

Séance du 26 février 2024

Une introduction à la modélisation de la croissance des plantes

Philippe VERCHÈRE de REFFYE

Académie des Sciences et Lettres de Montpellier

MOTS CLÉS :

Croissance et architecture des plantes, pluridisciplinarité, botanique, agronomie, écophysiologie, modèles stochastiques et dynamiques, relations sources-puits.

RÉSUMÉ :

La modélisation de la croissance des plantes est un sujet pluridisciplinaire qui implique la biologie végétale (botanique, écophysiologie), l'agronomie, la physique (bioclimatologie), et les mathématiques appliquées (statistiques, modèles dynamiques, informatiques). Le modèle GreenLab, pris comme exemple et développé sur plusieurs décennies au CIRAD avec ses partenaires, a eu comme objectif de mettre au point l'estimation des paramètres et les appliquer aux méthodes agronomiques de l'amélioration des plantes et de l'optimisation des itinéraires culturaux.

1. Introduction : qu'est-ce qu'une plante ?

Visuellement, la plante se présente comme une structure végétale statufiée, alors qu'elle pousse lentement, même si cela échappe au regard.

Deux phénomènes se superposent : l'allongement des axes (tiges, branches) que l'on appelle le développement et l'augmentation du volume des organes (feuilles, entrenœuds, fruits, ...) que l'on appelle la croissance.

La plante est un organisme vivant formé de différents types d'organes (feuilles, entrenœuds, fruits, racines) interconnectés dans un réseau qui forme son architecture et qui se développe dans le temps et l'espace. L'aspect multi-échelle du fonctionnement est manifeste et il convient de choisir un niveau d'observation qui débute de la cellule avec son métabolisme, jusqu'au peuplement avec sa production agricole, en passant par la plante individuelle avec son fonctionnement écophysiologique.

L'étude de la croissance des plantes possède un caractère pluridisciplinaire avec des composantes biologiques (botanique [1], [3], physiologie et agronomie [2]), mathématiques appliquées [4]) et informatiques [5], [6]).

Notons que l'agronomie est plus concernée par le fonctionnement de la plante dans son aspect computationnel [2], et l'informatique par son image dans son aspect virtuel [5].

2. Les niveaux d'observations sur les plantes

Par ses différents niveaux d'organisation, la plante possède une structure hiérarchique anatomique qui se développe, associée à une structure fonctionnelle avec ses relations sources puits, ce qui en fait un sujet idéal pour la biologie intégrative [7].

Dans cette présentation, on ne cherche pas à modéliser les structures et les processus à une échelle de résolution inférieure à celle des organes végétaux. On exclut donc explicitement le fonctionnement végétal à l'échelle cellulaire (la photosynthèse, l'action des hormones ...),

À l'échelle de la plante, l'agronomie a établi des lois physiques simples et robustes qui modélise l'allongement des axes sous l'action de la température (le fonctionnement des méristèmes), et la croissance des organes sous l'action de la lumière (la photosynthèse). Ces lois sont nécessaires et suffisantes pour modéliser la croissance des plantes.

3. Organisation et constitution d'une plante

La plante est un organisme constitué de plusieurs niveaux d'agrégation de ses composants.

À la base on trouve la cellule. Au niveau supérieur on trouve les organes composés de cellules, qui sont les méristèmes, les feuilles, les entrenœuds, les fruits. Ceux-ci s'assemblent en « phytomères » qui sont l'unité de base de l'architecture d'une plante. Le phytomère est formé d'un entrenœud et d'un nœud distal qui porte les organes et les méristèmes axillaires à l'origine des branches et des inflorescences. À l'extrémité des axes végétatifs se trouvent les méristèmes apicaux qui mettent en place les nouveaux phytomères en série pour allonger les tiges et les branches.

Les axes se ramifient pour donner finalement en haut du processus d'agrégation la structure de la plante qui est un réseau d'organes interconnectés qui peut être représenté dans un premier temps par une structure planaire (figure 1). Pour accéder ensuite à l'architecture de la plante il faut habiller cette structure par un maillage qui positionne les formes des organes dans l'espace 3D selon des règles géométriques.

Symétriquement sous le sol par rapport à la plante visible, se trouve le système racinaire.

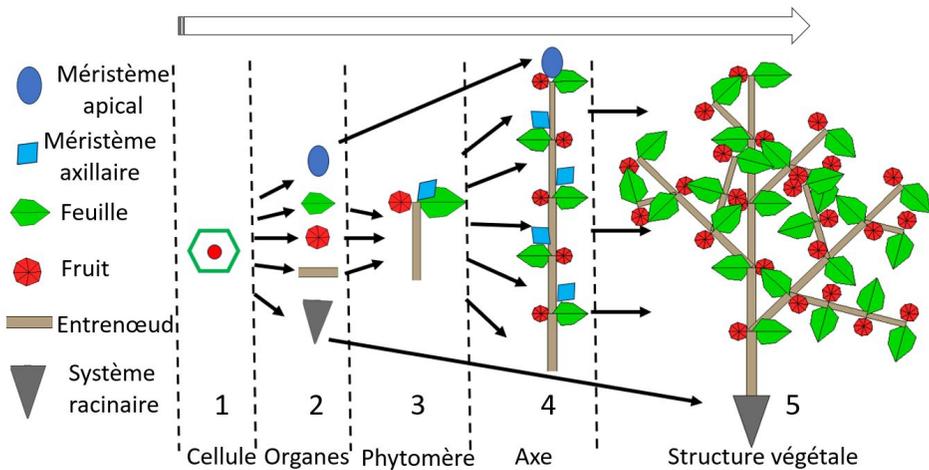


Figure 1 : les niveaux de l'organisation de la structure anatomique et hiérarchique d'une plante

Les organes sont constitués de matière végétale. Son poids frais comprend environ 80 % d'eau et 15 % de sucres (cellulose) avec des variations selon le type d'organes. Le reste du poids négligeable (< 5%) est constitués d'éléments minéraux essentiels au métabolisme de la plante.

3.1. Organes à l'origine du développement : les méristèmes

Les méristèmes sont des organes situés au bout des axes (apicaux) ou à l'aisselle des feuilles (axillaires). Ils contiennent un tissu siège d'une intense multiplication cellulaire. La création des phytomères est le résultat combiné de la multiplication et de l'expansion des cellules produites par le méristème. L'allongement des axes est le résultat de la fabrication en série des phytomères et de leur expansion, il est à l'origine du « développement ».

3.2. Organes à l'origine de la croissance : les organes-sources et les organes-puits

Les organes-sources produisent la matière végétale en la synthétisant par la photosynthèse, car ils contiennent de la chlorophylle, ce sont principalement les feuilles.

Tous les organes sont des puits (même les feuilles) qui aspirent la matière végétale synthétisée pour assurer leur expansion. Ces puits absorbent la matière disponible pendant leur temps d'expansion selon une force de succion propre au type d'organe.

3.3. Création, circulation et stockage de la biomasse dans la plante

Si le mécanisme de la photosynthèse est complexe au niveau cellulaire, il reste simple à l'échelle de la plante. L'eau et les sels minéraux (la sève brute) remontent des racines jusqu'à la surface des feuilles grâce à l'évapo-transpiration. Environ 90 % de l'eau acheminée s'évapore. Le CO₂ pénètre dans les feuilles par des ouvertures (les stomates) et se combine à l'eau pour former des sucres, par l'action des organites cellulaires appelés chloroplastes, pour constituer la sève élaborée. La photosynthèse est proportionnelle à la radiation solaire et à la surface foliaire qui intercepte celle-ci. La sève élaborée se redistribue dans la plante jusqu'aux racines pour alimenter la croissance des organes et s'accumuler d'une façon diffuse dans l'architecture pour constituer des réserves dans un organe virtuel appelé Pool Commun.

L'agronomie considère que l'on peut faire abstraction de l'architecture de la plante et de l'emplacement des organes grâce à la circulation de la sève. Les organes sont considérés comme baignant directement dans un pool commun. Ainsi feuilles, tiges, fruits, racines (organes puits) constituent des compartiments qui échangent les réserves synthétisées selon leurs forces de succion.

4. La structure végétale : son développement, sa croissance

On définit ici la structure végétale comme une description planaire de l'organisation d'une plante qui interconnecte les organes entre eux.

4.1. Facteurs exogène et endogène du développement

Le principal facteur environnemental du développement de l'architecture des plantes pris en compte par l'agronomie est la température. L'allongement des axes dépend en effet de l'accumulation des températures journalières moyennes subies par le végétal. L'âge chronologique d'une plante se définit ainsi, comme un temps thermique exprimé en somme de degré/jour. Un intervalle de temps thermique donné est associé à chaque nouveau phytomère créé par un méristème. Cet intervalle est appelé « cycle » de développement. Exprimé en durée de temps thermique, l'allongement des axes est linéaire. Ce temps diffère du temps calendaire exprimé en nombre de jours. À cause des variations des températures journalières, un même stade de développement peut être atteint d'une infinité de façons différentes. Exprimé en cycles de développement l'âge

chronologique d'une plante s'affranchit des conditions expérimentales pour devenir une notion purement architecturale.

Le fonctionnement des méristèmes des axes évolue au cours du temps, ce qui correspond à autant de transition d'états physiologiques et appelés âges physiologiques. Les types d'axes engendrés ont le même âge physiologique que le méristème édificateur.

4.2. Facteurs exogène et endogène de la croissance

Le principal facteur environnemental de la photosynthèse, à l'origine de la croissance des plantes pris en compte par l'agronomie, est la lumière. Il existe une relation linéaire entre l'énergie lumineuse reçue par unité de surface foliaire et la biomasse produite par la photosynthèse. Le paramètre de cette relation est défini comme « l'efficacité climatique ». La biomasse Q fabriquée par la photosynthèse à partir d'une surface foliaire fonctionnelle S_f pendant un temps Δt est calculée par l'expression :

$$Q = E \cdot I \cdot S_f \Delta t. \quad (1)$$

(E : efficacité climatique ; I : la radiation).

Contrairement à la durée du développement qui s'exprime en nombre entier de cycles, la croissance est un phénomène continu. De façon à la synchroniser avec le développement il suffit de la discrétiser en cycles de croissance qui coïncident avec les cycles de développement.

La croissance d'un organe est sujette à des facteurs de formes que l'on nomme allométries. Ainsi par exemple les feuilles ont une épaisseur constante en première approximation. La surface est donc proportionnelle au poids.

La modélisation de la croissance végétale consiste à quantifier à partir des observations sur l'expansion suivie des organes, la variation de leurs fonctions puits.

5. Le modèle GreenLab et la croissance des plantes

Le modèle GreenLab a été développé sur plusieurs décennies au CIRAD avec ses partenaires français (INRIA, INRAE, IRD, ECP), européens (U. de Wageningen), chinois (CASIA, CAU) et africain (U. Daloa Côte d'Ivoire), dans un cadre pluridisciplinaire incluant la botanique, l'agronomie, et la modélisation mathématique.

Un modèle mathématique en Physique bien adapté à un système, requiert pour être applicable quatre conditions :

1. L'identification des paramètres du système et la mise en équation du modèle mathématique ;
2. L'étude du comportement du modèle et sa simulation numérique ;
3. L'estimation des paramètres (assimilation des données et méthodes inverses) ;
4. La validation du modèle et ses applications (optimisation et contrôle).

Le modèle GreenLab s'est efforcé de traiter complètement ces quatre points

5.1. Mathématisation du modèle GreenLab

Il s'agit ici de donner une formulation mathématique au contenu biologique du système plante.

5.1.1. Définition du niveau d'observation : le phytomère

La croissance des plantes avec le modèle GreenLab, est modélisée sur une méso-échelle représentée par le phytomère élément de base de l'architecture des plantes. Par changement d'échelle on remonte du phytomère à l'axe végétatif et de l'axe végétatif à

l'architecture de la plante ramifiée et enfin au peuplement végétal. En descendant, se trouve le niveau micro échelle de la cellule, domaine de la biologie moléculaire.

5.1.2. Définition du pas de temps : le cycle de développement

Le temps thermique est donc celui qui est retenu pour modéliser la durée du développement (§ 4.1). La durée du cycle de développement est notée Δt et vaut 1 par définition si on raisonne en nombre de cycles pour l'architecture. De cette façon l'âge chronologique d'une plante est mesuré en cycles de développement.

La modélisation du développement et de la croissance est obtenue par récurrence, chaque étape dépendant de la précédente. L'expansion de la structure anatomique de la plante au cycle t dépend son état au cycle $t-1$.

Le modèle GreenLab discrétise la croissance avec un pas de temps ordinairement égal au pas de temps de développement. Le volume d'un organe au cycle t dépend du volume au cycle $t-1$ et de son accroissement au cycle t .

5.1.3. Structure hiérarchique anatomique et développement végétal

L'architecture végétale est une structure hiérarchique et anatomique. La tige principale se ramifie en branches secondaires, elles-mêmes en branches tertiaires et ainsi de suite. Cette structure qui se développe peut-être représentée par un graphe planaire en expansion qui représente sa structure anatomique (figure 2). Pour connaître le nombre d'éléments produits quantitativement et qualitativement à chaque cycle de développement, il est nécessaire d'élaborer un modèle mathématique du développement.

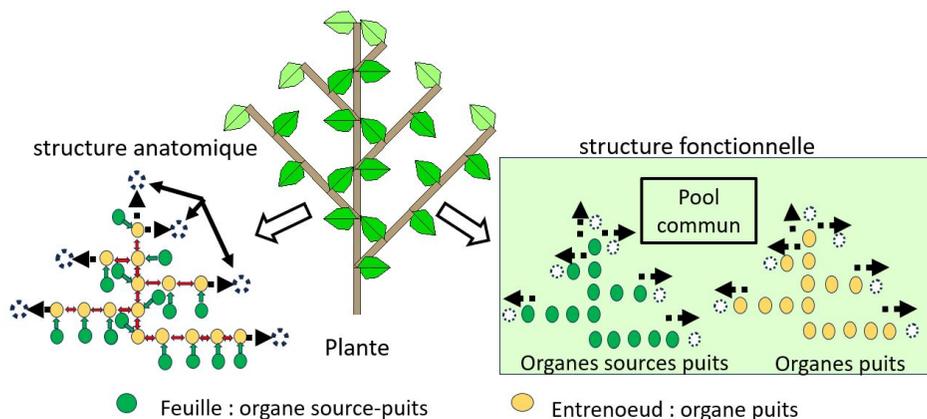


Figure 2 : Structures hiérarchique et fonctionnelle d'une plante. Les organes sont interconnectés dans la structure anatomique. Ils sont rassemblés en compartiments cohortes dans la structure fonctionnelle.

Par ailleurs pour être construite en 2D ou en 3D, la structure et l'architecture de la plante n'ont nullement besoin du fonctionnement source-puits. Il suffit de connaître le graphe avec ses liens et ses sommets, les dimensions de organes et leurs orientations et enfin d'utiliser des opérateurs géométriques adaptés qui produisent les translations et les rotations nécessaires pour positionner les organes avec leur maillage dans l'espace 2D ou 3D.

5.1.4. Notions de cohortes et de séries organiques

L'observation de la structure anatomique d'une structure végétale montre à l'évidence l'emplacement des cohortes successives de phytomères (éléments semblables créés au même cycle de développement (figure 3). Le passage du phytomère d'une cohorte à l'autre de même nature au cycle suivant, définit un chemin dans la structure appelé « série organique ». Celle-ci est orthogonale aux cohortes. Si les cohortes sont la mémoire du développement, les séries organiques sont la mémoire de la croissance. En

effet le long d'une série organique les créations et les expansions successives des organes sont matérialisées. On distingue classiquement deux grands types de structures anatomiques (figure 3) : le système monopodial et le système sympodial.

Une particularité du modèle GreenLab est que souvent pour modéliser la croissance, seule la production des cohortes et des séries organiques est requise. La construction de la structure topologique coûteuse en temps de calcul, n'est donc pas nécessaire. La plante est décomposée en pièces détachées selon ses différents types d'axes. Cela permet au modèle de fournir des algorithmes adaptés qui accélèrent notablement les processus d'optimisation.

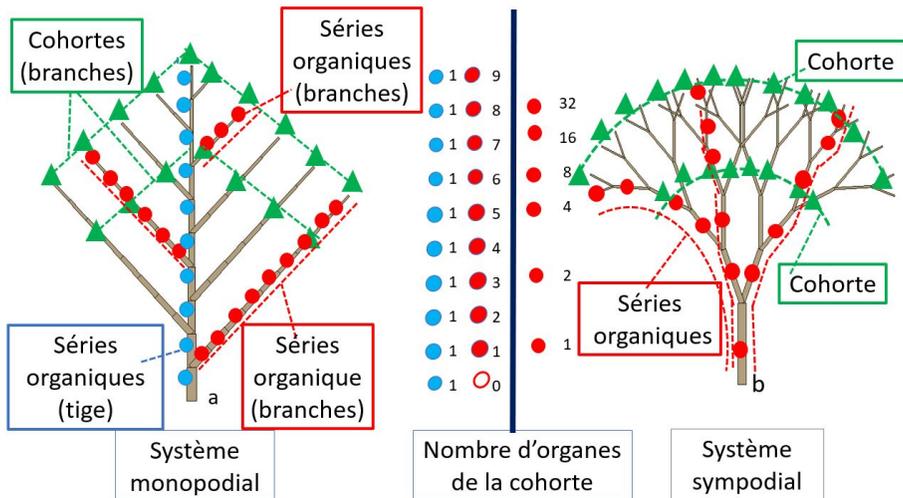


Figure 3 : la structure hiérarchiques et anatomique d'une plante met en évidence les cohortes d'organes créées et la répétition des portions de séries organiques qui leurs sont perpendiculaires.

5.1.5. Structure fonctionnelle et croissance végétale

Les organes-sources sont les feuilles et les organes-puits tous les organes de la plante (y compris les feuilles, § 3.2). Le produit des échanges entre les sources et les puits est la biomasse synthétisée transportée par la sève élaborée et constituée essentiellement de sucres.

La structure fonctionnelle entre les organes-source (les feuilles) et les organes-puits (tous les organes) est différente de la structure anatomique (figure 2). Tous les organes sont considérés comme baignant dans le pool commun et sont donc en interaction directe sans passer par les interconnexions de la structure anatomique. La structure fonctionnelle est constituée par les différentes cohortes d'organes qui sont des compartiments sources et puits qui échangent la matière végétale synthétisée et dans lesquels tous les organes sont dans le même état de fonctionnement. L'omission de la structure anatomique permet de considérer la structure fonctionnelle directement comme un système dynamique avec ses équations de récurrence. L'expansion des organes est assurée par l'allocation de la matière synthétisée à chaque cycle par un système d'équations et non par une propagation de celle-ci des organes-sources aux organes-puits à travers les parcours de la structure anatomique. Les calculs s'en trouvent notablement accélérés.

Les cohortes d'organes-sources produisent la réserve de biomasse en quantité Q_{t-1} au cycle $t-1$, qui sera utilisée au cycle t . La somme des cohortes d'organes-puits constitue la demande D_t au cycle t pour l'assimilation de la réserve produite au cycle $t-1$. La

quantité de biomasse Δq_t assimilée par un organe de puits p âgé de θ cycles dans une cohorte au cycle t , pendant une durée Δt est donc :

$$\Delta q_t = p_\theta \frac{Q_{t-\theta}}{D_t} \Delta t \tag{2}$$

(Par définition $\Delta t = 1$). Il s'agit là d'une équation aux différences finies que les mathématiques appliquées savent intégrer. La somme des Δq_t donne le poids de l'organe âgé de x cycles au cycle t de la plante : $q(x, t)$

$$q_o^\phi(x, t) = \sum_{i=x}^t P_o^\phi(i-x+1) \cdot \frac{Q(i-1)}{D(i)} \tag{3}$$

Au commencement (cycle 1) la biomasse du premier phytomère est fournie par la graine Q_o . Tout le problème est de trouver la formulation des fonctions p , Q et D qui dépendent des paramètres du modèle mathématique et qu'il faut identifier.

6. Les étapes du fonctionnement d'un cycle de croissance

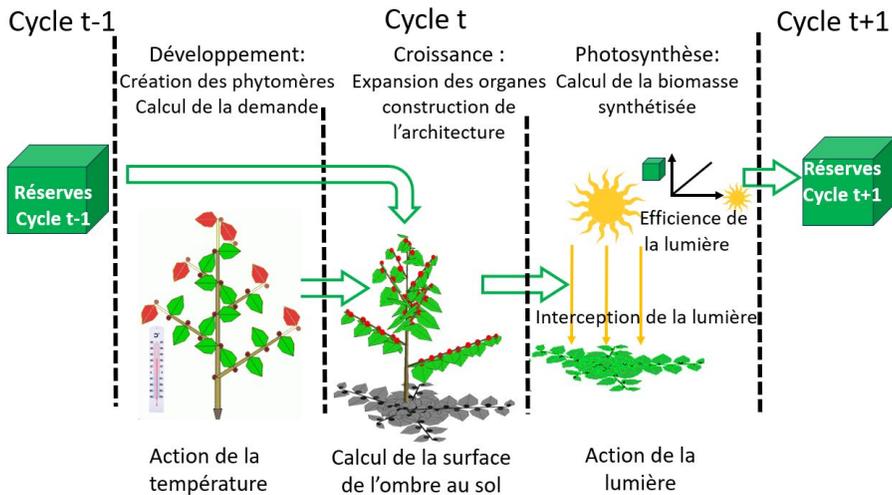


Figure 4 : Les réserves synthétisées au cycle $t-1$ assurent la création des nouveaux phytomères et l'expansion des anciens au cycle t . Le calcul de la lumière interceptée par la surface photosynthétique des feuilles, associé à la valeur de la radiation et celle de l'efficacité de la lumière donne les réserves qui seront utilisées au cycle $t+1$.

On suppose que les états du développement et de la croissance sont connus au cycle $t-1$. Cela signifie que les nombres de phytomères produits X_{t-1} des cohortes et la réserve Q_{t-1} issue de la photosynthèse sont connus. Le développement et la croissance sont calculés par récurrence grâce à des opérateurs mathématiques développés dans le modèle GreenLab (figure 4)

– *Étape 1 : Le calcul du développement.*

On obtient le nombre de phytomères X_t de la nouvelle cohorte par un opérateur mathématique. Cet opérateur noté F est nommé « Automate Botanique » qui sera précisé par la suite. On peut écrire :

$$X_t = F(X_{t-1}, U) \tag{4}$$

U est l'ensemble des paramètres qui contrôlent le développement et qui concernent la production des phytomères par les méristèmes.

– Étape 2 : le calcul de la demande

La demande en biomasse D_t des cohortes d'organes dépend de X_t et des fonctions puits. Elle est obtenue par un opérateur mathématique noté G tel que :

$$D_t = G(X_t, V) \tag{5}$$

V est l'ensemble des paramètres des fonctions puits.

– Étape 3 : le calcul de l'expansion des organes

Chaque organe des séries organiques s'accroît en biomasse à chaque cycle selon la formule (2) :

L'utilisation des allométries (facteurs de forme) donne les dimensions de organes compte tenu de leurs volumes (égaux au poids avec une densité proche de l'unité). En particulier l'épaisseur des feuilles ε est considérée comme constante. La surface d'une cohorte de feuilles est donc égale à son poids divisé par son épaisseur. À ce stade le volume et la forme de chaque organe de la structure est calculé. En particulier les séries organiques sont mises à jour dans leur développement et leur expansion. Le nombre de feuilles N_f et la surface foliaire S_f de la plante sont connus, indépendamment du détail de la structure anatomique.

– Étape 4 : la construction de l'architecture

Des opérateurs géométriques du modèle GreenLab mettent à jour l'architecture 3D de la plante. Cette étape est optionnelle.

– Étape 5 le calcul de la photosynthèse (offre en biomasse).

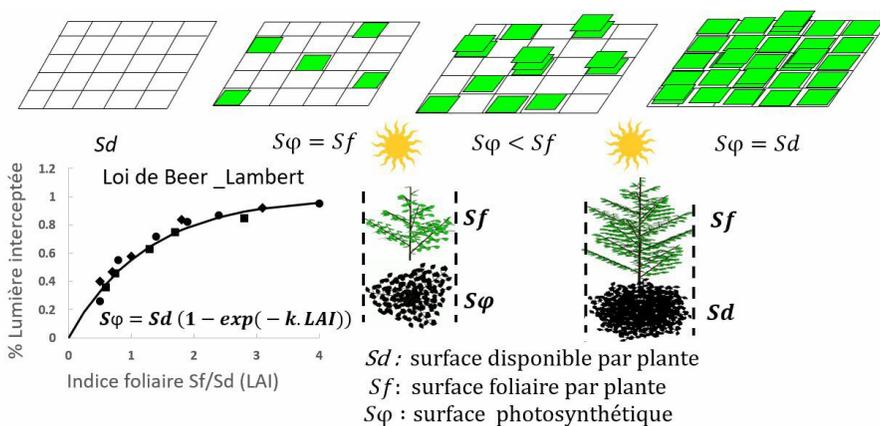


Figure 5 : Le recouvrement du sol par les feuilles et leur superposition donne grâce à la loi de Beer Lambert la surface photosynthétique qui intercepte la lumière.

La surface foliaire S_f est connue. En agronomie les modèles de cultures utilisent la loi de Beer-Lambert qui calcule d'un point de vue statistique, le recouvrement des feuilles les unes sur les autres sur la surface au sol cultivée S_d (par exemple $S_d = 1m^2$). Ce taux de recouvrement est représenté par l'indice foliaire qui exprime la surface foliaire d'un peuplement par unité de surface de sol (figure5).

La modèle GreenLab adapte l'indice foliaire à la plante individuelle. On définit S_d comme la surface disponible occupée par la plante. Celle-ci est l'inverse de la densité de plantation si les plantes sont serrées. On définit S_ϕ comme la surface photosynthétique de la plante qui résulte du recouvrement des feuilles les unes sur les autres. S_ϕ peut être

considéré comme la surface de l'ombre au sol du feuillage de la plante, le soleil au zénith. En utilisant la loi de Beer-Lambert on peut écrire :

$$S\varphi = (1 - \exp(-k \cdot \frac{Sf}{Sd})) \quad (6)$$

La biomasse produite par la photosynthèse s'écrit au cycle t :

$$Q_t = E \cdot I \cdot Sd(1 - \exp(-k \cdot \frac{Sf_t}{Sd})) \quad (7)$$

Cette expression plus détaillée est équivalente à la formule (1). Q_t est désignée comme l'offre du système. Dans cette expression la biomasse Q_t et la surface foliaire Sf_t sont mesurables et seule la surface Sd disponible pour la plante est inconnue. Sd devient une solution du système qui équilibre l'équation de production (7).

On constate empiriquement que la Sd calculée tend vers l'inverse de la densité de plantation lorsque le couvert du peuplement se ferme, ce qui constitue une validation du modèle.

À ce stade la récurrence est complétée par le calcul des réserves Q_t qui alimenteront la croissance au cycle suivant. Le développement et la croissance de la plante peuvent continuer au cycle $t+1$.

7. Modélisation du développement

Il y a deux aspects dans le développement, l'un qualitatif qui concerne les différenciations entre les types d'axes fabriqués par les méristèmes apicaux et l'autre quantitatif qui concerne le fonctionnement des méristèmes dans la mise en place des phytomères.

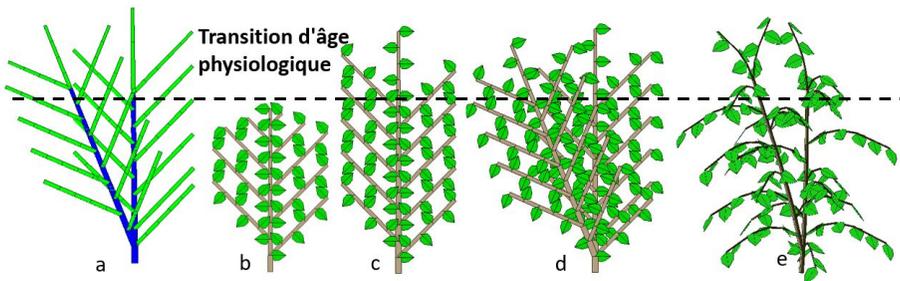


Figure 6 : Structure végétale avec deux âges physiologiques et une réitération. a : modèle graphique montrant la transition de l'âge physiologique 1 (bleu) en âge physiologique 2 (vert) soit par ramification, soit par continuation ; b : structure 2D en croissance ; c : structure 2d achevée ; d : Structure 2d avec réitération ; e : simulation 3D.

7.1. Aspect qualitatif du développement

7.1.1. Notion d'états et d'âges physiologiques des méristèmes et des axes végétatifs.

Les botanistes distinguent jusqu' à cinq types d'axes qui se répètent dans une architecture et qui sont associés à autant de fonctionnements différenciés des méristèmes édificateurs caractérisant leurs états physiologiques. Dans le cas des herbacées et des arbustes ces états correspondent en général aux ordres de ramification, la tige ayant l'ordre 1 et ainsi de suite. Chez les arbres les types d'axes ne sont plus liés à l'ordre de ramification. Les rameaux courts à faible durée de vie et qui portent des rosettes de feuilles sont branchés sur tous les types d'axes. Ces rameaux sont dits âgés

physiologiquement. Ainsi un rameau peut naître vieux ! La vigueur d'un type d'axe décroît avec son âge physiologique.

7.1.2. Notion de transition entre états physiologiques

Les méristèmes peuvent par transition d'états physiologiques vieillir et changer d'âge physiologique soit par continuation de l'axe soit en produisant des méristèmes axillaires plus vieux. En général la succession des âges physiologiques passe par un état végétatif initial pour conduire par transition à un état floral terminal. Une manifestation spectaculaire est la transformation des tiges herbacées en inflorescences terminales comme les racèmes des colzas ou les tables des conifères conséquence d'une transformation du tronc vertical (orthotrope) en branche horizontale (plagiotrope). De même le dimorphisme tronc branche provient du fait que les méristèmes axillaires naissent plus vieux que le méristème principal qui les a engendrés (figure 6).

7.1.3. Notion de réitération

Le cas particulier de la réitération est celui où méristèmes primaires et secondaires ont le même âge physiologique (figure 6). Ce phénomène produit des fourches chez les arbres ou une ramification abondante notamment chez les arbustes (comme le frangipanier)

7.1.4. Notion de modèle architectural

Les différents types d'axes (orthotrope, plagiotrope, court), les différents types de floraison (axiale, terminale) et le fonctionnement continu ou rythmique des méristèmes engendrent une combinatoire caractéristique qui donne naissance à la notion de modèle architectural défini par le botaniste F. Hallé. Celui-ci a identifié moins de 30 modèles qui accueillent la totalité des architectures des herbacées, des arbustes ou des arbres (figure 7).

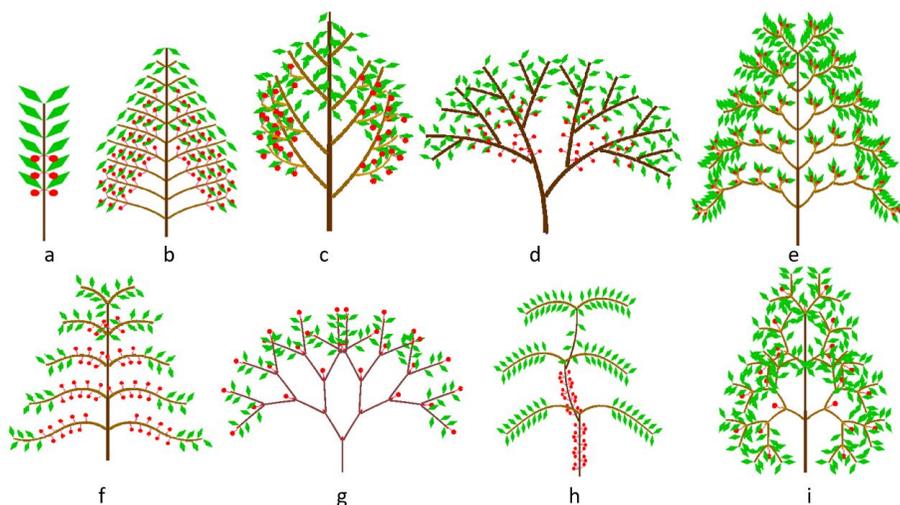


Figure 7 : Quelques modèles architecturaux du botaniste Francis Hallé. (a : modèle de Corner (papayer) ; b : modèle de Roux (caféier) ; c : modèle Rauh (merisier) ; d : modèle de Troll (albizia) ; e : modèle d'Aubréville (amandier de Cayenne) ; f : modèle de Massart (sapin) ; g : modèle de Leeuwenberg (frangipanier) ; h : modèle de Mangenot (cacaoyer) ; i : modèle de Scaronne (manguier)

7.2. Aspects quantitatifs du développement

Le cycle de développement a été explicité au § 4. La notion de cycle de développement est une simplification de la réalité déduite de « la théorie du renouvellement ». Le temps

d'occurrence entre deux créations de phytomères par le même méristème est une variable qui suit une distribution. Le comptage du nombre de phytomères fabriqués par une population de méristèmes au bout d'une période, tend vers une loi binomiale de paramètres (N, b) où N peut représenter le nombre de cycles de développement et b le taux de développement. Ainsi un cadre formel probabiliste peut être associé au développement végétal.

Modéliser le développement c'est calculer par récurrence le nombre de phytomères produits au cycle t , connaissant l'état de la structure au cycle $t-1$. Il s'agit ici d'explicitier plus en détail la formule (3) où le fonctionnement des méristèmes n'apparaît pas.

7.2.1. Développement continu, développement rythmique

Chez les arbustes et les herbacées le méristème terminal produit des phytomères d'une façon continue. Il n'y a pas de marques d'arrêt de fonctionnement visible sur l'axe végétatif.

Chez les arbres à part certaines exceptions (cyrès, eucalyptus), le développement continu n'est pas la règle. Le méristème apical produit rythmiquement des pousses (appelées unités de croissance en botanique), formées de plusieurs phytomères, qui alternent avec des périodes de repos repérées par des cicatrices sur l'axe végétatif. Les axes végétatifs sont ainsi formés d'une façon modulaire sur une double échelle : les pousses elles-mêmes composées de phytomères.

La floraison des axes végétatifs peut être latérale, issue de méristèmes axillaires florifères à l'aisselle des feuilles, ou terminale, issue de la transformation en inflorescence du méristème apical, ce qui correspond à un changement d'état physiologique de son fonctionnement. Ces deux modes conditionnent la forme des structures végétales. La floraison latérale n'empêche pas les axes de s'allonger et la ramification donnera un « monopode » à port pyramidal. La floraison terminale empêche les axes de s'allonger et la ramification donnera un « sympode » à port en boule (figure 8).

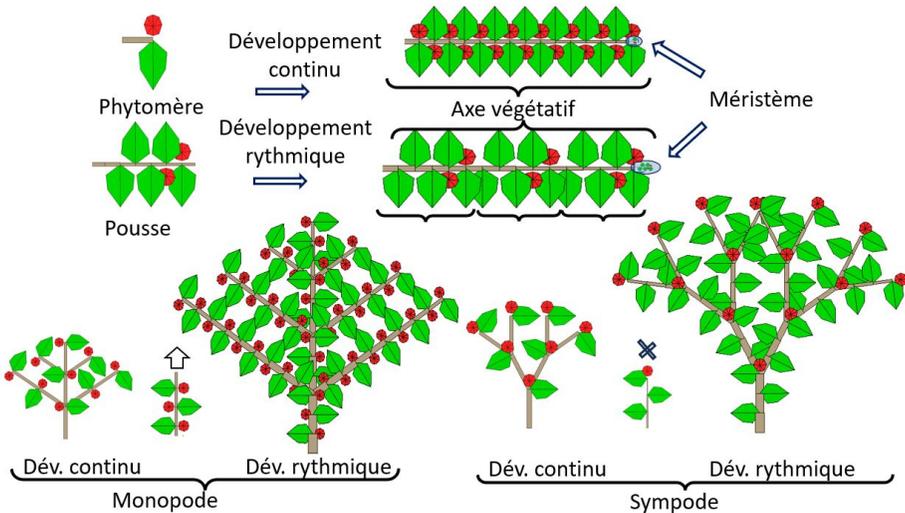


Figure 8 : Développements continu ou rythmique ; floraison axiale qui donne un monopode ou terminale qui donne un sympode.

7.2.2. Taux de développement, taux de survie, taux de ramification, rapport de rythme

À chaque cycle de développement, on associe au méristème apical un taux de création de phytomère avec une probabilité b ou une pause avec une probabilité $1-b$. De même on peut associer un taux de survie (viabilité) c , ou d'avortement $1-c$. Pour les

méristèmes axillaires on associe un taux de ramification a . Les phytomères non branchés seront donc en proportion $1-a$. Ainsi le développement des structures végétales se trouve naturellement plongé dans le domaine des processus stochastiques. La simulation du développement stochastique se fait avec la méthode de « Monte-Carlo » qui utilise des nombres au hasard. Elle engendre une grande variabilité de structures végétales qui appartiennent à la même distribution.

7.2.3. Axe potentiel, Structure potentielle

Avec la simulation stochastique, des tirages aléatoires font que soit le phytomère existe et le méristème fonctionne, soit il n'existe pas et on obtient une pause. La simulation stochastique engendre des structures chronologiques car le temps est représenté par la prise en considération des pauses. La suppression des pauses donne la structure anatomique où tous les phytomères sont connectés et dans laquelle le détail de la chronologie des évènements a disparu.

Il est possible de connaître la probabilité d'existence de chaque phytomère. La « structure potentielle » est une structure chronologique qui contient toutes les réalisations possibles des simulations aléatoires engendrées par la méthode de Monte-Carlo. La somme des probabilités d'existence des phytomères de la structure potentielle donne le nombre moyen de phytomères produit par la structure.

Si les séries de pauses sur un axe sont distribuées au hasard à cause du taux de développement, un cas particulier est celui des séries périodiques. Les mêmes alternances de phytomères et de pauses se répètent indéfiniment selon une période w . Cela se combine avec le taux de développement. Pour qu'un phytomère existe il faut que le tirage aléatoire du développement soit positif et qu'on ne tombe pas sur une pause imposée par la périodicité.

7.3. Modélisation du fonctionnement des méristèmes : l'automate botanique

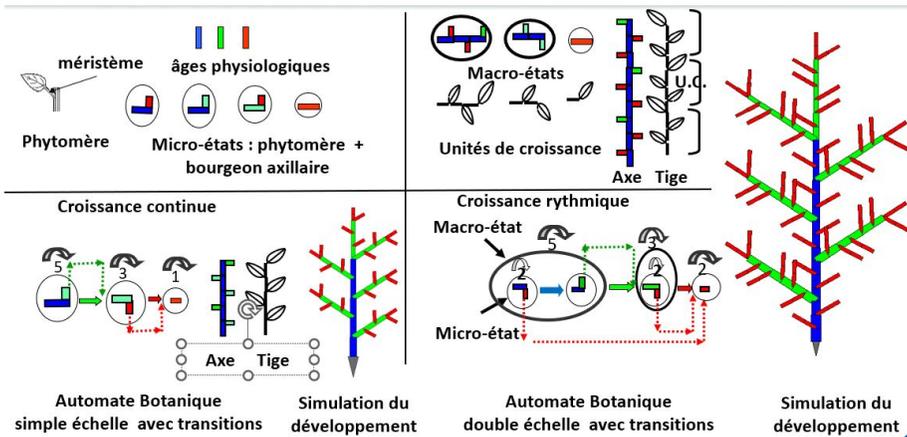


Figure 9 : Automate botanique pour le développement des architectures végétales. Cas continu (échelle simple, cas rythmique échelle double). Les transitions d'âges physiologiques se font par ramification ou continuation.

La théorie des probabilités utilise les modèles graphiques : un modèle graphique est une représentation de la structure des dépendances conditionnelles des variables aléatoires d'un modèle probabiliste par un graphe. Dans ce graphe, chaque nœud représente une variable aléatoire du modèle et les arêtes représentent des dépendances entre ces variables. Les modèles graphiques sont bien adaptés pour décrire le

fonctionnement des méristèmes sous forme d'automates botaniques. Ici les variables aléatoires sont les phytomères et les arrêtes figurent les répétitions ou les transitions entre états physiologiques. L'automate botanique gère les aspects qualitatifs et quantitatifs du développement avec sa composante stochastique et engendre par calcul soit une structure potentielle soit des simulations au hasard de type Monte-Carlo (figure 9).

La formulation mathématique et le fonctionnement de l'automate botanique est basée sur le calcul matriciel.

8. Modélisation de la croissance

Au § 4 sont détaillés l'influence des paramètres environnementaux (température et lumière) et au § 6, la formule (7) donne la production de biomasse (l'offre) de la plante individuelle sous l'action de la photosynthèse. Dans cette équation figure la radiation et la formulation de l'interception de la lumière par le feuillage. La surface foliaire S_f concentre à elle seule tous les paramètres du système dynamique, en particulier les puits et les allométries des organes et l'évolution de l'offre et de la demande qu'il s'agit de détailler davantage.

8.1. Notions de puits, de demande, et d'offre

8.1.1. Notion de puits

Il s'agit de définir la formulation d'un puits défini comme une force de succion sur le pool commun, appliquée à chaque organe pour assurer son expansion. Empiriquement le puits est faible à la naissance de l'organe, passe par un maximum puis disparaît quand l'organe a fini sa maturation. L'évolution du puits est donc représentable par une courbe en cloche susceptible de suivre l'évolution numérique de la force du puits cycle par cycle (figure 10).

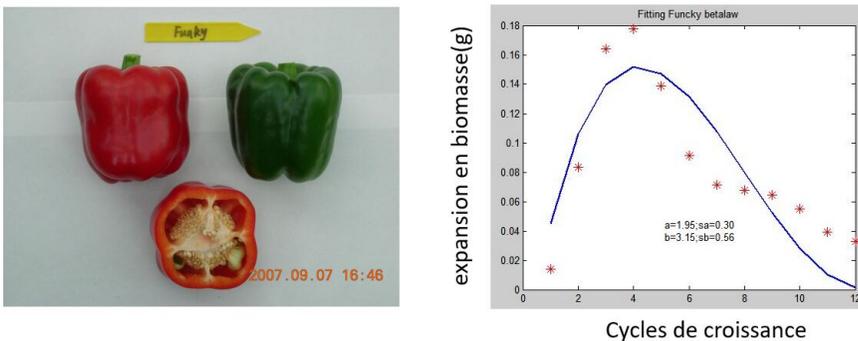


Figure 10 : Croissance du fruit du poivron. Observations (*) et ajustement de la fonction puits par une loi Beta.

Il est aussi nécessaire de décomposer la fonction puits en deux parties : sa force et sa variation. La force est un scalaire et la variation une fonction dont le mode est normalisé. La fonction puits peut donc s'exprimer sous la forme :

$$P_0(x) = p_0 \cdot F_0\left(\frac{x}{T_0}\right) \quad (8)$$

T_o est la durée de l'expansion de l'organe en cycles, p_o la force du puits et H_o la fonction de variation normalisée dans son mode =1. x est le cycle d'expansion de l'organe.

Le modèle GreenLab a choisi pour la fonction H_o , la famille des lois Beta discrétisée :

$$H_o\left(\frac{x}{T_o}\right) = C_o \cdot \left(\frac{x+0.5}{T_o}\right)^{p_1-1} \cdot \left(1 - \frac{x+0.5}{T_o}\right)^{p_2-1} \cdot \left(\frac{1}{T_o}\right) \quad (9)$$

Les paramètres p_1 et p_2 produisent une grande souplesse sur la forme de la variation du puits.

Le mode (=1) est atteint dans l'intervalle $[1, T_o]$ au cycle :

$$x = \frac{p_1}{p_1+p_2} T_o \quad (10)$$

8.1.2. Notion de demande

La demande de la plante est le résultat de la somme des puits de toutes les cohortes d'organes de même nature en expansion. L'étude botanique définit le nombre de types d'organes par phytomère. Du nombre de phytomères produits par l'automate botanique, on déduit le nombre de feuilles, d'entre-nœuds et de fruits produits à chaque cycle par calcul. Le nombre de phytomères permet de connaître le nombre d'organes $N_o^\phi(t)$ produits pour un type o (feuille, fruit, entrenœud) au cycle t pour l'âge physiologique ϕ . Par définition, il s'agit d'une cohorte d'éléments homologues apparus en même temps. L'expression de la demande de la plante au cycle t est donc :

$$D(t) = \sum_{o,\phi} \left(\sum_{i=1}^t N_o^\phi(t-x+1) \cdot P_o^\phi(x) \right) \quad (11)$$

Un organe de type o , d'âge physiologique ϕ et âgé de x cycles possède un puits $P_o^\phi(x)$ qui dépend de sa maturité x en cycle. La cohorte de cet organe apparait au cycle $t-x+1$ et il est représenté $N_o^\phi(t-x+1)$ dans la cohorte.

8.1.3. Notion d'offre

L'offre de la plante est le résultat de la somme de la production de biomasse de toutes les cohortes d'organes sources (les feuilles) en fonctionnement. Le temps de fonctionnement des feuilles (en cycles) est indiqué par le paramètre ta . Pour calculer la surface foliaire de la plante, il faut additionner les masses des feuilles fonctionnelles et les diviser par leur épaisseur ε qui est une constante allométrique. Dans une cohorte de feuilles apparues au cycle t le nombre de feuilles d'âge physiologique ϕ calculé par l'automate botanique est $N_a^\phi(t)$ et la biomasse individuelle d'une feuille âgée de x cycles au cycle t de la plante est : $q_a^\phi(x, t)$ valeur calculée à partir de la formule (2) car le puits de l'organe p , la demande D_t et l'offre Q_{t-1} sont connus.

La surface foliaire de la cohorte t compte tenu de l'épaisseur ε est donc :

$$Sf_a^\phi(x, t) = \frac{N_a^\phi(x)q_a^\phi(x, t)}{\varepsilon} \quad (12)$$

L'expression de $q_a^\phi(x, t)$ est donnée par la formule (3)

La surface foliaire totale de la plante $Sf(t)$ est la somme des surfaces des cohortes.

$$Sf(t) = \frac{1}{\varepsilon} \cdot \sum_{\phi} \sum_x N_a^\phi(x, t) \cdot q_a^\phi(x, t) \quad (13)$$

Il faut aussi tenir compte du recouvrement des feuilles les unes sur les autres et qui est donné par la loi de Beer Lambert (formule 6). L'offre en biomasse produite par la plante et qui sera utilisée pour assurer l'expansion des organes au cycle suivant est donc en remplaçant dans la formule (7) $Sf(t)$ par sa valeur :

$$Q_t = E \cdot I \cdot Sd \left[1 - \exp \left(- \frac{k}{\varepsilon Sd} \cdot \sum_{\varphi} \sum_x N_a^{\varphi}(x, t) \cdot q_a^{\varphi}(x, t) \right) \right] \quad (14)$$

La croissance de la plante est donc solutionnée par récurrence avec l'évolution de l'offre et de la demande grâce au calcul du nombre et de la biomasse de ses différents types d'organes.

9. Estimation des paramètres, méthodes inverses.

Alors qu'en statistique les mesures sont traitées directement (analyses des données, de variances, corrélations...), en modélisation les mesures sont considérées comme le résultat d'un fonctionnement. Elles contiennent implicitement les valeurs des paramètres sous forme cachée et il s'agit de les en extraire pour estimer leurs valeurs. C'est le rôle des méthodes inverses. L'estimation concerne les paramètres du fonctionnement des méristèmes attachés au développement et les paramètres sources puits attachés à la croissance. Seul un modèle mathématique permet de définir une méthode cohérente de l'assimilation des données mesurées.

9.1. Importance de la simulation

Pour pouvoir estimer les paramètres du système plante il faut disposer d'un jeu de données suffisant. La simulation du modèle permet de l'obtenir facilement.

De plus, le modèle se retrouve intégralement dans les simulations, ce qui permet de tester l'efficacité des méthodes inverses (précision sur les paramètres et étude de sensibilité). La mise au point de l'estimation ne peut pas être effectuée sur les données expérimentales car elles ne sont pas issues du modèle. C'est seulement après la mise au point des méthodes inverses sur les données simulées que le modèle peut tester sa cohérence et sa validité vis à vis des données expérimentales.

9.2. Sur la méthode d'estimation

La principale méthode d'estimation utilisée avec le modèle GreenLab est la méthode généralisée, non linéaire et pondérée des moindres carrés. Cette méthode permet d'estimer une vingtaine de paramètres simultanément. Elle converge rapidement en quelques itérations. L'usage des dérivées numériques permet d'éviter leurs formulations explicites. En général avec ce modèle il n'y a pratiquement qu'une solution en l'absence de minima locaux (dans le cas des plantes).

9.3. L'analyse des cimes et les paramètres du développement

On désigne comme une cime, une tige en développement doté d'un âge physiologique qui porte des séries de branches en développement, de même âge physiologique (réitération) ou supérieur et distribuées du sommet vers la base. Une cime a donc un port pyramidal et contient la mémoire de l'évolution d'une même branche le long de la tige. A partir des statistiques sur les distributions des phytomères des branches situées sur un même rang sous le sommet, les formules de l'analyse des cimes [2] calculent l'évolution des taux de développement des méristèmes de la tige et des

branches, leur rapport de rythme et les taux de ramification α et de viabilité β des méristèmes des branches (figure 12).

9.4. L'analyse des séries organiques et les paramètres de la croissance

Les plantes ramifiées contiennent des cohortes d'organes de même type engendrées par le développement. Le passage d'une cohorte à l'autre pour un même type d'organe définit une série organique (§ 5.1.4). Les séries organiques sont orthogonales aux cohortes et contiennent la mémoire de la croissance.

Les moyennes des cohortes sont faites en faisant la moyenne des poids des organes des phytomères homologues (feuilles, entrenœuds, fruits), selon leur rang, du sommet vers la base de l'axe pour constituer les séries organiques. « L'analyse des séries organiques » estime les valeurs des paramètres sources puits du système plante [2].

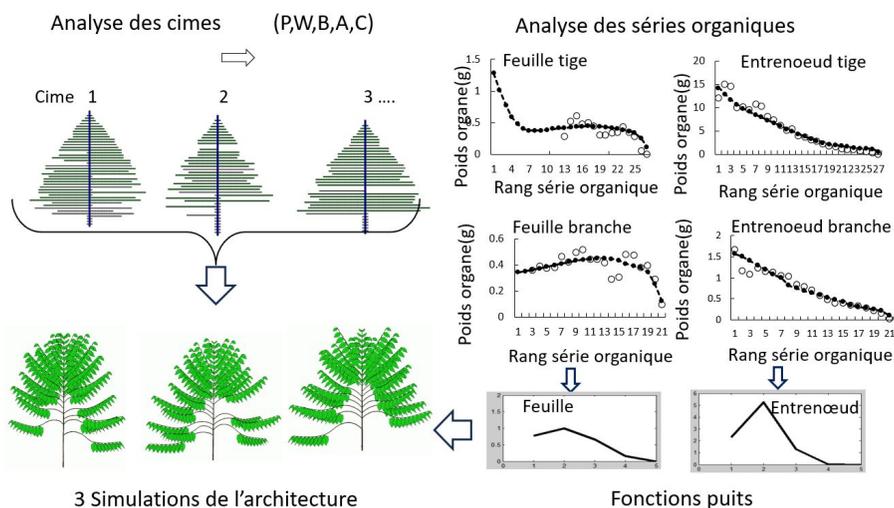


Figure 11 : Analyse des cimes et des séries organiques d'un clone de caféier canephora. Les 14 cimes observées donnent les taux de développement, de mortalité et de ramification des méristèmes et les séries organiques mesurées donnent les paramètres des fonctions puits. Ces paramètres permettent de simuler l'architecture de la plante dans sa variabilité stochastique.

Par ailleurs le développement stochastique donne naissance à la structure potentielle (§ 7.2.3). Celle-ci contient les séries organiques. Dans cette structure chronologique tous les phytomères sont présents avec une certaine probabilité et les pauses sont absentes. Un algorithme du modèle GreenLab utilise la structure potentielle et transforme les séries chronologiques qu'elle contient en séries anatomiques. Celles-ci doivent s'ajuster après optimisation des paramètres sources-puits par la méthode inverse, aux séries organiques observées. À partir des données statiques prises sur les séries organiques le modèle retrouve la cinétique en cycles des fonctions puits (figure 11).

10. Validations et prédictions du modèle GreenLab

La validation du modèle GreenLab a été établie, par la cohérence de son comportement, la qualité des ajustements de cimes et des séries organiques sur de nombreuses plantes cultivées (figure 12) et ses prédictions [2].

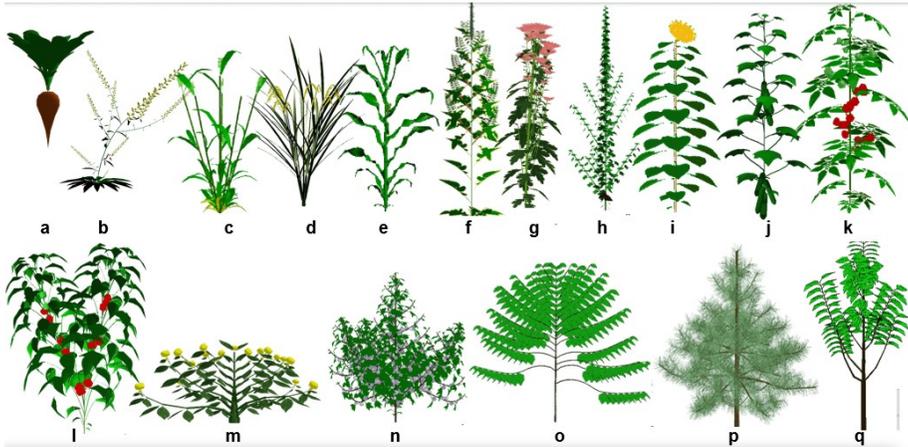


Figure 12 : simulations de plantes cultivées modélisées avec le modèle GreenLab. a : betterave ; b : arabidosis ; c : blé ; d : riz ; e : maïs ; f : colza ; g : chrysanthème ; h : vigne ; i : tournesol ; j : concombre ; k : tomate ; l : poivron ; m : brède ; n : cotonnier ; o : caféier ; p : pin ; q : teck. (Logiciels CIRAD, ECP, Casia)

- Un même jeu de paramètres ajuste correctement les mesures sur plusieurs stades de croissance successifs avec une bonne précision, ce qui démontre la stabilité des paramètres et la robustesse du modèle.
- Le modèle donne les mêmes résultats de production végétale que les modèles de cultures éprouvés, lorsqu'on passe de la plante individuelle au peuplement.
- Le modèle prédit correctement le comportement en croissance de la plante du stade initial où il est exponentiel et final où il est limité par la densité de plantation.
- Le modèle retrouve la densité de plantation à partir des mesures sur la plante.
- Le modèle prédit l'influence des paramètres climatiques, sur la croissance. En particulier il peut prendre en compte les itinéraires culturaux comme l'irrigation.
- Le modèle prédit l'influence de la taille sur le développement et la croissance. La suppression d'organes (fruits, branches,) modifie la demande de la plante

11. Applications mathématiques et informatiques

11.1. Applications mathématiques

La validation du modèle conduit à de nouveaux types d'applications en agronomie. GreenLab est un modèle dynamique et dispose des outils mathématiques développés pour ces modèles. Les paramètres du modèle sont assimilables à une carte paramétrique qui dépend de la carte génétique

Chaque paramètre est plus près du fonctionnement des gènes que les mesures effectuées directement sur une plante (comme la hauteur). Il est possible théoriquement de prédire le résultat du croisement de deux espèces en mélangeant les deux cartes paramétriques et en attribuant à chaque paramètre les caractères de dominance. Le résultat est une nouvelle plante dont on peut simuler la croissance.

Augmenter la production en optimisant les relations sources-puits est une nouvelle façon plus écologique d'envisager l'amélioration des plantes. En effet pour une plante donnée, en considérant la récolte en fruits, le modèle peut calculer l'optimum du puits du fruit pour augmenter la récolte. Le puits observé est plus ou moins proche de l'optimum. Celui-ci peut être atteint par croisement si les ressources génétiques sont suffisantes.

Contrôler et optimiser l'irrigation dans un contexte de réserves en eau limitées est possible grâce aux méthodes de contrôle optimal utilisées dans les systèmes dynamiques.

11.2. Applications informatiques

Dans le contexte de l'agronomie la visualisation de la plante simulée n'est pas essentielle. C'est l'ajustement des données par le modèle qui est requis. Mais certaines images de synthèse en 3D de plantes ou de plantations sont bien venues pour des aspects de calibration en télédétection ou pour la communication. Les logiciels du modèle GreenLab ont cette possibilité.

12. Conclusion

La prise en compte de l'architecture et de la croissance des plantes modifie le regard sur la conduite des expérimentations agronomiques dont les données sur les résultats sont sous-exploitées.

La carte paramétrique qui résulte de l'analyse des cimes et des séries organiques est un outil de prospection utile pour le généticien et l'agronome et augmente significativement la connaissance de la plante. Elle est une nouvelle source d'investigation pour orienter les croisements. L'effet de l'environnement sur la croissance des plantes ne peut être correctement estimé que par l'analyse architecturale. En cas de stress le fonctionnement de la plante est affecté et les avortements des organes (méristèmes, fruits,) ne peuvent être estimés correctement que par l'analyse des cimes et des séries organiques, ce qui nécessite l'usage d'un modèle mathématique.

L'optimisation des itinéraires culturaux, (taille, éclaircies, irrigation) est aussi une nécessité dans le contexte climatique actuel. Cela nécessite d'utiliser encore un modèle dynamique pour pouvoir lui appliquer les méthodes d'optimisations des mathématiques appliquées.

Le modèle GreenLab contribue dans ses composantes biologique et mathématique à apporter un aspect plus écologique en amélioration des plantes et dans les expérimentations agronomiques.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- [1] BELL Adrian D., ROUPSARD Olivier & BARTHÉLÉMY Daniel, 1993, *Les plantes à fleurs, guide morphologique illustré*. Masson.
- [2] De REFFYE, Philippe, JAEGER Marc, BARTHÉLÉMY Daniel, & HOULLIER François, (2018) *Architecture des plantes et production végétale*, Éditions Quae.
- [3] HALLÉ Francis & KELLER Roland, (2019) *Mais d'où viennent les plantes?: Actes Sud*.
- [4] PAVÉ, Alain (1994). *Modélisation en biologie et en écologie*. Aléas.
- [5] PRUSINKIEWICZ Przemyslaw, & LINDENMAYER Aristid (2012). *The algorithmic beauty of plants*. Springer Science & Business Media.
- [6] VARENNE Franck (2007). *Du modèle à la simulation informatique*. Vrin.
- [7] CHAUVET Gilbert (2006), *Comprendre l'organisation du vivant et son évolution vers la conscience*. Vuibert.