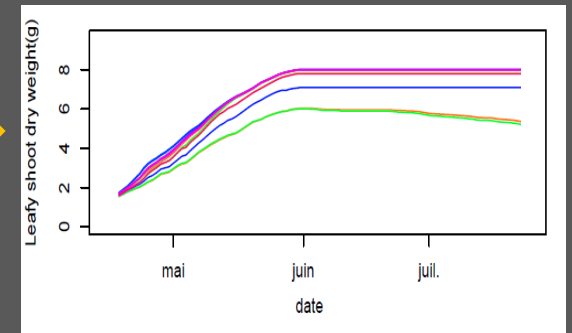
*File conversion*



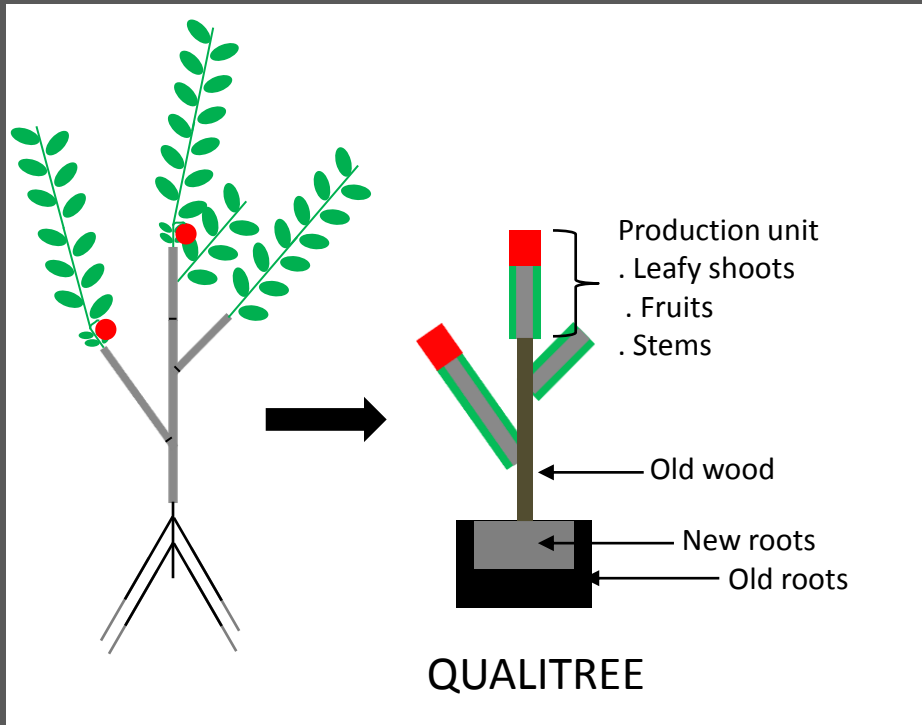
*Qualtree* database  
Input architecture



*Qualtree* simulation  
Growth and carbon fluxes



# Representation of the tree architecture in Qualitree

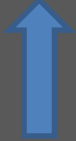


## Simplified representation of topology :

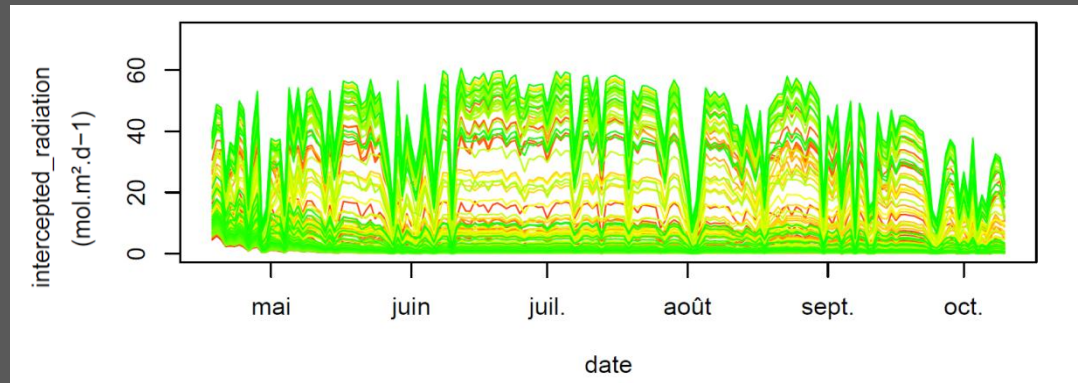
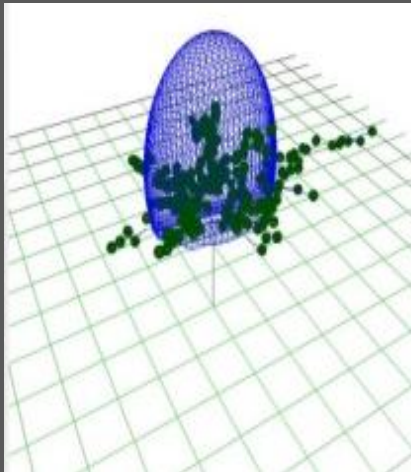
- Old roots, new roots and old wood compartments
- Production units correspond to 1yo shoots and gather leafy shoots, fruits and stem.
- Each production unit differs in terms of leafy shoot and fruit number.
- Within each production unit, leafy shoot, stem (1-year old internodes) and fruit compartments are taken into account.

# Light interception in Qualitree

Photosynthesis



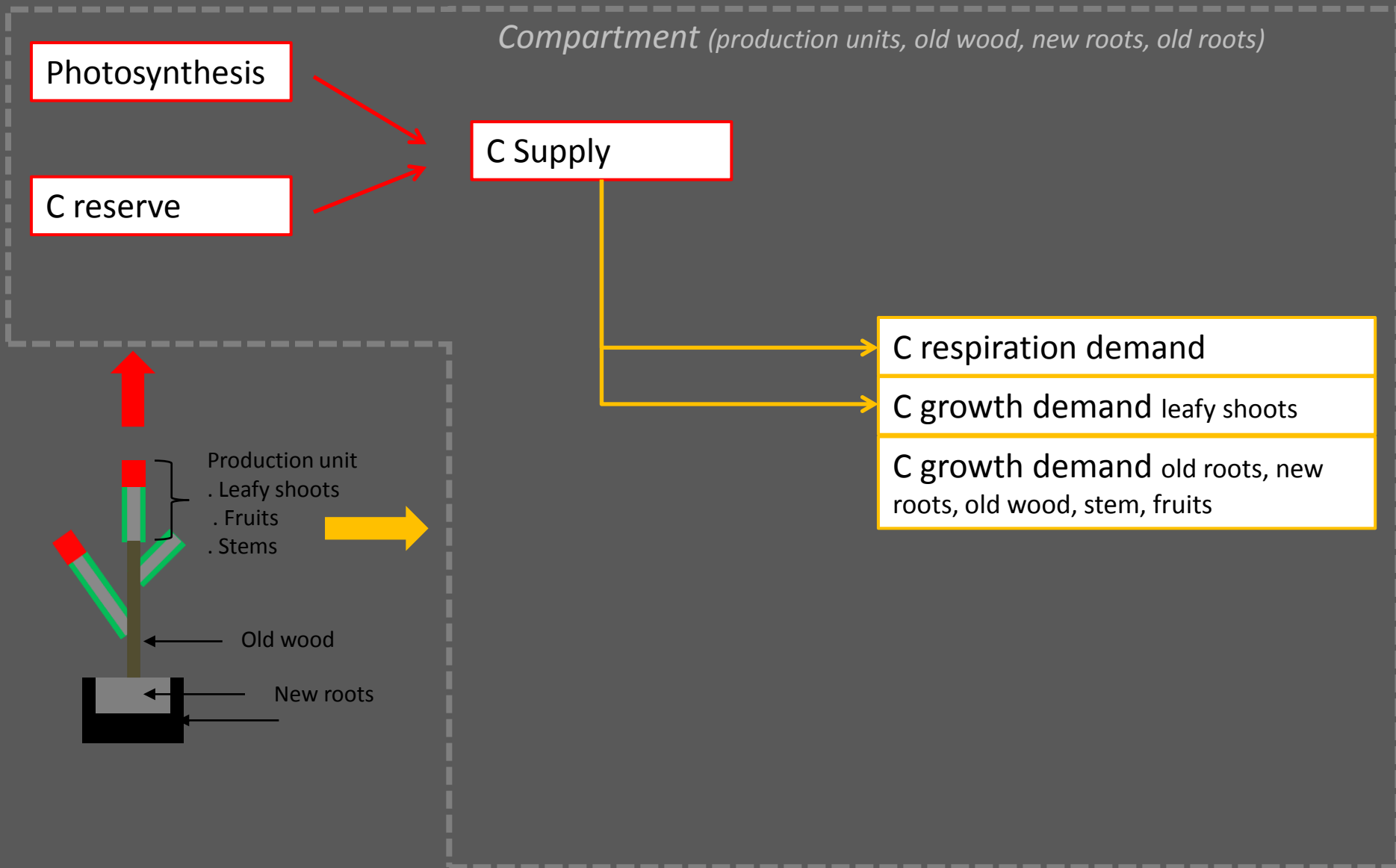
Light interception



*Turbid medium inside an ellipsoid covering 80% of total leaf area (implementation of this new shape for apple tree)*



# Carbon allocation in Qualitree



# Carbon allocation in Qualitree

*Compartment (production units, old wood, new roots, old roots)*

Photosynthesis

C reserve

C Supply

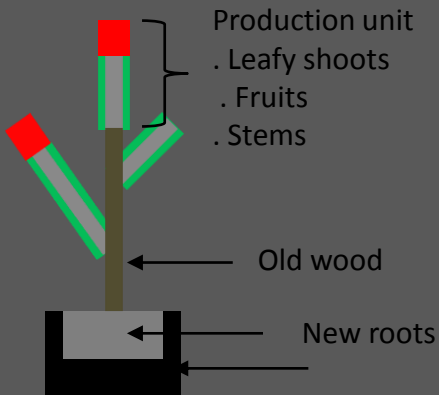
Remaining C Supply

Remaining C demand

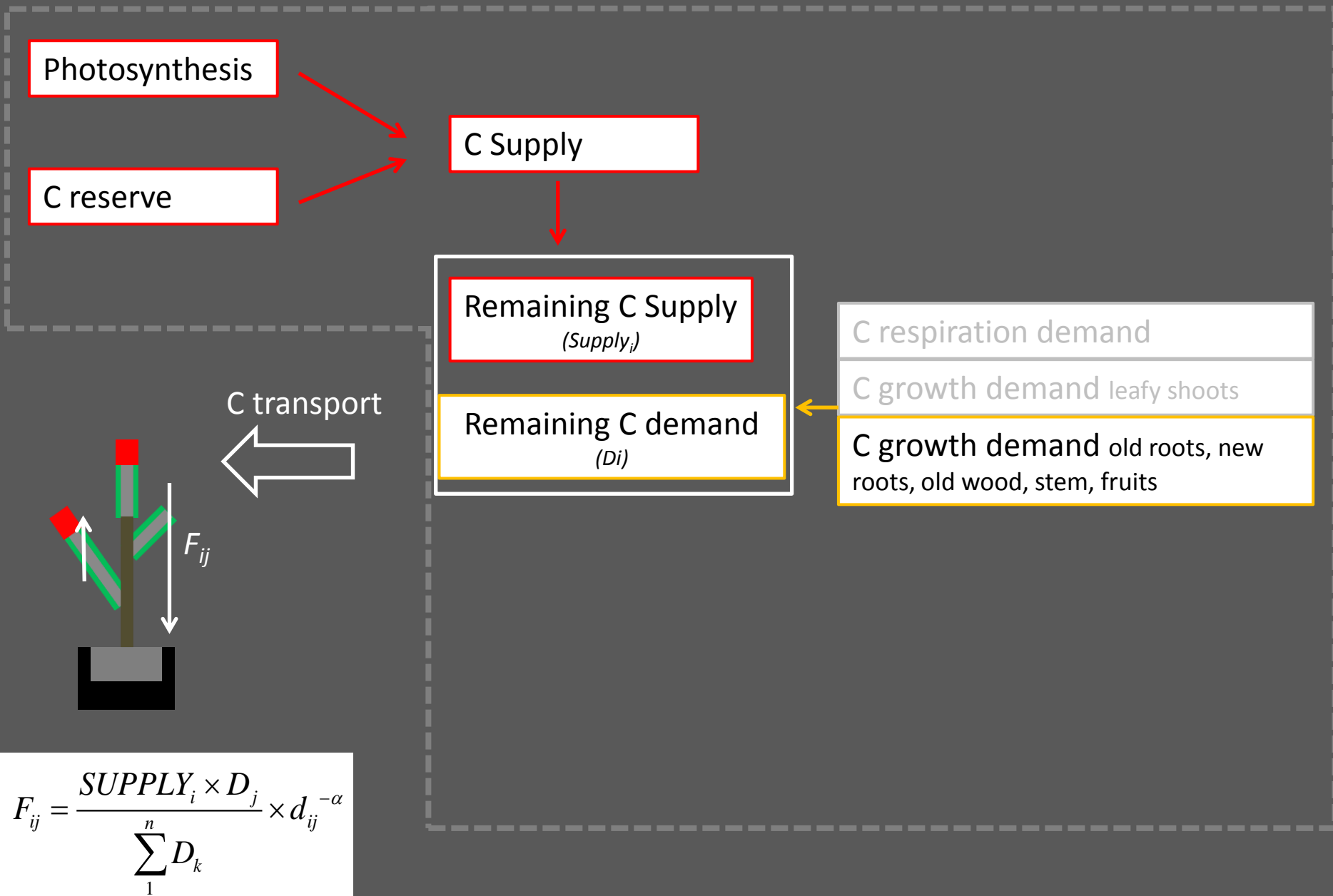
C respiration demand

C growth demand leafy shoots

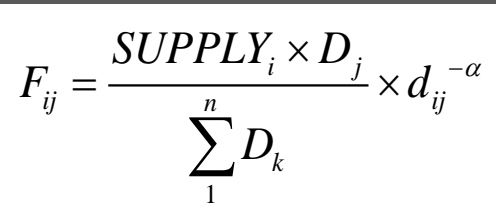
C growth demand old roots, new roots, old wood, stem, fruits



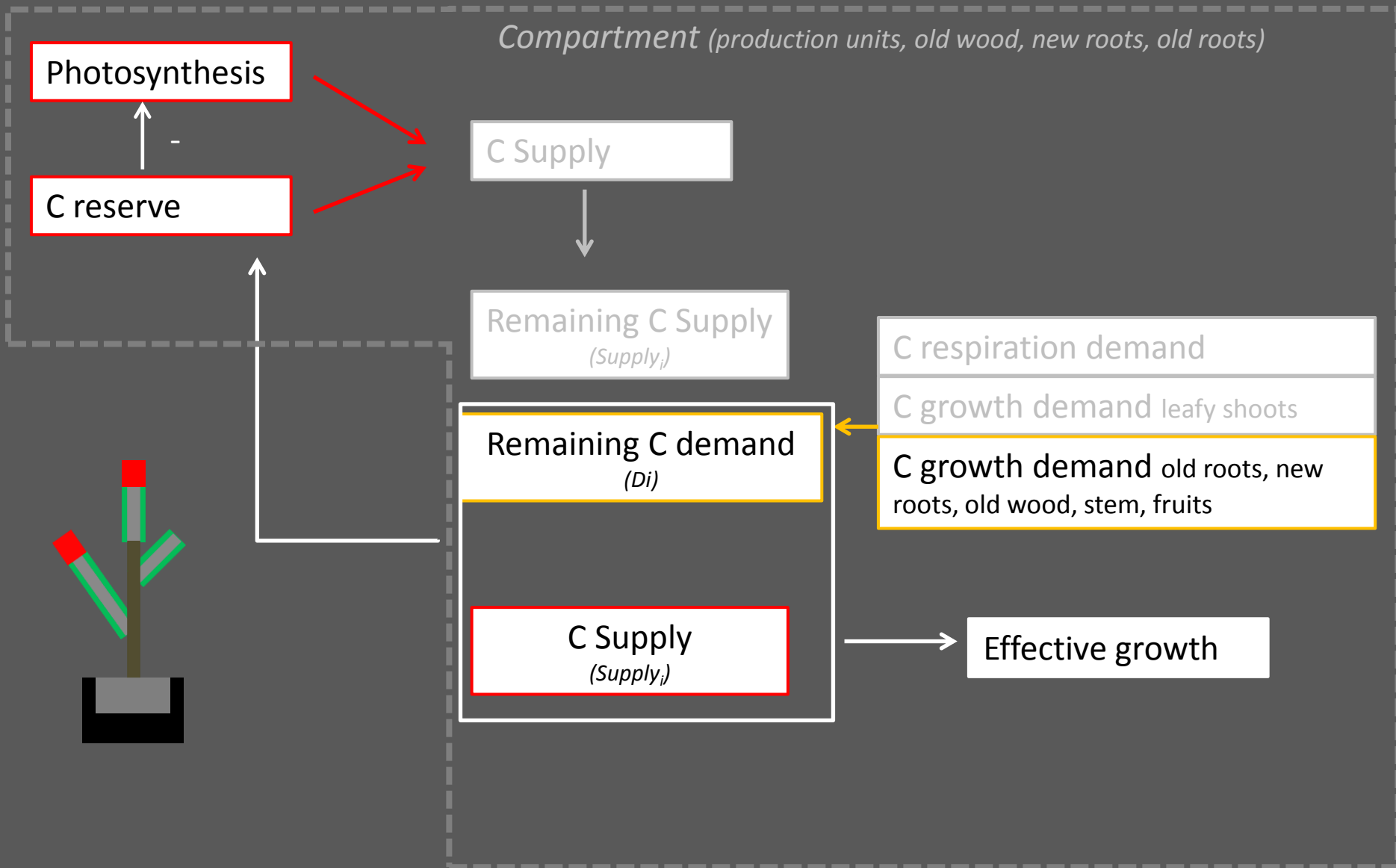
# Carbon allocation in Qualitree



## Carbon allocation in Qualitree



# Carbon allocation in Qualitree



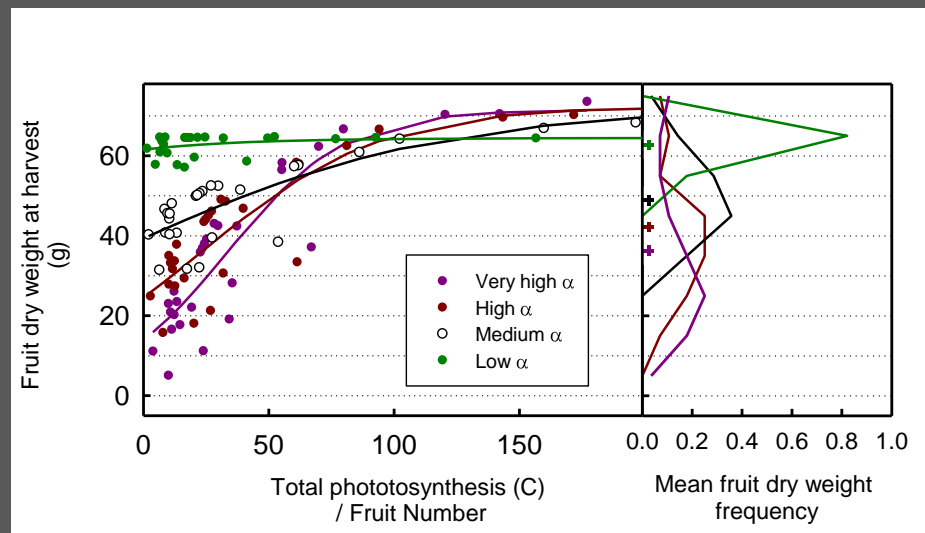
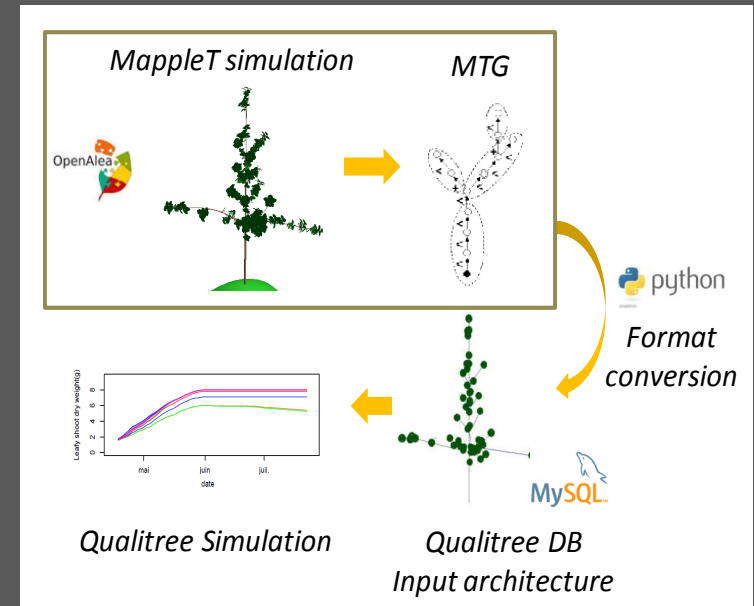
# Analyse des relations entre lumière/carbone/croissance

- Focus: modélisation de l'impact des distances sources-puits dans Qualitree

$$F_{ij} = \frac{S_i \times D_j}{\sum_{j=1}^n D_j} \times d_{ij}^{-\alpha}$$

$F_{ij}$ : flux de carbone de la source  $i$  vers le puit  $j$ ,  $D_i$ , demande en carbone du puits  $j$ ,  $S_i$ , offre de la source  $i$ ,  $d_{ij}$ , distance entre la source  $i$  et le puits  $j$ .

- Le paramètre d'effets des distances contrôle le niveau de variabilité intra-arbre simulé. (pool commun --- autonomie des pousses)

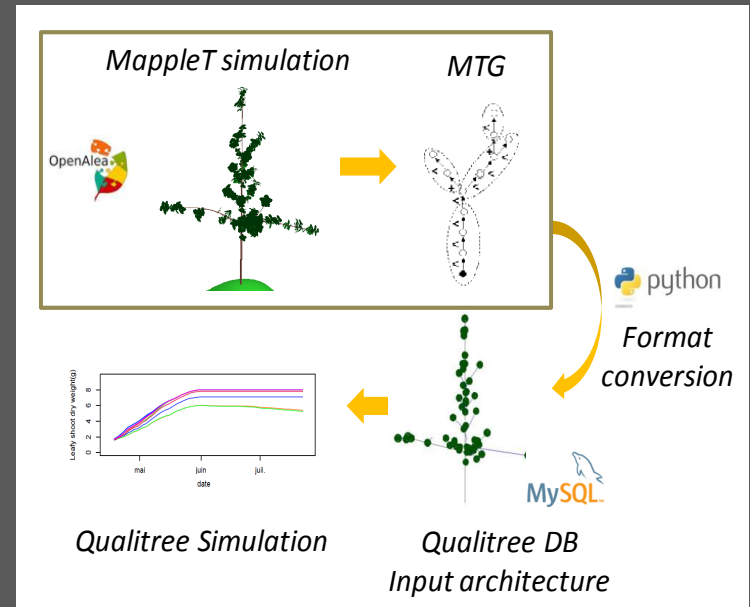


# Analyse des relations entre lumière/carbone/croissance

- Focus: modélisation de l'impact des distances sources-puits dans Qualitree

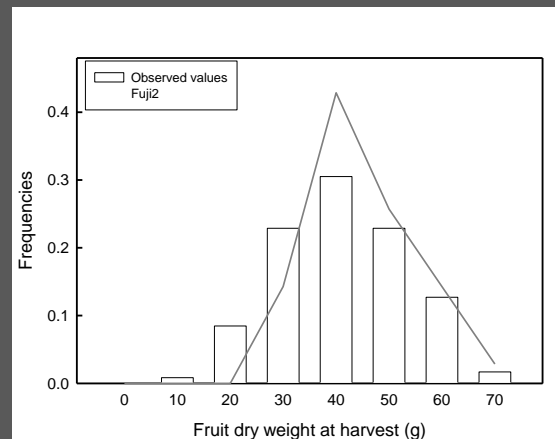
$$F_{ij} = \frac{S_i \times D_j}{\sum_{j=1}^n D_j} \times d_{ij}^{-\alpha}$$

$F_{ij}$ : flux de carbone de la source  $i$  vers le puit  $j$ ,  $D_i$ , demande en carbone du puits  $j$ ,  $S_i$ , offre de la source  $i$ ,  $d_{ij}$ , distance entre la source  $i$  et le puits  $j$ .

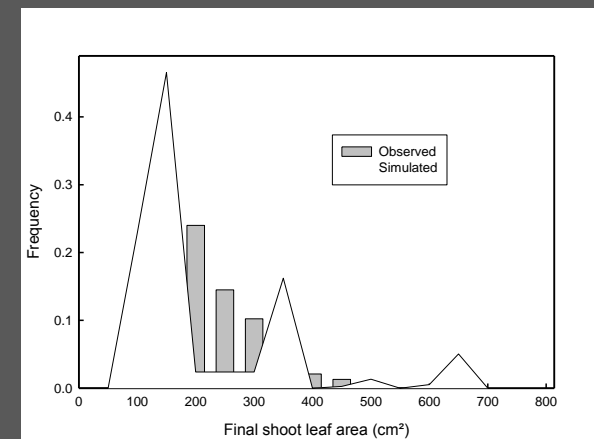


- Simulation de la **variabilité inter-arbre** de la croissance des organes

## Masse des fruits à la récolte



## Surface foliaire des pousses



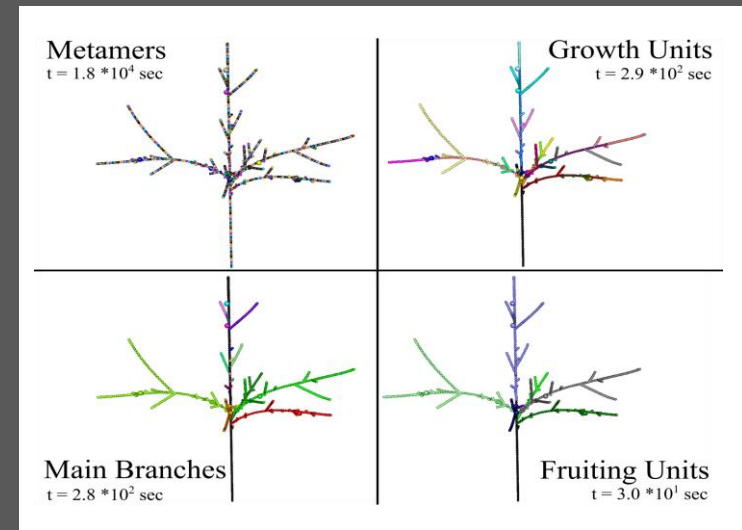
# Analyse des relations entre lumière/carbone/croissance

- Développement d'un **modèle multi-échelle** d'allocation de biomasse.
- Modèle d'allocation (SIMWALL, Balandier et al. 2000), tenant compte des offres, demandes et de la **distance entre les sources et puits**.

$$F_{ij} = \frac{Demand_j \times Supply_i \times 1 / (1 + d_{ij})^\alpha}{\sum_{k=1}^n Demand_k \times 1 / (1 + d_{ik})^\alpha}$$

$F_{ij}$ : flux de carbone de la source  $i$  vers le puit  $j$ ,  $Demand_j$ , demande en carbone du puits  $j$ ,  $Supply_i$ , offre de la source  $i$ ,  $d_{ij}$ , distance entre la source  $i$  et le puits  $j$ .

- Calcul de l'allocation de C à différentes échelles d'aggrégation **topologique** de la plante en se basant sur le formalisme **MTG**
- **Objectifs** : réduire le temps de calcul et tester des hypothèses sur l'homogénéité des structures au sein de l'arbre.





# Variabilité de l'induction florale chez le pommier

- Développement des fruits et induction florale sont **concommitants** chez le pommier

- Deux hypothèses principales pour expliquer la variabilité de l'induction florale dans les méristèmes au sein d'un arbre et entre les années:

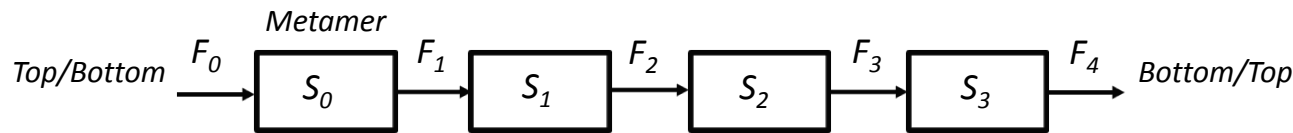
- **Signaux hormonaux** (provenant des fruits) (*Bangerth, 2006*)
- **Bilan carboné des pousses** (*Nielsen and Denis, 2000*)



➤ Nécessité de simuler ces flux et mécanismes pour rendre compte de cette variabilité.

# Développement d'un modèle de flux inhibiteur

- Construit sous la plateforme L-Studio en se basant sur le formalisme L-System.
- A **segment-based** approach (Renton et al. 2012)



$$F_{i+1} = F_i \times \alpha \times L_i$$
$$S_i = F_{i+1} - F_i$$

with  $F_i$  the flux of inhibitory signal from metamer  $i$  to metamer  $i+1$ ,  $S_i$  the amount of inhibitory signal in metamer  $i$  and  $L_i$  being the length of the internode of metamer  $i$

The transfert rate ( $\text{cm}^{-1}$ )

Pallas et al., 2016

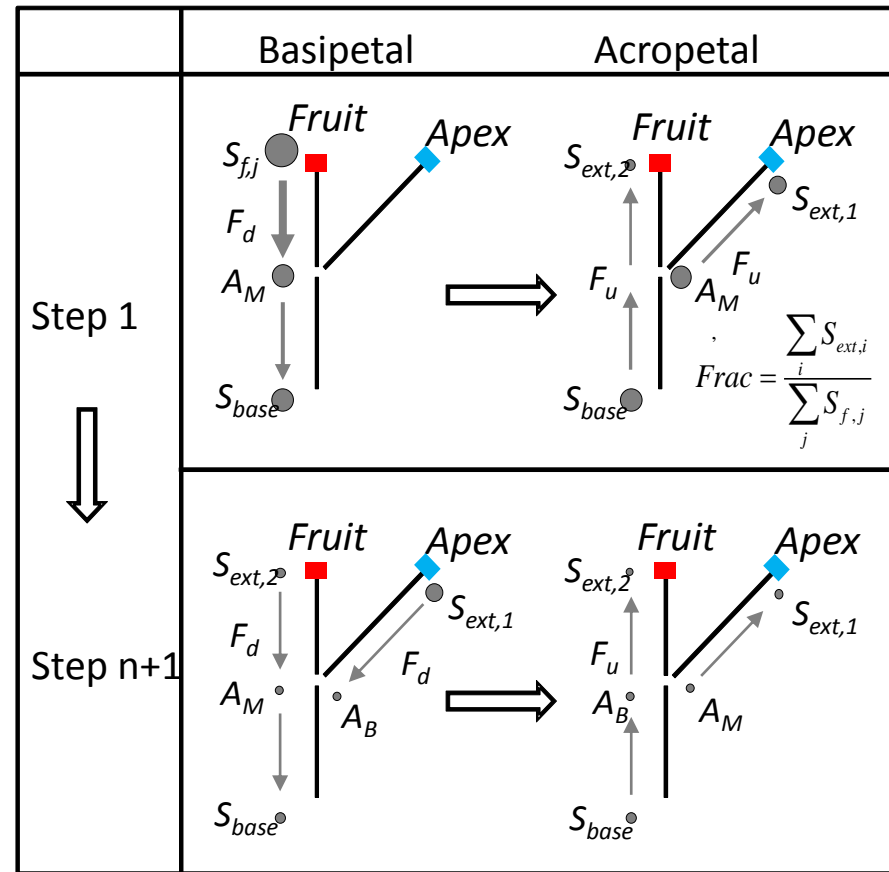
# Multi-step simulation

1. Le signal inhibiteur est produit par les fruits et transporté dans la direction basipète.

2. Une partie du signal est « stockée » à chaque point de ramification

Flux basipète :

$$F_{d,i+1} = \sigma_1 \times \alpha \times L_{i+1} \times (F_{d,k} + F_{d,i})$$



Pallas et al., 2016

# Multi-step simulation

1. Le signal inhibiteur est produit par les fruits et transporté dans la direction basipète.

2. Une partie du signal est « stockée » à chaque point de ramification

Flux basipète :

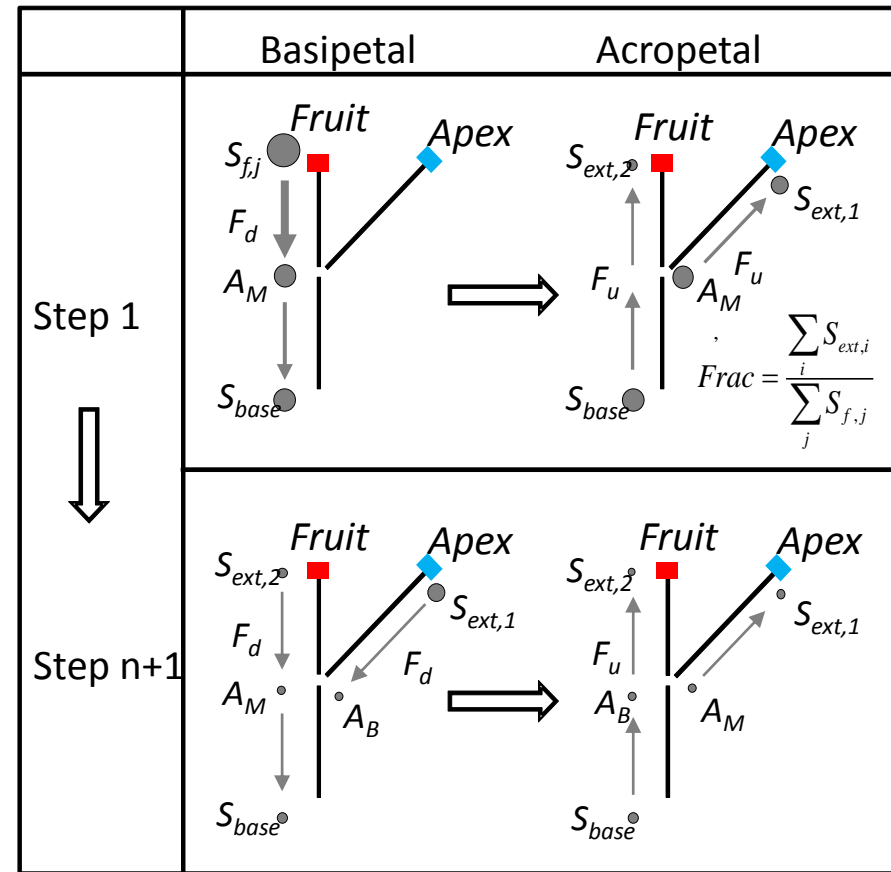
3. Réallocation du signal atteignant la base de l'arbre et de la quantité « stockée » à chaque point de branchement en direction acropète.

Flux acropète :

$$F_{u,i} = (A_B + \sigma_2 \times F_{u,i+1}) \times Li \times \alpha$$

$$F_{u,k} = (A_M + (1 - \sigma_2) \times F_{u,i+1}) \times L_k \times \alpha$$

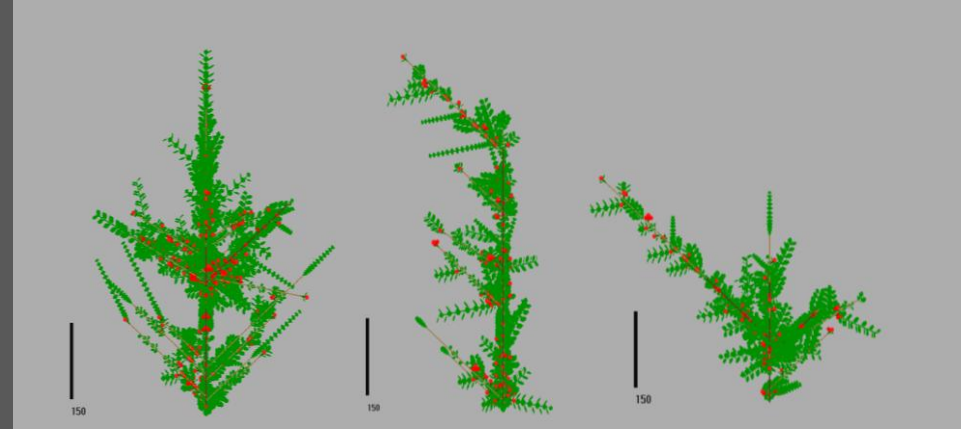
4. Fin des itérations quand la quantité de signal atteignant les extrémités de la plante est inférieure à un seuil.



Pallas et al., 2016

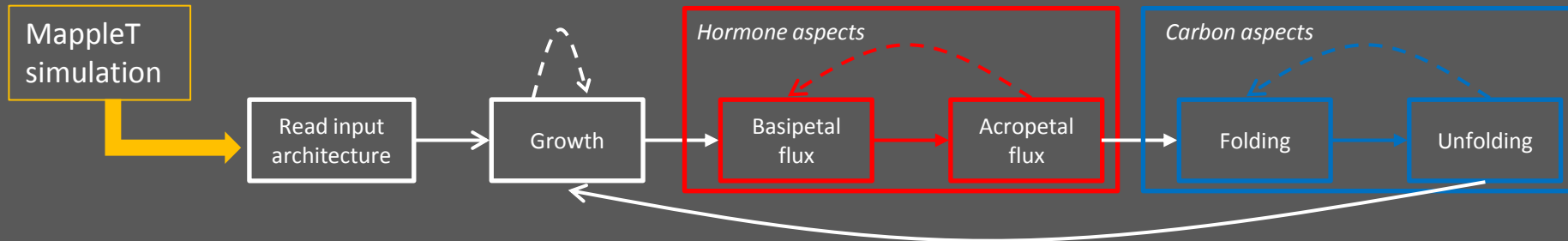
# Couplage de MappleT avec le modèle de flux inhibiteur et un modèle de flux de carbone

- MappleT est utilisé pour simuler différentes architectures provenant de séquences de tronc mesurées sur une population bi-parentale.



- Utilisation de la modélisation « **aspect-oriented** » pour permettre **le couplage** entre les différents aspects du modèle (Croissance, hormone, carbone).

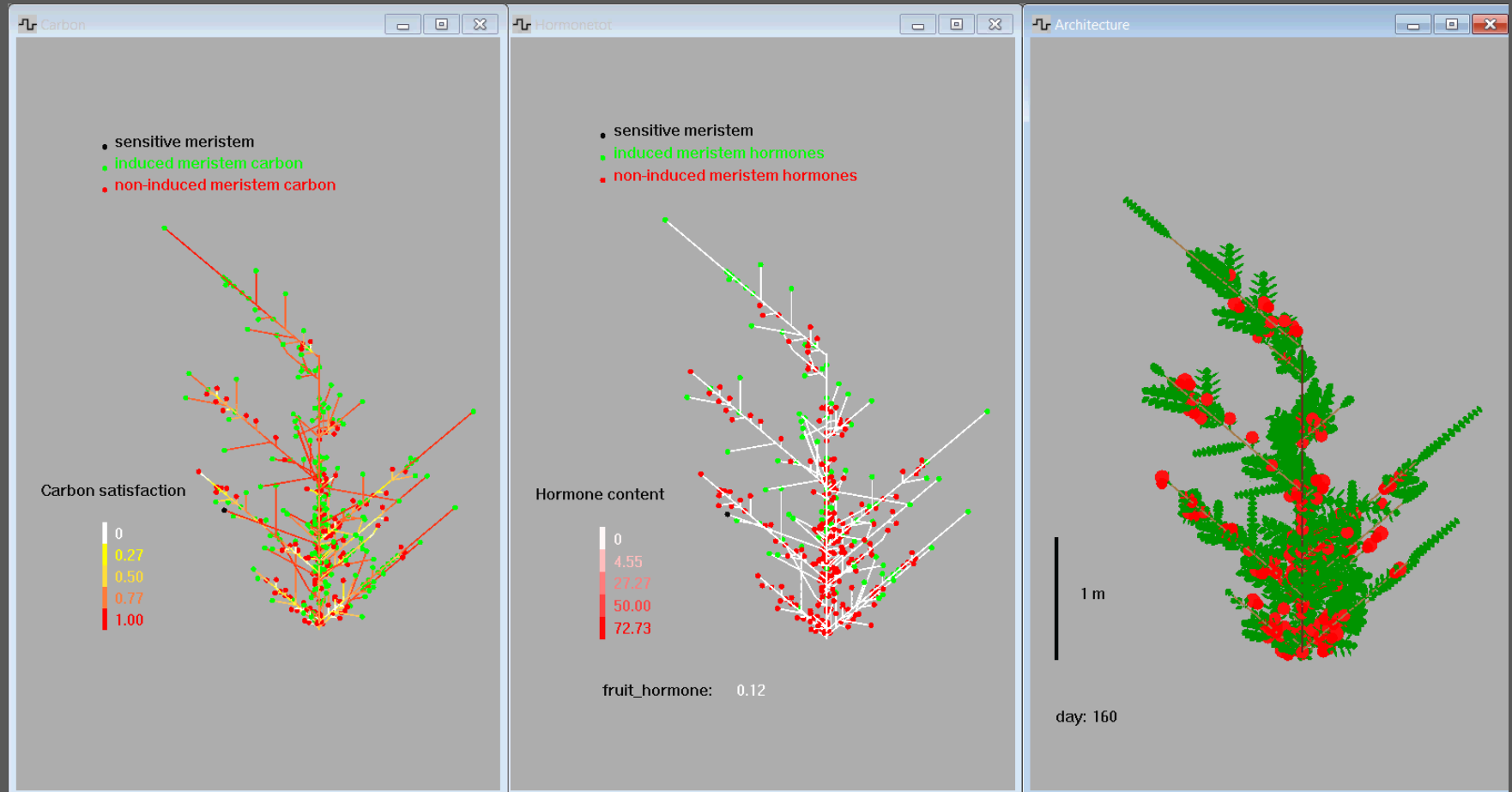
## Flow of computational phases:



# Simulation sur arbres de 3 ans

## Hypothèses de travail

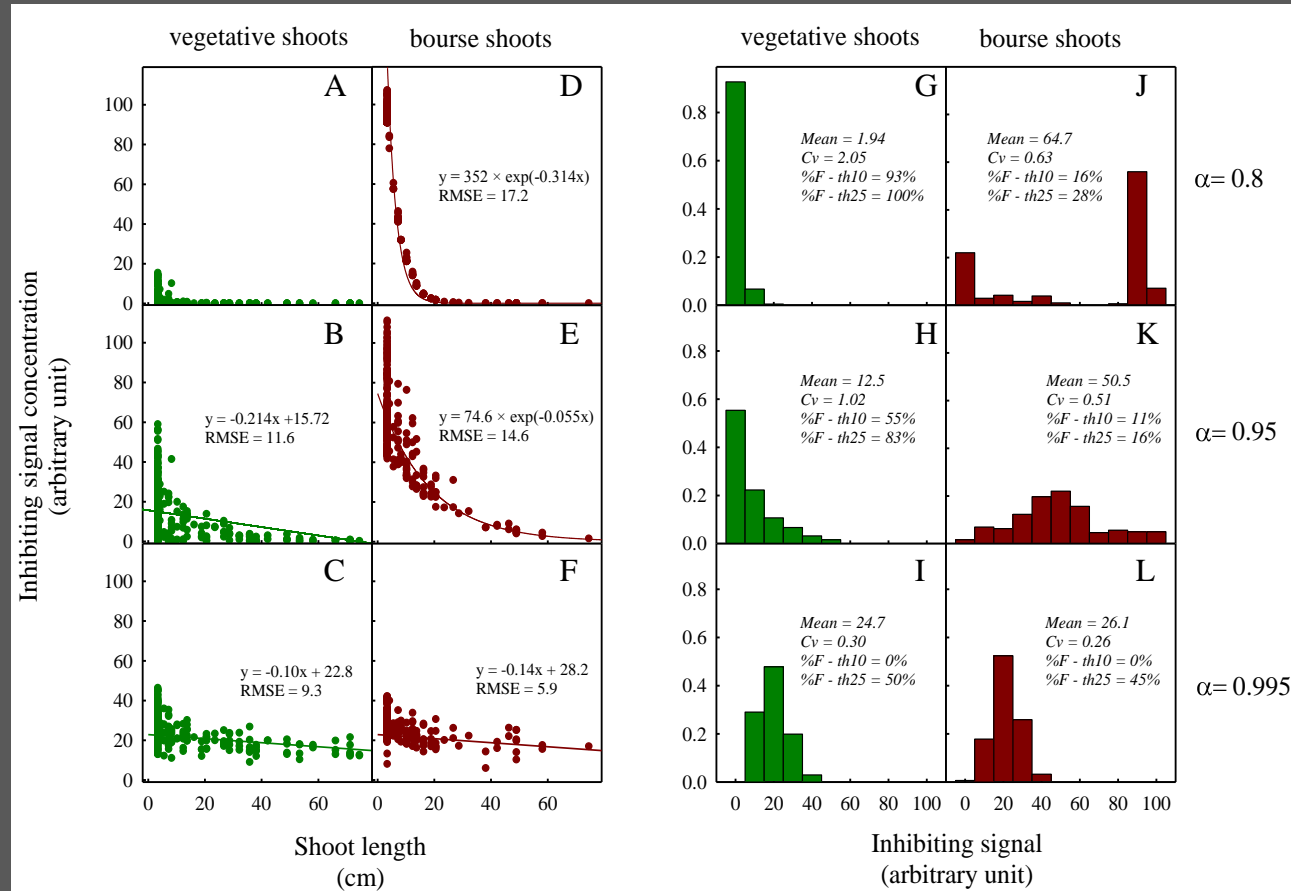
- *Seuil arbitraire pour l'inhibition.*
- *Occurrence de l'induction florale durant des phases sensibles*
- *Variation dans le production de signaux inhibiteurs durant la croissance.*



# Simulation sur arbres de 3 ans

## Simulations avec différents valeurs du coefficient de transferts

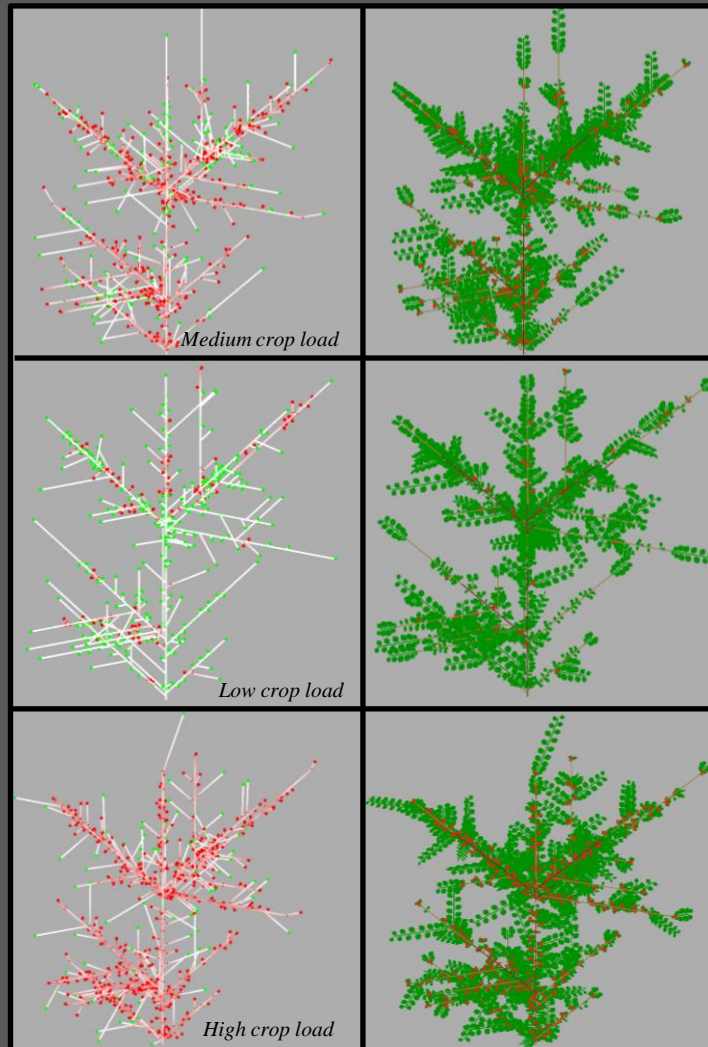
- Comportement bimodal pour  $\alpha = 0.8$ . (genotypes avec une forte alternance à l'échelle des branches).
- Pas d'influence de la longueur et du type de rameaux pour  $\alpha = 0.95$ . (genotypes avec une distribution aléatoire des unités de croissances florales et reproductives).



Pallas et al., 2016

# Simulation de l'impact du crop load

Comparaison avec données expérimentales pour des génotypes avec différents niveaux de charge



Crop load treatments	Simulated crop load (fruits.cm <sup>-2</sup> TCSA)	Simulated % of floral induction	Observed % of floral induction 'Golden'
Medium	8.3	47.2	56.1
Low	3.7	87.0	83.1
High	15.1	11.2	4.0

*Pallas et al., 2016*

➤ Absence de vraie validation à l'échelle du rameau.



# Validation du modèle

- Mise en place d'expérimentation avec des arbres ayant subi des défoliation et défrutification locales.
- Calibration des paramètres de résistances aux flux.

*Defoliated tree*

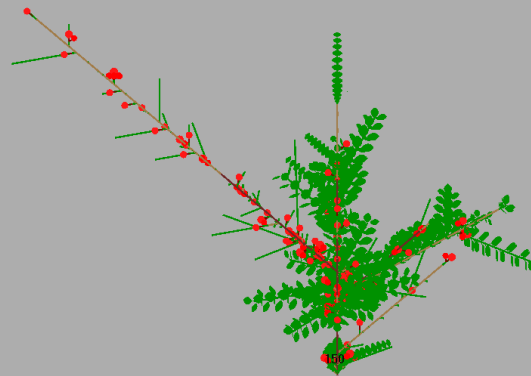


*Defructified tree*

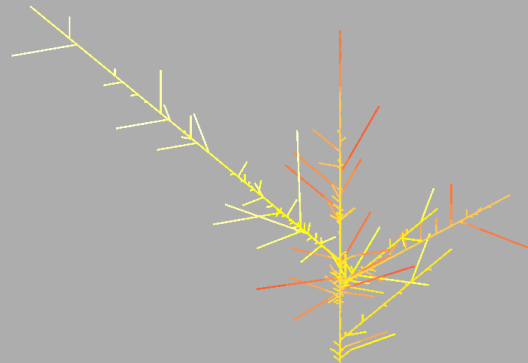


## Expérimentation virtuelle

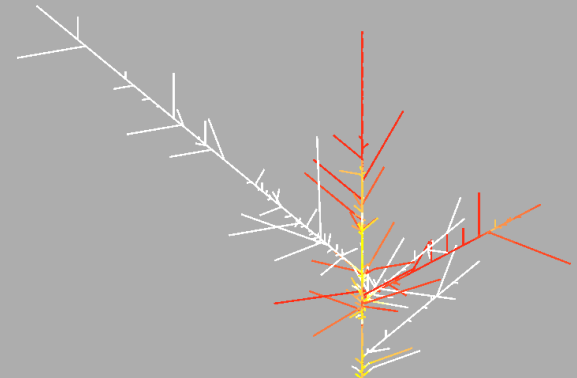
*Arbre défolié*



*Faible résistance*



*Forte résistance*



# Conclusions

- MappleT, un modèle pertinent pour simuler des architectures réalistes sur lesquelles des modèles d'allocation et de flux sont appliqués.
- Ces modèles permettent de traiter des questions biologiques et agronomiques telles que la croissance et la variabilité de la masse des fruits et les phénomènes d'alternances de production.
- L'approche de modélisation peut prendre en compte la variabilité génotypique soit directement au travers de valeurs de paramètres du modèle soit au travers de marqueurs moléculaires.
- Bon outil pour étudier les interactions genotype x architecture x fonctionnement.



# Fronts de recherches

- Poursuivre l'intégration des rétroactions entre fonctionnement, croissance et développement pour permettre des simulations multi-annuelles notamment pour simuler la régularité/irrégularité de la production.
- Généraliser les méthodes de simulation des flux dans les plantes dans un contexte multi-échelle.
- Intégrer des effets génétiques sur les paramètres utilisés pour modéliser l'architecture et les flux entre organes.

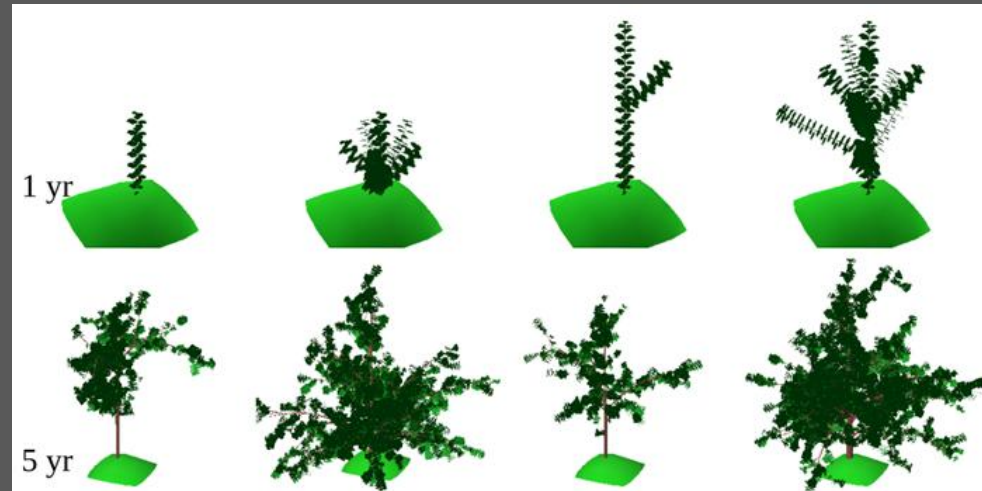


Introduction de la variabilité génotypique dans les modèles.

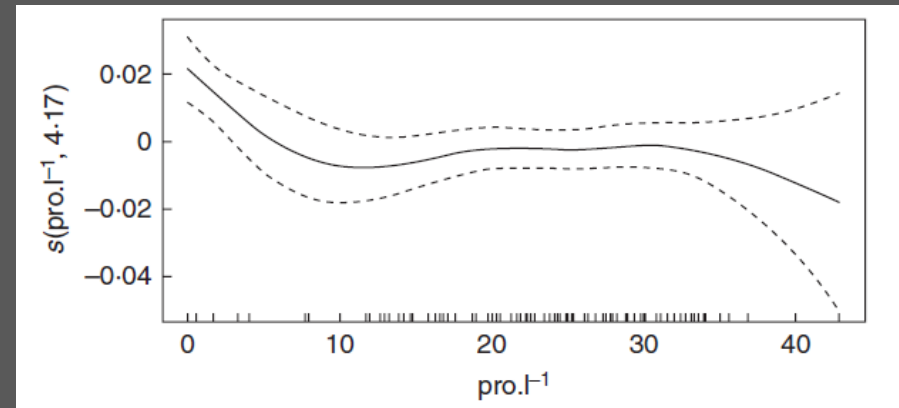


# Simulation de la variabilité génotypique

Simulation de la variabilité architecturale au sein d'une population de lignées recombinantes à partir de relevés de séquences de tronc.



Analyse de sensibilité du modèle à la variation des variables architecturales.



# Introduction d'effets génétiques dans le modèle MappleT

- Première année après la plantation sur une population de lignées recombinantes.
- Prise en compte d'effets génétiques sur **quatre paramètres du modèle** déterminant la croissance et l'établissement de l'architecture en première année.


Process	Parameter name	Parameter definition
Creation of successive phytomers	$RLE_{GDD}$	Rate of leaf emergence expressed in Growing Degree Days ( $GDD$ )
Immediate branching (syllleptic branching)	$a_{syll}$	Coefficient of the linear relation between the probability of the syllleptic branching and the rate of leaf emergence
Individual internode elongation	IN_length	The final length of individual internode
Individual leaf expansion	Leaf_area	The final area of individual leaf

# Intégration d'effets génétiques dans MappleT

- 3123 polymorphismes SNPs utilisés pour la prédiction pangénomiques.
- Prédiction GWAS réalisée avec **une méthode de régression d'arrêtes** (RR-BLUPS) en se basant sur un modèle à effets aléatoire avec des **effets infinidécimaux des marqueurs**.

$$\begin{pmatrix} -1 & 1 & 1 & \dots & 1 \\ \boxed{1} & \boxed{1} & \boxed{-1} & \dots & \boxed{1} \\ -1 & -1 & 1 & \dots & -1 \\ -1 & 1 & 1 & \dots & 1 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 1 & -1 & 1 & 1 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} g_1 \\ \boxed{g_2} \\ g_3 \\ g_4 \\ \vdots \\ g_n \end{pmatrix}$$

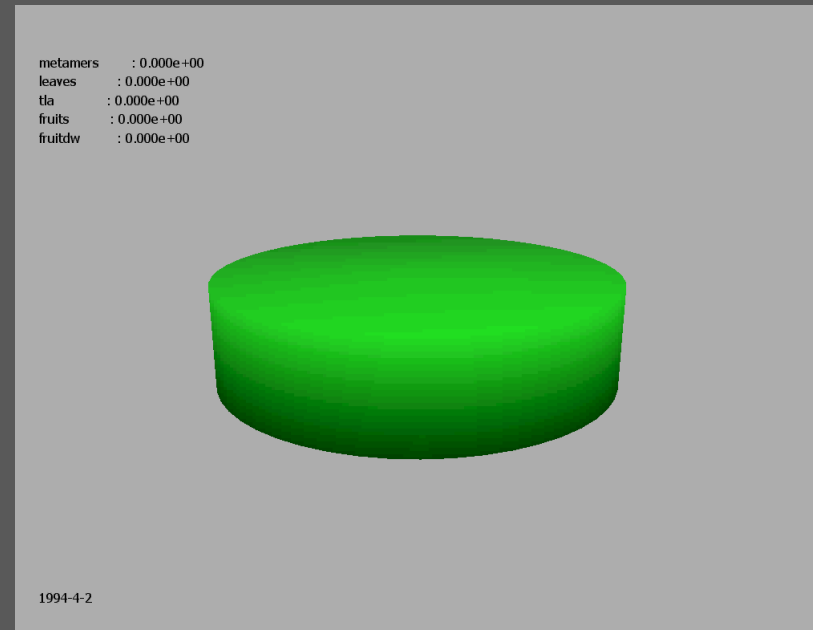


**Vector of model paramaters**  **MappleT**

$[RLE_{GDD}, a_{syll}, IN\_length, Leaf\_Area]$



Climatic variables  
(daily temperature)



# Intégration d'effets génétiques dans MappleT

- 3123 polymorphismes SNPs utilisés pour la prédiction pangénomiques.
- Prédiction GWAS réalisée avec **une méthode de régression d'arrêtes** (RR-BLUPS) en se basant sur un modèle à effets aléatoire avec des **effets infinidécimaux des marqueurs**.

$$\begin{pmatrix} -1 & 1 & 1 & \dots & 1 \\ 1 & 1 & -1 & \dots & 1 \\ -1 & -1 & 1 & \dots & -1 \\ -1 & 1 & 1 & \dots & 1 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 1 & -1 & 1 & 1 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} g_1 \\ g_2 \\ g_3 \\ g_4 \\ \vdots \\ g_n \end{pmatrix}$$

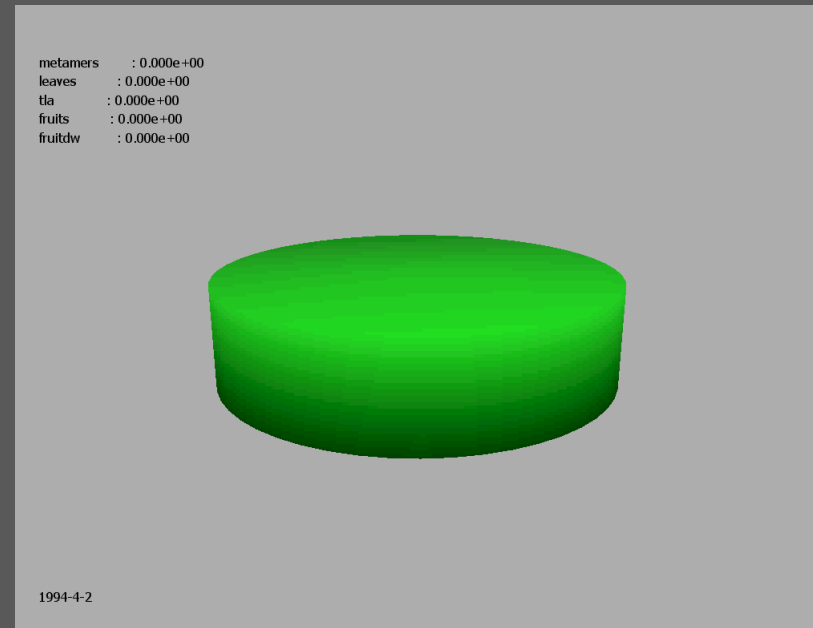


**Vector of model paramaters**  **MappleT**

$[RLE_{GDD}, a_{syll}, IN\_length, Leaf\_Area]$



Climatic variables  
(daily temperature)





# Merci pour votre attention

## Remerciements:

- *Equipe AFEF de l'UMR AGAP AFEF*
- *Equipe M2P2*
- *UR PSH*
- *UMR PIAF*
- *Jim Hanan's team (University of Queensland)*



# Contexte sur le pommier

Large **genotypic** variability of bearing patterns (alternating, regular, irregular) in apple trees.

4 types of bearing pattern (*Durand et al., 2013*) :  
biennial, irregular, regular (bourse over bourse),  
regular (with desynchronized branches).

