



Bulletin
de la

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON



Modélisation de la croissance des plantes.

Cas du modèle GreenLab

Philippe de Reffye

Ingénieur agronome, docteur-es-sciences, 10 rue du Puits des Esquilles, F-34000 Montpellier, France
- ph.dereffye@gmail.com

Résumé. – Le modèle GreenLab se caractérise par une approche du fonctionnement végétal au niveau du phytomère. L’organogénèse qui pilote le développement de l’architecture est contrôlée par un automate stochastique qui fonctionne avec des cycles de développement et qui simule le fonctionnement des méristèmes. Les notions botaniques du développement dans le modèle GreenLab s’appuient sur la notion d’âge physiologique et de modèle architectural. La photosynthèse est basée sur l’interception de la lumière par les feuilles et la biomasse synthétisée est stockée dans un pool commun. Sa répartition dans la plante se fait en fonction de l’attraction des organes selon leur force de puits. Les notions écophysiologiques de la croissance dans le modèle GreenLab sont basées sur l’efficacité de la lumière, l’indice foliaire, le pool commun, la proportionnalité des puits qui permettent de produire et de répartir la biomasse dans la plante au cours des cycles de croissance. Les notions génériques de cimes et de séries organiques fournissent des méthodes d’échantillonnage sur les plantes qui ont permis de calibrer le modèle par méthodes inverses et de le valider sur de nombreuses plantes cultivées (maïs, tournesol, poivrons, cotonnier, caféier, pin, érable, etc.).

Mots-clés. – Modèle GreenLab, architecture des plantes, croissance, développement, processus stochastiques, modèle dynamique, fonctionnement source puits, modèle structure fonction, calibration du modèle.

Modeling of plant growth. Case of the GreenLab model

Abstract. – The GreenLab model is characterized by an approach to plant functioning at the level of the phytomer. The organogenesis that drives the development of architecture is controlled by a stochastic automaton that functions with development cycles and simulates the functioning of meristems. The botanical notions of development in the GreenLab model are based on the physiological age and the architectural model. Photosynthesis is based on the light interception by leaves and the synthesized biomass is stored in a common pool. Its distribution in the plant is made according to the attraction of the organs according to their sink strength. The ecophysiological notions of growth in the GreenLab model are based on light use efficiency, leaf area index, common pool, proportionality of sinks that produce and distribute biomass among competing organs in the plant during growth. The generic notions of crowns and organic series provide methods of sampling on plants which have allowed to calibrate the model by inverse methods and validate it on many cultivated plants (maize, sunflower, peppers, cotton, coffee, pine, maple, etc.).

Keywords. – GreenLab Model, plant architecture growth and development, stochastic process, dynamical model, source-sink functioning, functional-structural plant model, model-calibration

1. Introduction

Le monde végétal, notre altérité dans le domaine du vivant, nous semble familier par sa proximité dans nos appartements, nos jardins et nos parcs, nos champs et nos forêts. Si, grâce aux nombreux ouvrages botaniques, beaucoup d’amateurs connaissent le nom des plantes, la plupart ignore comment elles poussent ou s’en font une vague idée avec les notions de nombre d’or ou de fractale qu’on leur présente parfois dans des revues de vulgarisation. Une des raisons principales est qu’on ne

les voit pas grandir tant le développement de leur architecture est lent. Souvent même les scientifiques, contingentés dans leurs disciplines (botanique, physiologie, agronomie), ne connaissent pas les mécanismes intrinsèques de la construction pas à pas d'une architecture végétale. Les botanistes connaissent les détails anatomiques des plantes, nécessaires pour les identifier. Les physiologistes connaissent le rôle et le fonctionnement des organes (feuilles, tiges, fruits, racines...) qui entrent en jeu dans les mécanismes de la photosynthèse. Les agronomes savent calculer la production d'un couvert végétal en fonction des paramètres environnementaux (lumière, température, eau...). Mais dans tous les cas la description de la plante sur pied et les mécanismes de son édification progressive sont ignorés. Depuis quelques années, la simulation de la croissance et de l'architecture des plantes est devenue un pôle d'intérêt pluridisciplinaire, car elle a trouvé de nouvelles applications dans les domaines de l'image de synthèse, de l'architecture-paysagisme et de l'agriculture. Cet article présente l'état de l'art dans les connaissances sur la croissance et l'architecture des végétaux et sur les méthodes numériques développées pour leurs simulations avec comme exemple le modèle GreenLab qui par son approche interdisciplinaire en fait un exemple particulièrement abouti.

2. Anatomie des architectures végétales

Tous les végétaux ont en commun les mêmes composants de base. On distingue le système aérien composé d'axes végétatifs (ou feuillés) ramifiés et le système racinaire, séparés par un collet (figure 1).

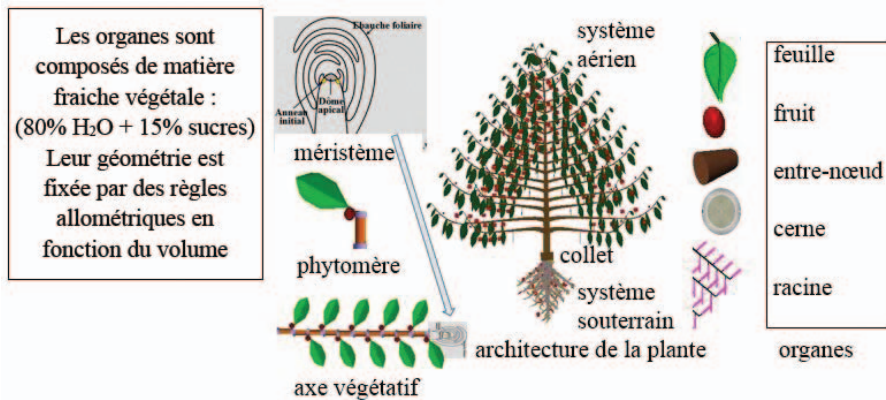


Figure 1. Eléments de l'architecture des plantes.

2.1. L'axe végétatif

L'axe végétatif est édifié à partir d'un méristème apical qui fabrique et met en place par allongement des séries de phytomères qui portent les organes, éléments de base de l'architecture. La disposition des organes le long des axes s'ordonne selon les règles de la phyllotaxie.

2.2. Le phytomère

Le phytomère issu du fonctionnement du méristème est constitué d'une portion d'axe appelée entrenœud dont l'extrémité appelée nœud porte les organes feuilles, fleurs, fruits et les méristèmes axillaires qui donneront des ramifications. Les phytomères sont d'abord stockés sous forme embryonnaire dans les méristèmes puis subissent une expansion qui est l'expression de la croissance.

2.3. La structure végétale

Les axes végétatifs se ramifient pour constituer une structure végétale dans laquelle on peut identifier des ordres de ramifications (l'ordre 1 est la tige principale, etc.) et des différences morphologiques plus ou moins marquées, signes de fonctionnements différenciés de l'activité des méristèmes apicaux.

2.4. L'âge physiologique

Les différents types d'axes végétatifs que l'on peut repérer dans une structure végétale sont en petit nombre (< 6) et sont caractérisés par des index dénommés « âges physiologiques » qui déterminent leur degré de différenciation (leur orientation, leur vigueur ou leur aptitude à fleurir [figure 2]). Par exemple, chez un hêtre, on distingue les pousses annuelles d'exploration qui sont longues (1 m) et colonisent l'espace et les pousses d'exploitation qui sont courtes (1 cm), feuillues et qui assurent la plus grande partie de la photosynthèse et de la fructification. De même chez un caféier, on distingue les tiges orthotropes qui se redressent, et des rameaux plagiotropes qui poussent horizontalement et portent les cerises. L'évolution progressive de l'anatomie d'un axe végétatif et vigoureux vers un axe court florifère correspond à un vieillissement physiologique. L'âge physiologique des méristèmes s'accroît avec l'ordre de ramification, ou le long des axes sur de grandes portées. Ainsi un axe peut naître vieux.

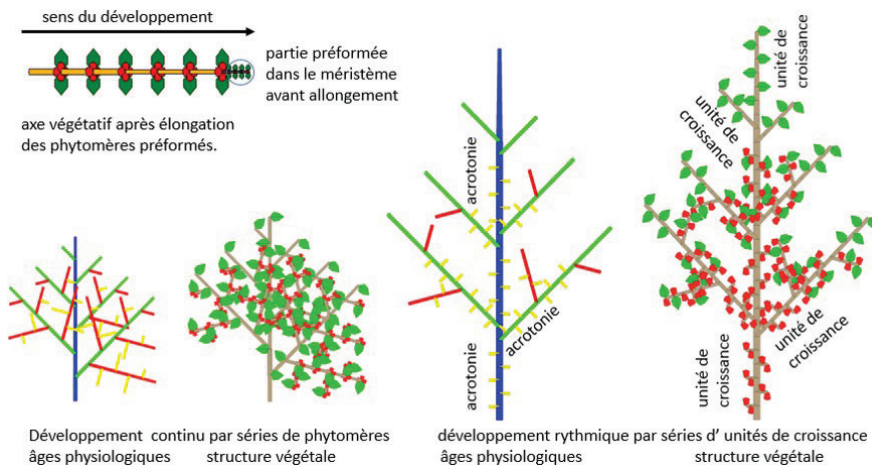


Figure 2. Structures ramifiées à développement continu ou rythmique avec 4 âges physiologiques. Les couleurs bleue, verte, rouge, jaune caractérisent l'évolution des états du vieillissement. Les rameaux les plus vieux portent les fruits. On représente l'aspect de la structure végétale correspondant aux couleurs des axes. Logiciel Gloop (CIRAD).

3. Le développement végétal

Le développement végétal est le résultat de l'activité des méristèmes apicaux qui mettent en place des axes feuillés ramifiés pour édifier une structure végétale.

3.1. L'âge chronologique

L'âge chronologique détermine le stade de développement d'une structure végétale. Il est mesuré en cycles de développement. La durée d'un cycle de développement correspond au temps nécessaire (le phyllochrone) pour qu'un méristème fabrique un nouveau phytomère. Ce temps mesuré en jours (temps calendaire) varie beaucoup en fonction de la température. En dessous d'une température de base, caractéristique d'une espèce, l'organogenèse s'arrête. Par contre, on observe que si on relie le nombre de phytomères fabriqués à la somme des températures moyennes journalières correspondante (temps thermique), on obtient une relation linéaire. Le cycle de développement en temps thermique est stable et le développement de la plante est ainsi régularisé.

3.2. Développement continu, développement rythmique

Le développement des arbustes tropicaux (ex. : caféier) est le plus souvent continu (figure 2). Dans ce cas, il n'y a pas de réserve embryonnaire dans les méristèmes apicaux qui édifient les axes constitués de phytomères en séries. L'expansion d'un phytomère suit immédiatement sa création : c'est la néoformation. Les axes végétatifs peuvent avoir un développement indéfini (ex. : la tige orthotrope d'un caféier), ou limité à cause de l'avortement du méristème apical (ex. : les branches plagiotropes d'un caféier). Chez les herbacées annuelles, le développement est aussi continu, mais il s'arrête après la floraison apicale simultanée des méristèmes (ex. : chrysanthème).

Au contraire, le développement des arbres est le plus souvent rythmique (figure 2). Le développement est à double échelle. Les pousses sont constituées d'«unités de croissance» elles-mêmes constituées de phytomères avec des périodes d'activité méristématique séparées par des pauses de longues durées. Les pousses sont constituées d'une partie préformée qui correspond à l'allongement de la réserve de phytomères embryonnaires (ex. : marronnier). Celle-ci est éventuellement suivie immédiatement d'une reprise d'activité méristématique pendant laquelle des nouveaux phytomères sont émis pour constituer la partie néoformée de la pousse annuelle (ex. : peuplier). La pousse annuelle est constituée le plus souvent d'une seule unité de croissance chez les arbres tempérés, elle est dite monocyclique (ex. : érable). Chez les arbres tropicaux la pousse annuelle est constituée de plusieurs unités de croissance, elle est dite polycyclique (ex. : hvéa). Ce cas peut se présenter aussi chez les arbres tempérés (ex. : le noyer).

3.3. La ramification

La ramification des axes donne naissance à des structures végétales. Si les axes ont un développement indéfini la structure est dite monopodiale. Si les axes ont un développement limité par suite de l'avortement du méristème apical ou de sa transformation en fleur le développement se poursuit par des relais sub-terminaux. La structure est dite sympodiale (figure 3).

Chaque phytomère selon l'espèce peut porter un ou plusieurs méristèmes axillaires de même âge physiologique ou non à l'aisselle des feuilles. On parle de réitération si une ramification a la même vigueur que la tige qui la porte, c'est-à-dire le même âge physiologique, ce qui crée une fourche. Dans le stade jeune les structures ramifiées sont fortement hiérarchisées selon l'ordre de ramification couplé avec l'âge physiologique, ce qui produit l'«unité architecturale», qui peut réitérer en donnant un «complexe réitéré» (figure 3). Chez les plantes avec un développement continu, chaque phytomère de la tige peut porter une réitération et un rameau fructifère comme chez le cotonnier ou deux branches équivalentes et une réitération comme chez le caféier. Chez les arbres dont le développement est rythmique, la ramification des unités de croissance est souvent organisée selon le schéma de l'acrotonie (figure 3). La vigueur des rameaux axillaires décroît du sommet de l'unité de croissance vers sa base, autrement dit l'âge physiologique de ces rameaux augmente.

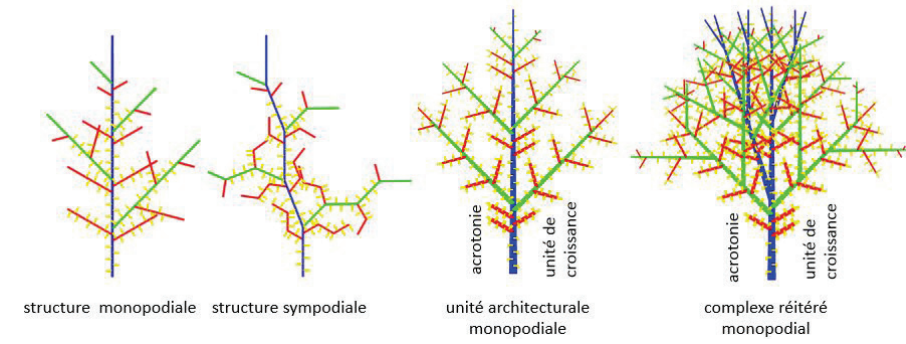


Figure 3. Exemple de structures monopodiale et sympodiale. Exemples d'unité architecturale et de sa réitération. Mise en évidence de l'acrotonie qui caractérise la disposition des ramifications le long d'une unité de croissance selon leurs âges physiologiques croissants.

La ramification peut être immédiate (dans ce cas le méristème axillaire fonctionne dès sa formation) ou retardée (dans ce cas une pause initiale de plusieurs cycles retarde le développement du rameau axillaire). Les bourgeons axillaires des arbres tempérés ont généralement un développement retardé d'un an. La pousse de l'année n'est ordinairement pas ramifiée. Elle ne le sera qu'au printemps de l'année suivante.

3.4. Avortement ou transformation des méristèmes

L'arrêt de fonctionnement des méristèmes peut avoir une double origine : l'avortement ou une transformation du méristème apical végétatif en méristème floral. L'avortement peut être accidentel ou systématique. Dans ce dernier cas, la structure sera sympodiale (figure 3) si un ou plusieurs méristèmes sub-terminaux prennent le relais de l'édification de l'axe primaire (ex. : orme). La prise en compte de la mortalité des axes est indispensable pour modéliser le développement de l'architecture des arbres et des arbustes. L'élagage naturel supprime au bout d'un certain temps la plus grande partie des branches mises en place par la structure pendant son développement. Chez les herbacées, notamment les plantes à rosette (ex. : chrysanthème), la floraison

apicale de la tige déclenche les floraisons apicales des axes latéraux en construction ce qui arrête le développement de la structure.

3.5. Développement déterministe et développement stochastique

A chaque cycle de développement un méristème subit des aléas à trois niveaux. Ces aléas touchent la ramification, l'allongement de l'axe et la mortalité. Le méristème peut se mettre à fonctionner s'il est dormant. Il peut faire une pause et/ou avorter s'il est actif. Le fonctionnement est dit alors stochastique, ce qui a pour effet que des plantes de même âge appartenant à un même clone sont toutes différentes du point de vue de leur architecture. Un développement régulier déterministe – c'est-à-dire sans aléa – ne se voit guère que chez des plantes monocauls comme des tournesols ou des palmiers. La part stochastique ne perturbe pas le déroulement de la morphogenèse dans ses grandes lignes, mais le diversifie dans les détails (figure 4).

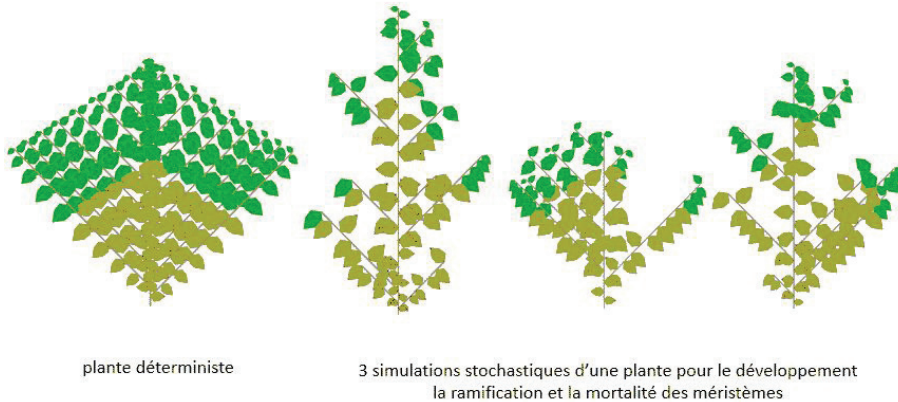


Figure 4. Exemple de plante déterministe. Trois simulations de plantes issues d'un même développement stochastique. Logiciel Gloups (CIRAD).

3.6. Eléments de morphogenèse architecturale chez les végétaux

La modélisation du fonctionnement des méristèmes permet d'établir un programme morphogénétique qui construit une structure topologique et qui met en place les organes végétatifs et les relie entre eux. L'exploration de cette structure permet de compter le nombre d'entités botaniques mises en place. Les organes de même nature créés au même moment forment une «cohorte». La somme des organes produits par les cohortes constitue la production de l'organogenèse de la plante. Les cohortes successives reliées entre elles engendrent des axes qui forment des «séries organiques» (figure 5). La construction de la structure topologique se fait grâce à des programmes informatiques qui simulent l'organogenèse par des grammaires, des automates, ou des systèmes multi-agents. L'adjonction d'opérateurs géométriques qui intègrent des translations et des rotations ainsi que les formes et les dimensions des organes permet de passer de la structure topologique à l'architecture tridimensionnelle de la plante et de la visualiser sous forme d'images de synthèse.

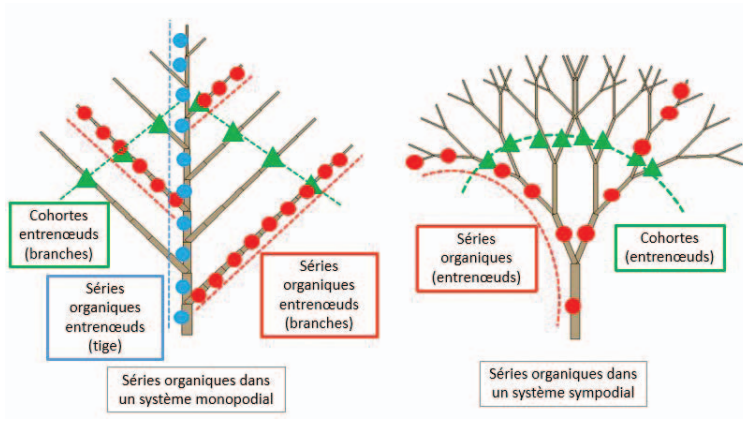


Figure 5. Systèmes monopodial et sympodial montrant la formation des cohortes et séries organiques qui leur sont orthogonales.

3.6.1. Les modèles architecturaux

Les différentes combinaisons possibles entre les processus de développement, de ramification et de mortalité, en liaison avec l'âge physiologique, engendrent une typologie restreinte de «modèles architecturaux» (une vingtaine) mise en évidence par le botaniste Francis Hallé (figure 6). Ces modèles sont caractéristiques de la phase juvénile de croissance des arbres où la hiérarchie entre les axes ramifiés est fortement organisée.

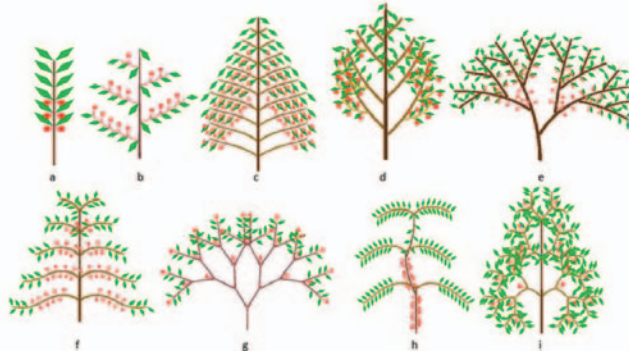


Figure 6. Quelques modèles architecturaux. Développement continu. a : modèle de Corner (palmier), b : modèle de Petit (cotonnier), c : modèle de Roux (caféier). Développement rythmique. d : modèle de Rauh (merisier), e : modèle de Troll (hêtre), f : modèle de Massart (sapin), g : modèle de Leeuwenberg (frangipanier), h : modèle de Nozeran (cacaoyer), i : modèle de Scarrone (manguier). Logiciel Visual Plant (LIAMA).

3.6.2. L'axe de référence

Sur une période de développement de longue durée, les méristèmes vieillissent pas à pas le long des axes qu'ils édifient et changent d'âge physiologique progressivement. Ce phénomène s'observe par exemple chez des conifères comme

le cèdre ou le pin dont le tronc au sommet se transforme en branche et s'aplatit en une «table» caractéristique. On peut caractériser le vieillissement des méristèmes par un «axe de référence» qui décrit toutes les étapes successives de l'évolution de l'âge physiologique des méristèmes et des axes qu'ils fabriquent. Le tronc parcourt l'axe de référence en partant de l'étape numéro 1 pour finir par l'étape ultime de l'avortement. Toute branche part d'une étape plus avancée sur l'axe de référence que celle de l'axe porteur dont elle est issue. Le tronc rattrape progressivement l'âge physiologique des ramifications. A la fin il n'y a plus de hiérarchie entre les rameaux. Quand ceux-ci ont tous atteint l'étape terminale de l'avortement, le développement est arrêté (figure 7).

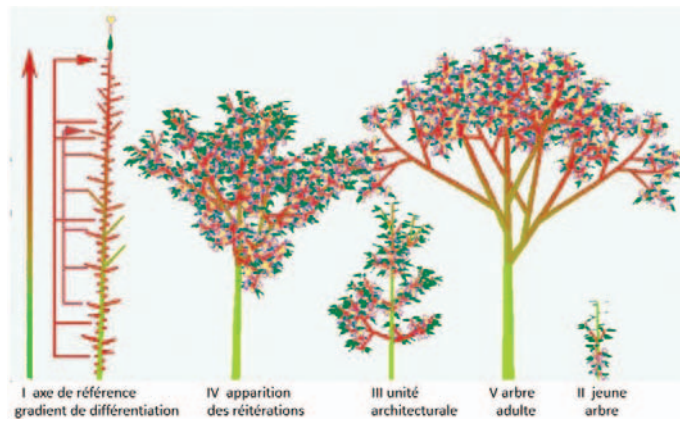


Figure 7. Organisation des âges physiologiques des axes d'une structure végétale selon la méthode de l'axe de référence (I). Si le tronc débute à l'étape 1, les autres axes naissent plus vieux et leur durée de vie se raccourcit d'autant. On recrée automatiquement la métamorphose architecturale. L'unité architecturale (III) est visible dans les stades jeunes (II). L'apparition des répétitions (IV) permet à l'arbre de coloniser l'espace. La hiérarchie entre les axes s'estompe dans le stade adulte (V).

3.7. Conclusion sur le développement

Ne considérer que le développement, c'est-à-dire seulement l'activité des méristèmes, c'est réduire l'architecture des plantes au résultat d'une simple cinétique où les branches sont des trajectoires issues du fonctionnement des bourgeons et où les organes ne jouent aucun rôle fonctionnel. Mais c'est faire l'impasse sur la photosynthèse qui peut modifier fortement le déroulement du programme morphogénétique, avec comme conséquence d'interdire les rétroactions possibles entre la croissance et le développement. Toutefois, la calibration du fonctionnement des méristèmes à partir des mesures effectuées sur les plantes ainsi que la prise en compte des dimensions des organes est suffisante pour simuler l'architecture d'une plante en trois dimensions (chapitre 7).

4. La croissance végétale

La photosynthèse est à l'origine de la croissance des plantes. La matière végétale est fabriquée par les feuilles (organes source) et se répartit dans la structure de façon

à fournir à chaque organe (organes puits) la biomasse nécessaire à son expansion et sa maturation. Si le squelette de la plante est fourni par le développement, la matière végétale provient des relations source-puits.

4.1. La matière végétale

La biomasse fraîche des organes est constituée essentiellement d'eau (80 % - 90 %) provenant du sol, et de sucres (10 % - 15 %), eux-mêmes constitués d'eau et de carbone $C_n(H_2O)_n$ (figure 1). Le reste sont, d'une part, des protéines et, d'autre part, des minéraux et des oligoéléments (phosphore, potassium, fer, ...) nécessaires au fonctionnement physiologique.

La production de cette biomasse dépend essentiellement des facteurs environnementaux : lumière, température, eau et teneur en CO_2 de l'air.

La sève brute composée d'eau et de sels minéraux est extraite du sol par les racines. Par un phénomène physique de succion, l'eau est aspirée jusqu'à la surface des feuilles où 90 % de son volume s'évapore. Les 10 % restants se chargent des sucres produits par la photosynthèse au niveau des feuilles pour constituer la sève élaborée qui est redistribuée aux organes pour assurer leur croissance par des canaux spécialisés.

Les agronomes utilisent le plus souvent dans leurs expériences la « matière sèche » qui provient de la dessiccation des organes et qui représente environ 10 % de la matière fraîche.

4.2. Equation de la croissance

L'activité de la photosynthèse dépend de l'énergie véhiculée par la lumière et de la surface du feuillage qui l'intercepte. On doit au hollandais de Witt la première relation entre la biomasse produite par m^2 de plantes et par jour et l'énergie lumineuse incidente :

$$Q = E.(1 - \exp(-k.LAI))\Delta t \quad (1)$$

Dans cette équation, Q représente la biomasse sèche produite pendant la période Δt . Le coefficient E se décompose en $E=C.PAR$. Le PAR est la fraction de la radiation du soleil utilisable par la photosynthèse, en mégajoule (MJ)/ m^2 , C est un coefficient de conversion appelé efficacité climatique, k un coefficient dépendant de l'horizontalité des feuilles et LAI , appelé indice foliaire, la surface foliaire de la culture au m^2 . La fonction $(1 - \exp(-k.LAI))$ dérivée de la loi de Beer-Lambert qui calcule l'extinction de la lumière quand elle pénètre dans un milieu turbide. Elle permet la prise en compte, dans le calcul de la production photosynthétique, du taux de recouvrement des feuilles les unes sur les autres. Celui-ci limite l'interception de la lumière par la surface foliaire.

Pour la culture de la tomate en Hollande, la radiation globale reçue par le peuplement vaut en moyenne 17 MJ/ m^2 /jour en été, mais seulement 50 % de la radiation (le PAR) est utilisable pour la photosynthèse et ce taux diminue encore d'un facteur 0,7 si la plante est cultivée en serre, car la lumière doit traverser les vitres. La radiation reçue par le peuplement est donc environ :

$17 \times 0.5 \times 0.7 = 6.0$ MJ/ m^2 /jour (en hiver la radiation globale tombe à 2 MJ/ m^2 /jour, d'où la nécessité de l'éclairage).

La température étant contrôlée ($\approx 20^\circ\text{C}$) en serre, elle n'est pas un facteur limitant. L'indice foliaire est élevé pendant la période de production : $\text{LAI} > 3$ ce qui fait que toute la lumière est quasiment interceptée par le feuillage ($1 - \exp(-3)) =$ avec $k=1$).

L'efficacité de la lumière utilisable par le peuplement vaut $C = 3.0 \text{ g/MJ}$ pour un peuplement de tomates. Elle est stable et dépend peu de la densité de plantation.

On en déduit la production végétale de matière sèche par mètre carré d'un peuplement de tomates $Q = 3 * 6 * 0.95 = 17 \text{ g/m}^2 / \text{jour}$.

Cette valeur dépend aussi de l'espèce, mais un ordre de grandeur de $Q \approx 20 \text{ g/m}^2 / \text{jour}$ de matière sèche est raisonnable pour la photosynthèse d'un couvert en général en été, ce qui donne $\approx 200 \text{ g/m}^2 / \text{jour}$ pour la matière fraîche synthétisée.

Selon le type de récolte (graine ou légume et fruit), c'est la matière sèche ou fraîche qu'il faut considérer d'un point de vue économique.

On considère que la quantité de biomasse Q synthétisée constitue une réserve qui constitue un pool commun utilisable pour la croissance des organes.

4.3. Fonction source de la plante

On peut affecter à chaque plante une surface de production Sp qui équilibre la production Q par cycle de durée Δt dans l'équation (1) en fonction de sa surface foliaire Sf (on passe du m^2 du peuplement cultivé à la plante individuelle) :

$$Q = E.Sp.(1 - \exp(-k.\frac{Sf}{Sp}))\Delta t \quad (2)$$

Sp est solution de l'équation 2 car les autres paramètres sont connus. La biomasse synthétisée Q stockée dans le pool commun est destinée à être répartie dans les nouveaux organes créés et dans les anciens qui continuent leur expansion.

La surface foliaire Sf dépend du nombre de feuilles produit par le développement par cohorte et de leur durée de fonctionnement ta exprimée en cycles. Les feuilles mortes ne participent plus à la photosynthèse. Le coefficient k est lié à l'orientation des feuilles par rapport à la verticale ($k = 1$ pour l'horizontalité).

4.4. Fonction puits, demande de la plante

Chaque organe s'accroît en biomasse selon une force de puits $P_o(i)$ qui varie selon le type d'organe o et le nombre de cycles d'expansion i . Quand la maturation est complète le puits s'annule. En général l'évolution de la force du puits suit une courbe en cloche. La somme des puits de tous les organes en expansion définit la demande de la plante $D(t)$ au cycle t . L'offre en biomasse disponible dans le pool commun est : $Q(t-1)$. L'expansion en poids $\Delta q_o(i, t)$ d'un organe d'âge i en cycles quand la plante est âgée de t cycles s'écrit :

$$\Delta q_o(i, t) = P_o(i) \frac{Q(t-1)}{D(t)} \Delta t \quad (3)$$

La biomasse accumulée dans l'organe âgé de i cycles de développement (CD) dans une plante âgée de t CD est la somme des expansions, ce qui peut s'écrire :

$$q_o(i, t) = \sum_{j=i}^t P_o(i-j+1) \frac{Q_{j-1}}{D} \Delta t \quad (4)$$

L'organe de poids $q_o(i,t)$ apparu à l'âge $t-i+1$ est représenté $N_o(t-i+1)$ fois sous forme de cohorte dans la structure.

Dans l'équation (4) on constate que les puits figurent à la fois au numérateur et au dénominateur de l'expression. Il faut donc fixer une valeur arbitraire à un puits de référence. C'est celui de la feuille qui est choisi et fixé à la valeur 1 pour son mode.

L'expansion d'un organe dépend donc à la fois de sa force de puits et de l'offre sur la demande. En faisant varier l'âge chronologique i des organes de poids $q_o(i,t)$ pour la plante à l'âge t , on obtient une « série organique » qui décrit l'évolution du poids des organes en fonction de leurs positions sur la tige.

Feuilles, entrenœuds, fruits sont des organes bien individualisés. Par contre la croissance secondaire qui caractérise l'accroissement en diamètre des entrenœuds sous forme de cernes est diffuse tout le long des axes ligneux de l'architecture. On considère qu'il existe un compartiment dédié à la croissance secondaire qui possède un puits, fraction du pool commun. L'épaississement d'un entrenœud est proportionnel au nombre de feuilles vues en amont de sa situation dans la structure végétale, ce qui correspond aux observations des forestiers.

Le système racinaire constitué d'axes à croissance primaire et secondaire n'a pas d'organes bien individualisés comme les entrenœuds. Dans le cas de petites plantes en pot on peut le peser. Pour les plantes en champ, on crée un pool racinaire, compartiment, fraction du pool commun, le plus souvent avec un puits constant.

5. Interactions croissance développement

Si les conditions environnementales sont stabilisées, le développement de la plante se déroule selon un programme morphogénétique fixé. En cas de stress, les avortements des méristèmes vont augmenter, et la ramification diminuer. De plus, si le développement est rythmique, les unités de croissance formées font moins de phytomères. Le stress subit par la croissance diminue la production de biomasse, ce qui a pour effet de modifier et de réduire également le développement. Ainsi, un hêtre isolé et en pleine lumière fait des unités de croissance de 12 phytomères dont les entrenœuds peuvent atteindre 10 cm et qui ramifient abondamment. A quinze ans, il mesurera 15 m en hauteur. Par contre, à l'ombre, le même arbre fait des unités de 2 phytomères dont les entrenœuds mesurent 0,5 cm et qui ne ramifient pas. A quinze ans il mesurera 15 cm en hauteur. C'est dire assez la plasticité du développement vis-à-vis de l'offre en biomasse produite par la photosynthèse qui pilote la croissance.

6. Le modèle GreenLab

Le modèle Greenlab est une mathématisation des concepts exposés précédemment. Le développement des plantes est piloté par un automate botanique programmable qui gère le développement, la ramification, la mortalité des méristèmes de la plante en fonction des âges chronologiques et physiologiques.

6.1. L'automate botanique du modèle GreenLab

L'entité botanique de base du modèle GreenLab est le phytomère avec son âge physiologique et ses organes associés notamment les méristèmes axillaires. L'automate botanique du modèle GreenLab gère la production des phytomères en fonction de l'âge chronologique exprimé en cycles (figure 8). Leur répétition par filiation produit des axes végétatifs. Leur ramification engendre des structures latérales dont l'âge physiologique correspond à celui du méristème axillaire initial. A chaque cycle, un méristème peut fabriquer un nouveau phytomère avec un taux de réussite b . Il peut survivre ou avorter selon un taux de viabilité c . Enfin, à sa création, le méristème axillaire peut mettre en place une nouvelle branche avec un taux de ramification immédiate a .

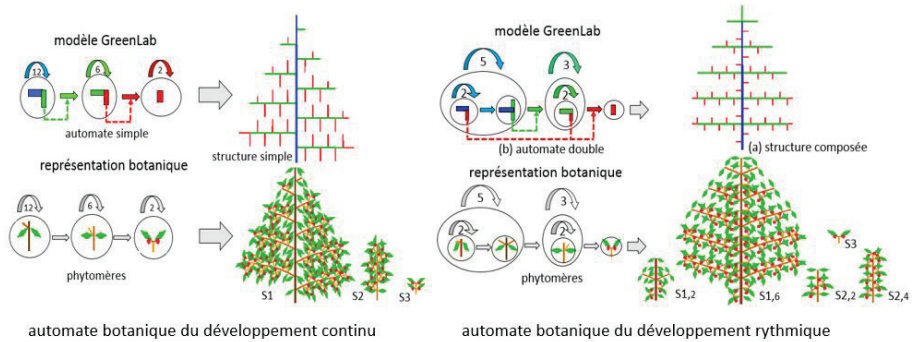


Figure 8. Automate botanique du modèle GreenLab. Génération de structures à développement continu ou rythmique. L'automate gère les répétitions des états et les transitions soit par continuation des axes soit par ramification sur une simple ou une double échelle. Logiciel Visual Plant (LIAMA).

Les avortements et les pauses dues à la part stochastique produisent des entités vides. On appelle structure chronologique le résultat du fonctionnement de l'automate botanique incluant les phytomères produits et les entités vides. La structure topologique est le résultat visible de la structure chronologique après suppression des entités vides. Toutes les simulations des structures chronologiques trouvent leurs places dans une structure qui les contient toutes, appelée structure potentielle (figure 9).

L'automate botanique donne en construisant la structure topologique les nombres et les types d'organes produits à un âge chronologique donné, mais il peut donner aussi directement par des opérateurs le nombre d'organes $N_o^p(t)$ de type o d'âge physiologique p à l'âge t , produits par cohortes.

6.2. Mise en équation du modèle GreenLab.

6.2.1. Expression de la demande de la plante

La demande de la plante est un élément essentiel dans l'équation de production. Pour la calculer il faut explorer la structure topologique créée et issue du développement. Pour chaque phytomère de la structure, on connaît les types et le nombre d'organes portés ainsi que leurs âges chronologiques et physiologiques avec leurs fonctions puits associées. Dans la plupart des cas l'automate botanique fournit des opérateurs qui donnent la demande sans passer par l'exploration de la structure topologique.

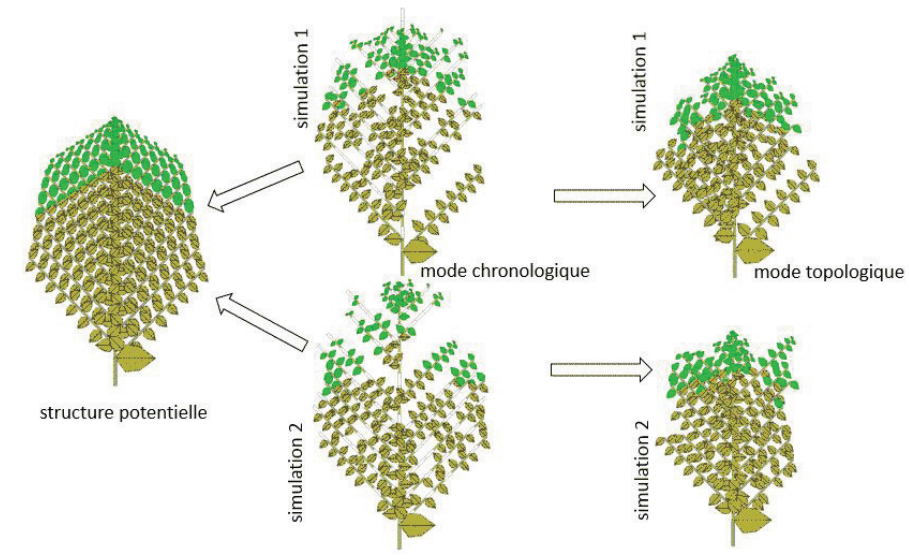


Figure 9. Structure potentielle, et deux simulations stochastiques visualisées en mode chronologique avec les entités vides visibles et en mode topologique après leurs suppressions, ce qui correspond à la partie visible du développement. La structure potentielle contient toutes les structures chronologiques stochastiques. Chaque phytomère a une probabilité d'existence calculée par l'automate botanique. Logiciel Group (CIRAD).

On peut ainsi formuler dans le cas déterministe l'expression de la demande de la plante à l'âge chronologique t :

$$D(t) = \sum_{o,p} \left(\sum_{i=1}^t N_o^p(t-i+1) \cdot P_o^p(i) \right) \quad (5)$$

Les organes de type o , d'âge physiologique p et âgés de i cycles ont un puits. $P_o^p(i)$. Ils sont apparus au cycle $t-i+1$ et sont en nombre $N_o^p(t-i+1)$ par cohorte. L'expression (5) $D(t)$ s'obtient par une convolution rapide à calculer car elle ne dépend que de l'âge de la plante et pas du nombre d'organes.

Dans le cas stochastique les entités vides de la structure chronologique produites par une simulation sont évidemment exclues de la demande. Par contre, on peut calculer la demande moyenne individuelle de la population car pour chaque phytomère de la structure potentielle on peut associer une probabilité d'existence qui est calculée par le fonctionnement de l'automate botanique. La demande moyenne d'une plante individuelle est le produit scalaire entre les probabilités d'existence des phytomères et leurs puits associés dans la structure.

6.2.2. Expression de l'offre en biomasse de la plante, produit de la photosynthèse

L'équation (2) peut s'écrire de façon récursive en fonction de l'offre Q et de la demande D , en tenant compte de la durée de fonctionnement des feuilles ta , de la

fonction puits p_a des organes feuilles en nombre $N_a^p(i)$ par cohorte de la plante apparue au cycle i et des âges physiologiques p en nombre mxp :

$$Q(t) = E.Sp. \left(1 - \exp \left(- \frac{k}{\varepsilon.Sp} \sum_{i=(t-ta)^+ + 1}^{\max(t, ta)} \sum_{p=1}^{mxp} N_a^p(i) \sum_{j=i}^t \frac{p_a^p(j-i+1)Q(j-1)}{D(j)} \right) \right) \quad (6)$$

E est un coefficient qui dépend de la radiation par cycle, k est le coefficient cultural qui dépend de l'orientation verticale des feuilles. ε désigne l'épaisseur des feuilles et Sp la surface de production qui équilibre (6). L'indice t est l'âge de la plante. Les indices i et j parcourent l'évolution des âges chronologiques en fonction de la position de l'organe.

Pour simplifier, on pose que les puits sont constants pendant leur période d'activité et qu'il n'y a qu'un seul type de phytomère dont la demande somme de ses puits d'organes vaut $P\varphi$ (rappelons que le puits de la feuille est normalisé à $pa = 1$). De plus, dans l'expression $E = C.PAR$, on peut forcer $E = 1$ de façon à normaliser l'effet radiation en supposant qu'il est stabilisé. Mais il faut en conséquence introduire un coefficient de calibration r qui rééquilibre l'équation 6, sans que cela modifie les fonctions puits. Ainsi on peut étudier plus simplement le fonctionnement de la croissance, grâce à la notion de somme de températures qui stabilise le cycle de développement et à l'efficacité de la radiation normalisée. La croissance de l'architecture de la plante s'affranchit quelque peu des conditions environnementales et son étude s'en trouve simplifiée.

6.2.3. Organigramme de la construction et du fonctionnement de l'architecture des plantes

On part de la graine qui produit par ses réserves le premier phytomère dont les feuilles sont souvent les cotylédons. A chaque cycle t l'automate botanique produit de nouvelles cohortes d'organes. Les puits de ceux-ci s'ajoutent à la demande des organes encore en expansion pour établir la demande $D(t)$ de la plante. L'offre en biomasse $Q(t-1)$ calculée au cycle précédent permet de calculer le rapport Q/D . La formule (4) permet alors de calculer grâce aux allométries les volumes des organes et leurs dimensions, dans chaque cohorte, en fonction de leur âge chronologique et de leur date de création dans la plante. Cela permet en particulier de calculer la surface foliaire active au cycle t et donc de connaître la nouvelle offre en biomasse $Q(t)$ par application de la formule (6). Le système croît indéfiniment par récurrence (figure 10). Des opérateurs géométriques disposent les organes des nouvelles cohortes dans l'architecture de la plante.

6.2.4. Comportement du modèle : croissance libre ou croissance limitée

L'étude du comportement du modèle est une phase intéressante car elle permet de comprendre comment les plantes poussent avec des hypothèses simplifiées sans nuire à la généralité des résultats.

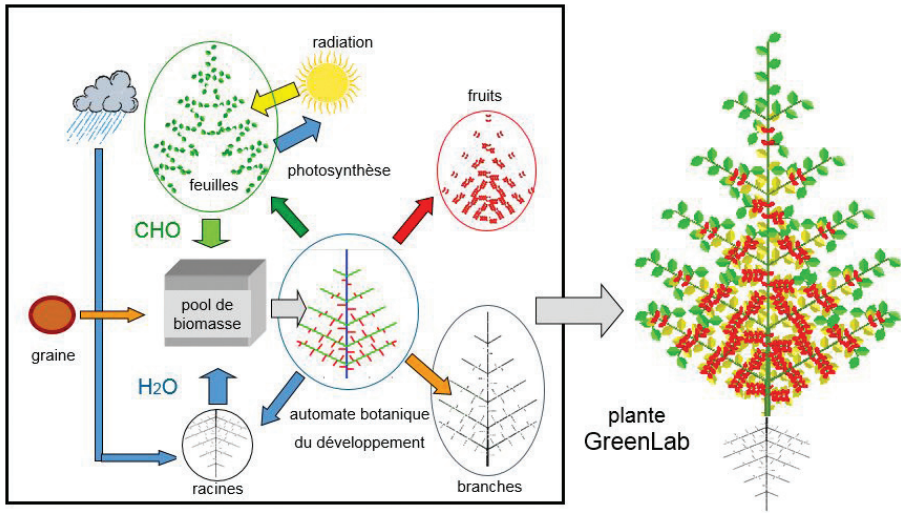


Figure 10. Organigramme du développement et de la croissance des plantes selon le modèle GreenLab.

6.2.4.1. La croissance libre

Si toutes les feuilles fonctionnent et voient complètement la lumière, la production dans la formule (2) se simplifie car Sf est petit devant Sp (en posant $\Delta t = 1$). On obtient : $Q(t) = E.k.Sf(t)$ (7)

C'est le cas des plantes juvéniles chez lesquelles les feuilles ne se recouvrent pas encore. La surface de production n'est pas définie. On voit que la biomasse produite est proportionnelle à la surface foliaire. En remplaçant Sf par sa valeur en fonction des relations sources puits exprimées dans (6), l'équation (7) devient en posant $E = I$, $k = I$, $A = r.\varepsilon.P\varphi$ paramètre synthétique (r est le paramètre de calibration si on impose $E = I$) :

Cas où $ta \geq t$: L'âge de la plante t est inférieur à la durée de fonctionnement des feuilles ta .

$$\text{Si } ta = 1 : Q(t) = \left(\frac{E}{A}\right)^t Q_0 \quad (8)$$

$$\text{Et pour } ta > 1 : Q(t) = \frac{E}{A} \left(1 + \frac{E}{A}\right)^{t-1} Q_0 \quad (9)$$

Autrement dit le poids de la plante est indépendant de son architecture (figure 11). Il croît exponentiellement avec l'âge. De plus, le poids de la plante est proportionnel aux réserves de la graine comme c'est le cas dans la réalité. Avec comme conséquence que si l'on supprime les rameaux axillaires à leur naissance, cela est sans influence sur l'évolution du poids de la plante. Par contre la plante monocaulé obtenue a des organes plus gros.

Cas où $t > ta$ Dans ce cas, l'âge de la plante dépasse la durée de fonctionnement des feuilles qui entrent progressivement en sénescence et ne participent plus à la photosynthèse.

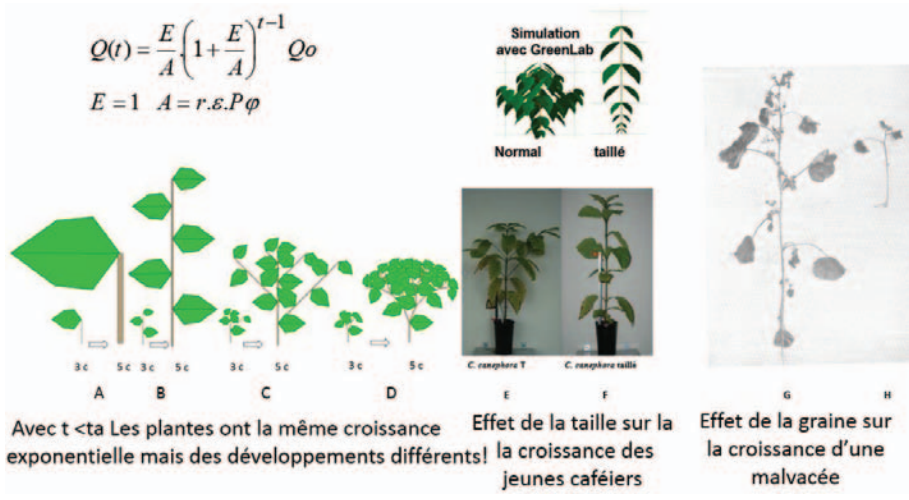


Figure 11. Croissance des plantes en mode libre (toutes les feuilles sont éclairées et fonctionnelles). Si les paramètres sources puits sont les mêmes, la croissance est indépendante du développement. Les plantes virtuelles A, B, C, D ont le même poids et la même surface foliaire. Elles sont représentées à 2 stades de développement et de croissance (3 et 5 cycles). La plante A est constituée d'un seul phytomère à croissance indéfinie. Les plantes B, C, D correspondent à trois modèles architecturaux. Les caféiers E ramifié et F taillé ont le même poids (expérience CIRAD S. Sabbatier). La plante H (Malvacée) dont la graine a été ex albuminée est naine par rapport au témoin G (expérience Laboratoire Gaston Bonnier Achille Urbain).

Si on a l'égalité $\frac{(ta+1) \cdot E}{2 \cdot A} = 1$ (10) la croissance finit par se stabiliser, sinon la croissance est exponentielle (> 1) ou s'amortit (< 1).

Dans le cas général il peut y avoir plusieurs feuilles par phytomères en nombre na ($na = 1, 2, 3, \dots$). De plus, la durée d'expansion des organes tx est souvent inférieure à la durée de fonctionnement des feuilles ta . L'expression (9) prend la forme plus générale : $E \cdot \frac{na}{A} \cdot \left(\frac{tx+1}{2} + ta - tx \right) = 1$ (11)

Mais l'équilibre est métastable et la plante produite est chétive. L'équation (10) donne la relation entre les paramètres $E, r, e, P\phi, ta$ et tx , pour que la croissance puisse se produire c'est-à-dire que la valeur de la formule (11) soit supérieure à 1.

6.2.4.2. La croissance limitée

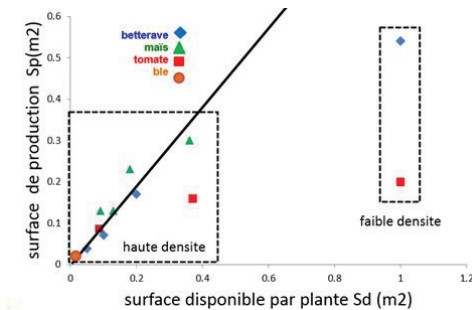


Figure 12. Dans le cas des fortes densités (> 5 plantes/ m^2 et $d < 0.2$) la valeur de Sp calculée par le modèle GreenLab correspond, dans les expérimentations sur les grandes cultures, comme prévu, à l'inverse de la densité d (surface disponible en moyenne pour une plante individuelle). Si la densité est faible, la valeur de Sp calculée correspond à l'effet de l'auto ombrage.

Au contraire, si la surface foliaire est importante et la plante contingentée dans une surface Sp limitée (correspondant par exemple à une forte densité d), les feuilles se recouvrent les unes les autres et l'indice foliaire est élevé. Cela ne peut se produire que si on a dans la formule (11) :

$$E \cdot \frac{na}{A} \cdot \left(\frac{tx+1}{2} + ta - tx \right) > 1$$

La production dans la formule 2 devient avec $E = 1$ et $\Delta t = 1$: $Q(t) = \frac{E}{r} \cdot Sp$ (12) (r est le paramètre de calibration si on impose $E = 1$)

Le recouvrement des feuilles les unes sur les autres fait que toute la lumière est interceptée. La surface foliaire efficace est alors limitée par la surface de production disponible avec $Sp = 1/d$. C'est l'équivalent de la projection de la surface foliaire au sol qui produit, et non plus la totalité de celle-ci. Ce fait est bien vérifié quand on calcule la valeur de Sp solution de l'équation 2 dans le cas des grandes cultures à forte densité (figure 12).

L'équilibre de la croissance atteint est stable dans la croissance limitée.

6.2.5. Cas général

Dans des conditions standards, les plantes sont isolées dans le stade juvénile après la germination. Toutes les feuilles de la jeune plante voient la lumière, la croissance est exponentielle. Puis les plantes entrent en contact, les feuilles se recouvrent, et la croissance est limitée par la surface individuelle disponible laissée par la densité de plantation ($Sp = 1/d$). La croissance devient linéaire tant que la sénescence des feuilles ne diminue pas la production (figure 13).

Le cas des plantes isolées est plus complexe. Après une croissance juvénile exponentielle, le recouvrement des feuilles les unes sur les autres ralentit la croissance conformément à l'équation (2). La surface de production Sp n'est pas limitée par l'effet de la densité. Sp résulte de l'action de l'auto-ombrage des feuilles. Si le houppier est dense, la surface de production devient équivalente à la surface de projection au sol du houppier et suit son évolution comme cela a pu être vérifié sur l'érable.

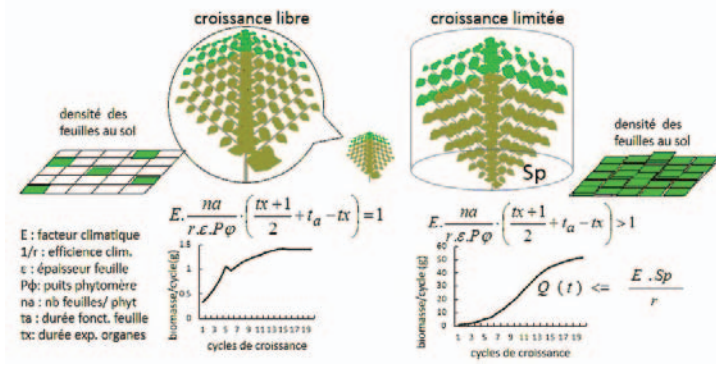


Figure 13. Comparaison de la croissance entre les modes libre et limité. En croissance libre en équilibre métastable, la plante est chétive par rapport à la plante produite en croissance limitée par la densité. Dans ce cas la production devient constante quand les plantes entrent en contact. Logiciel Groups (CIRAD).

7. Simulation de l'architecture végétale

Pour simuler l'architecture d'une plante cultivée, il faut estimer les valeurs des paramètres des méristèmes qui pilotent le développement et des paramètres des fonctions sources puits qui réalisent la croissance. Ces valeurs doivent être déduites de mesures effectuées sur les plantes étudiées en prenant en compte l'aspect stochastique. C'est l'objet des «méthodes inverses» qui fournissent des algorithmes qui estiment les paramètres, comme la «méthode non linéaire des moindres carrés».

7.1. Méthodes inverses pour la calibration des paramètres du modèle GreenLab

Pour pouvoir calibrer le modèle GreenLab sur les plantes cultivées, il faut disposer d'essais expérimentaux où la même plante fait l'objet de répétition. C'est le cas des clones ou des variétés cultivées dont les individus dans un contexte stochastique montrent une bonne ressemblance. Par ailleurs l'environnement doit être stable, ce qui implique des densités homogènes et des plantations équiennes.

7.1.1. Calibration du développement : l'analyse des cimes

La plupart des architectures des plantes peuvent être décomposées en cimes qui sont définies par leurs âges physiologiques et chronologiques (figure 14). Une cime est constituée d'une tige principale (axe primaire) et de branches (axes secondaires).

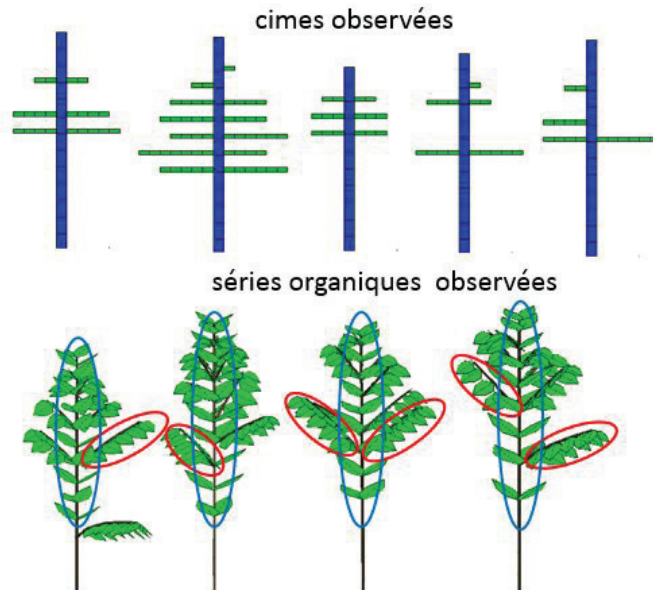


Figure 14. Cimes produites par un jeune caféier montrant l'aspect stochastique du développement et de la ramification. L'analyse de ces cimes donne les paramètres du fonctionnement des méristèmes. Visualisation des séries organiques de feuilles produites dans les cimes de jeunes caféiers (en bleu celles des tiges, en vert celles des branches). Mesuré à partir de leurs extrémités, le poids des organes est indépendant de la situation de la branche dans l'architecture. L'analyse de ces séries donne les paramètres du fonctionnement source-puits. Données Côte d'Ivoire S. Akaffou, logiciel Groups (CIRAD).

En partant du sommet de la cime et en descendant vers la base, on observe la présence ou l'absence de ramifications, l'augmentation du développement de ces ramifications, ainsi qu'éventuellement l'augmentation de leurs taux de mortalité. On peut déduire de la variabilité observée dans les répétitions des cimes, les valeurs des paramètres du fonctionnement des méristèmes des axes primaires et secondaires qui concernent les taux d'allongement, de ramifications et de mortalité des axes. Une cime définie par ses âges physiologiques et chronologiques peut se retrouver répétée de nombreuses fois dans l'architecture d'un arbre.

7.1.2. Calibration de la croissance : l'analyse des séries organiques

Buis (1983) définit la série organique comme : «l'ensemble des organes de même nature morphologique générés par un même méristème primaire pendant le développement d'un axe végétatif et sur lequel on considère un même caractère morphogénétique». Il ne faut considérer que les axes en développement (les méristèmes apicaux sont actifs). Ainsi la série des feuilles réparties le long d'un axe végétatif constitue une série organique (figure 14). De même pour les entrenœuds et les fruits. En général, c'est le poids de l'organe qui est retenu pour décrire la série. En partant de l'extrémité d'une branche en développement d'un âge physiologique donné vers sa base c'est la même série qui est décrite quelle que soit sa situation dans l'architecture car les phytomères de même rang à partir du sommet d'une branche appartiennent à une même cohorte. L'ajustement par le modèle GreenLab des séries organiques observées permet d'estimer les paramètres des fonctions sources puits.

7.2. Simulation de l'architecture végétale à partir du développement

Une fois les paramètres du fonctionnement des méristèmes estimés par l'analyse des cimes, l'automate botanique peut être programmé. En adjoignant des dimensions aux organes conformes aux mesures sur la plante, il est possible de simuler le développement et l'architecture de la plante grâce à la mise en œuvre d'opérateurs géométriques qui calculent par translations et rotations successives, l'emplacement des organes dans l'architecture. Dans une telle simulation qui se veut réaliste, il s'agit en fait d'une réplique de la cinétique du développement, car les organes ne jouent pas de rôles fonctionnels. La suppression d'organes ou de branches pendant le développement est sans conséquence sur les dimensions des organes qui sont prédéfinies. Mais les plantes 3D obtenues (figure 15) sont des maquettes fidèles à la réalité qui peuvent être utilisées en image de synthèse pour visualiser des projets incluant le végétal et le bâti ou en agronomie pour calculer, par exemple, l'interception de la lumière par la surface foliaire d'une plante ou d'un peuplement.

7.3. Simulation de l'architecture végétale à partir des relations sources puits

Dans ce cas, il faut ajouter à l'analyse du fonctionnement des méristèmes, l'analyse des séries organiques pour connaître les valeurs des paramètres des fonctions sources et puits. La croissance peut alors être simulée dans un environnement climatique donné. Les organes jouent leurs rôles fonctionnels et le système devient dynamique car il y a une rétroaction possible entre la croissance et le développement. Le volume des organes dépend de leurs biomasses et leurs formes de coefficients d'allométrie.



Figure 15. Simulations de l'architecture d'arbustes et d'arbres en ne prenant en compte que le seul développement couplé avec des opérateurs géométriques. a : tabac, b : cotonnier, c : caféier, f : orme du Japon par le logiciel AmapSim (CIRAD) ; d : ginkgo, e : Cryptomeria par le logiciel QingYuan (LIAMA).

L'expansion des organes dépend de l'évolution de leurs fonctions puits et du rapport offre/demande (Q/D) à chaque cycle de croissance. Les profils des séries organiques sont ainsi restitués, ce qui est difficile à obtenir à partir du développement seul. Si on supprime des organes ou des branches pendant la croissance celle-ci est modifiée. Ainsi, la simulation reproduit complètement le développement, la croissance et l'architecture de la plante dans l'environnement où elle a été prélevée (figure 16). Cela permet de simuler des particularités comme la basipétalie des plantes herbacées à rosette ou la croissance secondaire des plantes ligneuses.

7.3.1. *Simulation de la basipétalie des plantes herbacées*

Chez les plantes à croissance continue comme les maïs, les caféiers, l'expansion des phytomères suit immédiatement leur création dans les méristèmes. Mais dans le cas des plantes herbacées à rosette, comme les colzas, les chrysanthèmes, les méristèmes axillaires produisent des ramifications préformées dont le retard à l'expansion dépend de leur situation dans l'architecture et du type d'organe (feuille, entrenœud, fleur).

Ainsi, le développement apparent n'est pas le développement de la plante qui reste partiellement caché tant que l'expansion des parties préformées dans les méristèmes axillaires n'est pas achevée (figure 17). Dans le cas de la basipétalie, on observe en début de croissance la formation d'une rosette de feuilles. L'expansion retardée des entrenœuds produit ensuite l'élongation d'une tige qui entraîne les feuilles hors de la rosette. La floraison apicale et simultanée des axes cause la fin du développement. Ensuite, les ramifications apparaissent successivement de haut en bas sous la fleur terminale, en reproduisant à leur niveau, d'une façon récursive, les retards observés à l'expansion des ramifications sur la tige. Par contre, le développement réel de la

plante, qui prend en compte les entités préformées, est normal et séquentiel avec ses cohortes d'organes. Les hiérarchies entre les méristèmes apicaux et axillaires sont conservées, mais les séries organiques dans les ramifications ne sont plus homogènes.



Figure 16. Simulations de l'architecture de plantes cultivées en prenant en compte le développement des axes et la croissance des organes couplés à des opérateurs géométriques. Logiciel Digiplante (ECP) : a : betterave, b : arabette, c : blé, d : riz, e : maïs, f : tournesol, g : chrysanthème, h : concombre, i : tomate, j : poivron, k : caféier, l : pin.

7.3.2. Simulation de la croissance secondaire des plantes ligneuses

Chez les plantes ligneuses, alors que les entrenœuds ont une durée d'allongement (la croissance primaire) de l'ordre de quelques cycles de croissance, la durée de l'accroissement en diamètre (la croissance secondaire) se prolonge jusqu'à la mort de la ramification quand celle-ci n'a plus de feuilles fonctionnelles. Chez les arbres, dans une section de tronc, on peut compter les cernes concentriques qui correspondent à autant d'années de croissance, ce qui permet de dater l'âge d'un arbre. Les cernes sont provoqués par la propagation d'une fraction de la biomasse fabriquée par les feuilles qui se déposent tout le long des chemins qui partent des extrémités des branches jusqu'aux racines. A la manière d'un fleuve et de ses affluents, les cernes grossissent au fur et à mesure qu'ils sont alimentés par plus de feuilles en amont. Les forestiers ont observé que l'épaisseur d'un cerne sur un entrenœud est proportionnelle à la surface foliaire vue en amont. Le modèle GreenLab simule la croissance secondaire en associant un élément de cerne à chaque feuille fonctionnelle. Cet élément de cerne possède un puits et sa durée d'expansion est d'un cycle. C'est un tube à section constante qui parcourt à la périphérie des axes, le chemin qui va de la feuille à la base

de l'arbre (le collet). Ces tubes forment un faisceau qui reconstitue les empilements de cernes dans toute la plante (figure 18). Les feuilles mortes n'ont plus d'éléments de cerne. La croissance secondaire d'une branche est arrêtée si celle-ci est morte.

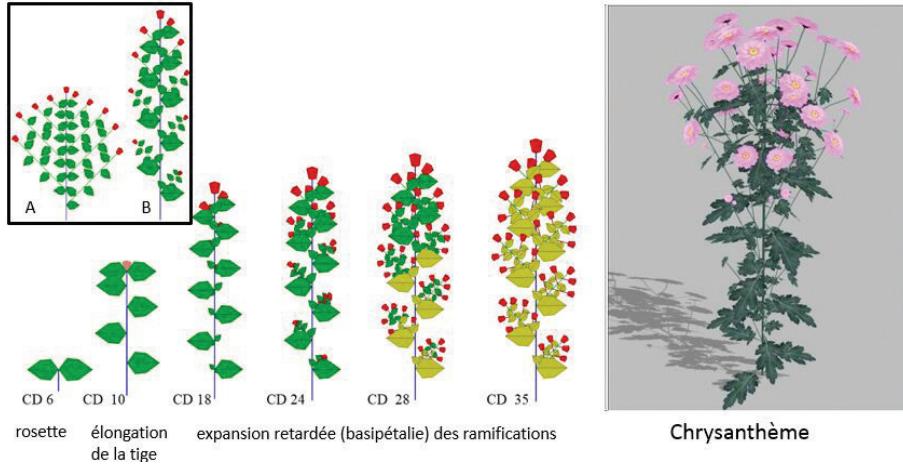


Figure 17. Les plantes A et B ont le même développement, les mêmes fonctions sources puits, mais pas la même croissance. Dans la plante A l'expansion des organes suit immédiatement leur création. Dans la plante B l'expansion des organes est retardée selon le principe de la basipétalie. Le développement apparent de la plante B est décrit du stade rosette jusqu'à la cessation de croissance suite à l'arrêt du fonctionnement des feuilles. Logiciel Gloups (CIRAD). La croissance du chrysanthème a pu être simulée selon ce principe. Logiciel Qing Yuan (LIAMA).

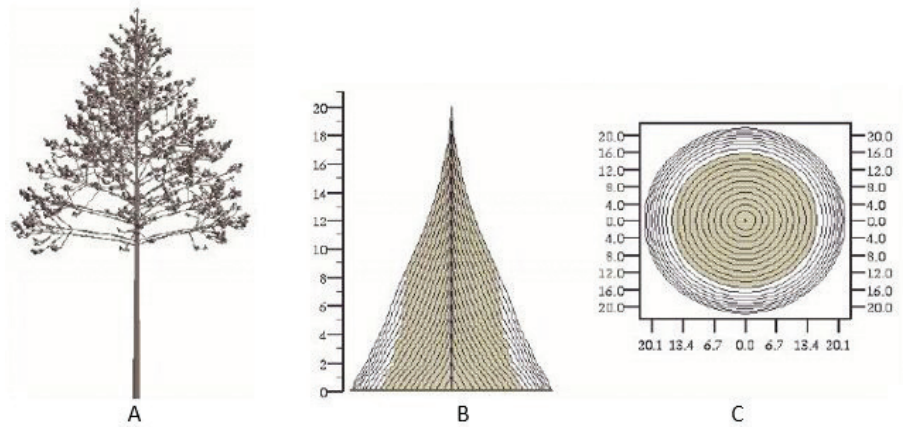


Figure 18. Simulation de la croissance secondaire dans l'architecture d'un arbre. A : simulation de l'architecture, B : section longitudinale du tronc, C : section radiale à la base. Les cernes clairs n'ont pas de nœuds car les branches ont été élaguées (bois juvénile). Logiciel AmapHydro (CIRAD).

8. Conclusion

Les applications potentielles de l'architecture des plantes sont nombreuses. En agronomie, la prise en compte de la production végétale de la plante individuelle au niveau du phytomère permet d'aller plus loin que les modèles de culture qui travaillent au niveau des compartiments et du peuplement. Ces derniers prédisent les récoltes en fonction des paramètres environnementaux et des notions d'indice foliaire et de récolte au niveau du m². Ainsi au niveau du peuplement, on connaît la biomasse totale produite, la fraction utile qui constitue la récolte, la surface foliaire, mais on n'a aucune information sur l'architecture de la plante. Or le rendement dépend autant des paramètres environnementaux que de l'optimisation des relations entre les paramètres sources puits des organes qui ne sont accessibles qu'au niveau de la structure végétale. Ces paramètres, au cœur du fonctionnement, se révèlent beaucoup plus stables que les mesures traditionnelles comme la hauteur d'une plante, les surfaces des feuilles, les poids des organes, etc. qui sont le résultat global du fonctionnement. Ensemble ces paramètres constituent une carte paramétrique qui permet de simuler la croissance en fonction des paramètres environnementaux (lumière, température, eau,...). Ces paramètres fonctionnels introduits dans les schémas de sélection végétale permettraient une nouvelle approche de l'amélioration des plantes, plus proche du fonctionnement physiologique de la plante. De plus, ils entrent dans la formulation du modèle dynamique de la croissance et de la production, ce qui permet théoriquement l'optimisation des itinéraires culturaux où entre en jeu, par exemple, l'irrigation ou l'éclaircissage.

9. Partenariats scientifiques autour du modèle GreenLab

Le modèle AMAP a été développé dans un partenariat pluridisciplinaire (botanique, agronomie, mathématiques appliquées, informatique) en France essentiellement au CIRAD (Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement), et à l'INRA (Institut National de Recherche Agronomique) dans l'UMR AMAP (botanique et Modélisation de l'Architecture des Plantes et des végétations). Son successeur, le modèle GreenLab, a été prolongé en Chine au laboratoire LIAMA (Laboratoire d'Informatique, d'Automatique et de Mathématiques Appliquées) associé à l'INRIA (Institut National de Recherche en Informatique et en Automatique) et à l'Institut d'Automatique de Pékin, en coopération avec l'Université d'Agriculture de Chine (China Agricultural University). Les aspects mathématiques du modèle ont été plus particulièrement traités par le projet Digi plante de l'INRIA et de l'Ecole Centrale de Paris. D'autres coopérations significatives ont été mises en œuvre avec l'Université de Wageningen (Pays Bas) et l'Université du Québec à Montréal (UQAM). Tous les essais expérimentaux pour valider le modèle ont été effectués dans les champs ou les serres des institutions agronomiques citées.

10. Bibliographie sommaire

La bibliographie sur le sujet très volumineuse et essentiellement en anglais ne peut être qu'esquissée dans le cadre de cet article. On renvoie ici à des présentations du modèle où on trouvera les citations les plus importantes.

10.1. Sites internet

UVED : <http://greenlab.cirad.fr/GLUVED/html/index.html>

Université Virtuelle d'Enseignement à Distance: Cours en anglais sur la croissance des plantes autour des modèles AMAP et GreenLab.

Edition QUAE : <http://www.quae.com/fr/r5053-architecture-et-croissance-des-plantes.html>

Architecture et croissance des plantes, modélisation et applications, P. De Reffye, M. Jaeger, D. Barthélémy, F. Houllier. Edition QUAE 2016.

Livre électronique format epub en français très complet sur le modèle GreenLab, où la modélisation mathématique de l'architecture des plantes est détaillée.

Interstices :

https://interstices.info/jcms/c_38032/une-histoire-de-la-modelisation-des-plantes :

Site INRIA : Une histoire de la modélisation des plantes

10.2. Chapitre d'ouvrages en français

De Reffye P. *et al.* 2008. Modélisation et simulation de l'architecture et de la production végétales. In : F. Hallé Ed. *Aux origines des plantes. Tome 1, des plantes anciennes à la botanique du XXIe siècle*, Paris, Fayard, p. 184-227.

De Reffye P. & Jaeger M., 2013. Modèles mathématiques du développement et de la croissance de l'architecture des plantes. Le cas du modèle GreenLab. In : Varenne F. & Silberstein M. Eds. *Modéliser & simuler : épistémologies et pratiques de la modélisation et de la simulation. (Tome 1, volume 2)*. Paris, Éditions Matériologiques (Sciences & Philosophie), p. 625-658.



SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

Siège social : 33, rue Bossuet, F-69006 LYON

Tél. et fax : +33 (0)4 78 52 14 33

<http://www.linneenne-lyon.org> — email : secretariat@linneenne-lyon.org

Groupe de Roanne : Maison des anciens combattants, 18, rue de Cadore, F-42300 ROANNE

Rédaction : Marie-Claire PIGNAL - Directeur de publication : Bernard GUÉRIN

Conception graphique de couverture : Nicolas VAN VOOREN



Tome 86 Fascicule 5-6 Mai - Juin 2017

SOMMAIRE

De Reffye P. - Modélisation de la croissance des plantes. Cas du modèle GreenLab.....	141-164
Danton P. - Nouvel inventaire des plantes vasculaires des Cuevas de los Patriotas (Île Robinson Crusoe, Chili) (3 mars 2008).....	165-183
Lips J. & B. - Une sortie entomologique souterraine : la grotte de Vaux-St-Sulpice (mardi 27 septembre 2016).....	185-188

Couverture : Couverture : Entrée dans la grotte de Vaux-St-Sulpice (Ain)

CONTENTS

De Reffye P. - Modeling of plant growth. Case of the GreenLab model.....	141-164
Danton P. - New inventory of the vascular plants of the Cuevas de los Patriotas (Robinson Crusoe Island, Chile).....	165-183
Lips J. & B. - Entomology in Vaux-St-Sulpice Cave (Ain, France) (2016 September 27th).....	185-188

Prix 10 euros

ISSN 0366-1326 - N° d'inscription à la CPPAP : 0418G85671

Imprimé par Imprimerie Brailly, 69564 Saint-Genis-Laval Cedex

Imprimé en France • Dépôt légal : mai 2017

Copyright © 2017 SLL. Tous droits réservés pour tous pays sauf accord préalable.