



HAL
open science

**Modélisation des interactions entre plantes au sein des
peuplements. Application à la simulation des régulations de
la morphogenèse aérienne du maïs (*Zea mays* L.) par la
compétition pour la lumière.**

Christian Fournier

► **To cite this version:**

Christian Fournier. Modélisation des interactions entre plantes au sein des peuplements. Application à la simulation des régulations de la morphogenèse aérienne du maïs (*Zea mays* L.) par la compétition pour la lumière.. Ecologie, Environnement. Institut national agronomique paris-grignon - INA P-G, 2000. Français. <NNT : >. <tel-00003247>

HAL Id: tel-00003247

<https://theses.hal.science/tel-00003247v1>

Submitted on 7 Aug 2003

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire HAL, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

**Institut National Agronomique
Paris-Grignon**

ADEME

**INRA
Centre de Versailles-Grignon
Unité "Environnement et Grandes
Cultures"**

Thèse

Présentée par :

Christian Fournier

Pour l'obtention du titre de :

Docteur de l'Institut National Agronomique Paris-Grignon

Modélisation des interactions entre plantes au sein des peuplements.

**Application à la simulation des régulations de la
morphogenèse aérienne du maïs (*Zea mays* L.) par
la compétition pour la lumière.**

Soutenue le 12 avril 2000 devant le jury composé de :

A. PERRIER	Professeur, INA-PG	Président
F. HOULLIER	Directeur de Recherche, CIRAD-INRA	Rapporteur
H.G. JONES	Professeur, Université de Dundee (UK)	Rapporteur
B. SAUGIER	Professeur, Université Paris- XI	Examineur
O. THEOBALD	Ingénieur, ADEME	Examineur
B. ANDRIEU	Directeur de Recherche, INRA	Directeur de Thèse

Avant propos

Cette thèse a été financée par le programme "Développement de procédés agricoles sobres et propres" de l'Agence de l'Environnement et de la Maîtrise de l'Énergie (ADEME).

La thèse se présente sous la forme d'une synthèse rédigée en Français et de 4 publications, rédigées en anglais et fournies en annexes. La synthèse constitue une présentation logique de l'argumentaire de thèse; les annexes donnent le détail des résultats et les synthèses bibliographiques complètes. Le chapitre 2 de la synthèse comporte une présentation détaillée d'un travail expérimental non publié. La bibliographie située à la fin de ce document concerne uniquement les références citées dans la synthèse.

Ce qui se conçoit bien s'énonce clairement
Et les mots pour le dire arrivent aisément

Boileau, L'art poétique, chant 1, 1674.

Remerciements

En premier lieu, je tiens à remercier l'ADEME, qui a financé ce travail, et en particulier Ghislain Gosse, qui a soutenu le projet. Olivier Théobald, a suivi ce travail pour l'agence, et a su veiller à ce qu'il respecte ses orientations. Je veux ici le remercier pour sa sympathie et son attention apportée à un sujet qui ne relevait pas directement de l'ingénierie agronomique.

Je suis heureux qu'Alain Perrier soit président du jury, il a suivi mon parcours depuis ma sortie de l'Agro, et m'a toujours soutenu dans mes démarches.

MM. François Houllier et Hamlyn G. Jones sont ici vivement remerciés pour avoir accepté d'être les rapporteurs de ce travail.

Je remercie également Bernard Saugier, qui a suivi ce travail en acceptant de participer au comité de pilotage, puis au jury de thèse. Les autres membres du comité de pilotage, Raymond Bonhomme, Claude Edelin, Pierre Cruiziat, Olivier Théobald et Ghislain Gosse ne sont pas oubliés, ils ont toujours su prodiguer des conseils avisés, qu'ils en soient ici remerciés.

Je remercie bien sûr tout spécialement Bruno Andrieu, qui a dirigé ce travail, a su y consacrer une partie importante de son temps et toujours discuté avec enthousiasme de mes résultats tout en me laissant une large part d'initiative et d'autonomie.

L'équipe « Fonctionnement de culture » de Grignon (Jean Michel, Jean Louis, Amaury, Sreten, Raymond, Michael, Yassine, Pierre) a également été impliquée dans ce travail, merci donc pour les discussions, critiques ou coups de main apportés.

Les deux Michel(s) et Pierrot ont participé directement aux expérimentations et à la saisie des données, je les remercie pour leur aide et leur bonne humeur.

Je remercie également tous mes amis de Grignon sans lesquels le travail de thèse ne serait pas aussi plaisant: Erwan (pour les fous rires et ses chroniques du Hockey), Bruno (pour m'avoir fait découvrir la course à pied), Sreten, Hélène, Nouraya (mes compagnons de bureau successifs), Michael (le KhanGourou de l'informatique), et tous les thésard/stagiaires que j'ai pu connaître et apprécier durant ce trois ans.

La bonne ambiance régnant de la station de bioclimatologie a aussi certainement contribué au bon déroulement du travail. Merci donc à tous, et plus spécialement à Sylvie (pour les huîtres), Marina (pour les BD), Claudine (pour les rocks) et Catherine (pour le stop).

Merci également à toute l'équipe de l'APC-Guadeloupe, pour m'avoir accueilli chaleureusement durant une année, en me permettant de ne pas perdre le contact avec mon sujet.

Enfin, et surtout, je remercie de tout mon cœur Babeth et Renaud, ce travail leur est dédié.

Table des matières

INTRODUCTION	6
MOTIVATIONS	6
OBJECTIFS ET PROBLÉMATIQUE	7
DÉMARCHE ET PLAN	7
<u>1 CHAPITRE 1. UNE SOLUTION THÉORIQUE ET LOGICIELLE À LA MODÉLISATION MÉCANISTE DES INTERACTIONS ENTRE PLANTES : L'APPROCHE L-SYSTÈME</u>	<u>9</u>
1.1 INTRODUCTION	9
1.2 PRÉSENTATION DE L'APPROCHE L-SYSTÈME	9
1.2.1 CONCEPTS	9
1.2.2 FORMALISME	10
1.2.3 LOGICIELS D'INTERPRÉTATION DES L-SYSTÈMES	11
1.3 APPLICATION À LA MODÉLISATION DES INTERACTIONS ENTRE PLANTES	11
1.3.1 ASPECTS THÉORIQUES	11
1.3.2 ASPECTS INFORMATIQUES	12
1.3.3 ADAPTATIONS	12
1.4 DISCUSSION	13
1.5 CONCLUSION	14
<u>2 CHAPITRE 2. EFFETS DE LA COMPÉTITION POUR LA LUMIÈRE SUR LA MORPHOLOGIE DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF AÉRIEN DU MAÏS.</u>	<u>15</u>
2.1 INTRODUCTION	15
2.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES	15
2.2.1 TRAITEMENTS	15
2.2.2 CONDUITE DES ESSAIS	17
2.2.3 MESURES	17
2.3 RÉSULTATS	18
2.3.1 VARIABILITÉ INTER-ANNUELLE	18
2.3.2 VARIATION DU POIDS SEC ET DES DIMENSIONS GLOBALES DE LA PLANTE	19
2.3.3 VARIABILITÉ INTER-PLANTE	21
2.3.4 DYNAMIQUE DU DÉVELOPPEMENT	23
2.3.5 VARIATIONS DES DIMENSIONS D'ORGANES AVEC LA POSITION SUR LA TIGE	23
2.4 DISCUSSION	27
2.5 CONCLUSION	27
<u>3 CHAPITRE 3. ÉLABORATION ET ÉVALUATION D'UN MODÈLE ARCHITECTURAL ET FONCTIONNEL DU DÉVELOPPEMENT DU MAÏS.</u>	<u>29</u>
3.1 INTRODUCTION	29
3.2 DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF DU MAÏS	29
3.2.1 ANALYSE DANS LE CADRE L-SYSTÈME	29
3.2.2 MODÉLISATION DES CINÉTIQUES	32
3.2.3 DÉVELOPPEMENT DANS L'ESPACE	34

3.3	MODÉLISATION DES RÉPONSES À L'ENVIRONNEMENT	35
3.3.1	MODÈLES ENVIRONNEMENTAUX	35
3.3.2	EFFETS DE LA TEMPÉRATURE	35
3.3.3	RÉGULATION DE LA CROISSANCE SELON LE BILAN DE CARBONE	37
3.4	RÉSULTATS	38
3.4.1	EVALUATION DU MODÈLE DE PLANTE.	38
3.4.2	SIMULATION DE LA COMPÉTITION	40
3.5	DISCUSSION	42
3.6	CONCLUSION	42
4	CHAPITRE 4. RECHERCHE D'UNE MODÉLISATION MÉCANISTE DES PROCESSUS MORPHOGÉNÉTIQUES.	43
<hr/>		
4.1	INTRODUCTION	43
4.2	MATÉRIELS ET MÉTHODES	43
4.2.1	EXPÉRIMENTATIONS	43
4.2.1	GESTION DES EFFETS DE LA TEMPÉRATURE	45
4.2.2	ANALYSE	45
4.3	RÉSULTATS	46
4.3.1	PHASE EXPONENTIELLE	46
4.3.2	PHASE LINÉAIRE	47
4.3.3	LIEN ENTRE LES DEUX PHASES	49
4.4	DISCUSSION	49
4.5	CONCLUSION	50
5	DISCUSSION GÉNÉRALE	51
<hr/>		
6	CONCLUSION ET PERSPECTIVES	53
<hr/>		
7	RÉFÉRENCES CITÉES	55
<hr/>		
LISTE DES PUBLICATIONS RELATIVES À LA THÈSE		60
<hr/>		
ANNEXES		61
<hr/>		

Introduction

Motivations

Les modèles écophysiologicals de fonctionnement de culture ont pour but la simulation quantitative des effets de l'environnement sur la croissance et le développement des plantes cultivées (Bonhomme et Ruget, 1990; Monteith, 1996; Sinclair and Seligman, 1996). Ils procèdent d'une démarche mécaniste, dans le sens où le fonctionnement global du système résulte du couplage d'un ensemble de processus décrits empiriquement à une échelle plus petite. Développés depuis 30 ans, l'intérêt de ces modèles est multiple (Whisler *et al.*, 1986; Bonhomme et Ruget, 1990; Boote *et al.*, 1996; Weaver, 1996):

- Ils sont des lieux d'intégration des processus. Ceci permet de cerner les manques de connaissances (intérêt heuristique), et de vérifier, par leur couplage, la cohérence des processus élémentaires introduits.
- Ils sont des outils d'analyse et d'interprétation de résultats, permettant de dépasser les contingences d'une expérimentation et donc d'identifier des lois générales. En particulier, ils permettent de distinguer, dans les résultats d'un essai, ce qui est expliqué par les conditions climatiques de ce qui est directement lié aux caractéristiques génotypiques des plantes.
- Ils permettent d'identifier et de hiérarchiser les processus importants pour un objectif de production ou de sélection donné (définition d'idéotypes).
- Finalement, ils permettent de raisonner des stratégies, des scénarios, voire des tactiques de production, en réponse à un cahier des charges précis.

Dans ce contexte, la modélisation des interactions entre plantes a pour finalité de comprendre les processus de compétition, pour pouvoir mieux les gérer, voire même les utiliser. Dans le cas des systèmes de cultures intensifs, la principale application concerne le raisonnement de la densité. La maîtrise de la compétition peut aussi, dans le cadre d'une agriculture plus respectueuse de l'environnement, aider au raisonnement de pratiques agricoles plus économes en intrants. Ainsi, savoir évaluer l'impact d'une population d'adventices en compétition avec la culture doit permettre de raisonner, et de diminuer, les traitements herbicides (Assemat, 2000). De même, savoir raisonner les systèmes de culture de variétés en mélange, plus résistants aux pathogènes, doit permettre de diminuer les traitements fongicides (Calonnec *et al.*, 1996). La compréhension de la compétition interspécifique peut également concourir à la maîtrise de systèmes de culture en association qui, par la valorisation des mutualismes entre plantes, permettent de diminuer les apports d'intrants (Sinoquet et Cruz, 1995).

La compétition peut être définie comme « la tendance pour des plantes voisines à utiliser le même quantum de lumière, de nutriment, d'eau ou de volume d'espace » (Grime, 1979). Du point de vue de la modélisation, **la compétition apparaît donc comme un problème de quantification de la répartition des ressources entre individus**. Celle-ci est déterminée à chaque instant par la localisation des ressources et des organes capables de les acquérir. La localisation des ressources dépend de processus externes aux individus (*e.g.* les mouvements d'eau dans le sol) et/ou d'interactions avec la végétation (*e.g.* le microclimat lumineux dans un couvert). Durant la phase d'installation du couvert, modéliser le partage des ressources consiste donc à prévoir l'évolution de la localisation des organes dans l'espace (*i.e.* la morphogenèse des plantes), et à calculer la répartition des ressources qui en découle (*i.e.* le phytoclimat). La question centrale pour la modélisation de la compétition est donc de rendre compte de **la boucle de rétroaction entre la modification du phytoclimat par la morphogenèse et la modification de la morphogenèse par le phytoclimat**.

Dans les modèles agronomiques actuels, cette boucle de rétroaction est traitée à l'échelle de populations de plantes. Ainsi, pour les peuplements monospécifiques, les variables morphologiques du modèle (LAI, hauteur) caractérisent le couvert dans son ensemble (*e.g.* Jones et Kiniry, 1986; Grant et Hesketh, 1992; Bouman *et al.*, 1996 ; Brisson *et al.*, 1998). Par extension, dans le cas des couverts plurispécifiques, le peuplement est divisé en autant de populations qu'il y a d'espèces, et chaque population est décrite globalement (Kiniry *et al.*, 1992; Kropff et van Laar, 1993). Le développement est raisonné sur la base d'un individu fictif ayant les caractéristiques moyennes des plantes de la population (la plante moyenne), poussant dans un climat représentant le climat moyen régnant dans le couvert. Dans le cas où la variabilité entre individus suit une distribution normale, ou symétrique, cette approche est valide. Cependant, parce qu'elle induit une différenciation sociale des individus (Koyama et Kira, 1956; Yoda *et al.*, 1963), la compétition conduit plus généralement à une structure de population non normale et asymétrique, certains individus étant dominants et d'autres dominés (Edmeades et Daynard, 1979 ; Daynard et Muldoon, 1983 ; Gosse *et al.*, 1988). En conséquence, il est souvent nécessaire, dans les modèles actuels, de corriger empiriquement les lois de morphogenèse pour que le comportement de la plante moyenne reflète le comportement émergent d'un ensemble de plantes dominantes et dominées (Muchow et Carberry, 1989; Carberry, 1991; Bos, 1999). Cette nécessité d'adaptation des règles de morphogenèse aux conditions de compétition est d'ailleurs explicite dans certains modèles (Kiniry *et al.*, 1992; Kropff et van Laar, 1993 ; Sonohat Popa, 1997; Brisson *et al.*, 1998), les règles étant directement fonctions d'un facteur de compétition particulier (*e.g.* la densité).

L'utilisation des modèles actuels pour simuler la compétition est donc limitée par la nécessité de les caler pour traiter d'une configuration de compétition donnée. Dans le cadre des applications citées plus haut (gestion des compétitions cultures/adventices, mise aux points d'associations culturales), **c'est cependant la capacité du modèle à traiter de situations de compétition nouvelles qui importe.** Or, une plante, ou un génotype se comporte différemment lorsqu'il est en compétition avec des adventices différentes, ou lorsque l'on fait varier la date de début de compétition (Hill, 1977; Cousens, 1985). Entreprendre la paramétrisation empirique de toutes ces situations fait perdre une bonne partie de l'intérêt d'utilisation d'un modèle. Il semble donc nécessaire, parallèlement aux approches usuelles, de développer une modélisation du fonctionnement du couvert capable de **prédire de façon mécaniste le développement d'un ensemble de plantes en compétition, à partir de règles de morphogenèse invariantes.**

Objectifs et problématique

Pour cela, **l'objectif de la thèse est de mettre en place une approche de modélisation de la compétition à l'échelle de l'individu et de son phytoclimat, en considérant le couvert comme une population d'individus en interaction.** Ceci suppose (1) une modélisation de la répartition des ressources dans un couvert de structure quelconque, (2) une modélisation des processus de morphogenèse, suffisamment robuste pour rendre compte de la plasticité des plantes dans une large gamme de conditions microclimatiques.

On tentera donc de répondre à la question principale suivante: **peut-on réaliser, et que gagne-t-on à réaliser, une modélisation mécaniste des interactions entre plantes ?** On peut distinguer 2 aspects dans cette problématique. Une première série de questions concerne la faisabilité du projet : sait-on simuler le phytoclimat ? Peut-on simuler l'établissement de relations de dominances et le développement de l'hétérogénéité dans un couvert ? Est-on capable d'exprimer de façon générale la morphogenèse d'une plante pour rendre compte de sa plasticité morphologique ? Une seconde série de questions a trait à la pertinence d'une modélisation détaillée par rapports aux approches globales existantes: Qu'est-on capable d'expliquer de plus que les modèles existants ? La complexité est-elle suffisamment faible pour que le modèle reste-t-il validable et vérifiable ?

Démarche et plan

Pour aborder ces questions, notre démarche a consisté à mettre en place un cadre général de modélisation de la compétition, et à traiter un cas particulier d'interactions entre plantes : la

compétition pour la lumière et ses effets sur la mise en place de l'appareil végétatif aérien du maïs. La lumière est en effet considérée comme la principale source de compétition chez les végétaux (Grime, 1979), et la compétitivité d'un individu pour cette ressource résulte essentiellement de la mise en place de son architecture aérienne. Les plantes pourraient également modifier leur métabolisme pour s'adapter aux conditions lumineuses, mais, chez les plantes cultivées, ce processus apparaît de second ordre par rapport à la plasticité morphologique (Mollier, 1999). Le choix du maïs comme plante modèle est motivé par son importance agronomique, sa structure architecturale simple en conditions agronomiques (pas de talles), sa bonne description dans la littérature et l'existence de travaux décrivant sa géométrie dans l'espace (Bonhomme et Varlet-Grancher, 1978; Prévot *et al.*, 1991; España, 1997; España *et al.*, 1998).

Nous verrons dans le premier chapitre en quoi notre projet s'inscrit dans la démarche plus générale de la modélisation architecturale, et comment en tirer partie. Dans le second chapitre, nous analyserons les effets de la compétition sur la morphogenèse du maïs, pour établir en quels termes se pose sa modélisation. Nous établirons dans le troisième chapitre un premier modèle, basé sur une compilation bibliographique de processus, et évaluerons l'intérêt que présente leur intégration dans un modèle considérant le couvert comme une population de plantes en interaction. Enfin, nous aborderons dans le dernier chapitre, sur la base de l'analyse de l'allongement des entrenœuds, la question de la modélisation mécaniste des processus de morphogenèse.

1 Chapitre 1. Une solution théorique et logicielle à la modélisation mécaniste des interactions entre plantes : l'approche L-système

1.1 Introduction

Pour pouvoir traiter de façon générale la modélisation du phytoclimat, et en particulier la modélisation du phytoclimat lumineux, il apparaît nécessaire de caractériser dans le détail l'architecture 3D du couvert (Goel *et al.*, 1990; Ryel *et al.*, 1990; Chelle *et al.*, 1997; Chelle et Andrieu, 1998). Une façon simple et générale d'obtenir ces caractéristiques est de **décrire explicitement le développement architectural 3D de chacun des individus** du couvert. Un cadre générique de modélisation des interactions entre plantes peut donc se définir sur la base (i) d'un modèle biologique capable de simuler, à partir de loi de réponses écophysologiques, le développement 3D d'un ensemble de plantes, et (ii) un ensemble de modèles physiques de microclimat ayant pour entrée la structure 3D du couvert, ainsi que les propriétés physiques des éléments du couvert (*e.g.* les propriétés optiques des organes). La mise en place d'un tel cadre pose des questions en partie d'ordre informatique (gestion et génération de maquettes 3D, couplage des modèles, langage de programmation...), mais comporte aussi des questions plus théoriques, en particulier pour les modèles de plante. Par exemple, comment traiter la perception du phytoclimat, puisque les différentes parties de la plante ne sont pas soumises aux mêmes conditions microclimatiques ? Ou encore, comment se fait l'intégration dans la plante (moyenne des conditions, fonctionnement plus localisé...) ? Pour éviter que la résolution de ces questions, et les développements informatiques associés, ne soient trop spécifiques de notre cas, notre stratégie a consisté à **intégrer notre projet dans le cadre d'une approche de modélisation plus générale : l'approche de modélisation L-système**. Créé par Lindenmayer (Lindenmayer, 1968), ce formalisme a servi de base à la mise au point d'outils logiciels évolués dédiés à la simulation du développement des plantes en 3D (Prusinkiewicz et Lindenmayer, 1990; Prusinkiewicz, 1998). Dans ce chapitre nous présenterons cette approche et les outils associés, en mettant en valeur leur adéquation et leurs limites pour traiter notre cas.

1.2 Présentation de l'approche L-système

1.2.1 Concepts

Le formalisme L-Système a été conçu pour pouvoir **décrire le développement comme un processus émergent du fonctionnement parallèle des sous-unités qui composent cet organisme** (Lindenmayer, 1968 ; Lindenmayer et Jürgensen, 1992). Cette approche prend donc le contre-pied d'une modélisation par des fonctions synthétiques intégratives. Concrètement, les L-Systèmes sont des objets mathématiques, définis dans le cadre des grammaires formelles. Ils sont le support de beaucoup d'applications, y compris en dehors du champ biologique (mathématique, informatique théorique, imagerie 3D...).

L'application de ce formalisme à la modélisation du développement des plantes repose sur deux idées (Room *et al.*, 1994). Premièrement, les plantes sont, au moins morphologiquement, formées de sous-unités qui se répètent au sein de l'organisme: les phytomères. Deuxièmement, le développement (*i.e.* la mise en place et la croissance des phytomères) peut se concevoir par un nombre fini de règles, qui se répètent au cours du temps. Ces règles concernent généralement l'activité des méristèmes, car ceux-ci contrôlent chez les végétaux l'organogenèse, la ramification (par génération de méristèmes axillaires) et la croissance des organes (Barthélémy, 1991). Les règles peuvent être sensibles à leur contexte, et permettent donc d'expliquer pourquoi les phytomères se différencient les uns des autres. Par contexte,

il faut entendre au sens large les conditions environnementales, mais aussi le contexte endogène, formé par les phytomères déjà en place. Un des principaux intérêts de cette approche est que l'on parvient ainsi à **expliquer des processus complexes à l'échelle de l'organisme, par un petit nombre de lois simples à l'échelle des sous-unités** (Prusinkiewicz, 1998).

Enfin, outre la modélisation des processus de développement, ce formalisme permet de développer des modèles de fonctionnement de plante basés sur la notion de métapopulation (White, 1979), c'est à dire des modèles dans lesquels le fonctionnement de la plante résulte des activités simultanées et relativement indépendantes des phytomères.

1.2.2 Formalisme

Les L-systèmes se définissent dans le cadre des grammaires formelles ou systèmes de réécriture (Lindenmayer, 1968; Lindenmayer et Jürgensen, 1992; Rozenberg et Salomaa, 1992). Une grammaire consiste en un ensemble de règles, s'appliquant à des entités élémentaires (les caractères), pour pouvoir former des chaînes de caractères. Dans le cas des L-systèmes, on considère les caractères comme analogues aux sous-unités, et la chaîne comme analogue à l'organisme. Le développement devient alors analogue à un procédé de génération de chaîne.

Un 0L-système (L-système le plus simple) est un triplet (Σ, P, ω) où :

- Σ est une *alphabet*, c'est à dire un ensemble fini de caractères représentant les différents états des sous-unités ;
- P est l'ensemble des *règles de production*, spécifiant les transitions possibles ;
- ω est l'*axiome*, ou mot de départ, représentant la structure initiale.

L'ensemble des règles de production est composé de paires (a, x) de caractères a et de mots x , notées $a \rightarrow x$, a étant appelé prédécesseur et x successeur. Appliquer les règles, ou faire une dérivation, c'est remplacer dans la chaîne tous les prédécesseurs par leurs successeurs (principe de parallélisme). Par exemple, le L-système défini par un alphabet de 2 caractères a et b , un axiome a et deux règles de productions $p1$ et $p2$ définies par :

$$\begin{aligned} p1 : a &\rightarrow b \\ p2 : b &\rightarrow ba \end{aligned} \quad (1)$$

produira la séquence suivante : $a \rightarrow b \rightarrow ba \rightarrow bab \rightarrow babba \rightarrow babbab \rightarrow \text{etc.}$

Ce type de règle permet par exemple de modéliser l'apparition des différents phytomères, en respectant leurs positions topologiques, *e.g.*:

$$A \rightarrow PA \quad (2)$$

Où A représente l'apex et P un phytomère.

L'ordre des symboles dans la chaîne représente l'ordre dans lequel on trouve les organes sur la plante, c'est à dire **que l'évolution de la topologie de la plante au cours du développement est automatiquement gérée**. Cette possibilité peut être étendue pour gérer la ramification. Le principe est de réserver une signification spéciale aux symboles "[" et "]", comme marquant le début et la fin d'une ramification. Par exemple, une formulation plus détaillée de la règle (2) peut être:

$$A \rightarrow I[m][F]A \quad (3)$$

Où I représente un entrenœud, F une feuille et m un méristème axilaire. La feuille et le méristème sont considérés comme des ramifications s'insérant entre l'entrenœud et l'apex.

L'application des L-systèmes à la modélisation du développement 3D d'un organisme repose aussi en partie sur cette capacité à modéliser l'évolution topologique. En effet, l'architecture 3D d'un organisme résulte de la succession, dans l'ordre topologique, des formes 3D de chacune de ses sous-

unités. Il suffit donc d'associer à chaque symbole une représentation 3D pour transformer un modèle de développement formel 1D en modèle de développement 3D.

Différentes extensions de ce formalisme de base ont par la suite été proposées, de manière à rendre compte des différents processus du développement (Prusinkiewicz *et al.*, 1997; Prusinkiewicz, 1998). Une première extension consiste à associer des paramètres aux symboles. Ceci permet de caractériser l'état des sous-unités, leur fonctionnement, et de modéliser de façon continue le développement. Une seconde extension, offrant un cadre formel à la modélisation des effets du contexte endogène, consiste à rendre l'application des règles dépendante de la présence ou non de certains modules à droite ou à gauche (au sens topologique) du module considéré. Enfin, plus récemment, le formalisme a été étendu pour pouvoir prendre en compte dans l'application des règles les variables de l'environnement (Mech et Prusinkiewicz, 1996). Il résulte que, **dans le formalisme actuel, il est tout à fait possible de formuler un modèle écophysiologique (*i.e* sensible aux variations de l'environnement) de développement de l'architecture 3D d'une plante.**

1.2.3 Logiciels d'interprétation des L-systèmes

Même si la recherche d'une formulation L-système des processus de développement présente un intérêt en soi, le principal atout du formalisme réside dans l'existence de logiciels capable de les interpréter pour simuler le développement de la structure étudiée. L'interprétation d'un modèle L-système consiste à appliquer de façon itérative et récursive les règles de production. Ces logiciels sont donc avant tout **des moteurs de simulation**, permettant à l'utilisateur de se concentrer sur l'écriture des règles, et de tester dans quelle mesure elles reproduisent le développement de la structure entière. Les logiciels gèrent également l'interprétation graphique 3D de la structure, et peuvent comporter des outils de visualisation. Enfin, certains logiciels comportent des outils permettant de faciliter la mise au point des formes 3D associées aux modules.

Les différents logiciels se distinguent principalement par leur capacité à traiter ou non les différentes extensions du formalisme, et par leur offre en outils de modélisation de formes 3D. Ils ont évolué durant la thèse, et nous ont conduit à utiliser successivement 2 produits. Le premier, *graphal* (Streit, 1992), est un moteur capable d'interpréter les L-systèmes paramétriques, sans contextes et sans prise en compte de l'environnement. Le second, *cpfg* (Hanan, 1997; Mech, 1998), se présente comme une plateforme de développement de modèles L-Systèmes, et est capable de gérer l'ensemble des extensions présentées plus haut. En particulier, ce logiciel est capable de gérer la prise en compte de l'environnement (Mech et Prusinkiewicz, 1996).

1.3 Application à la modélisation des interactions entre plantes

1.3.1 Aspects théoriques

L'adéquation du cadre de modélisation L-système à notre problématique est relativement immédiate pour ce qui concerne le passage de l'échelle du couvert à celle de la plante. En effet, notre objectif est bien de considérer le couvert comme un ensemble de sous-unités, les plantes, et de modéliser le fonctionnement de ces sous-unités en fonction des conditions locales de leur environnement (phytoclimat). L'intérêt de le faire dans le cadre L-système réside surtout dans le fait de bénéficier de logiciels cadres existants et donc de limiter les développements informatiques.

Un deuxième niveau est de **chercher à appliquer aussi l'approche L-système pour décrire le développement de la plante**. Dans ce cas, on passe à une description des processus à l'échelle de l'organe, et le modèle fait une intégration de l'organe au peuplement. La caractérisation des processus à l'échelle de l'organe ne représente pas réellement une contrainte, dans le sens où la modélisation mécaniste de l'évolution 3D de la plante fait partie de nos objectifs, et qu'un moyen simple d'y parvenir est bien de considérer l'évolution du nombre et des dimensions des organes composant la plante. Mieux, s'il apparaît que le développement du maïs peut effectivement se comprendre comme la répétition de processus simples dans un contexte en évolution, le modèle gagnera en simplicité et en généralité.

1.3.2 Aspects informatiques

La Figure 1 décrit la structure du cadre de modélisation. L'organisation informatique dans le cadre des logiciels L-système reproduit presque exactement cette structure. Les modèles microclimatiques ne sont pas formulés dans le formalisme L-systèmes, mais sont gérés comme des programmes externes auxquels on fait appel pour effectuer des calculs sur la structure 3D. Les modèles de plantes sont formulés comme des L-systèmes, et se composent d'un ensemble de règles décrivant leur développement et leur fonctionnement, et d'un ensemble de règles spéciales, appelé homomorphisme, qui décrit la structure géométrique 3D des différents organes. Cette structuration du modèle permet de décoller partiellement les aspects fonctionnement et les aspects de représentation 3D (cf Annexe I), et permet donc d'envisager de modifier de façon relativement indépendante l'un ou l'autre de ces aspects.

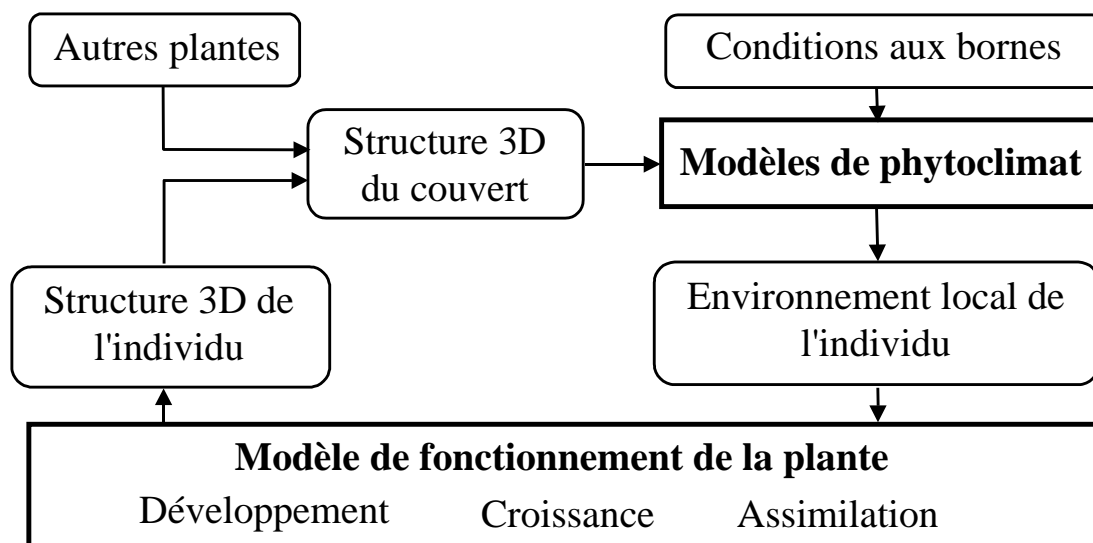


Figure 1: Structure d'un modèle écophysio-écologique considérant le couvert comme une population de plantes en compétitions. Le modèle fonctionne par l'interactions de deux parties principales: les modèles de phytoclimat et le modèle de plante. Le modèle de phytoclimat calcule la distribution des variables climatiques à l'échelle de chaque individu, à partir des variables microclimatiques mesurées en station (conditions aux bornes) et en utilisant la structure 3D du couvert. Le modèle de plante est appliqué ensuite individuellement aux différentes plantes et fournit en sortie la structure 3D de la plante, qui, ajoutée à celles des autres individus, déterminent la nouvelle structure du couvert.

Seuls les logiciels L-système les plus récents (Mech, 1998) sont capables de gérer l'ensemble des tâches nécessaires au fonctionnement de la structure du modèle décrit Figure 1. En début de thèse, nous avons été conduits à réaliser une application équivalente, mais dans laquelle le logiciel L-système ne gérait que les parties "modèle de plante" et "Structure 3D". Des développements spécifiques ont été réalisés pour gérer les échanges d'information entre le L-système et les modèles microclimatiques (B. Andrieu et Y. Sohbi, non publié).

1.3.3 Adaptations

La modélisation écophysio-écologique du développement d'une plante constitue un domaine d'application nouveau pour l'approche L-système (Room *et al.*, 1996; Hanan, 1997; Prusinkiewicz, 1999). Aussi, certains aspects, banals à traiter dans le cas de modèles de fonctionnement classiques, ont nécessité l'adaptation, ou plutôt une utilisation originale de certaines fonctionnalités des logiciels.

1.3.3.1 Gestion du temps

Dans la plupart des modèles de plante à base de L-système, on ne trouve pas de gestion du temps réel (calendaire). Le pas de temps utilisé entre 2 itérations est plutôt lié au rythme de production

des nouveaux modules (typiquement, 1 pas de temps = 1 initiation de phytomère). La liaison avec le temps réel se fait alors en exprimant le pas de temps dans une unité de temps physiologique, par exemple le temps thermique (Goel *et al.*, 1990; Díaz-Ambrona *et al.*, 1998; Kaitaniemi *et al.*, 1999). Ce type de modèle est cependant conçu pour fonctionner à pas de temps physiologique constant, alors que les modèles agronomiques fonctionnent plutôt à pas de temps réel constant (*e.g.* 1 pas = 3h). Par exemple, le cas peut se produire où durant une itération plusieurs initiations de phytomères sont à effectuer, alors que la règle produisant l'initiation ne peut s'appliquer qu'une seule fois par itération. Une première solution est de veiller à travailler à pas de temps suffisamment court pour que ce cas ne se produise pas. Cependant on n'est pas certain d'optimiser le nombre d'itérations, et cela oblige à se mettre au niveau du processus le plus rapide que l'on doit simuler. La solution mise en place actuellement pour éviter cette contrainte consiste à utiliser la possibilité des logiciels à appliquer de façon récursive certaines règles durant un pas de temps (cf Annexe I). Les règles "normales" du modèle L-système sont alors utilisées pour mettre à jour les paramètres des modules, sans réaliser de transformations (telle l'initiation), celles-ci se figurant dans les règles récursives. L'inconvénient de cette méthode est qu'elle ne permet plus d'utiliser des règles de transformation utilisant le contexte endogène.

1.3.3.2 Modélisation de processus à des échelles plus globales

Le formalisme L-système ne permet pas de coder explicitement des niveaux d'organisation multi-échelles (Remphrey et Prusinkiewicz, 1997; Godin et Caraglio, 1998). Par exemple, si on choisit de modéliser la plante comme un ensemble d'entre-nœuds, de gaines et de limbes, on ne peut alors plus introduire l'organisation de ces entités en axes, ni formuler des nouveaux types d'interaction pour cette nouvelle échelle.

Ce cas de figure peut se produire lorsque l'on couple différents modèles du fonctionnement de la plante qui ne sont pas connus avec le même degré de finesse, *e.g.* une description fine des processus d'allongement à l'échelle de l'organe avec une modélisation des flux de carbone entre appareil souterrain et appareil aérien. Bien qu'il soit possible de "localiser", à l'échelle des organes, les flux de carbone, cette solution n'apparaît pas très naturelle. La solution que nous avons adoptée consiste à utiliser les modèles globaux comme des programmes externes (*i.e.* sur le même plan que les modèles de phytoclimat). Ils disposent, entre chaque itération, de tout ou partie des paramètres d'état des modules, et fournissent en sortie des résultats qui ont le même statut que les résultats des modèles de phytoclimat. Cette solution reste valable tant que le processus de fonctionnement considéré peut être suffisamment décorrélié des processus de développement.

1.4 Discussion

Le choix de l'approche L-système, et des logiciels associés, pour modéliser le développement des plantes n'implique pas une adhésion complète et a priori aux principes qu'elle invite à suivre. Simplement, nous pensons que cette approche présente, pour la problématique qui est la nôtre, plus d'avantages que de contraintes à être utilisée. D'ailleurs, le formalisme L-système, en tant que langage de programmation, peut s'adapter à tout type de modèle. Symétriquement, les logiciels à base de L-système ne sont pas les seuls à pouvoir être utilisés pour réaliser une application comme la nôtre. Il est ainsi possible de concevoir la réalisation complète d'un cadre de modélisation en langage de programmation classique (C, Fortran). Par exemple, Pertunnen *et al.* (1996) ainsi que Pagès *et al.* (1989) ont implémenté des modèles de simulation architecturaux en C++. **L'utilisation de logiciels dédiés permet cependant de réduire significativement l'effort de programmation, et offre la possibilité de comparer plus facilement des modèles** (Prusinkiewicz, 1998). Il reste qu'il semble possible de réaliser à terme, en particulier grâce aux langages orientés objet (Pagès *et al.*, 2000) et aux approches multi-agents (Steinberg *et al.*, 1999), un cadre de modélisation dédié finalement assez proche de l'esprit L-système sur le principe (la plante comme une population d'objets), mais permettant de lever certaines contraintes des logiciels L-système actuels.

Notre démarche diffère assez nettement de la majorité des travaux antérieurs sur la modélisation architecturale. Nombre de modèles ont en effet été créés pour des besoins de simulation infographiques,

et ne sont pas fondés sur des règles de fonctionnement réalistes des plantes (Prusinkiewicz *et al.*, 1997; Prusinkiewicz *et al.*, 1997; Prusinkiewicz, 1999). D'autres types de modèles, principalement développés par l'équipe AMAP du CIRAD, sont des modèles botaniques stochastiques de développement de l'architecture (de Reffye *et al.*, 1988; Godin *et al.*, 1997; Godin et Caraglio, 1998). Dans cette approche on trouve d'une part des outils et des méthodes de quantification et d'analyse des architectures ramifiées (Godin et Caraglio, 1998), qui permettent la constitution et l'interrogation de véritables bases de données architecturales. A partir de ces bases, des règles probabilistes de ramification et de développement peuvent être inférées et donner lieu à la formulation du modèle quantitatif proprement dit (de Reffye *et al.*, 1991). Selon un principe proche de la dérivation des L-systèmes, des outils logiciels permettent de simuler, à partir de ces modèles quantitatifs, le développement de l'architecture, tel qu'il a été mesuré. Plus récemment (de Reffye *et al.*, 1997; de Reffye et Houllier, 1997), ces modèles ont été couplés avec des modèles microclimatiques ou des modèles de fonctionnement pour pouvoir calculer au cours du développement la croissance en masse ou la transpiration, et en tenir compte pour modifier en dynamique le modèle architectural (*i.e.* les règles stochastiques), ou enrichir les sorties de simulation: calcul du diamètre des organes, calcul de la forme des branches...(Blaise, 1991). Il reste que, contrairement à notre démarche, ce ne sont pas directement les réponses à l'environnement des processus élémentaires qui sont recherchés et implémentés pour expliquer la plasticité morphogénétique.

1.5 Conclusion

Le choix de traiter notre problématique dans le cadre de l'approche L-système a donc permis de mettre au point un outil informatique, basé essentiellement sur des logiciels existants, (Streit, 1992; Hanan, 1997), permettant de traiter formellement le couvert comme une population de plantes en interaction. Ce cadre permet l'intégration, de façon indépendante et modulaire, des modèles de phytoclimat et des paramétrisations de la structure géométrique des plantes. Cette approche nécessite en revanche de considérer la modélisation des processus de développement à l'échelle de l'organe, et invite à considérer le développement comme la répétition de processus récurrents. Bien qu'il soit possible de ne pas tenir compte de ce principe, il sera intéressant de voir dans quelle mesure les variations morphologiques du maïs liées aux effets de la compétition pour la lumière s'expliquent par cette hypothèse. Ceci revient à se demander **jusqu'à quel point la morphologie de chaque phytomère est déterminée par les conditions endogènes et exogènes qu'il a expérimenté durant son développement, plutôt que par un processus intégré à l'échelle de la plante entière.**

2 Chapitre 2. Effets de la compétition pour la lumière sur la morphologie de l'appareil végétatif aérien du maïs.

2.1 Introduction

Les effets d'un manque de lumière sur la morphogenèse du maïs sont essentiellement connus au travers d'études des effets de la densité sur les dimensions globales des plantes (hauteur, LAI, nombre de talles). Partant de plantes en situation quasi isolées, une augmentation de la densité provoque tout d'abord une inhibition du tallage, celui-ci devenant pratiquement inexistant dès la densité de 5 pl.m⁻² (Tetio-Kagho et Gardner, 1988; Moulia *et al.*, 1999). La surface foliaire des plantes reste relativement stable pour des densités inférieures à 5 pl.m⁻², et diminue ensuite régulièrement avec l'augmentation de la densité (Kasperbauer et Karlen, 1994; Sonohat Popa, 1997). La hauteur des plantes augmente quant à elle dans la gamme 0.3 - 5 pl.m⁻², et reste stable pour des densités supérieures (Kasperbauer et Karlen, 1994; Sonohat Popa, 1997). Aussi, dans les modèles, on considère souvent que les effets de la compétition se limitent à une réduction de la surface foliaire (*e.g.* Jones et Kiniry, 1986; Kropff et van Laar, 1993). Ces travaux nous semblent cependant insuffisants pour caractériser complètement les effets de la compétition sur la morphogenèse du maïs. En particulier, les essais densité ne permettent pas de caractériser l'effet d'un manque de lumière précoce sur le développement, alors que cette situation est celle des plantes dominées ou en retard phénologiquement dans un couvert. D'autre part, la seule étude des dimensions globales des plantes occulte une modification possible du placement relatif des feuilles, qui peut cependant conférer des avantages compétitifs importants (Barnes *et al.*, 1990; Ryel *et al.*, 1990; Weaver, 1996; Bastiaans *et al.*, 1997). Dans le cas des essais densité, quelques travaux ont pourtant montré que la répartition verticale du LAI était modifiée (Tollenaar, 1979), en raison de modifications différentielles des dimensions d'organes en fonction de leur position sur la tige (Grant et Hesketh, 1992; Sonohat Popa, 1997). Enfin, les effets de la compétition sur les vitesses de mise en place des feuilles sont rarement abordés.

Dans ce chapitre, nous nous proposons **d'analyser des traitements de compétition pour la lumière plus précoces et plus intenses que des traitements densité**. Nous considérerons principalement les effets sur les dimensions individuelles des organes. Nous aborderons également, mais de façon moins approfondie, les effets de la compétition sur les vitesses de développement. Pour distinguer entre un ralentissement du développement lié à un manque de lumière d'un ralentissement lié à des variations de température entre les traitements, nous utiliserons la notion de temps thermique (somme de degrés-jours). Enfin, nous donnerons un aperçu du développement de la variabilité au sein des différents traitements.

2.2 Matériel et méthodes

2.2.1 Traitements

Outre un traitement témoin (essais à densité agronomique de 10 pl.m⁻²), cinq traitements ont été mis en place au champs:

- Le premier traitement est un ombrage artificiel fort de plantes, semées à une densité identique à celle du témoin. Ce traitement ne modifie donc pas, par rapport au témoin, l'espace disponible pour chaque plante, mais limite globalement la ressource. Les plantes ont été ombrées à partir de l'émergence de la feuille 6, par des filets d'ombrage horticole transmettant 20% de rayonnement, de manière neutre dans le spectre visible (Figure 2). Les filets étaient disposés en nappe, sur des structures métalliques maintenues à 30 cm au dessus des plantes tout au long de leur croissance (Figure 3).

- Le second traitement est un triplement de la densité (30 pl.m²), obtenu en diminuant la distance entre plantes dans un rang (4 cm au lieu de 12). Ce dispositif permet d'obtenir, à densité égale, des interactions entre plantes plus précoces que dans le cas plus classique d'augmentation de la densité par réduction de la distance entre rangs.
- Les trois derniers traitements sont des dispositifs où l'on a resemé, après un certain délai, des plantes dans les inter-rangs d'une parcelle initialement du type témoin. Trois niveaux de ces « semis-décalés » ont été obtenus par trois intervalles de temps séparant le semis de la parcelle de celui dans l'inter-rangs (Tableau 1). Pour ces traitements, la densité de semis est donc doublée (20 pl.m²), et le peuplement contient deux sous-populations, l'une en avance phénologiquement (plantes dominantes), l'autre en retard (plantes dominées).

Tableau 1 : Décalages temporels (délai entre les semis des plantes dominantes et dominées) et décalages phénologiques (stade des plantes dominantes au moment du semis des plantes dominées) pour les trois traitements de semis décalés

Traitement (année)	Décalage temporel (j)	Décalage phénologique (FV : feuilles visibles, FL : feuilles ligulées)
Dominées 1 (1997)	26	4 FV, 2 FL
Dominées 2 (1997)	34	6 FV, 4 FL
Dominées 3 (1996)	50	8 FV, 4 FL

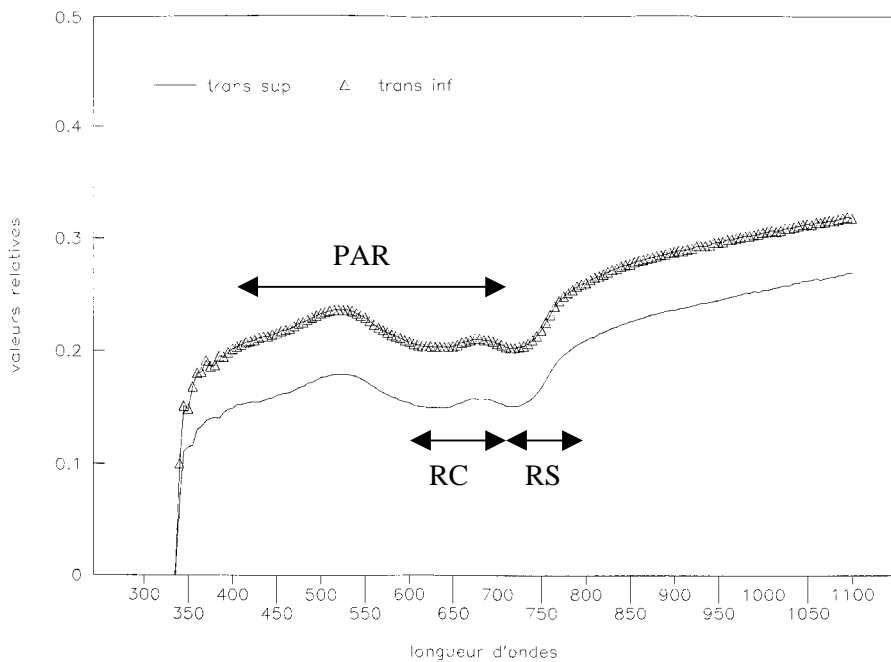


Figure 2: Coefficient de transmission des filets d'ombrage en fonction de la longueur d'onde. Les 2 courbes sont pour les transmittances mesurées sur chacune des faces du tissu d'ombrage. Les flèches indiquent les largeurs approximatives des bandes de rayonnement photosynthétiquement actif (PAR), rouge clair (RC) et rouge sombre (RS).

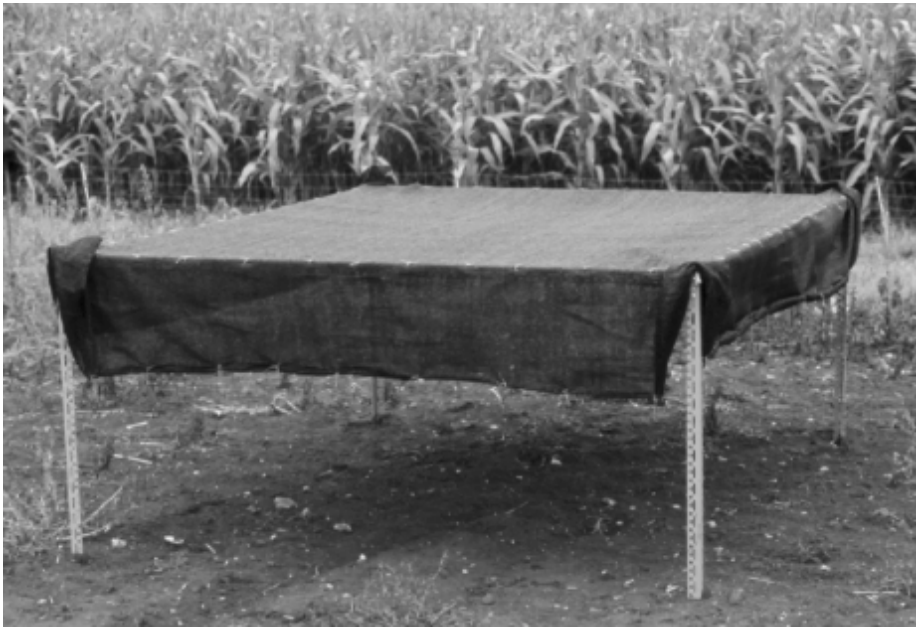


Figure 3 : Photographie d'un abri d'ombrage, avant la pose. Les dimensions du toit d'ombrage sont de 2x3 m, avec des pieds de 1m de hauteur. Les rebords du filet sont de 30 cm sur le grand côté (exposé au sud) et 40 cm sur le petit côté.

2.2.2 Conduite des essais

Les traitements ont été réalisés au cours de 2 campagnes d'expérimentations, en 1996 et 1997 (Tableau 2). La conduite agronomique des essais a été similaire entre années et commune à tous les traitements. Le cultivar Déa (Pioneer) a été semé sur un sol limoneux profond, à la station de Bioclimatologie de Grignon (41°51' N). Les rangs étaient orientés Est-Ouest, et espacés de 80 cm (réduits à 40 cm lors de l'implantation des semis décalés). L'espace inter-plantes était de 12.5 cm, à l'exception du traitement triple densité (inter-plantes de 4 cm). Les cultures ont été fertilisées (N 140kg /ha-1) et irriguées. Le passage d'un herbicide avant le semis, et l'arrachage manuel plusieurs fois durant le cycle ont permis de contrôler le développement des adventices.

Pour chaque traitement, les dimensions des différents organes et les poids secs des plantes (voir protocole ci dessous) ont été mesurées à la fin de l'allongement des tiges, ainsi qu'à des stades intermédiaires du développement (Tableau 2). Les plantes prélevées au stade final étaient des individus marquées au stade E6, pour lesquels on a mesuré les longueurs des limbes 1 à 7 sur pied au moment de leur ligulation. En 1996, sur le traitement témoin et ombrage, un suivi phénologique (nombre de feuilles dont la pointe était visible, dont le col était visible et dont la ligule était visible) a été effectué sur 10 plantes, tous les 2 à 3 jours.

2.2.3 Mesures

A chaque prélèvement (Tableau 2), 10 plantes par traitement ont été disséquées, pour déterminer les dimensions suivantes : longueurs des limbes (distance pointe-col), longueurs des gaines, longueurs des entrenœuds (distances entre les bases de 2 nœuds), plus grandes largeurs des limbes, diamètres des entrenœuds et surfaces des limbes. Ces mesures ont été faites pour tous les phytomères, numérotés de bas en haut (dans la suite numéro de phytomère et rang ont le même sens). Les longueurs et les largeurs ont été mesurées à la règle. Les surfaces des limbes ont été déterminées au planimètre (LI-3100, LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska, USA) pour les prélèvements intermédiaires, et par traitement numérique de photographies pour les prélèvements finaux. La section de la tige étant elliptique, 2 diamètres ont été mesurés (le plus grand et le plus petit diamètre), au pied à coulisse électronique. Dans les résultats, le diamètre désigne la moyenne géométrique de ces 2 mesures, qui correspond au diamètre d'un cylindre de même section. Enfin, les poids secs ont été déterminés après avoir séché les plantes à l'étuve durant 48h à 80°C.

Tableau 2 : Résumé de la conduite des différents traitements et prélèvements effectués. Les différents stades de prélèvement sont, dans l'ordre : émergence de la feuille 6 (E6), ligulation de la feuille 6 (L6), émergence de la feuille 10 (E10), ligulation de la feuille 10 (L10) et fin de l'allongement de la tige (Final)

Année	Traitement	semis	Prélèvement					Date prélèvement final (fin allongement tige)
			E6	L6	E10	L10	Final	
1996	Témoin	2 mai	*		*	*	*	5 août
	Ombrage				*	*	*	13 août
	Triple densité		*		*	*	6 août	
	Dominées 3	21 juin	*		*	*	*	4 octobre
1997	Témoin	30 avril		*		*	*	4 août
	Dominantes 1					*	*	6 août
	Dominantes 1					*	*	5 août
	Dominées 1	26 mai		*		*	*	25 août
	Dominées 2	3 juin		*		*	*	2 septembre

Les dimensions moyennes des organes ont été établies en compilant, rang par rang, les mesures faites à tous les prélèvements, et les longueurs des limbes 1 à 7 mesurées sur pied. Ainsi, suivant le rang, la moyenne est représentative de 10 à 40 mesures.

Les estimations, pour les différents traitements, du nombre total de phytomères ont été établies par dénombrement des entrenoeuds en utilisant les données des 2 derniers prélèvements (ligulation de la feuille 10 et fin de croissance de la tige). Pour ces stades, l'ensemble des entrenoeuds avait en effet atteint une taille respectable, évitant ainsi toute ambiguïté sur le nombre total.

Pour étudier la variabilité entre traitements, et donner un aperçu des effets au niveau de la plante entière, quatre variables ont été calculées : le poids sec total, la surface cumulée des limbes, la longueur cumulée des entrenoeuds et la longueur cumulée des gaines. Ces cumuls concernent uniquement les phytomères présents au moment du prélèvement. C'est à dire que l'on a pas cherché, pour les derniers prélèvements, à compenser l'éventuelle disparition des organes (limbes et gaines) de la base de la plante. Toutefois, à ces stades (L10 et final), les disparitions ont généralement peu d'influence sur les cumuls, en raison des petites dimensions des premiers phytomères.

En 1996, les températures d'apex des traitements témoin et ombrage ont été mesurées (détails dans annexe IV) pour permettre le calcul de sommes de degrés-jour dans deux conditions contrastées (ombrage permanent et témoins) et la comparaison des rythmes de développement. Une température de base de 10 °C a été utilisée pour ces calculs.

2.3 Résultats

2.3.1 Variabilité inter-annuelle

Il y a eu une importante variabilité inter-annuelle des dimensions des plantes témoins (Tableau 3). En 1997, les plantes étaient plus petites, avaient moins de feuilles et une surface de feuille cumulée beaucoup moins importante qu'en 1996. Par contre, les poids secs des plantes n'ont pas significativement varié entre les 2 années. Le poids sec d'une plante étant proportionnel à la quantité de rayonnement P.A.R absorbée durant la croissance (Monteith, 1977), ceci indique que les variations de dimensions ne sont pas directement liées à une moindre disponibilité en carbone.

Tableau 3 : Caractéristiques des plantes témoins entre 1996 et 1997. Pour chaque variable, on indique la moyenne et l'intervalle de confiance au niveau 95%, estimées sur 10 plantes par traitement. Le nombre de phytomère étant plus élevé en 1996, on indique également les cumuls pour les 15 premiers phytomères du traitement de 96.

	Nombre de phytomères	Poids (g)	Surface (cm ²)	Hauteur (cm)	Longueur cumulée des gaines (cm)
1996	16.2	125±7	5028±168	210±8	215±9
1996 (15 premiers phytomères)	n.a	n.a.	4862±146	189±5	198±2
1997	15	114±9	3226±192	178±4	169±5

La diminution du nombre de phytomères, en 1997, explique en revanche presque totalement les différences de hauteur (Tableau 3). Cette diminution indique une induction florale plus précoce (en terme de stade de développement) en 1997, et peut s'expliquer par des différences d'ambiance thermique entre les deux années durant la phase d'induction de l'apex (Kiniry *et al.*, 1983). Il reste que, même en tenant compte du moindre nombre de phytomères en 1997, il subsiste une différence importante entre les surfaces de feuilles cumulées (30%). Une telle variation est cependant du même ordre de grandeur que les variations inter-annuelles observées par Thonat (1997) pour ce génotype, sur 13 ans d'essais en conditions irriguées et fertilisées. Thonat (1997) attribue cette variabilité aux variations inter-annuelles des conditions de sécheresse de l'air, une forte demande climatique réduisant en effet fortement les dimensions de feuilles (Ben Haj Salah, 1996; Ben Haj Salah et Tardieu, 1996; Ben Haj Salah et Tardieu, 1997).

Etant donnée cette importante variabilité, chaque traitement sera, dans la suite du chapitre, analysé par référence au témoin de la même année.

2.3.2 Variation du poids sec et des dimensions globales de la plante

Le poids sec quantifie globalement la disponibilité en carbone pour les plantes et donne donc une indication de l'intensité des compétitions dans les différents traitements (Figure 4). Comme attendu, le traitement ombrage a conduit à un poids sec de 80% inférieur à celui du témoin, reflétant donc parfaitement la diminution de 80% du rayonnement. Le triplement de la densité a par contre conduit à poids sec réduit de moitié (et non de deux tiers). Cette compensation partielle s'explique par la plus grande efficacité d'interception globale d'un couvert dense aux stades jeunes (Gosse *et al.*, 1986). Les traitements de semis décalés n'ont pas eu d'effet significatif sur les poids secs des plantes dominantes, ce qui indique que ces plantes ont très faiblement subi la compétition des plantes dominées. Par contre, pour tous les niveaux de semis décalés, les plantes dominées ont subi une forte, voire extrême, réduction des ressources. Le poids sec de ces plantes n'atteint en effet que 27, 17 et 5% du poids sec du témoin, respectivement pour les niveaux 1, 2 et 3.

Les réductions, par rapport au témoin, de poids sec se sont toujours accompagnées **de réductions des dimensions globales des plantes** (Figure 4), et ce, quelle que soit la variable considérée (surfaces de limbe, longueurs de gaines et d'entre-noeuds cumulées). En particulier, on n'observe pas, comme c'est le cas lors d'augmentation (même forte) de la densité, de stabilité des hauteurs de plantes (Sonohat Popa, 1997). Simplement, **certaines variables sont moins sensibles que d'autres à la diminution des ressources** : la surface des limbes a ainsi été plus réduite que la longueur cumulée des entre-noeuds, elle-même plus affectée que la longueur cumulée des gaines. On peut enfin noter que les plantes dominantes, qui n'ont pas subi de réduction de ressource par rapport au témoins, présentent des feuilles plus grande que celles du témoin

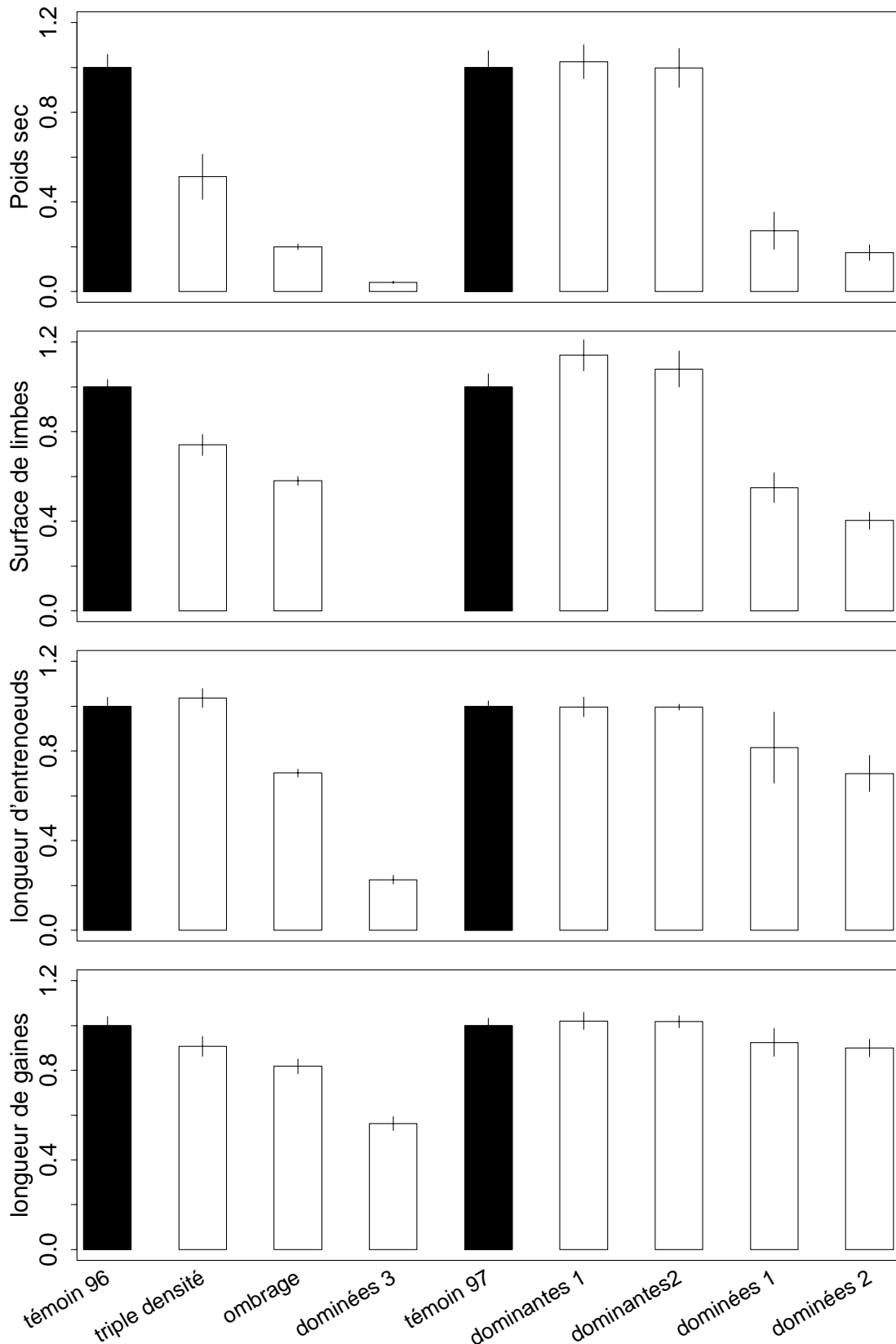


Figure 4: Poids secs et dimensions globales de plantes issues de différents traitements de compétition pour la lumière. Les variables sont exprimées en valeurs relatives, par rapport au témoin de l'année considérée. Les dimensions globales sont des cumuls des dimensions individuelles des organes présents au moment du prélèvement. La moyenne et l'intervalle de confiance au seuil 95% sont estimées sur 10 plantes par traitement.

Enfin, la compétition a conduit à une diminution modérée, mais significative (seuil 5%), du nombre de phytomères par plante (Figure 5). Exception faite du traitement ombrage, cette diminution est bien corrélée au poids sec des plantes en fin de croissance (Figure 5). Remarquons toutefois que le nombre de phytomères se détermine au moment de la transition florale, *i.e.* environ lorsque la moitié du nombre final de feuilles est visible (Tollenaar et Hunter, 1983). Le poids sec au moment de la transition florale (ou à une date proche) n'est pas cependant disponible de façon homogène pour tous les traitements (voir Tableau 2). Cependant, nous avons pu vérifier que le poids sec final était, sauf pour le traitement ombrage, bien corrélé au poids sec à une date proche de la transition florale (E10 ou L6). L'exception du traitement ombrage s'explique par le fait que les ombrières ont été posées très peu de temps avant la transition florale, et n'ont donc probablement pas eu le temps d'en affecter le déroulement

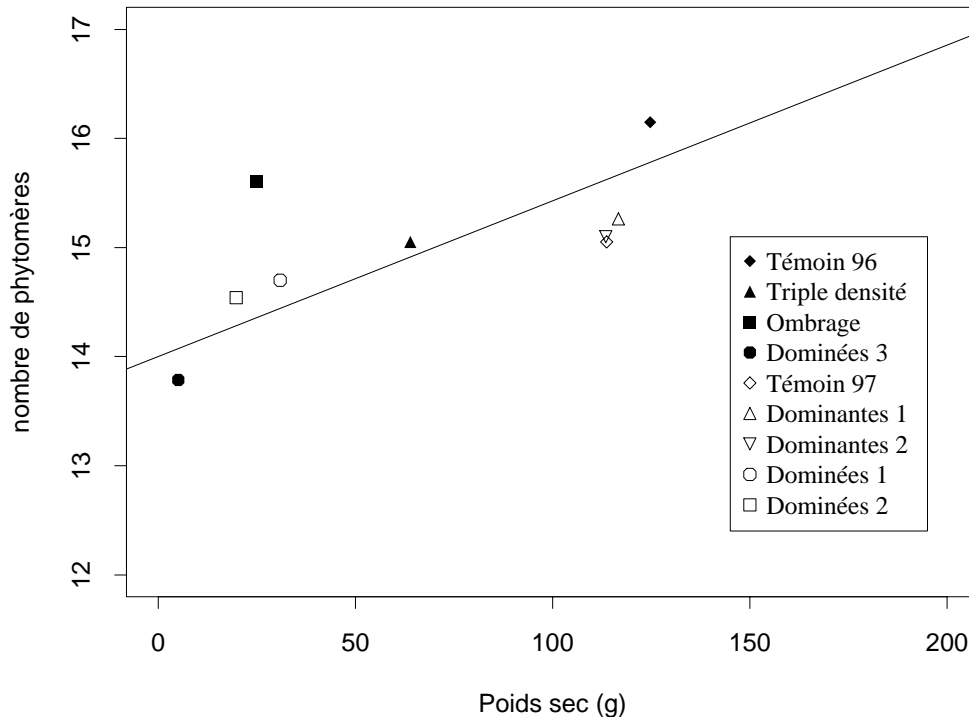


Figure 5 : Nombre moyen de phytomères par plante, en fonction du poids sec moyen des plantes au stade final. Le poids sec final donne une indication de l'intensité de la compétition.

2.3.3 Variabilité inter-plante

Parallèlement à la modification des caractéristiques moyennes des plantes, **la compétition a augmenté la variabilité** entre plantes au sein des échantillons (Figure 6). La variabilité la plus forte concerne les poids secs ; viennent ensuite les surfaces des limbes, les longueurs cumulées des entrenœuds, et enfin les longueurs cumulées des gaines. Ce classement est le même que celui établi pour la sensibilité des différentes variables à la diminution des ressources : **les variables les plus affectées sont également celles qui présentent la plus grande hétérogénéité**. La variabilité engendrée par la pose du filet d'ombrage a été faible comparée à celles des autres traitements. Ceci tend à montrer que la variabilité entre plantes se développe précocement et se conserve dans la suite du développement (avant la pose du filet d'ombrage, le traitement était identique au témoin). Alternativement, la qualité de lumière, non modifiée dans le cas du traitement ombrage, pourrait être le principal facteur du développement de la variabilité.

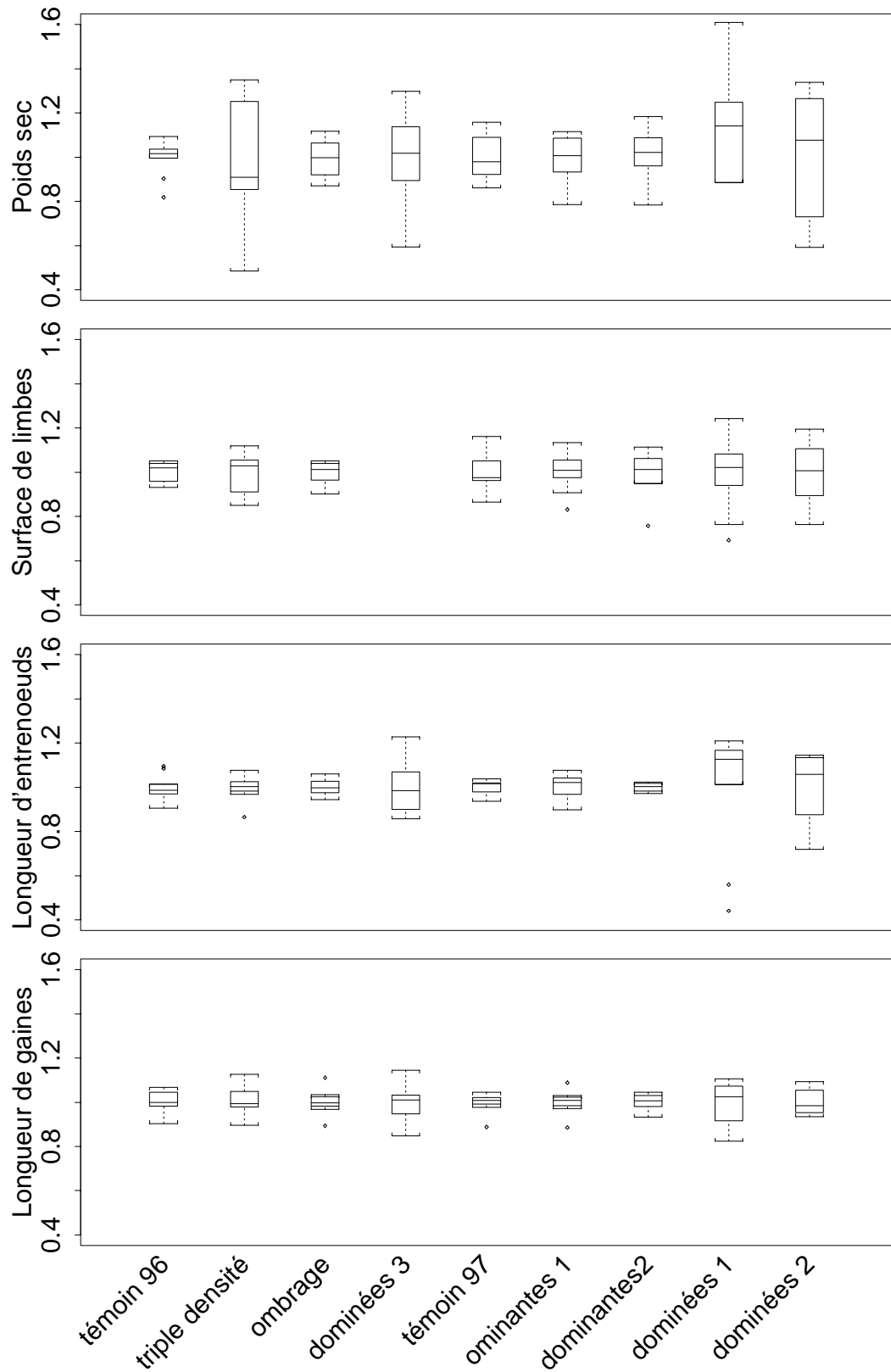


Figure 6 : Variabilité intra-échantillon des poids secs et des dimensions globales de plantes issues de différents traitements de compétition pour la lumière. Les données sont normalisées par rapport à la moyenne de chaque échantillon. Les boîtes de dispersion indiquent les extremums (crochets), l'intervalle inter-quartile – ie l'intervalle contenant la moitié des observations (rectangle), et la médiane (trait horizontal). Les valeurs situées en dehors d'un intervalle égal à 1,5 fois l'inter-quartile sont représentées par un symbole.

2.3.4 Dynamique du développement

L'expérimentation ombrage de 1996 a conduit à un ralentissement des rythmes d'apparition des feuilles exprimés en temps thermique (Figure 7). Ce ralentissement du développement montre que la **compétition peut modifier les constantes phénologique (e.g. le phyllochrone) habituellement considérées constantes dans les modèles** (Jones et Kiniry, 1986; Grant et Hesketh, 1992; Bouman *et al.*, 1996 ; Brisson *et al.*, 1998).

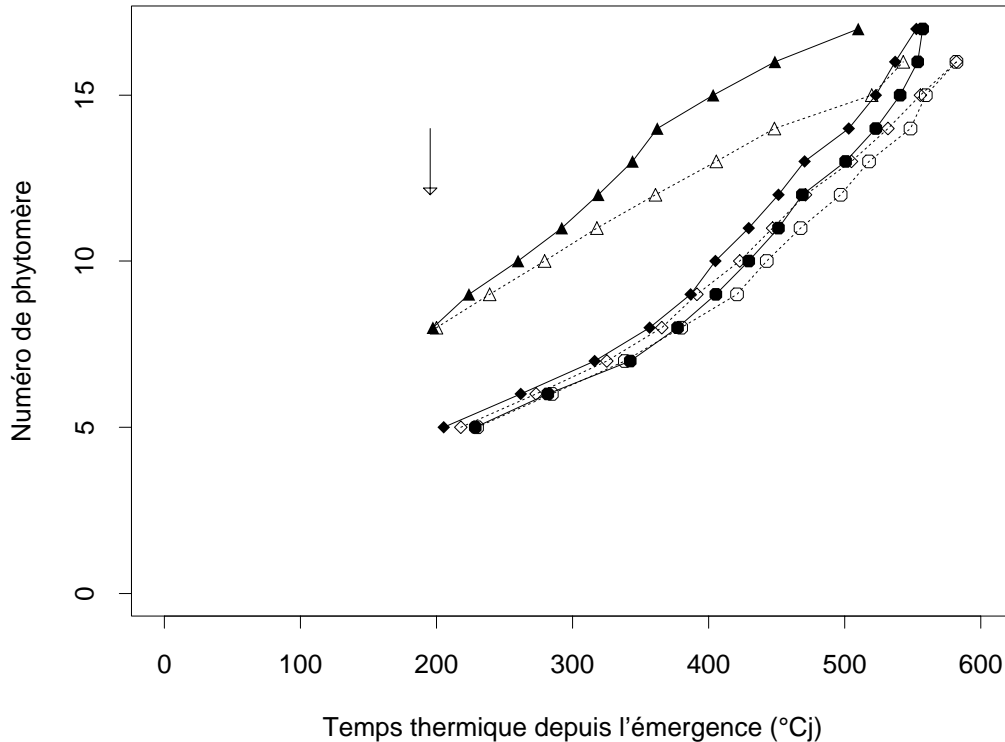


Figure 7 : Cinétiques d'apparition des pointes (triangles), des cols (diamants) et des ligules (ronds) des feuilles en fonction du temps thermique depuis l'émergence de la plante. Les symboles pleins et les lignes continues sont pour le traitement témoin; les symboles vides et les lignes pointillées pour le traitement ombrage. La flèche indique la date du début du traitement ombrage.

2.3.5 Variations des dimensions d'organes avec la position sur la tige

Un premier type d'effet de la compétition a été la **réduction des dimensions des organes**, par rapport au témoin. **Pour les largeurs de feuille et les diamètres d'entrenœud, c'est le cas quelque soit le rang** (Figure 8). Pour les longueurs, les réductions ne s'observent qu'à partir d'un certain rang, dépendant du traitement et de l'organe considéré (Figure 9). **Sur les premiers phytomères, la compétition a résulté en une augmentation des longueurs**, quel que soit l'organe considéré (Figure 9).

Les réductions de dimension sont bien corrélées aux intensités de compétition subies dans les différents traitements. Ainsi, plus la compétition était intense (cf classement établi plus haut), plus la réduction de dimension a été importante (Figures 8 et 9). On peut également remarquer que **les différences d'intensité de réduction en fonction du rang sont cohérentes avec l'évolution temporelle probable de l'état trophique des plantes**. Par exemple, dans le cas de l'ombrage, l'intensité de la réduction a peu varié avec le rang, alors que dans le cas du traitement triple densité, ce sont les phytomères centraux qui ont été le plus affectés. Ou encore, pour les largeurs des limbes, la réduction n'a jamais affecté les 5 premiers phytomère, *i.e.* ceux qui ont pu pousser avec les réserves de la graine (Pommel *et al.*, 1995). Ensuite, plus la compétition était précoce, plus le rang du premier phytomère touché était petit (Figure 8). Enfin, on peut observer une certaine similarité de l'intensité des réductions entre des organes ayant poussé au même moment. Ainsi, les limbes des phytomères 8 à

16 présentent des réduction de largeur d'intensité équivalente aux réduction des diamètres des entrenoeuds 5 à 16.

Les augmentations de dimensions sont également bien corrélées aux intensités de compétition subies, mais de façon négative : plus la compétition était intense, plus l'augmentation a été forte (Figure 9). Le rang du premier phytomère montrant une augmentation de taille est également cohérent avec la précocité de la compétition subie. Ainsi, en condition d'ombrage, le premier limbe affecté est le numéro 6, c'est à dire la feuille qui émergeait au moment de la mise en place du filet. Pour les gaines, ce rang est situé environ 3 rangs avant le rang du premier limbe touché (Figure 9). Dans les autres traitements, on peut vérifier la persistance de ce décalage de 3 rangs, ce qui est cohérent avec le fait que la croissance de la gaine a lieu après celle du limbe, et donc que l'apparition d'un stress à un moment donné affecte les gaines de phytomères plus âgés (*i.e.* à un rang plus petit).

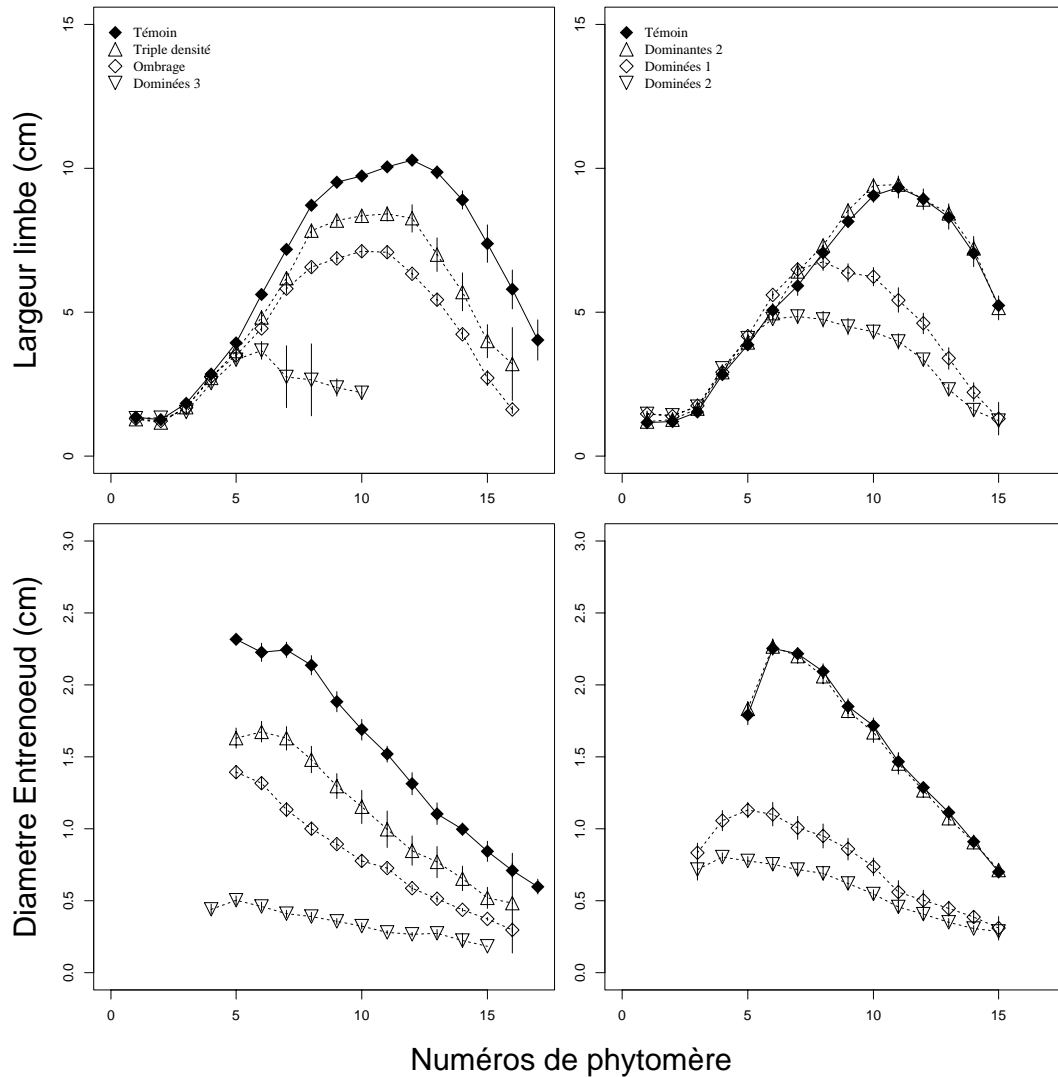


Figure 8: Largeurs des limbes et diamètres des entrenoeuds en fonction du numéro de phytomère pour les différents traitements. La première colonne concerne les traitements de 1996, la deuxième colonne les traitements de 1997. Les données correspondent aux dimensions finales des organes. Les moyennes et intervalles de confiance sont estimés sur un échantillon de 10 à 40 plantes suivant le rang.

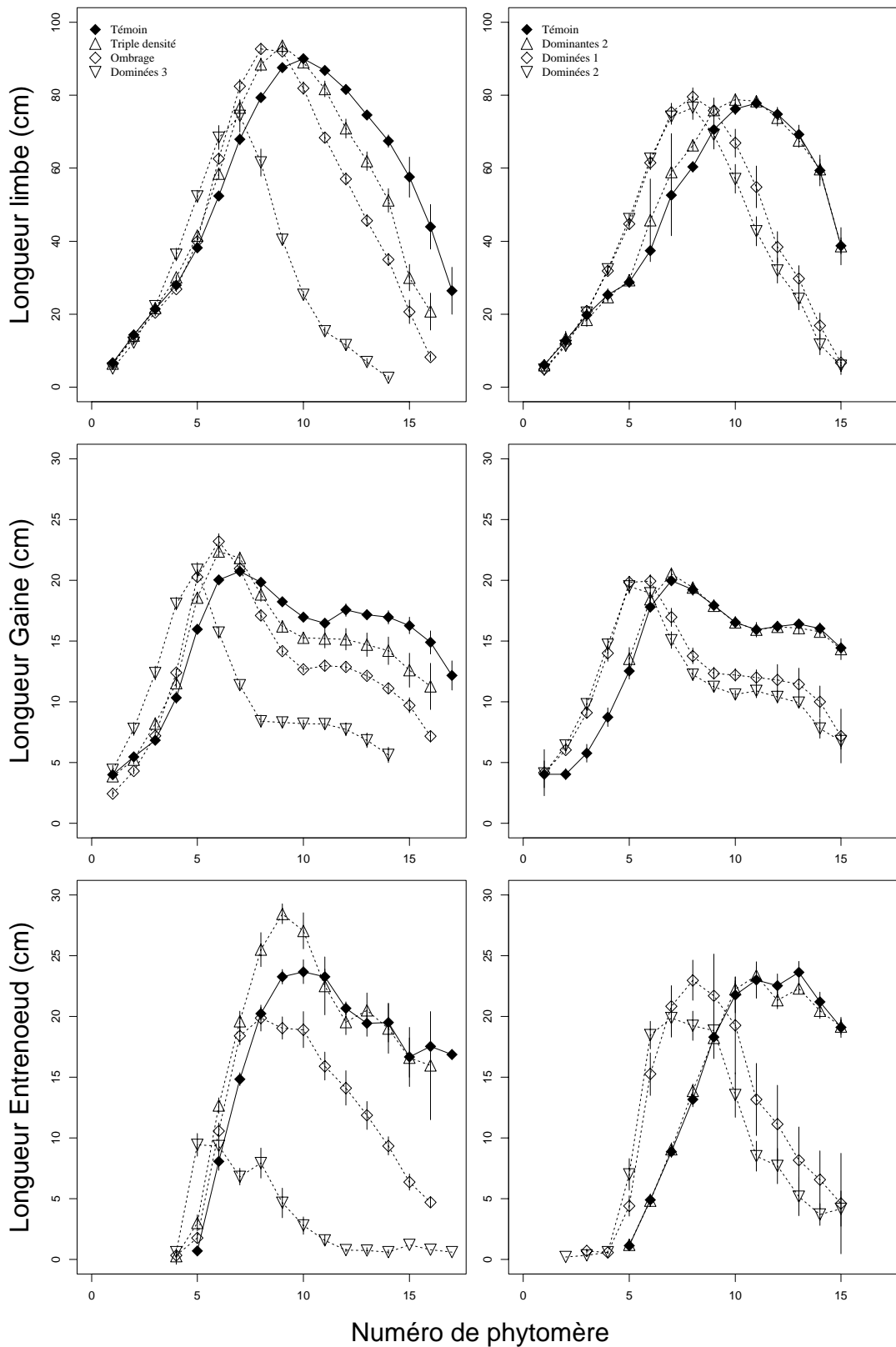


Figure 9 : Longueurs des limbes, des gaines et des entrenœuds en fonction du numéro de phytomère pour les traitements de 1996 (colonne de gauche) et de 1997 (colonne de droite). Les données correspondent aux dimensions finales des organes. Les moyennes et intervalles de confiance sont estimés sur un échantillon de 10 à 40 plantes suivant le rang.

Les différents traitements ont donc conduit à des variations très importantes, en valeurs absolues des dimensions des organes des différents phytomères. Cependant, **on peut observer, quel que soit l'organe, une certaine conservation des gradients ontogéniques**, *i.e.* des fonctions décrivant les variations de dimension en fonction du rang (Figure 10). Pour les largeurs de feuilles et les diamètres d'entre-nœuds, les fonctions gradients sont restées identiques en considérant une numérotation des rangs absolue. Pour les longueurs d'organes, on peut déceler un décalage de rang des fonctions gradients vers des rangs plus petits, corrélativement à la diminution du nombre de phytomère. On peut enfin noter que les gradients de longueur entre-nœuds sont les plus variables.

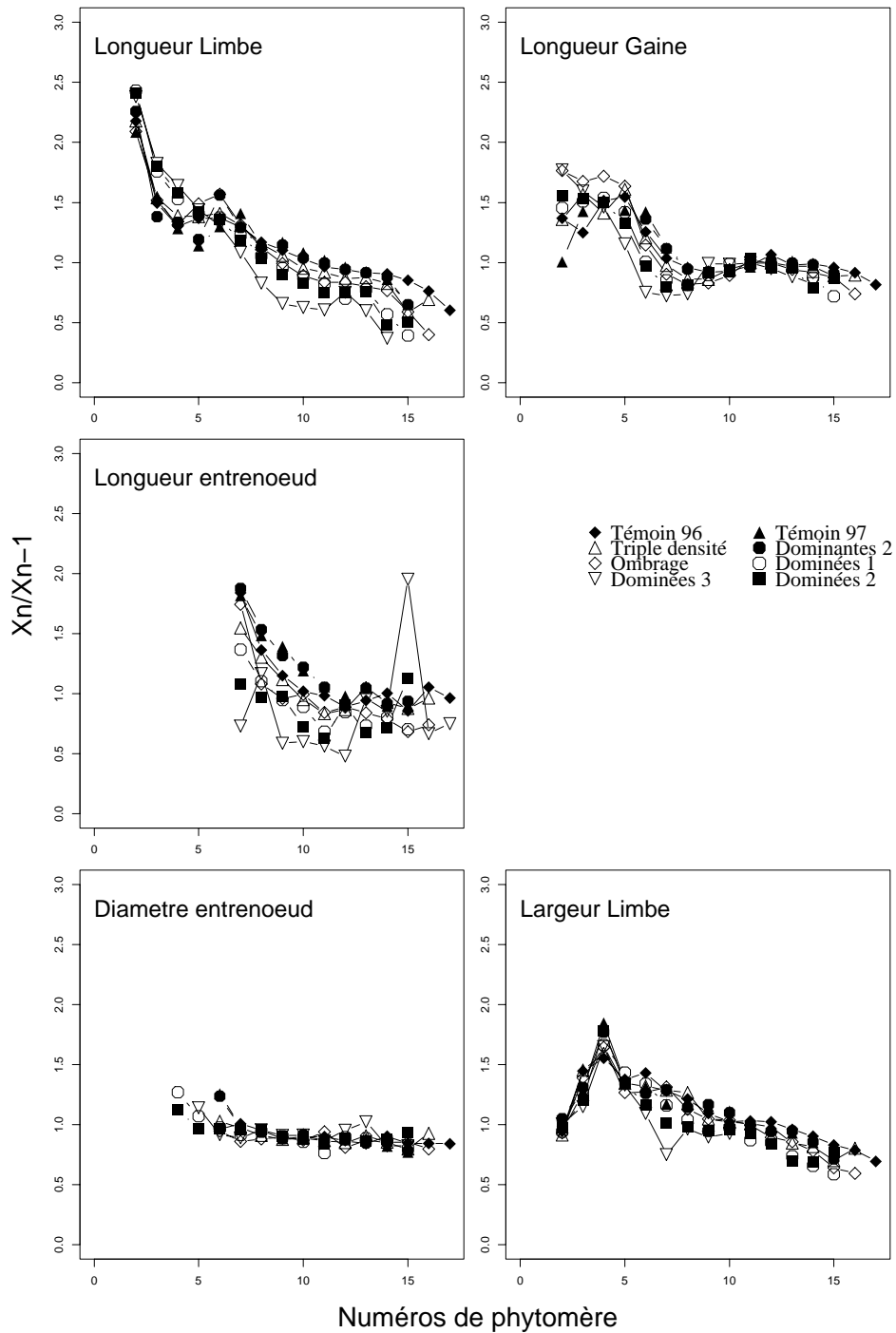


Figure 10 : Gradients ontogéniques des différentes dimensions des organes pour différents traitements de compétition pour la lumière. Les fonctions « gradient » sont représentées par les rapports entre la dimension de l'organe de rang n par la dimension de l'organe de rang $n-1$.

2.4 Discussion

L'ensemble des résultats peut s'interpréter en considérant deux effets antagonistes de la lumière. Premièrement une stimulation de l'allongement, liée à la perception d'un signal, et qui dominerait en début de croissance, lorsque les plantes ne se font pas d'ombrages mutuels. Deuxièmement, une réduction de l'allongement et de l'élargissement, liée à la diminution de la ressource lumineuse, qui prendrait progressivement le pas sur les effets stimulants.

La stimulation de l'allongement par un changement de qualité du rayonnement est un effet connu (Ballaré *et al.*, 1991), lié à une perception de la qualité par les phytochromes. Cependant, ce type de réaction est habituellement reporté pour des densités faibles, dans la gamme 0.3- 10 pl/m², et ne s'observe plus à des densités supérieures (Grant et Hesketh, 1992; Sonohat Popa, 1997; Moulia *et al.*, 1999). Dans notre cas, une diminution précoce de l'intensité du rayonnement, et non plus seulement un changement de qualité, semble induire une nouvelle capacité de réaction. Parallèlement, ce changement de l'environnement lumineux modifie le moment de la transition florale, et consécutivement le nombre de phytomères. Comme l'ont souligné Kirby et Faris (1970), en travaillant sur l'orge à des densités extrêmement fortes (de 50 à 1600 pl/m²), ces deux effets (augmentation des dimensions, et avancement de la date de transition florale) sont similaires à ceux provoqués par l'application de gibbérellines en forte concentration. Chez le maïs, Evans et Poetig (1995) ont pu montrer que les gibbérellines favorisaient la transition florale. Les effets stimulant de la compétition semblent donc résulter d'une modification d'un équilibre hormonal, en réponse à la perception d'un signal qui prend en compte la qualité et la quantité de rayonnement.

L'interprétation des réductions de dimensions comme conséquence d'une diminution de la photosynthèse (suite à la baisse du rayonnement) est une hypothèse classique, fondée sur la bonne corrélation entre ces variables (Jones et Kiniry, 1986; Kropff et van Laar, 1993). Ainsi, Sonohat Popa (1997), dans des essais à plusieurs densités, observe une diminution des largeurs et des longueurs de limbe, d'autant plus précoce et intense que la densité est élevée. De même, Moulia *et al.* (1999), à une densité de 0.3 pl/m², observent très faible décroissance des longueurs d'entrenœuds 12 à 16, alors que dans notre étude, à une densité de 10 pl/m² (*i.e.* avec beaucoup moins de rayonnement disponible par individu), cette décroissance est plus prononcée. Enfin, dans notre étude, les rangs des premiers organes touchés, ou les rangs des organes montrant des réductions de dimension similaires, sont cohérents avec une analyse qualitative de l'évolution probable des conditions trophiques dans les différents traitements.

Il reste que l'hypothèse trophique n'est peut être pas suffisante pour expliquer la conservation des gradients. Par exemple, les variations de longueur des limbes en fonction du rang, dans le traitement triple densité semblent mimer, à un décalage de rang près, les variations du traitement haute densité (25 pl/m²) mis en place par Sonohat Popa (1997). Tout semble se passer comme si le développement s'était déroulé de la même manière, mais en ayant commencé un ou deux rangs plus tôt. Ainsi, les réponses observées peuvent être due à un fonctionnement de la plante dans un mode différent, enclenché précocement. Alternativement, on peut aussi supposer que le mécanisme responsable des gradients ontogéniques fonctionne de façon relative, *i.e.* qu'une augmentation (resp. diminution) à un rang puisse se répercuter aux autres rangs. Par exemple, en l'absence de croissance secondaire, un faible diamètre d'un entrenœud de la base de la plante pose certainement des contraintes sur la capacité d'élargissement des entrenœuds supérieurs.

2.5 Conclusion

Cette étude montre clairement les limites de la modélisation classique des effets de la compétition. Premièrement, il n'y a pas de proportionnalité stricte entre surface et poids sec, ni de réduction globale des dimensions, mais des régulations plus ou moins fortes, qui varient selon l'organe considéré et la position de l'organe sur la tige. Deuxièmement, il n'y a pas uniquement des effets négatifs, certains organes étant plus grands en situation de compétition. Troisièmement, la compétition modifie les rythmes de développement. Enfin, le développement de l'hétérogénéité n'est pas négligeable. Par contre, on observe une stabilité des gradients de dimension le long de la tige et une certaine corrélation des intensités des effets avec l'intensité de la compétition au moment de la

croissance des organes. On peut donc formuler deux hypothèses pour modéliser la plasticité morphologique du maïs : (i) les conditions de climat au moment de la mise en place de l'organe déterminent ses dimensions, (ii) ces régulations sont contraintes par un système de contrôle interne des gradients. Il reste cependant difficile de quantifier les contributions respectives de ces deux facteurs à la détermination de la taille d'un organe, en l'absence d'un modèle. On se propose donc, dans la suite, d'aborder, par modélisation et expérimentation, ces deux hypothèses.

3 Chapitre 3. Élaboration et évaluation d'un modèle architectural et fonctionnel du développement du maïs.

3.1 Introduction

Une première hypothèse (proposée au chapitre 2), pour rendre compte des effets de la compétition est de considérer le couvert comme une population de plantes, et la plante comme une population d'organes soumis à des conditions de croissance différentes. Ce chapitre a pour objectif de tester quantitativement cette hypothèse. Cependant, tous les mécanismes de régulation du développement ne sont pas connus. Aussi, il semble pertinent, dans une première étape de se limiter au processus de réduction des dimensions des organes par le carbone disponible, car on dispose pour ce cas de modèles quantitatifs. De plus, on dispose, avec les essais densité (Sonohat Popa 1997), de données expérimentales pour lesquels l'ensemble des effets semblent pouvoir s'expliquer par ce mécanisme. Aussi on s'intéressera ici à la modélisation de la morphogenèse dans une situation de référence, la densité agronomique, et aux modulations des dimensions d'organe liées à une augmentation de la densité. On ne traitera donc pas du tallage (et donc de la ramification du système), ni des modulations du nombre de phytomères liées à la compétition. Par contre, on testera si le modèle peut rendre compte de la variabilité des réponses entre plante et entre organes d'une même plante. D'autre part, nous tenterons d'établir un modèle de morphogenèse général et facilement paramétrable, prenant en compte la variabilité génotypique de l'architecture du maïs. Du point de vue du phytoclimat, nous nous intéresserons essentiellement à la température et au rayonnement utile à la photosynthèse (PAR), ces deux facteurs étant suffisants pour mettre en œuvre un modèle de développement régulé par le bilan de carbone.

Les différents points à aborder pour mettre en place le modèle sont : (1) la modélisation L-système du développement du maïs, (2) la paramétrisation en 3D des formes des organes, (3) la modélisation du phytoclimat et (4) la modélisation de ses effets sur les règles de développement. Nous aborderons successivement ces points, sans pour autant donner le détail des équations utilisées et l'ensemble des sources bibliographiques. Ces informations figurent en détail dans les annexes II et III¹. Enfin, les résultats d'évaluation du modèle seront présentés

3.2 Développement de l'appareil végétatif du maïs

3.2.1 Analyse dans le cadre L-système

3.2.1.1 Modules et processus récurrents du développement

La première étape de modélisation L-Système consiste à définir les modules (*i.e.* les sous-unités qui se répètent dans la structure), en fonction de l'échelle à laquelle on désire décrire le développement. Pour notre objectif, la décomposition la plus évidente est de considérer les entités morphologiques identifiées dans un phytomère (limbe, gaine et entrenœud), ainsi que le méristème qui leur donne naissance: l'apex. Le développement végétatif du maïs se résume alors à la répétition de deux séquences simples : l'initiation des phytomères par l'apex et, au sein de chaque phytomère, une séquence de développement des différents organes (Figure 11).

¹ Le premier article (annexe II) traite de la structure générale du modèle et du modèle de la morphogenèse du maïs en fonction de la température. Le second article (annexe III) traite plus particulièrement de la modélisation des effets de la lumière sur la morphogenèse

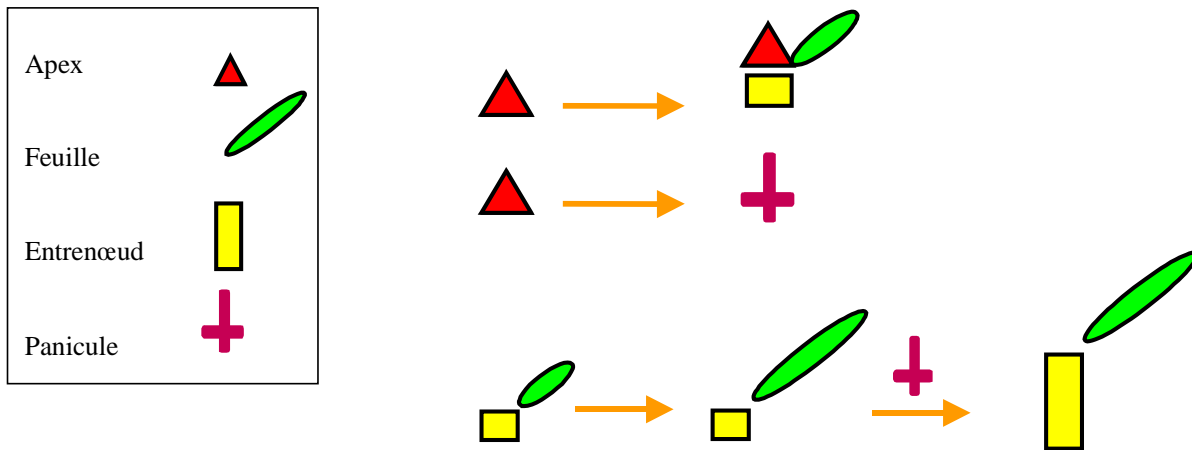


Figure 11: Formalisation dans le cadre L-système du développement du maïs. Le modèle est spécifié par la définition de modules (encadré), et un ensemble de règles s'appliquant à ces modules. La première règle traduit l'initiation des phytomères végétatifs par l'apex. La seconde est pour la transition florale. Enfin, en bas sont représentées les règles de synchronisation des allongements dans le phytomère. La panicule placée au dessus de la flèche indique que cette règle (allongement de l'entrenœud) ne s'applique que lorsque ce module est présent dans la plante.

L'initiation des phytomères correspond au processus d'initiation des primordia par l'apex. En réalité, il existe probablement une désynchronisation entre l'apparition du primordium foliaire et l'apparition des premières cellules de l'entrenœud (Sharman, 1942), mais ce délai est négligé ici. Exprimé en temps thermique, le rythme d'initiation des phytomères est généralement considéré comme très régulier durant toute la durée de la phase végétative (Warrington et Kanemasu, 1983; Kiniry et Bonhomme, 1991; Lejeune et Bernier, 1996). Une légère accélération, non prise en compte dans le modèle, est cependant perceptible un peu avant la transition florale (Thiagarajah et Hunt, 1982). Le déclenchement de la transition florale détermine le nombre de phytomère produit. Bien que très activement étudié (*e.g.* Evans et Poethig, 1995), le déterminisme de ce déclenchement n'est pas bien connu. Les conditions environnementales (température, photopériode) ont une influence légère sur le déclenchement (± 1 ou 2 phytomères), mais la plus grande source de variation est génétique. Aussi, on considère dans le modèle que l'apex acquiert la capacité à effectuer la transition florale après avoir initié un certain nombre de phytomères, dépendant du génotype. La transition devient effective soit directement, soit après un délai supplémentaire induit par l'environnement (voir plus bas).

A un premier niveau d'approximation, la séquence de développement d'un phytomère apparaît comme une succession disjointe d'allongements : l'allongement du limbe précède celui de la gaine, qui précède lui-même l'allongement de l'entrenœud. Cette séquence se retrouve chez de nombreuses graminées, tels le blé (Gallagher, 1979; Kirby *et al.*, 1994), le maïs (Sharman, 1942; Siemer *et al.*, 1969; Hesketh *et al.*, 1988), le sorgho (Lafarge, 1998), et l'orge (Kirby *et al.*, 1994). En fait, la succession des allongements n'est pas absolue : tous les organes entrent en allongement dès l'initiation du phytomère. Simplement, les différents types d'organe restent plus ou moins longtemps dans une phase d'allongement lente, la coordination traduisant un relais d'allongement rapide des organes (Sharman, 1942). Cette coordination s'observe pour tous les phytomères, à l'exception des 5 à 6 premiers, pour lesquels il n'y a pas d'allongement rapide et significatif des entrenœuds. D'après le schéma de coordination, ces entrenœuds auraient du s'allonger durant la période où l'apex était encore végétatif, *i.e.* avant la transition florale. Or l'on sait que l'apex végétatif a un effet inhibiteur sur la croissance de la tige (Sharman, 1942; Siemer *et al.*, 1969; Martin, 1988). On peut donc rendre compte de l'absence d'allongement rapide des premiers phytomères en considérant, à l'instar de Grant et Hesketh (1992), qu'un entrenœud perd définitivement sa capacité à entrer dans une phase d'allongement rapide si, au moment de la fin de croissance de la gaine, la transition florale n'a pas eu lieu (Figure 11).

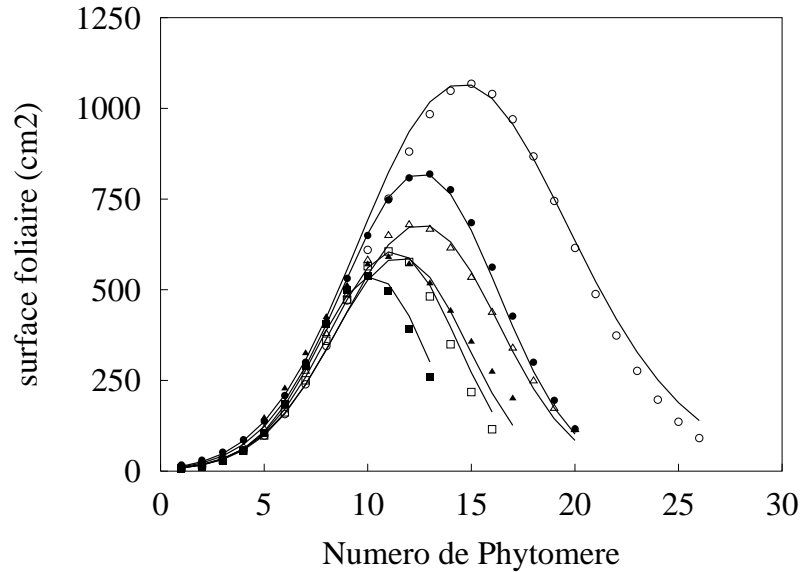


Figure 12: Variation de la surface des feuilles en fonction du numéro de phytomère, pour des génotypes ayant un nombre total de phytomères différent. Les lignes sont pour les valeurs simulées avec notre modèle à partir du nombre total de feuille et de la surface de la plus grande feuille. Les symboles sont pour les données de (■) Keating et Wafula (1992), (▲) Muchow et Carberry (1990), (Δ) Plénet (1995), (□ et ●) Dwyer et al. (1992), (○) Cooper (1979).

3.2.1.2 Gradients ontogéniques

Comme on vient de le voir, il n'existe pas de différences entre les phytomères végétatifs concernant leur composition morphologique ou leur séquence de développement. Par contre il existe un fort gradient de dimensions d'organes de la base au sommet de la plante (Figure 9). Ces gradients sont fonctions du génotype, mais **certaines similarités peuvent être dégagées**. Par exemple pour le cas des surfaces des feuilles (qui a été le plus étudié), les premiers phytomères présentent des surfaces très similaires quel que soit le génotype (Figure 12). Puis, à un certain rang (différent selon le génotype), un décrochement se produit, et est suivi d'une séquence de diminution des dimensions avec le rang. Cette séquence présente, elle aussi, certaines similarités entre génotypes (taux de diminution des surfaces). Il apparaît donc possible d'envisager une modélisation de ces gradients permettant de **limiter le nombre de paramètres nécessaires pour caractériser un génotype**. Nous avons cherché à établir ces modèles empiriques pour les limbes (longueur et largeur), les longueurs de gaines et les entrenœuds (longueur et diamètre).

Il est difficile de trouver, dans la littérature, des données sur les gradients de longueur et de largeur des feuilles, pris séparément. Par contre, de nombreuses données existent sur les gradients de surface. Nous avons donc utilisé des gradients de surface et déduit les gradients de longueur et de largeur en considérant des relations allométriques simples entre ces différentes dimensions (Prévoit *et al.*, 1991). Les gradients de surface ont été modélisés sur la base d'une reformulation de la fonction introduite par Dwyer et Stewart (1986), en ne conservant que deux paramètres sur les 5 proposés : la surface de la plus grande feuille et le nombre total de phytomères. Les autres paramètres de l'équation sont calculés à partir de relations établies sur une compilation de données totalisant 22 génotypes, ayant entre 12 et 30 phytomères. La Figure 12 montre que ce modèle permet de reproduire assez fidèlement les données expérimentales pour une large gamme de génotypes.

La modélisation des autres gradients n'a pas pu être établie sur une compilation de génotypes aussi large, en raison de la rareté des données. Concernant les longueurs de gaine, nous avons établi un modèle à partir de nos données (Chapitre 2), consistant en un système de droites brisées (Annexe 2, figure 6). Une normalisation de cette relation par la taille de la plus grande gaine a permis de rendre compte des gradients pour d'autres génotypes présentant un nombre de phytomères similaires (14-17). Pour les longueurs d'entrenœud, nous avons établi un modèle similaire à celui du gradient de longueur

de gaine, en utilisant une compilation de données provenant de 15 génotypes, ayant un nombre de phytomères compris entre 16 et 26. Enfin, concernant les diamètres d'entrenœud, seules nos données étaient disponibles. Nous avons considéré que le diamètre diminuait linéairement avec le rang, à partir d'un diamètre basal pris comme paramètre (Figure 10).

Au final, grâce à ces modèles, **la caractérisation d'un génotype se résume à la définition de 5 paramètres**: le nombre de phytomères, la surface de la plus grande feuille, la longueur de la plus grande gaine, la longueur et le diamètre du plus grand entrenœud.

3.2.1.3 État initial

L'organogenèse du maïs commence, à strictement parler, lors de la formation de la graine. En effet, dans les semences, au moins 5 à 6 feuilles sont déjà présentes (Juguet *et al.*, 1986). Elles sont, tout comme l'apex, dans un état de "dormance". Lors de la germination, la reprise du développement concerne d'abord uniquement le radicule, l'hypocotyle et le coléoptile (Parvez *et al.*, 1998). C'est l'émergence du coléoptile qui stoppera la croissance de l'hypocotyle et déclenchera la reprise de croissance des feuilles embryonnaires (Parvez *et al.*, 1998). D'après Warrington et Kanemassu (1983), l'émergence enclencherait également la reprise de l'initiation des primordia par l'apex.

Dans le modèle, on définit donc l'émergence comme "temps zéro" de l'organogenèse, en considérant que l'état d'avancement de l'embryon à cette date est connu. Cependant, ces données ne sont que très rarement disponibles, et l'on sait qu'il existe une variabilité de l'état d'avancement des embryons assez importante entre génotypes ou au sein d'un même génotype (Juguet *et al.*, 1986). Aussi, dans la pratique, les plantes embryonnaires sont simulées par le modèle, en appliquant les règles de morphogenèse depuis un stade imaginaire "apex seul".

3.2.2 Modélisation des cinétiques

3.2.2.1 Allongements dans le phytomère

Nous l'avons vu, la succession des allongements dans le phytomère se résume à : initiation du primordium, allongements lents de la feuille et de l'entrenœud, départ en allongement rapide de la feuille (limbe puis gaine), amortissement de l'allongement de la feuille et départ en allongement rapide de l'entrenœud (Figure 13). Très peu d'auteurs présentent des données permettant de paramétrer précisément les phases d'allongement lentes, aussi, nous avons opté pour une simplification des sigmoïdes par des droites brisées, qui rendent compte des phases d'allongement rapides (Figure 13). Cette paramétrisation nécessite 7 paramètres par phytomère: un délai d'attente entre l'initiation du phytomère et le début de l'allongement rapide de la feuille, et 3 couples vitesse/durée (1 par type d'organe : limbe, gaine, entrenœud). Cependant, plusieurs auteurs ont montré que la feuille dans son ensemble (limbe + gaine) s'allonge de façon continue, en produisant d'abord majoritairement le limbe puis la gaine (Khouja, 1990; Skinner et Nelson, 1994; Skinner et Nelson, 1995; Ben Haj Salah, 1996). On peut donc considérer une vitesse d'allongement identique pour le limbe et la gaine, et ramener ainsi à 6 le nombre de paramètres.

Les vitesses et les durées de croissance des organes ont été étudiées dans de nombreux travaux. Ces variables sont fortement influencées par l'environnement, aussi leur paramétrisation sera explicitée plus loin, lorsque nous décrirons les effets de l'environnement sur le modèle.

Le délai entre l'initiation d'un phytomère et le début de l'allongement rapide de la feuille ne constitue pas une variable classiquement étudiée. Par contre, on sait la fin de l'allongement des feuilles se produit à une date proche de l'apparition de leur ligule (Hesketh *et al.*, 1988). On peut donc évaluer la date de mise en allongement rapide de la feuille par soustraction de la durée d'allongement d'un phytomère de la date de ligulation des feuilles. Pour ne pas ajouter comme paramètre d'entrée le rythme d'apparition des ligules, nous avons établi un modèle donnant le délai en fonction du rang à partir d'un paramètre génotypique déjà introduit : le nombre de phytomères. Ce modèle a été établi sur la base des cinétiques d'allongement des organes présentées par Cao *et al.* (1988) et Zur *et al.* (1989), pour trois régimes de température. Les délais sont exprimés en temps plastochronique, pour tenir

compte de l'influence de l'environnement. Par ailleurs, cette unité permettait de synthétiser au mieux les résultats des expériences à différentes températures (voir Annexe II).

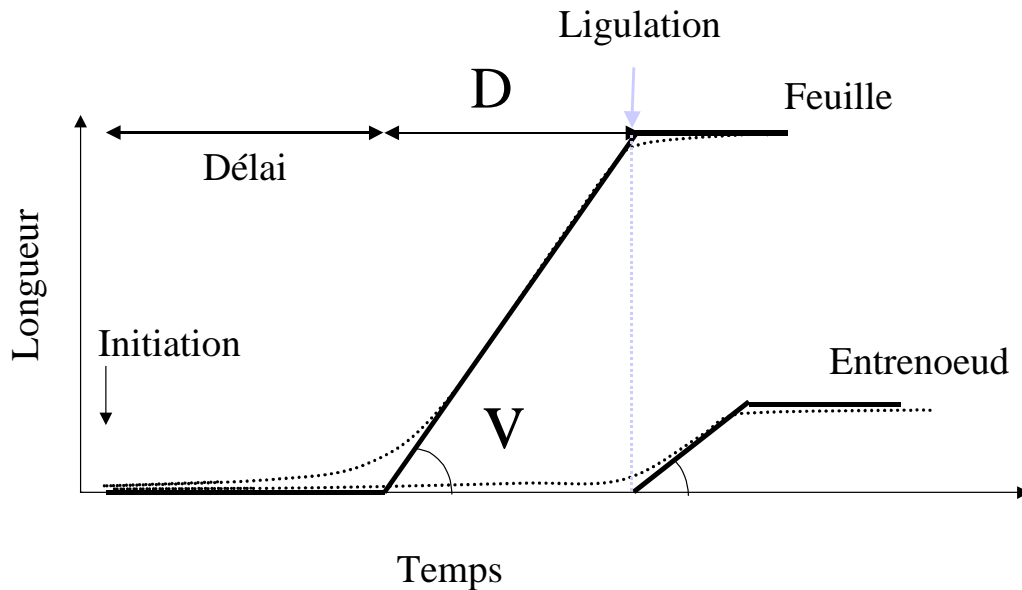


Figure 13: Modélisation des cinétiques d'allongement dans le phytomère. Les courbes pointillées représentent les cinétiques réelles, et le trait gras l'approximation en lignes brisées utilisée dans le modèle. La ligne grisée montre la date de ligulation de la feuille, pris comme repère de la fin d'allongement de la feuille et de début d'allongement de l'entrenœud.

3.2.2.2 Élargissement des feuilles et croissance en diamètre des entrenœuds

Les cinétiques d'élargissement des feuilles et de croissance en diamètre des entrenœuds ont rarement été étudiées. Nous n'avons donc pas cherché à les modéliser comme des processus indépendants. Par approximation, on considère que la forme adulte des organes apparaît au fur et à mesure de l'allongement. Les entrenœuds apparaissent ainsi directement avec leur diamètre final, et les feuilles en allongement sont des parties tronquées des feuilles adultes. La forme des feuilles adultes (variation de largeur le long de la nervure) est calculée à l'aide du modèle de Prévot et al (1991). Ce modèle nécessite en entrée la longueur et la plus grande largeur des feuilles (variables déjà calculées par notre modèle), et 3 paramètres, que l'on peut considérer constants (Prévot *et al.*, 1991).

3.2.2.3 Prise en compte des gradients ontogéniques

Les gradients de largeur de limbe et de diamètre d'entrenœud sont directement des entrées du modèle de cinétiques. Par contre, les gradients de longueur doivent être exprimés soit au travers de durées d'allongement différentes en fonction du rang, soit au travers de vitesses différentes, soit au travers des deux à la fois. Il n'existe pas réellement de travaux qui permettent d'apprécier les variations des durées d'allongement en fonction du rang, telles qu'elles ont été définies ici. Concernant les vitesses d'allongement des feuilles, Khouja (1990), Ben Haj Salah (1996) et Thonat (1997) ont montré qu'elles variaient peu avec le rang, pour des phytomères compris entre les rangs 5 et 11 (sur un génotype à 16 feuilles). Pour les vitesses d'allongement des entrenœuds, une certaine variation avec le rang existe, mais est mal cernée (Morrison *et al.*, 1994; Robertson, 1994).

Aussi, on a fait l'hypothèse, dans le modèle, que les vitesses d'allongement ne variaient pas avec le rang, et donc que les gradients ontogéniques résultaient de différences de durées d'allongement.

3.2.3 Développement dans l'espace

3.2.3.1 Principe

L'acquisition de la forme 3D d'un organe résulte d'interactions complexes entre les processus actifs de croissance (allongement, rigidification,...) et les déformations engendrées par les contraintes mécaniques (Mouliá *et al.*, 1994; Drouet et Mouliá, 1997). Par soucis de simplification, ces processus biomécaniques ne sont pas intégrés dans le modèle. On considère plutôt des paramétrisations de formes statiques, statistiquement représentatives des formes observées dans un couvert, et des modèles simples de simulation des dynamiques de mise en place.

Ainsi les entrenœuds sont représentés par un cylindre dont on connaît la longueur et le diamètre. Les gaines entourent les entrenœuds, et sont donc également représentées par un cylindre creux d'un diamètre égal à celui de l'entrenœud qui les porte. Les limbes ont une forme plus complexe, qui varie au cours du temps (lors du déploiement). Ils sont traités par une paramétrisation de la forme adulte, et la définition de règles de simulation de la cinématique du déploiement :

3.2.3.2 Paramétrisation de la forme des limbes déployés

Deux aspects de la forme des limbes ont été pris en considération: l'orientation azimutale et la courbure des nervures centrales. L'ondulation du voile a aussi parfois été utilisée pour la modélisation des feuilles du maïs (España, 1997; España *et al.*, 1998; España *et al.*, 1999). Cependant, España *et al.* (1999) ont montré que ce raffinement n'était pas nécessaire pour estimer convenablement le rayonnement intercepté.

L'orientation azimutale des feuilles est issue de la phyllotaxie primaire et d'éventuelles réorientations en cours de croissance (Drouet et Mouliá, 1996). Nous n'avons pas tenu compte de cette dynamique, mais utilisé les données de Drouet et Mouliá (1996) pour définir les distributions d'azimuts finaux. A chaque plante est affectée une orientation azimutale de référence, qui correspond à l'orientation du plan dans lequel se déploient les premières feuilles. Puis, pour chaque feuille, on tire dans une distribution statistique l'angle de déviation par rapport au plan de référence. Trois distributions ont été établies, selon trois classes de rang. Ainsi les phytomères du bas ont tendance à rester dans le plan de référence, alors que ceux du haut explorent toutes les directions. Dans ce système l'orientation d'une feuille à un rang donné ne tient donc pas compte de l'orientation des feuilles précédentes.

Pour la courbure des nervures centrales, nous avons utilisé le modèle proposé par Prévot *et al.* (1991). La courbure de la nervure y est décrite par un arc de parabole, une cassure et un arc d'ellipse, et caractérisé par 7 paramètres. Nous avons directement repris les distributions de paramètre fournis par les auteurs.

3.2.3.3 Déploiement des limbes et simulation du cornet

Le déploiement des limbes couvre deux aspects: la forme prise par les limbes au cours du déploiement et la détermination de la surface des limbes qui est effectivement visible. En effet, les feuilles poussent enroulées les unes dans les autres pour former un cornet (Figure 15) qui cache certaines parties des feuilles.

Pour le déploiement proprement dit, nous avons considéré que la forme de la nervure adulte constituait la trajectoire suivie par le limbe en déploiement, à ceci près que l'angle d'insertion de la feuille est considéré initialement vertical. L'angle d'insertion définitif est donné lorsque la feuille a terminé son allongement, *i.e.* lors de sa ligulation. Ainsi, on simule la tendance des feuilles à rester droite lorsqu'elles ont leur base engagée.

Concernant le cornet, aucune donnée quantitative sur l'évolution de ses dimensions au cours du développement n'existe. Nous avons considéré que la hauteur du cornet (point d'émergence des nouvelles feuille) était donnée par la position de la ligule la plus haute. Ceci sous-estime probablement

la hauteur réelle, mais la modélisation de la sortie verticale des feuilles compense une partie de cette sous-estimation.

3.3 Modélisation des réponses à l'environnement

3.3.1 Modèles environnementaux

Deux modules de microclimat figurent dans ADEL. Le premier module permet d'estimer, pour chaque organe, le rayonnement reçu dans la bande PAR afin de pouvoir calculer l'offre en matière sèche. Le second module a pour but de fournir une estimation des températures des zones de croissance des organes.

3.3.1.1 Calcul de l'interception du PAR

Dans le PAR, le coefficient d'absorption pour les végétaux est proche de 80%. Ceci signifie qu'un calcul au premier ordre, sans tenir compte des rediffusions, permet d'obtenir une bonne estimation des éclairagements. L'éclairement PAR arrivant sur les feuilles est calculé en utilisant un algorithme développé par B. Andrieu (non publié), fondé sur une méthode de projections multiples. Dans un premier temps, il convient de discrétiser le ciel en un certain nombre de directions, et d'y répartir des sources lumineuses. Pour cela, le rayonnement net cumulé sur le pas de temps est d'abord séparé en rayonnement diffus et direct, selon le modèle de Spitters et al. (1986). Le rayonnement diffus est réparti entre 32 sources échantillonnant l'hémisphère céleste. Le rayonnement direct est simulé au moyen de sources ponctuelles représentant la course du soleil, à raison d'une position par heure.

3.3.1.2 Calcul des températures des organes

Chez le maïs, la plupart des zones de croissance se trouvent concentrées dans la zone apicale de la tige. Lors de la montaison, certaines zones de croissance (entrenœuds) peuvent se trouver assez loin de l'apex, mais leur température reste similaire à celle-ci (voir Annexe IV). Les besoins **de calcul de température sont donc limités à la détermination des températures d'apex**. Un modèle spécifique est nécessaire car la température de l'apex peut présenter des écarts importants (10°C) par rapport à la température de l'air mesurée à 2m (Cellier *et al.*, 1993). La principale cause est que la plante, en son début de croissance, est plus influencée par la température du sol. Nous avons repris le modèle de calcul de la température d'apex de Cellier et al. (1993), modifié par Guillioni (1993) et Guillioni *et al.* (2000). Il a été conçu pour n'avoir en entrée que la hauteur de l'apex et les variables météo horaires mesurées en station automatique. Dans un premier temps, la température du sol est calculée. Ensuite, le modèle simule un profil micrométéorologique des caractéristiques de l'air entre 0 et 2 m (Température, humidité, vent). Enfin, le bilan d'énergie de l'apex est résolu. Le modèle est calé pour un apex situé à l'ombre des feuilles, c'est à dire ne recevant pas de rayonnement direct. Dans notre modèle, l'éclairement direct calculé par le modèle de rayonnement est également introduit dans le calcul du bilan. Ce modèle a été validé par les auteurs pour un couvert de faible LAI.

3.3.2 Effets de la température

La température a pour principal effet de contrôler les vitesses de déroulement des différents processus. Elle ne change pas le schéma de développement et les synchronisations présentées plus haut. Elle peut, par contre, avoir un effet sur la terminaison des processus, et donc modifier certaines caractéristiques architecturales, telles le nombre de phytomères ou les dimensions des organes.

3.3.2.1 Effets sur les vitesses

Les effets de la température sur les vitesses sont en général bien documentés dans la littérature. Nous avons cherché à compiler les différentes données pour chaque processus, sans entrer dans une démarche de généralisation des réponses à la température pour tous les processus.

Concernant le rythme d'initiation des primordia, nous avons repris la fonction établie par Warrington et Kanemasu (1983) à partir d'expérimentations sur 18 régimes de température. Cette fonction décrit la réponse à la température par une courbe curvilinéaire (polynôme de degré 3), assez caractéristique : la vitesse augmente d'abord lentement avec la température, augmente ensuite plus rapidement, atteint un maximum (à T_{opt}) et décline rapidement.

Concernant la vitesse d'allongement des feuilles, nous avons retenu un modèle de réponse à la température sensiblement différent. Nous avons repris les résultats récents de Ben Haj Salah (1996), qui a montré que, dans une large gamme de température la réponse de la vitesse à la température était une fonction linéaire de la température. Selon ces auteurs, la tendance de la vitesse à baisser aux environs de l'optimum serait plutôt liée à l'influence de facteurs variant de façon corrélative avec la température, tel le déficit de vapeur saturante de l'air. Ainsi on considère dans le modèle que **la vitesse d'allongement s'obtient par différence entre une vitesse potentielle, qui varie linéairement avec la température, et des effets négatifs additifs liés aux autres variables de l'environnement.** L'utilisation d'une réponse linéaire à la température permet de définir **la vitesse potentielle d'allongement des feuilles comme une constante exprimée en degré-jour (base 9.8°C).**

Concernant la réponse de la vitesse d'allongement des entrenœuds, très peu d'informations étaient disponibles. Nous avons donc considéré que cette réponse était la même que pour les feuilles. Par contre, feuilles et entrenœuds ne s'allongent pas, pour une température donnée, à la même vitesse. Aussi, la vitesse d'allongement des entrenœuds s'obtient par multiplication de la vitesse d'allongement des feuilles par un coefficient constant (0.4).

3.3.2.2 Effets sur l'architecture de la plante

La température a une influence sur le déclenchement de la transition florale et peut conduire à une augmentation modérée (+1 ou +2) du nombre de phytomères végétatifs initiés. Nous avons inclus cet effet dans le modèle en utilisant une fonction empirique calculant, durant une phase dite d'induction, le nombre de ces phytomères "supplémentaires" en fonction de la température et de la photopériode (Grant, 1989).

La température a également une influence sur les dimensions finales des organes. En fait, chez le maïs, seules les hautes températures, proches de l'optimum et au-delà, produisent des réductions de dimensions (voir Annexe II). Si la croissance se déroule dans une gamme de température en-deçà de l'optimum, les dimensions restent stables. Ces effets peuvent se modéliser dans le cadre de l'approche proposé par Ben Haj Salah (1996). Le principe est de considérer que, **pour un organe, l'arrêt de l'allongement intervient après un intervalle de temps physiologique fixe (durée constante), exprimé en degré-jours.** Ceci revient à considérer que l'écoulement des degré-jours représente le vieillissement physiologique de l'organe, et que l'allongement s'arrête à partir d'un certain âge. Ainsi, pour des températures en-deçà de l'optimum, la vitesse d'allongement reste à son potentiel, et la longueur de l'organe n'est pas modifiée. Par contre, toute réduction de la vitesse potentielle au cours de l'allongement induit une diminution de la taille finale.

3.3.2.3 Bilan

Finalement, les divers modèles permettent d'établir, à partir de 5 paramètres génotypiques (Longueur du plus grand limbe, de la plus grande gaine, du plus grand entrenœud, nombre total de feuilles), un calendrier du développement en temps thermique (Figure 14). Ce calendrier définit les périodes d'allongement potentielles de chaque organe, l'allongement n'étant complètement réalisé que si la vitesse demeure durant cette période à son optimum. Les fluctuations de températures n'influencent pas les durées des périodes d'allongement, mais peuvent les décaler dans le temps. En effet, le rythme d'initiation des primordia et le délai entre l'initiation et le début d'allongement du limbe ont une réponse curvilinéaire à la température, et ne sont donc pas des constantes en temps thermique. Cependant, pour des températures comprises entre 9 et 25°C, les variations induites dans l'échéancier seront négligeables.

Une lecture verticale de l'échéancier (Figure 14) montre quels sont les organes simultanément en croissance au cours du temps, et donc l'existence de compétition plus ou moins grande entre phytomères suivant le rang.

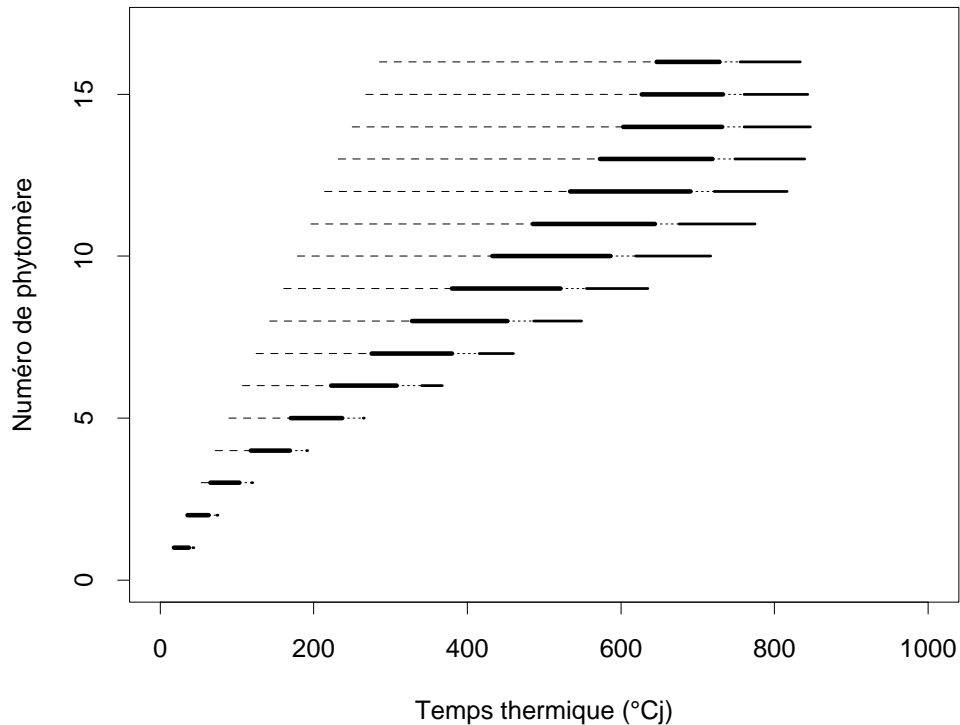


Figure 14: Calendrier des croissances simulé par le modèle pour la variété Déa. Les barres indiquent les périodes d'allongement des différents organes. Les pointillés longs sont pour la période entre l'initiation du primordium et le début de l'allongement du limbe, les barres en gras pour la période d'allongement du limbe, les pointillés courts pour l'allongement de la gaine et les lignes pour la période d'allongement de l'entre-nœud.

3.3.3 Régulation de la croissance selon le bilan de carbone

3.3.3.1 Principe

L'idée de la régulation des croissances par le bilan de carbone consiste à évaluer, au cours du développement, si la croissance en masse de la plante permet de soutenir le développement de la plante, tel qu'il se déroulerait en conditions non limitantes (Jones et Kiniry, 1986). Dans le cas où la ressource est limitante, les processus de développement sont modifiés pour ajuster l'offre et la demande. C'est à dire que l'on se place par rapport à un développement de référence (ou potentiel) que l'on cherche à réguler.

Par souci de simplification, nous n'avons pas cherché à appliquer ce bilan à l'échelle de chaque organe. Le calcul du bilan de carbone est réalisé à l'échelle de la plante entière. Ainsi, on calcule un taux de satisfaction global des besoins (Mollier, 1999), en faisant le ratio entre l'offre en carbone et la somme des besoins. Si le taux de satisfaction est supérieur à 1, la croissance n'est pas limitée par le rayonnement. Si le taux est inférieur à 1, le développement est régulé pour que la croissance effective de chaque organe soit égale au produit du taux de satisfaction par sa demande.

Ce mode de calcul permet d'économiser une modélisation des transferts de carbone dans la plante, ou la définition de priorités de répartition. En revanche, il prend en compte, **pour chaque phytomère, les variations des conditions locales de développement, définies par le nombre d'organes en concurrence avec lui (Figure 14) et le rayonnement intercepté par la plante à cet instant.**

3.3.3.2 Calcul de l'offre et de la demande

Les demandes sont calculées à partir des augmentations de surface ou de volume des organes, qui sont des fonctions de la température. On évalue ensuite les besoins minimum en matière sèche structurale pour créer ces volumes ou ces surfaces. Pour cela nous utilisons 2 paramètres : la masse surfacique structurale des feuilles (ρ_s) et la masse volumique structurale des entrenœuds (ρ_v). Les valeurs choisies pour ces coefficients sont celles d'organes en croissance du traitement ombrage (voir Chapitre 2) : $\rho_s = 36.1 \text{ g.m}^{-2}$, $\rho_v = 15500 \text{ g.m}^{-3}$. Elles sont significativement plus faibles que celles reportées habituellement, mais sans doute plus proches de la notion de besoin structural minimal.

Pour calculer l'offre, nous avons appliqué au cas de plantes individuelles, et pour un pas de temps court, l'approche proposée par Monteith (1977) pour simuler la croissance d'un couvert. C'est à dire que la production de matière sèche est donnée par multiplication de l'éclairement PAR par une constante.

3.3.3.3 Régulation des dimensions

L'ajustement de l'offre à la demande peut se faire soit par une diminution des largeurs (ou diamètres) des organes en croissance, soit par une diminution des vitesses potentielles d'allongement pour le pas de temps. Au vu des observations faites au chapitre 2 et dans l'étude de Sonohat Popa (1997) sur la densité, les largeurs des feuilles et les diamètres des entrenœuds sont touchées plus précocement et plus fortement que les longueurs d'organes. Nous avons donc cherché un système de règles de régulation qui reproduise ces tendances. Les différentes valeur des paramètres sont inspirés des résultats de Sonohat Popa (1997)

Pour les entrenœuds, dans un premier temps seul le diamètre est ajusté. Le diamètre ne peut cependant pas descendre sous une valeur seuil, fixée à 75% de la valeur potentielle. Si la réduction de diamètre est insuffisante pour équilibrer l'offre et la demande, la vitesse d'allongement est réduite. Une possibilité de réversibilité existe : si l'offre devient excédentaire et que le diamètre courant n'est pas à sa valeur de référence, l'excédent est utilisé pour faire grossir l'entrenœud. Par ce mécanisme artificiel (l'entrenœud grossit et mincit en continu), on effectue une intégration des conditions trophiques sur toute la période d'allongement. Les réductions des vitesses d'allongement ont par contre des effets irréversibles, car la durée de période d'allongement en temps thermique reste fixe.

Pour les feuilles, le principe est le même, la plus grande largeur des limbes jouant le rôle du diamètre des entrenœuds. La valeur seuil de réduction de largeur est de 60 % de la valeur potentielle. Le mécanisme de réversibilité existe également (ajustement continu de la plus grande largeur), avec une condition cependant : la plus grande largeur ajustée ne peut être inférieure à la largeur de la base du morceau de feuille déjà en place.

3.4 Résultats

3.4.1 Evaluation du modèle de plante.

3.4.1.1 Développement

Une première évaluation du modèle consiste à vérifier la cohérence de la synchronisation du développement. Cet aspect a été vérifié en comparant les rythmes d'apparition des feuilles, les profils de densité volumiques de feuilles et le nombre de feuilles visibles simultanément en croissance, par rapport à différentes données de la littérature (voir annexe II). Ces vérifications ont montré que ADEL simulait de façon correcte le développement, mais sous-estimait le nombre d'organes visibles en croissance simultanément. Le modèle simule également très bien l'évolution du taux de couverture du sol en fonction du LAI. Ceci permet d'avoir une certaine confiance sur l'estimation de l'interception du rayonnement par les plantes. Finalement, la comparaison visuelle, à différents stades de développement, entre des simulations du modèle et des dessins effectués par Ledent et al. (1990), résume que globalement le développement 3D de la plante est simulé de façon réaliste (Figure 15).



Figure 15: Comparaison de dessins et de simulations de la morphologie du maïs (cv Déa) à 4 stades de développement : 6, 8, 12 et 13 feuilles ligulées. Les dessins sont repris de Ledent et al. (1990), avec l'autorisation de l'éditeur (Service Information du Ministère de l'Agriculture, Bruxelles).

3.4.1.2 Allocation de la matière sèche structurale

L'allocation de la matière sèche, dans le modèle, est directement liée au nombre d'organes simultanément en croissance. La répartition de la matière sèche structurale entre feuilles et tiges évolue donc au cours du temps, en fonction de la coordination du développement. La matière sèche totale accumulée par une plante est, quant à elle, directement fonction de la quantité de rayonnement intercepté. L'évolution temporelle du ratio matière sèche structurale allouée aux feuilles sur matière sèche totale, est donc une fonction complexe de la synchronisation du développement et de l'évolution de la capacité d'interception du rayonnement au cours de la croissance. Cependant, de telles fonctions sont classiquement utilisées dans des modèles de fonctionnement simples pour relier l'évolution du LAI à l'accumulation de la matière sèche. Elles sont calées empiriquement, à partir d'un suivi simultané de la matière sèche et du LAI (*e.g.* Maas 1993a et b). La Figure 16 compare la fonction calée par Maas (1993b) avec celle simulée par ADEL pour des couverts de densité similaire. La

similitude des deux courbes indique que le modèle simple d'allocation de la matière sèche introduit dans le modèle présente une certaine validité.

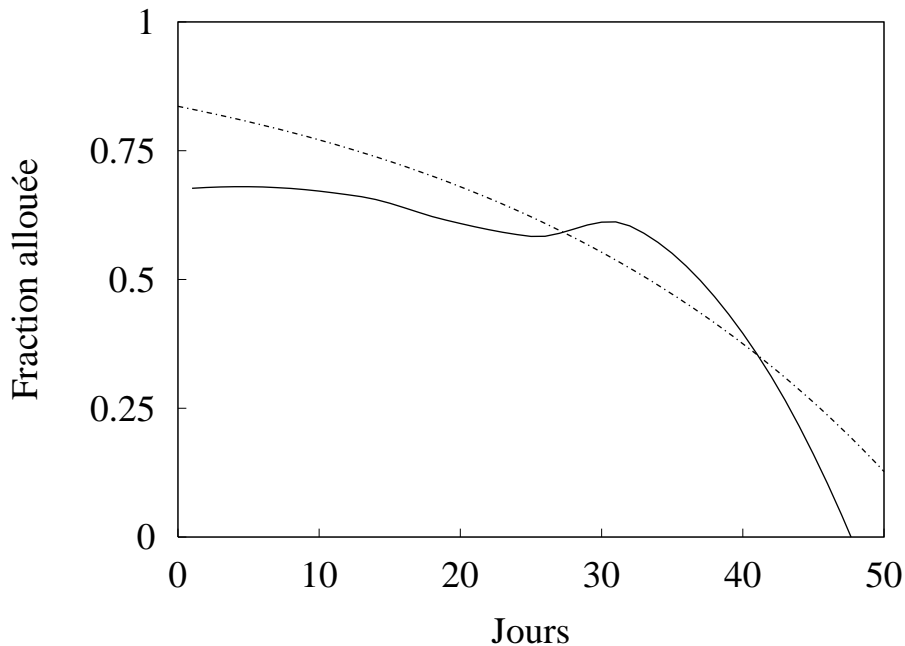


Figure 16 : Évolution temporelle de la fraction de matière sèche structurale allouée aux feuilles. La ligne pleine est celle simulée par le modèle pour un couvert de densité 5pl.m². La ligne pointillée est la fonction ajustée par Maas (1993) sur des données expérimentales (densité 7 pl/m²) lors d'une calibration d'un modèle de répartition des assimilats

3.4.2 Simulation de la compétition

3.4.2.1 Simulations des effets de la densité sur les dimensions

Pour tester le modèle de limitation de la croissance par le carbone disponible, ADEL a été utilisé pour simuler le développement de plantes à 3 densités différentes. Malgré une sous-estimation systématique des surfaces, probablement liée à une sous-estimation des tailles potentielles, ADEL rend compte des différentes tendances (Figure 17). En particulier, il simule le correctement le rang à partir duquel il y a limitation de la croissance (précocité de la compétition), et rend compte des différences d'intensité des stress en fonction du rang (évolution de l'intensité de la compétition). **Ces simulations confirment donc qu'une partie de la variabilité des effets de la densité, entre les phytomères, est bien liée à des différences du microclimat dans lequel ils se sont développés.** Par contre le modèle ne simule pas la régularité de la variation des surfaces en fonction du rang. Ceci peut être attribué à l'approximation linéaire de la croissance des feuilles, qui résulte en des à-coups brutaux de l'évolution des relations source-puits. Ces décrochements peuvent aussi signifier que d'autres facteurs interviennent dans la régulation des dimensions, pour assurer la conservation des gradients ontogéniques.

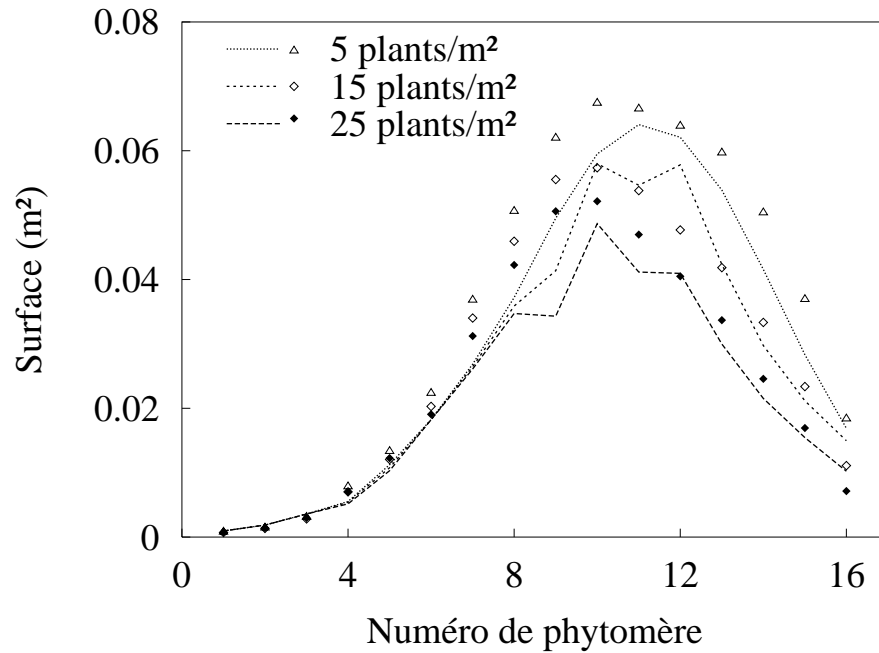


Figure 17 : Surfaces des feuilles en fonction du numéro de phytomère simulées (lignes) et observées (symboles), à 3 densités. Les données observées sont de Sonohat Popa (1997) pour le cultivar Déa.

3.4.2.2 Développement de l'hétérogénéité

Le modèle s'est montré capable de **simuler le développement d'une certaine hétérogénéité** entre plantes. Par exemple, la Figure 18 montre l'évolution du poids sec de 4 individus, à deux densités (5 et 25 pl/m²). Le modèle simule bien le fait que la densité accroît le développement de l'hétérogénéité (Daynard et Muldoon, 1983). Pour la densité de 25 pl/m², en fin de simulation (fin de croissance de la tige), la dispersion des poids autour de la moyenne est de l'ordre de 15%. Cette valeur peut être considérée comme réaliste, car elle se situe entre la dispersion (mesurée au chapitre 2) du témoin (10 pl/m²) et celle du traitement triple densité (30 pl/m²). Les plantes étant initialement toutes au même stade de développement, **l'apparition de l'hétérogénéité résulte du positionnement aléatoire des feuilles des plantes au cours du développement.**

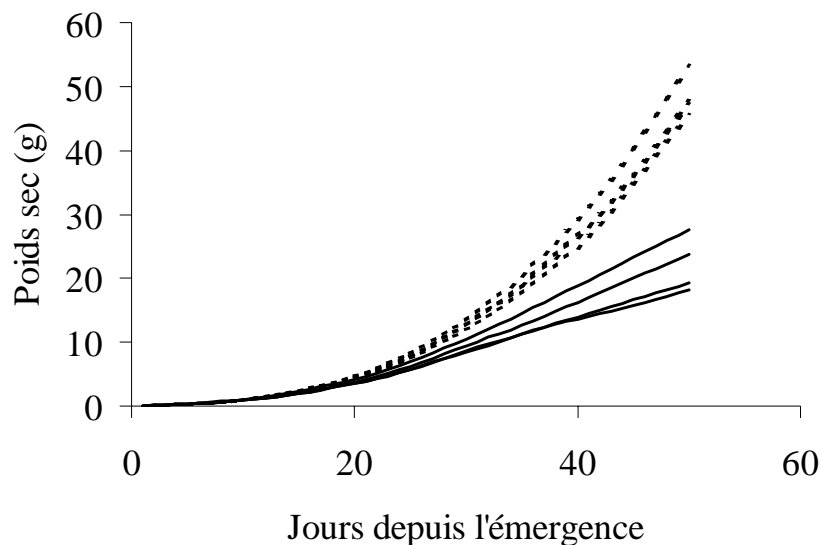


Figure 18 : Simulation des cinétiques individuelles d'accumulation de la biomasse pour 4 plantes à deux densités. Les lignes pointillées sont pour la densité de 5 pl/m², les lignes continues pour la densité de 25 pl/m².

3.5 Discussion

Le modèle élaboré ici constitue un premier cadre d'intégration explicite de l'organe au peuplement. Les modèles de fonctionnement d'organes proprement dits sont principalement adaptés d'approches existantes; la nouveauté est de les faire fonctionner en tenant compte des interactions avec tous les autres organes du peuplement (nombre de phytomères en compétition avec lui, rayonnement réellement intercepté par la plante). Les premiers résultats du modèle sont encourageants et démontrent l'importance de considérer de façon explicite les interactions entre plantes, mais aussi de veiller à obtenir un schéma de développement réaliste. En particulier, la coordination des croissances apparaît comme un déterminant essentiel pouvant expliquer pourquoi certains phytomères sont plus sensibles aux effets de la compétition que les autres.

La capacité du modèle à simuler, de façon réaliste et à partir d'un petit nombre de paramètres, à la fois la cinétique de développement 3D des plantes et l'évolution des conditions micro-climatiques, permet d'envisager une application originale : **l'aide à l'interprétation d'expérimentations**. L'idée consiste à utiliser des mesures expérimentales, généralement obtenues à pas de temps discrets, pour caler le modèle et, par simulation, accéder à des informations "en continu" sur le système. En particulier, il devient possible de considérer les variables du phytoclimat (y compris à l'échelle de l'organe), parfois impossibles à obtenir expérimentalement. Une première application de ce type a déjà pu être mise en œuvre à Grignon (Andrieu et Sohbi, pers. comm.) pour étudier l'influence de la densité sur la largeur des feuilles. Dans ce travail, la largeur a pu être reliée à la quantité de rayonnement interceptée par certains phytomères durant la période d'allongement de la feuille. La qualité des corrélations et la simplicité de la loi de réponse obtenue sont très encourageantes quant à l'avenir de ce type d'application. Encore une fois, pour ces applications, la modélisation des coordinations des croissances (Figure 11) constitue le point central du modèle

Cependant, dans la perspective du raisonnement de la compétition, plus que l'amélioration du schéma de coordination, le principal facteur limitant du modèle semble plutôt concerner la modélisation de la détermination des dimensions des phytomères. En effet, nous avons introduit dans le modèle la notion de potentialité de croissance, et montré qu'elle s'applique bien pour simuler les effets d'une augmentation de la densité à partir d'une densité de référence. Par contre cette notion devient délicate à utiliser dans le cas général des effets de la compétition décrits au chapitre 2. Ainsi, elle ne permet pas, par nature, de prendre en compte un effet quelconque d'augmentation des dimensions, sauf à définir un nouveau potentiel. La seule alternative est de considérer de façon plus déterministe l'arrêt de l'allongement des organes et la formation du potentiel de vitesse d'allongement.

3.6 Conclusion

La transposition, dans une approche architecturale et fonctionnelle, de modèles existant a permis de simuler de façon réaliste, et avec peu de paramètres, des effets importants de la compétition, non simulés auparavant : le développement de la différenciation sociale et la modification des positions relatives des organes dans la plante. La qualité des premiers résultats obtenus conforte l'idée que la modification des gradients de dimensions avec le rang résulte non pas de régulations élaborées à l'échelle de la plante entière, mais plutôt de réponses indépendantes des différents phytomères à l'environnement qu'ils ont expérimenté au cours de leur développement. La coordination des croissances et la représentation 3D actuellement introduites simulent correctement l'évolution des conditions de l'environnement, tant endogène (nombre de phytomères en concurrence simultanément) qu'exogène (interception du rayonnement). Elle permet aussi d'envisager une utilisation immédiate du modèle pour l'aide à l'interprétation d'expérimentations. Par contre, la modélisation des réponses des phytomères, actuellement basée sur la notion de régulation d'un développement potentiel, n'est manifestement pas suffisante pour rendre compte de la plasticité morphologique des plantes en situation de compétition. Il nous semble donc important d'investir en priorité sur le déterminisme des dimensions des phytomères.

4 Chapitre 4. Recherche d'une modélisation mécaniste des processus morphogénétiques.

4.1 Introduction

La recherche d'une modélisation plus mécaniste des processus morphogénétiques, et en particulier de ceux impliqués dans la formation des gradients, se justifie pour pouvoir aborder un modèle capable d'expliquer de façon large les effets de la compétition. Une modélisation dans le cadre d'une réduction de potentialités prédéfinies (chapitre 3), ne rend en effet compte que d'une partie des effets observés au chapitre 2. De plus, l'analyse des travaux sur le développement du maïs semble montrer l'existence de liens forts entre les durées d'allongement des organes, l'apparition des organes, et les coordinations dans le phytomère (Hesketh *et al.*, 1988; Skinner et Nelson, 1994). On se propose dans ce chapitre d'approfondir ces aspects, au moyen d'une analyse de l'allongement des entrenœuds. Le choix de ce processus se justifie par le fait qu'il est un des processus le moins bien connu et un des plus importants à considérer pour la modélisation de la compétition. Notre démarche a consisté à suivre finement et individuellement les cinétiques d'allongement des entrenœuds, pour déterminer à quels facteurs ou quelles variables pouvaient expliquer les différences de tailles observées entre les différents phytomères. Nous avons également suivi ces cinétiques d'allongement sur le traitement ombrage présenté au chapitre 2, pour analyser l'origine des variations de dimensions entre traitements. Enfin, nous avons porté une attention particulière aux dates d'apparition des organes pour déceler d'éventuels liens avec la cinétique. En particulier, nous nous sommes intéressés à l'apparition des ligules et des cols des feuilles, cet événement semblant corrélé avec le départ en allongement rapide des entrenœuds (chapitre 3).

Ces travaux ont fait l'objet de 2 articles (annexes IV et V), auxquels on pourra se référer pour les détails expérimentaux et la présentation complète des résultats.

4.2 Matériels et méthodes

4.2.1 Expérimentations

Les données utilisées ici ont été majoritairement acquises au cours des expérimentations au champ de 1996 (traitements témoin et ombrage, décrits au chapitre 2). Rappelons que l'ombrage a significativement modifié les longueurs des entrenœuds individuels (Figure 9), et également ralenti les rythmes d'apparition des organes (Figure 7). Une expérimentation complémentaire a cependant été nécessaire pour établir avec précision les dates d'émergence et d'apparition des cols. Réalisée en 1999, cette expérimentation a été conduite de façon similaire au traitement témoin de 1996 (on pourra se référer, pour plus de détails, à l'annexe IV).

Pour chaque traitement, nous avons suivi les cinétiques d'allongement des entrenœuds sur 10 plantes de façon non destructive (Figure 19). La technique a consisté à mesurer au cours du temps les distances verticales entre deux cols successifs. A l'apparition d'un col, cette distance augmente du fait de l'allongement conjoint de la gaine et de l'entrenœud, mais très rapidement elle traduit directement l'allongement de l'entrenœud seul (voir Annexe IV). Néanmoins, en raison de cette période de co-allongement, la méthode ne permet d'obtenir les cinétiques d'allongement des entrenœuds qu'à partir du moment où ils atteignent une longueur d'environ 5 cm. Aussi, pour le traitement témoin, des mesures complémentaires ont été effectuées par radiographie aux Rayons X pour suivre le début de l'allongement. Ces mesures ont permis d'obtenir des cinétiques depuis le stade 1 mm environ, mais pour un nombre plus limité de phytomères.

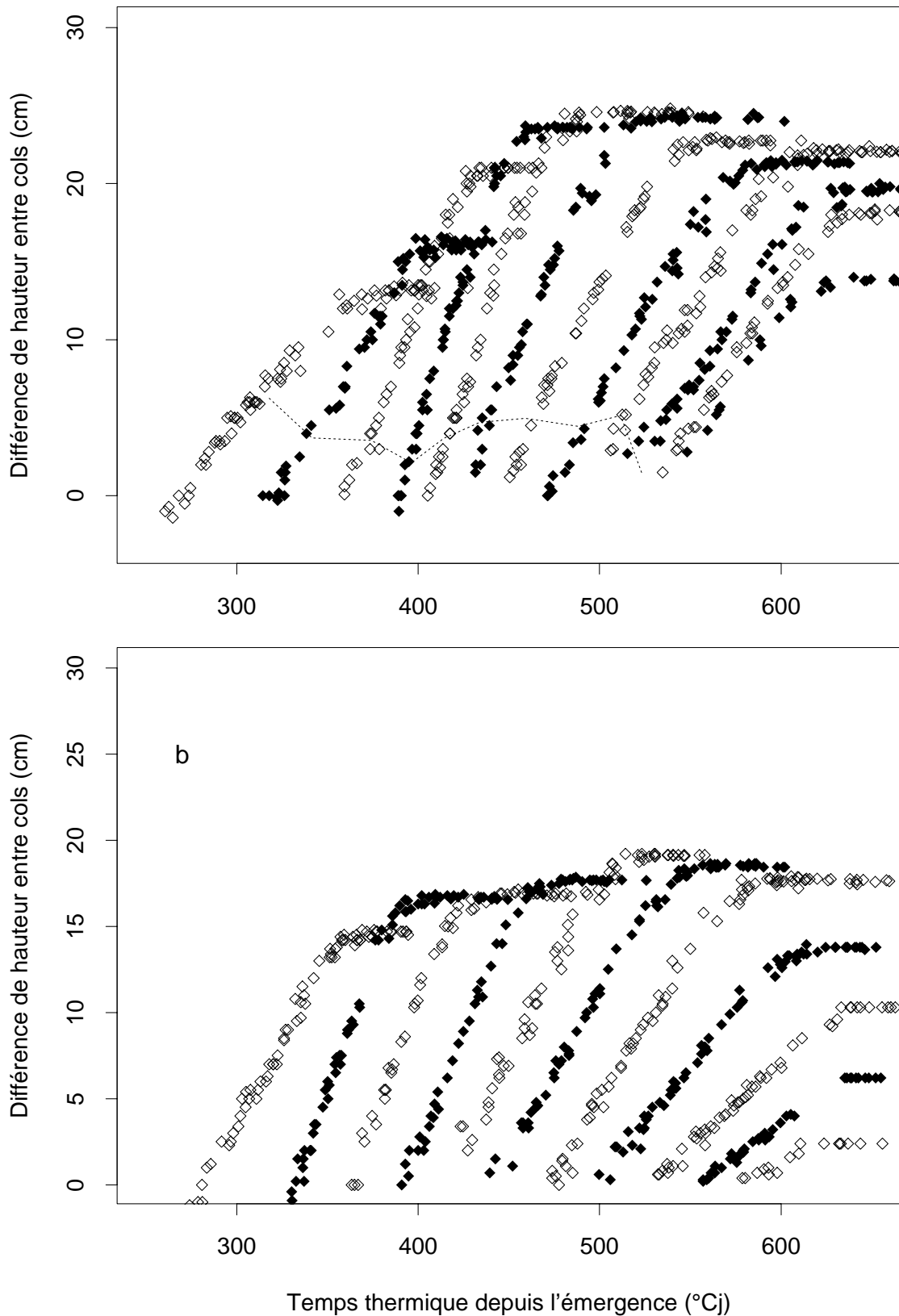


Figure 19: Cinétiques (en temps thermique) d'évolution des différences de hauteurs entre cols pour les expériences témoin (a) et ombrage (b). En (a), les symboles sont pour les entrenoeuds des rangs 6 à 17. En (b) les rangs 6 à 15 sont représentés. La ligne pointillée indique, en (a) les distances entre cols au moment de la fin de croissance de la feuille.

Les dates d'apparition des pointes, des cols et des ligules ont également été suivies sur les deux traitements. Les dates d'émergences des cols ont également été calculées, en utilisant les mesures (effectuées en 1999) sur la morphologie des gaines. L'émergence désigne le moment où le col entre en contact pour la première fois avec la ligule de la feuille engainante; alors que l'apparition a lieu au moment où le col devient visible, lorsqu'il atteint le sommet du tube formé par la feuille enroulée (Figure 20).

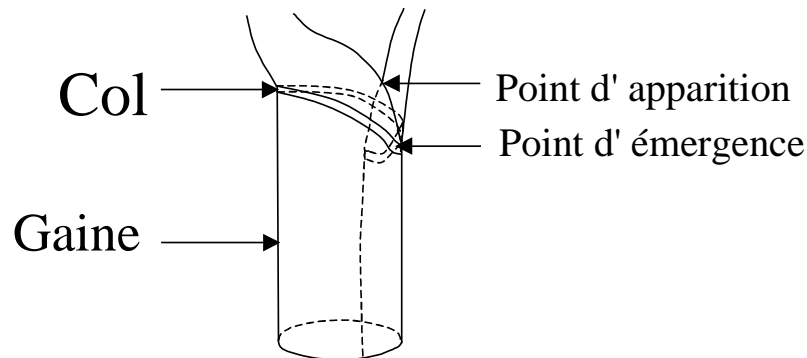


Figure 20: Localisation des points d'émergence et d'apparition du col de la feuille engainée sur une feuille engainante. La feuille engainée étant en phyllotaxie opposée, son col va émerger au point le plus bas de la ligule de la feuille engainante. L'apparition du col se produira lorsqu'il aura atteint le "V" formé par l'enroulement de la feuille engainante.

4.2.1 Gestion des effets de la température

La température des zones de croissance des entrenœuds d'une plante par traitement a été suivie en continu pour pouvoir calculer l'écoulement du temps thermique (base 9.8 °C). Ceci a permis d'analyser les cinétiques de d'allongement en fonction du temps thermique, c'est à dire correction faite des fluctuations de vitesses dues à la température. On fait donc implicitement l'hypothèse que l'on se situe, pour les deux traitements dans une gamme de température où celle-ci n'a pas d'autre influence sur le processus d'allongement que le contrôle de sa vitesse.

4.2.2 Analyse

Les cinétiques ont été analysées comme une succession de phases disjointes (Figure 21). Quatre phases peuvent être distinguées : une phase exponentielle, une phase de transition, une phase d'allongement linéaire, et une phase finale de diminution progressive de la vitesse d'allongement. Bien que courte, la phase de transition se distingue assez nettement de la phase exponentielle (rupture assez prononcée de la pente en coordonnées semi-logarithmiques). Cependant, la brièveté des phases de transition et de fin d'allongement n'a pas permis de pousser très loin leur caractérisation. Aussi, on présentera ici essentiellement les résultats concernant les deux autres phases (exponentielle et linéaire).

Certains résultats présentés ici font référence à des dates repères définies lors de l'analyse pour homogénéiser des comparaisons. On définit ainsi la date x_1 , l'intersection de la droite de régression avec l'axe des abscisses; et la date x_2 , intersection de la droite de régression avec la droite horizontale d'ordonnée la longueur finale de l'entrenœud (Figure 21).

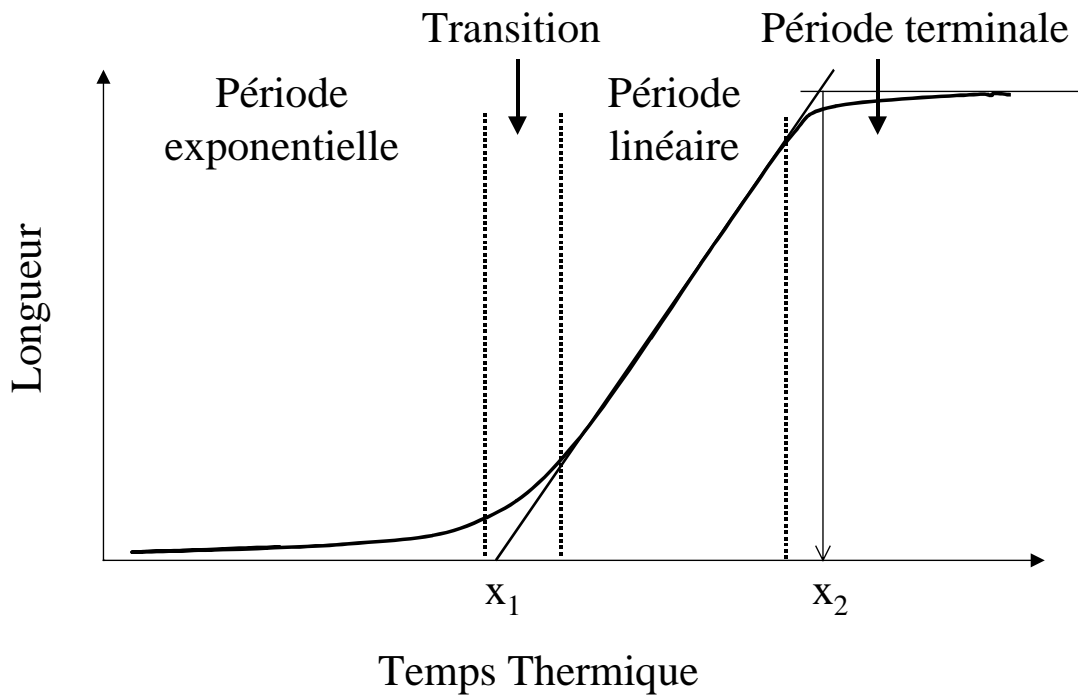


Figure 21: Schéma de principe montrant les différentes phases distinguées dans la cinétique d'allongement des entrenœuds. Les dates repères utilisés dans l'analyse des phases d'allongement sont également figurées. x_1 est l'intersection de la droite de régression ajustée sur la phase de croissance linéaire avec l'axe des x. x_2 est l'intersection de la droite de régression avec la droite horizontale d'ordonnée la longueur finale de l'entrenœud

4.3 Résultats

4.3.1 Phase exponentielle

L'analyse des coefficients de régression montre qu'il n'existe **aucune différence significative entre phytomères des vitesses d'allongement relatives** durant cette phase. C'est à dire que, malgré le gradient ontogénique existant pour les phytomères suivis (10 à 16), il n'est pas possible à ce stade de les différencier du point de vue de leur vitesse d'allongement. Par ailleurs, nous avons pu montrer, en extrapolant le modèle exponentiel, que le stade "entrenœud 20 microns" (*i.e.* composé d'une seule couche cellulaire) correspondait, pour tous les rangs, à une date très proche de l'initiation du primordium foliaire. La partie de la tige formée par les entrenœuds en phase exponentielle apparaît donc comme une entité en extension, dans laquelle les rapports entre les longueurs des différents entrenœuds restent fixes et représentatives du délai séparant leur initiation.

Pour tous les phytomères du témoin, la fin de la période exponentielle montre un synchronisme étroit avec le moment où le col de ce phytomère atteint la ligule du phytomère qui l'entoure (*i.e.* l'émergence). Dans le cas du traitement ombrage, nous n'avons pas d'estimation directe de la date de la fin de la phase exponentielle (le suivi commence au début de la période linéaire). Cependant, par construction (et nous avons pu le vérifier pour le traitement témoin), x_1 est une date proche de la fin de la phase exponentielle. Il apparaît que, malgré les différences existant entre traitement dans les dates d'émergence des cols, la synchronisation avec x_1 est maintenue (Figure 22). Ces éléments constituent un fort faisceau de présomptions en faveur de l'hypothèse **d'un déclenchement de l'arrêt de la phase exponentielle par l'émergence des cols**. L'importance du délai, pour certains phytomères, entre l'émergence et l'apparition des cols nous permet d'affirmer que c'est bien l'émergence et non l'apparition qui est synchrone de la fin de la phase exponentielle.

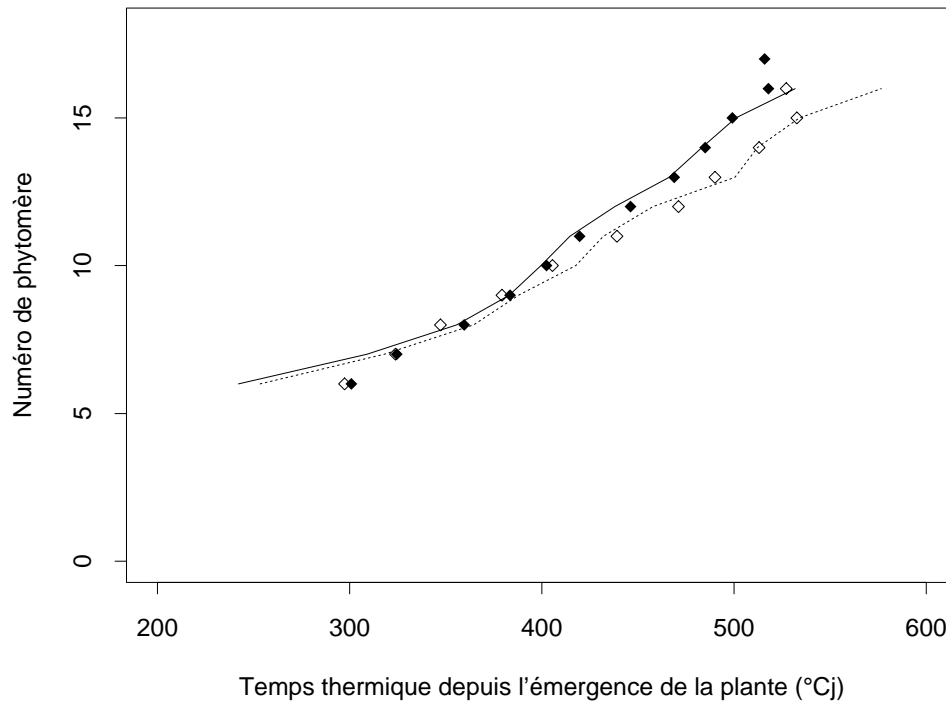


Figure 22 : Rangs des phytomères atteignant la date x1 ou ayant le col émergé en fonction du temps thermique pour les expériences témoin et ombrage. Les symboles sont pour les dates x1, les lignes pour les dates d'émergences des cols. Les symboles pleins et la ligne pleine sont pour le témoin, les symboles vides et la ligne pointillée pour l'ombrage

4.3.2 Phase linéaire

Durant la phase linéaire, par contraste avec la phase exponentielle, les **vitesse d'allongement présentent des variations significatives et importantes**, entre phytomères au sein d'un même traitement, et entre traitements (Figure 23). Aucun événement particulier n'a pu être associé avec l'arrêt de cette phase. Les durées de cette phase, estimées sur le traitement témoin, sont peu variables entre les phytomères 6 à 10 d'une part, et entre les phytomères 11 à 14 d'autre part, mais diffèrent entre ces deux groupes. La majeure partie de la longueur de l'entrenœud étant acquise durant la phase linéaire, il en résulte que la vitesse d'allongement reproduit en grande partie les variations des longueurs finales (Figure 9). Ce résultat vaut aussi pour le traitement ombrage, et les relations de proportionnalité entre vitesse et tailles finales sont les mêmes pour les deux traitements (Figure 24): une première relation prévaut pour les phytomères les plus bas (6 à 9), une seconde pour les phytomères les plus haut (> 11). **La vitesse d'allongement en phase linéaire apparaît donc comme une annonce précoce, et assez fidèle, de la capacité de l'entrenœud à réaliser un certain allongement.**

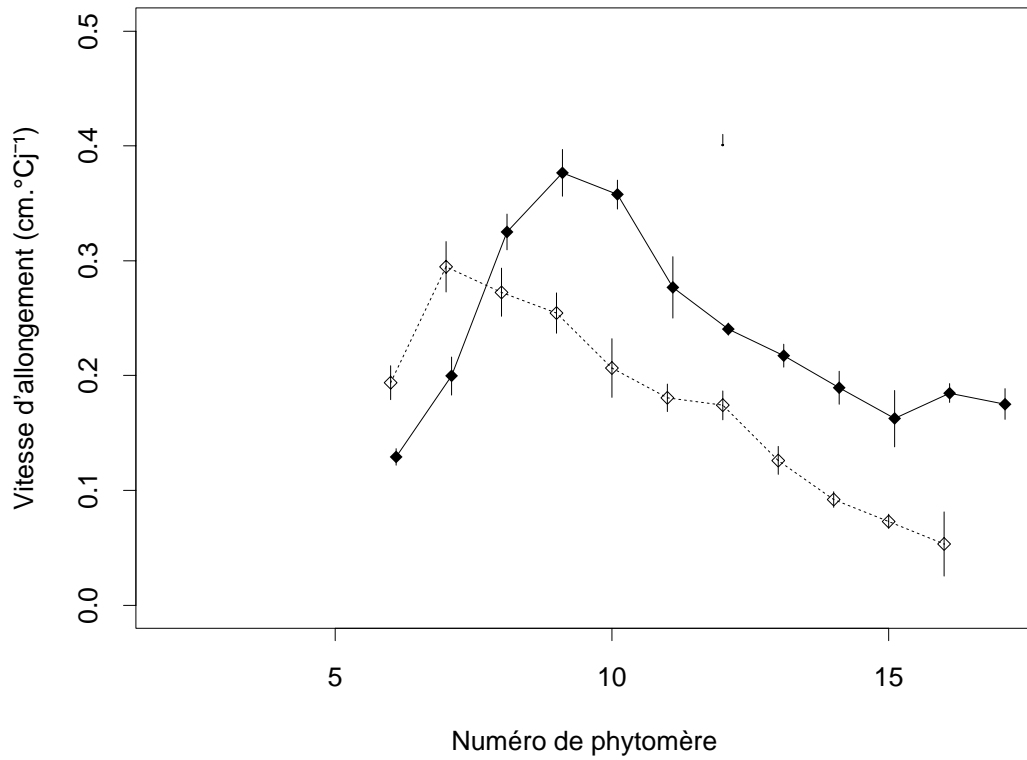


Figure 23 : Vitesses d'allongement durant la phase linéaire en fonction du numéro de phytomère. Les points sont des moyennes pour 10 plantes et les barres représentent les intervalles d'erreur au niveau 95 %. Les symboles pleins et les lignes sont pour le témoin, les symboles vides et les lignes pointillées pour le traitement ombrage

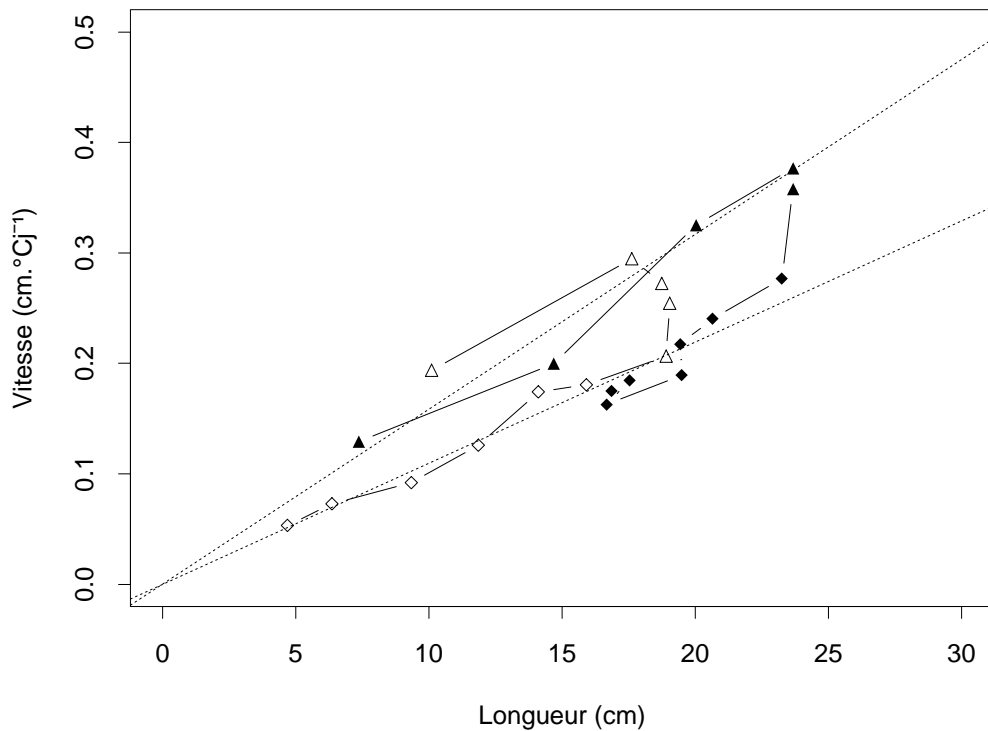


Figure 24: Vitesse d'allongement en phase linéaire en fonction de la longueur finale des entrenœuds. Les symboles pleins sont pour le témoin, les symboles vides pour le traitement ombrage. Les lignes relient les phytomères selon leur rang, par ordre croissant. Les flèches indiquent le phytomère 6. Les lignes pointillées sont les droite de régressions entre la vitesse d'allongement et la longueur de l'entrenœud, pour les phytomères inférieurs ($y=0.016 x$) et supérieurs ($y=0.011 x$)

4.3.3 Lien entre les deux phases

Malgré les fortes différences existant entre les deux phases décrites précédemment, il a été possible, sur le traitement témoin, de trouver un lien entre l'une et l'autre. Il apparaît en effet que les variations de longueurs entre rang à la fin de la période exponentielle (émergence du col) reproduisent particulièrement bien les variations des longueurs finales (Figure 25). Même s'il n'est pas exclu que cette corrélation soit fortuite, celle-ci peut aussi **indiquer que la capacité d'un entrenœud à réaliser un certain allongement (et corrélativement à s'allonger à une certaine vitesse) dépende en grande partie du temps qu'il a passé en phase d'allongement exponentielle.**

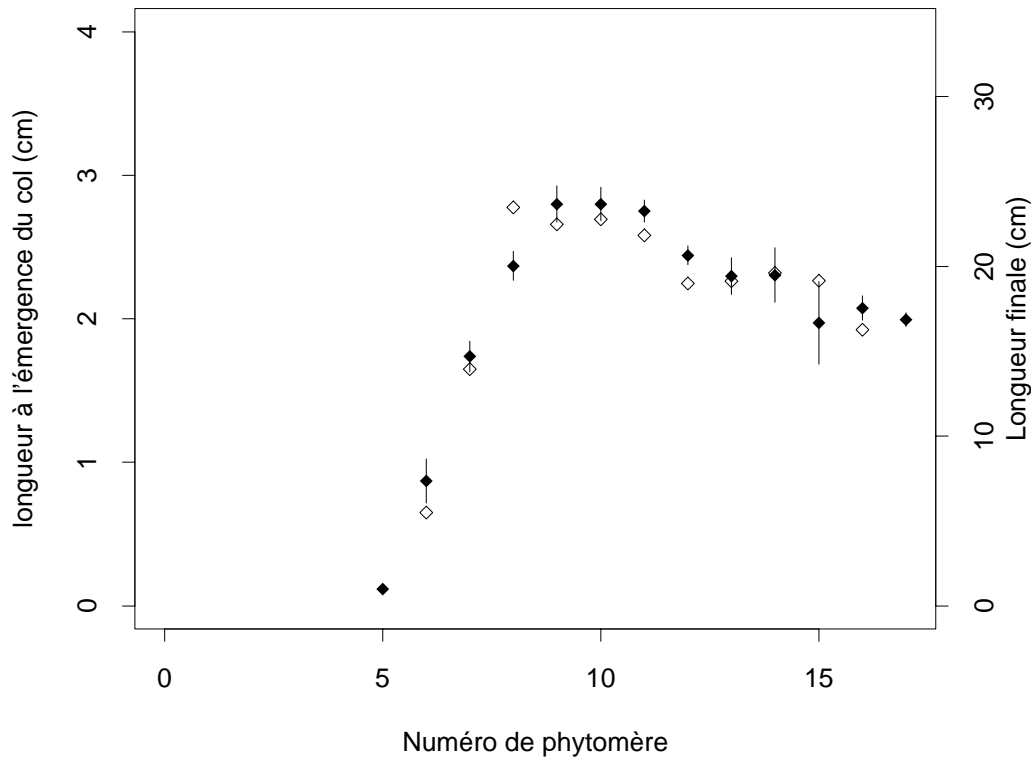


Figure 25: Longueur finale des entrenœuds (symboles pleins), et longueur des entrenœuds à la fin de la phase exponentielle (symboles vides), en fonction du numéro de phytomère.

4.4 Discussion

Il est intéressant de faire le parallèle entre les phases d'allongement décrites ici et la mise en place de la zone de croissance des entrenœuds décrite par Martin (1988). La phase d'allongement exponentielle correspondrait assez bien à la phase où l'entrenœud est entièrement méristématique, *i.e.* la phase durant laquelle l'allongement se fait par multiplication des cellules (l'allongement et la division cellulaire sont coordonnés de sorte que la longueur des cellules reste constante). La rupture du taux d'allongement (également notée par Martin), au début de la phase de transition, semble correspondre au moment où les cellules de la partie distale du méristème entrent en allongement rapide. La phase linéaire peut s'interpréter comme la phase où le nombre de cellules matures produites est plus ou moins compensé par celui des cellules entrant en allongement (Skinner et Nelson, 1995), l'amortit de fin de croissance résultant de l'épuisement des cellules du méristème. Dans ce cadre, **la corrélation entre longueur finale, longueur au moment de l'émergence et vitesse en phase linéaire s'interprète par le fait que plus le méristème mis en place (par division) est long, plus grande est sa capacité d'allongement en terme de vitesse et de longueur.**

La relation entre vitesse et taille finale est apparue variable entre les phytomères du haut et du bas de la plante, mais identique entre les deux traitements. Ceci implique, mathématiquement, que les durées d'allongement exprimées en degrés-jour soient, à l'intérieur d'un même groupe de phytomères, des constantes. Si le mécanisme liant vitesse et taille finale était effectivement stable pour une large

gamme de conditions, il ne serait pas impossible de prédéfinir ces constantes. La vitesse d'allongement, quant à elle, ne semble pas prédéfinie, mais fonction du moment ou l'entrenœud entre en allongement rapide. Ces résultats contrastent donc fortement avec le choix que nous avons fait au chapitre 3 de considérer la vitesse d'allongement comme une constante et d'imputer aux durées d'allongement le gradient ontogénique. Cependant, l'existence de constantes de temps thermique entre traitement ne remet pas fondamentalement en cause les modèles fondés sur un échancier de temps thermique pour l'analyse d'expérimentations *a posteriori*.

Dans l'hypothèse où la fin de la phase exponentielle est effectivement provoquée par l'émergence du col, **la longueur finale d'un entrenœud serait essentiellement fonction de la longueur du tube formée par la gaine qui l'entoure**. La comparaison des longueurs d'entrenœuds et des gaines rend au moins qualitativement plausible cette hypothèse (cf chapitre 2). Il résulterait que les variations de longueurs d'entrenœuds provoquées par la compétition seraient moins liées à une limitation du carbone qu'à l'influence directe de la taille des gaines dans lesquelles ils se sont développés. Un mécanisme similaire pourrait exister aussi pour le déterminisme des longueurs de feuille. On sait en effet qu'il est possible d'allonger artificiellement les feuilles en retardant l'apparition de leur pointe à la lumière à l'aide de gaines artificielles (Davies *et al.*, 1983; Wilson et Laidlaw, 1985).

D'autre part, plusieurs travaux semblent montrer que l'apparition des pointes des feuilles à la lumière peut avoir un rôle de déclencheur de processus. Ainsi, Parvez *et al.* (1998) ont montré que l'apparition du coléoptile déclenchait une stimulation de la croissance des premiers phytomères. Malvoisin (1984), sur blé, et Skinner et Nelson (1994), sur fétuque, ont observé une synchronisation entre l'entrée en allongement rapide des limbes d'un phytomère et l'apparition de la pointe du limbe du phytomère précédent. Enfin, la corrélation forte existant entre le rythme d'initiation des primordia sur l'apex et le rythme d'apparition des pointes, ne permet pas d'exclure l'hypothèse d'un contrôle de l'un sur l'autre (Hay et Kemp, 1990; Kiniry et Bonhomme, 1991; Kirby *et al.*, 1994; Nemoto *et al.*, 1995). Cependant, dans notre cas, il est clair que c'est l'émergence et non l'apparition du col qui est susceptible de déclencher l'allongement rapide. Bien que l'émergence puisse s'accompagner de modifications de l'environnement lumineux, d'autres signaux peuvent lui être associés. D'une part, l'émergence représente l'entrée dans une atmosphère moins protégée que celle régnant dans la gaine. D'autre part, la ligule est un tissu sécréteur de substances lubrifiantes (Chaffey, 2000), et peut donc transmettre directement un signal par contact avec le col.

4.5 Conclusion

Ce chapitre démontre l'existence de liens ou de **corrélations fortes entre l'émergence des organes hors du cornet et le déterminisme de leur longueur, de leur vitesse d'allongement et du déroulement de leur cinétique d'allongement**. Il invite à considérer que les "potentialités" d'allongement des organes ne sont pas prédéfinies, mais se déterminent au cours du développement, par le jeu de l'influence des organes en place sur l'apparition des organes en croissance. Ceci pourrait expliquer en partie pourquoi les gradients ontogéniques de longueur présentent de telles similitudes entre différents génotypes, et aussi comment la plante parvient à préserver des variations "continues" des dimensions avec le rang. Il semble donc finalement possible de traiter la formation des gradients ontogéniques comme la récurrence, au cours du développement, du même processus. Dans ce sens, les résultats de ce chapitre confortent l'approche L-système du développement.

5 Discussion Générale

Les résultats de ce travail invitent à revoir l'hypothèse faite dans les modèles mécanistes de compétition (Jones et Kiniry, 1986; Grant et Hesketh, 1992; Kropff et van Laar, 1993) d'une dépendance directe de la morphogénèse à la disponibilité en carbone, et donc au seul partage des ressources. Il était déjà établi que certaines plantes perçoivent, grâce aux systèmes phytochromes, la présence des autres plantes et réagissent par une stimulation de la croissance en hauteur (Ballaré *et al.*, 1991; Ballaré, 1999). Les résultats du chapitre 4 semblent montrer que **la morphologie des organes déjà en place influent aussi directement sur les potentialités d'allongement des organes en croissance**. Aussi, la stimulation de l'allongement d'un seul organe (réaction active), pourrait, par réactions en chaîne, induire un allongement supplémentaire des autres organes, de façon passive. Inversement, plus tard dans le développement, la réduction de dimension d'un phytomère du fait d'une baisse des ressources peut induire la réduction des potentialités de croissance des nouveaux phytomères, avant que ceux-ci ne soient réellement confrontés à un manque en carbone. Enfin, même dans le cas d'une diminution des dimensions (*e.g.* les largeurs de feuille et les diamètres d'entrenœuds), il est possible que la régulation intervienne avant le manque de ressources. En effet, la diminution des largeurs de limbe avec la densité, simulée au chapitre 3 par une insuffisance en carbone, a pu être ré-interprétée, avec notre modèle, par Sohbi et Andrieu (non publié). Selon leurs résultats, la largeur serait directement liée à la quantité de rayonnement intercepté par la plante au moment de la formation de la feuille, sans qu'il soit nécessaire de faire appel au bilan de carbone. **Les effets de la compétition sur la morphogénèse des plantes semblent donc devoir s'envisager bien plus comme des réactions actives et anticipées des plantes que comme des conséquences directes de la limitation des ressources**. Même si ce raisonnement est encore en grande partie spéculatif, il semble nécessaire de refaire la part des choses entre les effets réellement liés à un manque de carbone, et ceux liés à des processus plus fondamentaux du développement. Ainsi, en modélisation de la compétition, il semble donc important de **revoir la prévalence de la modélisation de l'acquisition des ressources par rapport à celle des autres processus du développement**.

D'autre part, les résultats du chapitre 4 montre l'importance de **considérer les processus de croissance des organes dans leur intégralité, et de ne pas se limiter à la modélisation des périodes où la croissance a des effets directement visibles sur la morphogénèse**. Par exemple, la plupart des modèles considèrent actuellement non pas le processus d'allongement des feuilles, mais celui de leur émergence hors du cornet (Stapper et Arkin, 1980; Jones et Kiniry, 1986; Muchow *et al.*, 1990; Stewart et Dwyer, 1994). Ces modèles ne prennent donc pas en compte la phase d'allongement lente, alors que celle-ci est déterminante pour l'établissement des potentialités de croissance. Lafarge (1998) a également montré que des stress hydriques appliqués durant la phase d'allongement lente du limbe avaient des effets plus importants en terme de réduction de longueur que des stress appliqués durant la phase de croissance linéaire.

Finalement, et **paradoxalement, considérer dans le détail le développement complet de chacun de organes simplifierait la modélisation de la plasticité morphologique des plantes**. Une première raison est que, conformément aux idées de l'approche L-Système, le développement du maïs semble pouvoir se résumer à quelques processus fondamentaux simples, qui se répètent au cours du temps dans un contexte qui évolue. Par exemple, le mécanisme de contrôle des dimensions d'entrenœuds par les gaines semble pouvoir expliquer les gradients de longueurs d'entrenœuds. Deuxièmement, ce type de modèle apparaît suffisamment robuste pour expliquer les variations de dimensions dans des situations de compétition contrastées (*e.g.* ombrage 80% et témoin). Ainsi, par la mise en œuvre de cette démarche, peut-on espérer modéliser et gérer l'importante variabilité des effets de la compétition, par exemple d'une même adventice sur un génotype (Cousens, 1985); ou encore expliquer pourquoi les relations de dominance varient selon le couple d'espèces étudié (Hill, 1977). Troisièmement, considérés à l'échelle des organes, les processus morphogénétiques peuvent présenter

une certaine généricité, et faciliter ainsi la modélisation d'autres espèces. Les premières comparaisons que nous avons pu faire entre nos résultats et une étude détaillée de la morphogénèse du blé (Thèse S. Ljutovac), sont de ce point de vu très encourageantes. Dans le cadre d'applications de ces modèles pour le raisonnement des systèmes cultures/adventices, cette propriété de généricité est particulièrement intéressante, les adventices étant beaucoup moins bien connues que les plantes cultivées (Assemat, 2000). Enfin, les processus morphogénétiques donnent un cadre d'interprétation des variables morphologiques observées (*e.g.* lecture des gradients de dimension). Ceci peut permettre, en sélection, de mieux définir quels sont les caractères de la plante qu'il faut rechercher pour améliorer leur compétitivité. Par exemple, notre analyse montre que les vitesses potentielles d'allongement des entrenœuds ne sont pas une caractéristique purement génétique, mais qu'un moyen de contrôler leur allongement peut être de rechercher plutôt la capacité des génotypes à allonger leurs gaines précocement. Encore une fois, ceci est particulièrement important dans le cas des systèmes hétérogènes, ou les facteurs à prendre en compte dans la sélection des variétés sont multiples (Tollenaar, 1989; Kropff et van Laar, 1993; Bastiaans *et al.*, 1997; Lanning *et al.*, 1997).

6 Conclusion et Perspectives

L'objectif de la thèse était le développement d'une approche mécaniste de modélisation de la compétition, c'est à dire capable de simuler la dynamique de la répartition des ressources entre individus au cours du temps. Il apparaît que, pour y parvenir complètement, la variable clef reste la compréhension des mécanismes par lesquels la plante adapte sa morphogenèse à l'environnement qu'elle perçoit. Ces mécanismes semblent moins liés aux conséquences directes de la diminution des ressources, qu'à la perception de signaux et à de petites modifications de processus simples du développement, qui par réaction en chaîne peuvent aboutir à des changements complexes de la morphologie. La mise en évidence de ces mécanismes généraux, semble être nécessaire avant d'envisager, dans la pratique, la mise au point d'un modèle capable d'aider au raisonnement de stratégies innovantes. L'approche de modélisation du développement basée sur les L-systèmes constitue assurément un moyen d'y parvenir. Dans l'immédiat, le modèle élaboré dans cette thèse constitue une aide précieuse pour l'aide à l'interprétation d'expérimentation, y compris d'essais de compétition, et constitue un cadre d'intégration des processus, de l'organe au peuplement.

Les perspectives et les suites possibles de ce travail peuvent se regrouper en trois grands types.

Premièrement, il est possible de chercher à valoriser et à améliorer le modèle élaboré au chapitre 3, en conservant le même niveau d'empirisme. Nous avons déjà mentionné l'intérêt que présentait le modèle pour la simulation d'expérimentations et l'aide à l'interprétation en recherche. Plus généralement, la possibilité de simuler la dynamique 3D du développement du maïs et le microclimat local peut être valorisé pour servir de support à la modélisation d'autres systèmes. Par exemple, modéliser le développement d'agents pathogènes en interaction avec la croissance des plantes. L'étendue de ces applications dépend en partie des variables du phytoclimat que l'on est capable de modéliser. Actuellement, un couplage a déjà été réalisé avec un modèle de microclimat lumineux prenant en compte les rediffusions multiples (Chelle, 1997; Chelle *et al.*, 1997; Chelle et Andrieu, 1998). En particulier ce modèle permet le calcul des rapports rouge clair/rouge sombre en tout point du couvert. Il est donc possible d'envisager l'analyse des processus de photomorphogenèse. Le calcul des autres variables du phytoclimat font l'objet de recherches actives à Grignon (M. Chelle). Concernant le modèle de plante, plusieurs voies d'amélioration sont également possibles. D'une part, sur la base des résultats présentés ici et les travaux effectués ailleurs sur les phases d'allongement des limbes (Thonat, 1997; Lafarge, 1998), il semble possible, dans un futur proche d'obtenir un modèle détaillé décrivant l'ensemble des phases d'allongement des organes. D'autre part, il serait intéressant d'améliorer la modélisation de l'apparition des feuilles hors du cornet, car cette variable est facilement mesurable et peut donc constituer un bon moyen de calage du modèle. Pour cela, il faut envisager une modélisation réaliste du cornet, *i.e.* comprendre comment les feuilles s'enroulent puis se déroulent lors de leur développement.

Deuxièmement, ce travail incite à poursuivre la recherche des déterminismes des processus morphogénétiques. Il est tout d'abord possible de s'intéresser au déterminisme des tailles finales sur le maïs, et en particulier celui des feuilles. Une voie serait de chercher à comprendre les relations entre développement végétatif et développement reproducteur. En effet, la relation existant entre la position de la plus grande feuille et le nombre total de feuilles, indique au moins que la transition florale a aussi une influence sur ce gradient. Ensuite, un challenge important peut être de modéliser la croissance d'axes très spécialisés (*e.g.* l'axe d'épis) par les mêmes règles de développement. Une première tentative de ce type a été faite par Perthuis (1997), pour modéliser la sexualisation des axes chez le maïs, sur la base de notre modèle. Il serait également intéressant de comparer les mécanismes trouvés pour la modélisation de l'appareil végétatif du maïs sur d'autres espèces de graminées et à étudier d'autres mécanismes, tel le tallage. Plus fondamentalement, il serait intéressant de considérer plus précisément le fonctionnement des zones de croissance, pour établir par quel mécanisme s'établit la corrélation entre taille de la zone de croissance, vitesse d'allongement et potentialité de croissance.

Enfin, dans la perspective de la réalisation d'un modèle de fonctionnement de culture plus complet, il semble nécessaire d'envisager le couplage de notre modèle, essentiellement centré sur le développement, avec ceux décrivant les autres aspects du fonctionnement (photosynthèse, transferts des assimilats, fonctionnement hydrique...). Ceci peut se faire à plusieurs niveaux. D'une part, le couplage peut simplement consister en l'ajout ou l'amélioration de fonctions pas ou mal prises en compte actuellement. Par exemple, il peut être intéressant d'introduire une modélisation plus réaliste des processus de photosynthèse. De même, notre modèle pourrait être couplé avec le modèle de développement racinaire développé par Mollier (1999). Un second niveau de couplage est de chercher à faire le lien avec des modèles de croissance et de développement basés sur le fonctionnement hydrique et azoté. Dans ce cas, il sera probablement nécessaire de partir d'une version du modèle fondée, non plus sur l'échéancier de croissance, mais sur les processus élémentaires du développement. Il peut être également nécessaire de repenser alors au cadre d'implémentation du modèle. Dans tous les cas, la modélisation architecturale et fonctionnelle du développement nous semble être une voie prometteuse d'intégration et de valorisation des connaissances.

7 Références citées

- Andrieu B.** non publié. Fluxtri: programme de calcul de la distribution du rayonnement sur maquettes informatiques, par la méthode des projections. *INRA, Unité "Environnement et Grandes Cultures", 78850 Thiverval Grignon.*
- Assemat L.** 2000. Compétition et nuisibilité des mauvaises herbes. In: Maillard P, Bonhomme R, eds. *Fonctionnement des peuplements végétaux sous contraintes environnementales.* Paris: INRA éditions, 423-432.
- Ballaré CL.** 1999. Keeping up with the neighbours: phytochrome sensing and other signalling mechanisms. *Trends in Plant Science* **4**, 97-102.
- Ballaré CL, Scopel AL, Sanchez RA.** 1991. Photocontrol of stem elongation in plant neighbourhoods: effects of photon fluence rate under natural conditions of radiations. *Plant, Cell and Environment* **14**, 57-65.
- Barnes PW, Beyschlag W, Ryel R, Flint SD, Caldwell MM.** 1990. Plant competition for light analyzed with a multispecies canopy model. III. Influence of canopy structure in mixtures and monocultures of wheat and wild oat. *Oecologia* **82**, 560-566.
- Barthélémy D.** 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. *Acta Biotheoretica* **39**, 309-323.
- Bastiaans L, Kropff MJ, Kempuchetty N, Rajan A, Migo TR.** 1997. Can simulation models help design rice cultivars that are more competitive against weeds? *Field Crop Research* **51**, 101-111.
- Ben Haj Salah H.** 1996. Analyse de la vitesse de croissance foliaire du maïs (*Zea mays* L.) en conditions climatiques fluctuantes. Conséquences de déficits hydriques dans le sol. *Thèse de doctorat.* Institut National Agronomique Paris-Grignon, Paris, France.
- Ben Haj Salah H, Tardieu F.** 1996. Quantitative analysis of the combined effects of temperature, evaporative demand and light on leaf elongation rate in well-watered field and laboratory-grown maize plants. *Journal of Experimental Botany* **47**, 1689-1698.
- Ben Haj Salah H, Tardieu F.** 1997. Control of leaf expansion rate of droughted maize plants under fluctuating evaporative demand. *Plant Physiology* **114**, 893-900.
- Blaise F.** 1991. Simulation du parallélisme dans la croissance des plantes et application. *Thèse de doctorat.* Université Louis Pasteur, Strasbourg, France.
- Bonhomme R, Ruget F.** 1990. Modélisation du fonctionnement d'une culture de maïs : cas de CORNGRO et CERES-Maize. In: Picard D, ed. *Physiologie et production du maïs.* Paris: INRA éditions, 385-391.
- Bonhomme R, Varlet-Grancher C.** 1978. Estimation of the gramineous crop geometry by plant profiles including leaf width variations. *Photosynthetica* **12**, 193-196.
- Boote KJ, Jones JW, Pickering NB.** 1996. Potential uses and limitations of crop models. *Agronomy Journal* **88**, 704-716.
- Bos HJ.** 1999. Plant morphology, environment, and leaf area growth in wheat and maize. *Thesis.* Landbouw Universiteit, Wageningen.
- Bouman BAM, van Keulen H, van Laar HH, Rabbinge R.** 1996. The 'school of de Wit' crop growth simulation models: a pedigree and historical overview. *Agricultural Systems* **52**, 171-198.
- Brisson N, Mary B, Ripoche D, Jeuffroy MH, Ruget F, Nicoulaud B, Gate P, Devienne-Barret F, Antonioletti R, Durr C, Richard G, Beaudoin N, Recous S, Tayot X, Plenet D, Cellier P, Machel JM, Meynard JM, Delécolle R.** 1998. STICS: a generic model for the simulation of crops and their water and nitrogen balances. 1. Theory and parameterization applied to wheat and corn. *Agronomie* **18**, 311-346.
- Calonne A, Goyeau H, de Vallavieille-Pope C.** 1996. Effects of induced resistance on infection efficiency and sporulation of *Puccinia striiformis* on seedlings in varietal mixtures and on field epidemics in pure stands. *European Journal of Plant Pathology* **102**, 733-742.
- Cao J, Hesketh JD, Zur B, Reid JF.** 1988. Leaf area development in maize and soybean plants. *Biotronics* **17**, 9-15.
- Carberry PS.** 1991. Test of leaf-area development in CERES-Maize: a correction. *Field Crops Research* **27**, 159-167.
- Cellier P, Ruget F, Chartier M, Bonhomme R.** 1993. Estimating the temperature of a maize apex during early growth stages. *Agricultural and Forest Meteorology* **63**, 35-54.
- Chaffey N.** 2000. Physiological anatomy and function of the membranous grass ligule. *The New Phytologist* **146**, 5-21.
- Chelle M.** 1997. Développement d'un modèle de radiosité mixte pour simuler la distribution du rayonnement dans les couverts végétaux. *Thèse de doctorat.* Université de Rennes I, France.
- Chelle M, Andrieu B.** 1998. The nested radiosity model for the distribution of light within plant canopies. *Ecological Modelling* **111**, 75-91.
- Chelle M, Andrieu B, Fournier C.** 1997. Analyse des échanges radiatifs au sein d'un couvert végétal par lancer de rayons stochastique: réflectance bidirectionnelle et micro-climat lumineux dans le couvert. *Physical measurements and signatures in remote sensing. Proceedings of the seventh international symposium.*, Courchevel, France, 7-11 april 1997. Rotterdam: Balkema.
- Cooper PJM.** 1979. The association between altitude, environmental variables, maize growth and yields in Kenya. *Journal of Agricultural Science* **93**, 635-649.
- Cousens R.** 1985. An empirical model relating crop yield to weed and crop density and a statistical comparison

- with other models. *Journal of Agricultural Science* **105**, 513-521.
- Dauzat J, Hautecoeur O.** 1991. Simulation des transferts radiatifs sur maquettes informatiques de couverts végétaux. *Physical measurements and signatures in remote sensing*, Courchevel (France), 14-18 January 1991.
- Davies A, Evans ME, Exley JK.** 1983. Regrowth of perennial ryegrass as affected by simulated leaf sheaths. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* **101**, 131-137.
- Daynard TB, Muldoon JF.** 1983. Plant-to-plant variability of maize grown at different densities. *Canadian Journal of Plant Science* **63**, 45-59.
- de Reffye P, Dinouard P, Barthélémy D.** 1991. Modélisation et simulation de l'architecture de l'Orme du Japon *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino (Ulmaceae): la notion d'axe de référence. In: Edelin C, ed. *L'arbre, biologie et Développement: Naturalia Monspenliensa*, hors série, 251-266.
- de Reffye P, Edelin C, Françon J, Jaeger M, Puech C.** 1988. Plant models faithful to botanical structure and development. *Computer Graphics* **22**, 151-158.
- de Reffye P, Fourcaud T, Blaise F, Barthélémy D, Houllier F.** 1997. A functional model of tree growth and tree architecture. *Silva Fennica* **31**, 297-311.
- de Reffye P, Houllier F.** 1997. Modelling plant growth and architecture: some recent advances and applications to agronomy and forestry. *Current Science* **73**, 984-992.
- Díaz-Ambrona CH, Tarquis AM, Mínguez MI.** 1998. Faba bean canopy modelling with a parametric open L-system: a comparison with the Monsi and Saeki model. *Field Crops Research* **58**, 1-13.
- Drouet JL, Moulia B.** 1996. Spatial re-orientation between successive leaves in maize. *Modelling in Applied Biology: Spatial Aspects*, Brunel University, United-Kingdom, 25-27 June 1996. Wellesbourne: The Association of Applied Biologists.
- Drouet JL, Moulia B.** 1997. Spatial re-orientation of maize leaves affected by initial plant orientation and density. *Agricultural and Forest Meteorology* **88**, 85-100.
- Dwyer LM, Stewart DW, Hamilton RI, Houwing L.** 1992. Ear position and vertical distribution of leaf area in corn. *Agronomy Journal* **84**, 430-438.
- Edmeades GO, Daynard TB.** 1979. The relationship between final yield and photosynthesis at flowering in individual maize plants. *Canadian Journal of Plant Science* **59**, 585-601.
- España ML.** 1997. Simulation de la variation temporelle, directionnelle et spectrale de la réflectance de cultures de maïs à partir d'un modèle dynamique de la structure 3D du couvert. *Thèse de doctorat*. Université de Marne-la-Vallée, France.
- España ML, Baret F, Aries F, Andrieu B.** 1999. Sensitivity of radiative transfer variables calculation to the accuracy of canopy structure description. The case of maize canopy as described by a 3D architecture model. *Agronomie* **19**, 241-254.
- España ML, Baret F, Chelle M, Aries F, Andrieu B.** 1998. A dynamic model of 3D architecture: application to the parameterisation of the clumpiness of the canopy. *Agronomie* **18**, 609-626.
- Evans MS, Poethig RS.** 1995. Gibberellins promote vegetative phase change and reproductive maturity in maize. *Plant Physiology* **108**, 475-487.
- Gallagher JN.** 1979. Field studies of cereal leaf growth : 2. the relation between auxanometer and dissection measurements of leaf extension and their relation to crop leaf area expansion. *Journal of Experimental Botany* **30**, 637-643.
- Godin C, Caraglio Y.** 1998. A multiscale model of plant topological structures. *Journal of Theoretical Biology* **191**, 1-46.
- Godin C, Guédon Y, Costes E, Caraglio Y.** 1997. Measuring and analysing plants with the AMAPmod software. In: Michalewicz MT, ed. *Plants to ecosystems. Advances in computational life sciences*. Collingwood (Australia): CSIRO Publishing, 85-104.
- Goel NS, Knox LB, Norman MN.** 1990. From artificial life to real life : computer simulation of plant growth. *International Journal of General Systems* **18**, 291-319.
- Gosse G, Varlet-Grancher C, Bonhomme R, Chartier M, Allirand JM, Lemaire G.** 1986. Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie* **6**, 47-56.
- Gosse G, Lemaire G, Chartier M, Balfourier F.** 1988. Structure of a lucerne population (*Medicago Sativa* L.) and dynamics of stem competition for light during regrowth. *Journal of Applied Ecology* **25**, 609-617.
- Grant RF.** 1989. Simulation of maize phenology. *Agronomy Journal* **81**, 451-457.
- Grant RF, Hesketh JD.** 1992. Canopy structure of maize (*Zea mays* L.) at different populations: simulation and experimental verification. *Biotronics* **21**, 11-24.
- Grime JP.** 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester: Wiley.
- Guilioni L.** 1993. Modélisation de la température des zones méristématiques d'un plant de maïs (*Zea mays* L.) en phase de croissance initiale. *Mémoire de DAA*. ENSA Montpellier.
- Guilioni L, Cellier P, Ruget F, Nicoulaud B, Bonhomme R.** 2000. A model to estimate the temperature of a maize apex from meteorological data. *Agricultural and Forest Meteorology* **100**, 213-230.
- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB.** 1978. *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Berlin: Springer Verlag.
- Hanan J.** 1997. Virtual plants-integrating architectural and physiological models. *Environmental Modelling & Software* **12**, 35-42.
- Hay RKM, Kemp DR.** 1990. Primordium initiation at the stem apex as the primary event controlling plant development: preliminary evidence from wheat for the regulation of leaf development. *Plant, Cell and Environment* **13**, 1005-1008.
- Hesketh JD, Warrington IJ, Reid JF, Zur B.** 1988. The dynamics of corn canopy development : phytomer ontogeny. *Biotronics* **17**, 69-77.
- Hill TA.** 1977. *The biology of weeds*. London: Edward Arnold.
- Jones CA, Kiniry JR.** 1986. *CERES-Maize, a simulation model of maize growth and development*. College Station: T&M University Press.
- Juguet M, Derieux M, Duburq J-B.** 1986. Variations Observées dans l'état de Développement des Systèmes Foliaire et Racinaire chez la Semence Mûre de Maïs. *Agronomie* **6**, 299-304.

- Kaitaniemi P, Room P, Hanan J.** 1999. Architecture and morphogenesis of grain sorghum, *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Field Crops Research* **61**, 51-60.
- Kasperbauer MJ, Karlen DL.** 1994. Plant spacing and reflected far-red light effects on phytochrome-regulated photosynthate allocation in corn seedlings. *Crop Science* **34**, 1564-1569.
- Keating BA, Wafula BM.** 1992. Modelling the fully expanded area of maize leaves. *Field Crops Research* **29**, 163-176.
- Khouja N.** 1990. Contribution à l'étude de la mise en place foliaire du maïs en relation avec la température. *Thèse de doctorat*. Université de Paris-Sud, Orsay, France.
- Kiniry JR, Bonhomme R.** 1991. Predicting maize phenology. In: Hodges T, ed. *Predicting crop phenology*. Boca Raton: CRC Press, 115-131.
- Kiniry JR, Ritchie JT, Musser RL, Flint EP, Iwig WC.** 1983. The photoperiod sensitive interval in maize. *Agronomy Journal* **75**, 687-690.
- Kiniry JR, Williams JR, Gassman PW, Debaeke P.** 1992. A general, process-oriented model for two competing plant species. *Transactions of the ASAE* **35**, 801-810.
- Kirby EJM, Appleyard M, Simpson NA.** 1994. Co-ordination of stem elongation and Zadoks growth stages with leaf emergence in wheat and barley. *Journal of Agricultural Science* **122**, 21-29.
- Kirby EJM, Faris DG.** 1970. Plant population induced growth correlations in the barley plant main shoot and possible hormonal mechanisms. *Journal of Experimental Botany* **21**, 787-798.
- Koyama H, Kira T.** 1956. Intraspecific competition among higher plants. VIII. Frequency distribution of individual plant weight asymptotique affected by individual plant. *Journal of Biology, Osaka City University Series D* **7**, 73-94.
- Kropff MJ, van Laar HH.** 1993. *Modelling crop-weed interactions*. Wallingford: CAB International.
- Lafarge T.** 1998. Analyse de la mise en place de la surface foliaire du sorgho-grain (*Sorghum bicolor* L.Moench) au champ. *Thèse de doctorat*. Université Paris XI, Orsay, France.
- Lanning SP, Talbert LE, Martin JM, Blake TK, Bruckner PL.** 1997. Genotype of wheat and barley affects light penetration and wild oat growth. *Agronomy Journal* **89**, 100-103.
- Ledent JF, Henkart T, Jacobs B.** 1990. Phénologie du maïs, visualisation de la croissance et du développement. *Revue de l'Agriculture* **43**, 391-408.
- Lejeune P, Bernier G.** 1996. Effect of environment on the early steps of ear initiation in maize (*Zea mays* L.). *Plant, Cell and Environment* **19**, 217-224.
- Lindenmayer A.** 1968. Mathematical models for cellular interaction in development, I and II. *Journal of Theoretical Biology* **18**, 280-315.
- Lindenmayer A, Jürgensen H.** 1992. Grammars of development : discrete-state models for growth, differentiation, and gene expression in modular organisms. In: Rozenberg G, Saloma A, eds. *Lindenmayer systems*. Berlin: Springer-Verlag, 4-21.
- Maas SJ.** 1993. Parametrized model of gramineous crop growth: I. Leaf area and dry mass simulation. *Agronomy Journal* **85**, 348-353.
- Maas SJ.** 1993. Parametrized model of gramineous crop growth: II. Within-season simulation calibration. *Agronomy Journal* **85**, 354-358.
- Malvoisin P.** 1984. Organogenèse et croissance du maître-brin du blé tendre (*Triticum aestivum*) du semis à la floraison.II.- Contrôle des relations entre la croissance et la vascularisation de la tige et des feuilles. Essai de modélisation. *Agronomie* **4**, 587-596.
- Martin GG.** 1988. Cell growth in the maize stem. *Ukrayins'kij Botanichnij Zhurnal* **45**, 35-39.
- Mech R.** 1998. *CPFG version 3.4 User's Manual*. Calgary: The University of Calgary, department of computer science.
- Mech R, Prusinkiewicz P.** 1996. Visual models of plants interacting with their environment. *Proceedings of SIGGRAPH '96*, New Orleans, Louisiana, August 4-9 1996. New York: ACM SIGGRAPH.
- Mollier A.** 1999. Croissance racinaire du maïs (*Zea mays* L.) sous déficience en phosphore. Etude expérimentale et modélisation. *Thèse de doctorat*. Université de Paris-Sud, Orsay.
- Monteith JL.** 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London Series B* **281**, 277-294.
- Monteith JL.** 1996. The quest for balance in crop modeling. *Agronomy Journal* **88**, 695-697.
- Morrison TA, Kessler JR, Buxton DR.** 1994. Maize internode elongation patterns. *Crop Science* **34**, 1055-1060.
- Mouliat B, Fournier M, Guitard D.** 1994. Mechanics and form of the maize leaf: in vivo qualification of flexural behaviour. *Journal of Materials Science* **29**, 2359-2366.
- Mouliat B, Loup C, Chartier M, Allirand JM, Edelin C.** 1999. Dynamics of architectural development of isolated plants of maize (*Zea mays* L.) in a non-limiting environment: the branching potential of modern maize. *Annals of Botany* **84**, 645-656.
- Muchow RC, Carberry PS.** 1989. Environmental control of phenology and leaf growth in a tropically adapted maize. *Field Crops Research* **20**, 221-236.
- Muchow RC, Sinclair TR, Bennett JM.** 1990. Temperature and solar radiation effects on potential maize yield across locations. *Agronomy Journal* **82**, 338-343.
- Nemoto K, Morita S, Baba T.** 1995. Shoot and root development in rice related to the phyllochron. *Crop Science* **35**, 24-29.
- Pagès L, Jordan MO, Picard D.** 1989. A simulation model of the three-dimensional architecture of the maize root system. *Plant and Soil* **119**, 147-154.
- Pagès L, Lescouret F, Bidel L, Pelloux G.** 2000. Utilisation de méthodes orientées objet pour accroître nos capacités à élaborer et utiliser des modèles de fonctionnement de plantes et de peuplements. In: Maillard P, Bonhomme R, eds. *Fonctionnement des peuplements végétaux sous contraintes environnementales*. Paris: INRA éditions, 218-231.
- Parvez MM, Wakabayashi K, Hoson T, Kamisaka S.** 1998. White light-induced sugar distribution controls growth and osmotic properties in the coleoptile and the first leaf in *Zea mays* seedlings. *Physiologia Plantarum* **102**, 1-8.
- Perthuis H.** 1997. Modélisation du tallage du maïs par les L-systèmes. *Mémoire de DESS*. Université Paris V, U.F.R. de Mathématiques et Informatique, Paris.
- Perttunen R, Sievänen R, Nikinmaa E, Salminen H, Saarenmaa H, Väkevä J.** 1996. LIGNUM : a tree model based on simple structural units. *Annals of Botany* **77**, 87-98.

- Plénet D.** 1995. Fonctionnement des cultures de maïs sous contrainte azotée. Détermination et application d'un indice de nutrition. *Thèse de doctorat*. Institut National Polytechnique de Lorraine, Vandoeuvre, France.
- Pommel B, Goytino B, Bonhomme R.** 1995. Effects of seed size, seed position on the parent cob and parental cob size on the leaf area of maize under field conditions. *European Journal of Agronomy* **4**, 363-369.
- Prévot L, Aries F, Monestiez P.** 1991. Modélisation de la structure géométrique du maïs. *Agronomie* **11**, 491-503.
- Prusinkiewicz P.** 1998. Modeling of spatial structure and development of plants: a review. *Scientia Horticulturae* **74**, 113-149.
- Prusinkiewicz P.** 1999. A look at the visual modelling of plants using L-systems. *Agronomie* **19**, 211-224.
- Prusinkiewicz P, Hammel M, Hanan J, Mech R.** 1997. L-systems: from the theory to visual models of plants. In: Michalewicz MT, ed. *Plants to ecosystems. Advances in computational life sciences*. Melbourne: CSIRO Publishing, 1-27.
- Prusinkiewicz P, Hammel M, Hanan J, Mech R.** 1997. Visual models of plant development. In: Rozenberg G, Salomaa A, eds. *Handbook of formal languages*. Berlin: Springer - Verlag.
- Prusinkiewicz P, Lindenmayer A.** 1990. *The algorithmic beauty of plants*. New York.: Springer-Verlag.
- Rapidel B.** 1995. Etude expérimentale et simulation des transferts hydriques dans les plantes individuelles. Application au caféier (*Coffea arabica* L.). *Thèse de doctorat*. Université de Montpellier II, France.
- Remphrey WR, Prusinkiewicz P.** 1997. Quantification and modelling of tree architecture. In: Michalewicz MT, ed. *Plants to ecosystems. Advances in computational life sciences*. Collingwood (Australia): CSIRO Publishing, 45-52.
- Robertson MJ.** 1994. Relationships between internode elongation, plant height and leaf appearance in maize. *Field Crops Research* **38**, 135-145.
- Room PM, Hanan JS, Prusinkiewicz P.** 1996. Virtual plants : new perspectives for ecologists, pathologists, and agricultural scientists. *Trends in Plant Science* **1**, 33-38.
- Room PM, Maillette L, Hanan JS.** 1994. Module and metamer dynamics and virtual plants. *Advances in Ecological Research* **25**, 105-157.
- Rozenberg G, Salomaa A, eds.** 1992. *Lindenmayer Systems. Impacts on theoretical computer science, computer graphics, and developmental biology*. Berlin: Springer-Verlag.
- Ryel RJ, Barnes PW, Beyschlag W, Caldwell MM, Flint SD.** 1990. Plant competition for light analyzed with a multispecies canopy model. I. Model development and influence of enhanced UV-B conditions on photosynthesis in mixed wheat and wild oat canopies. *Oecologia* **82**, 304-310.
- Sharman BC.** 1942. Developmental anatomy of the shoot of *Zea mays* L. *Annals of Botany* **6**, 245-282.
- Siemer EG, Leng ER, Bonnett OT.** 1969. Timing and correlation of major developmental events in maize. *Agronomy Journal* **61**, 14-17.
- Sinclair TR, Seligman NG.** 1996. Crop modelling: from infancy to maturity. *Agronomy Journal* **88**, 698-704.
- Sinoquet H, Cruz P, eds.** 1995. *Ecophysiology of tropical intercropping*. Science Update. Paris: INRA éditions.
- Skinner RH, Nelson CJ.** 1994. Epidermal cell division and the coordination of leaf and tiller development. *Annals of Botany* **74**, 9-15.
- Skinner RH, Nelson CJ.** 1995. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phyllochron. *Crop Science* **35**, 4-10.
- Sonohat Popa G.** 1997. Analyse des variations de structure aérienne de peuplements de maïs dans différentes conditions de compétition intraspecificue. *Thèse de doctorat*. Université Paris XI, Orsay, France.
- Spitters CJT, Toussaint HAJM, Goudriaan J.** 1986. Separating the diffuse and direct component of global radiation and its implications for modeling canopy photosynthesis. Part I. Components of incoming radiation. *Agricultural and Forest Meteorology* **38**, 217-229.
- Stapper M, Arkin GF.** 1980. *CORNF: a dynamic growth and development model for maize (Zea mays L.)*. Texas Agricultural Experimental Station: Rep. no 80-2.
- Steinberg D, Sikora S, Lattaud C, Fournier C, Andrieu B.** 1999. Plant growth simulation in virtual worlds: towards online artificial ecosystems. *Proceedings of the first workshop on artificial life integration in virtual environment (ALIVE1)*, Lausanne (Switzerland), 16 janvier 1999.
- Stewart DW, Dwyer LM.** 1994. A model of expansion and senescence of individual leaves of field-grown maize (*Zea mays* L.). *Canadian Journal of Plant Science* **74**, 37-42.
- Streit C.** 1992. *Graphical user manual*. Switzerland: SIG computer graphics, University of Berne.
- Tetio-Kagho F, Gardner FP.** 1988. Responses of maize to plant population density. 1. Canopy development, light relationships, and vegetative growth. *Agronomy Journal* **80**, 930-935.
- Thaler P, Pagès L.** 1998. Modelling the influence of assimilate availability on root growth and architecture. *Plant and Soil* **201**, 307-320.
- Thiagarajah MR, Hunt LA.** 1982. Effects of temperature on leaf growth in corn (*Zea Mays*). *Canadian Journal of Botany* **60**, 1647-1652.
- Thonat C.** 1997. Analyse de la variabilité de la croissance foliaire de plantes de maïs bien irriguées et fertilisées. *Mémoire de DESS*. Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, France.
- Tollenaar M.** 1989. Genetic improvements in grain yield of commercial maize hybrids grown in Ontario from 1959 to 1988. *Crop Science* **29**, 1365-1371.
- Tollenaar M, Hunter B.** 1983. A photoperiod and temperature sensitive period for leaf number of maize. *Crop Science* **19**, 457-460.
- Warrington IJ, Kanemasu ET.** 1983. Corn growth response to temperature and photoperiod. II Leaf-initiation and leaf-appearance rates. *Agronomy Journal* **75**, 755-761.
- Weaver SE.** 1996. Simulation of crop-weed competition : Models and their applications. *Phytoprotection* **77**, 3-11.
- Whisler FD, Acock B, Baker DN, Fye RE, Hodges HF, Lambert JR, Lemmon HE, McKinion JM, Reddy VR.** 1986. Crop simulation models in agronomic systems. *Advances in agronomy* **40**, 141-208.
- White J.** 1979. The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics* **10**, 109-145.

- Wilson RE, Laidlaw AS.** 1985. The role of the sheath tube in the development of expanding leaves in perennial ryegrass. *Annals of Applied Biology* **106**, 385-391.
- Yoda K, Kira T, Ogawa H, Hozumi K.** 1963. Intraspecific competition among higher plants. XI. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Biology, Osaka City University* **14**, 107-129.
- Zur B, Reid JF, Hesketh JD.** 1989. The dynamics of maize canopy development, 1. leaf ontogeny. *Biotronics* **18**, 55-66.

Liste des publications relatives à la thèse

Revue scientifique à comité de lecture

1. **Fournier C.**, Andrieu B. - 1998 - A 3D architectural and process-based model of maize development. *Annals of Botany*, 81, 233-250.
2. **Fournier C.**, Andrieu B. - 1999 - ADEL-maize: an L-system based model for the integration of growth processes from the organ to the canopy. Application to regulation of morphogenesis by light availability. *Agronomie*, 19, 313-327.
3. **Fournier C.**, Andrieu B. - 2000 - Dynamics of the elongation of internodes in maize (*Zea Mays L.*): Analysis of phases of elongation and their relationships to phytomer development. *Annals of Botany*, 86, 551-563.
4. **Fournier C.**, Andrieu B. - 2000 - Dynamics of the elongation of internodes in maize (*Zea Mays L.*). Effects of a shade treatment on elongation patterns, *Annals of Botany*, 86, 1127-1134.

Chapitre d'ouvrage

5. **Fournier C.**, Andrieu B. - 2000 - Utilisation de l'approche L-système pour l'intégration organe - plante - peuplement: le modèle ADEL-maize. In "Fonctionnement des peuplements végétaux sous contraintes environnementales", P. Maillard, R. Bonhomme. (eds), Les Colloques n°93, INRA Editions: Paris, 201-215.

Diplômes

6. **Fournier C.** - 1995 - Introduction des réponses écophysiological à la température dans un modèle de plante à base de L-système. *Mémoire de DEA*, INA-PG - INRA: Unité de Recherches en Bioclimatologie de Thiverval-Grignon, 40 p.

Actes de colloques

7. **Fournier C.**, Andrieu B. - 1997 - Utilisation de l'approche L-système pour la modélisation architecturale du développement du maïs. In: "*Modélisation architecturale*", B. Andrieu (ed.), Séminaire INRA, Paris, 10-12 mars 1997, INRA Département de Bioclimatologie, 203-211.
8. Chelle M., Andrieu B., **Fournier C.** - 1997 - Analyse des échanges radiatifs au sein d'un couvert végétal par lancer de rayons stochastique: réflectance bidirectionnelle et microclimat lumineux dans le couvert. In: « *Physical Measurements and Signatures in Remote Sensing* », G. Guyot et T. Phulpin (eds.) 7th International Symposium, Courchevel (FRA), 07-11 avril 1997, A.A. Balkema, Rotterdam (NLD), 193-199.
9. Steinberg D, Sikora S., Lattaud C., **Fournier C.**, Andrieu B. - 1999- Plant growth simulation in virtual worlds : towards online artificial ecosystems. Proceedings of the workshop on Artificial life integration in virtual environments, Lausanne (Switzerland), 13-17 september 1999. p 19-25.

Annexes

Annexe I: Implémentation informatique du modèle

Annexe II: A 3D architectural and process-based model of maize development (publié dans *Annals of Botany*).

Annexe III: ADEL-maize: a L-system based model for the integration of growth processes from the organ to the canopy. Application to regulation of morphogenesis by light availability (publié dans *Agronomie*).

Annexe IV: Dynamics of the elongation of internodes in maize (*Zea Mays* L.): Analysis of stages of elongation and their relationships to phytomer development (publié dans *Annals of Botany*).

Annexe V: Dynamics of the elongation of internodes in maize (*Zea Mays* L.). Effects of a shade treatment on elongation patterns (publié dans *Annals of Botany*).