

PHENOMIQUE DU TOURNESOL – CAS D’USAGE EN GENETIQUE ET PERSPECTIVES

Nicolas LANGLADE

Laboratoire des Interactions Plantes Microbes Environnement

INRAE Occitanie Toulouse

nicolas.anglade@inrae.fr

RESUME

Une innovation majeure en génétique est la capacité de génotypage massif et de séquençage de longs fragments d’ADN qui ouvre l’accès à la description des variations ponctuelles et structurales sur de grands panels de génotypes. En parallèle, la robotisation, l’automatisation de l’imagerie et le traitement informatique donnent accès à de nouveaux traits phénotypiques. Cependant, au contraire de la génomique, les transferts méthodologiques pour la phénomique sont moins aisés et sont à voir espèce par espèce et pour chaque caractère. Pour le tournesol, le projet Investissement d’Avenir SUNRISE a permis de développer des cas d’application des outils de la plateforme Phenotoul, membre de PHENOME-EMPHASIS, en association avec Hiphen. L’intérêt du partenariat public-privé pour l’élaboration du rendement sous contrainte hydrique nous a amené à développer trois méthodes présentées ici et exploitées pour des cas d’études en génétique. Premièrement, un outil de phénotypage haut-débit à partir d’images par drones a été développé pour estimer la vitesse de sénescence foliaire et a pu être validé grâce à un panel d’hybrides contrastés pour leur valeur prédite génomiquement sur ce caractère. Deuxièmement, à partir d’images par drones aux stades précoces, les vitesses de croissance ont été estimées pour chacune des 142 924 plantes d’un essai sur Phenotoul-Agrophen. Cette échelle individuelle a permis de calculer de nouveaux caractères comme la variabilité de la croissance au sein de chaque génotype et d’en identifier le contrôle génétique par GWAS. Enfin, un protocole expérimental et d’analyse sur la plateforme Phenotoul-Heliaphen a été développé pour estimer les seuils de réponse à la sécheresse de l’expansion foliaire et de la transpiration. Les avancées récentes en génomique et en phénomique du tournesol ouvrent des voies de recherche et d’application pour l’agronomie et la sélection de cette espèce qui pourront participer au développement d’une agriculture répondant aux challenges du changement climatique et aux demandes sociétales en matière d’environnement et de santé publique.

MOTS-CLES : phénotypage, tournesol, sécheresse, prédiction, drone.

1 - INTRODUCTION : CONTEXTE ET ENJEUX

Habituellement, les ressources génétiques du tournesol sont caractérisées phénotypiquement par une série de traits acquis manuellement comprenant notamment la phénologie, l’architecture de la plante, la couleur des ligules, la couleur et la forme des feuilles, les caractères des graines : couleur, nombre, poids, teneur en huile, composition... Ces données sont longues et coûteuses à acquérir et ne sont donc généralement complètes que pour un sous-ensemble de chaque collection. En outre, ces caractéristiques sont largement soumises aux effets environnementaux tels que la température, le stress hydrique ou la variation spatiale au sein des

pépinières ou des plateformes d'expérimentation. Ces facteurs entravent considérablement la sélection des accessions les plus prometteuses pour lancer des programmes de pré-sélection et intégrer l'innovation génétique dans le matériel cultivé et/ou élite, pour la sélection ou encore l'évaluation variétale.

Afin d'éliminer ce goulot d'étranglement et d'améliorer l'utilisation des ressources génétiques, des plateformes de phénotypage à haut débit ont été développées au cours de la dernière décennie afin de mesurer efficacement les caractéristiques des plantes tout en contrôlant ou en caractérisant précisément les conditions de culture. Les plateformes en serre permettent un contrôle très fin de l'environnement (lumière, eau, nutriments ; Cobb *et al.*, 2013 ; Granier *et al.*, 2006), et ont été utilisées avec succès pour mener des études d'association génétique (Cabrera-Bosquet *et al.*, 2012) et pour dériver des gammes de caractères végétaux qui peuvent être introduites dans des modèles de culture (Lenz-Wiedemann *et al.*, 2010 ; Steduto *et al.*, 2009).

En conditions agronomiques, le phénotypage a été principalement développé à l'aide de drones car ils sont portables, peuvent être dotés de différents capteurs, peu coûteux et adaptés à toutes les cultures et à tous les stades (Zhao *et al.*, 2019). Lorsqu'ils sont équipés de caméras RGB, les drones peuvent être utilisés pour estimer la surface et la biomasse de la canopée (Liebisch *et al.*, 2015) ; avec des caméras multispectrales ou des capteurs hyperspectraux ils permettent de caractériser les processus physiologiques tels que la fluorescence chlorophyllienne ou les niveaux d'azote (Camino *et al.*, 2018) ou l'état hydrique des plantes à l'aide de l'imagerie thermique (Gómez-Candón *et al.*, 2016; Gonzalez-Dugo *et al.*, 2015). Pour les cultures basses, comme le blé, des robots de phénotypage au sol souvent appelés " Phénomobile " ont également été développés (Madec *et al.*, 2017; Qiu *et al.*, 2019). En plus de caméras similaires à celles des drones, ils peuvent transporter des capteurs lourds et énergivores comme le LiDAR et des lumières supplémentaires pour être indépendants de la lumière naturelle du soleil qui varie en qualité et en quantité au cours d'une campagne. Cela facilite et améliore la qualité de l'analyse ultérieure des images, bien qu'une limite de ces véhicules terrestres soit leur adéquation aux cultures hautes comme le tournesol.

Ainsi, plusieurs preuves de concept pour l'usage du phénotypage haut-débit en agriculture ont été réalisées et publiées sur des plantes modèles et des cultures majeures. Celles-ci ont permis de renouveler les approches en agronomie au niveau expérimental et en soutien à la modélisation. En génétique, le phénotypage haut-débit présente un intérêt majeur en réponse aux progrès de la génomique et ouvre des perspectives méthodologiques autour du lien génotype-phénotype. Le tournesol a bénéficié des avancées au niveau moléculaire et un enjeu majeur est de mettre en relation celles-ci avec les progrès en phénotypage sur l'espèce pour l'analyse de la diversité génétique, la compréhension du fonctionnement du génome, et de l'interaction génotype x environnement.

Le phénotypage en plein champ a été testé sur le tournesol par différentes équipes publiques et privées, mais peu de résultats sont disponibles publiquement. Le projet investissement d'avenir SUNRISE (2012-2020) a permis d'avancer sur ces enjeux de développement et d'utilisation de la phénotypage, à trois niveaux : (i) développer un indicateur de la vitesse de sénescence foliaire et le valider pour un usage en génétique, (ii) identifier des régions génomiques (QTL) contrôlant des caractères liés à l'implantation grâce à des mesures phénotypiques, et (iii) développer un pipeline d'analyse pour caractériser des paramètres de réponse à l'environnement d'un modèle de simulation de la culture.

2 - PHENOTYPAGE DE LA SENESCENCE FOLIAIRE ET VALIDATION DE PREDICTION GENOMIQUE

La vitesse de sénescence foliaire est un caractère important pour comprendre l'élaboration du rendement car elle impacte l'interception lumineuse et donc la photosynthèse lors de la fin de cycle, c'est-à-dire quand les grains se développent et se remplissent. Outre le contrôle naturel par la plante, cette sénescence foliaire est très impactée par l'environnement abiotique : sécheresse, intensité lumineuse dans les couches profondes du couvert, et bien sûr par de nombreuses maladies auxquelles le tournesol est sensible comme l'alternariose et la verticilliose. C'est donc un caractère complexe au niveau génétique et très important pour la sélection de variétés répondant aux demandes actuelles de la filière tournesol.

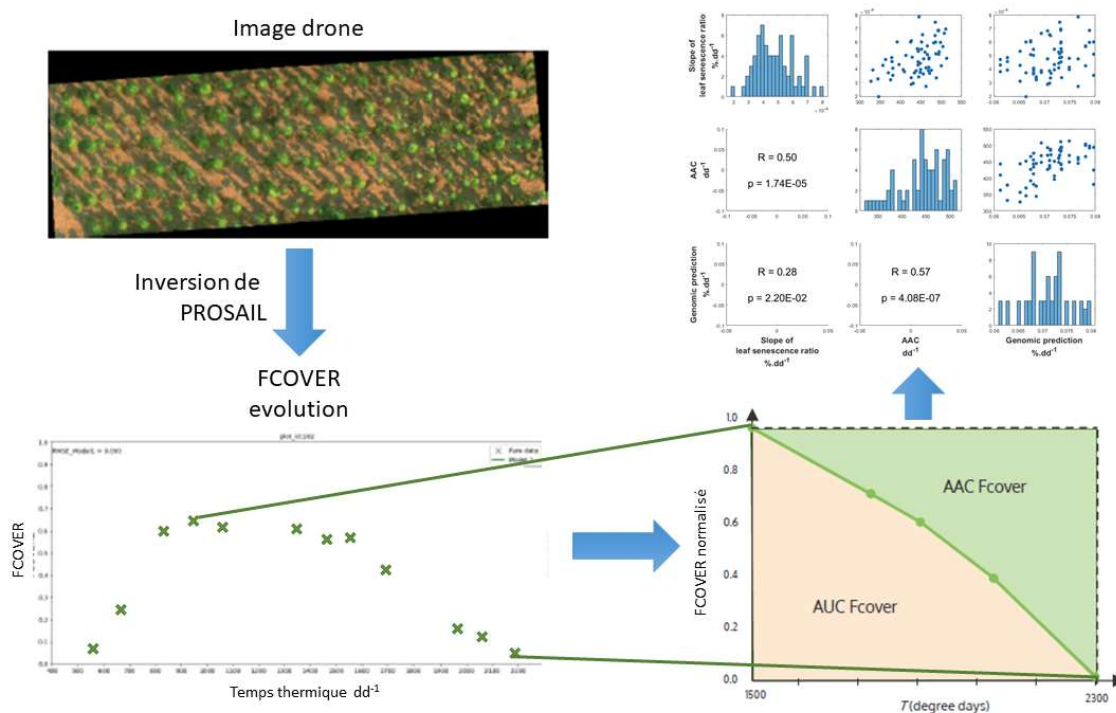


Figure 1. Développement d'un caractère estimant la vitesse de sénescence foliaire à partir d'images par drone (AAC FCOVER). L'image de la parcelle est extraite et segmentée puis la fraction de couvert végétal est calculée par l'inversion du modèle PROSAIL. L'évolution dans le temps du FCOVER est normalisé et l'aire sur la courbe (AAC) est corrélée à des mesures manuelles de vitesse de sénescence (évolution de la proportion de feuilles sénescentes dans le temps) et à des prédictions génomiques de la vitesse de sénescence à partir d'un modèle appris sur d'autres hybrides de tournesol apparentés. Collaboration INRAE-Hiphen.

Dans le cadre du projet SUNRISE, un dispositif en factoriel incomplet a permis de générer 491 hybrides de tournesol issus de 36 femelles et 36 mâles couvrant une grande diversité génétique des collections publiques et des élites des partenaires du projet. Les parents ont été reséquencés et 468 164 SNPs non-redondants (MAF>10%) et présents chez les lignées cms, mâle-stériles, et restauratrices ont été utilisés pour les analyses génétiques.

Ce panel a été phénotypé dans 13 environnements en France et en Roumanie entre 2013 et 2015 par MAS Seeds, Caussade, Terres Inovia, Soltis, RAGT, Innolea, Syngenta et INRAE. De nombreux caractères ont été mesurés conventionnellement (architecture, phénologie, rendement en grain, en huile, contenu en huile) comme présenté pour la floraison dans Badouin *et al.* (2017) et Bonnafous *et al.* (2018). Parmi ces sites, sur six d'entre eux, la vitesse de sénescence a été calculée comme la pente en temps thermique de la proportion de feuilles sénescentes après la floraison. Cette mesure a été réalisée sur 4 plantes par parcelle à trois dates après la floraison. Un modèle de prédiction génomique a été construit et a permis de prédire les vitesses de sénescence des 1296 hybrides possibles entre les parents. La qualité des prédictions a été validée expérimentalement sur quatre nouvelles expérimentations en 2016 en utilisant des hybrides nouvellement produits et en comparant les prédictions génomiques avec les mesures manuelles. Les corrélations élevées sur trois sites ($R=0.73$, 0.75 et 0.61) et de 0.19 sur un site avec un accident climatique nous confirment la qualité de l'approche.

Cependant, l'apprentissage de ce modèle a nécessité le comptage de plus d'un million de feuilles et l'amélioration de ce modèle pour de nouveaux matériels génétiques représente un investissement très élevé. Nous avons donc développé en partenariat avec l'UMR INRAE CAPTE et l'entreprise Hiphen, un protocole d'acquisition d'images par drone et un pipeline d'analyse qui permet de mesurer la vitesse de sénescence foliaire et qui est corrélé aux mesures classiques et aux prédictions génomiques.

Suite à l'orthoregistration (positionnement géographique précis et correction de l'angle de prise de vue) des images de drones, la fraction de couverture de la végétation a été estimée par inversion du modèle PROSAIL (Li *et al.*, 2015 ; Wan *et al.*, 2021) pour chaque parcelle (48 hybrides, 3 répétitions, 6 rangs de 6m semés). Parmi les différentes variables étudiées (données non-présentées), l'aire sur la courbe du FCOVER normalisé est l'indicateur le mieux corrélé aux mesures manuelles et aux prédictions génomiques des hybrides. Les corrélations globales sont de $R=0.50$ avec les mesures manuelles et de $R=0.57$ pour les prédictions génomiques.

Un atout majeur de ce développement méthodologique est l'utilisation de matériel génétique proche du matériel cultivé, mais aussi celle d'hybrides expérimentaux issus de la sélection génomique que nous voulions discriminer phénotypiquement. L'entreprise Hiphen a ainsi implémenté celle-ci et peut la proposer en prestation. Cette méthode utilise au moins 5 vols post-floraison, une caméra RGB de haute résolution et permet de travailler sur des parcelles entières de 6 rangs ; un passage avec moins de rangs ne devrait pas présenter de problème majeur mais doit être validé.

3 - DECOUVERTE DU CONTROLE GENETIQUE : CROISSANCE ET IMPLANTATION A L'AIDE DE MESURES INDIVIDUELLES

Un enjeu pour l'usage du phénotypage haut-débit est d'obtenir des mesures à l'échelle des plantes individuelles et géo-localisées. Cela peut permettre plusieurs usages : (i) au niveau méthodologique pour mieux corriger la diversité spatiale au sein du champ, (ii) pour étudier des collections de diversité en pépinière sans avoir à faire beaucoup de répétitions et même en présence de levées irrégulières, (iii) pour sélectionner des plantes à conserver ou à croiser au sein d'une pépinière, (iv) pour étudier la variabilité d'un caractère au sein d'une population ou d'une famille et imputer la diversité génétique présente à un ou des QTL le contrôlant, (v) pour étudier l'interaction avec l'environnement lumineux et l'impact des trous dans le couvert, (vi) pour étudier l'interaction avec des adventices environnantes, mais aussi (vii) pour gagner en précision pour l'estimation des valeurs moyennes de chaque génotype pour des analyses de génétique d'association (GWAS), et enfin (viii) pour développer de nouveaux indicateurs basés sur la variabilité intrinsèque au génotype d'un caractère et comprendre sa base génétique.

Pour démontrer la faisabilité de mesures individuelles et de leur usage pour une approche de GWAS, nous avons développé avec l'entreprise Hiphen un pipeline similaire à celui pour la sénescence foliaire, en incluant cette fois-ci également les stades de développement précoces chez le tournesol.

Une population NAM-DRR comprenant 574 RIL (Recombinant Inbred Lines) comprenant 18 sous-populations d'environ 32 RIL issues de 2 parents parmi 9 a été produite et génotypée à l'aide d'une puce AXIOM 600k. Finalement, nous avons exploité 527 RIL génotypées avec 93 024 marqueurs SNPs de haute qualité (hétérozygotie, cohérence entre sous-population et nombre de manquants).

Cette population NAM-DRR a été croisée à trois testeurs pour une caractérisation phénotypique à INRAE Toulouse en 2017 comprenant 1708 parcelles dont 1287 parcelles avec des hybrides issus des NAM-DRR. La vitesse de croissance aux stades précoces a été estimée pour chacune des 142 924 plantes à partir d'images drone en RGB haute résolution. Après l'élimination d'outliers au sein des parcelles, les moyennes phénotypiques ont été calculées et corrélées à différents caractères (sénescence, rendement, date de floraison, date de maturité). De façon intéressante une corrélation du rendement a pu être observée avec la vitesse de sénescence ($R=-0.41$), plus importante qu'avec la date de maturité ($R=0.27$) mais aussi avec la variabilité de la croissance ($R=-0.11$), suggérant que cette variabilité reflète une levée moins vigoureuse et peut-être plus sensible à un stress hydrique précoce.

Cent soixante-trois associations ont été identifiées entre des caractères issus de données de phénotypage haut-débit, y compris de plantes individuelles, en utilisant des modèles MLM avec additivité ou avec additivité et dominance. Les phénotypages de la croissance au stade précoce et de la sénescence foliaire à l'échelle des parcelles ont permis d'identifier chacun 14 QTL. Certains de ces QTL co-localisent avec des régions associées au rendement sur ce site expérimental et à sa plasticité dans le réseau multi-environnements des NAM-DRR mais aussi sur la population d'hybrides en factoriel incomplet précédemment décrite pour la prédiction génomique de la sénescence foliaire.

4 - REPONSE A L'ENVIRONNEMENT : CARACTERISATION DE PARAMETRES DU MODELE DE CULTURE SUNFLO

L'étude de l'interaction génotype x environnement est limitée notamment par la caractérisation du stress ressenti individuellement par les génotypes dans un même site. En effet, celui-ci diffère en fonction de la dynamique d'utilisation des ressources en eau et en nutriments qui conduit à des disponibilités variables, mais aussi par des différences de développement foliaire qui vont exposer les plantes à des demandes évaporatives plus ou moins fortes. Ces différences combinées vont ainsi produire des scénarios de stress variables en fonction des génotypes même s'ils se trouvent sur un même site. En cascade, cela peut impacter la qualité des analyses des interactions génotype x environnement si l'on fait l'hypothèse d'une contrainte hydrique identique pour tous les génotypes sur un même site.

Une solution pour accéder à cette information de scénario de stress ressenti est d'exploiter les outils de simulation éco-physiologique intégrant des paramètres d'entrée du modèle spécifiques à chaque génotype ou variété (Gosseau *et al.*, 2019). Cette approche ambitieuse implique de connaître les valeurs de ces paramètres sur les génotypes étudiés, soit de façon directe en les mesurant sur ceux-ci, soit de façon indirecte en les estimant avec un modèle de prédiction génomique. Dans les deux cas, il faut être en mesure de déterminer ces paramètres de modèle à haut-débit et de façon robuste sur de nombreux génotypes.

Dans le cadre du modèle SUNFLO (Casadebaig *et al.*, 2011), deux paramètres de réponse à la contrainte hydrique doivent être mesurés en conditions contrôlées ou semi-contrôlées : les seuils de réponse de l'expansion foliaire (LER) et de la transpiration (TR). Avec le soutien du projet SUNRISE, la plateforme de phénotypage Phenotoul-Heliaphen a été développée par le LIPME, AGIR et l'UE APC à Auzeville-Tolosane (Gosseau *et al.*, 2019) pour étudier les effets de différents scénarios de sécheresse aux stades végétatif et post-floraison du tournesol. Cette plateforme nous permet de mesurer expérimentalement ces seuils (LER et TR) de réponse à la sécheresse. En collaboration avec Terres Inovia, entre 8 et 12 variétés sont caractérisées chaque année dans le cadre des évaluations post-inscription. Un modèle issu de *machine-learning* a été développé, utilisant les images issues de la barrière lumineuse qui scanne les plantes au stade végétatif, soumises ou non à un stress hydrique. Ce modèle permet d'estimer la surface foliaire à chaque passage du robot de la plateforme Heliaphen. En parallèle, le robot pilote l'irrigation et caractérise les pertes en eau de chaque plante de façon quotidienne. Ainsi, de façon automatisée, la plateforme de phénotypage Heliaphen peut mettre en relation la croissance foliaire ou la transpiration de la plante avec la disponibilité en eau et estimer les seuils de réponse pour le modèle SUNFLO (Figure 2). Parallélisée sur différentes lignées, hybrides expérimentaux ou variétés, cette méthode permet de débloquer l'usage de la simulation pour des travaux d'écophysiologie, d'agronomie et de génétique pour accéder à des prédictions de rendement dans différents scénarios climatiques comme proposé par Gosseau *et al.*, (2019).

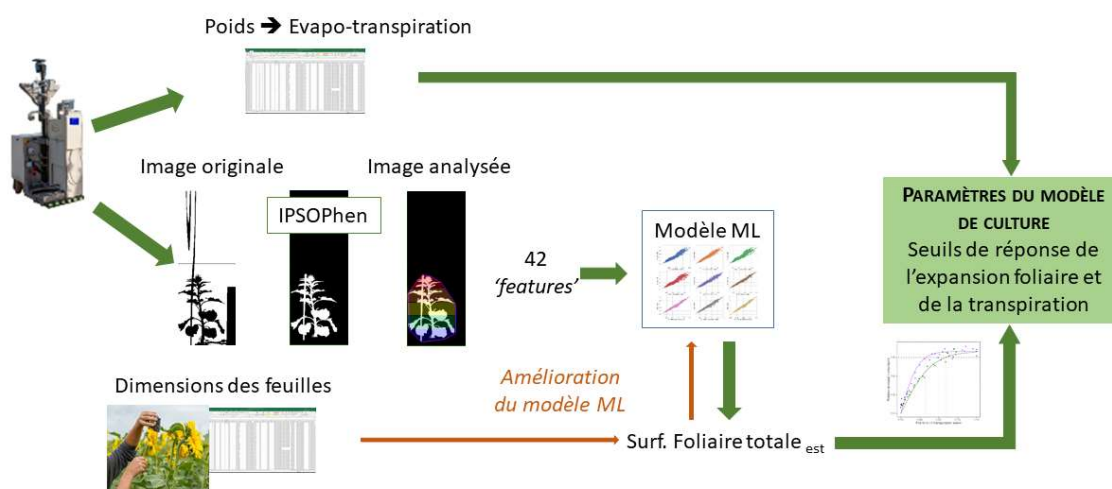


Figure 2. Estimation des paramètres de réponse à la sécheresse du modèle SUNFLO grâce à la plateforme Phenotoul-Heliaphen. Le robot mesure les pertes en eau journalières et scan la plante grâce à une barrière lumineuse. Le logiciel IPSOPhen estime 42 descripteurs de la morphologie de la silhouette de la plante qui entrent dans un modèle de *Machine-Learning* pour estimer la surface foliaire. Les données de surface foliaire et de transpiration sont utilisées pour estimer les paramètres LER et TR de seuil de réponse à la sécheresse de l'expansion foliaire et de la transpiration.

5 - CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Les travaux associant un large partenariat public et privé et des disciplines comme l'agronomie, la génétique, l'analyse de l'image et l'informatique ont permis ces dernières années de développer des outils de phénotypage haut-débit pour le tournesol dans le cadre du projet SUNRISE. Des preuves de concept ont été réalisées à plusieurs niveaux et pour différents caractères.

La mesure de la vitesse de sénescence foliaire a été développée à partir d'images de drones et est validée en condition d'expérimentation sur du matériel génétique élite et contrasté pour ce caractère. Le phénotypage de plantes individuelles au champ à partir d'images de drones a été développé pour la première fois à notre connaissance pour mesurer la croissance au stade précoce et développer un caractère de variabilité intrinsèque de ce caractère. L'analyse GWAS à grande échelle a permis d'identifier de très nombreuses régions génomiques associées, montrant la puissance statistique de ce type de mesure. En conditions semi-contrôlées, nous avons développé un protocole expérimental et d'analyse d'images sur la plateforme Phenotoul-Heliaphen pour estimer automatiquement les paramètres de seuil de réponse au stress hydrique du modèle de culture SUNFLO. Cela ouvre des perspectives pour exploiter les possibilités de simulation dans différents scénarios climatiques, et différentes conduites d'un nombre plus important de lignées parentales quasi-isogéniques, d'hybrides expérimentaux ou de variétés de tournesol.

La collaboration avec l'entreprise Hiphen a permis ce développement et le maintien de l'expertise pour mettre ces outils à la disposition de la communauté académique nationale et internationale et au secteur privé. Cette collaboration resserrée et continue sera importante à pérenniser dans les années à venir pour répondre à plusieurs enjeux. Premièrement, malgré l'acquisition toujours plus performante d'images et de nuages de points 3D avec des outils comme le LiDAR, un goulot d'étranglement est l'analyse et le développement de preuves de concept pour les caractères prioritaires chez le tournesol. Cela nécessitera de nouvelles compétences en matière d'analyse d'images, ainsi que la collaboration d'experts pour les différents caractères. Des outils logiciels et matériels pour manipuler ces données doivent également être construits. En particulier, une ontologie de la culture du tournesol doit être élaborée avec une collaboration internationale, et une base de données phénotypiques ouverte doit être développée. Les données produites par la phénotypique pourraient alors suivre le principe FAIR et être accessibles comme sur les bases de données SUNRISE Archive Phenotype (Carrère *et al.*, 2016) ou PHIS Phenotoul (Alic *et al.*, 2021) pour une utilisation et une caractérisation à long terme des ressources génétiques du tournesol.

Enfin, développer une culture de tournesol améliorant les services écosystémiques des systèmes agricoles est un enjeu qui fait ressortir des besoins de développement de la phénotypique de cette culture à différents niveaux. Tout d'abord, il s'agit de consolider les acquis, c'est-à-dire améliorer la robustesse et assurer la pérennité des savoir-faire. Une recherche visant à mieux connaître les pollinisateurs du tournesol et leur mode de visite apparaît importante pour améliorer le service de pollinisation de la culture. La caractérisation du développement du capitule et l'estimation des stades de maturité des graines est importante et semble accessible à partir d'images de drone ou de Phenomobile. Enfin, une dimension complexe mais très importante est l'estimation des interactions biotiques avec la détection de symptômes de maladie (par exemple maladies foliaires comme l'alternariose ou la verticilliose) et de symptômes induits par la plante parasite *Orobanche cumana*. Enfin, l'identification de plantes compagnon ou adventice en proximité du tournesol permettra l'étude des interactions plante x plante, enjeu agricole majeur dans les années à venir avec la réduction de l'utilisation des herbicides qui devrait induire le développement de nouvelles méthodes de contrôle des adventices nécessitant leur quantification.

*Journée Scientifique ASF du 3 février 2022
« Quoi de neuf sur le phénotypage en amélioration des plantes ? »*

REFERENCES

- Alic, I., Blanchet, N., Burger, P., Langlade, N.B., 2021. PHIS Phenotoul [WWW Document]. URL <http://147.100.202.17/phenotoul/app/> (accessed 3.31.22).
- Badouin, H., Gouzy, J., Grassa, C.J., Murat, F., Staton, S.E., Cottret, L., Lelandais-Brière, C., Owens, G.L., Carrère, S., Mayjonade, B., Legrand, L., Gill, N., Kane, N.C., Bowers, J.E., Hubner, S., Bellec, A., Bérard, A., Bergès, H., Blanchet, N., Boniface, M.-C., Brunel, D., Catrice, O., Chaidir, N., Claudel, C., Donnadiou, C., Faraut, T., Fievet, G., Helmstetter, N., King, M., Knapp, S.J., Lai, Z., Le Paslier, M.-C., Lippi, Y., Lorenzon, L., Mandel, J.R., Marage, G., Marchand, G., Marquand, E., Bret-Mestries, E., Morien, E., Nambeesan, S., Nguyen, T., Pegot-Espagnet, P., Pouilly, N., Raftis, F., Sallet, E., Schiex, T., Thomas, J., Vandecasteele, C., Varès, D., Vear, F., Vautrin, S., Crespi, M., Mangin, B., Burke, J.M., Salse, J., Muñoz, S., Vincourt, P., Rieseberg, L.H., Langlade, N.B., 2017. The sunflower genome provides insights into oil metabolism, flowering and Asterid evolution. *Nature* 546, 148–152. <https://doi.org/10.1038/nature22380>
- Bonnafeuf, F., Fievet, G., Blanchet, N., Boniface, M.-C., Carrère, S., Gouzy, J., Legrand, L., Marage, G., Bret-Mestries, E., Munos, S., Pouilly, N., Vincourt, P., Langlade, N., Mangin, B., 2018. Comparison of GWAS models to identify non-additive genetic control of flowering time in sunflower hybrids. *Theor. Appl. Genet.* 131, 319–332. <https://doi.org/10.1007/s00122-017-3003-4>
- Cabrera-Bosquet, L., Crossa, J., von Zitzewitz, J., Serret, M.D., Luis Araus, J., 2012. High-throughput Phenotyping and Genomic Selection: The Frontiers of Crop Breeding Converge. *Journal of integrative plant biology* 54, 312–320.
- Camino, C., González-Dugo, V., Hernández, P., Sillero, J.C., Zarco-Tejada, P.J., 2018. Improved nitrogen retrievals with airborne-derived fluorescence and plant traits quantified from VNIR-SWIR hyperspectral imagery in the context of precision agriculture. *International journal of applied earth observation and geoinformation* 70, 105–117.
- Carrère, S., Legrand, L., Blanchet, N., Langlade, N.B., 2016. SUNRISE Phenotype Archive [WWW Document]. URL <https://sunrise-archive.toulouse.inra.fr/web/index.html> (accessed 3.31.22).
- Casadebaig, P., Guillioni, L., Lecoœur, J., Christophe, A., Champolivier, L., Debaeke, P., 2011. SUNFLO, a model to simulate genotype-specific performance of the sunflower crop in contrasting environments. *Agricultural and Forest Meteorology* 151, 163–178.
- Cobb, J.N., DeClerck, G., Greenberg, A., Clark, R., McCouch, S., 2013. Next-generation phenotyping: requirements and strategies for enhancing our understanding of genotype–phenotype relationships and its relevance to crop improvement. *Theor Appl Genet* 126, 867–887. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2066-0>
- Gómez-Candón, D., Virlet, N., Labbé, S., Jolivot, A., Regnard, J.-L., 2016. Field phenotyping of water stress at tree scale by UAV-sensed imagery: new insights for thermal acquisition and calibration. *Precision Agric* 17, 786–800. <https://doi.org/10.1007/s11119-016-9449-6>
- Gonzalez-Dugo, V., Hernandez, P., Solis, I., Zarco-Tejada, P.J., 2015. Using High-Resolution Hyperspectral and Thermal Airborne Imagery to Assess Physiological Condition in the Context of Wheat Phenotyping. *Remote Sensing* 7, 13586–13605. <https://doi.org/10.3390/rs71013586>
- Gosseau, F., Blanchet, N., Varès, D., Burger, P., Campargue, D., Colombet, C., Gody, L., Liévin, J.-F., Mangin, B., Tison, G., Vincourt, P., Casadebaig, P., Langlade, N., 2019. Heliaphen, an Outdoor High-Throughput Phenotyping Platform for Genetic Studies and Crop Modeling. *Front. Plant Sci.* 9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01908>
- Granier, C., Aguirrezabal, L., Chenu, K., Cookson, S.J., Dauzat, M., Hamard, P., Thioux, J.-J., Rolland, G., Bouchier-Combaud, S., Lebaudy, A., 2006. PHENOPSIS, an automated platform for reproducible phenotyping of plant responses to soil water deficit in *Arabidopsis thaliana* permitted the identification of an accession with low sensitivity to soil water deficit. *New phytologist* 169, 623–635.
- Lenz-Wiedemann, V.I.S., Klar, C.W., Schneider, K., 2010. Development and test of a crop growth model for application within a Global Change decision support system. *Ecological Modelling* 221, 314–329.
- Li, W., Weiss, M., Waldner, F., Defourny, P., Demarez, V., Morin, D., Hagolle, O., Baret, F., 2015. A Generic Algorithm to Estimate LAI, FAPAR and FCOVER Variables from SPOT4_HRVIR and Landsat Sensors: Evaluation of

the Consistency and Comparison with Ground Measurements. *Remote Sensing* 7, 15494–15516. <https://doi.org/10.3390/rs71115494>

Liebisch, F., Kirchgessner, N., Schneider, D., Walter, A., Hund, A., 2015. Remote, aerial phenotyping of maize traits with a mobile multi-sensor approach. *Plant Methods* 11, 9. <https://doi.org/10.1186/s13007-015-0048-8>

Madec, S., Baret, F., de Solan, B., Thomas, S., Dutartre, D., Jezequel, S., Hemmerlé, M., Colombeau, G., Comar, A., 2017. High-Throughput Phenotyping of Plant Height: Comparing Unmanned Aerial Vehicles and Ground LiDAR Estimates. *Front. Plant Sci.* 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02002>

Qiu, Q., Sun, N., Wang, Y., Fan, Z., Meng, Z., Li, B., Cong, Y., 2019. Field-Based High-Throughput Phenotyping for Maize Plant Using 3D LiDAR Point Cloud Generated With a “Phenomobile.” *Frontiers in plant science* 10, 554.

Steduto, P., Hsiao, T.C., Raes, D., Fereres, E., 2009. AquaCrop—The FAO crop model to simulate yield response to water: I. Concepts and underlying principles. *Agronomy Journal* 101, 426–437.

Wan, L., Zhu, J., Du, X., Zhang, J., Han, X., Zhou, W., Li, X., Liu, J., Liang, F., He, Y., Cen, H., 2021. A model for phenotyping crop fractional vegetation cover using imagery from unmanned aerial vehicles. *Journal of Experimental Botany* 72, 4691–4707. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab194>

Zhao, C., Zhang, Y., Du, J., Guo, X., Wen, W., Gu, S., Wang, J., Fan, J., 2019. Crop Phenomics: Current Status and Perspectives. *Front. Plant Sci.* 10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00714>