

Processus de branchement et modélisation de la croissance de champignons filamenteux

Lena Kuwata

Sommaire

1	Motivations	2
2	Processus de branchement	3
2.1	Définition	3
2.2	Extension du modèle	4
3	Modèles de croissance des champignons filamenteux	5
3.1	Croissance en milieu homogène	5
3.1.1	Description du modèle	5
3.1.2	Quelques résultats	7
3.2	Prise en compte de l'interaction entre les hyphes	7
4	Perspectives	9

1 Motivations

Les champignons filamenteux prolifèrent dans divers environnements; ils jouent donc un rôle crucial dans le fonctionnement de nombreux écosystèmes et ont donc été étudiés de manière extensive ces dernières décennies [5, 8]. Ils sont composés de structures filamenteuses, appelées hyphes, qui croissent et qui branchent créant ainsi des réseaux, appelés mycélium, pouvant recouvrir plusieurs kilomètres carrés. Pour nourrir le mycélium, les hyphes décomposent la matière organique présente dans son environnement. Ils sont également capables de rapidement s'adapter face à des menaces locales (attaque par un prédateur, obstacle physique, conditions locales nocives...) grâce à une communication efficace au sein du mycélium permettant une réorganisation partielle ou une réorientation de la croissance du mycélium de sorte à s'éloigner du danger [2, 9]. Pour ces raisons, les champignons filamenteux sont également utilisés dans l'industrie biochimique, notamment pour catalyser certaines réactions et produire différents types de métabolites [1].

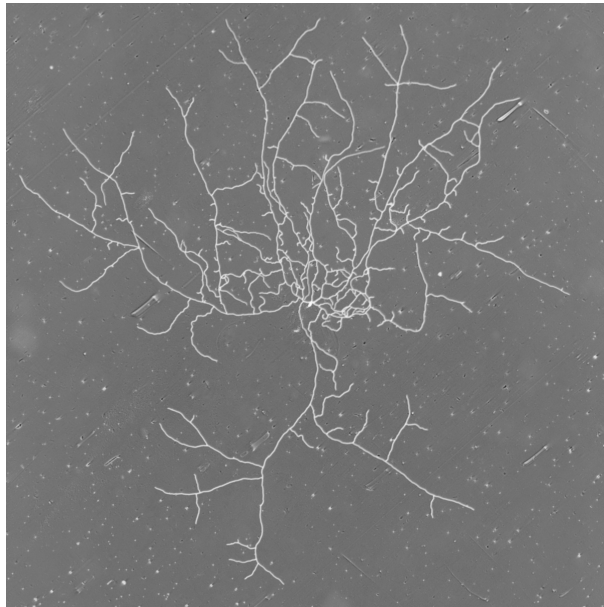


Figure 1: Panorama d'un *Podospora anserina*

Avant de considérer des modèles détaillés de croissance des champignons filamenteux prenant en compte les flux de nutriments et la signalisation chimique le long du réseau, il est important de bien comprendre les phénomènes responsables de la croissance du mycélium et sa structure. La croissance des hyphes primaires se fait de manière plus ou moins radiale. Ces hyphes étendent la surface déjà couverte par le mycélium et permettent d'explorer l'environnement à la recherche de nouvelles sources de nutriments. Leur nombre augmente en branchant à leurs extrémités (ou apex, on parlera dans la suite de branchement apical). Les hyphes secondaires branchent à partir de la structure primaire de manière uniforme le long des hyphes existantes (on parlera dans la suite de branchement latéral). Les hyphes secondaires permettent de densifier le réseau en croissant dans différentes directions et en branchant. Lorsque deux hyphes se croisent, ils peuvent fusionner, permettant de créer des

raccourcis pour la diffusion de molécules le long du réseaux. Ce phénomène, appelé anastomose, permet donc d'augmenter la connectivité du réseau. À noter que deux hyphes qui se croisent ne fusionnent pas nécessairement et peuvent simplement se contourner et continuer de croître dans des directions différentes.

De nombreux modèles de croissance du mycélium s'appuient sur la théorie des graphes et consiste à faire une analyse statistique de données expérimentales telles que le nombre de nœuds, le nombre d'apex, la longueur des hyphes, etc [1, 6, 10]. La principale difficulté de cette méthode est d'obtenir des enregistrements de haute qualité de cette dynamique de croissance, commençant à l'échelle microscopique avec un seul spore et finissant avec un mycélium pouvant recouvrir plusieurs centimètres carrés d'une boîte de Petri [6]. D'autres approches donnent naissance à une variété de modèles stochastiques pour la croissance du mycélium dans lesquels l'hyphe croit en colonisant son voisinage (s'il est libre), branchant à un certain taux donnant naissance à un second hyphe colonisant l'espace libre dans une autre direction et pouvant fusionner avec d'autres hyphes lorsqu'ils se croisent [3, 4]. A priori, il n'existe aucun résultat analytique sur les propriétés de la croissance à long terme, en particulier en raison de la difficulté de prendre en compte les interactions spatiales telles que l'anastomose et l'auto-évitement. L'analyse repose plutôt sur l'exploration de l'espace des paramètres de sorte que les résultats obtenus par simulation soient proches de ceux observés, ou sur la recherche de phases de transition dans la croissance du mycélium.

2 Processus de branchement

2.1 Définition

On considère la dynamique de population suivante :

- Au temps $t = 0$, on a un nombre aléatoire N_0 d'individus,
- Chaque individu a un temps de vie suivant une loi exponentielle de paramètre a ,
- Au bout de ce temps, l'individu meurt et laisse place à k individus avec probabilité p_k ,
- Les temps de vie et le nombre de descendants de chaque individu sont indépendants.

Définition 2.1. On note N_t le nombre d'individus au temps t . Le processus $(N_t)_{t \geq 0}$ ainsi défini est appelé processus de branchement en temps continu.

Remarque 2.2. Le processus de branchement est un cas particulier de processus de saut Markovien.

On peut définir les processus de branchement de manière différente à l'aide des processus de Poisson.

Définition 2.3. Soit (X, \mathcal{X}) un espace mesurable, soit μ une mesure σ -finie sur X . Un processus de Poisson d'intensité μ est une mesure aléatoire M sur X vérifiant :

- Pour tout $B \in \mathcal{X}$, $M(B)$ suit une loi de Poisson de paramètre $\mu(B)$,
- Pour tous $n \in \mathbb{N}$ et $B_1, \dots, B_n \in \mathcal{X}$ deux à deux disjoints, les variables $M(B_1), \dots, M(B_n)$ sont indépendantes.

Soit M une mesure de Poisson d'intensité $ds \otimes dz$ sur $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+$. On peut définir le processus N_t par :

$$N_t = N_0 + \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \sum_{k=0}^{\infty} (k-1) \mathbb{1}_{\{aN_s(p_0+\dots+p_{k-1}) < z \leq aN_s(p_0+\dots+p_{k-1}+p_k)\}} M(ds, dz).$$

2.2 Extension du modèle

On suppose désormais que :

- Au temps $t = 0$, on a un nombre aléatoire N_0 d'individus, notés $(1, \dots, N_0)$
- Chaque individu u a un type X^u à valeurs dans \mathbb{R}^d et un temps de vie suivant une loi exponentielle de paramètre $B(X^u)$,
- Au bout de ce temps, l'individu u meurt et laisse place à k individus, notés $(u1, \dots, uk)$, avec probabilité $p_k(X^u)$ et le type du j -ème descendant est égal à $F_j^{(k)}(X^u, \theta^u)$, où θ^u suit une loi uniforme sur l'intervalle $[0, 1]$,
- Les temps de vie et les types de chaque individu sont indépendants.

On note :

$$\mathcal{U} = \bigcup_{n \geq 0} \mathbb{N}^n$$

et $V_t \subset \mathcal{U}$ l'ensemble des individus en vie à l'instant t , on considère désormais le processus :

$$\mathcal{Z}_t = \sum_{u \in V_t} \delta_{X^u}.$$

Soit M une mesure de Poisson d'intensité $ds \otimes n(du) \otimes dz \otimes d\theta$ sur $\mathbb{R}_+ \times \mathcal{U} \times \mathbb{R}_+ \times [0, 1]$, où $n(du)$ est la mesure de comptage sur \mathcal{U} . On peut définir le processus \mathcal{Z}_t par :

$$\langle \mathcal{Z}_t, f \rangle = \langle \mathcal{Z}_0, f \rangle + \int_0^t \int_{\mathcal{U} \times \mathbb{R}_+ \times [0, 1]} \mathbb{1}_{\{u \in V_s, z \leq B(X^u)\}} \left[\sum_{j=1}^{G(X^u, z)} f(F_j^{(G(X^u, z))}(X^u, \theta)) - f(X^u) \right] \times M(ds, du, dz, d\theta),$$

où :

$$\langle \mathcal{Z}_t, f \rangle = \int_X f(x) \mathcal{Z}_t(dx),$$

et :

$$G(X^u, z) = \sum_{k=0}^{\infty} k \times \mathbb{1}_{\{B(X^u)(p_0(X^u)+\dots+p_{k-1}(X^u)) < z \leq B(X^u)(p_0(X^u)+\dots+p_{k-1}(X^u)+p_k(X^u))\}}.$$

3 Modèles de croissance des champignons filamenteux

3.1 Croissance en milieu homogène

3.1.1 Description du modèle

Chaque individu du processus de branchement correspond à un filament soit entre deux nœuds (segment fermé) soit entre un nœud et une extrémité (segment ouvert). Le type d'un individu correspond au couple $(\epsilon, x) \in S := \{0\} \times (0, \infty) \cup \{1\} \times [0, \infty)$, où x correspond à la longueur du segment et $\epsilon = 0$ si le segment est fermé et $\epsilon = 1$ sinon.

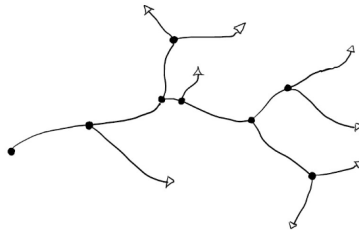


Figure 2: Représentation schématique d'un mycélium. Les points représentent les nœuds et les triangles les extrémités, qui continuent de croître.

On considère les mécanismes de croissance suivants :

- (a) **Elongation** : Les segments ouverts croissent à vitesse constante v ,
- (b) **Branchement apical** : Chaque segment ouvert branche au niveau de son extrémité à taux b_1 . Le segment ouvert est alors remplacé par un segment fermé de même longueur et deux segments ouverts de longueur nulle,
- (c) **Branchement latéral** : Chaque segment branche latéralement à taux instantané b_2x et le point de branchement est choisi aléatoirement le long du segment, selon une loi uniforme. Le segment (ϵ, x) est remplacé par un segment fermé $(0, \alpha x)$, un segment $(\epsilon, (1 - \alpha)x)$ et un segment ouvert de longueur nulle $(1, 0)$.

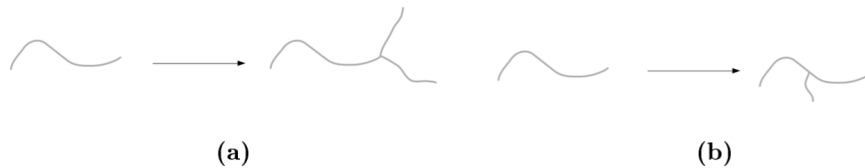


Figure 3: (a) Branchement apical : l'extrémité ouverte devient fermée et deux segments ouverts de longueur nulle sont créés. (b) Branchement latéral : le segment initial est divisé en deux segments dont l'un est fermé et l'autre de même nature que le segment initial et un troisième segment de longueur nulle est créé.

On note :

$$B(\mathbf{e}, x) = b_1 \mathbf{e} + b_2 x,$$

le taux de branchement instantané d'un individu de caractéristique (\mathbf{e}, x) et :

$$F(\mathbf{e}, x, \theta) = \begin{cases} \left((0, \theta \frac{b_1 \mathbf{e} + b_2 x}{b_2 x}), (\mathbf{e}, (1 - \theta) \frac{b_1 \mathbf{e} + b_2 x}{b_2 x}), (1, 0) \right), & \text{si } \theta < \frac{b_2 x}{b_1 \mathbf{e} + b_2 x}, \\ ((0, x), (1, 0), (1, 0)), & \text{si } \theta \geq \frac{b_2 x}{b_1 \mathbf{e} + b_2 x}. \end{cases}$$

la descendance d'un individu de caractéristique (\mathbf{e}, x) .

On a pour tout $f \in \mathcal{C}_b^1(S, \mathbb{R})$:

$$\begin{aligned} \langle \mathcal{Z}_t, f \rangle &= \langle \mathcal{Z}_0, f \rangle + \int_0^t \int_S v \mathbf{e} \frac{\partial f}{\partial x}(\mathbf{e}, x) \mathcal{Z}_s(d\mathbf{e}, x) ds \\ &+ \int_0^t \int_{\mathcal{U} \times \mathbb{R}_+ \times [0, 1]} \mathbb{1}_{\{u \in V_{s-}, z \leq B(\mathbf{e}_s^u, x_{s-})\}} \left[\sum_{i=1}^3 f(F_i(\mathbf{e}_s^u, x_{s-}, \theta)) - f(\mathbf{e}_s^u, x_{s-}) \right] \\ &\quad \times M(ds, du, dz, d\theta). \end{aligned}$$

Proposition 3.1. *Soit M une mesure de Poisson sur $(\mathbb{R}_+ \times X, \mathcal{B}(\mathbb{R}_+) \times \mathcal{X})$ d'intensité μ , soit $H(s, x)$ un processus prévisible, le processus :*

$$\left(\int_0^t \int_X H(s, x) M(ds, dx) - \int_0^t \int_X H(s, x) \mu(ds, dx) \right)_{t \geq 0}$$

est une martingale pour la filtration associée à M .

On pose pour $f \in \mathcal{C}_b^1(S, \mathbb{R})$:

$$\begin{aligned} \mathcal{G}f(\nu) &= \int_S v \mathbf{e} \frac{\partial f}{\partial x}(\mathbf{e}, x) \nu(d\mathbf{e}, x) + b_1 \int_S \mathbf{e} (f(0, x) + 2f(0, 1) - f(\mathbf{e}, x)) \nu(d\mathbf{e}, x) + \\ &b_2 \int_S x \int_0^1 (f(0, \alpha x) + f(\mathbf{e}, (1 - \alpha)x) + f(1, 0) - f(\mathbf{e}, x)) d\alpha \nu(d\mathbf{e}, x). \end{aligned}$$

Théorème 3.2. *Pour toute fonction $f \in \mathcal{C}_b^1(S, \mathbb{R})$:*

$$\left(\langle \mathcal{Z}_t, f \rangle - \langle \mathcal{Z}_0, f \rangle - \int_0^t \mathcal{G}f(\mathcal{Z}_s) ds \right)_{t \geq 0}$$

est une martingale pour la filtration associée à M .

3.1.2 Quelques résultats

On pose :

$$\langle n_t, f \rangle = \mathbb{E} [\langle \mathcal{Z}_t, f \rangle] = \int_{\mathbb{R}_+} f(1, x) n_t^1(dx) + \int_{\mathbb{R}_+^*} f(0, x) n_t^0(dx).$$

On pose :

$$b_1 + \frac{b_2}{\lambda} = \lambda,$$

et :

$$N_1(x) = (b_1 + b_2x + \lambda) e^{-\int_0^x (b_1 + b_2y + \lambda) dy},$$

$$N_0(x) = \frac{N_1(x)}{(b_2x + \lambda)^2} (b_2 + b_1(b_2x + \lambda)) + \frac{b_2 e^{-\int_0^x (b_1 + b_2y + \lambda) dy}}{(b_2x + \lambda)^3} (2b_2 + b_1(b_2x + \lambda)).$$

Théorème 3.3. *Il existe $C, w > 0$ tels que si $\langle n_0, V \rangle < \infty$, on a pour tout $t \geq 0$:*

$$\|e^{-\lambda t} n_t^1 - \langle n_0, \psi \rangle N_1\|_{L^1(\mathbb{R}_+)} + \|e^{-\lambda t} n_t^0 - \langle n_0, \psi \rangle N_0\|_{L^1(\mathbb{R}_+^*)} \leq C e^{-wt} \langle n_0, V \rangle$$

où $\psi(\mathbf{e}, x) = \frac{\lambda^2}{\lambda^2 + b_2} (\mathbf{e} + \frac{b_2 x}{\lambda})$ et $V(\mathbf{e}, x) = \psi(\mathbf{e}, x) + 1 + x^2$.

Théorème 3.4. *Pour toute fonction $f : S \rightarrow \mathbb{R}$ telle que $\sup_{(\mathbf{e}, x) \in S} \frac{|f(\mathbf{e}, x)|}{(1+x)} < \infty$, on a la convergence en probabilité :*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\langle \mathcal{Z}_t, f \rangle}{\langle \mathcal{Z}_t, 1 \rangle} = \frac{1}{2} \langle N, f \rangle.$$

On peut alors, à partir d'un panorama du mycélium comme ceux réalisés dans [7], déterminer les paramètres v, λ, b_1 et b_2 . Cela permet alors de déterminer l'influence de paramètres extérieurs sur les différents mécanismes de croissance du mycélium. Les preuves des résultats précédents ainsi que la manière de déterminer les paramètres sont détaillées dans [11].

3.2 Prise en compte de l'interaction entre les hyphes

Chaque individu du processus de branchement correspond à un filament. Le type d'un individu u correspond à la position X_t^u de son extrémité à l'instant t . On considère les mécanismes de croissance suivants :

- (a) **Elongation** : Les trajectoires des extrémités des filaments sont solutions d'une certaine équation différentielle stochastique de type McKean–Vlasov,
- (b) **Branchement** : Chaque filament branche au niveau de son extrémité à taux b , donnant naissance à un deuxième filament dont l'extrémité est au même endroit,
- (c) **Arrêt** : Chaque filament s'arrête de croître à taux d .

On suppose que les positions des extrémités de filaments sont solution d'une équation de la forme :

$$dX_t^u = dW_t^u + \left[\int_0^t \int_{\mathbb{R}^2} L_{t-s}(X_t^u - x) \mathcal{Z}_s(dx) ds \right] dt,$$

où L vérifie :

$$|L_t(x)| \leq h_1(t), \quad \forall t, x \in \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}^2, \quad (1)$$

$$|L_t(x) - L_t(y)| \leq h_2(t)|x - y|, \quad \forall t, x, y \in \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R}^2, \quad (2)$$

avec $h_1, h_2 : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ intégrables.

On construit de manière récursive les processus $(\mathcal{Z}_t^k, (X_t^u, t \geq T_k, u \in V_{T_k}))$, où \mathcal{Z}_t^k correspondra au processus \mathcal{Z}_t arrêté en T_k . On pose $\mathcal{Z}_t^0 = \delta_{x_0}$ et $X_t^0 = x_0 + W_t^0$.

Soit $k \geq 0$, on pose :

$$T_{k+1} = \inf_{u \in V_{T_k}} \inf \left\{ t > T_k, \int_{T_k}^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{1}_{\{z \leq b+d\}} M(ds, \{u\}, dz) > 0 \right\}.$$

Soit U_{k+1} et A_{k+1} tels que $M(\{T_{k+1}\}, \{U_{k+1}\}, \{A_{k+1}\}) = 1$. On pose :

$$V_{T_{k+1}} = \begin{cases} V_{T_k} \cup \{k+1\}, & \text{si } A_{k+1} \leq b, \\ V_{T_k} \setminus \{U_{k+1}\}, & \text{si } b < A_{k+1} \leq b+d. \end{cases}$$

et :

$$\mathcal{Z}_t^{k+1} = \begin{cases} \mathcal{Z}_t^k & \text{pour } t \leq T_k, \\ \sum_{u \in V_{T_k}} \delta_{X_t^u} & \text{pour } T_k < t \leq T_{k+1}, \\ \sum_{u \in V_{T_{k+1}}} \delta_{X_{T_{k+1}}^u} & \text{pour } t > T_{k+1}, \end{cases}$$

avec $X_{T_{k+1}}^{k+1} = X_{T_{k+1}}^{U_{k+1}}$.

On prend $(X_t^u, t \geq T_{k+1}, u \in V_{T_{k+1}})$ solution de :

$$dX_{T_{k+1}+t}^u = dW_{T_{k+1}+t}^u + \left[\int_0^{T_{k+1}} \int_{\mathbb{R}^2} L_{T_{k+1}+t-s}(X_t^u - x) \mathcal{Z}_s^{k+1}(dx) ds + \sum_{v \in V_{T_{k+1}}} \int_0^t L_{t-s}(X_t^u - X_s^v) ds \right] dt.$$

Les hypothèses faites sur la fonction L permettent d'assurer l'existence et l'unicité trajectoirelle de la solution. Pour l'existence, l'hypothèse (1) permet de borner le terme d'interaction et donc d'utiliser le critère de Novikov pour ensuite effectuer une transformation de Girsanov. On obtient l'unicité trajectoirelle grâce à l'hypothèse (2) et à Gronwall.

On pose pour $f \in \mathcal{C}_b^2(\mathbb{R}^2, \mathbb{R})$:

$$\mathcal{G}f(\mathcal{Z}_t) = \int_{\mathbb{R}^2} \left[\sum_{i=1}^2 \left(\frac{\partial f}{\partial x_i} \int_0^t \int_{\mathbb{R}^2} L_{t-s}(x-y) \mathcal{Z}_s(dy) ds + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 f}{\partial x_i^2} \right) + (b-d)f(x) \right] \mathcal{Z}_t(dx).$$

Théorème 3.5. *Pour toute fonction $f \in \mathcal{C}_b^2(\mathbb{R}^2, \mathbb{R})$, le processus :*

$$\left(\langle \mathcal{Z}_t, f \rangle - \langle \mathcal{Z}_0, f \rangle - \int_0^t \mathcal{G}f(\mathcal{Z}_s) \right)_{t \geq 0}$$

est une martingale pour la filtration associée à la mesure de Poisson M .

On montre par récurrence que :

$$\begin{aligned} \langle \mathcal{Z}_t, f \rangle = & \langle \mathcal{Z}_0, f \rangle + M_t^f + \int_0^t \int_{\mathbb{R}^2} \sum_{i=1}^2 \left[\frac{\partial f}{\partial x_i} \int_0^s \int_{\mathbb{R}^2} L_{r-s}(x-y) \mathcal{Z}_r(dy) dr + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 f}{\partial x_i^2} \right] \\ & + \int_0^t \int_{\mathbb{N} \times \mathbb{R}_+} (\mathbf{1}_{\{u \in V_{s-}, z \leq b\}} - \mathbf{1}_{\{u \in V_{s-}, b \leq z \leq b+d\}}) f(X_{s-}^u) M(ds, du, dz), \end{aligned}$$

en utilisant la formule d'Ito pour exprimer $f(X_t^u) - f(X_{T_k}^u)$ et montrer que M_t^f est une martingale.

4 Perspectives

On souhaite étudier les capacités de communication et de partage des ressources lors du développement du mycélium d'un champignon filamenteux. On sait que la structure globale du réseau impacte son développement futur à travers différents modes de communication interne [9]. D'une part, la structuration en compartiments semi-ouverts de chaque filament permet le passage de nutriments. Ce flux permet donc un partage plus ou moins local de la nourriture déjà captée par la structure existante, afin que les filaments primaires puissent continuer leur développement et que les filaments secondaires puissent éventuellement assurer la densification du réseau. D'autre part, la signalisation au sein du mycélium permet une réponse rapide et globale à un changement plus ou moins local de conditions environnementales tel que l'attaque de prédateurs [7] ou la présence d'une substance nocive/chemo-attractante qui, elle, n'est pas consommée. Il faudrait donc modifier le modèle précédent de la manière suivante : prendre en compte le branchement latéral, considérer des taux de branchement dépendant de la trajectoire passée et modéliser le flux de nutriment et la signalisation au sein du réseau de sorte que le comportement du modèle corresponde au

comportement observé. Une fois le modèle défini, on cherchera, entre autres, à obtenir des informations sur le comportement asymptotique du réseau en temps long, à décrire certaines caractéristiques du réseau telles que sa vitesse d'expansion radiale (rayon du mycélium après un certain temps), ou son taux de branchement secondaire moyen (densité du réseau) et à décrire les comportements transients du système, notamment les pauses de croissance du réseau obtenues expérimentalement lorsque l'environnement est pauvre en nutriments.

Bibliographie

- [1] D.J. Barry and Gwilym Williams. “Microscopic characterisation of filamentous microbes: Towards fully automated morphological quantification through image analysis”. In: *Journal of microscopy* 244 (Aug. 2011), pp. 1–20.
- [2] Lynne Boddy et al. “Fungal network responses to grazing”. In: *Fungal genetics and biology : FG & B* 47 (Feb. 2010), pp. 522–30.
- [3] Graeme P. Boswell and Fordyce A. Davidson. “Modelling hyphal networks”. In: *Fungal Biology Reviews* 26.1 (2012). Hyphal networks: mechanisms, modelling and ecology, pp. 30–38.
- [4] Fadia Briki, Jean Clairambault, and Benoit Perthame. “Analysis of a molecular structured population model with possible polynomial growth for the cell division cycle”. In: *Mathematical and Computer Modelling* 47 (Apr. 2008), pp. 699–713.
- [5] S.A. Cantrell et al. “Unusual fungal niches”. In: *Mycologia* 103.6 (2011), pp. 1161–1174.
- [6] Jonathan Dikec et al. “Hyphal network whole field imaging allows for accurate estimation of anastomosis rates and branching dynamics of the filamentous fungus *Podospora anserina*”. In: *Scientific Reports* 10 (Feb. 2020).
- [7] Jonathan Dikec et al. “Hyphal network whole field imaging allows for accurate estimation of anastomosis rates and branching dynamics of the filamentous fungus *Podospora anserina*”. In: *Scientific Reports* 10 (Feb. 2020).
- [8] Mary Augustina Egbuta, Mulunda Mwanza, and O. Babalola. “Health Risks Associated with Exposure to Filamentous Fungi”. In: *International Journal of Environmental Research and Public Health* 14 (2017).
- [9] Mark D. Fricker et al. “The Mycelium as a Network”. In: *Microbiology Spectrum* 5.3 (2017), p. 5.3.03.
- [10] Luke Heaton et al. “Analysis of fungal networks”. In: *Fungal Biology Reviews* 26.1 (2012). Hyphal networks: mechanisms, modelling and ecology, pp. 12–29.
- [11] Milica Tomasevic, Amandine Véber, and Vincent Bansaye. “Ergodic behaviour of a multi-type growth-fragmentation process modelling the mycelial network of a filamentous fungus”. In: (Dec. 2020).