



Essai sur la modélisation des interactions entre la croissance et le développement d'une plante- Cas du modèle GreenLab

Amélie Mathieu

► To cite this version:

Amélie Mathieu. Essai sur la modélisation des interactions entre la croissance et le développement d'une plante- Cas du modèle GreenLab. Mathématiques [math]. Ecole Centrale Paris, 2006. Français. NNT: . tel-00124839

HAL Id: tel-00124839

<https://theses.hal.science/tel-00124839>

Submitted on 16 Jan 2007

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.



Thèse pour obtenir le grade de :

DOCTEUR DE L'ÉCOLE CENTRALE PARIS

SPÉCIALITÉ : MATHÉMATIQUES APPLIQUÉES

présentée par

Amélie ROSTAND-MATHIEU

**ESSAI SUR LA MODÉLISATION DES INTERACTIONS
ENTRE LA CROISSANCE ET LE DÉVELOPPEMENT
D'UNE PLANTE
CAS DU MODÈLE GREENLAB**

soutenue le 23 mars 2006, devant le jury composé de :

M. Daniel	BARTHÉLÉMY	Rapporteur
M. Paul-Henry	COURNÈDE	
M. Maurice	GOURSAT	Président
M. François	HOULLIER	Rapporteur
M. Jérémie	LECOEUR	
M. Philippe	de REFFYE	Directeur de thèse
M. Cyril	SOLER	

Remerciements

Cette thèse a été effectuée au sein du laboratoire de Mathématiques Appliquées aux Systèmes de l'Ecole Centrale Paris. Je remercie Christian Saguez pour son accueil, Sylvie Dervin pour son aide lors des démarches administratives et tous les membres du laboratoire qui contribuent à en faire un lieu de travail agréable.

Je remercie le CIRAD, et particulièrement le département AMAP, pour leur participation aux travaux de cette thèse. Je remercie ceux qui n'ont pas hésité à consacrer du temps à apporter leur point de vue d'agronome ou de botaniste, et plus spécifiquement ceux qui ont contribué à la mise en application du modèle : You Hong Song, Michaël Dingkuhn et Delphine Luquet pour les expériences sur le riz, E. Nicolini pour sa grande aide lors des récoltes des mesures faites sur le hêtre, Christian Cilas pour sa collaboration sur l'étude du caféier. Ma gratitude va plus particulièrement Daniel Barthélémy qui a accepté le rôle de rapporteur.

Je remercie François Houllier d'avoir bien voulu être rapporteur, ainsi que Jérémie Lecoeur et Cyril Soler pour leur participation à mon jury de thèse.

Je remercie l'INRIA pour son soutien lors de ma thèse, dans le cadre de l'équipe Digiplante. Merci à Maurice Goursat d'avoir accepté de présider le jury de ma thèse.

Ma gratitude va aussi à tous les chercheurs que j'ai pu rencontrer pendant cette thèse, qui m'ont fait part de leurs passions de recherche, et n'ont pas hésité à consacrer du temps à répondre mes questions. Je tiens à remercier profondément Philippe de Reffye pour la direction de cette thèse, qu'il a menée avec une grande disponibilité. Son enthousiasme permanent m'a permis de découvrir le domaine de la modélisation des plantes, et un monde de recherche passionnant. Je remercie Paul-Henry Cournède pour ses précieux conseils, son implémentation informatique du modèle sans laquelle ce travail n'aurait pu aboutir et son soutien au long de ces trois années. D'une manière générale, je tiens à remercier ceux qui accompagnent les améliorations du modèle GreenLab, participent au développement de *Digiplante*.

Je remercie enfin tous ceux qui m'ont accompagné et soutenu pendant ces années : Victor, Philippe et Bénédicte, mes parents et ma famille (merci Grégoire!).

Résumé

Le modèle GreenLab de croissance de plantes s'intéresse au fonctionnement et à l'architecture de la plante. Basé sur des observations botaniques, dans la suite historique des modèles AMAP, il est écrit sous la forme d'un système dynamique discret. Les travaux de cette thèse s'inscrivaient dans un cadre d'amélioration du modèle.

Le but est de modéliser les interactions entre la production de matière et le développement de la structure de la plante. En fonction des conditions extérieures, la plante produit plus ou moins de matière, ce qui a une influence sur le nombre d'organes créés (feuilles, fruits), sur le nombre et la vigueur de ses branches ainsi que sur les caractéristiques fonctionnelles de certaines organes (durée de vie). La prise en compte de ces phénomènes permet de représenter les différentes phases de croissance d'un arbre (phase d'installation, phase linéaire de croissance, phase de vieillissement) ou les capacités d'adaptation (plasticité architecturale) d'une plante dans son environnement.

Un formalisme mathématique est introduit pour écrire le système dynamique de croissance de la plante. Celle-ci est modélisée de manière discrète, par un système d'équations de récurrence, dont nous détaillons l'écriture sur chaque pas de temps. Quelques études théoriques de comportements sont ensuite menées sur des plantes modèles (comportement à la limite, influence des paramètres).

Des applications pour ajuster le modèle à des plantes réelles sont proposées dans la dernière partie de cette thèse. Elles ont été choisies pour illustrer diverses possibilités du modèle. Les résultats obtenus sont assez satisfaisants, et permettent de reproduire le comportement moyen d'une plante dans son environnement.

Table des matières

I	Modèle de Croissance	19
1	Les principes du modèle GreenLab	21
1.1	Introduction	21
1.2	Un système dynamique discret	22
1.2.1	Définition d'un cycle	22
1.2.2	Ecriture simplifiée du système	25
1.3	Organogenèse	26
1.3.1	Définition et modélisation	26
1.3.2	Eléments constitutifs de la plante	28
1.4	Photosynthèse	31
1.4.1	Environnement	31
1.4.2	Modèle hydraulique	33
1.4.3	Répartition des assimilats	35
1.5	Morphogenèse	40
1.5.1	Dimensions des organes	40
1.5.2	Règles géométriques	41
1.6	Le modèle stochastique	43
1.7	La Rétroaction dans le modèle GreenLab	44
1.7.1	Effets sur l'organogenèse	46
1.7.2	Effets sur les caractéristiques fonctionnelles	50
1.7.3	Nouvelle définition du cycle	52
1.8	Conclusion	53
2	Etude mathématique et numérique du modèle	55
2.1	Mise en équation de l'organogenèse	55
2.1.1	La méthode des sous-structures	55
2.1.2	Définition d'une grammaire	57
2.1.3	Calcul des résistances hydrauliques par la méthode des sous-structures	59
2.1.4	Exemple de calcul de résistances	60
2.2	Formalisme de description de la photosynthèse	66
2.2.1	Définition de variables	66
2.2.2	Calcul du nombre d'organes	67

2.2.3	Calcul de la production	69
2.2.4	Répartition de la matière	70
2.2.5	Détermination du nombre de bourgeons actifs	74
2.2.6	Répartition de la matière à l'intérieur d'un bourgeon	76
2.2.7	Résumé des équations de récurrence	79
2.3	Comportement d'une plante mono-tige	81
2.3.1	Ecriture du système	82
2.3.2	Rétroaction de la photosynthèse sur l'organogenèse	82
2.3.3	Avec interaction de la photosynthèse sur le fonctionnel	90
2.3.4	Plante avec rétroaction totale	98
2.4	Interactions sur la topologie chez un arbre branché	100
2.4.1	Hypothèses et notations	100
2.4.2	Equations générales	101
2.4.3	Comportement d'une plante de topologie fixée	102
2.4.4	Démarrage des bourgeons	107
2.4.5	Nombre variable de métamères	116
2.4.6	Durée de vie des branches	122
2.4.7	Rétroaction totale	124
2.5	Réitérations	125
2.5.1	Modèle de Leeuwenberg	126
2.5.2	Modèle de Rauh	132
2.5.3	Influence de la croissance secondaire	135
2.6	Rapports de rythme	137
2.6.1	Principes	137
2.6.2	Mise en équation	138
2.7	Conclusion	141
3	Gradients morphogénétiques chez les arbres	143
3.1	Phase d'installation	144
3.1.1	Fructification	144
3.1.2	Métamorphose des unités de croissance	146
3.1.3	Ramification	147
3.2	Phase de vieillissement	149
3.2.1	Formation de réitérations	149
3.2.2	Résistances hydrauliques	149
3.3	Effets de l'environnement sur la croissance	150
3.4	Conclusion	152

II Applications 153

4	Ajustement du modèle aux plantes réelles	155
4.1	Généralités	155
4.2	Procédures d'ajustement dans le modèle GreenLab	157
4.2.1	Paramètres cachés du modèle	157
4.2.2	Définition d'une fonction coût	158
4.2.3	Identification des paramètres	159
4.3	Méthodes d'optimisation	159
4.3.1	Méthodes des moindres carrés	160
4.3.2	Méthodes heuristiques	162
4.4	Conclusion	164
5	Le riz	165
5.1	Présentation des données	165
5.1.1	Mesures effectuées	165
5.1.2	Topologies des plantes	166
5.1.3	Allométries et Puits	167
5.1.4	Procédure d'ajustement	167
5.2	Ajustement du Riz monocaule	168
5.3	Ajustement du Riz tallé	171
5.3.1	Description de l'ajustement	171
5.3.2	Résultats à topologie fixée	173
5.3.3	Influence de la rétroaction	177
5.4	Perspectives	179
6	Le caféier	181
6.1	Généralités	181
6.1.1	Croissance du caféier	181
6.1.2	Présentation des données	182
6.2	Résultats sur caféiers non branchés	183
6.2.1	Caféier sans ablation de feuilles	183
6.2.2	Caféier avec ablation d'une feuille sur deux	186
6.2.3	Comparaison des deux plantes	187
6.3	Résultats sur caféiers branchés	189
6.3.1	Cas témoins de la variété Caturra	189
6.3.2	Caféier branché avec ablation d'une feuille sur deux	196
6.3.3	Conclusion	200

7	Le hêtre	203
7.1	Introduction	203
7.2	Analyse des mesures	205
7.2.1	Présentation des données	205
7.2.2	Hypothèses de modélisation	205
7.3	Hêtres non ramifiés	206
7.3.1	Données disponibles	206
7.3.2	Ajustement sur les données	206
7.4	Résultats sur hêtres ramifiés	212
7.4.1	Présentation des données	212
7.4.2	Résultats des ajustements	213
7.5	Conclusion	217
III	Annexes	223
A	Notations	225
B	Modèle mono-tige - Interactions sur l'organogenèse	229
C	Résolution de l'équation $x = \lfloor ax + b \rfloor$	231
D	Calcul du nombre d'organes dans un modèle de Rauh à topologie fixée	235
E	Etude de suite	237

Introduction

A l'heure où la productivité et l'économie des ressources (développement durable) sont des préoccupations majeures, il est important de développer des outils rationnels de prévision et d'aide à la décision pour l'agriculture et la foresterie. Les travaux de cette thèse se situent dans une dynamique de développement de modèles mathématiques fiables pour la simulation et l'optimisation des cultures. De tels modèles cherchent à reproduire la croissance d'une plante ou d'un ensemble de plantes en interaction avec l'environnement, à déterminer l'influence que peut avoir tel ou tel facteur, et à terme à faire des prédictions de culture. Un des apports de ces modèles est la possibilité «de faire des expériences agronomiques virtuelles en extrapolant le développement de l'arbre par rapport à une situation donnée ou en interpolant par simulation entre deux situations contrôlées »([Barczi et al., 1997]).

Cependant, modéliser la croissance des plantes reste un défi, en raison de nécessaires collaborations et confrontations entre plusieurs disciplines. En effet, lors de la conception d'un tel modèle, il faut réunir des connaissances botaniques, agronomiques, écophysiologiques. Selon les objectifs visés, il faut en extraire les éléments essentiels et en faire une synthèse. Ensuite, la validation et l'exploitation efficace des données et des résultats passent par une implémentation informatique du modèle. De plus, l'introduction d'un formalisme mathématique dans certains modèles permet de vérifier leurs comportements et de mener des études plus approfondies (contrôle optimal, sensibilité aux paramètres).

Les plantes observées sont le résultat d'un génotype ayant évolué dans un environnement donné auquel s'ajoutent des effets aléatoires. Ce sont des systèmes complexes, issus de la combinaison de plusieurs phénomènes microscopiques, dont seule une partie est identifiée par les botanistes. Les observations macroscopiques sont l'intégration de plusieurs de ces phénomènes microscopiques. Pour la modélisation, l'échelle d'intégration dépend du niveau de détail souhaité. Tous les mécanismes ne peuvent généralement pas être pris en compte pour des raisons de connaissances ou de coûts. L'un des rôles du modélisateur est de distinguer, dans un vaste domaine d'érudition, ce qui peut être intéressant de ce qui est soit inadapté soit trop coûteux compte-tenu de ses buts. Il est important ensuite que ces choix soient validés par différents types d'utilisateurs.

De nombreux modèles de croissance de plantes sont développés, avec un essor depuis les années 1970 ([Varenne, 2003]). Il n'existe pas de réelle uniformisation entre eux,

malgré quelques aspects communs (par exemple modélisation de phénomènes similaires repris dans [Le Roux et al., 2001]). Des formalismes se développent pour permettre l'intégration des modèles sur une base commune : L-systèmes ([Lindenmayer, 1968]), encodage multi-échelle des architectures de plantes pour une standardisation de la représentation des structures de plante ([Godin and Caraglio, 1998]). Une première volonté de collaboration entre différents modèles se traduit par la mise en place d'outils génériques tels que CAPSIS ([Coligny et al., 2004], plate-forme qui a vocation à regrouper dans un même logiciel différents modèles de prédiction de l'évolution des peuplements forestiers), ou STICS (modèle de culture adaptable à différents types de culture selon les entrées et sorties données par l'utilisateur [Brisson et al., 2003]).

Cependant, la plupart des modèles, développés pour des besoins propres et dévolus à des applications spécifiques, sont loin de normes potentielles. Il est possible de distinguer plusieurs approches ([Reffye (de) and Houllier, 1997]) : les modèles morphologiques ou géométriques (soit statiques pour visualiser une plante à un instant donnée ([Godin et al., 1999]), soit dynamiques pour générer la croissance des plantes en 3D fidèlement à la botanique), et les modèles agronomiques ou 'process-based'(PBM) qui ne considèrent la plante qu'à travers sa production de biomasse. Que ce soit pour les modèles morphologiques ou les modèles fonctionnels, il existe différents types de sous-modèles : empiriques, c'est-à-dire cherchant principalement à reconstruire la structure en s'ajustant aux données récoltées, ou mécaniques, qui insistent plus sur les processus qui ont conduit à cette structure de la plante et contribuent à notre compréhension des processus.

Les modèles géométriques, dont une description plus détaillée peut être trouvée dans [Prusinkiewicz, 1998], cherchent à représenter la structure spatiale de l'arbre et son développement dans l'espace. L'image de synthèse est une des grandes applications de ce type de modèle. A partir de la connaissance de l'évolution de la structure d'une espèce, des études de croissance de plantation à grande échelle peuvent être menées. Dans [Kurth, 1994b], l'auteur prône une intégration de ces modèles spécialisés sur une base commune et présente de nombreuses approches de modèles morphologiques que nous détaillons dans la suite : self-similarity ([Aono and Kunii, 1984]), iterated function system ([Barnsley, 1988]), systèmes de Lindenmayer aussi notés L-systèmes ([Lindenmayer, 1968]), automates (moteurs AMAP, [Reffye (de) et al., 1988], [Jaeger and Reffye (de), 1992]),...

La notion d'iterated function system est basée sur l'hypothèse suivante : si un objet peut être décomposé en un nombre fini de copies réduites de lui-même, il peut être entièrement décrit par l'ensemble des transformations qui associe l'objet à une de ces parties. Selon [Prusinkiewicz and Hammel, 1991], leur utilisation peut donner de beaux résultats graphiques, notamment pour la description des structures branchées ou des inflorescences. Cependant, même s'il existe quelques modèles d'allocation basés sur la structure fractale d'un arbre ([Nygren et al., 2004]), la prise en compte de processus biologiques est en général difficile.

Le formalisme des L-systèmes, introduit en 1968 par A. Lindenmayer est un mécanisme de réécriture sur des chaînes de caractères : chaque caractère d'un objet initial est peu à peu remplacé par un ensemble de caractères, souvent plus complexe, selon des règles de production. Cette méthode a beaucoup été utilisée pour la description de la topologie des plantes : chaque type d'organes est décrit par un caractère. Une plante peut dériver d'une autre en remplaçant chaque segment selon les lois de production. Selon [Prusinkiewicz and Lindenmayer, 1990], les L-systèmes peuvent jouer un rôle important dans la simulation biologique du développement des arbres et la synthèse d'images réalistes. D'un point de vue purement graphique, les L-systèmes peuvent être utilisés pour modéliser et visualiser les organes. Les règles de production ont été étendues à des applications spécifiques au domaine de la modélisation des plantes ([Prusinkiewicz et al., 1997]). Par exemple, l'introduction de règles de production sensibles au contexte permet de modéliser l'influence des flux de nutriments ou de biomasse dans la plante. De nombreux L-systèmes ont été mis en place pour représenter différents types de plante, avec une volonté grandissante d'intégrer des connaissances physiologiques : plantes herbacées (structure topologique, changements qualitatifs comme des effets de l'environnement, développement d'inflorescences dans [Prusinkiewicz et al., 1988]), applications aux cas du pin ([Dzierzon, 2004]), du cotonnier ([Hanan, 2004]), du maïs ([Fournier and Andrieu, 1999]). Cependant, il est relativement difficile d'écrire un L-système, car une plante est modélisée à partir du processus qui y mène.

Une autre approche de modèle morphologique de croissance des plantes est celle des différentes générations des modèles AMAP décrite dans [Barthélémy et al., 1995]. Les règles du modèle sont basées sur des descriptions botaniques des plantes. La première version d'AMAP permet de programmer le devenir des méristèmes et leurs différenciations progressives grâce à la notion d'axe de référence (voir [Barczi et al., 1994]). Le logiciel AMAPSim ([Barczi et al., 1997]) permet de construire «une maquette végétale tridimensionnelle la plus fidèle possible aux relevés sur le terrain ». Une plante est considérée comme le résultat du fonctionnement d'une population de méristèmes qui subissent des tests d'accroissements. Ensuite, AMAPpara a été développé pour intégrer des connaissances physiologiques : informations sur la grosseur des axes et les interactions entre arbres avec, en outre, un module permettant de simuler l'évolution de la structure d'un point de vue mécanique ([Reffye (de) et al., 1997a]). Les améliorations successives du moteur AMAP fournissent un exemple de modèle géométrique auquel a été peu à peu ajouté divers modules de physiologie pour modéliser également le fonctionnement photosynthétique d'un arbre et son développement.

Il existait en effet de nombreux modèles agronomiques qui s'intéressaient aux productions surfaciques des cultures, ou à leur rendement, mais sans intégrer de connaissances architecturales. Dans ces approches, la plante est considérée comme un ensemble de compartiments (feuilles, bois, racines). La production est calculée par résolution d'équations de photosynthèse, respiration, allocation, tout en tenant compte des condi-

tions environnementales. Souvent, les cultures sont considérées comme un peuplement homogène. La plupart de ces modèles agronomiques ont été développés pour modéliser des recherches en serres, mais aussi des cultures extérieures, et sont souvent dédiés à un type particulier de culture. Leur but est d'aider à la prise de décision en cours d'année, d'analyser les risques pluri-annuels, de faire des prévisions de culture, et de définir les futurs besoins de recherche.

Par exemple, TOMGRO ([Gary et al., 1995]) est un modèle de croissance de plants de tomates. La plante est représentée par l'ensemble des 7 variables d'état suivantes : surface foliaire, nombre et poids de matière des entrenœuds, feuilles et fruits. Un système d'équations lie entre elles ces variables pour calculer la production et la répartition de matière fraîche. Les expériences en serre permettent de définir la réaction de la plante aux variations de climat ([Bertin and Gary, 1993]). L'architecture n'est prise en compte que par l'intermédiaire de l'effet de la position d'un organe sur son puits. L'organogenèse consiste en un calcul de vitesse d'apparition des nouveaux nœuds, mais le principe en est difficilement généralisable à d'autres types de plante. Assez similaire, TOMSIM est un modèle de croissance mécanique pour les tomates en serre. La production quotidienne s'obtient par intégration sur le pas de temps de la production élémentaire. Celle-ci est calculée comme le produit d'un coefficient de rendement de la conversion des assimilats en matière sèche et de la différence de l'assimilation par respiration et du coût de maintenance. La matière est ensuite répartie entre les organes selon leur taux de croissance potentiel. Une étude comparée des modèles TOMSIM et TOMGRO est proposée dans [Bertin and Heuvelink, 1993].

Un autre exemple est celui du modèle CERES-MAÏZE ([Jones and Kiniry, 1986]). Les équations de production et de répartition sont écrites pour chaque étape du développement de la plante, de l'apparition des premières feuilles au remplissage des grains. Cela peut donc difficilement être adapté à d'autres types de plantes. Les taux de développement sont déterminés en fonction de la température et de la lumière. Ils permettent de définir les transitions entre les différentes étapes. L'initiation des primordia est fonction du temps thermique. La production d'une feuille dépend du PAR lui-même calculé à partir de la radiation solaire. Mais la sensibilité du modèle aux données climatiques semble grande, ce qui réduit sa fiabilité.

La plupart des modèles sont dédiés à des espèces particulières, comme par exemple GOSSYM pour le cotonnier([Baker et al., 1983]), EPIC([Williams et al., 1989]), ARC-WHEAT ([Weir et al., 1984]). Il existe cependant des approches plus générales comme celle présentée dans [Brisson et al., 2003]. Le modèle correspondant, STICS, est basé sur la collaboration entre divers groupes dans le but d'être adapté à différents types de cultures. Sur un pas de temps quotidien sont calculés les paramètres environnementaux et le comportement de la culture entière. Seules les données d'entrée varient en fonction de la culture modélisée (durée des différentes étapes,...).

Dans [Le Roux et al., 2001], l'auteur reprend les grandes lignes des modèles basés sur le fonctionnement carboné, puis montre comment ils se révèlent souvent insuffisants.

Tous tiennent compte des mêmes phénomènes qui présentent une certaine constance inter-espèces : photosynthèse, respiration (maintenance et croissance), dynamique de réserves, allocation des assimilats. Mais peu de modèles s'intéressent aux effets de l'architecture sur la croissance. L'auteur précise qu'une meilleure prise en compte des effets de l'architecture sur la croissance, de la dynamique des réserves et de la représentation des effets racinaires permettrait d'améliorer la fiabilité de ces modèles. Dans [Kurth, 1994b], l'auteur faisait déjà le constat d'un manque d'intérêt pour la morphologie dans les modèles agronomiques existants, en partie dû à l'opinion que l'inclusion de détails 3D rendrait un modèle inefficace ou ingérable. Il insiste cependant sur l'importance de l'intégration de données morphologiques pour permettre notamment une meilleure prise en compte des interactions entre la plante et son environnement lors de la croissance (interception de la lumière, mécanique de l'arbre, compréhension de l'architecture hydraulique, modélisation des échanges de matière dans des écosystèmes forestiers). De plus, outre sa production, la forme de la plante peut aussi avoir une certaine importance dans les modèles (par exemple en ce qui concerne l'étude de la qualité ornementale chez les plantes, [Heuvelink et al., 2004]).

Comme cela est précisé dans [Reffye (de) and Houllier, 1997], une tendance à combiner les deux types de modèles se confirme aujourd'hui (mise en place de colloques internationaux sur les modèles structure-fonction, FSPM) pour pallier aux déficits des uns et des autres. Cela est sans doute lié au fait que les modèles morphologiques deviennent de plus en plus puissants, notamment en termes de précision et temps de calcul, ce qui facilite l'intégration de données supplémentaires. Les modèles structure-fonction (SFM) sont issus des modèles cités précédemment par combinaison des modèles photosynthétiques et des modèles morphogénétiques. Ils offrent donc la possibilité d'étudier de nouveaux phénomènes. Ils ont été définis dans [Sievänen et al., 2000] de la façon suivante :

Les modèles structure-fonction contiennent la description des processus métaboliques qui sont combinés dans la présentation de la structure 3D de la plante. La structure architecturale de l'arbre est présentée sur la base d'un petit nombre d'unités élémentaires. La structure dynamique de l'arbre est basée sur la prolifération et la croissance des ces unités élémentaires, et est affectée par le processus métabolique.

L'appellation modèle structure-fonction regroupe elle-même un certain nombre de modèles différents : du plus empirique au plus mécanique par exemple. Mais il existe certains principes de base communs comme dans le mécanisme d'allocation des assimilats ([Lacointe, 2000]). En général, on cherche à introduire des données architecturales dans un modèle purement photosynthétique, mais l'inverse existe aussi.

Nous avons déjà cité en exemple le modèle AMAP, et principalement AMAPPara qui intègre des données sur le volume des organes. ECOPHYS est un modèle de croissance du peuplier ([Rauscher et al., 1990]) permettant de prédire la hauteur et le diamètre des arbres à partir de données génétiques et de paramètres environnementaux.

Le modèle LIGNUM ([Perttunen et al., 1996]) décrit simultanément le métabolisme et la structure spatiale de l'arbre par un modèle discret de pas de temps d'un an (spécifique aux arbres). L'unité de modélisation est le «tree segment», section d'arbre entre deux points de branchement. Le développement de la structure est contrôlé par les bourgeons qui sont susceptibles de créer de nouveaux segments, des points de branchements et des bourgeons. Les mécanismes de photosynthèse, respiration, sénescence et croissance sont inclus dans l'équilibre carboné. La production annuelle est la somme des productions des différents segments, calculées à partir de la production annuelle d'une unité de masse de feuillage (fonction de la lumière). Le nombre de nouveaux segments est déterminé à partir des segments parents. La croissance des organes se fait au niveau de l'arbre : la production est utilisée pour la construction de nouveaux segments, l'ajout de cernes aux segments existants, et l'augmentation du système racinaire. La croissance est donc itérative : la production de biomasse dépend du volume des organes, qui lui-même dépend de la production du cycle précédent. Ces concepts permettent une modélisation assez générale en terme d'espèces et une description de la structure complète suffisamment détaillée.

Un autre modèle discret structure-fonction de croissance de plantes est le modèle GreenLab, dont l'initiative revient à P. de Reffye (voir [Reffye (de) and Hu, 2003]) et qui hérite de nombreux concepts développés dans AMAP. Il fonctionne de manière itérative : le nombre d'organes, calculé à partir de règles d'organogenèse, détermine la production de biomasse qui est répartie selon un modèle proportionnel d'allocation ([Warren-Wilson, 1972]) pour produire de nouveaux organes, et ainsi de suite. Dans la suite historique des modèles AMAP, il est dédié à toutes les espèces de plante. Un des avantages du modèle est sa méthode de construction de la morphogenèse de la plante basée sur la notion de similarité entre différentes structures de la plante ([Yan et al., 2002]). Elle accélère la simulation de la croissance de la plante et permet de tester rapidement différentes hypothèses, ou d'utiliser des techniques d'optimisation sur le modèle par exemple. En outre, un formalisme mathématique a été développé ([Reffye (de) et al., 2003]) qui permet de contrôler les résultats donnés par le moteur de simulation, et de mieux comprendre les divers phénomènes entrant en compétition lors de la croissance de la plante. Sur cette base, un logiciel d'estimation des paramètres cachés du modèle a été développé ([Zhan et al., 2003]). Il est utilisé lors de l'application à des plantes réelles (maïs [Guo et al., 2006], tournesol [Guo et al., 2003]).

Les travaux de cette thèse ont pour but de prendre en compte les interactions structure-fonction dans ce modèle, c'est-à-dire de modéliser la plasticité architecturale d'une plante dans son environnement, en introduisant des rétroactions dans le système dynamique. Dans la précédente version du modèle ([Yan et al., 2004]), la structure topologique d'une plante est indépendante du taux de croissance de la plante. Autrement dit, un bourgeon d'un âge physiologique donné a le même comportement quel que soit l'âge chronologique de la plante : il va toujours engendrer une unité de croissance de topologie prédéfinie. En réalité, la croissance d'une plante passe par plusieurs phases

distinctes qui ont été décrites dans [Barthélémy et al., 1995] : phase d'installation, phase linéaire de croissance, phase de vieillissement. Lors de la première phase par exemple, la mise en place des branches est progressive. Dans [Nicolini and Chanson, 1999], les auteurs donnent l'exemple du hêtre qui met en place des rameaux de plus en plus grands et ramifiés à mesure que l'axe principal grandit. L'apparition des axes sur les unités de croissance ne se fait que lorsque celles-ci ont dépassé un certain seuil de développement. Dans [Stafstrom, 1995], l'auteur explique cela par la compétition interne entre les branches d'une plante : leurs apparitions simultanées entraîneraient une compétition trop forte pour les ressources et par là une diminution de la vigueur de la plante. Le but des travaux de cette thèse est l'étude de ces phénomènes d'interactions entre la croissance et le développement, et leur modélisation dans le cadre du modèle GreenLab.

Dans une première partie, nous expliquons le fonctionnement du modèle GreenLab, en présentant particulièrement les nouveautés apportées par ces travaux.

Dans le premier chapitre de cette partie, nous présentons plus en détail les hypothèses botaniques et physiologiques du modèle GreenLab. La croissance des plantes est discrétisée par un pas de temps appelé cycle de croissance, qui correspond à la durée nécessaire à un méristème pour mettre en place un certain nombre d'organes. Il dépend du type de plante, et souvent des conditions de croissance. A chaque cycle, les organes sont mis en place selon des règles d'organogenèse prédéfinies. Une certaine quantité de biomasse est produite par les organes sources et répartie entre les différents organes demandeurs, selon un modèle d'allocation précisé dans le chapitre. Enfin, nous décrivons les choix de modélisations faits lors de l'introduction des interactions entre la photosynthèse et l'organogenèse dans le modèle GreenLab. La plasticité de la plante dans son environnement peut se traduire soit par une modification de sa topologie, soit par une transformation des caractéristiques fonctionnelles de ses organes. Nous avons tâché, aux vues des observations, de les prendre en compte de la manière la plus exhaustive.

Dans le second chapitre de la première partie, nous présentons une formalisation du modèle basée sur un système dynamique discret. Les équations de la croissance ainsi introduites et l'étude du comportement du système permettent de contrôler les résultats donnés par le logiciel. Nous détaillons comment les interactions entre la photosynthèse et l'organogenèse sont mises en équations au cours du cycle de croissance du modèle, par l'intermédiaire du rapport de l'offre sur la demande, qui apparaît comme la variable de contrôle essentielle de ces phénomènes. Si celui-ci est suffisamment élevé, la compétition entre les organes n'est pas trop rude, et ces derniers pourront se développer au maximum de leurs capacités. Sur quelques modèles de plantes particuliers est ensuite étudiée l'influence de certains paramètres sur le comportement. Ces cas simples permettent une meilleure compréhension de certaines réponses du modèle.

La seconde partie est consacrée aux applications du modèle à diverses plantes, qui ont été choisies pour illustrer différents effets de la plasticité des plantes dans leur environnement : tallage du riz, mise en place progressive des branches sur un caféier, variation du nombre de nœuds dans les unités de croissance d'un hêtre. A partir de

mesures sur des plantes réelles, les paramètres cachés du modèle sont estimés pour minimiser les écarts entre une plante simulée et la plante observée. La nécessité de définir une distance entre deux plantes est introduite dans le premier chapitre. Nous précisons ensuite les différentes méthodes d'ajustement employées. En effet, selon les paramètres cherchés et la définition de la fonction coût, celle-ci sera continue ou non, ce qui peut interdire l'emploi de certaines méthodes.

Dans le deuxième chapitre de cette partie, nous nous intéressons au cas du riz, avec des mesures effectuées au CIRAD de Montpellier. Le riz porte des talles de différents ordres, dont l'apparition et la taille sont supposées dépendre du rapport de l'offre sur la demande à leur création. Certaines expériences ont été effectuées en supprimant les bourgeons axillaires. Cela permet de tester les différences de paramètres entre la plante mono-tige ainsi obtenue et la plante autorisée à taller. En effet, l'étude de la stabilité des paramètres entre deux plantes d'une même espèce subissant des traitements différents assure une meilleure pertinence des prédictions faites.

Le troisième chapitre est dédié au cas du caféier sur lequel plusieurs expériences ont été menées au CIRAD en 1999. Divers traitements ont été imposés aux plantes. Le caféier a une ramification progressive : les axes plagiotropes n'apparaissent pas tout de suite sur le tronc, mais souvent à partir d'un certain âge. Nous souhaitons tester l'hypothèse du démarrage de ces branches en fonction du rapport de l'offre sur la demande.

Enfin, le cas du jeune hêtre est traité dans le dernier chapitre. Cet arbre a en effet une grande plasticité architecturale. Un hêtre de quinze ans peut fabriquer sur son tronc des unités de croissance avec deux feuilles s'il a grandi à l'ombre ; le même hêtre se développant dans un environnement lumineux peut fabriquer des unités de croissance avec onze feuilles. Nous avons recueilli des données sur des jeunes hêtres, âgés de cinq à dix ans. Nous étudions l'hypothèse suivante : le nombre de métamères formés dans une unité de croissance du tronc dépend du rapport de l'offre sur la demande. Sur certains de ces arbres portant des branches, nous regardons aussi l'influence de ce rapport sur la mise en place des branches.

Première partie

Modélisation de la Croissance
Végétale

Interactions Structure-Fonction

Chapitre 1

Les principes du modèle GreenLab

1.1 Introduction

Le modèle GreenLab est un modèle générique de croissance de plante, c'est-à-dire qu'il n'est pas dédié à certaines espèces. Il peut être rattaché aux modèles de type structure-fonction s'intéressant au fonctionnement photosynthétique de la plante dans une architecture donnée.

Nous présentons dans ce chapitre la modélisation par GreenLab de la croissance de la plante isolée. C'est en effet la vocation première du modèle. Des études sur le passage au peuplement sont en cours. Les problématiques sont alors : comment faire grandir ensemble différentes plantes, comment gérer le partage des ressources (lumière, eau) ? Dans cette approche, les interactions entre les arbres et leurs environnements sont modélisées de manière globale, et non pas au niveau de chaque organe.

Nous exposons dans un premier temps les choix de modélisation de la première version du modèle, notée *GL1* (voir [Reffye (de) and Hu, 2003] ou [Yan et al., 2004]), dans laquelle la croissance est déterministe, les règles architecturales sont constantes pendant le développement de la plante et indépendantes de son taux de croissance. Ensuite, nous rappelons brièvement comment les effets aléatoires ont été introduits dans la croissance des plantes (modèle stochastique noté *GL2*, voir [Kang et al., 2004]). Enfin, dans le paragraphe 1.7, nous définissons les hypothèses et les principes de la rétroaction de la photosynthèse sur l'organogenèse. Cela est à l'origine de la version *GL3* du modèle ; la mise en place des organes n'obéit plus à des règles fixes, mais le nombre et les caractéristiques de ces organes dépendent de la quantité de matière disponible pour leur construction.

1.2 Un système dynamique discret

1.2.1 Définition d'un cycle

GreenLab représente la croissance de la plante de la graine à la mort. Nous ne pouvons donc pas tenir compte des phénomènes microscopiques, ni des faibles variations de l'environnement. La plante est considérée comme le résultat des effets cumulés de l'environnement sur un génotype donné que nous décrirons par un ensemble des paramètres endogènes de la plante. Contrairement à certains modèles écophysiologiques (par exemple pas de temps journalier voire horaire pour certains modules de TOMSIM, [Heuvelink, 1999] ; pas de temps horaire pour ECOPHYS, [Rauscher et al., 1990]), la durée du cycle n'est pas préfixée, mais déterminée à partir du fonctionnement de la plante : le pas de temps choisi sera de l'ordre de quelques jours (voire quelques heures) à une année, selon la durée de vie de la plante.

Sur toutes les plantes étudiées jusqu'à présent, les botanistes ont remarqué une relation linéaire entre le plastochrone (c'est-à-dire nombre de feuilles présentes dans la plante, même à l'état d'ébauches microscopiques, à un instant donné), et le temps thermique. Ce dernier peut être défini à partir du temps calendaire comme la somme des températures journalières entre deux instants. Lorsque la température journalière n'excède pas une valeur prédéfinie (par exemple 6°C), la journée n'est pas prise en compte dans le calcul de la somme. Cette valeur seuil de la température est appelée la base du système. Un méristème a besoin d'un nombre donné de degré jour pour construire un métamère supplémentaire. Pendant ce temps, l'élongation des organes formés continue. Si elle reste lente pendant un certain temps, les ébauches d'organes, appelés primordia, peuvent rester invisibles alors que le méristème poursuit la formation de nouveaux organes. A partir d'une certaine taille que l'observateur définit en fonction de ses besoins (par exemple 2 mm), le primordia peut être classé comme un organe «visible». Le phyllochrone apparent est défini comme le nombre de feuilles visibles construites par un méristème. La relation entre le phyllochrone et le temps thermique n'est en général pas linéaire (sauf cas particulier comme le riz). En effet, l'expansion des organes dépend aussi fortement de l'environnement (eau, chaleur, contraintes locales).

C'est pourquoi, dans le modèle GreenLab, tant que le méristème apical est en activité, nous définissons le cycle de croissance comme la durée nécessaire au méristème pour construire un métamère supplémentaire. Le cycle a donc une durée constante en terme de temps thermique mais non pas de temps calendaire. Il arrive que le méristème meurt, ou se transforme en bourgeon floral, sans que la croissance de la plante soit achevée. C'est par exemple le cas des plantes de modèle architectural de Holtum (tournesol, maïs). Dans ce cas, dans GreenLab, nous prolongeons la relation de linéarité déterminée précédemment entre le plastochrone et le temps thermique, et nous considérons des cycles de même durée que les précédents en terme de temps thermique. Les fonctions décrivant l'expansion des organes sont déterminées par ajustement du modèle sur les

données, et peuvent s'adapter à la définition de ces cycles.

Sur certaines plantes dites à croissance continue, le méristème ne s'arrête jamais de fonctionner. C'est le cas pour les plantes annuelles, ou celles en zone tropicale. Les cycles de croissance sont assez courts, de l'ordre de quelques jours à quelques semaines. L'élongation des organes dure sur plusieurs de ces cycles, qui sont parfois difficiles à délimiter en l'absence de données sur le temps thermique et d'observations du plastochrone.

En revanche, il arrive que le méristème marque des pauses dans son développement (par manque de matière, à cause de températures trop froides) : sa croissance est dite rythmique. C'est le cas des arbres en zone tempérée, dont le mécanisme de croissance est décrit dans [Thiebaut and Puech, 1984] :

Chaque année, la croissance de l'arbre se manifeste à l'extrémité des axes par la formation d'une unité de croissance annuelle ([Hallé and Martin, 1968]) qui représente l'allongement de l'axe entre deux bourgeons dormants, hivernaux. Cette croissance s'effectue en général au printemps, très rapidement après l'ouverture du bourgeon hiverné. L'allongement dure quelques semaines et s'achève par la formation d'un nouveau bourgeon dormant qui passera l'hiver suivant. L'unité de croissance annuelle présente dans ce cas un seul cycle d'allongement. [...] L'unité de croissance annuelle peut également présenter plusieurs cycles. Dans ce cas, le méristème apical passe au cours d'une même année par des phases successives de fonctionnement et de repos.

Dans ce cas, le cycle de croissance du modèle GreenLab dure un an et est contraint par les saisons. L'allongement étant rapide par rapport à la durée du cycle, nous supposons l'expansion des organes immédiate. Les organes apparaissant à l'éclosion du bourgeon sont dits «préformés» dans celui-ci, ceux qui apparaissent en cours de cycle lorsque le méristème reprend son activité sont dits «néoformés». C'est le cas du hêtre qui, dans de bonnes conditions, peut faire de la néoformation ([Nicolini and Chanson, 1999]) : une pousse apparaît au printemps, puis une seconde au début de l'été, et parfois même une troisième avant la fin de l'été. Nous ne considérerons pas ce phénomène de polycyclisme dans nos travaux, mais une étude est en cours sur la modélisation de l'apparition de nouveaux organes en cours de cycle.

Un exemple de l'importance du temps thermique est présenté sur la figure 1.1, en comparant l'apparition des feuilles du pois en fonction du nombre de jours et de la sommes des températures ([Turc and Lecoer, 1997]). Dans le premier cas, les points sont assez dispersés : la durée séparant deux apparitions successives est assez variable. En revanche, dans le second cas, la relation entre la somme des températures et l'organogenèse est presque linéaire, ce qui justifie l'utilisation du temps thermique pour le calcul de l'organogenèse. Des expériences sur le maïs, tournesol, et cotonnier taillé ont confirmé ce fait ; les données présentées sur la figure 1.2 proviennent des expériences de l'équipe Y. Guo à la Chinese Agricultural University de Beijing.

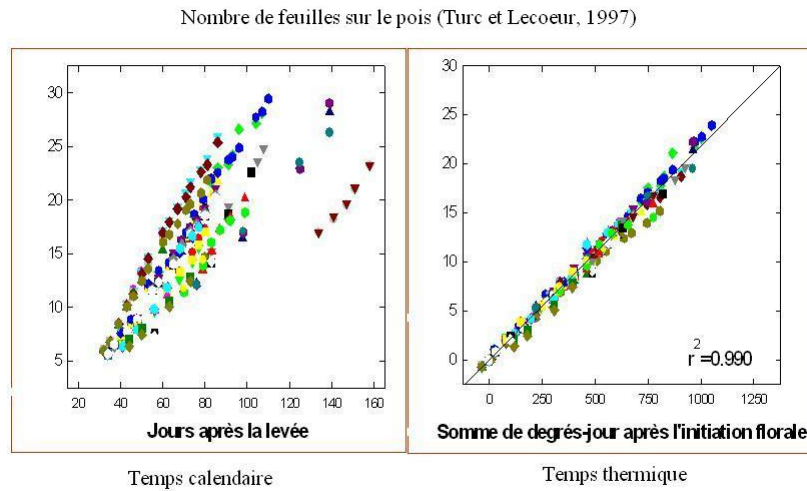


FIG. 1.1 – Relation entre le taux d'organogenèse et le temps thermique pour le pois ([Turc and Lecoecur, 1997])

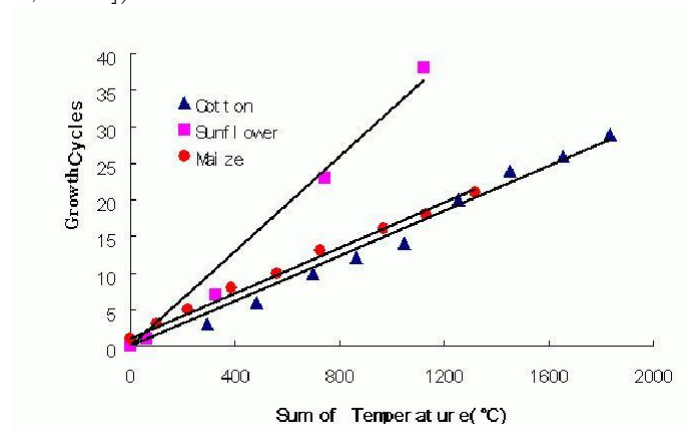


FIG. 1.2 – Relation entre le taux d'organogenèse et le temps thermique pour le tournesol, le cotonnier et le maïs (Y. GuO)

Lorsque les feuilles ont atteint une certaine taille, leur contribution à la production de biomasse dans la plante par fonctionnement photosynthétique est prise en compte.

Sous ces hypothèses, le système de la plante fonctionne de manière itérative. Au début, la graine (considérée comme le bourgeon initial) va donner naissance à une première unité de croissance comportant des feuilles et des bourgeons (un terminal au bout et des axillaires à l'aisselle des feuilles). Les feuilles vont fabriquer de la matière pendant tout le cycle à partir des ressources (eau, lumière) et cette matière va être utilisée pour former les organes du cycle suivant. Nous supposons dans le modèle que la première unité de croissance suit les mêmes règles que les suivantes, ce qui n'est pas

toujours le cas en réalité (épicotyle).

Chaque cycle peut être décomposé en étapes distinctes que nous allons détailler ensuite :

- organogenèse et élongation des organes. Le volume des organes dépend de la biomasse disponible au cycle précédent,
- photosynthèse des feuilles pour fabriquer de la matière
- répartition de cette matière : les assimilats produits pendant le cycle sont utilisés pour la formation des cernes, du système racinaire, pour l'expansion des organes et la croissance des fruits qui peuvent n'apparaître qu'en fin de cycle ; une partie est réservée pour les bourgeons qui vont faire de l'organogenèse et l'utiliseront à leur éclosion en début de cycle suivant.

Certains mécanismes comme le transport de l'eau pour la photosynthèse, celui des assimilats pour la construction des organes, le stockage des réserves ne sont pris en compte qu'au niveau intégré des bilans. Par exemple, le transport des assimilats, bien que continu, n'est calculé qu'en fin de cycle sur toute la durée de celui-ci.

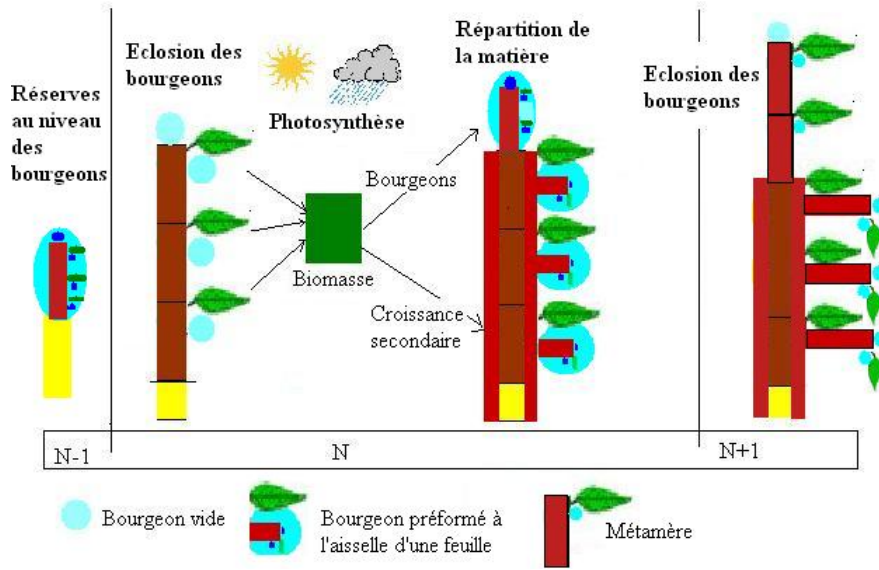
Un schéma du fonctionnement du cycle est représenté sur la figure 1.3. En fin de cycle $n - 1$, la matière est présente dans les bourgeons, qui sont préformés et prêts à éclore. En jaune est représentée la partie de la plante qui est visible en fin de cycle $n - 1$. En début de cycle n , le bourgeon éclot, et trois métamères apparaissent. Les feuilles fabriquent une quantité de biomasse par photosynthèse, qui dépend de l'environnement. Cette matière est répartie entre les bourgeons (ici un terminal et trois axillaires) et les cernes. Puis, en début de cycle $n + 1$, les bourgeons éclosent. Le nombre de métamères qu'ils forment dépend du type de bourgeons : au cycle $n + 1$, deux pour l'unité de croissance terminale, et un pour les axillaires.

1.2.2 Ecriture simplifiée du système

Contrairement aux systèmes continus qui sont régis par des équations différentielles, les systèmes discrets sont décrits par des équations de récurrence. Une étude générale de ces systèmes peut être trouvée dans [Lifermann, 1975]. Une suite discrète est une fonction du temps qui peut être considérée comme le résultat de l'échantillonnage d'un système continu. Dans notre cas, la croissance d'un arbre est continue, mais nous ne nous intéressons aux valeurs des variables qu'une seule fois par cycle, juste après l'apparition des nouveaux organes. L'état d'un système à un moment donné est défini par un certain nombre de variables indépendantes convenablement choisies : ce sont les variables d'état. Les équations d'état du système permettent de calculer les valeurs de ces variables à chaque pas de temps. La croissance de la plante peut donc être écrite sous la forme d'un système dynamique, c'est-à-dire un système qui évolue au cours du temps ([Verwaerde, 1997]).

Nous notons :

- $Q(n)$ la quantité de biomasse fabriquée au cycle n ,

FIG. 1.3 – Fonctionnement de la plante au cycle n

- $Y(n)$ le vecteur des variables «topologiques» de la plante (nombres d'organes de chaque type),
- $E(n)$ la variable d'environnement au cycle n ,
- $\mathcal{P}$ l'ensemble des paramètres du modèle.

Nous détaillons dans la suite le choix des variables, qui dépend de la manière de décrire la plante, ainsi que le calcul de l'environnement. Le système (Q, Y) doit permettre de reconstruire la plante au cycle n , à l'aide des paramètres $\mathcal{P}$.

Si nous supposons que l'organogenèse suit des règles indépendantes de la photosynthèse, le système dynamique peut se résumer sous la forme :

$$\begin{aligned} Q(n+1) &= \mathbf{F}(Q(n), Y(n), \mathcal{P}, E(n)) \\ Y(n+1) &= \mathbf{G}(Y(n), \mathcal{P}, E(n)) \end{aligned} \quad (1.1)$$

En règle générale, $Y(n+1)$ dépend de $Y(n)$ selon les lois de l'organogenèse (voir paragraphe 1.3). La quantité de biomasse $Q(n+1)$ dépend à la fois du nombre d'organes actifs dans la photosynthèse et de leurs volumes, qui dépendent eux-mêmes de la biomasse $Q(n)$ produite aux cycles précédents.

1.3 Organogenèse

1.3.1 Définition et modélisation

L'organogenèse est la formation et le développement des organes à partir de mécanismes d'agencement des cellules méristématiques. Ces cellules d'un tissu jeune sont capables

de se multiplier et de se différencier pour engendrer différents types d'organes. En effet, chaque axe d'une plante est créé à partir d'un méristème dit apical, qui peut donner naissance à des méristèmes axillaires. Parfois même, le méristème apical meurt et est alors relayé par un méristème axillaire (croissance sympodiale). La mise en place des organes est modélisée de manière discrète. Après l'expression d'un signal (début du cycle), les apparitions se font par cohortes pour reproduire la réalité botanique.

La modélisation de l'organogenèse traduit par des règles de construction le fonctionnement méristématique d'un point de vue macroscopique. En effet, les différenciations morphogénétiques d'un méristème qui sont visibles au niveau microscopique sur la forme des cellules s'expriment par des axes aux propriétés différentes (par exemple l'orthotropie ou la plagiotropie). De nombreux travaux ont été faits sur la distinction des différents types d'axes dans la plante. Hallé a défini 24 modèles architecturaux ([Hallé et al., 1978]) basés sur le fonctionnement de l'ensemble des méristèmes de la plante : croissance définie ou indéfinie, différenciation (sexuel ou végétatif, axes orthotropes ou plagiotropes),... Nous caractérisons ces axes grâce à la notion d'âge physiologique ([Barthélémy et al., 1997]), qui permet d'attribuer aux axes différentes propriétés selon le degré de différenciation.

Différentes méthodes ont été développées pour représenter l'organogenèse au niveau macroscopique. Plusieurs types de grammaires ([Kurth, 1994a]) et plus spécifiquement des L-systèmes ont largement été employés ([Prusinkiewicz, 1998]). Une autre méthode est décrite dans [Blaise et al., 1998]. Elle est basée sur la notion d'axe de référence, un axe théorique formé par la succession des états possibles d'un bourgeon (son évolution progressive de la naissance à la mort en passant par différentes étapes de vieillissement, caractérisées par un âge physiologique). Un automate est défini comme l'ensemble fini des états constituant l'axe de référence, et l'ensemble des fonctions d'évolution qui permettent le passage d'un bourgeon d'un état dans un autre. Le système de cet automate fini est suffisant pour déterminer la croissance organogénétique de l'arbre. Dans GreenLab a été défini un automate à double échelle ([Zhao et al., 2003]) : chaque unité de croissance apparaît avec des bourgeons qui vont mettre en place des organes selon des règles prédéfinies. Sur la figure 1.4, nous voyons la modélisation de la topologie d'une plante à trois âges physiologiques grâce à un automate double échelle. Les âges physiologiques 1, 2, 3 sont respectivement représentés en bleu, vert et rose. Les règles d'organogenèse sont définies par l'automate : une unité de croissance du tronc comporte deux métamères (un sans axillaire, et un avec un axillaire d'âge physiologique 2), elle peut être répétée trois fois avant que le bourgeon terminal ne se transforme en un bourgeon d'âge physiologique 2. Ce phénomène est appelé la mutation : un bourgeon peut se métamorphoser en un bourgeon d'un autre âge physiologique, soit à cause de son vieillissement, soit en cas de stress.

Récemment, une méthode dite de « sous-structure », basée sur les similarités internes d'une plante, a été implémentée dans le modèle GreenLab, et permet de réduire considérablement les temps de construction d'une plante ([Yan et al., 2002]). Elle a été

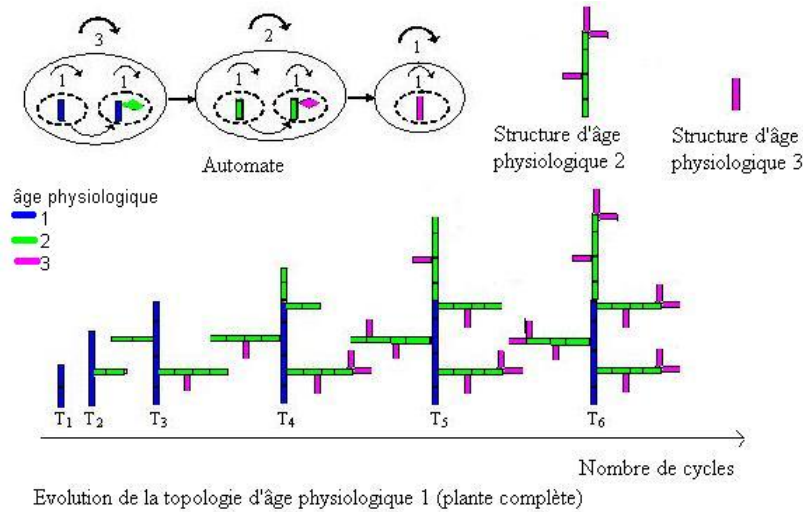


FIG. 1.4 – Exemple d’automate double-échelle et l’évolution de la topologie de la plante correspondante entre les cycles 1 et 6

écrite sous forme de grammaires dans [Reffye (de) et al., 2003].

Une plante peut être décrite par différents types de structures ([Godin, 2000]). Dans le modèle GreenLab, la plante est vue comme la répétition d’un certain nombre de composants (éléments constitutifs), et la croissance est traduite par la modification des liens les unissant (structure topologique).

1.3.2 Eléments constitutifs de la plante

La construction de l’organogenèse d’une plante est la mise en place successive des différents organes. Dans le modèle GreenLab, les organes sont séparés selon certaines caractéristiques que nous allons définir dans ce paragraphe. «L’analyse architecturale des arbres montre que, quelle que soit sa complexité, un organisme végétal peut être décomposé, à tout moment, en structures élémentaires »([Barthélémy et al., 1997]). Dans [Reffye (de) et al., 2003], celles-ci sont reprises comme entités de base d’une plante dans le modèle : organes (feuilles, entrenœuds), unités de croissance (voir figure 1.5).

Dans notre version du modèle, les organes de base, à partir desquels la construction de la plante se fait, sont les *bourgeons*. Le début d’un cycle est marqué par l’éclosion de ces bourgeons : chacun d’eux donne naissance à une unité de croissance qui est elle-même une succession de métamères de différents types. Un métamère est l’unité élémentaire de la plante. Selon la définition donnée dans [White, 1979], il est composé d’un organe entrenœud (section de tige entre deux nœuds) qui porte des organes latéraux :

- feuilles : le nombre de feuilles par nœud est une constante botanique de la plante,
- fruits,

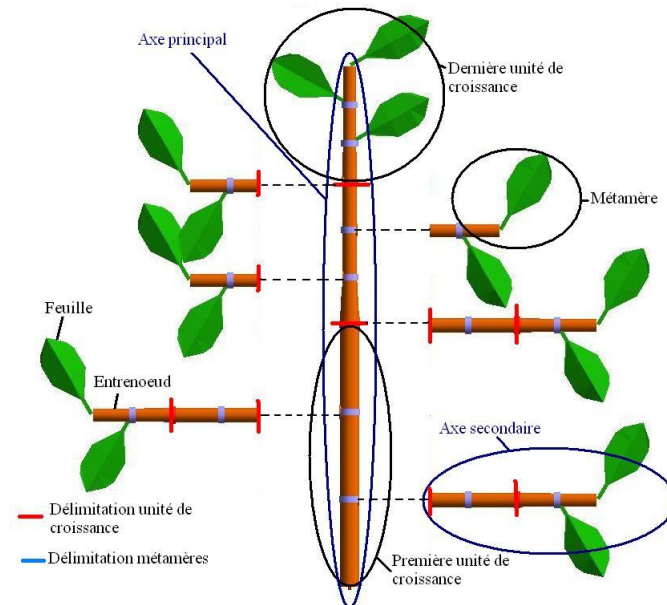


FIG. 1.5 – Organes sur une plante de 3 cycles

- bourgeons axillaires (à l'aisselle des feuilles s'ils existent).

Par ailleurs, tous ces organes sont caractérisés par :

- un âge physiologique, décrivant le niveau de différenciation ([Barthélémy et al., 1997]). Ces distinctions proviennent des gradients morphogénétiques observés dans les arbres. Au cours de son vieillissement, le méristème va progressivement se différencier pour donner naissance à des axes aux caractéristiques différentes. Plus un axe est vigoureux, plus l'âge physiologique qu'on lui attribue est faible. Le tronc ou tige principale est d'âge physiologique 1. Nous supposons d'ailleurs qu'un axe d'un certain âge physiologique ne peut porter qu'un axe physiologiquement plus vieux, sauf dans le cas particulier des réitérations. Un arbre complexe comporte rarement plus de 5 âges physiologiques différents. Selon [Blaise et al., 1998], la notion d'âge physiologique est la clé de l'organisation de l'architecture d'un arbre et de son développement. Elle provient de la transformation progressive du méristème de son état initial vers un état final floral.
- un âge chronologique, compté en nombre de cycles de croissance depuis l'apparition dans la plante. Les caractéristiques fonctionnelles d'un organe varient au cours de sa croissance, en fonction de cet âge chronologique.

Sur la figure 1.6, nous voyons la structure topologique d'une plante de 10 cycles et 3 âges physiologiques. Le tronc, d'âge physiologique 1 est en bleu, les axes d'âges physiologique 2 en vert. Leur bourgeon terminal mute après 6 cycles et engendre alors un axe d'âge physiologique 3. Ce dernier, en rouge, a une durée de vie de 2 cycles. La figure 1.6 montre la structure complète à 10 cycles : en réalité branches les plus basses

sont déjà mortes.

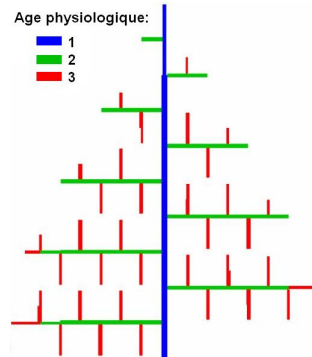


FIG. 1.6 – Exemple de structure topologique d'une plante de 10 cycles

Les organes bourgeons

A l'intérieur d'un bourgeon, le méristème fait de l'organogenèse pour fabriquer des primordia (ébauches d'organes). Ainsi, les organes sont préformés dans le bourgeon avant d'être visibles sur la plante. Rappelons que les bourgeons n'existent en réalité que chez les arbres. Chez les plantes vertes, la croissance est continue et le méristème forme régulièrement des organes avec une elongation continue. Le mécanisme de préformation dans le bourgeon n'est donc pas présent. Cependant, nous pouvons «supposer» dans le modèle l'existence d'un tel organe qui ne peut fabriquer qu'un métamère à la fois. Dans ce cas, la quantité de matière attribuée aux bourgeons lors des mécanismes de répartition est exactement utilisée pour la formation du métamère, et l'éclosion du bourgeon correspond à l'elongation du métamère après un cycle.

Nous supposons pour l'instant dans le modèle qu'il n'y a pas de néoformation (c'est-à-dire pas de formation d'organes en cours de cycle). Cette hypothèse nous empêche de modéliser la croissance de certains arbres qui sont capables de construire des métamères supplémentaires en cours de cycle (néoformation). Chez l'abricotier par exemple, une pousse annuelle peut être composée de plusieurs unités de croissance : la première partie est préformée (présente dans le bourgeon avant elongation), et parfois une seconde partie est générée pendant une nouvelle période d'organogenèse. Une étude stochastique de ce phénomène peut être lue dans [Costes et al., 1992] : le nombre de métamères est calculé comme le résultat d'une loi stochastique combinant les deux phénomènes.

Le début d'un cycle correspond à l'éclosion des bourgeons et à l'apparition et l'elongation des organes qu'ils contenaient. Dans le modèle de croissance, nous supposons qu'un bourgeon donne naissance à un certain type d'unité de croissance, selon des méthodes présentées dans [Zhao et al., 2003], [Reffye (de) et al., 2003]. Tous les bourgeons identiques sont supposés avoir le même fonctionnement dans le modèle déterministe

(*GL1* ou *GL3*). Dans le modèle stochastique *GL2*, ils ont tous les mêmes caractéristiques d'évolution : lois de décès, repos, branchement.

Comme les autres organes, les bourgeons ont un âge physiologique, qui est celui du type d'axe qu'ils engendrent, et un âge chronologique, qui est pris égal à 0 à leur création. Nous leur attribuons de plus dans le modèle un âge ontogénique qui définit leur vieillissement et permet de modéliser les phénomènes de mutations (traduit par un changement d'âge physiologique), les transformations en bourgeons floraux et les morts. Les bourgeons n'ont pas de volume propre. La matière qui leur est allouée grâce à leur puits est en fait utilisée pour la construction de l'unité de croissance correspondante.

Lorsque les unités de croissance ont un nombre d'organes fixe, il n'est pas nécessaire de passer par un bourgeon : une unité de croissance engendre directement une autre unité de croissance. La notion de bourgeon a été spécialement introduite dans le modèle GreenLab lorsque les unités de croissance sont de tailles variables (voir chapitre suivant). Selon leur position, on dit que les bourgeons sont terminaux (en fin d'axe) ou axillaires (à l'aisselle des feuilles).

1.4 Photosynthèse

La photosynthèse est le phénomène caractéristique des plantes par lequel le dioxyde de carbone de l'air et l'eau du sol sont transformés en assimilats (sucres) grâce à l'énergie fournie par le soleil. Au niveau de la feuille, la sève brute devient la sève élaborée en se chargeant des assimilats qui sont redistribués dans les autres organes. Dans GreenLab, un modèle de calcul du fonctionnement photosynthétique de la plante est ajouté sur la structure topologique construite par les règles de l'organogenèse (paragraphe 1.3). Pour cela, plusieurs hypothèses écophysiologiques ont été posées.

1.4.1 Environnement

L'environnement dans lequel pousse la plante est pris en compte de manière très simplifiée dans ces travaux. Nous le supposons homogène en espace : la température, la lumière sont les mêmes en tout point de l'espace environnant la plante (toutes les feuilles sont au même potentiel).

Une seule variable intègre l'effet de l'eau, de la température, et de la lumière sur la plante. Elle peut être assimilée au potentiel d'évapotranspiration. La valeur de cette constante peut être modifiée pour l'étude des effets globaux de l'environnement sur deux plantes supposées identiques. En effet, la plasticité architecturale des plantes leur permet de s'adapter à l'environnement dans lequel elles poussent, et cela peut donner des résultats très différents. Nous pouvons comparer les résultats donnés par le modèle à des observations. Par exemple, la lumière peut modifier les allométries des organes et les règles de la répartition de la biomasse dans les organes. D'autres exemples sont pris en compte dans le modèle grâce à l'introduction de la rétroaction de la photosynthèse

sur l'organogénèse (voir paragraphe 1.7).

Les effets des variations temporelles de l'environnement sur les plantes dans le modèle GreenLab ont été étudiés dans [Wu, 2005]. La variable d'environnement est alors un tableau $[E(n)]_{n \in \mathbb{N}}$ dont les valeurs sont calculées à chaque pas de temps en fonction des données climatiques dont on dispose.

$$E(n) = E_M \frac{Q_w(n) - Q_{wmn}}{Q_{wmx} - Q_{wmn}} \left(\frac{T(n) - T_{min}}{T_{max} - T_{min}} \right)^{\alpha-1} \left(1 - \frac{T(n) - T_{min}}{T_{max} - T_{min}} \right)^{\beta-1} (1 - \exp(-kL(n))) \quad (1.2)$$

Nous définissons les différentes composantes de l'équation 1.2 de calcul du paramètre d'environnement :

- Q_w est la quantité surfacique d'eau dans le sol, Q_{wmn} est le point de flétrissement au-delà duquel la plante ne peut plus extraire d'eau dans le sol, Q_{wmx} est la capacité au champ (quantité d'eau au-dessus de laquelle le sol ne peut plus retenir la matière). Un bilan de l'équilibre en eau permet d'établir l'équation considérée.
- T représente la température moyenne. T_{max} et T_{min} sont respectivement les températures maximale et minimale que la plante peut supporter. La forme de la courbe de réponse en température est supposée suivre une loi β , dont les paramètres peuvent être calibrés par des expériences. En règle générale, la production est optimale dans une certaine plage de température, et décroît fortement en dehors de celle-ci.
- $L(n)$ est la lumière reçue par la plante.
- E_M est un paramètre d'amplitude.

Nous avons supposé les variables T , L et Q_w constantes dans l'espace. Cependant, la prise en compte du phylloclimat, c'est-à-dire la modélisation des interactions avec l'environnement à l'échelle de l'organe ([Chelle, 2005]), permettrait de rendre compte de manière plus précise de la croissance de la plante. Mais elle nécessite une connaissance détaillée des phénomènes à l'échelle de l'organe. Or, il est souvent difficile et trop fastidieux d'effectuer de telles mesures, et la gestion de la base de données correspondantes ajouterait des temps de calcul qui ne sont pas compatibles avec nos objectifs (optimisation par exemple). Par ailleurs, comme le phylloclimat dépend à chaque cycle des interactions entre la plante et son environnement, il faudrait plutôt modéliser ces interactions que mesurer la valeur des différents paramètres.

Il serait possible de tenir compte des différences spatiales, mais de manière simplifiée, en les discrétisant : l'espace est découpée en zones dans lesquelles l'ensemble (Q, L, T) prend une valeur constante. La factorisation de la plante en sous-structure ([Yan et al., 2002]) et un échantillonnage de celles-ci selon les valeurs de (Q, L, T) dans les zones considérées pourrait permettre de rendre compte de l'hétérogénéité des conditions environnementales. Par exemple, une plante grandissant dans des conditions d'éclairage hétérogènes porte des plus grosses branches du côté où elle reçoit plus de lumière. Nous pouvons, pour chaque type de structure, en définir un nombre x différentes, en discrétisant les conditions d'éclairage, de la plus à la moins favorable. Ensuite, lors de l'assemblage des structures, on choisit la plus adaptée parmi les x en fonction de

la position dans la plante. Cela multiplie par x le temps de construction de la plante, mais reste satisfaisant en terme de simulation, contrairement à un modèle qui tiendrait compte des différences de climat d'un organe à l'autre.

Enfin, les effets de stress environnementaux (hydriques, thermiques) ne sont pas encore pris en compte dans le modèle.

1.4.2 Modèle hydraulique

Dans [Tyree and Ewers, 1991], les auteurs généralisent des méthodes de mesures et modélisations de flux d'eau, et montrent la forte influence du réseau hydraulique (des racines aux stomates) sur l'architecture et la croissance de la plante. Le taux de transfert de l'eau du sol vers l'atmosphère à travers la plante est limité par le sol et les facteurs atmosphériques. Dans le modèle GreenLab, un modèle de flux d'eau peut être appliqué sur la structure topologique ([Reffye (de) et al., 1997a]), ce qui revient à introduire de nouveaux liens entre les composants de la plante. Dès 1986, des modèles de calcul de transpiration des feuilles ont été introduits dans [Jones, 1986].

Chaque feuille fait de la photosynthèse selon la «Water Use Efficiency »(WUE, exprimée en terme de matière sèche par unité d'eau consommée) qui suppose une proportionnalité entre la production cumulée de biomasse et la transpiration de la plante. Dans [Howell and Musick, 1984], l'auteur a étudié sur différentes plantes les relations entre la croissance et les ressources en lumière et eau, ce dernier facteur étant souvent considéré comme limitant dans les cultures. A l'aide de l'utilisation d'un modèle de calcul de l'évapotranspiration sur ces expériences, l'auteur déduit l'existence d'une relation linéaire entre la production de matière sèche et la transpiration, qui ne peut pas facilement être mesurée en champ sans trop perturber le système.

Dans le modèle GreenLab, nous supposons une proportionnalité entre la quantité de matière sèche et celle de matière fraîche ([Reffye (de) et al., 1999]), donc entre la transpiration et la production de matière fraîche. Cette hypothèse a été confirmée par les expériences de Y. Guo à la CAU (Pékin), comme le montre la figure 1.7.

L'eau est transportée des racines à la feuille par la transpiration des feuilles en appliquant un potentiel d'évapo-transpiration (PET) constant. Dans [Allen et al., 1998], l'auteur définit le PET comme un taux d'évapotranspiration (évaporation du sol et transpiration d'une végétation donnée) à partir d'une surface de référence (surface d'herbe hypothétique, largement irriguée). Ce taux ne dépend que des facteurs climatiques, et est indépendant des cultures considérées. Il permet de déterminer la quantité maximale d'eau susceptible d'être évaporée sous un climat donné. Ensuite, peut être déterminé un taux réel d'évaporation des cultures, proportionnel au précédent d'un facteur qui varie avec les caractéristiques de la culture. Des discussions sur le choix de la surface de référence sont encore en cours. Nous voyons l'importance de prédictions précises de l'évapotranspiration. Plusieurs modèles sont proposés comme celui de [Ritchie, 1972] qui offre des possibilités de prédiction dans de grandes variétés de condi-

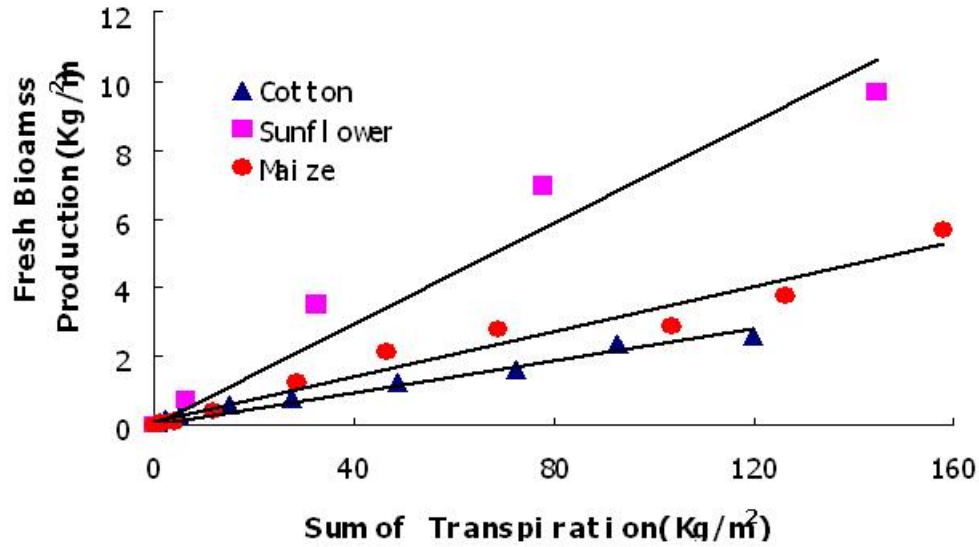


FIG. 1.7 – Relation entre la production de biomasse et la transpiration chez le maïs, le tournesol et le cotonnier (Y.Guo)

tions climatiques.

La résistance hydraulique d'une structure dépend du chemin à parcourir dans le réseau, chaque portion d'axe ayant une résistivité fonction de ses dimensions. Dans les arbres, seuls les derniers cernes formés permettent le transport de l'eau. Notons que si la position d'une feuille peut influencer sur sa production dans notre modèle, l'allocation des assimilats se fait indépendamment du chemin à parcourir.

La production de biomasse est proportionnelle à la transpiration de la plante, c'est-à-dire au flux d'eau à travers la surface des feuilles, donc à la quantité d'eau transportée depuis les racines. Par conséquent, elle est égale à la conductance de la structure multipliée par la différence de potentiels hydriques appliqués à la surface des feuilles et aux racines (valeur de l'environnement E). La résistance hydraulique est due à la circulation de la sève dans l'architecture interne conductrice de l'arbre (aubier), selon un modèle défini dans [Reffye (de) et al., 1995]. Le calcul de cette conductance se fait en considérant que :

- Tous les axes et organes branchés à un même nœud sont en parallèle (leurs conductances s'ajoutent). Nous faisons l'hypothèse simplificatrice que, pour ce réseau, toutes les structures latérales d'une unité de croissance sont branchées en haut de celle-ci.
- Deux portions d'axe consécutives, et telles qu'aucun organe vivant n'est branché au nœud les séparant, sont en série (leurs résistances s'ajoutent).

Certaines règles permettent de déterminer la conductance d'un organe en fonction de ses dimensions. Principalement :

- un cylindre de section s et de hauteur l a une résistance de valeur $\frac{\rho l}{s}$, où ρ est la résistivité du matériau.
- une feuille de surface S a une résistance de $\frac{r_1}{S} + r_2$ où r_1 résume la résistance surfacique de tous les phénomènes contrôlant le passage de l'eau de liquide à vapeur à la surface de la feuille, et r_2 modélise les effets de non-linéarité quand la surface de la feuille augmente. Ces valeurs de résistances sont supposées constantes pour toutes les feuilles d'une même plante. Si une feuille n'est plus active, sa conductance est nulle.

La production d'une feuille seule est donc une fonction hyperbolique de sa surface qui est utilisée dans plusieurs modèles biologiques de croissance de plantes, [Thornley, 1998]. Quand la feuille est petite, sa production est presque linéaire, puis, quand la surface de la feuille augmente, un phénomène de saturation prend le relais (la feuille atteint une production maximale). Cela peut être expliqué par l'ombrage plus important ou la perte d'efficacité due au vieillissement.

Pour les petites plantes, nous pouvons négliger la résistance des axes. En effet, dans [Cruiziat and Tyree, 1990], l'auteur montre que, pour un arbre de 6 mètres de haut, 95% de la résistance est concentrée dans les feuilles, 3% dans les racines, et seulement 2% dans les axes. La résistance d'un tronc augmente avec sa hauteur, notamment à cause du phénomène de cavitation. Si l'on néglige les résistances des cernes dans les branches (pas de pertes dans les transports), le réseau devient équivalent à celui où toutes les feuilles vivantes de l'arbre sont branchées en parallèle. Par conséquent, la conductance de la plante est la somme des conductances de toutes les feuilles, ce qui revient à dire que la production totale en biomasse de la plante est la somme des productions des différentes feuilles.

1.4.3 Répartition des assimilats

Dans [Canell and Dewar, 1994], les auteurs décrivent le fonctionnement photosynthétique de la plante en la décomposant en parties distinctes. Les principaux mécanismes intervenant sont décrits par les relations d'équilibre entre

- les puits structurels et les puits utiles (c'est-à-dire feuillages permettant la construction de nouveaux assimilats),
- les puits utiles et les réserves, qui jouent un rôle important au cours du temps,
- l'assimilation de carbone par les feuilles et acquisition des nutriments par les racines,
- l'utilisation du carbone et des nutriments pour la croissance.

Les coûts de transport (notamment de l'eau), les coûts structurels de support mécanique (une quantité minimale de carbone est nécessaire pour la solidité de la structure) sont aussi intégrés dans le bilan. Sur ces bases et selon les choix du modélisateur, peuvent être formulés des modèles de répartition des assimilats, dont une synthèse est donnée dans [Lacointe, 2000].

Le modèle GreenLab est un modèle basé sur les relations sources-puits : la force de puits (ou demande) d'un organe est sa capacité à importer les assimilats disponibles. Plus particulièrement, la matière allouée à un organe est directement proportionnelle à sa demande (voir définition des modèles proportionnels dans [Warren-Wilson, 1972]). Les sources sont vues comme des régions exportatrices d'assimilats, et les organes puits comme des importateurs. Chaque organe fournit ou reçoit de la matière selon sa force de source ou de puits. Le bilan d'équilibre de matière peut être mis en équation : les sources sont représentées avec un signe positif, les puits avec un signe négatif, et des valeurs numériques sont calculées pour la force de chaque organe selon ses caractéristiques. Il n'y a pas de hiérarchie prédéfinie entre certains compartiments, celle-ci dépend uniquement des variations de forces de puits au cours de la croissance.

La répartition de la matière est modélisée par un pool de biomasse avec seulement un cycle de mémoire. Jusqu'à présent, seule la graine est susceptible de fournir la matière qu'elle contient sur plusieurs cycles. Mais il n'y a pas de réserves qui pourraient stocker la biomasse pour la distribuer à des moments plus propices. Une modélisation de tels compartiments de stockage pourraient être envisagée : chacun d'eux serait alors considéré comme un puits et une source qui récupérerait de la matière lors des cycles fastes et la rendrait en cas de stress subi par la plante par exemple. La difficulté de cette modélisation réside dans la définition de l'équilibre entre la matière directement consommée, et la matière stockée pour une utilisation ultérieure.

Calcul du puits

Le puits d'un organe varie en fonction de l'âge ou de l'état de l'organe considéré, mais pas de sa position dans la plante : deux organes de mêmes caractéristiques situés à différents endroits de la plante reçoivent la même quantité de matière, quelle que soit leur distance à la source. Dans le modèle GreenLab, la force de puits est calculée comme le produit d'une constante p_p^o , qui dépend du type d'organe o (fruit, feuille, entrenœud) et éventuellement de l'âge physiologique p de l'axe porteur, et d'une fonction $\phi_p^o(k)$ de son âge chronologique. Cette dernière est appelée fonction de variation de puits de l'organe. On appelle **demande** le produit scalaire du nombre des organes par leur puits.

Dans certaines plantes, l'élongation des organes est supposée immédiate, car bien plus courte que la durée d'un cycle : la fonction d'expansion prend la valeur du puits au premier cycle, puis s'annule ensuite :

$$\phi_p^o(k) = \begin{cases} 1 & \text{si } k = 1, \\ 0 & \text{si } k > 1 \end{cases} \quad (1.3)$$

Pour les plantes à croissance continue, les organes continuent à croître alors que des nouveaux sont mis en place. Nous dirons donc que leur expansion est différée, et dure pendant $t_{exp} > 1$ cycles d'organogénèse. Leur force de puits peut varier en fonction de leur maturation. Le comportement de ces variations dépend ensuite du type d'organe

et de la plante. Ces changements graduels de valeurs des paramètres (puits) sont spécifiés en utilisant des fonctions dépendant du temps, appelées fonctions de croissance ([Huxley, 1932]). Les paramètres de ces fonctions sont identifiées par ajustement de ces fonctions mathématiques aux données en utilisant des méthodes statistiques (voir partie 4 sur les applications aux plantes réelles). Des exemples de familles de fonctions paramétrées peuvent être vus dans [Ayanet and Borg, 1971]. Dans le modèle GreenLab, les fonctions β ont été choisies en raison du petit nombre de paramètres les décrivant et de la variété des formes obtenues : deux paramètres (notés a et b) permettent d'obtenir différentes formes de courbes (en u, en j, en forme de cloches, voir sur la figure 1.8 pour $t_{exp} = 20$). Elles sont discrétisées car le puits ne prend qu'une valeur par cycle, au moment de la répartition de la matière.

Soit la fonction B de paramètres a et b , où x représente l'âge de l'organe :

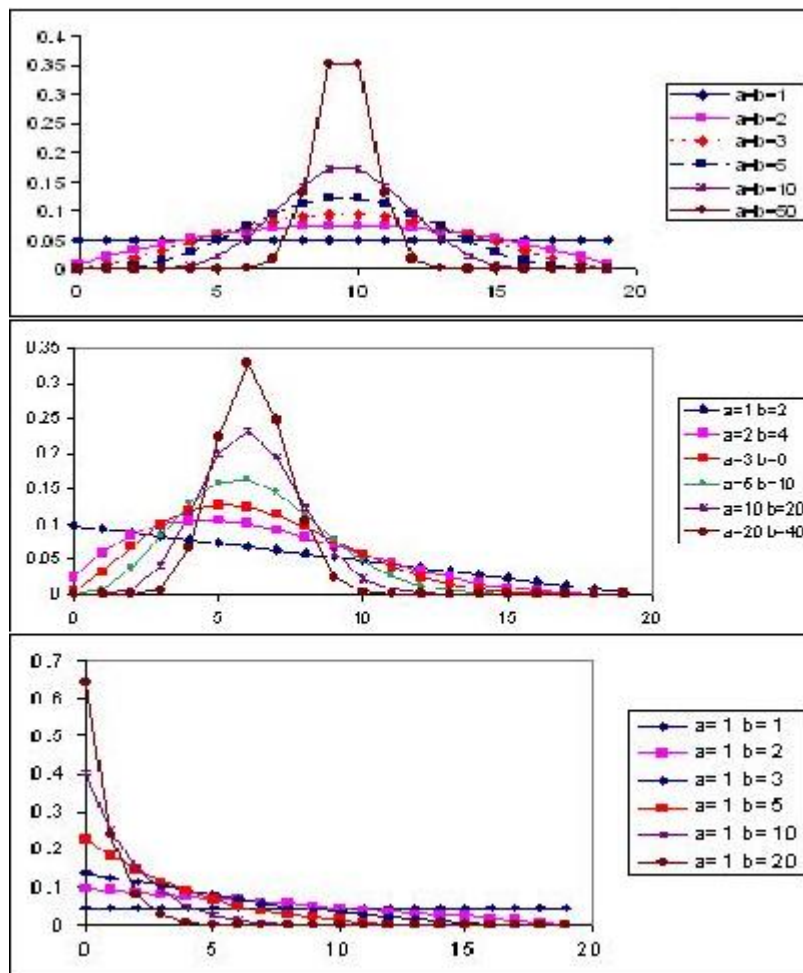


FIG. 1.8 – Quelques exemples de formes de fonctions d'expansion selon les valeurs de a et b

$$B(x) = \left(\frac{x - 0.5}{t_{exp}}\right)^{a-1} \left(1 - \frac{x - 0.5}{t_{exp}}\right)^{b-1}, x \in \{1, \dots, t_{exp}\}$$

Les variations de puits sont alors données par :

$$\phi_p^o(k) = \begin{cases} \frac{B(k)}{t_{exp}} & \text{si } k \leq t_{exp}, \\ \sum_{k=1}^{t_{exp}} B(k) & \\ 0 & \text{si } k > t_{exp} \end{cases} \quad (1.4)$$

Cette fonction est normalisée de telle sorte que $\sum_{k=1}^{t_{exp}} \phi_p^o(k) = 1$. Notons que le volume final d'un organe dépend de son expansion aux différents cycles, et peut théoriquement avoir été obtenu par différents chemins.

Distribution aux organes

La répartition de la matière, supposée instantanée, se fait en fin de cycle. La biomasse produite pendant toute la durée du cycle est répartie entre les organes (nouveaux et existant en expansion), et deux compartiments : les racines et les cernes. Plus précisément, la demande des ces organes ou compartiments est déterminée selon les lois suivantes.

- **Les bourgeons** sont les organes dont sont issus les nouveaux métamères de la plante. Un bourgeon en fin de cycle n correspond à une unité de croissance en début de cycle $n + 1$. Ils sont considérés différemment selon le type de plantes :
 - pour les plantes à unités de croissance, les bourgeons sont des organes avec un puits propre : la matière qu'ils captent est utilisée à la construction de l'unité de croissance correspondante. Dans ce cas, la matière est ensuite divisée entre les différents organes selon leur force de puits.
 - pour les plantes à croissance continue, les bourgeons n'ont pas d'existence propre : en terme de répartition des assimilats, ils captent exactement la matière nécessaire pour la construction du métamère, et leur transmettent directement.

Le coût de construction du bourgeon lui-même est négligé.

- **Les organes en expansion**, dont les fruits (même nouveaux), peuvent grandir pendant une durée de t_{exp}^o , pour un type o d'organe. La variation du puits pendant cette période est régie dans le modèle par la fonction définie en 1.4.3.

Chaque organe reçoit une quantité de matière proportionnelle à son puits. La demande totale des organes en expansion est déterminée à partir de la topologie de la plante, et des puits des organes.

- **Les racines** sont considérées de manière globale comme un compartiment. La quantité de matière qui lui est allouée est

- soit directement proportionnelle à la biomasse totale produite, indépendamment des autres organes demandeurs de la plante,
- soit calculée à l'aide d'une demande de compartiment, en compétition avec les autres organes de la plante. Parfois, le puits peut être multiplié par une fonction de variation de puits définie sur toute la durée de vie de la plante (paragraphe 1.4.3). Selon le type de plante, l'une ou l'autre des méthodes est plus adaptée à représenter la croissance.
- **Les cernes** sont considérés comme un compartiment, mais leur demande peut être calculée de différentes manières, selon le profil de la plante. Plusieurs lois de modélisation de la croissance secondaire existent, nous en citons deux dont sont inspirés les choix faits dans GreenLab :
 - la loi du «pipe model »([Shinozaki et al., 1964]). La croissance d'un arbre passe par la chute successive de ces branches. Lorsqu'aucune n'est tombée, il existe une relation de proportionnalité entre la quantité de feuilles vues par une certaine section horizontale de la plante et la quantité de bois dans cette section. De là, on déduit qu'un «pipe »(tuyau de matière de densité uniforme) de section constante va de la feuille à la base du tronc. Cette relation est généralisée pour les arbres plus vieux en remarquant que les «pipes »qui étaient connectés à des branches déjà mortes sont encore présents dans le tronc. L'auteur en déduit que chaque feuille contribue à la création du dernier cerne par un pipe qui descend de la feuille au collet par le chemin le plus court. Dans ce cas, en chaque point de l'arbre, la surface du cerne dépend du nombre de feuilles vues par ce point (ou éventuellement de la surface des ces feuilles). Il n'y a donc pas de remontée des assimilats destinés aux cernes.
 - la loi de «Presler »([Pressler, 1865]), basée sur un modèle de répartition des assimilats, dit que, en remontant du collet au sommet de l'arbre, la surface du cerne augmente à chaque nœud en fonction de la surface foliaire vue. Elle citée dans [Bouchon et al., 1997] :

La croissance en volume à un niveau donné de la tige [c'est-à-dire la surface du dernier cerne formé] est proportionnelle à la quantité de feuillage située au-dessus de ce niveau

Les deux lois sont en fait assez proches. Selon la loi du pipe-model, la surface d'un cerne est aussi plus importante en-dessous d'un nœud qu'au-dessus. Dans le modèle GreenLab, nous calculons une demande globale pour le compartiment cerne, permettant de déterminer une quantité globale de matière allouée aux cernes, que nous répartissons ensuite entre les axes de telle sorte que ces lois soient toujours vérifiées.

La demande des cernes peut être calculée soit comme une constante, soit en fonction du nombre de feuilles dans la plante (selon la théorie du «pipe model»). Les deux modes de répartition de la matière ont été implémentés, puis l'introduction d'un coefficient barycentrique λ qui permettra de faire un équilibre entre les deux

hypothèses.

- $\lambda = 0$: la surface du cerne à une position donnée de la plante est proportionnelle à la quantité de feuilles vues par ce point. C'est la loi du pipe-model ; les assimilats issus d'une feuille ne peuvent que descendre le long d'un axe.
- $\lambda = 1$: la surface du cerne est la même en tout point d'un axe. La matière peut remonter le long d'un axe. La loi de Pressler n'est pas vérifiée, mais ce cas est principalement utilisée pour les plantes monocauls.

En général $\lambda \in [0; 1]$. Chaque modèle donne des sections de cerne s_1 et s_2 par unité de croissance. La section du cerne vaut finalement $s = \lambda s_1 + (1 - \lambda)s_2$. Pour simplifier, nous regroupons en haut d'une unité de croissance toutes ses feuilles, et supposons la surface du cerne constante sur toute cette unité.

1.5 Morphogenèse

La morphogenèse est l'ensemble des règles qui sont à l'origine de la forme observée de la plante. Celle-ci a une influence sur le comportement de la plante, par exemple la forme d'une feuille influe sur la quantité de biomasse qu'elle produit. Nous détaillons dans ce paragraphe :

- le calcul des dimensions de ces organes à partir de leurs volumes,
- la détermination de la position géographique de ces organes, afin de les situer dans l'espace en trois dimensions (règles géométriques).

1.5.1 Dimensions des organes

Comme nous l'avons précisé ci-dessus, chaque organe reçoit une certaine proportion de la matière produite par la plante. Nous raisonnons en matière fraîche et nous supposons en général que la densité des organes est de $1g/cm^3$: le volume d'un organe est donc égal en valeur à sa masse. Les organes sont représentés par des symboles, de dimensions variables :

- Un entrenœud de volume q à son apparition est représenté par un cylindre de hauteur h et de section de surface s suivant les relations d'allométrie suivantes :

$$\begin{cases} h = \sqrt{b}q^{\frac{1+\beta}{2}} \\ s = \sqrt{\frac{1}{b}}q^{\frac{1-\beta}{2}} \end{cases} \quad (1.5)$$

b et β sont des paramètres qui varient selon l'âge physiologique. Ensuite, s'il y a de la croissance secondaire, les cernes sont ajoutés en couches concentriques, dont les diamètres interne et externe dépendent de celui de l'entrenœud avant le dépôt, et de la quantité de matière ajoutée.

- Les dimensions des pétioles suivent les mêmes règles que celles des entrenœuds.
- Le limbe d’une feuille est d’épaisseur constante : sa surface est donc proportionnelle à son volume. En général, nous présumons que toutes les feuilles d’une plante ont la même épaisseur, ce que confirment les expériences (voir sur le tournesol, figure 1.9), mais nous pouvons imposer l’épaisseur d’une feuille selon son cycle d’apparition. Nous supposons de plus qu’il n’y a pas de croissance en épaisseur. Nous pourrions cependant l’implémenter à l’aide de règles d’allométries, pour déterminer les accroissements en épaisseur et en surface des feuilles à partir de la matière reçue à chaque cycle. La forme de la surface d’une feuille est représentée par différents symboles normalisés, qui dépendent de l’arbre modélisé.

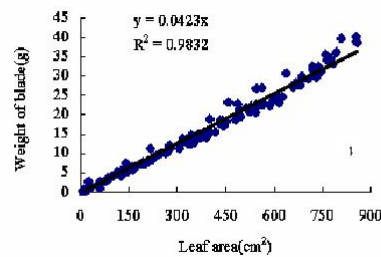


FIG. 1.9 – Relation entre le masse et la surface pour les feuilles d’un tournesol ([Guo et al., 2003])

1.5.2 Règles géométriques

Les organes sont positionnés les uns par rapport aux autres selon des règles géométriques, que nous exposons brièvement ici. La position d’un organe est définie par son origine (point de branchement sur l’organe porteur), et ses directions principale et secondaire.

L’angle de branchement d’un organe par rapport à son axe porteur définit sa direction primaire. Les entrenœuds sont placés à la suite des uns des autres le long d’un axe, avec un angle de branchement indiquant leurs directions (ce dernier angle est nul dans la plupart des cas). Le long d’un tel axe, la direction secondaire d’un entrenœud peut varier à chaque cycle, selon un angle de phyllotaxie ([Reffye (de) et al., 1988]). Sur l’arbre, ce dernier est visible par les positions des branches et des feuilles successives. Par exemple,

- avec une phyllotaxie de $180^\circ C$, les branches et les feuilles sont à l’opposé l’une de l’autre, tous les axes sont situés dans un même plan. C’est le cas par exemple du maïs, dont nous voyons un exemple de simulation fait par Guo Yan à la CAU (Pékin) sur la figure 1.10.

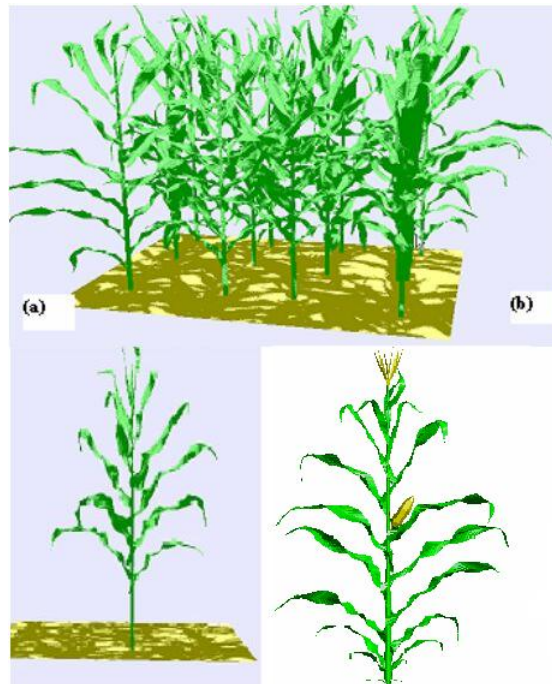


FIG. 1.10 – Simulations réalistes de maïs ([Guo et al., 2006])



FIG. 1.11 – Simulation d'un tournesol

- avec une phyllotaxie de $144^\circ C$, deux feuilles sont branchées sur la même verticale de l'axe tous les 5 coups (voir une visualisation sur la figure 1.11).

D'autres règles sont implémentées pour représenter des phénomènes mécaniques spécifiques aux arbres : orthotropie, plagiotropie ou pseudo-plagiotropie des axes.

En conclusion, la visualisation d'une plante modélisée nécessite la connaissance :

- de la topologie de cette plante, qui est le résultat de l'étape d'organogenèse,
- du volume de ses organes, que nous connaissons après l'étape de photosynthèse,
- des dimensions de ses organes, déduites des volumes selon des règles détaillées ci-

dessus,

- de la position géographique de ces organes, afin de les situer dans l'espace (règles géométriques).

1.6 Le modèle stochastique

La croissance des plantes est rarement déterministe, mais sujette à de nombreux aléas. De plus, certains phénomènes dont les causes sont connues (insectes, variations climatiques locales) ne sont pas encore pris en compte dans notre modèle de croissance de plante, par manque de modèles macroscopiques adaptés. Dans les deux cas, les conséquences sur la croissance de la plante restant inexpliquées, un modèle de croissance stochastique a été développé afin de remédier à ce manque.

Ces dimensions stochastiques sont prises en compte dans de nombreux modèles de croissance de plantes. A partir d'études sur le caféier présentées dans [Reffye (de), 1979], l'équipe AMAP du CIRAD a défini des lois stochastiques de croissance basées sur le fonctionnement du bourgeon. L'apparition d'une unité de croissance est modélisée grâce à la théorie du renouvellement. Le nombre de métamères préformés suit une loi de Poisson. Après un certain temps, la distribution du nombre de méristèmes morts est proche d'une distribution géométrique. La répartition des nœuds branchés ou non est modélisée par une chaîne de Markov ([Durand et al., 2004], [Guédon et al., 2001]). La plante est le résultat final de la combinaison des lois de probabilité de décès des bourgeons, de pauses, de branchement. Dans [Costes et al., 1992], les auteurs s'intéressent à la croissance de l'abricotier. La méthode de modélisation considère que l'architecture de la plante est le résultat de trois événements : la fabrication des métamères, l'entrée en activité des bourgeons, la mort du méristème. Le branchement est étudié par la mise en place successive de nœuds branchés ou non.

C'est à partir de certains de ces travaux ([Jaeger and Reffye (de), 1992]) qu'a été développé une version stochastique du modèle GreenLab dans [Kang et al., 2005], notée *GL2*. La mise en place des organes dans la plante obéit à des règles stochastiques : chaque bourgeon a une probabilité de décès, de repos ou de survie, et par ailleurs le nombre de métamères par unités de croissance est le résultat d'un calcul probabiliste. La combinaison de ces différentes lois dans l'architecture de la plante (et avec la méthode des sous-structures) permet de simuler puis calculer de manière théorique la distribution du nombre d'organes puis la production de biomasse ([Kang et al., 2004]).

1.7 La Rétroaction dans le modèle GreenLab

Les paragraphes précédents ont présenté le modèle GreenLab, développé sous l'initiative de P. de Reffye (versions *GL1* [Yan et al., 2004] et *GL2* [Kang et al., 2004]). Cette section est consacrée aux travaux de modélisation qui ont été faits lors de cette thèse, c'est-à-dire l'introduction des effets de la rétroaction de la photosynthèse sur l'organogenèse ([Mathieu et al., 2004]).

Dans la version *GL1* du modèle, deux arbres de graines identiques produisent le même nombre d'organes à chaque cycle ; seules les tailles diffèrent en fonction de l'environnement. L'introduction d'une rétroaction de la photosynthèse sur l'organogenèse permet de décrire la plasticité architecturale des plantes : plus une plante produit de matière (ce qui dépend de son environnement), plus elle fabrique d'organes, qui seront aussi éventuellement plus gros. C'est le modèle que nous appellerons *GL3*.

Notre souhait est de prendre en compte certaines observations faites par des botanistes. Par exemple, dans [Nicolini and Chanson, 1999], les auteurs notent que « l'observation de hêtres d'âges et de structures différents montre que ceux-ci présentent des modifications de la morphologie des unités de croissance émises chaque année dans leurs parties hautes. [...] L'association entre l'augmentation du nombre de feuilles et du diamètre primaire d'un axe durant les premiers stades de développement des végétaux est un phénomène connu ». B. Thiebaut a observé qu'un hêtre de 15 ans peut mesurer 15 cm ou 15 m selon les conditions d'ensoleillement qui ont accompagnées sa croissance.

De même, dans [White, 1979], l'auteur parle du nombre variable de méristèmes actifs selon les conditions environnementales : la plasticité est presque universelle chez les plantes. Il reprend l'exemple de *Erigeron canadensis* dont la hauteur peut varier de 5 cm (avec 34 fleurs dans un seul capitule terminal) à 1 mètre (2000 capitules sur une plante ayant presque 100 branches de premier ordre). Il existe bien sûr des arbres dont l'organogenèse est très stable : c'est le cas du *Paulownia* chez lequel le nombre de métamères par unité de croissance est invariant, égal à 8.

Des modèles de compétition interne dans les arbres ont déjà été développés. Un exemple en est le modèle géométrique présenté dans [Borchert and Honda, 1984] : « le développement d'une structure branchée est contrôlé par un flux de substances qui se propage de la base de la structure au sommet et fournit le matériel nécessaire à la croissance. [...] Quand le flux atteignant un apex excède une certaine valeur de seuil prédéfinie, l'apex initie une branche latérale. Sinon, il reste inactif ». Sans rétroaction, la plante aurait un houppier très dense, dans lequel la surface des nouvelles feuilles décroîtrait vers une valeur nulle de manière peu réaliste. C'est ce mécanisme que nous voulons introduire dans notre modèle comme l'un des effets de la rétroaction de la photosynthèse sur l'organogenèse.

Nous montrons sur la figure 1.12 une simulation de ce phénomène obtenue grâce au logiciel *Digiplante* de l'ECP. La variable d'environnement du modèle, E , (voir paragraphe 1.4.1) est variable. Quand elle prend trois valeurs croissantes, le résultat du

modèle est un arbre petit et non branché, un arbre plus grand et peu branché, enfin un arbre bien développé, très ramifié. Nous remarquons que non seulement les feuilles sont plus grosses, mais surtout les architectures sont très différentes, le plus gros arbre portant même un complexe réitéré. De telles différences sont aussi dues à un effet d'entraînement : l'augmentation de la production entraîne une augmentation du nombre de feuilles actives qui entraîne une augmentation de la production.

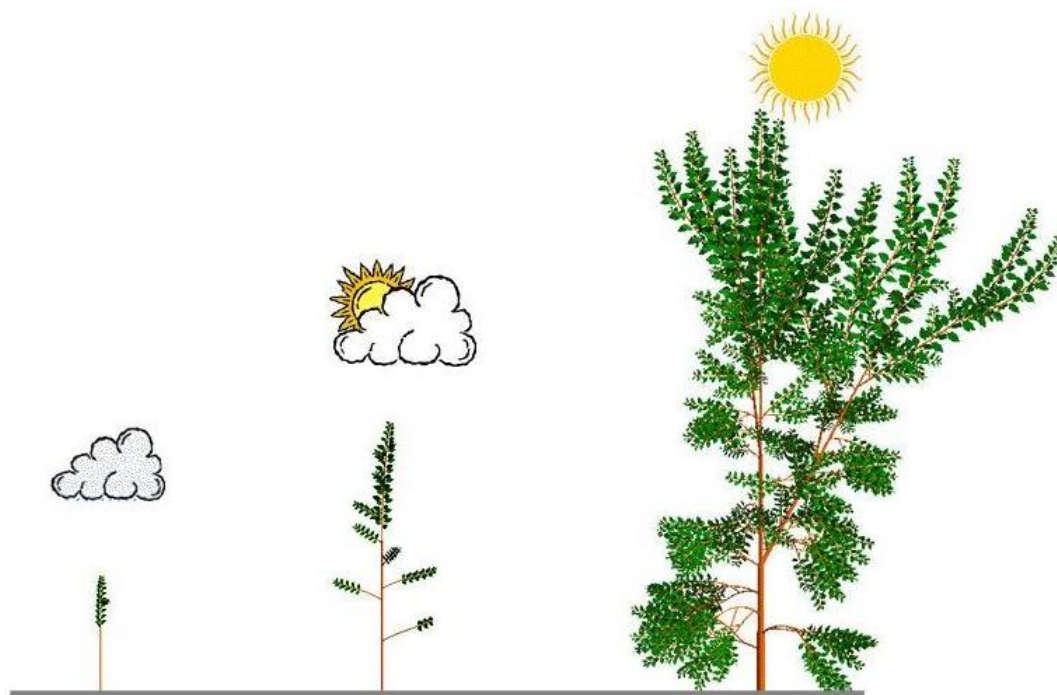


FIG. 1.12 – Plasticité de l'architecture d'un arbre en fonction de son environnement

Pour représenter ces phénomènes dans notre modèle, nous introduisons une dépendance entre le taux de croissance de certaines pousses et la biomasse dont elles disposent (qui elle-même dépend de manière croissante de l'environnement, voir paragraphe 1.4). Cela permet aussi de modéliser la compétition entre les pousses d'une même plante. Par exemple, chez une jeune plante encore chétive, l'apparition simultanée de toutes les branches entraîne une compétition pour les ressources et par là une diminution de la vigueur de la plante ([Stafstrom, 1995]).

Dans ces exemples, nous voyons apparaître l'importance de la biomasse disponible et de la compétition entre les organes : plus il y a d'organes pour une même quantité de biomasse, plus la proportion des organes qui vont rester fonctionnels va être faible. Par ailleurs, plus il y a de biomasse à partager entre un certain nombre d'organes, plus ceux-ci sont susceptibles de rester actifs ou de se développer. Comme le nombre d'organes est corrélé à la demande (1.4.3), et que la biomasse disponible correspond à l'offre,

nous avons choisi le rapport de l'offre sur la demande comme variable de décision du développement des organes. Ce choix a été justifié par le fait que ce rapport apparaissait dans les équations décrivant le fonctionnement du modèle *GL1*. Ce rapport n'est pas toujours le même selon le type de compétition entre organes.

Les effets de la rétroaction de la photosynthèse ont été répartis en deux catégories :

- effets sur l'organogenèse, avec par exemple le nombre d'organes variables dans une unité de croissance ou le démarrage des branches,
- effets sur les mécanismes fonctionnels : modification des puits par exemple.

Pour chacun d'eux, nous avons défini des règles comme des fonctions du rapport de l'offre sur la demande. Nous présentons dans un premier temps les choix de modélisation faits dans la définition de ce modèle *GL3*, puis détaillons successivement ces deux types de rétroaction.

1.7.1 Effets sur l'organogenèse

Nous nous intéressons dans cette partie aux effets des interactions de la photosynthèse sur l'organogenèse.

Rôle des bourgeons

Les bourgeons sont les organes qui ont été introduits pour implémenter les lois de la rétroaction. Dans un premier temps, nous définissons les états dans lesquels peut être un bourgeon :

- **potentiel** : susceptible de donner naissance à une unité de croissance. A son apparition, le métamère ayant le droit de brancher (selon les lois botaniques de la plante) porte un ou plusieurs bourgeons potentiels correspondant au type de branche que ce métamère peut porter. Ces bourgeons peuvent rester potentiels pendant plusieurs cycles. Tant qu'ils ne peuvent pas engendrer d'axes, ils sont remis en compétition avec les nouveaux bourgeons à chaque cycle. On parle alors de retard au démarrage.
- **actif** : capable de préformer des organes puis d'éclore. Le passage de bourgeon potentiel à actif est une des règles de rétroaction.
- **mort** : ne pouvant plus préformer d'organes. Il est alors supprimé de la structure de la plante.

Lorsqu'un bourgeon devient actif, il forme une unité de croissance, et le nouveau bourgeon apical (en bout de cette unité) est à nouveau un bourgeon potentiel. Remarquons que dans le modèle précédent (*GL1*) les bourgeons potentiels devenaient automatiquement actifs. Les règles de rétroaction qui déterminent le démarrage des bourgeons sont basées sur le rapport de l'offre sur la demande des bourgeons potentiels, alors que la répartition de la matière se fait à partir de la demande des bourgeons actifs.

Démarrage des branches

Nous observons que les jeunes arbres, lorsqu'ils ont un taux de croissance encore faible, ne portent pas de branches. S'ils se développent dans de bonnes conditions, les unités de croissance grandissent progressivement ; elles peuvent porter des axes latéraux à partir du moment où elles sont assez grandes. C'est le cas du hêtre : les branches ne vont se former que dans un environnement favorable, et lorsque les unités de croissance du tronc sont composées de plusieurs métamères d'un certain volume. Selon [Nicolini and Chanson, 1999], «à mesure que l'axe principal grandit, il met en place des rameaux de plus en plus grands, ramifiés et longévifs tout en maintenant une hiérarchie entre lui et eux. » Dans [Nicolini, 1998], le même auteur dit : «les A2 à développement différé apparaissent sur les unités de croissance de l'A1 lorsque celles-ci ont dépassé un seuil de développement caractérisé par des structures ayant environ quatre à cinq nœuds feuillés et longues de 4 cm ». On voit bien qu'il faut que l'unité de croissance ait reçu une quantité de matière suffisante pour pouvoir porter des bourgeons axillaires qui deviennent fonctionnels. Cette phase est définie dans [Barthélémy et al., 1995] comme la phase d'installation, de durée variable selon l'espèce et les conditions environnementales, pendant laquelle l'architecture se complexifie progressivement : «Sur le tronc, les premières branches apparaissent lorsque l'arbre grandit, les branches sont de plus en plus volumineuses et commencent elles-mêmes à ramifier. Petit à petit, une hiérarchie s'installe entre les différents axes de la plante ». Souvent, des complexes réitérés se forment dans la plante quand celle-ci a atteint une certaine taille : ils sont modélisés dans *GL3* comme une branche de même âge physiologique que le tronc dont l'apparition dépend du rapport de l'offre sur la demande. Cette augmentation progressive du taux de croissance, ou «effet de base » ([Barczi et al., 1994]), caractérise le développement de beaucoup de végétaux ligneux : érable, orme, frêne commun ([Barthélémy et al., 1997], [Nicolini, 1998]). Chez le caféier, à croissance continue, nous observons en général une mise en place progressive des branches : au début le métamère du tronc ne porte pas de branches, puis une, puis deux. Pendant les périodes de transition, il est possible de voir un métamère portant une branche, mais pas le suivant : le coût de cette branche est tel que le bourgeon n'a pas assez de ressources pour en fabriquer d'autres immédiatement après. Sur certaines espèces de caféier, des branches d'ordre 2 peuvent apparaître suivant les mêmes mécanismes lorsque l'arbre est bien développé.

Dans [Stafstrom, 1995], l'auteur décrit ses expériences sur le pois : au début de la croissance, les bourgeons latéraux restent dormants au profit du bourgeon terminal. Si celui-ci est supprimé, des bourgeons axillaires vont démarrer, avec une compétition entre eux, qui peut entraîner le ralentissement voir l'arrêt de la croissance des bourgeons plus faibles.

Dans notre modèle *GL3*, chaque métamère est créé avec un ou plusieurs bourgeons axillaires à l'aisselle de ses feuilles, si le programme génétique de la plante le permet. En effet, certains métamères (notamment sur les rameaux courts), ne pourront jamais porter de branches. Une quantité de matière théorique est attribuée à un bourgeon,

en fonction de son puits, de l'offre et de la demande totale. Si celle-ci est suffisante, le bourgeon devient actif et une branche apparaît au cycle suivant. Sinon, la matière est redistribuée entre les bourgeons qui vont préformer des organes.

Comportements des bourgeons terminaux

Les bourgeons terminaux sont situés en fin d'axe : de même que les bourgeons axillaires, nous supposons qu'ils peuvent marquer des pauses au cours de leur développement. Ces dernières peuvent être dues soit à des manques de biomasse, soit à des raisons endogènes.

Durée de vie des branches

Sur les caféiers, nous observons que les branches basses sont plus courtes. Ce phénomène peut être vu sur de nombreuses plantes : la durée de vie d'une branche, c'est-à-dire le nombre d'unités de croissance formées sur le même axe, varie au cours du développement de la plante. Elle est plus petite pour les premières branches qui apparaissent lorsque la production de la plante est encore faible. Elle grandit progressivement lorsque la plante se développe, et d'autant plus si l'environnement est favorable. Puis, lorsque la plante vieillit et perd des forces, la longueur des branches diminue à nouveau.

Dans notre modèle *GL3*, la durée de vie d'une branche est supposée ne dépendre que de l'impulsion initiale, c'est-à-dire du rapport de l'offre sur la demande au démarrage du bourgeon axillaire. Elle est décidée à la création du bourgeon axillaire, en fonction de la quantité de matière qui lui a été allouée. Cela correspond au cas du hêtre où le développement et le devenir d'un axe latéral formé sont fonctions du niveau d'insertion, sur l'axe principal, du méristème édificateur au moment de son entrée en activité ([Nicolini, 1998]). Chez le frêne aussi, «l'analyse du devenir de toutes ces structures latérales (celles portées par le tronc) montre qu'il est directement lié à leur vigueur initiale »([Barthélémy et al., 1997]). Nous supposons que la durée de vie d'un axe ne peut être remise en question à chaque cycle, ce qui n'est sans doute pas le cas chez les plantes réelles, notamment lors de stress climatiques, où les branches meurent plus facilement. Le mécanisme est le même pour la mutation : le nombre de cycles au bout duquel un axe va changer d'âge physiologique peut être plus ou moins grand selon la quantité de matière disponible à l'initiation.

Rapports de rythme

Chez certaines plantes (principalement celles dont les cycles d'organogenèse ne sont pas contraints par les saisons), les axes de différents âges physiologiques ne grandissent pas toujours à la même vitesse : chez le caféier par exemple les axes orthotropes et plagiotropes ont des vitesses de croissance différentes, dont les rapports dépendent en général de l'espèce.

Dans notre modèle GL3, la durée du cycle est réglée sur la vitesse du bourgeon apical de l'axe principal. Alors, les bourgeons d'âges physiologiques plus élevés peuvent :

- soit donner naissance à l'équivalent de plusieurs unités de croissance à certains cycles, si le rapport de rythme est supérieur à 1 (croissance des branches plus rapide que celle du tronc). Avec un rapport de rythme de 1.5 par exemple, deux unités de croissance apparaîtront un cycle sur deux (en fait, une unité de croissance devrait apparaître tous les 0.67 cycles, ce qui n'est pas possible dans notre modèle discret). Une autre possibilité serait de synchroniser le cycle de croissance sur la vitesse du méristème le plus rapide.
- soit marquer des pauses dans le cas contraire : avec un rapport de 0.67 par exemple, le méristème terminal de la branche marque une pause un cycle sur trois.

Il est assez facile de déterminer le rapport de rythme sur une plante, en comptant les unités de croissance de la cime à la base des axes. Le rapport de rythme est souvent constant le long d'un axe. Parfois, les bourgeons ralentissent leur fonctionnement en vieillissant. Le rapport de rythme est alors fonction de l'âge chronologique de l'axe. Nous estimons qu'il est rarement fonction du rapport de l'offre sur la demande. Cependant, l'implémentation du comportement du bourgeon est similaire ici à celle de la rétroaction.

Nombre d'organes dans une unité de croissance

Comme nous l'avons dit plus haut, la taille des unités de croissance du hêtre dépend fortement de l'environnement. Dans [Nicolini and Chanson, 1999], l'auteur mesure les unités de croissance sur des hêtres d'âges différents :

Les jeunes arbres âgés de 7 ans et haut de 1 *m* environ forment des unités de croissance courtes constituées en moyenne de 10 nœuds (7 cataphylles et 3 feuilles assimilatrices). En revanche, les unités de croissance courtes formées par de vieux arbres de plus de 100 ans et hauts de 25 mètres sont plus épaisses et constituées de 16 nœuds (11 cataphylles et 5 feuilles assimilatrices) pour des longueurs similaires.[...] Les évolutions du nombre de nœuds et du diamètre des unités de croissance courtes peuvent être divisées en deux phases : une phase d'évolution rapide au cours de laquelle les arbres sont stériles et forment leur tronc, suivie par une phase de stabilisation.

L'auteur remarque des phénomènes similaires sur les unités de croissance longues. Les deux phases présentées semblent suivre dans notre modèle l'évolution du rapport de l'offre sur la demande, très rapide au début, puis se stabilisant.

Cela n'est valable que chez les arbres qui grandissent par unités de croissance dont la taille dépend de la biomasse produite par l'arbre, et donc de l'environnement. Une unité de croissance de taille maximale peut être définie : celle construite lorsque la production est suffisante pour que tous les métamères soient formés. Aucune unité de croissance ne pourra être composée de plus de métamères. A chaque cycle, en fonction de la biomasse réellement disponible pour l'unité de croissance, seule une partie de

ces métamères est préformée et apparaît dans la plante (voir une modélisation dans [Mathieu et al., 2004]).

Un autre type de rétroaction sur l'organogenèse est la variation du nombre de fruits portés par une unité de croissance en fonction de la biomasse disponible. Si la plante produit beaucoup de matière, sa production fructifère est importante. Or, en fin de cycle, les fruits et les bourgeons sont en compétition pour la répartition de la matière : ces derniers sont donc désavantagés. Par conséquent, les unités de croissance du cycle suivant seront plus petites et la plante, moins productive, et fournira moins de matière aux fruits. Ceux qui apparaîtront en fin de cycle seront donc plus petits que ceux du cycle précédent. Ceci est observé dans les alternances d'années de forte et de faible productions fruitières.

Conclusion

Plusieurs des phénomènes décrits ci-dessus peuvent être vus dans une même plante. Nous avons cité l'exemple du caféier dont le démarrage des bourgeons ainsi que la durée de vie des branches dépendent de la biomasse disponible. Chez le hêtre, la taille des unités de croissance augmente en même temps que la ramification se complexifie. Selon le type d'arbre ou d'environnement, l'un ou l'autre de ces phénomènes peut avoir plus d'importance. Par exemple, si l'arbre grandit dans un peuplement de haute densité, il aura tendance à faire des longues unités de croissance, mais peu de branches, alors qu'il en porterait en plus faible densité, avec, peut-être, des unités de croissance moins longues.

1.7.2 Effets sur les caractéristiques fonctionnelles

Dans le paragraphe précédent, nous avons décrit les effets de la rétroaction de la photosynthèse sur l'organogenèse. Ici, nous étudions l'influence de la photosynthèse sur le fonctionnement : selon la quantité de matière qu'ils reçoivent, les organes vont réagir différemment, en terme de puits, ou de durée de vie principalement. Une jeune plante essaiera de produire plus en augmentant la surface de ses feuilles (augmentation du puits, diminution de l'épaisseur) si elle le peut. Mais elle ne pourra pas poursuivre trop longtemps sur ce rythme de peur de ne pas grandir longtemps (nécessité aussi d'investir dans une structure mécanique stable : entrenœuds plus grands, croissance secondaire).

Puits variables

Nous nous intéressons dans un premier temps aux organes dont les puits peuvent varier, en fonction de la biomasse dont ils disposent. Selon son taux de croissance, la plante va préférer investir plus dans tel ou tel type d'organes.

– Puits des entrenœuds

Quand la jeune plante produit encore peu de biomasse, elle privilégie les feuilles,

pour plus de productivité. Nous observons cela chez les premiers entrenœuds courts des herbacées (Mais, Riz) ou chez le jeune hêtre : sur plusieurs années, le volume de l'entrenœud augmente plus par rapport à celui de la feuille. Quand la plante produit suffisamment de matière pour faire assez de feuilles, elle investit dans les axes, notamment pour la stabilité mécanique, ou bien pour monter en hauteur et capter de la lumière en forêt.

Chez le maïs, lorsque le limbe a atteint une certaine taille, la quantité de matière attribuée à la gaine augmente plus en proportion que celle attribuée au limbe. C'est aussi pour la plante un moyen de faire des réserves.

Dans [Nicolini, 1998], l'auteur mesure l'évolution de la morphologie des unités de croissance pendant le développement du hêtre. Il constate que l'augmentation de la longueur des unités de croissance n'est pas proportionnelle à l'augmentation de leur nombre de nœuds feuillés : «la longueur augmente plus rapidement que le nombre de nœuds ». Cela signifie que le volume des nouveaux métamères augmente en même temps que leur nombre. Cela peut être dû tout simplement à un effet de l'augmentation de la biomasse disponible (offre sur demande), mais aussi à l'augmentation du puits de l'entrenœud dans l'unité de croissance.

– **Puits des bourgeons**

Si elle ne produit pas assez de matière, la plante privilégiera le tronc, et construira de petits axes latéraux. Stafstrom parle de la régulation du développement des bourgeons axillaires par la croissance du bourgeon terminal ([Stafstrom, 1995]). Nous observons par exemple chez le riz que les talles sont identiques en topologie au brin maître, mais leur taille varie en fonction de leur position. Cela peut correspondre à une variation du puits du bourgeon axillaire en fonction de la biomasse disponible à son initiation.

– **Puits des cernes**

Une plante jeune avec un faible taux de croissance préférera investir plus dans les nouvelles unités de croissance pour produire plus de matière, et ensuite, lorsque celles-ci auront atteint une certaine taille, la matière supplémentaire sera attribuée aux cernes. En forêt, la comparaison de deux arbres similaires montrent que les hauteurs sont proches. Mais, celui qui pousse dans l'environnement le plus favorable a un diamètre plus grand : son surplus de matière a été investi dans la croissance secondaire. Cela correspond à la loi d'Eichhorn qui stipule que dans un peuplement la hauteur de l'arbre dominant ne dépend pas de la densité.

Durée de fonctionnement des organes

Il a été observé que la durée de vie des feuilles de tournesol est variable ([Rey, 2003]) : elle est petite au début lorsque le tournesol produit peu de matière. Puis, lorsque le tournesol grandit, le rapport de l'offre sur la demande augmente, et nous constatons que les feuilles durent plus longtemps (la durée de vie semble atteindre un maximum). Il en est de même pour les durées d'expansion des feuilles comme on peut le voir d'après les mesures présentées sur la figure 1.13). Notons que chez ce tournesol, la durée d'expansion

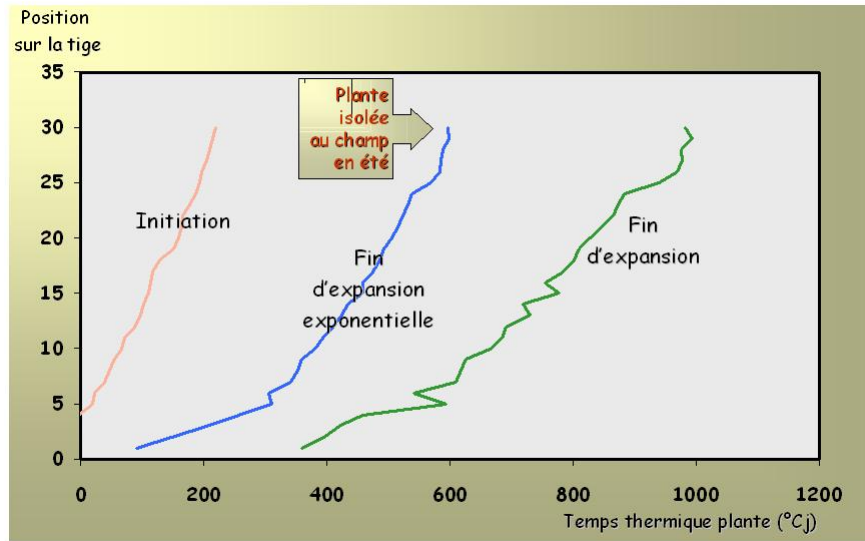


FIG. 1.13 – Durée de vie des feuilles d'un tournesol en temps thermique ([Rey, 2003])

des organes est grande (de l'ordre de 100 cycles) alors que le développement de la plante ne dépasse guère 40 métamères.

En fonction de la biomasse dont il dispose à son initiation, un organe durera plus ou moins longtemps. De même que pour la longueur des branches, nous supposons cette durée fixée à l'initiation du bourgeon axillaire : un bourgeon créé avec un ratio de biomasse disponible faible dure peu de cycles, même si les cycles pendant lesquels il grandit sont très favorables au développement de la plante, et inversement. Cela n'est valable que dans des climats stabilisés. Des stress majeurs peuvent remettre en cause la durée de vie programmée.

1.7.3 Nouvelle définition du cycle

Le cycle de croissance du modèle peut être décomposé en plusieurs étapes distinctes (voir paragraphe 1.2.1) :

1. apparition des organes qui étaient préformés dans un bourgeon
2. production de biomasse par photosynthèse
3. répartition de cette biomasse dans les nouveaux organes.

Nous avons présenté différents exemples de modélisation des effets de l'interaction entre l'organogenèse et la photosynthèse dans la plante. Dans le modèle, les effets sont pris en compte lors de la dernière étape du cycle, qui a donc été décomposée en sous-étapes fictives. Celles-ci ne sont pas représentatives du développement de la plante, mais sont introduites pour les besoins du calcul.

1. détermination du nombre de bourgeons potentiels qui deviennent actifs,

2. détermination du puits des cernes en fonction de la biomasse disponible pour la plante,
3. répartition de la matière entre ces bourgeons fonctionnels et les autres puits : cernes, organes en expansion, racines,
4. détermination de la durée de vie des branches générées par les bourgeons axillaires,
5. détermination du nombre d'organes qui vont être préformés dans ces bourgeons,
6. détermination du puits des organes si celui-ci est variable,
7. répartition de la matière entre ces organes et détermination du volume qu'ils auront à leur apparition,
8. détermination de certaines caractéristiques fonctionnelles de ces organes (durée d'expansion ou durée de vie pour les feuilles).

1.8 Conclusion

Nous avons présenté dans ce chapitre les bases écophysiologiques et les choix de modélisation inhérents au modèle GreenLab. Ils ont principalement été définis lors de la conception du modèle *GL1* mais restent vrais pour les modèles stochastiques (*GL2*) et avec rétroaction (*GL3*). Dans le paragraphe 1.7, nous avons détaillé plus particulièrement l'introduction de la rétroaction de la photosynthèse sur l'organogenèse, qui ont fait l'objet des travaux de cette thèse. Notons que ce modèle *GL3* est un modèle déterministe qui ne prend pas en compte les avancées faites lors de l'implémentation du modèle stochastique. Un des projets est de combiner le stochastique avec les interactions entre la photosynthèse et l'organogenèse, en introduisant des variables aléatoires dans l'implémentation des lois de *GL3*.

Lors de la définition du modèle *GL3*, nos choix de modélisation ont été dictés par des considérations botaniques et écophysiologiques, afin de décrire les stratégies d'adaptation architecturale ou fonctionnelle de la plante dans son environnement. Malgré la complexité des phénomènes étudiés, nous avons voulu privilégier la simplicité et la cohérence globale du modèle : une seule variable de contrôle (rapport de l'offre sur la demande) et des fonctions de variations linéaires, correspondant à des seuils de déclenchement. Ces choix donnent des résultats satisfaisants en terme de comportement qualitatifs (voir chapitre 3), et sont en partie validés par les applications aux plantes réelles (voir la deuxième partie). Les expériences permettent de découvrir les faiblesses du modèle, et sont parfois à l'origine d'amélioration (ou complexification) du modèle.

Chapitre 2

Etude mathématique et numérique du modèle

Contrairement à d'autres modèles plus empiriques, le modèle GreenLab de croissance de plantes a pu être mis en équation sous la forme d'un système dynamique discret. Nous considérons dans cette partie uniquement le modèle déterministe avec interactions entre la photosynthèse et l'organogenèse (*GL3*). A l'aide d'un formalisme adapté, nous avons cherché à étudier le comportement du modèle, avec rétroaction de la photosynthèse sur l'organogenèse. Nous nous intéressons principalement à l'évolution temporelle du système, en terme de production et de nombres d'organes, à la vitesse de croissance et à l'influence de certains paramètres.

Ces études sont assez théoriques mais permettent de retrouver des tendances de comportement observées expérimentalement. Elles facilitent le contrôle du comportement du modèle (et par là la vérification de l'implémentation qui en est faite) et donnent certaines conditions sur les paramètres qui peuvent aussi être utilisées lors d'applications aux plantes réelles. Nous pouvons par exemple déduire des paramètres le premier cycle d'apparition d'une branche. Lors des applications présentées dans la seconde partie, certains des résultats trouvés ici pourront être validés. Les simulations présentées dans ce chapitre ont été faites grâce au logiciel *Digiplante* développé à l'Ecole Centrale de Paris. Les principales notations utilisées sont résumées en annexe A.

2.1 Mise en équation de l'organogenèse

Nous avons décrit au paragraphe 1.3 les principes de la mise en place des organes dans le modèle GreenLab. Nous en présentons dans ce paragraphe l'implémentation.

2.1.1 La méthode des sous-structures

Une des particularités du modèle GreenLab est le mode de construction de la plante, par la méthode des sous-structures détaillée par Yan et Reffye dans ([Yan et al., 2002]).

Celle-ci est basée sur les similarités observées entre différentes parties de la plante. En effet, des axes semblables (de mêmes âges physiologiques et chronologiques) sont repérés en différents endroits de la plante. Nous les supposons identiques, et ne calculons qu'une seule fois leurs caractéristiques (nombre, position, volume des organes). Ainsi, le temps de calcul est fortement diminué : d'exponentiel pour des méthodes de construction bourgeon par bourgeon, il devient linéaire, en fonction du nombre de structures. Par exemple, il y a un nombre fixe (en général moins de 10) de feuilles différentes que nous construisons puis collons sur les divers axes, au lieu de construire toutes les feuilles de la plante, dont le nombre peut être de l'ordre du millier. Il en est de même pour les axes courts, puis ceux de topologies plus compliquées (voir figure 2.1). La description de la plante est donc simplifiée, mais se rapproche de la plante observée. Le but du modèle GreenLab n'est en effet pas de représenter une certaine plante de manière exacte mais de proposer une méthode efficace de construction de plantes permettant de reproduire le comportement moyen d'une plante proche d'une plante réelle, de calculer des productions, de simuler des comportements observés, au moins de manière qualitative.

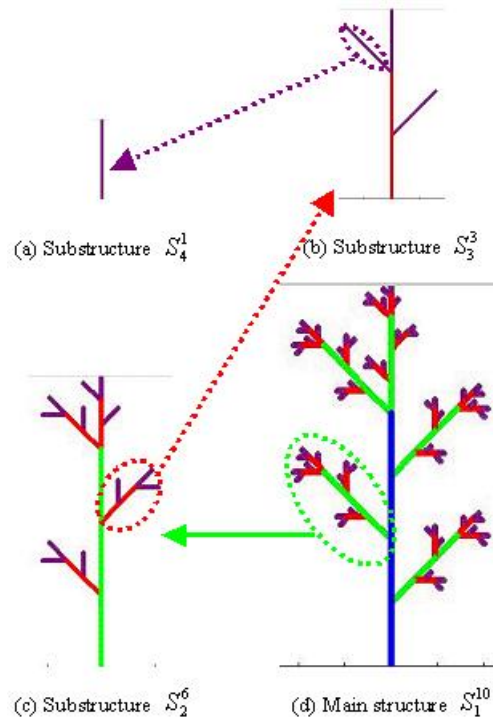


FIG. 2.1 – Méthode des sous-structures ([Yan et al., 2002])

Comme nous allons le voir ci-dessous plus en détail, une sous-structure est un ensemble ordonné d'organes qui peut être présent à différents endroits dans la plante. Plus précisément, elle est composée d'une unité de croissance de base portant elle-même des sous-structures latérales et une sous-structure terminale (voir figure 2.1). Les caracté-

ristiques d'une structure sont celles de l'unité de croissance de base : âges chronologique et physiologique. En particulier, une structure d'âge chronologique nul est un bourgeon. Une plante peut être construite de manière récurrente à partir d'un ensemble de bourgeons. A un cycle donné, les bourgeons de tous les âges physiologiques sont construits, puis collés sur les structures d'âge chronologique 1 et physiologiquement plus jeunes, selon les lois d'organogenèse de la plante considérée. Ces structures d'âge chronologique 1 sont alors placées sur des unités de croissance d'âge chronologique 2 et d'âge physiologique inférieur, et ainsi de suite.

2.1.2 Définition d'une grammaire

Nous reprenons dans ce paragraphe l'algorithme de construction par sous-structure et sa formalisation qui ont été présentés dans [Reffye (de) et al., 2003].

Définition de l'alphabet

La croissance est définie par une grammaire où une sous-structure d'âge physiologique p et âge chronologique k au cycle n est notée $S_p(k, n)$. P_m est l'âge physiologique maximum dans la plante, il correspond au nombre de types d'axes différents ; nous noterons l'ensemble $\mathcal{P} = \{1, \dots, P_m\}$. L'ensemble de lettres $\Sigma^n = \{m_{pq}(k, n) \mid p, q \in \mathcal{P} \ 1 \leq k \leq n\} \cup \{s_p(n) \mid p \in \mathcal{P}\}$ est l'alphabet sur lequel on définit une opération de concaténation. Le mot $m_{pq}(k, n)$ représente le métamère avec les indices suivants :

- p : âge physiologique de l'axe porteur,
- q : âge physiologique du bourgeon axillaire (aussi identifié comme porté), $q \in \mathcal{P} = \{p, \dots, P_m\}$
- k : âge chronologique du métamère, c'est-à-dire le nombre de cycles de croissance depuis son apparition (un bourgeon est d'âge chronologique 0),
- n : âge chronologique de la plante, en nombre de cycles.

Le mot $s_p(n)$ représente le bourgeon d'âge physiologique p au cycle n .

Nous identifions les organes du métamère par un indice o qui prend la valeur e pour un entrenœud, a pour une feuille, f pour un fruit, b pour le bourgeon axillaire, l pour la part de croissance secondaire sur ce métamère. Le nombre de ces organes est noté $m_{pq}^o(k, n)$.

Enfin, nous notons τ_p le nombre de cycles avant mutation pour un axe d'âge physiologique p et $\mu(p)$ l'âge physiologique dans lequel cet axe va muter.

Construction d'une structure

Chaque sous-structure est une concaténation de métamères, et, dans le cas général, l'arbre d'âge n — $S_1(n, n)$ — suit les équations

$$\begin{aligned} S_p(0) &= s_p , \\ S_p(k, n) &= R_p(k, n)S_p(k-1, n) , \quad 0 < k < \tau_p , \\ S_p(k, n) &= T_p(k, n)S_{\mu(p)}(k-\tau_p, n) , \quad \forall k \geq \tau_p \end{aligned} \quad (2.1)$$

où la description d'une unité de croissance est donnée par :

$$\begin{aligned} R_p(k, n) &= \prod_{q \geq p} \left\{ m_{pq}(k, n)^{u_{pq}(n-k+1)} S_q(k-1, n)^{b_{pq}(n-k+1, n-k+1)} \right\} , \\ T_p(k, n) &= \prod_{l=k-\tau_p+1}^k R_p(l, n, S) . \end{aligned} \quad (2.2)$$

$b_{pq}(n, n)$ et $u_{pq}(n)$ sont des caractéristiques de l'organogenèse de la plante, qui peuvent varier au cours du développement de la plante :

- $b_{pq}(n, n)$ est le nombre de structures latérales d'âge physiologique q qui apparaissent sur une unité de croissance d'âge physiologique p et d'âge chronologique 1 au cycle n .
- $u_{pq}(n)$ est le nombre de métamères de type (p, q) sur une unité de croissance d'âge physiologique p apparaissant au cycle n .

Leurs variations temporelles peuvent être soit des caractéristiques botaniques de la plante, soit aléatoires (modèle stochastique *GL2*), soit fonctions de la biomasse disponible dans l'unité de croissance (modèle avec rétroaction *GL3*).

Opérateur de croissance

La méthode présentée ci-dessus permet de construire rapidement une plante à un cycle donné n . Dans un modèle de croissance, nous sommes intéressés par le passage de la plante de n à $n+1$. Dans ce but, un opérateur de croissance a été défini dans [Cournède et al., 2005]. Comme une structure peut être engendrée à partir de l'ensemble des métamères et de celui des bourgeons (alphabet), il suffit de définir l'application de cet opérateur, noté Φ , sur ces ensembles par :

$$\begin{cases} \Phi(m_{pq}(k, n)) = m_{pq}(k+1, n+1) , \text{ with } p, q \in \mathcal{P}, 1 \leq k \leq n \\ \Phi(s_p(n)) = \prod_{q \geq p} \left\{ m_{pq}(1, n+1)^{u_{pq}(n+1)} s_q(n)^{b_{pq}(n+1, n+1)} \right\} s_p(n+1) , \end{cases} \quad (2.3)$$

Ainsi, en début de cycle $n+1$, nous pouvons construire les nouveaux bourgeons et métamères et en déduire les différentes sous-structures de manière récurrente.

2.1.3 Calcul des résistances hydrauliques par la méthode des sous-structures

La modélisation de la production de biomasse dans GreenLab est détaillée au paragraphe 1.4. Nous exposons dans ce paragraphe son calcul sur une structure complexe. Nous notons $\mathcal{G}$ la fonction de conductance d'une structure, calculée à partir des lois du réseau hydraulique par analogie avec le réseau électrique. La figure 2.2 montre le réseau hydraulique équivalent d'une plante composée d'un seul axe. Dans cet exemple simple, les résistances équivalentes des métamères sont branchées en série. Les résistances des feuilles sont en revanche branchées en parallèle (voir paragraphe 1.4.2). Par

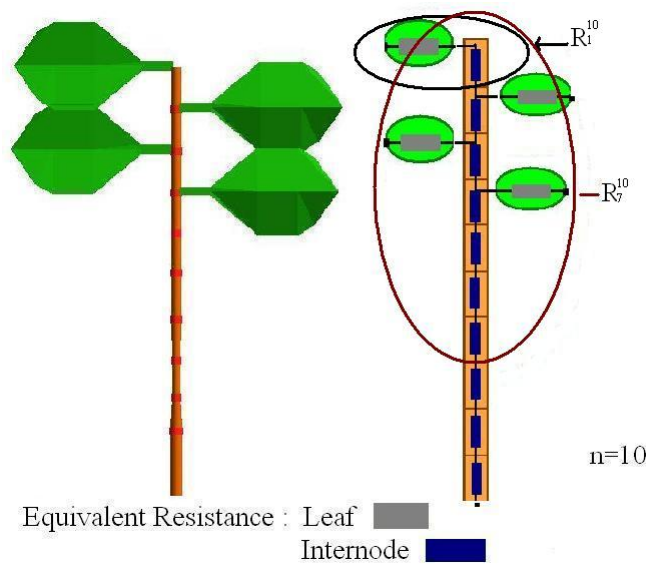


FIG. 2.2 – Exemple d'une plante d'âge 10 et de son réseau hydraulique équivalent

ailleurs, $\mathcal{G}(m_{pq}^a(k, n)) = \frac{1}{\frac{r_1}{s_{pq}(k, n)} + r_2}$ représente la conductance d'une feuille de surface

$s_{pq}(k, n)$ (voir paragraphe 1.4.2). Rappelons que r_1 résume la résistance surfacique de tous les phénomènes contrôlant le passage de l'eau de liquide à vapeur à la surface de la feuille, et r_2 modélise les effets de non-linéarité quand la surface de la feuille augmente.

Nous rappelons l'équation de construction d'une structure, lorsque la durée de vie des axes n'est pas encore atteinte (voir équation 2.1) :

$$S_p(k, n) = \prod_{q \geq p} \left\{ m_{pq}(k, n)^{u_{pq}(n-k+1)} S_q(k-1, n)^{b_{pq}(n-k+1, n-k+1)} \right\} S_p(k-1, n), \quad 0 < k < \tau_p \quad (2.4)$$

De là, nous déterminons la conductance de cette structure :

$$\frac{1}{\mathcal{G}(S_p(k, n))} = \sum_{q \geq p} \frac{u_{pq}(n - k + 1)}{\mathcal{G}(m_{pq}(k, n))} + \frac{1}{\sum_{q \geq p} b_{pq}(n - k + 1) \mathcal{G}(S_q(k - 1, n)) + \mathcal{G}(S_p(k - 1, n)) + \sum_{q \geq p} u_{pq}(n - k + 1) \mathcal{G}(m_{pq}^a(k, n))} \quad (2.5)$$

Si nous négligeons la résistance des axes, ce qui est une hypothèse valable pour les petites plante ([Cruiziat and Tyree, 1990] ou paragraphe 1.4.2), le réseau devient équivalent à celui où toutes les feuilles vivantes de l'arbre sont branchées en parallèle. Par conséquent, la conductance de la plante est la somme des conductances de toutes les feuilles, ce qui revient à dire que la production totale en biomasse de la plante est la somme des productions des différentes feuilles. Cela permet de simplifier les équations de production :

$$\mathcal{G}(S_1(n, n)) = \sum_{a \in \{\text{feuilles de la plante}\}} \mathcal{G}(m_{pq}^a(k, n)) \quad (2.6)$$

2.1.4 Exemple de calcul de résistances

L'augmentation de la résistivité d'un axe freine le développement de la plante. Nous montrons deux exemples simples de l'effet des résistances hydrauliques dans une structure donnée.

Modèle de Corner

Nous nous intéressons à une plante de modèle architectural de Corner qui n'a qu'un seul cycle de feuilles fonctionnelles (une feuille par métamère), et dont les organes ont une expansion immédiate. La croissance secondaire est modélisée avec une demande constante p^c . La matière ainsi captée est répartie de manière uniforme le long du tronc. La résistance d'un entrenœud change à chaque cycle car elle dépend du rapport $\frac{\text{hauteur}}{\text{section}}$ de la partie conductrice de l'axe, et donc de la quantité de matière allouée à cet entrenœud (nouveau cerne conducteur). Nous notons $r^{k,n}$ la résistance d'un entrenœud d'âge physiologique k quand la plante a l'âge chronologique n . Au cycle n , la résistance équivalente de la structure est $R_{eq}^n = \sum_{k=1}^n r^{k,n} + \frac{r_1}{s^n} + r_2$, où $\frac{r_1}{s^n} + r_2$ est la résistance d'une feuille de surface s^n . Nous allons désormais déterminer les résistances des entrenœuds de notre plante particulière.

Un nouvel entrenœud qui reçoit une quantité de matière q a des dimensions vérifiant :

$$- \text{hauteur } h = \sqrt{bq} \frac{1 + \beta}{2}$$

– surface de section $s = \frac{1}{\sqrt{b}} q \frac{1-\beta}{2}$

Le rapport $\rho \frac{h}{s} = \rho b q^\beta$ est la résistance de cet entrenœud. Remarquons que si l'on pose $\beta = 1$, la surface de la section d'un entrenœud à sa création est toujours $\frac{1}{\sqrt{b}}$; en revanche, en supposant $\beta = -1$, les entrenœuds ont tous la même hauteur $\sqrt{b}$, quel que soit leur cycle d'apparition. Nous supposons cette hypothèse vérifiée dans la suite du paragraphe ($\beta = -1$), ainsi nous avons la relation $\frac{h}{s} = \frac{h^2}{hs} = \frac{b}{hs}$.

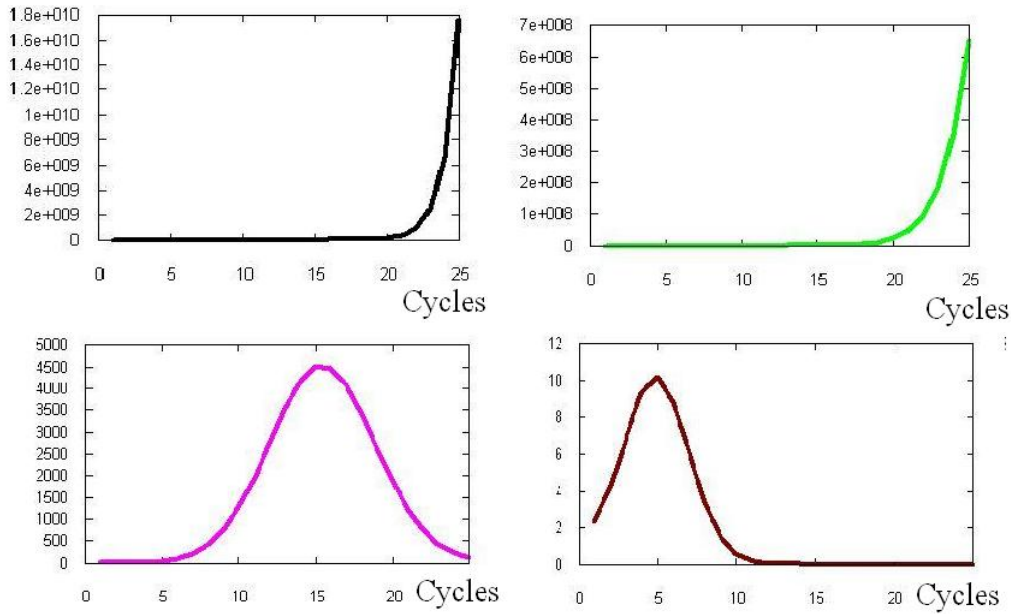
Appliquons cela à notre plante particulière. Si $Q(n)$ est la production totale de la plante, la quantité de matière allouée aux cerne en fin de cycle n est $\frac{p^c Q(n)}{p^c + p^b}$, où $p^b = p^m = p^a + p^e$ est le puits du bourgeon pris égal au puits du nouveau métamère. Sur chaque entrenœud d'âge chronologique k s'ajoute un cerne conducteur de volume $h^{k,n} s^{k,n} = \frac{1}{n} \frac{p^c Q(n)}{p^c + p^b}$. Nous notons $s^{k,n}$ la surface de la section du cerne, qui est donc la surface de section d'un cylindre de hauteur $\sqrt{b}$. La quantité de matière allouée au nouvel entrenœud est $\frac{p^e}{p^e + p^a} \frac{p^b Q(n)}{p^c + p^b} = \frac{p^e Q(n)}{p^c + p^b}$ en rappelant l'hypothèse $p^b = p^a + p^e$.

Calculons les résistances des différents entrenœuds de la plante au cycle $n + 1$ afin de déduire la production de biomasse de la plante pendant ce cycle. Nous supposons seul le dernier cerne conducteur. Cependant, le plus jeune entrenœud n'est composé que d'une moëlle qui est conductrice et le reste tant qu'elle est en contact avec un cerne conducteur. L'entrenœud d'âge chronologique 2 a donc une résistance tenant compte de la surface de sa moëlle et du premier cerne conducteur. Finalement :

$$\begin{aligned}
 r^{1,n+1} &= \frac{\rho b (p^c + p^b)}{p^e Q(n)} \\
 r^{2,n+1} &= \frac{\rho b (p^c + p^b)}{p^e Q(n-1) + \frac{p^c Q(n)}{n}} \\
 k > 2, \quad r^{k,n+1} &= \rho \frac{h^{k,n+1}}{s^{k,n+1}} = \rho \frac{h^{k,n+1}^2}{h^{k,n+1} s^{k,n+1}} = \frac{\rho b}{\frac{1}{n} \frac{p^c Q(n)}{p^c + p^b}}
 \end{aligned} \tag{2.7}$$

Puis, en rappelant que $R_{eq}^n = \frac{E}{Q(n)}$, nous pouvons écrire l'équation de récurrence :

$$\begin{aligned}
 R_{eq}^{n+1} &= \sum_{k=1}^n r^{k,n+1} + \frac{r_1}{s^{n+1}} + r_2 \\
 R_{eq}^{n+1} &= \frac{\rho b(p^c + p^b)}{p^e Q(n)} + \frac{\rho b(p^c + p^b)}{p^e Q(n-1) + \frac{p^c Q(n)}{n}} + (n-2)n \frac{\rho b(p^c + p^b)}{p^c Q(n)} + \frac{r_1 e}{\frac{p^a p^b Q(n)}{(p^a + p^e)(p^c + p^b)}} + r_2 \\
 R_{eq}^{n+1} &= \frac{\rho b(p^c + p^b)}{E} \left(\frac{R_{eq}^n}{p^e} + \frac{(n-2)n R_{eq}^n}{p^c} + \frac{1}{\frac{R_{eq}^{n-1}}{p^e} + \frac{p^c}{n R_{eq}^n}} \right) + \frac{r_1 e R_{eq}^n (p^a + p^e)(p^c + p^b)}{p^a p^b E} + r_2
 \end{aligned} \tag{2.8}$$



Production de biomasse de la plante selon la résistivité des axes :



FIG. 2.3 – Production d'un modèle de Corner selon la résistivité du tronc

Les équations de récurrence montrent que la résistance équivalente de la plante tend vers l'infini, donc la production de biomasse devient presque nulle après un certain temps. Nous montrons sur la figure 2.3 les productions de biomasse de plantes de modèles de Corner avec des résistivités d'axes variables (de $\rho = 0$ à $\rho = 0.0001$). Dès que celle-ci est non nulle, la production finit par s'écrouler, d'autant plus vite que la résistivité est

grande.

De manière plus générale, une plante produit d'autant moins de matière que la résistivité de ses axes est grande. En effet, cela correspond à des débits d'eau plus faibles dans les axes, et donc une production de matière par photosynthèse moindre. La résistance des axes augmente avec la taille de la plante. Ses effets sont donc visibles au bout d'un certain nombre de cycles.

Exemple d'un arbre branché

Nous montrons dans ce paragraphe un exemple de plante de topologie plus complexe, avec différentes résistivités d'axes. Cette plante a trois âges physiologiques différents (voir figure 2.4). Les résultats des simulations pour des axes de résistivités de $\rho = 0$,

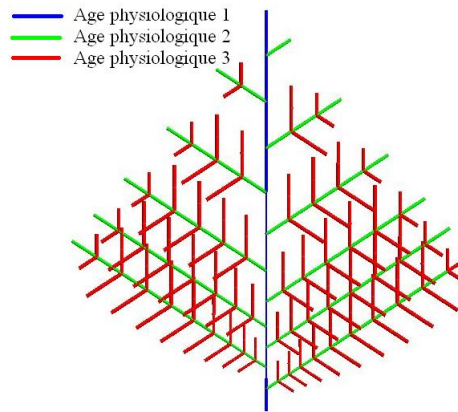


FIG. 2.4 – Topologie de la plante à l'âge 12

$\rho = 10^{-7}$, $\rho = 10^{-6}$, $\rho = 10^{-4}$ sont respectivement représentés sur les figures 2.5, 2.6, 2.7, 2.8. Lorsque $\rho = 0$ (aucun frein au débit de l'eau dans les axes), la production de biomasse se stabilise car le houppier atteint une taille constante, et la surface des nouvelles feuilles varie peu d'un cycle à l'autre. Les plantes sont représentées à 25 cycles, les branches jaunes étant celles déjà mortes. Plus la résistivité est grande, plus la quantité de biomasse produite par la plante est faible. Cela correspond à une phase de vieillissement de la plante.

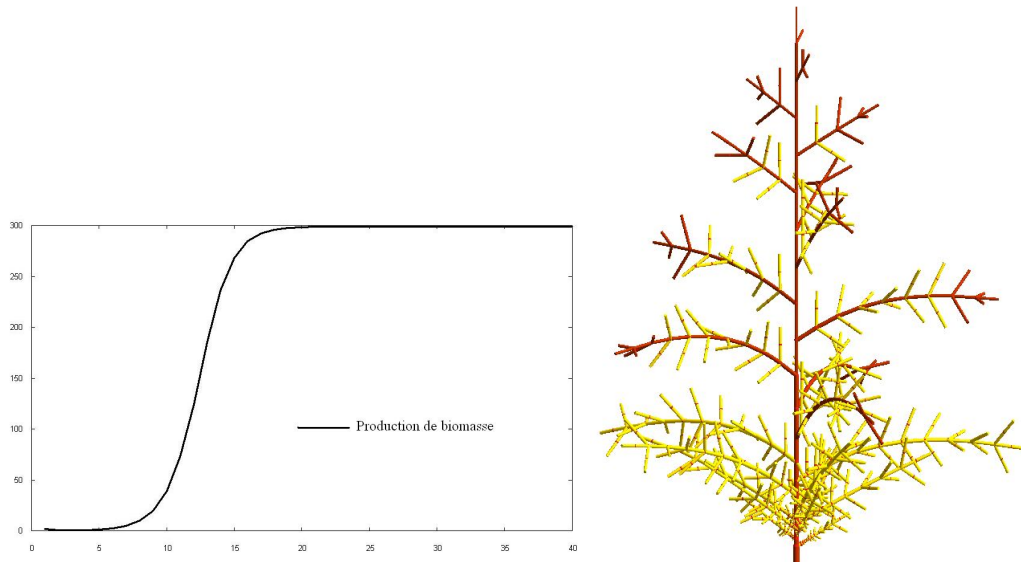


FIG. 2.5 – Représentation de l'arbre branché avec des axes de résistivités nulles et production de biomasse par cycle

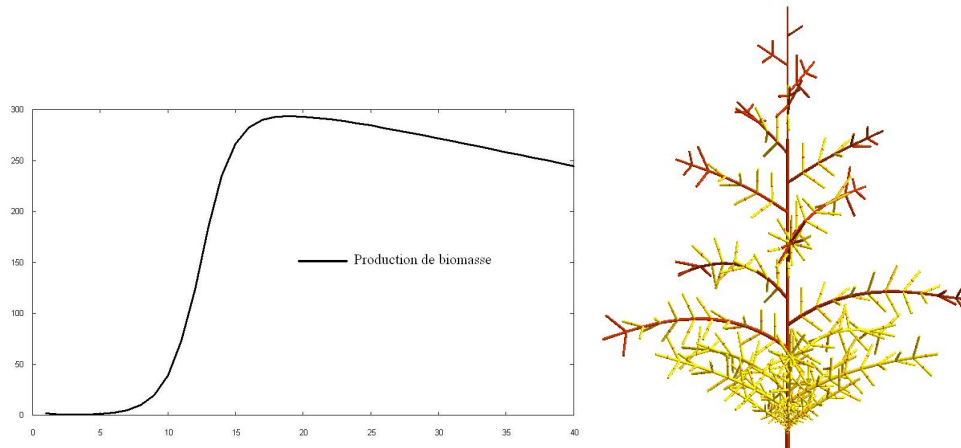


FIG. 2.6 – Représentation de l'arbre branché avec des axes de résistivités de 10^{-7} et production de biomasse par cycle

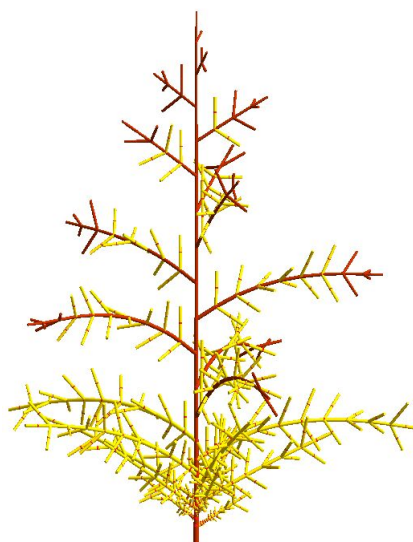
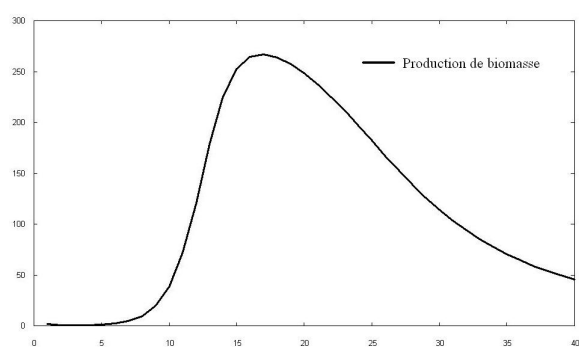


FIG. 2.7 – Représentation de l'arbre branché avec des axes de résistivités de 10^{-6} et production de biomasse par cycle

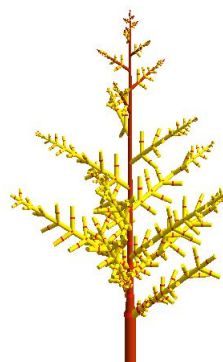
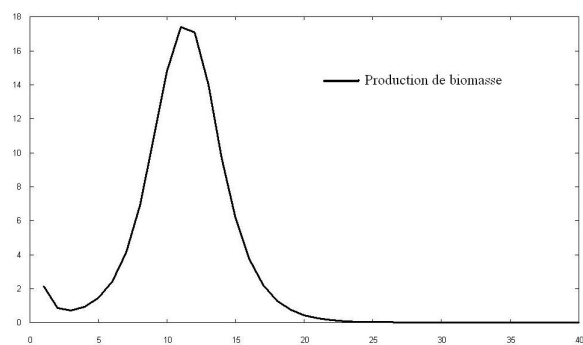


FIG. 2.8 – Représentation de l'arbre branché avec des axes de résistivités de 10^{-4} et production de biomasse par cycle

2.2 Introduction d'un formalisme pour la description des mécanismes de croissance

La construction récurrente d'une plante par la méthode des sous-structures n'est pas la plus adaptée lorsque l'on s'intéresse uniquement au fonctionnement photosynthétique de la plante et à sa production. En effet, elle introduit inutilement des calculs sur la topologie de la plante. Nous allons donc définir ici un autre système de variables de description de la plante, basé sur le précédent, mais qui introduit une nouvelle écriture du système de récurrence. S'il permet des études plus rapides du système en terme de fonctionnement photosynthétique, l'inconvénient majeur du formalisme introduit ci-dessous (paragraphe 2.2.1) est qu'il ne permet pas de prendre en compte la structure topologique de la plante. En particulier, le calcul des résistances équivalentes n'est pas possible directement, sauf dans des cas particulier où la structure est simple (voir par exemple le modèle de Leeuwenberg). Pour représenter la plante, il faut donc revenir à la méthode précédente. Notons que les deux formalismes (paragraphe 2.1.2 et 2.2.1) présentent le même modèle de deux manière différente ; il existe de nombreux choix d'écriture d'un modèle, selon le but visé.

2.2.1 Définition de variables

Nous introduisons le système de variables suivant :

$$X^n = \begin{bmatrix} [u_{pq}(n)]_{p,q \in \mathcal{P}} \\ [v_p(n)]_{p \in \mathcal{P}} \\ [q_p^a(n)]_{p \in \mathcal{P}} \end{bmatrix} \quad (2.9)$$

avec, au cycle n ,

- $u_{pq}(n)$ le nombre de métamères d'âge physiologique p portant des bourgeons d'âge physiologique q sur les nouvelles unités de croissance du cycle. Ce nombre est constant la version *GL1* du modèle GreenLab, il est stochastique dans la version *GL2* et dépend du rapport de l'offre sur la demande dans la version *GL3*.
- $v_p(n)$ le nombre de nouvelles unités de croissance d'âge physiologique p au cycle n . Nous notons $V^n = [v_p(n)]_{p \in \mathcal{P}}$ le vecteur regroupant ces variables, qui sont déterminées à partir des règles de construction de la plante.
- $q_p^a(n)$ le volume d'une feuille de l'unité de croissance d'âge physiologique p apparue au cycle n .

Rappelons que $\mathcal{P} = \{1, \dots, P_m\}$ désigne l'ensemble des âges physiologiques de la plante. Le vecteur de variables X^n ne contient d'informations que sur les nouveaux organes du cycle, mais l'ensemble $(X^1, \dots, X^n)$ permet de retracer l'historique de la plante. Un des intérêts de ce choix est que nous pouvons directement connaître la valeur de ces variables en regardant la plante, et qu'elles permettent de la décrire entièrement.

Nous supposons dans tout le chapitre que l'environnement est homogène en espace, et en temps : $\forall n, E(n) = E$ (voir paragraphe 1.4.1). La notation $\lfloor x \rfloor$ représente la partie entière de x , qui sera utilisée pour le calcul de certaines variables nécessairement entières comme le nombre d'organes.

Dans la suite, nous reprenons le déroulement chronologique du cycle pour expliquer la mise en place des équations de récurrence qui régissent le comportement du système, c'est-à-dire la relation de récurrence entre X^{n+1} et X^n .

2.2.2 Calcul du nombre d'organes

Dans un premier temps, nous calculons le nombre d'unités de croissance des différents âges physiologiques à chaque cycle. Nous pouvons en déduire le nombre d'organes de chaque type dans la plante. Les variables $(u_{pq}(n))_{p,q \in \mathcal{P}}$ donnent le nombre de métamères de type (p, q) dans une unité de croissance d'âge physiologique p , et le nombre d'organes par métamère est une donnée botanique entrée comme paramètre de la plante. Le nombre de bourgeons qui démarrent au cycle n sur une unité de croissance d'âge physiologique p apparue au cycle d est noté $b_{pq}(d, n)$. Déterminer le nombre d'organes permet de calculer les demandes et les productions.

Nous supposons tout d'abord la croissance des axes indéfinie : le méristème ne meurt pas et crée une nouvelle unité de croissance à chaque cycle. Cela est vrai chez certaines plantes et correspond au comportement de plantes jeunes avant la mort des premières branches. Dans un second temps, nous élargissons les résultats au cas où la durée de vie des branches est finie.

De la construction d'une sous-structure d'âge n en fonction des sous-structures d'âge $n - 1$ (équation 2.1), nous pouvons déduire un mode de calcul du nombre d'unités de croissance sur une structure, en sommant sur les sous-structures qu'elle porte. Nous notons $V^n(S) = [v_p(n)(S)]_{p \in \mathcal{P}}$ le vecteur décrivant par âge physiologique le nombre de nouvelles unités de croissance au cycle n dans la structure S . Alors :

$$V^n(S_p(k, n)) = V^n(S_p(k - 1, n)) + \sum_{l \geq p} b_{pl}(n - k + 1) V^n(S_l(k - 1, n)) \quad (2.10)$$

Cette méthode nécessite une connaissance détaillée de chaque structure pour calculer $V^n = V^n(S_1(n, n))$, nombre total d'unités de croissance de la plante. Nous souhaitons déterminer une équation de récurrence directe entre V^n et V^{n+1} , sans passer par l'intermédiaire des différentes sous-structures. Dans ce but, nous rappelons l'expression de l'opérateur de croissance sur un bourgeon d'âge physiologique p noté $s_p(n - 1)$ en fin de cycle $n - 1$ (voir 2.1.2 ou [Cournède et al., 2005]) et définissons le vecteur I_p :

$$\begin{aligned} \Phi(s_p(n - 1)) &= \prod_{q \geq p} \left\{ m_{pq}(1, n)^{u_{pq}(n)} s_q(n)^{b_{pq}(n)} \right\} s_p(n) \\ I_p &= \left[\delta_q^p \right]_{q \in \mathcal{P}} \end{aligned} \quad (2.11)$$

Un bourgeon en fin de cycle $n - 1$ se prépare à donner naissance à une unité de croissance en début de cycle n . Pour $p \in \mathcal{P}$, si nous supposons que le nombre d'unités de croissance d'une plante au cycle n est donné par le vecteur $V^n = I_p$, alors, au cycle $n + 1$, le nombre d'unités de croissance de cette plante sera décrit par le vecteur :

$$V^{n+1} = \begin{bmatrix} 0 \\ 1 + b_{pp}(n) \\ b_{pq}(n) \\ \vdots \\ b_{pP}(n) \end{bmatrix} \quad (2.12)$$

De manière plus générale, le nombre d'unités de croissance d'une plante au cycle n est décrit par $[v_p(n)]_{p \in \mathcal{P}}$. Au cycle $n + 1$, nous déduisons de l'équation précédente que :

$$[v_p(n + 1)]_{p \in \mathcal{P}} = \left[v_p(n) + \sum_{l \leq p} v_l(n) b_{lp}(n) \right]_{p \in \mathcal{P}} \quad (2.13)$$

Autrement dit, $V^{n+1} = V^n + B(n)V^n = (I + B(n))V^n = \prod_{d=1}^n (I + B(d))V^1$

Nous avons noté B la matrice triangulaire inférieure : $B(n) = [b_{pq}(n)]_{p,q \in \mathcal{P}}$ et I la matrice identité. Dans le cas général, la plante est issue d'une graine qui donne un tronc d'âge physiologique 1, ce qui donne la condition initiale :

$$V^1 = \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{bmatrix} \quad (2.14)$$

Nous généralisons les résultats précédents au cas où la durée de vie des axes n'est plus infinie. Nous supposons que les méristèmes d'âge physiologique p peuvent muter après $\tau_p < \infty$ cycles de croissance pour donner un axe d'âge physiologique $\mu(p) > p$. Dans le cas particulier de la mort du bourgeon, nous notons $\mu(p) = P_m + 1$. Un axe issu d'un bourgeon axillaire qui a démarré au cycle $n - \tau_p + 1$ mute en fin de cycle n . D'où :

$$\begin{aligned} v_p(n + 1) &= v_p(n) + \sum_{l \leq p} v_l(n) b_{lp}(n) \\ &\quad - \sum_{l \leq p} v_l(n - \tau_p) b_{lp}(n - \tau_p) + \sum_{q \parallel \mu(q)=p} \sum_{l \leq q} v_l(n - \tau_q) b_{lq}(n - \tau_q) \\ V^{n+1} &= V(n) + B(n)V(n) - B(n - \tau_p)V(n - \tau_p) + \sum_{q \parallel \mu(q)=p} B(n - \tau_q)V(n - \tau_q) \end{aligned} \quad (2.15)$$

2.2.3 Calcul de la production

A partir du calcul du nombre d'organes, nous pouvons déterminer la production de biomasse d'une plante. Comme nous ne connaissons pas la structure topologique de la plante, et ne pouvons pas en déduire le réseau hydraulique, nous supposons la résistance des axes négligeable (voir paragraphe 1.4.2). Ce n'est pas une hypothèse très restrictive pour les études théoriques que nous voulons mener. Nous avons présenté une étude sur un cas simple d'une plante avec résistance hydraulique des axes non négligeable (voir paragraphe 2.1.4). De manière générale, lorsque nous voulons connaître l'influence de la résistance hydraulique des axes pour des plantes complexes, nous devons nous contenter des résultats donnés par la simulation.

Sous cette hypothèse d'axes de résistivités nulles, la production en biomasse $Q(n)$ d'une plante au cycle n est la somme des productions de toutes les feuilles, qui sont elles-mêmes fonctions de la surface des feuilles.

$$Q(n) = \sum_{d=n-t_a+1}^n \sum_{p \in \mathcal{P}} \frac{Ev_p(d) \sum_{q \geq p} u_{pq}(d) m_{pq}^a}{r_1 e \left(q_p^a(d) + \sum_{l=d+1}^n p^a(l) \phi^a(l-d+1) \frac{Q^{exp}(l-1)}{D^{exp}(l-1)} \right) + r_2} \quad (2.16)$$

Nous notons m_{pq}^o le nombre d'organes de type o dans un métamère m_{pq} , en particulier o est pris égal à a pour les feuilles (organes assimilateurs), e pour les entrenœuds. t_a est la durée de fonctionnement d'une feuille, c'est-à-dire le nombre de cycles pendant lesquels celle-ci participe à la production de la biomasse par photosynthèse. La quantité produite dépend directement de la surface (voir paragraphe 1.4.2). Une feuille qui apparaît en début de cycle n a une surface $s_p(n) = \frac{q_p^a(n)}{e}$. Rappelons que $q_p^o(n)$ est le volume d'un nouvel organe o d'âge physiologique p au cycle n et e l'épaisseur d'une feuille, supposée constante dans la plante. Le volume d'une feuille plus âgée est la somme de sa surface initiale et d'accroissements successifs pendant un nombre de cycles inférieurs à t_a . Nous supposons en effet que la plante ne reçoit de matière que si elle est encore active. Autrement dit, au cycle n , une feuille apparue au cycle d a le volume :

$$q_p^a(d) + \sum_{l=d+1}^n p^a(l) \phi^a(l-d+1) \frac{Q^{exp}(l-1)}{D^{exp}(l-1)}$$

Dans cette relation, $Q^{exp}(d)$ et $D^{exp}(d)$ sont respectivement la biomasse et la demande des organes en expansion au cycle d . Ces deux valeurs peuvent être déterminées à partir du vecteur X^d (voir paragraphe suivant 2.2.4). $p^o(d)$ est le puits d'un organe de type o apparu au cycle d et $\phi^o(j)$ sa fonction de variation de puits, définie au paragraphe 1.4.3 et telle que $\forall j > t_a, \phi(j) = 0$.

Nous pouvons connaître le volume d'un organe d'un métamère à partir du volume de la feuille. En effet, la demande des organes se partageant la matière dans un bourgeon

$\sum_{q \geq p} u_{pq}(n) \sum_o p^o(n) \phi^o(1) m_{pq}^o$. Comme la proportion de matière allouée à un organe est proportionnelle à son puits, nous avons $q_p^o(n+1) = \frac{p^o(d) \phi^o(1)}{p^a(d) \phi^a(1)} q_p^a(d) + \sum_{l=d+1}^n p^o(d) \phi^o(l - d + 1) \frac{Q^{exp}(l-1)}{D^{exp}(l-1)}$ pour un organe apparu au cycle d .

2.2.4 Répartition de la matière

En fin de cycle n , nous connaissons la quantité de biomasse produite, $Q(n)$, qui va être répartie entre les différents organes. La première étape est la détermination nombre d'organes qui vont se partager la matière. De l'équation 2.15, nous connaissons le nombre d'unités de croissance de chaque type dans la plante. Nous pouvons par exemple en déduire le nombre de bourgeons potentiels, mais le nombre de bourgeons qui vont devenir actifs est encore inconnu. Il va être déterminé à cette étape du cycle. C'est pourquoi, dans un premier temps, la biomasse est répartie entre les organes bourgeons potentiels, les organes en expansion, le système racinaire et les cernes. Ces deux dernières entités sont considérées comme des compartiments.

Si un ensemble d'organes ou un compartiment noté A a une demande $D^A(n)$, la quantité de matière qui lui est allouée est $D^A(n) \frac{Q(n)}{D(n)}$. avec $D(n) = \sum_A D^A(n)$ la demande totale de la plante. Remarquons que $\frac{Q^A(n)}{D^A(n)} = \frac{Q(n)}{D(n)}$. Ces relations proviennent du modèle proportionnel d'allocation de la matière ([Warren-Wilson, 1972]). Nous détaillons dans la suite du paragraphe le calcul de ces diverses demandes.

Système racinaire

Plusieurs modèles ont été choisis dans le modèle GreenLab pour déterminer le puits du système racinaire.

- soit le système racinaire obtient une proportion constante de biomasse, indépendamment de la demande de la partie aérienne,
- soit il est mis en compétition directe avec les autres puits. Dans ce cas, son puits peut être calculé de trois manières différentes
 - Compartiment de puits global au cycle n fonction du rapport de l'offre sur la demande : $p^r(n) = p^r + x^r \frac{Q(n)}{D(n)}$
 - Compartiment de puits global au cycle n fonction de l'offre : $p^r(n) = p^r + x^r Q(n)$
 - Compartiment de puits déterminé par une fonction de variation de puits telle que celles définies au paragraphe 1.4.3. La durée de l'expansion est alors supérieure à la durée de vie de la plante.

Le choix du modèle dépend de la plante considérée.

Cernes

Comme pour le système racinaire, plusieurs modèles ont été implémentés pour le calcul de la demande des cernes. Le choix du modèle dépend du comportement de la plante.

- Compartiment de puits dépendant du rapport de l'offre sur la demande et du nombre de feuilles actives, selon la loi du pipe model ([Shinozaki et al., 1964]) :

$$p^c(n) = \sum_{d=n-t_a+1}^n \sum_{p \in \mathcal{P}} v_p(d) \sum_{q \geq p} u_{pq}(d) m_{pq}^a \left(p^c + x^c \frac{Q(n)}{D(n)} \right)$$

- Compartiment de puits global au cycle n fonction du rapport de l'offre sur la demande : $p^c(n) = p^c + x^c \frac{Q(n)}{D(n)}$

- Compartiment de puits global au cycle n fonction de l'offre : $p^c(n) = p^c + x^c Q(n)$

Il serait sans doute judicieux de valider ces choix à partir d'observations botaniques ou d'expériences

Organes de la plante

Nous considérons deux types de plantes : les plantes à croissance continue dont le méristème ne cesse jamais de fonctionner, et les plantes à unités de croissance dont les organes apparaissent par cohorte, après un temps de repos du méristème (croissance rythmique). Dans le premier cas, tous les organes sont considérés de manière identique, quelle que soit leur date d'apparition dans la plante. En revanche, dans le second cas, nous distinguons les organes préformés dans le bourgeon qui apparaissent à l'éclosion de celui-ci des organes déjà présents dans la plante et dont le volume continue à grandir.

Plantes à croissance continue

Au cycle n , le puits d'un organe d'âge chronologique d s'écrit comme le produit $p^o(n-d+1)\phi^o(d)$ d'un terme dépendant de la quantité de matière dont il dispose à sa création, $p^o(n-d+1)$, et de la fonction de variation de puits dépendant de son âge chronologique, $\phi^o(d)$ (voir définition au paragraphe 1.4.3). En fin de cycle n , l'amplitude $p^o(d)$, $d \leq n$ des puits des organes de la plante est connue, mais celle, notée $p^o(n+1)$, des organes qui vont apparaître est déterminée en fonction du rapport de l'offre sur la demande :

$$p^o(n+1) = p_p^o + x_p^o \frac{Q(n)}{D(n)}$$

En début de cycle $n+1$, les organes se partagent la biomasse selon une demande,

qui est la somme des puits de tous les organes de la plante :

$$\begin{aligned}
D^{exp}(n) &= \sum_o \sum_{d=1}^{t_{exp}^o} \sum_{p \in \mathcal{P}} v_p(n-d+2) \sum_{q \geq p} u_{pq}(n-d+2) m_{pq}^o p_p^o(n-d+2) \phi^o(d) \\
&= \sum_o \sum_{p \in \mathcal{P}} v_p(n+1) \sum_{q \geq p} u_{pq}(n+1) m_{pq}^o (p_p^o \phi^o(1) + x_p^o \phi^o(1) \frac{Q(n)}{D(n)}) \\
&\quad + \sum_o \sum_{d=2}^{t_{exp}^o} \sum_{p \in \mathcal{P}} v_p(n-d+2) \sum_{q \geq p} u_{pq}(n-d+2) m_{pq}^o p_p^o(n-d+2) \phi^o(d)
\end{aligned} \tag{2.17}$$

La demande des organes de la plante en début de cycle $n+1$ dépend donc de la demande totale de la plante, et sera donc calculée par résolution d'une équation du second degré (voir paragraphe 2.2.4).

L'ensemble des organes en expansion reçoit une quantité de matière $Q^{exp}(n)$ proportionnelle à sa demande, puis à chaque organe d'âge chronologique k est allouée en début de cycle $n+1$ la quantité de matière :

$$\Delta q^o(k) = p^o(n-k+1) \phi^o(k) \frac{Q^{exp}(n)}{D^{exp}(n)} = p^o(n-k+1) \phi^o(k) \frac{Q(n)}{D(n)}$$

Plantes à unités de croissance

A cette étape de la croissance, les bourgeons sont encore potentiels. Leur demande est la somme des bourgeons dormants sur toutes les unités de croissance. Ce dernier est la différence du nombre de bourgeons potentiels à l'apparition de l'unité de croissance (soit $u_{pq}(d)m_{pq}^b$ au cycle d) et de tous ceux qui ont démarré depuis. De plus, après d_{max} cycles, les bourgeons encore potentiels meurent. Finalement, au cycle n , le nombre de bourgeons potentiels d'âge physiologique q sur une unité de croissance d'âge physiologique p apparue au cycle d est :

$$u_{pq}(d)m_{pq}^b - \sum_{i=max(n-d_{max},d)}^{n-1} b_{pq}(d,i)$$

Un bourgeon d'âge physiologique p a un puits $p_p^b(n)$ qui peut dépendre du rapport de l'offre sur la demande. Cette valeur est déterminée quand les bourgeons sont encore potentiels. Cela permet de modéliser certains phénomènes observés comme l'augmentation de la taille relative des branches proportionnellement au tronc lorsque la plante grandit. En effet, dans certains cas, une petite plante privilégiera le tronc au détriment des branches, qui resteront chétives tant que le taux de croissance de la plante sera faible. Puis, dans de bonnes conditions environnementales, le puits d'une branche augmentera plus que celui du tronc. En fin de cycle n , la demande des bourgeons potentiels

$D^{pb}(n)$ s'écrit :

$$\begin{cases} D^{pb}(n) = \sum_{d=n-d_{max}}^n \sum_{p=1}^{P_m} v_p(d) \sum_{q \geq p} p_q^b(d) (u_{pq}(d) m_{pq}^b - \sum_{i=max(d,n-d_{max})}^{n-1} b_{pq}(d, i)) \\ p_p^b(n) = p_p^b + x_p^b \frac{Q(n)}{D(n)} \end{cases} \quad (2.18)$$

Une certaine quantité de matière est allouée au bourgeon selon son puits déterminé par l'équation 2.18. A partir de cette quantité, qui correspond au rapport de l'offre sur la demande, le nombre et le puits des différents organes préformée sera calculé (voir paragraphe 2.2.6).

Les organes apparus aux cycles précédents et qui continuent à grandir ont une demande en fin de cycle n :

$$D^{exp}(n) = \sum_o \sum_{d=2}^{t_{exp}^o} \sum_{p \in \mathcal{P}} v_p(n-d+1) \sum_{q \geq p} u_{pq}(n-d+1) m_{pq}^o p_p^o(n-d+1) \phi^o(d)$$

L'ensemble des organes en expansion reçoit une quantité de matière $Q^{exp}(n)$ proportionnelle à sa demande, puis chaque organe d'âge chronologique k reçoit en fin de cycle n la quantité de matière :

$$\Delta q^o(k) = p^o(n-k+1) \phi^o(k) \frac{Q^{exp}(n)}{D^{exp}(n)} = p^o(n-k+1) \phi^o(k) \frac{Q(n)}{D(n)}$$

Calcul de la demande totale

A partir des équations écrites ci-dessus, nous déterminons la valeur de la demande qui est solution d'une équation du second degré. Ensuite, nous déduisons les valeurs des demandes des différents compartiments qui dépendent elles-mêmes de la demande totale que nous venons de calculer. Rappelons les deux possibilités d'implémentations des variations de puits :

- Pour certains compartiments ou ensembles d'organes, notés ici A_1 , le puits dépend du rapport de l'offre sur la demande : $D^{A_1}(n) = f\left(\frac{Q(n)}{D(n)}\right) = a^{A_1} + b^{A_1} \frac{Q(n)}{D(n)}$, où a^{A_1} et b^{A_1} sont les sommes des paramètres des fonctions affines déterminant les puits des différents organes en fonction du rapport de l'offre sur la demande.
- Pour d'autres compartiments (cernes ou racines), notés A_2 , le puits des organes dépend de la biomasse totale : $D^{A_2}(n) = f(Q(n)) = a^{A_2} + b^{A_2} Q(n)$.

Finalement, la demande totale s'écrit :

$$\begin{aligned} D(n) &= \sum_{A_1} (a^{A_1} + b^{A_1} \frac{Q(n)}{D(n)}) + \sum_{A_2} (a^{A_2} + b^{A_2} Q(n)) \\ \text{D'où} & \\ D(n)^2 &= \sum_{A_1} b^{A_1} Q(n) + \sum_{A_1} a^{A_1} D(n) + \sum_{A_2} (a^{A_2} + b^{A_2} Q(n)) D(n) \end{aligned} \quad (2.19)$$

L'une des solutions de cette équation est négative, l'autre est la demande totale au cycle n :

$$D(n) = \frac{1}{2} \left[\sum_{A_1} a^{A_1} + \sum_{A_2} (a^{A_2} + b^{A_2} Q(n)) + \sqrt{\left(\sum_{A_1} a^{A_1} + \sum_{A_2} (a^{A_2} + b^{A_2} Q(n)) \right)^2 + 4 \sum_{A_1} b^{A_1} Q(n)} \right] \quad (2.20)$$

Nous calculons la demande totale de la plante, puis celles des différents compartiments ou ensembles d'organes qui reçoivent une quantité de matière proportionnelle à celle-ci. Dans chaque ensemble d'organes, la matière est distribuée à chacun d'eux selon son puits, qui peut lui aussi dépendre du rapport de l'offre sur la demande. En règle générale, tous les puits ne sont pas susceptibles de varier simultanément, ce qui simplifie le système.

2.2.5 Détermination du nombre de bourgeons actifs

Chez les plantes à unités de croissance, l'ensemble des bourgeons potentiels reçoit la quantité de matière $\frac{D^{pb}(n)Q(n)}{D(n)}$. Celle-ci n'est pas partagée entre tous les bourgeons potentiels, mais seulement entre ceux qui vont devenir actifs. Il est donc nécessaire d'en déterminer leur nombre à cette étape du cycle. Nous présentons dans ce paragraphe les lois de démarrages retardés des bourgeons. Un bourgeon démarre avec un retard nul s'il crée une unité de croissance au cycle suivant son apparition sur l'unité de croissance porteuse. S'il reste dormant pendant plusieurs cycles avant de démarrer, cette durée constitue son retard. Après d_{max} cycles, le bourgeon encore dormant finit par mourir.

La quantité de matière $\frac{D^{pb}(n)}{D(n)}Q(n)$ est allouée au pool de bourgeons potentiels en fonction de sa demande $D^{pb}(n)$ et de $D(n)$ la demande totale. Elle doit être redistribuée entre tous les bourgeons. Cependant, s'il y a trop de bourgeons potentiels, ou si cette quantité de matière est trop faible, certains de ces bourgeons ne vont pas démarrer. Le volume théorique d'un bourgeon s'ils devenaient tous actifs est $\frac{Q^{pb}(n)}{D^{pb}(n)}$. Si celui-ci est trop faible, tous les bourgeons ne peuvent pas démarrer, car les unités de croissance seraient trop chétives, et donc pas assez compétitives. Nous supposons que la valeur de ce rapport de l'offre sur la demande pilote le démarrage des bourgeons. Plus précisément, le nombre de bourgeons actifs est déterminé comme une fonction affine de ce rapport. Cela correspond au fait qu'il faut que la quantité de matière allouée au bourgeon dépasse un seuil pour que celui-ci démarre. En pratique, nous déterminerons le nombre de bourgeons démarrant sans retard par la partie entière, notée $[\cdot]$, d'une fonction affine de la variable $\frac{Q^{pb}(n)}{D^{pb}(n)}$. La relation donnant le nombre de bourgeons d'âge physiologique q démarrant

au cycle n sur une unité de croissance d'âge physiologique p est :

$$b_{pq}(n, n) = \left\lfloor a_{pq}^1 + a_{pq}^2 \frac{Q^{pb}(n)}{D^{pb}(n)} \right\rfloor$$

Les paramètres a_{pq}^1 et a_{pq}^2 dépendent des âges physiologiques des axes porteurs et portés. La valeur $\frac{1}{a_{pq}^2}$ correspond à un seuil de matière à franchir pour qu'un bourgeon puisse porter une branche. Plus a_{pq}^2 est petit, plus les branches d'âge physiologique q auront du mal à démarrer sur des axes d'âge physiologique p .

Un exemple de simulation de ce phénomène est présenté sur la figure 2.9, avec cinq

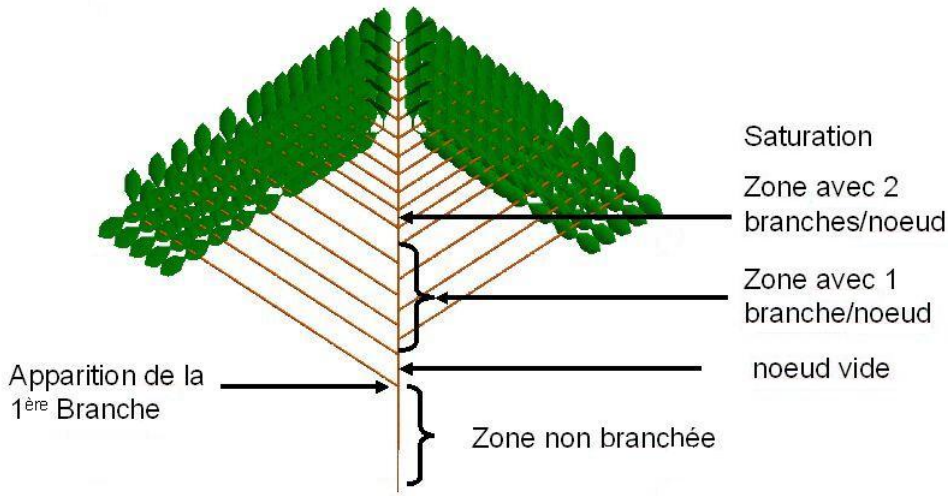


FIG. 2.9 – Mise en place progressive des branches sur une plante de 30 cycles

cycles de feuilles fonctionnels, et un retard au démarrage nul. Sur cet un arbre, les huit premiers métamères sont trop petits pour porter des branches, puis le neuvième en porte une, mais cela entraîne une trop forte augmentation de la demande par rapport à l'offre, alors le métamère suivant ne peut pas porter de branches. Après huit métamères qui ne portent qu'une branche, tous les autres en portent deux.

Pour l'implémentation du démarrage des bourgeons avec retard, nous souhaitons garder une fonction affine du rapport de l'offre sur la demande, tout en introduisant le cycle d'apparition du bourgeon. Notre choix est basé sur l'hypothèse suivante : plus un bourgeon reste dormant longtemps, moins il a de chances de démarrer. Nous avons donc testé des fonctions de la forme :

$$b_{pq}(d, n) = \left\lfloor a_{pq}^1 + a_{pq}^2 \frac{Q^{pb}(n)}{D^{pb}(n)} \frac{1}{n - d + 1} \right\rfloor$$

en notant $b_{pq}(d, n)$ le nombre de bourgeons apparus au cycle d qui démarrent au cycle $n+1$ (activés en fin de cycle n). Les simulations donnent des résultats satisfaisants (voir

paragraphe 2.4.4), c'est-à-dire permettent de représenter des comportements proches de ceux observés dans la nature. Il existe cependant des plantes où le retard au démarrage des bourgeons est constant. D'autres signaux peuvent être à la base du démarrage de tel ou tel bourgeon (mutation d'un axe par exemple). Notre hypothèse d'un démarrage de plus en plus difficile lorsque le bourgeon vieillit n'est donc pas toujours vérifiée. La détermination puis la validation d'un modèle des causes de démarrages des bourgeons nécessiterait plus de connaissances et d'observations botaniques. Cela n'est pas encore envisagé dans GreenLab mais pourra être pris rapidement en compte en modifiant le choix de notre fonction.

2.2.6 Répartition de la matière à l'intérieur d'un bourgeon

Ce paragraphe est consacré aux plantes à unités de croissance. En effet, pour les plantes à croissance continue, il n'y a pas de préformation d'organes dans un bourgeon. La quantité de matière allouée à un bourgeon actif d'âge physiologique k est :

$$q_k^b(n) = p_k^b \frac{Q^{pb}(n)}{D^{fb}(n)}$$

Nous rappelons que $Q^{pb}(n)$ est la quantité de matière allouée au pool de bourgeons potentiels qui revient entièrement à l'ensemble de tous les bourgeons actifs. $D^{fb}(n)$ est la demande de cet ensemble de bourgeons actifs ; elle est par construction inférieure à $D^{pb}(n)$. A partir de la quantité $q_k^b(n)$, nous déterminons la durée de vie d'une branche issue du bourgeon axillaire, et la taille de la première unité de croissance préformée.

Détermination de la durée de vie des branches

Chaque bourgeon actif donne naissance à une branche dont la durée de vie (nombre de cycles de croissance avant la mort ou la mutation du méristème apical) est déterminée à la création de la branche en fonction de la taille du bourgeon axillaire. C'est uniquement l'impulsion initiale qui détermine le nombre de cycles de croissance, et nous supposons que le démarrage du bourgeon terminal n'est pas testé à chaque cycle (voir paragraphe 1.7.1). Nous notons $t_k(n)$ la durée de vie d'une branche d'âge physiologique k apparue au cycle n ; c'est une valeur entière calculée par une fonction affine du rapport de l'offre sur la demande $q_k^b(n) = p_k^b \frac{Q^{pb}(n)}{D^{fb}(n)}$, de paramètres c_k^1 et c_k^2 :

$$t_k(n+1) = \lfloor c_k^1 + c_k^2 q_k^b(n) \rfloor$$

Nous présentons sur la figure 2.10 une plante avec les mêmes caractéristiques fonctionnelles que dans le paragraphe précédent (figure 2.9). Le démarrage des bourgeons dépend du rapport de l'offre sur la demande. De plus, la durée de vie des branches est fonction de la taille du bourgeon axillaire. On remarque que les branches plus basses

sont plus courtes. La durée de vie des branches finit ensuite par se stabiliser, ce que nous ne voyons pas encore sur cette figure.

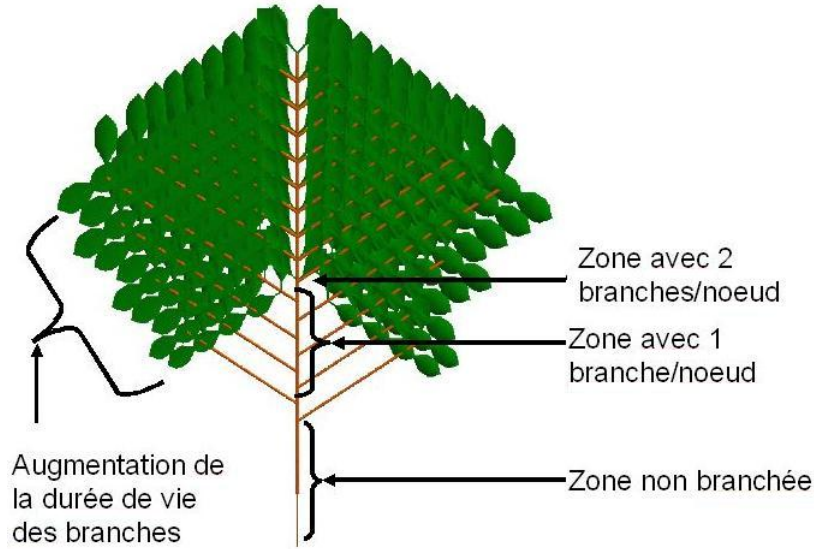


FIG. 2.10 – Mise en place progressive des branches de durées de vie variable sur une plante de 30 cycles

Détermination du nombre d'organes préformés

La taille de l'unité de croissance dépend du volume du bourgeon dont elle est issue. Lorsque celui-ci dépasse un certain seuil, un métamère supplémentaire est susceptible de se former. Puis, les volumes de ces métamères peuvent grossir en fonction de la biomasse disponible. Quand celle-ci dépasse à nouveau un seuil, le bourgeon préformera un métamère de plus, quitte à ce que les organes formés aient des volumes plus faibles. Comme dans le cas précédent, le nombre de métamères par unité de croissance est déterminé à l'aide de fonctions affines du rapport de l'offre sur la demande $\frac{Q^{pb}(n)}{D^{fb}(n)}$.

$$\forall q \geq p, u_{pq}(n+1) = \left\lfloor b_{pq}^1 + b_{pq}^2 q_k^b(n) \right\rfloor = \left\lfloor b_{pq}^1 + b_{pq}^2 p_k^b \frac{Q^{pb}(n)}{D^{fb}(n)} \right\rfloor \quad (2.21)$$

Les paramètres de cette fonction dépendent des âges physiologiques des axes porteurs et portés. Cela peut donc faire beaucoup de paramètres différents à estimer lors d'applications à des plantes réelles. Cependant, en pratique dans les arbres étudiés, il y a peu d'unités de croissance dont les nombres de métamères varient simultanément.

Nous représentons sur la figure 2.11 les résultats de la simulation d'une plante non branchée avec variation du nombre de métamères par unité de croissance. La première

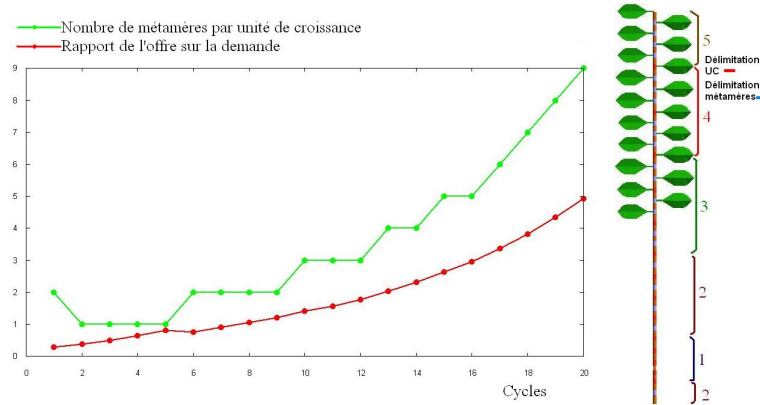


FIG. 2.11 – Plante non branchée avec unités de croissance de taille variable

unité de croissance porte deux métamères, grâce à la force de la graine, mais les feuilles qui prennent le relais pour fournir la biomasse ne sont pas assez puissantes. Les quatre unités de croissance suivantes ne sont composées que d'un seul métamère. Ensuite, le nombre de métamères par unités de croissance augmente progressivement par palier, comme nous l'indiquons à droite de la plante : deux métamères sur la sixième unité de croissance, puis trois, quatre, cinq,... Le nombre de métamères augmente de plus en plus rapidement, ce qui traduit un fort développement de la plante. C'est un exemple théorique : dans la nature, d'autres phénomènes qui freinent ce développement doivent être pris en compte (apparition de branches, augmentation du poids de la croissance secondaire).

Puits des organes

Le puits d'un organe peut varier en fonction de la biomasse disponible à sa création (voir paragraphe 1.7.2). Chez les plantes à croissance continue, le puits des organes est déterminé lors de la première répartition de matière (voir paragraphe 2.2.4). Dans le cas des plantes à unités de croissance, une certaine quantité de matière est allouée au bourgeon, proportionnellement à son puits. A partir de cette quantité de matière sont déterminés simultanément le nombre de métamères qui vont être préformés (voir équation 2.21), ainsi que les puits des différents organes les composant. Au sein d'une même unité de croissance, les organes de type o ont tous le même comportement, leur puits dépend du volume du bourgeon :

$$p_k^o(n+1) = p_k^o\phi^o(1) + x_k^o\phi^o(1)q_k^b(n) = p_k^o\phi^o(1) + x_k^o\phi^o(1)p_k^b\frac{Q^{pb}(n)}{Df^b(n)}$$

A partir de ces puits, nous déterminons la demande notée $d_k^b(n)$ des organes qui sont encore à l'état de primordia dans le bourgeon. La matière est ensuite répartie entre ces

ébauches d'organes, proportionnellement à leurs puits :

$$\begin{aligned} d_k^b(n) &= \sum_o p_k^o(n+1) \phi^o(1) u_{pq}(n+1) m_{pq}^o \\ q_k^o(n+1) &= p_k^o(n+1) \frac{q_k^b(n)}{d_k^b(n)} \end{aligned} \quad (2.22)$$

Nous connaissons ainsi le volume qu'auront les organes dans la nouvelle unité de croissance après l'éclosion du bourgeon.

Durée de vie des feuilles

La durée de vie des feuilles peut varier au cours du développement de la plante. Il a été constaté qu'elle dépendait du diamètre du méristème à son initiation. Plus la plante a un taux de croissance important, plus les nouvelles feuilles vont durer longtemps. Nous ferons donc varier la durée de vie d'une feuille en fonction du rapport de l'offre sur la demande à la création du bourgeon, $q_k^b(n)$, grâce à une fonction affine. $t_a(n)$ est la durée de vie d'une feuille apparaissant dans la plante au cycle n , elle ne dépend pas de sa position dans la plante (et en particulier pas de l'âge physiologique de l'axe porteur) :

$$t_a(n+1) = \left\lfloor t^1 + t^2 \frac{Q^{pb}(n)}{Q^{fb}(n)} \right\rfloor$$

De même, la durée d'expansion des organes est déterminée comme une fonction affine de l'offre sur la demande. Pour un organe de type o apparu au cycle $n+1$, le nombre de cycles pendant lesquels son élongation continue est :

$$t_{exp}^o(n+1) = \left\lfloor s^1 + s^2 \frac{Q^{pb}(n)}{Q^{fb}(n)} \right\rfloor$$

2.2.7 Résumé des équations de récurrence

Nous résumons sur la figure 2.12 les différentes étapes du cycle avec ou sans rétroaction. Dans le cas où les démarrages se font sans retard, et où l'expansion des organes est immédiate, les équations de croissance de la plante peuvent être résumées sous la forme $X^n = F(X^{n-1})$.

$$X^n = \begin{bmatrix} [u_{pq}(n)]_{p,q \in \mathcal{P}} \\ [v_p(n)]_{p \in \mathcal{P}} \\ [q_p^a(n)]_{p \in \mathcal{P}} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \left\lfloor [b_{pq}^1 + b_{pq}^2 q_k^b(n-1)] \right\rfloor_{p,q \in \mathcal{P}} \\ \left\lfloor v_p(n-1) + \sum_{l \leq p} v_l(n-1) b_{lp}(n-1, n-1) \right\rfloor_{p \in \mathcal{P}} \\ \left\lfloor \frac{p_p^b Q(n-1)}{D(n-1)} \frac{p^a \phi^a(1)}{\sum_{q \geq p} u_{pq}(n) (\sum_o m_{pq}^o p^o \phi^o(1))} \right\rfloor_{p \in \mathcal{P}} \end{bmatrix} \quad (2.23)$$

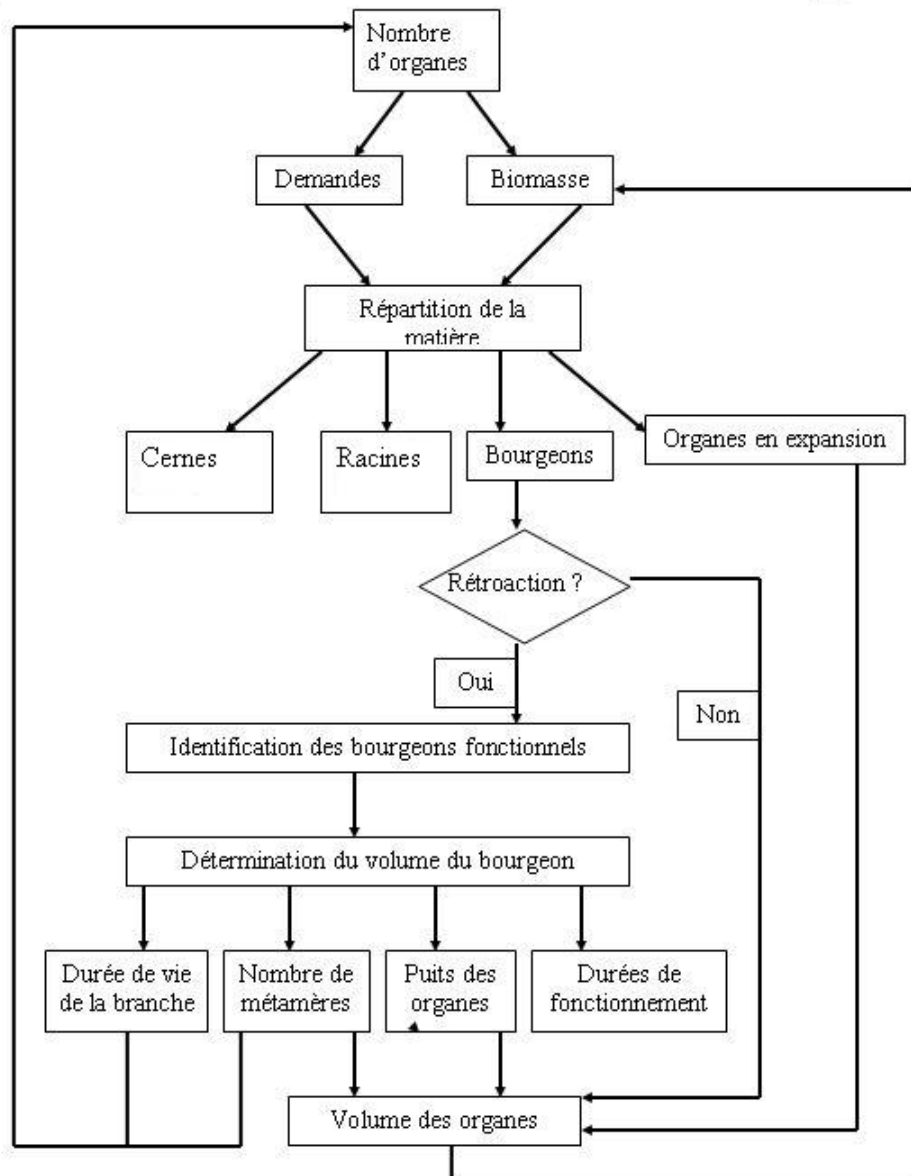


FIG. 2.12 – Déroulement d'un cycle

Les variables de topologie dépendent des variables de photosynthèse, contrairement aux équations écrites dans la version *GL1* du modèle. Lorsque l'expansion des organes n'est pas immédiate, la récurrence s'écrit avec un degré plus grand : $X^n = F(X^{n-1}, \dots, X^{n-t})$. En définissant $Y^n = (X^{n-1}, \dots, X^{n-t})$, les équations peuvent s'écrire sous la forme $Y^n = F(Y^{n-1})$. Dans la suite du chapitre, nous utilisons ces équations du modèle GreenLab pour étudier le comportement de certains modèles de plantes particuliers. L'étude du comportement de notre système discret consiste en grande partie à l'étude de suites ([Pichon, 1991]).

Nous nous intéressons principalement aux divers comportements de croissance : comment la plante va-t-elle se comporter dans son environnement ? Quelles sont les conditions nécessaires à son bon développement ? La production peut-elle se stabiliser ? Les caractéristiques que nous observons sont-elles endogènes ou résultant du fonctionnement de la plante dans son environnement ?

2.3 Comportement d'une plante mono-tige

Nous nous intéressons dans cette première partie aux plantes dont l'architecture se compose d'une seule tige principale : un méristème terminal met en place une succession de métamères. Cela regroupe soit des plantes jeunes encore non branchées, soit des plantes agronomiques (tournesol), soit des plantes poussant des densités trop élevées pour permettre le développement des méristèmes axillaires (blé, maïs). Parfois même, les bourgeons axillaires sont supprimés manuellement dès leur apparition (tomates cultivées en serre). Dans la classification de [Hallé et al., 1978], cela correspond aux modèles de Corner et Holttum qui sont représentés sur la figure 2.13. Bien que la topologie de ces plantes soit très simplifiée, leur fonctionnement est aussi complexe que celui de plantes branchées.

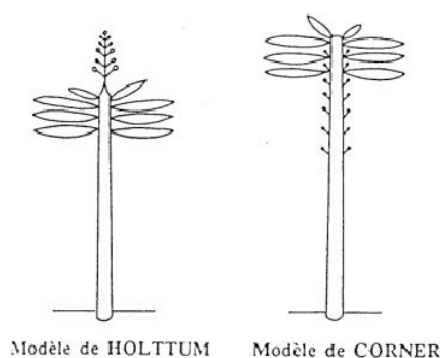


FIG. 2.13 – Schémas botaniques des modèles de Holttum et Corner ([Hallé et al., 1978])

2.3.1 Ecriture du système

Les organes sont mis en place le long de l'unique axe de la plante : il n'y a donc pas de phénomènes de branchaison à prendre en compte, et nous supposons aussi qu'il n'y a qu'un seul âge physiologique (ce qui permet de simplifier les notations indicielles et l'écriture des équations). Ce n'est pas toujours le cas, puisque le méristème apical peut se métamorphoser, comme par exemple dans le cas de la floraison terminale du modèle de Holttum.

Rappelons les notations employées pour les variables de description du système dans le cas d'une plante monocaulé : $u(n)$ désigne le nombre de métamères dans une unité de croissance apparue au cycle n , $v(n)$ est le nombre de ces unités de croissance, et $q^a(n)$ le volume d'une feuille de ces métamères. Alors, selon l'équation 2.23, le système est décrit par le vecteur :

$$X^n = \begin{bmatrix} u(n) \\ v(n) \\ q^a(n) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \lfloor b^1 + b^2 q^b(n-1) \rfloor \\ 1 \\ \frac{p^a(1)}{u(n)p^m(1)} \frac{p^b Q(n-1)}{D(n-1)} \end{bmatrix} \quad (2.24)$$

Le puits d'un nouveau métamère est noté $p^m(1) = \sum_o m^o p^o \phi^o(1)$, c'est la somme des puits des organes composant le métamère. Nous supposons les paramètres b^1 et b^2 positifs.

2.3.2 Rétroaction de la photosynthèse sur l'organogenèse

Ecriture de la récurrence

Dans une plante mono-tige, les interactions entre la photosynthèse et l'organogenèse se situent au niveau du nombre de métamères par unité de croissance. Dans ce paragraphe, nous considérons uniquement les plantes à unités de croissance, et non pas les plantes à croissance continue, qui grandissent métamères par métamères. Par ailleurs, comme la plupart des plantes à unités de croissance que nous étudions sont des arbres tempérés, nous pouvons supposer l'expansion des organes immédiate, et la durée de fonctionnement des feuilles de un cycle (voir paragraphe 1.2.1). Cela se traduit dans nos équations par : $\mathcal{P} = \{1\}$, $t_a = 1$, $\forall o$, $t_{exp}^o = 1$, et une fonction de variation des puits définie par l'équation 1.3. Nous supposons que les cernes et les racines sont des compartiments de puits constant, et que le bourgeon terminal a un puits p^b . L'écriture de la demande $D(n)$ au cycle n se déduit du paragraphe 2.2.4 comme somme des puits des organes. L'équation 2.16 nous donne l'expression de la biomasse $Q(n)$ produite par la plante au cycle n . Celle-ci dépend de la surface des feuilles $s(n)$ calculée grâce à la relation 2.22, en rappelant que la demande des organes préformés dans le bourgeon est

$u(n)(p^e + m^a p^a)$, avec m^a le nombre de feuilles portées par un métamère :

$$\begin{aligned} Q(n) &= \frac{Eu(n)m^a}{\frac{r_1}{s(n)} + r_2} \\ s(n) &= \frac{p^a}{eu(n)(m^a p^a + p^e)} \frac{p^b Q(n-1)}{D(n-1)} \\ D(n) &= D^r(n) + D^{pb}(n) + D^{exp}(n) + D^{lay}(n) = p^r + p^b + p^c \end{aligned} \quad (2.25)$$

Lorsque la croissance secondaire n'est pas négligeable, $Q(1)$ est calculée différemment des productions $Q(n)$, $n > 1$. En effet, la matière venant de la graine est partagée entre les nouveaux organes et les racines, mais rien n'est encore attribué aux cernes. Cela revient à écrire : $D(0) = p^b + p^r$ et non pas $D(n) = p^r + p^b + p^c$, comme c'est le cas dès que $n > 1$.

L'équation de récurrence suivie par la biomasse peut être déduite de 2.25, en remplaçant la valeur de la surface de la feuille par son expression en fonction du rapport de l'offre sur la demande :

$$Q(n) = \frac{Eu(n)m^a}{\frac{r_1}{\frac{p^a}{eu(n)(m^a p^a + p^e)} \frac{p^b Q(n-1)}{D(n-1)}} + r_2}$$

Les variations du nombre de métamères par unité de croissance se déterminent à partir d'une fonction affine du rapport de l'offre sur la demande (voir paragraphe 2.2.6), d'où :

$$u(n) = \left\lfloor b^1 + b^2 \frac{p^b Q(n-1)}{D(n-1)} \right\rfloor$$

Nous résumons les équations précédentes pour $n \geq 1$ par :

$$\begin{cases} Q(n) = \frac{\frac{Em^a u(n)}{r_1 e}}{\frac{p^a}{u(n)(m^a p^a + p^e)} \frac{p^b Q(n-1)}{p^r + p^b + p^c} + r_2} = \frac{\frac{Em^a u(n)}{r_1 e(m^a p^a + p^e)(p^r + p^b + p^c)}}{\frac{p^a p^b Q(n-1)}{u(n)} + r_2} \\ u(n) = \left\lfloor b^1 + b^2 \frac{p^b Q(n-1)}{p^r + p^b + p^c} \right\rfloor \end{cases} \quad (2.26)$$

En posant $A = \frac{r_1 e(m^a p^a + p^e)(p^r + p^b + p^c)}{p^a p^b}$ et $B = r_2$, $b^2 = b^2 \frac{p^b}{p^r + p^b + p^c}$, les équations s'écrivent sous la forme :

$$\begin{cases} Q(n) = \frac{Em^a}{\frac{A}{Q(n-1)} + \frac{B}{u(n)}} \\ u(n) = \left\lfloor b^1 + b^2 Q(n-1) \right\rfloor \end{cases} \quad (2.27)$$

A correspond à l'inverse de l'efficacité de la feuille :

- e est l'épaisseur d'une feuille. A volume constant, plus l'épaisseur d'une feuille est grande, plus sa surface est petite, moins la feuille est productive.
- r_1 est la résistance surfacique de la feuille au flux d'eau : plus r_1 augmente, moins l'eau traverse la feuille, et plus le rendement de la production est faible.
- le rapport de puits $\frac{p^a}{m^a p^a + p^e}$ correspond à la proportion de matière qui va à la feuille dans un métamère. Plus ce rapport est grand, plus le volume de la feuille l'est, et donc plus la feuille produit de matière.
- de même, le rapport $\frac{p^b}{p^b + p^c + p^r}$ est la proportion de matière allant au bourgeon : plus celui-ci reçoit de matière, plus la feuille en recevra, à autres paramètres constants.

B est le terme de non-linéarité dans la production de biomasse. Il freine la croissance, et indique la production maximum d'une feuille. Plus la surface de celle-ci grandit, moins elle va être efficace.

Etude de comportements

A partir du système de récurrence 2.26, nous étudions le comportement de la plante, c'est-à-dire l'évolution de la production de biomasse et du nombre d'organes. Nous cherchons des conditions sur les paramètres de la plante pour qu'elle se développe bien dans son environnement. Remarquons que nous pouvons déduire de l'équation 2.26 que :

$$\frac{Q(n)}{u(n+1)} = \frac{u(n)}{u(n+1)} \frac{Em^a}{\frac{A}{\frac{Q(n-1)}{u(n)}} + B} \quad (2.28)$$

L'étude de cette équation permet de distinguer deux types de comportement du système, selon la valeur du rapport $\frac{Em^a}{A}$.

- Soit $\boxed{\frac{Em^a}{A} < 1}$

Alors $Q(n) < \frac{Em^a}{A} Q(n-1)$, la suite des Q est décroissante, majorée par une suite de décroissance exponentielle. La plante produit de moins en moins de matière et finit par mourir lorsque sa production de biomasse est trop faible. Nous voyons sur la figure 2.14 une plante dont la production s'écroule progressivement. La taille des unités de croissance diminue en conséquence, passant de 4 à 1 métamère. Ces conditions correspondent soit à un environnement trop défavorable, soit à des feuilles trop peu nombreuses et trop peu efficaces pour assurer le bon développement de la plante.

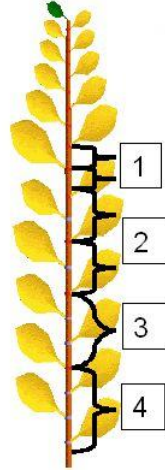


FIG. 2.14 – Simulation d'un modèle de Corner avec environnement défavorable : la plante s'épuise

– Soit $\boxed{\frac{Em^a}{A} > 1}$

La plante grandit et se développe correctement. Là encore, nous distinguons différents comportements selon les valeurs des paramètres.

1. Soit $\boxed{b'^2 \frac{m^a E - A}{B} < 1}$,

- Si $\frac{Q(0)}{u(1)} > \frac{m^a E - A}{B}$, nous pouvons déduire $\forall n, \frac{Q(n)}{u(n+1)} > \frac{m^a E - A}{B}$ (voir annexe B). La suite Q est décroissante, convergente vers une limite finie Q^l . D'après l'équation de récurrence 2.27, la limite Q^l est solution de $\frac{B}{m^a E - A} Q^l = \lfloor b^1 + b'^2 Q^l \rfloor$.
- Si $\frac{Q(0)}{u(1)} < \frac{m^a E - A}{B}$, alors $\forall n, \frac{Q(n)}{u(n+1)} < \frac{m^a E - A}{B}$ et la suite Q est croissante (voir annexe B). Contrairement au cas précédent, cette suite Q n'est pas nécessairement majorée. Cependant, comme $\frac{B}{m^a E - A} > b'^2$, alors

$$\begin{aligned}
\forall n, Q(n) &< \frac{b^1}{\frac{B}{m^a E - A} - b'^2}. \text{ En effet,} \\
\forall n, \frac{u(n+1)}{Q(n)} &> \frac{B}{m^a E - A} \\
\Rightarrow b^1 + b'^2 Q(n) &> \frac{B}{\frac{B}{m^a E - A} - b'^2} Q(n) \\
\Rightarrow Q(n) &< \frac{B}{\frac{B}{m^a E - A} - b'^2}
\end{aligned}$$

La suite Q étant majorée, elle est convergente de limite Q^l . Dans les deux cas, nous pouvons déduire des résultats de l'annexe C un ensemble de valeurs que peut prendre Q^l :

$$\left\{ Q^l \in \frac{m^a E - A}{B} \mathbb{N} \cap \left[\frac{b^1 - 1}{\frac{B}{m^a E - A} - b'^2}; \frac{b^1}{\frac{B}{m^a E - A} - b'^2} \right] \right\} \quad (2.29)$$

En particulier, $b^1 + b'^2 \frac{m^a E - A}{B} < 1 \Rightarrow Q^l = 0$, et dans ce cas, la plante meurt. La valeur limite atteinte par la production dans l'intervalle donné ci-dessus dépend de la valeur de Q^0 . Le nombre de métamères par unité de croissance atteint une limite finie. C'est $u^l = \lfloor b^1 + b'^2 Q^l \rfloor$, sauf dans le cas particulier où la limite Q^l est atteinte par valeur inférieure (suite Q croissante), et que $b^1 + b'^2 Q^l \in \mathbb{N}$. Dans ce dernier cas, le nombre de métamères par unité de croissance va tendre non pas vers $\lfloor b^1 + b'^2 Q^l \rfloor$ mais vers $\lfloor b^1 + b'^2 Q^l - 1 \rfloor$.

Nous montrons un exemple de simulation sur la figure 2.15. Le nombre de métamères par unité de croissance augmente de 1 à 4, valeur sur laquelle il se stabilise. La biomasse produite par la plante augmente par saut à chaque fois que le nombre de métamères par unité de croissance augmente d'une unité. Le volume limite d'un métamère vaut 0.5, selon la valeur de nos paramètres : $E = 1, A = 0.5, B = 1, b^1 = 1.5, b'^2 = 1.75$. Le système racinaire et la croissance secondaire ont des puits négligeables.

Si la plante ne meurt pas, de l'équation de récurrence 2.28, nous pouvons déduire

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{Q(n)}{u(n+1)} = \frac{m^a E - A}{B}$$

Cela signifie que, sur une plante monotige sous certaines conditions de paramètres, les métamères tendent à avoir un volume stable. Cela correspond à certaines observations. Qu'elle soit croissante ou décroissante, la production de la plante tend vers la même valeur limite.

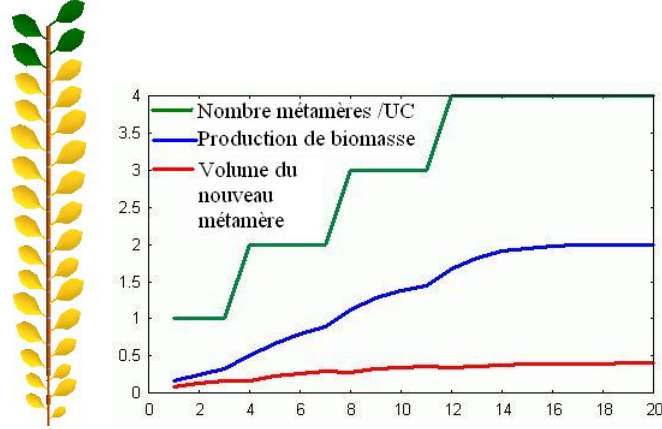


FIG. 2.15 – Simulation d'un modèle de Corner avec stabilisation de la taille des unités de croissance

2. Soit $\boxed{b^2 \frac{m^a E - A}{B} > 1}$

Alors nécessairement $\frac{u(1)}{Q(0)} > \frac{B}{m^a E - A}$, et $\forall n, \frac{u(n+1)}{Q(n)} > \frac{B}{m^a E - A}$ (annexe B). Si l'on avait $\frac{u(1)}{Q(0)} < \frac{B}{m^a E - A}$, on aurait $\forall n, \frac{u(n+1)}{Q(n)} < \frac{B}{m^a E - A}$ (annexe B), et les suites Q et u seraient convergentes. D'où

$$\begin{aligned}
 \forall n, Q(n) \frac{B}{m^a E - A} &> \lfloor b^1 + b^2 Q(n) \rfloor \\
 \forall n, b^1 + Q(n) \frac{B}{m^a E - A} &> b^1 + \left\lfloor b^1 + \frac{B}{m^a E - A} Q(n) \right\rfloor \\
 \text{Soit } \forall n, b^1 + Q(n) \frac{B}{m^a E - A} - \left\lfloor b^1 + \frac{B}{m^a E - A} Q(n) \right\rfloor &> b^1
 \end{aligned} \tag{2.30}$$

Mais de l'annexe B, et de l'équation 2.28, nous déduisons que la suite $\frac{B}{m^a E - A} Q$ tend vers une valeur entière. De là, nous déduisons que $b^1 < 0$, ce qui est contraire à nos hypothèses (voir paragraphe 2.3.1).

Quand $b^2 \frac{m^a E - A}{B} > 1$, la suite Q est nécessairement croissante. Nous distinguons encore deux cas :

– si $b^1 > 1$, la suite Q est minorée par une suite exponentielle croissante. En

effet, de l'équation 2.27, nous déduisons :

$$\begin{aligned}
 u(n) &= \lfloor b^1 + b^2 Q(n-1) \rfloor \\
 \text{d'où } b^1 - 1 + b^2 Q(n-1) &< u(n) \leq b^1 + b^2 Q(n-1) \\
 \text{soit } Q(n) &> \frac{Em^a}{\frac{A}{Q(n-1)} + \frac{B}{b^2 Q(n-1)}} > \frac{Em^a Q(n-1)}{A + \frac{B}{b^2}}
 \end{aligned}$$

Nous montrons sur la figure 2.16 un exemple de simulation où le nombre de

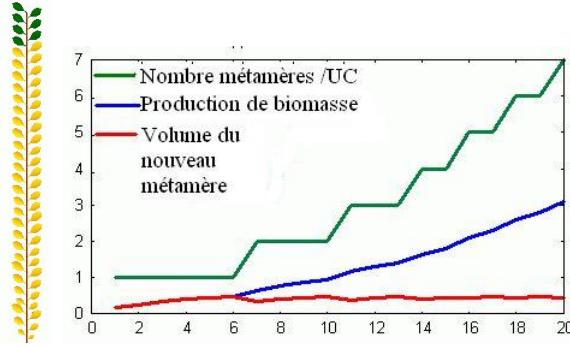


FIG. 2.16 – Simulation d'un modèle de Corner avec augmentation infinie du nombre de métamères par unité de croissance

métamères par unité de croissance et la production de la plante augmentent indéfiniment. Cependant, une production limite infinie n'est pas très réaliste pour une plante. En pratique, d'autres phénomènes freinent la croissance.

La production de la plante tend vers l'infini, ainsi que le nombre de métamères par unité de croissance. Comme nous pouvons le vérifier sur la figure 2.16, le volume du métamère vérifie :

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{Q(n)}{u(n+1)} = \frac{1}{b^2}$$

Cette valeur limite est le seuil de matière à franchir pour qu'un bourgeon construise un métamère supplémentaire. Il est donc normal, sous nos hypothèses, que, lorsque le nombre de métamères est illimité, leur volume tende vers cette valeur. Dans le cas précédent où le nombre de métamères par unité de croissance tend vers une limite finie, le volume du métamère tend vers une valeur inférieure à ce seuil. C'est sans doute parce que le fonctionnement de la plante prime sur la topologie.

– si $b^1 < 1$

On peut montrer dans ce cas que si $\exists n_0, Q(n_0) < \frac{b^1 - 1}{\frac{B}{mE - A} - b^2}$, alors $\forall n >$

n_0 , $Q(n) < \frac{b^1 - 1}{\frac{B}{mE - A} - b'^2}$, la suite Q est majorée. Comme elle est croissante, elle est convergente. C'est en particulier vrai si $Q(0) < \frac{b^1 - 1}{\frac{B}{mE - A} - b'^2}$. Sinon, les simulations semblent montrer que la production de la biomasse produite par la plante reste toujours finie, quelle que soit la valeur de $Q(0)$.

Conclusion

Nous avons présenté dans ce paragraphe une étude théorique d'un modèle de Corner, et nous nous sommes principalement intéressé au comportement du système à l'infini. Plusieurs éléments intéressants ont pu être mis en valeur, et sont récapitulés en terme de domaines de variations des paramètres dans le tableau 2.1. Remarquons que les cas particulier où $B = 0$ ou $A = 0$ se retrouvent aussi dans ce tableau.

Par exemple, nous voyons que si $\frac{m^a E}{A} < 1$, la plante meurt. Nous retrouverons souvent ce rapport dans les études présentées dans la suite du chapitre. Cela correspond à une mesure de l'efficacité des feuilles de la plante dans leur environnement. Si celui-ci à une valeur trop faible, que le nombre de feuilles par métamère m^a est trop petit, ou que les feuilles ne sont pas assez efficaces, la plante ne produit pas assez de matière pour entretenir sa croissance, la surface des feuilles décroît d'un cycle sur l'autre, jusqu'à la mort de la plante. Nous avons pu vérifier cela chez les jeunes hêtres non ramifiés que nous avons étudiés. En effet, dans le chapitre 7, nous présentons des résultats d'ajustement sur de jeunes hêtres, en nous intéressant particulièrement au nombre de métamères de leurs unités de croissance. Les hêtres sont en perte de vitesse, et les paramètres estimés donnent bien une valeur de $\frac{Em^a}{A} < 1$.

Un autre résultat intéressant est l'étude du volume du métamère, qui se stabilise dans tous les cas, vers une valeur que nous pouvons résumer sous la forme $\min(\frac{m^a E - A}{B}, \frac{1}{b'^2})$. Quand le nombre de métamères par unité de croissance tend à être infini, alors leur volume tend vers la valeur seuil $\frac{1}{b'^2}$. Sinon, leur volume tend vers une limite inférieure à ce seuil.

$\frac{m^a E}{A} < 1$	mort de la plante		$\lim_{n \rightarrow \infty} Q(n) = 0$
$\frac{m^a E}{A} > 1$	$b'^2 \frac{m^a E - A}{B} < 1$	$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{Q(n)}{u(n+1)} = \frac{m^a E - A}{B}$ $Q^l \in \frac{m^a E - A}{B} \mathbb{N} \cap \left[\frac{b^1 - 1}{\frac{m^a E - A}{B} - b'^2}; \frac{b^1}{\frac{m^a E - A}{B} - b'^2} \right]$	
	$b'^2 \frac{m^a E - A}{B} > 1$	$b^1 > 1$	$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{Q(n)}{u(n+1)} = \frac{1}{b'^2}$ $\lim_{n \rightarrow \infty} Q(n) = +\infty$
		$b^1 < 1$	$Q^l < \infty$

TAB. 2.1 – Biomasses et volumes de métamères pour le modèle de Corner avec nombre variable de métamères par unités de croissance, selon la valeur des paramètres

2.3.3 Avec interaction de la photosynthèse sur le fonctionnel

Ce paragraphe est consacré aux effets de la photosynthèse sur les caractéristiques fonctionnelles de la plante : c'est une autre manière pour la plante de s'adapter à son environnement. Nos études concernent toujours le cas d'une plante mono-tige.

Pour simplifier, nous supposons que les unités de croissance sont toutes de tailles fixes, composées d'un seul métamère. Cependant, en pratique, les variations de l'offre sur la demande se traduisent par différents phénomènes dans une même plante, à la fois sur la topologie et les mécanismes fonctionnels. Par exemple, les observations des jeunes hêtres montrent une augmentation du nombre de métamères par unité de croissance et, simultanément, un accroissement plus fort de la taille des entrenœuds que de celle des feuilles d'un cycle sur l'autre. Nous modélisons cela par une variation du puits de l'entrenœud alors que celui de la feuille reste fixe (paragraphe 2.2.6).

Durée de vie des organes

Nous considérons une plante monocaule à croissance continue dont le fonctionnement et l'élongation des organes s'étalent sur plusieurs cycles. Nous supposons en particulier $\forall n, u(n) = 1$ car les unités de croissance sont toutes composées d'un seul métamère. Plusieurs observations ont montré les variations de durée de vie des feuilles pendant la croissance d'une plante. En général, les feuilles les plus basses durent moins longtemps que celles qui apparaissent plus tard. C'est le cas du tournesol par exemple où des mesures précises sont présentées dans [Rey, 2003]. Nous supposons la durée d'expansion t_{exp} toujours inférieure à la durée de fonctionnement t_a , ce qui est en général le cas. De plus, nous négligeons dans les études de ce paragraphe les variations des durées d'expansion et ne modélisons que celles des durées de vie des feuilles. Nous faisons l'hypothèse

que la durée de vie d'une feuille dépend de la quantité de biomasse qu'elle reçoit à sa création (voir modélisation au paragraphe 1.7.2). Nous déduisons de l'équation 2.23 l'écriture de la récurrence du système :

$$X^n = \begin{bmatrix} u(n) \\ v(n) \\ q^a(n) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 \\ 1 \\ \frac{p^a(1)}{p^m(1)} \frac{p^b Q(n-1)}{D(n-1)} \end{bmatrix} \quad (2.31)$$

Dans le cas des plantes à croissance continue, la matière allouée au bourgeon terminal de la plante est directement utilisée lors de la première élongation du métamère correspondant. Nous écrivons la demande comme la somme de celle de la croissance secondaire ($D^{lay}(n) = p^c$), du système racinaire ($D^r(n) = p^c$), des organes en expansion ($D^{exp}(n) = \sum_o \sum_{d=2}^{\min(n, t_{exp}^o)} p^o \phi^o(d)$), et celle du bourgeon qui peut donc être remplacée par le puits du métamère à la première élongation $D^b(n) = p^m(1) = \sum_o p^o \phi^o(1)$. Nous écrivons alors la demande :

$$D(n) = D^r(n) + D^{lay}(n) + D^{exp}(n) + D^b(n) = p^r + p^c + \sum_o \sum_{d=1}^{\min(n, t_{exp}^o)} p^o \phi^o(d)$$

Nous attribuons à tous les types d'organes la même durée d'expansion. Si ce n'est pas le cas, il suffit de prolonger la fonction de variation de puits définie en 1.4.3 par une fonction nulle après la fin réelle de l'élongation de l'organe considéré. Le puits p^o d'un organe est indépendant du cycle d'apparition de cet organe, et $\sum_{d=1}^{t_{exp}^o} \phi^o(d) = 1$ par normalisation de la fonction de variation de puits, alors la demande reste constante après un certain cycle : $\forall n \geq t_{exp}, D(n) = p^r + p^c + \sum_o p^o$.

La durée de vie d'une feuille apparaissant au cycle n est déterminée en fonction du volume du métamère q_m^n par la loi suivante :

$$t_a^n = \lfloor g(q_m^n) \rfloor = \left\lfloor c^1 + c^2 \frac{Q(n-1)}{D(n-1)} \right\rfloor$$

Nous pouvons en déduire qu'une feuille apparue au cycle d va encore fonctionner au cycle n si $t_a^d \geq n - d + 1$. Nous introduisons alors la fonction :

$$\delta t_a^{d,n} = \begin{cases} 1 & \text{si } g\left(\frac{Q(d-1)}{D(d-1)}\right) \geq n - d + 1 \\ 0 & \text{sinon (feuille morte)} \end{cases} \quad (2.32)$$

Remarque 1 La durée de vie d'une feuille est déterminée par la partie entière d'une fonction affine du rapport de l'offre sur la demande. Cependant, nous pourrions supposer qu'une feuille fonctionne pendant un nombre non entier de cycle. Si sa durée de vie prenait par exemple la valeur 5.68, cela signifierait qu'elle fonctionnerait correctement pendant 5 cycles, et avec seulement un rendement de 0.68 pendant le sixième cycle. Cela est peut-être plus proche de la réalité : dans les plantes à croissance continue, les feuilles deviennent sénescence au bout d'une durée qui n'est pas liée à l'apparition de nouveaux organes. Il semble cependant que, en terme de modèle, cela ne change pas beaucoup les résultats. Nous avons donc pour l'instant choisi de rester avec une variable discrète, plus adaptée à la modélisation dans GreenLab.

Si l'on note $q^a(d, n)$ le volume au cycle n d'une feuille apparue au cycle $d \geq n$, la production totale de biomasse de la plante au cycle n se déduit de l'équation 2.16 :

$$\begin{aligned} Q(n) &= \sum_{d=1}^n \frac{Em^a \delta t_a^{d,n}}{\frac{r_1 e}{q^a(d, n)} + r_2} \\ q^a(d, n) &= \sum_{j=d}^n p^a \phi^a(j - d + 1) \frac{Q(j - 1)}{D(j - 1)} \end{aligned} \quad (2.33)$$

L'équation de récurrence permettant de déterminer la biomasse aux différents cycles est donc :

$$Q(n) = \sum_{d=1}^n \frac{Em^a \delta t_a^{d,n}}{\frac{A}{\sum_{j=d}^{\min(n, d+t_{exp}-1)} \phi^a(j - d + 1) \frac{Q(j - 1)}{D(j - 1)}} + B} \quad (2.34)$$

en notant $A = \frac{r_1 e}{p^a}$, $B = r_2$.

Remarquons que la durée d'expansion est constante, t_{exp} , et que $t_a > t_{exp}$, donc, après un certain temps, la feuille continue à produire de la matière alors qu'elle ne grandit plus. Si la production de biomasse de la plante tend vers une limite finie Q^l , ce qui correspond à une stabilisation de la durée de vie des feuilles, alors celle-ci est solution de l'équation $G(Q^l) = 1$, où G est la fonction définie par :

$$G(x) = \sum_{k=1}^{t_e} \frac{m^a \sum_{j=1}^k \phi^a(j)}{AD + B \sum_{j=1}^k \phi^a(j)x} + ([a_1 + a_2 x] - t_e) \frac{Em^a}{AD + Bx}$$

Quand la durée de vie des feuilles se stabilise à la durée d'expansion, on retrouve le même résultat que dans le modèle GL1 ([Reffye (de) et al., 2001]). Si $\frac{Em^a}{AD} < 1$,

la plante meurt. Sinon, la durée de vie des feuilles se stabilise à une valeur non nulle ou augmente indéfiniment selon la valeur des paramètres. Nous montrons sur la figure 2.17 une simulation avec stabilisation de la durée de vie des feuilles : celle-ci augmente de 2 à 5 cycles de croissance. Dans ce cas, nous voyons que le rapport de l'offre sur la demande, qui correspond au volume du métamère, augmente par palier avant de se stabiliser. Quand le rapport de l'offre sur la demande dépasse un certain seuil en fin de cycle n , la feuille créée au cycle $n + 1$ a une durée de vie plus longue que la précédente. Cependant, le nombre de feuilles actives de la plante reste constant tant que la feuille apparue au cycle n ne meurt pas. En revanche, à la mort de celle-ci, le nombre de feuilles actives de la plante augmente. Cela explique le décalage entre les courbes que nous voyons sur la figure 2.17. Nous représentons en outre la plante de 5 cycles qui a deux feuilles actives, et la plante de 10 cycles qui en a quatre.

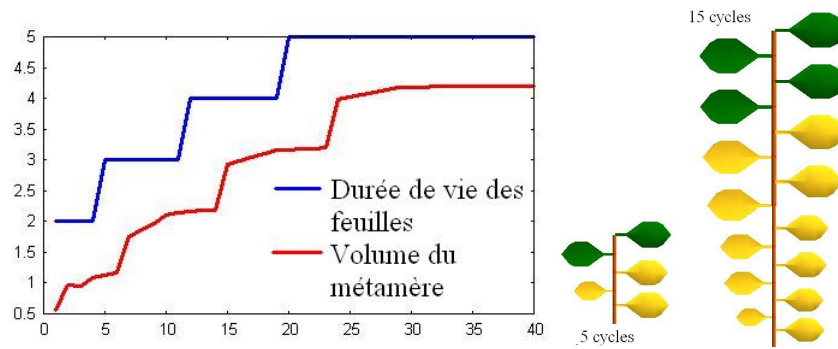


FIG. 2.17 – Variation de la durée de vie de la feuille en fonction du rapport de l'offre sur la demande : stabilisation

2.18 donne un autre exemple. Par rapport au précédent, seuls les paramètres c^1 et c^2 ont été modifiés. Dans ce cas, la durée de vie de la feuille augmente indéfiniment avec parfois des diminutions. Un motif de croissance apparaît sur la courbe. Enfin, la figure

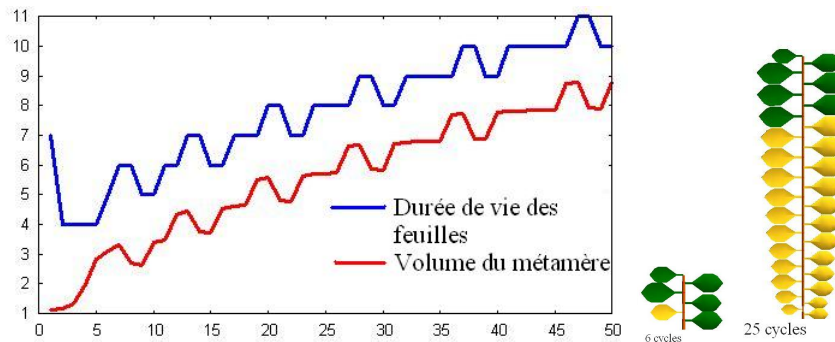


FIG. 2.18 – Variation de la durée de vie de la feuille en fonction du rapport de l'offre sur la demande : augmentation infinie

2.19 montre une simulation où la durée de vie des branches varie de manière périodique.

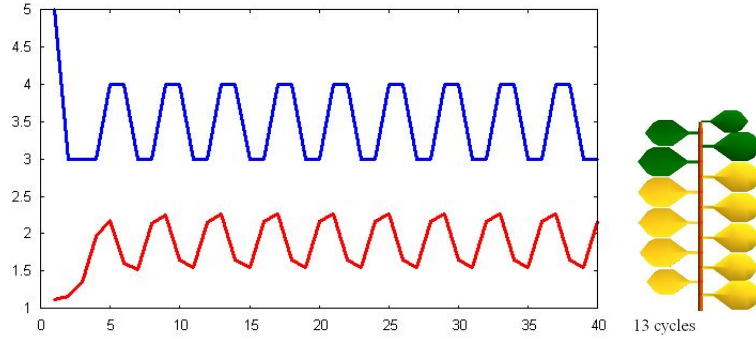


FIG. 2.19 – Variation de la durée de vie de la feuille en fonction du rapport de l'offre sur la demande : comportement périodique

Variation de puits de l'entrenœud

Nous nous intéressons au cas particulier d'une plante monocaule à unités de croissance dont le puits de l'entrenœud varie en fonction de la biomasse disponible. Nous supposons ici l'expansion des organes immédiate ; la demande au cycle n est donc $D(n) = D^r(n) + D^{lay}(n) + D^b(n) = p^r + p^c + p^b$. Lorsque la matière a été répartie entre les bourgeons, les cernes et les racines le cas échéant, la préformation des organes dans le bourgeon commence. A ce stade sont calculés le nombre de métamères qui vont être créés, mais aussi le puits des différents organes, qui entrent donc en compétition les uns avec les autres. En revanche, il n'y a pas de concurrence directe entre les entrenœuds et les cernes en terme de puits, celle-ci se faisant uniquement par l'intermédiaire du bourgeon. Le puits de l'entrenœud est calculé à partir d'une fonction affine du volume du bourgeon :

$$p^e(n+1) = p^e + x^e q^b(n) = p^e + x^e p^b \frac{Q(n)}{p^b + p^c + p^r}$$

Le puits de l'entrenœud prend une valeur réelle positive et, contrairement aux cas précédents, cette fonction est continue (et non plus constante par morceaux). Nous supposons par ailleurs que le puits de la feuille reste constant ($p^a = 1$). Des équations du paragraphe 2.3.1, nous déduisons le volume d'une feuille apparaissant au cycle n :

$$q^a(n) = \frac{p^a}{m^a p^a + p^e(n)} \frac{p^b Q(n-1)}{p^b + p^c + p^r}$$

Enfin, l'équation 2.25 nous permet d'écrire l'équation de récurrence suivie par la biomasse :

$$n > 1, \quad Q(n) = \frac{m^a E}{A' + \frac{B'}{Q(n-1)}} \quad (2.35)$$

avec les notations $A' = \frac{r_1 e(m^a p^a + p^e)(p^b + p^c + p^r)}{p^b p^a}$, $B' = r_2 + \frac{r_1 e x^e}{p^a}$.

Si $B' = 0$, la production de la plante augmente ou décroît de manière exponentielle, selon la valeur de $\frac{Em^a}{A'}$. Dès que $x^e > 0$, c'est-à-dire quand le puits de l'entrenœud n'est pas constant, la production de biomasse est bornée : $\forall n \ 0 \leq Q(n) \leq \frac{Em^a}{B'}$. Cela s'explique par le fait que si la plante produit beaucoup de matière, elle va en investir beaucoup dans les entrenœuds, et les feuilles vont moins bénéficier de cette croissance. La production de biomasse ne pourra pas augmenter exponentiellement. Nous nous plaçons dans ce cas-là dans la suite du paragraphe. Nous distinguons deux types de comportement, selon la productivité des feuilles dans l'environnement :

1. si $\boxed{\frac{Em^a}{A'} < 1}$,

La production de biomasse décroît vers 0, et la plante finit par mourir. En effet, la suite des productions $(Q(n))$ est majorée par une suite exponentielle décroissante car :

$$Q(n) < \frac{Em^a Q(n-1)}{A'}$$

Cela correspond au fait que A' est trop grand par rapport à Em^a : soit la plante n'alloue pas assez de matière à ses feuilles, soit celles-ci sont trop peu efficaces (A' grand) ou trop peu nombreuses (m^a petit), soit l'environnement est trop défavorable (E petit) pour que la plante puisse correctement se développer. Elle en meurt donc.

2. si $\boxed{\frac{Em^a}{A'} > 1}$,

La plante peut se développer correctement, et grandir d'autant plus vite que ce rapport est élevé. En effet, $(Q(n))$ est une suite monotone bornée, qui va tendre vers la limite $Q^l = \frac{Em^a - A'}{B'}$. La masse de la graine influe sur le comportement de la plante :

- si $Q(0) < Q^l$, la suite est croissante,
- si $Q(0) > Q^l$, la suite est décroissante.

Nous montrons sur la figure 2.20 un exemple de simulation avec des paramètres tels que $E = 1$, $m^a = 1$, $A' = 0.25$, $B' = 0.075$, $p^b = 1$, $p^r + p^c = 0$. Nous sommes dans un cas favorable au développement de la plante : $\frac{Em^a}{A'} > 1$. Nous comparons le comportement de deux plantes mono-tige et de leurs productions avec ou sans rétroaction sur le puits de l'entrenœud :

- Cas $m1$: le puits de l'entrenœud est constant pendant le développement de la feuille, égal à la valeur limite atteint par ce puits dans la plante $m2$,
- Cas $m2$: le puits de l'entrenœud apparaissant au cycle $n+1$ est égal $0.1 \frac{Q(n)}{D(n)}$. Le

puits de la feuille reste constant pendant tout le développement de la plante, avec la valeur $p^a = 1$. L'étude précédente nous donne la valeur limite de la production de biomasse $Q_2^l = \frac{m^a E - A'}{B'} = 10$, le puits de l'entreœud tend donc vers $0.1Q_2^l = 1$.

Comme le puits de l'entreœud dans le cas $m1$ est égal à la limite vers laquelle tend le puits de l'entreœud dans le cas $m2$, c'est-à-dire $p^e + x^e Q_2^l = 1$, on peut montrer que les deux plantes vont avoir la même production limite, si le puits du bourgeon vérifie $p^b = 1$. Nous savons en effet que la production de la plante $m1$ finit par se stabiliser vers une limite finie, notée Q_1^l (voir paragraphe 2.3.2). Notons $B = r_2$ et $A = \frac{r_1 e(m^a p^a + p^e + x^e (\frac{Em^a - A'}{B'}))(p^b + p^c + p^r)}{p^b p^a}$, $A = A' + (B' - B)Q_2^l$, alors :

$$Q_1^l = \frac{Em^a - A}{B} = \frac{Em^a - (A' + (B' - B)Q_2^l)}{B} = \frac{Em^a - A' - B'Q_2^l + BQ_2^l}{B}$$

Par définition de Q_2^l , $Em^a - A' - B'Q_2^l = 0$ d'où $Q_1^l = Q_2^l$.

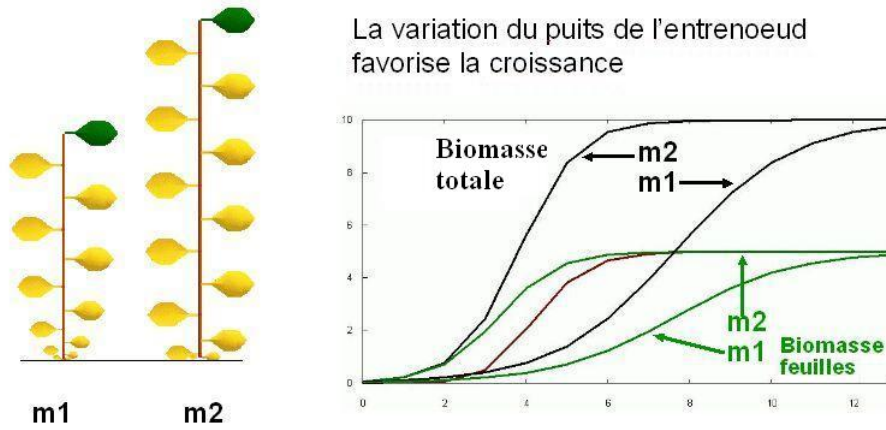


FIG. 2.20 – Influence de la variation du puits de l'entreœud en fonction du rapport de l'offre sur la demande

Si les quantités de matière produites par les deux plantes se rapprochent au bout d'un certain temps, nous voyons sur la figure 2.20 que la plante $m2$ a une croissance plus rapide que la plante $m1$ au début : elle investit plus de matière dans les feuilles que la plante $m1$, donc a une surface foliaire plus importante. Cela se voit sur les tailles des plantes à 12 cycles, et montre un des avantages de la rétroaction. La plante qui s'adapte plus facilement, c'est-à-dire peut faire varier le puits de son entreœud en fonction de la biomasse disponible, a une croissance plus rapide que l'autre.

Remarque 2 Dans cet exemple, nous avons supposé que le puits de l'entrenœud est déterminé après allocation de la matière aux bourgeons. Pour les plantes à croissance continue, le puits de l'entrenœud est calculé lors de la répartition de la matière entre organes (voir paragraphe 2.2.4) comme fonction affine du rapport de l'offre sur la demande des organes. D'après l'équation 2.20, où la demande, fonction du rapport de l'offre sur la demande, s'écrit comme solution d'une équation du second degré, nous pouvons déduire :

$$\begin{aligned} p^e(n+1) &= p^e + x^e \frac{Q(n)}{D(n)} \\ D(n) &= \frac{1}{2} \left(\mathcal{D} + \sqrt{\mathcal{D}^2 + 4(x^e \phi^e(1))Q(n)} \right) \\ \text{En notant } \mathcal{D} &= m^a p^a + p^e + p^c + p^r + x^e \sum_{d=1}^{t_a} \phi^e(d) \frac{Q(n-d)}{D(n-d)} \end{aligned} \quad (2.36)$$

La demande dépend donc des productions des t_a cycles antérieurs. Si les organes ont une expansion immédiate ($t_e = 1$), et que les feuilles fonctionnent pendant un cycle ($t_a = 1$), nous pouvons simplifier l'écriture de la demande, et déduire de l'équation 2.16 la production de biomasse au cycle n :

$$\left\{ \begin{array}{l} D(n) = \frac{1}{2} \left(\mathcal{D} + \sqrt{\mathcal{D}^2 + 4(x^e)Q(n)} \right) \\ \text{Avec } \mathcal{D} = m^a p^a + p^e + p^c + p^r \\ Q(n) = \frac{Em^a}{\frac{A}{\frac{Q(n-1)}{D(n-1)} + B}} \end{array} \right. \quad (2.37)$$

Deux comportements peuvent être mis en évidence :

- soit $\frac{Em^a}{AD} < 1$, la production de la plante s'écroule parce que l'environnement dans lequel elle pousse ne lui est pas assez favorable. En effet, nous avons alors la relation

$$Q(n) < \frac{Em^a}{AD} Q(n-1)$$

- sinon, $\frac{Em^a}{AD} > 1$, la production de la plante semble se stabiliser vers une limite $Q^l > 0$ qui vérifie l'équation :

$$1 = \frac{2Em^a}{A(\mathcal{D} + \sqrt{\mathcal{D}^2 + 4x^e Q^l}) + 2BQ^l}$$

Conclusion

Nous avons montré quelques exemples d'influence du rapport de l'offre sur la demande sur les mécanismes fonctionnels de la plante. Dans tous les cas, nous notons l'important de la valeur du rapport $\frac{Em^a}{A}$. Si ce rapport est inférieur à 1, la production de la plante décroît jusqu'à la mort de celle-ci, car les feuilles ne sont pas assez efficaces dans l'environnement. Sinon, plusieurs phénomènes sont étudiés. Si la durée de vie des feuilles dépend du rapport de l'offre sur la demande, elle peut se stabiliser ou augmenter indéfiniment, selon la valeur des paramètres. Ce dernier cas, peu réaliste, peut correspondre à une phase d'augmentation très rapide de cette durée de vie, avant l'intervention d'autres mécanismes freinant la croissance. Une seconde étude est consacrée aux variations du puits de l'entrenœud en fonction du rapport de l'offre sur la demande. Ces variations permettent un démarrage plus rapide de la production de biomasse de la plante, ce qui confirme l'intérêt des interactions sur la croissance.

2.3.4 Plante avec rétroaction totale

Les phénomènes présentés ci-dessus peuvent se produire simultanément sur la même plante. Nous pouvons appeler cela une rétroaction totale : le rapport de l'offre sur la demande agit sur l'organogenèse (nombre de métamères par unités de croissance dans le cas d'une plante monocaule), et sur les mécanismes fonctionnels (variations des puits, des durées de vie des organes). Chez le hêtre par exemple, le nombre de métamères par unités de croissance varie en fonction de la biomasse disponible. Les études que nous avons faites sur de jeunes hêtres montrent que le rapport des volumes de l'entrenœud et de la feuille dans le métamère est plus grand quand la plante est plus vigoureuse. Cela traduirait une augmentation du puits de l'entrenœud en fonction du rapport de l'offre sur la demande. De même, lorsque la plante est encore petite, elle n'alloue pas beaucoup de matière aux cernes mais cette part augmente avec le taux de croissance de la plante.

Sans étudier précisément ces divers comportements, nous montrons un exemple de simulation sur la figure 2.21. Les unités de croissance ont une taille variable et le puits des entrenœuds dépend du rapport de l'offre sur la demande. Au début de la croissance, la matière allouée aux entrenœuds est plus faible que celle allouée aux feuilles, puis celle-ci croît progressivement : après dix cycles de croissance, les entrenœuds captent plus de matière que les feuilles. En parallèle, nous voyons le nombre de métamères par unité de croissance augmenter de un à sept, valeur sur laquelle se stabilise la taille de l'unité de croissance.

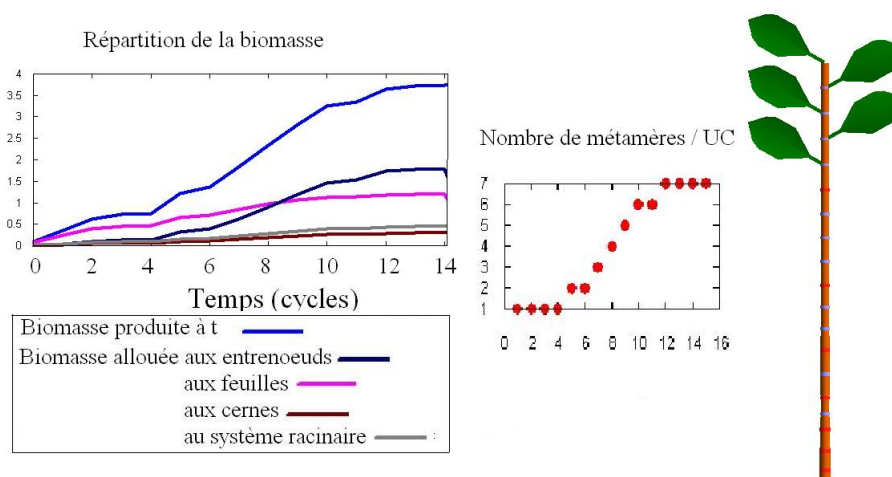


FIG. 2.21 – Répartition de la matière dans un modèle de Corner avec puits d'entrenœuds et nombre de métamères variables

2.4 Interactions sur la topologie chez un arbre branché

Dans le paragraphe précédent, nous avons présenté diverses études de l'influence du rapport de l'offre sur la demande sur le comportement de la plante, tant d'un point de vue topologique que écophysologique. Nous nous sommes focalisés sur une plante monocaule. Dans ce chapitre, nous nous intéressons à un arbre de modèle architectural de Rauh ([Hallé et al., 1978]) chez lequel nous étudions la rétroaction de la photosynthèse sur l'organogenèse, en présentant trois phénomènes principaux : le démarrage des bourgeons, la variation du nombre de métamères par unité de croissance, l'évolution de la durée de vie des branches. Nous avons choisi ce modèle en partie parce que c'est le plus représentatif des arbres tempérés (voir figure 2.22). C'est une structure monopodiale dont les ramifications sont disposées rythmiquement sur des unités de croissance. Nous caractérisons chaque ordre de ramification par un âge physiologique.

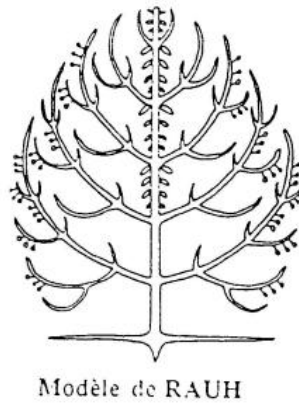


FIG. 2.22 – Schéma botanique d'un modèle de Rauh ([Hallé et al., 1978])

2.4.1 Hypothèses et notations

Nous notons P_m le nombre d'âges physiologiques différents dans cet arbre (et $\mathcal{P} = \{1, \dots, P_m\}$). Nous supposons que tous les axes ont les mêmes caractéristiques en terme de puits, de tailles d'unités de croissance, de facilités de démarrage des bourgeons axillaires. Chaque métamère porte m^a feuilles. Dans un premier temps, nous supposons la durée de vie des axes infinie. Quand nous précisons le contraire, la durée de vie des axes peut être différente selon l'âge physiologique de l'axe. Tous les métamères d'une même unité de croissance sont supposés identiques, et les unités de croissance d'âge physiologique k ne portent que des axes d'âge physiologique $k + 1$. Nous notons m_k au lieu de $m_{k,k+1}$ le métamère d'âge physiologique k portant un axe $k + 1$. Bien

que ces hypothèses soient assez restrictives, elles permettent néanmoins de représenter le comportement d'un arbre moyen qui pourrait être réel. De plus, nous montrerons quelques exemples où des hypothèses plus larges donnent des comportements similaires. Les feuilles ne fonctionnent que pendant un seul cycle, ce qui est le cas de la plupart des arbres tempérés, et l'expansion des organes est considérée comme immédiate. Dans nos premières études, nous négligeons la masse du système racinaire et l'effet de la croissance secondaire ; nous en simulons les effets dans un deuxième temps.

2.4.2 Equations générales

Nous mettons le comportement d'un tel arbre en équations à l'aide du formalisme défini au paragraphe 2.2.1. Cela nous permet d'étudier plus précisément l'effet de la rétroaction de la photosynthèse sur l'organogenèse. Nous rappelons que v_k^n désigne le nombre de nouvelles unités de croissance d'âge physiologique k au cycle n . Lorsque la durée de vie des axes est infinie, l'équation 2.15 donne la relation de récurrence sur le nombre v_k^n de nouvelles unités de croissance d'âge physiologique k dans la plante d'âge chronologique n :

$$\begin{aligned} v_1^n &= 1 \\ v_k^n &= v_k^{n-1} + b_{k-1,k}(n-1, n-1)v_{k-1}^{n-1}, \quad k \in \{2, \dots, P_m\} \end{aligned} \quad (2.38)$$

avec $b_{k-1,k}(n-1, n-1)$ aussi noté $b_{k-1}(n-1)$ le nombre de bourgeons actifs sur une unité de croissance d'âge physiologique $k-1$ et apparue au cycle $n-1$ (ces bourgeons donnent naissance à une branche au cycle n). Le nombre de métamères par unité de croissance d'âge physiologique k , noté $u_k(n)$, n'apparaît pas dans cette équation, car les branches sont comptées par unité de croissance, et non par métamère. Les valeurs de $b_k(n, n)$ et $u_{k-1}(n)$ sont liées par l'intermédiaire des demandes. Chez les arbres, certains métamères ne pourront jamais brancher, et seuls les plus hauts de l'unité de croissance portent des branches, conformément à l'acrotonie. Dans ce cas, les équations restent valables.

Comme la matière est répartie équitablement entre tous les bourgeons qui sont les organes puits, puis entre tous les métamères préformés dans ces bourgeons, l'équation 2.22 nous permet de calculer la quantité de matière que reçoit chaque nouveau métamère d'âge physiologique k en début de cycle n :

$$q_k^n = p_k \frac{Q(n-1)}{u_{k,k+1}(n)D^b(n-1)} \quad (2.39)$$

Enfin, de 2.16, nous pouvons déduire une formulation de la biomasse produite au cycle n , en rappelant que $s_p(d)$ est la surface au cycle d des nouvelles feuilles d'âge physiologique p :

$$Q(n) = \sum_{d=n-t_a+1}^n \sum_{p \in \mathcal{P}} \frac{Ev_p^d u_p(d) m^a}{\frac{r_1}{s_p(d)} + r_2}$$

2.4.3 Comportement d'une plante de topologie fixée

Durées de vie des axes infinies

Nous étudions dans un premier temps le comportement de la plante dans laquelle la photosynthèse n'a pas d'influence sur l'organogenèse. La topologie est fixée par les règles de développement des bourgeons : chaque bourgeon potentiel donne naissance à une branche au cycle suivant son apparition, et les unités de croissance sont composées d'un nombre constant u de métamères. m^a est le nombre de feuilles sur un métamère, et $m_{k-1,k}^b$ le nombre de bourgeons potentiels, situés à l'aisselle de ces feuilles. En supposant qu'une unité de croissance porte $\beta < m^a r$ bourgeons potentiels car certains métamères restent toujours non branchés, nous pouvons déduire des équations 2.23, 2.38 et 2.39 les équations du système dynamique correspondant à notre plante :

$$\begin{aligned} \forall k \quad \forall n \quad u_k(n) &= u, \\ \forall k \geq 2, v_k^n &= v_k^{n-1} + \beta v_{k-1}^{n-1} \\ q_k^n &= \frac{q_k^b}{u} = \frac{p_k Q(n-1)}{D(n-1)u} = \frac{Em^a \sum_{k=1}^{P_m} v_k^{n-1}}{\sum_{j=1}^{P_m} v_j^n} \frac{1}{\frac{A_k}{q_k^{n-1}} + B} \end{aligned} \quad (2.40)$$

avec q_k^n le volume des nouveaux métamères d'âge physiologique k , $A_k = \frac{r_1 e p_k^m}{p_k^a}$, $B = r_2$.

A_k est une constante représentant l'inverse de l'efficacité de la feuille :

- e est l'épaisseur d'une feuille. A volume constant, plus l'épaisseur d'une feuille est grande, plus sa surface est petite, moins la feuille est productive.
- r_1 est la résistance surfacique de la feuille au flux d'eau : plus r_1 augmente, moins l'eau traverse la feuille, et plus la production est faible.
- le rapport de puits $\frac{p_k^a}{p_k^m}$ correspond à la proportion de matière qui va à la feuille dans un métamère. Plus ce rapport est grand, plus le volume de la feuille l'est, et donc plus la feuille produit de matière.

B un terme de non-linéarité dans la production, qui freine la croissance en limitant la production d'une feuille à $\frac{E}{B}$.

Nous nous plaçons désormais dans le cas où le puits du métamère est proportionnel au puits de la feuille. Comme le puits d'un métamère d'âge physiologique k s'écrit $p_k^m = p_k^e + m^a p_k^a$, c'est en particulier vrai si le facteur de proportionalité entre l'entrecœud et la feuille, $\frac{p_k^e}{p_k^a}$ est indépendant de l'âge physiologique. On a alors $\forall k, A_k = A$, et le volume d'un métamère ne dépend que de sa date de création.

Pour étudier le système de récurrence 2.40, nous introduisons la suite γ de terme général γ^n :

$$\gamma^n = \frac{D(n-1)}{D(n-2)} = \frac{\sum_{k=1}^{P_m} v_k^n}{\sum_{k=1}^{P_m} v_k^{n-1}} \quad (2.41)$$

Nous reprenons la relation de récurrence suivie par le volume q_k^n du métamère (voir équation 2.40) en introduisant la suite γ , et en rappelant $\forall k, A_k = A \Rightarrow \forall k, q_k^n = q^n$:

$$\frac{1}{q^n} = \gamma^n \frac{A}{m^a E} \left(\frac{1}{q^{n-1}} + \frac{B}{A} \right) \quad (2.42)$$

D'après les résultats de l'annexe D, on montre que

$$\forall k \geq 2, n \geq k, v_k^n = (\beta)^{k-1} C_{n-1}^{k-1} \\ \lim_{n \rightarrow +\infty} \gamma^n = 1 \quad (2.43)$$

De là, nous utilisons une propriété démontrée dans [Reffye (de) et al., 2001] (voir annexe E) que nous énonçons ici :

Proposition 1 *Si la suite v^n vérifie la relation $v^n = \gamma^n(v^{n-1} + b)$, $b > 0$ et si la suite $(\gamma^n)_{n \in \mathbb{N}}$ admet une limite $\gamma \in [0; \infty]$, alors*

- si $\gamma > 1$, la suite (v^n) diverge trivialement vers $+\infty$,
- si $\gamma < 1$, la suite (v^n) converge vers $v = \frac{b\gamma}{1-\gamma}$,
- si $\gamma = 1$, la suite (v^n) diverge vers l'infini.

De l'équation 2.42, nous pouvons déduire que

- si $\boxed{\frac{m^a E}{A} \leq 1}$, la suite (q^n) tend vers 0. La plante évolue dans un environnement qui ne lui est pas assez favorable, et produit des organes de plus en plus petit (mais en même nombre). En pratique, elle finit par mourir.
- si $\boxed{\frac{m^a E}{A} > 1}$, la suite (q^n) converge vers $q = \frac{m^a E - A}{B}$. Comme la croissance des axes est indéfinie, le nombre d'organes tend vers l'infini, la biomasse totale produite par l'arbre aussi. Dans un tel environnement, la plante a des feuilles suffisamment efficaces, et/ou en assez grand nombre pour se développer correctement.

Nous présentons le comportement simulé d'un arbre ayant des unités de croissance composées de plusieurs métamères, mais seul le dernier peut brancher ($\beta = 1$). Il y a 4 âges physiologiques différents, tous les axes ont les mêmes caractéristiques. Les paramètres choisis sont tels que $E = 1, A = 0.55, B = 0.2$, d'où $\frac{m^a E - A}{B} = 2.25$. Les axes ont tous une croissance indéfinie. Nous comparons des arbres ayant ces caractéristiques fonctionnelles mais différentes topologies :

1. 4 métamères par unité de croissance, seul le dernier porte une branche.
2. 3 métamères par unité de croissance, seul le dernier porte une branche.
3. 2 métamères par unité de croissance, seul le dernier porte une branche.
4. 1 métamère par unité de croissance qui porte une branche.
5. un arbre dont les axes d'âges physiologique $k \in \{1, \dots, 4\}$ portent des unités de croissance composées de $\frac{5-k}{4}$ métamères. Le puits du bourgeon est proportionnel au nombre de métamères dans l'unité de croissance, son volume l'est donc aussi. Ainsi, tous les métamères de la plante apparus au même cycle ont le même volume (égal à la quantité de matière allouée au bourgeon divisé par le nombre de métamères préformés dans le bourgeon).

Nous présentons sur la figure 2.24 l'évolution des volumes de métamères dans les différents cas : ils tendent tous vers la même limite, de valeur 2.25, mais assez lentement. Nous remarquons qu'au début le volume des métamères de la plante augmente d'autant plus vite que cette plante a peu de métamères dans son unité de croissance. En effet, la graine étant identique dans tous les cas, les métamères du premier cycle sont d'autant plus gros qu'ils sont moins nombreux à se partager la matière. Après 6 cycles de croissance, la plante 5, c'est-à-dire celle dont la taille des unités de croissance varie en fonction de l'âge physiologique, a des métamères plus gros que les autres. La figure 2.25 montre l'évolution des productions au cours du temps. Une plante produit d'autant plus de matière qu'elle construit d'organes. C'est donc la plante avec 4 métamères par unités de croissance qui a la plus grosse production. Nous remarquons que la plante 5 a une production proche de celle de la plante 4 : en effet, ce sont les feuilles d'âge physiologique 4 qui sont de loin les plus nombreuses dans la plante, ce sont elles qui fournissent la plus grosse part de biomasse. Or les deux plantes 4 et 5 ont le même nombre de feuilles d'âge physiologique 4. Sur la figure 2.23, nous représentons les plantes âgées de 6 cycles de croissance.

En conclusion, pour une plante avec plusieurs ordres de branchement, et dont tous les bourgeons ont le même comportement, le volume du métamère tend vers une limite finie, nulle ou non selon la valeur de $\frac{Em^a}{A}$. Quand la durée de vie des axes est infinie, et que la plante crée de nouvelles branches à chaque cycle, il n'y a pas de stabilisation du houppier. Au contraire, le nombre de nouveaux organes augmente indéfiniment. Comme le volume de ces organes se stabilise, la production totale de la plante augmente en suivant le nombre d'organes de la plante. Nous présentons brièvement dans le paragraphe suivant le cas des plantes avec des axes à croissance définie.

Durées de vie des axes finies

Nous supposons dans ce paragraphe que les axes d'âge physiologique k ont une durée de vie t_k finie : t_k cycles après l'initiation de la branche par un bourgeon axillaire, le

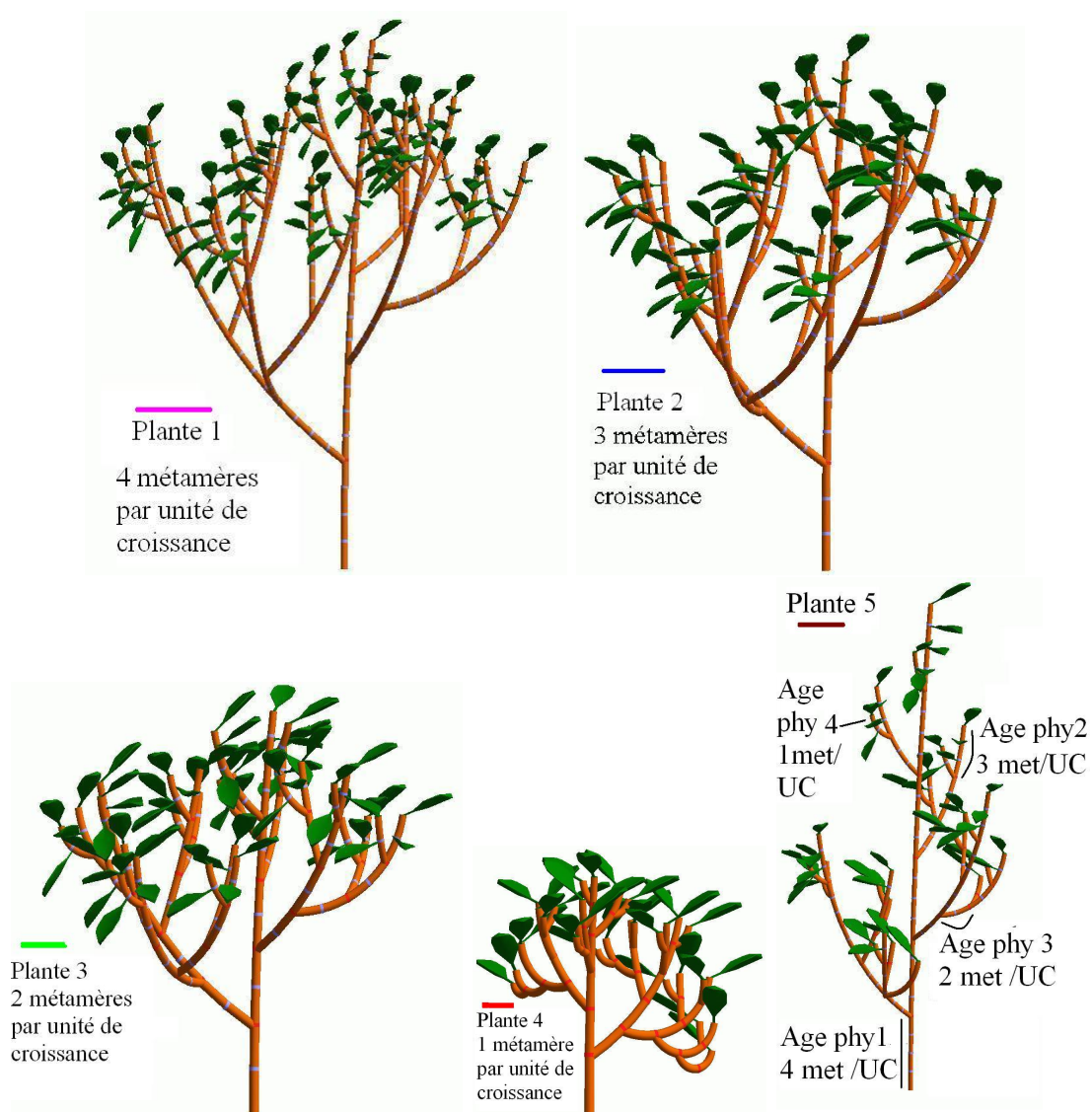


FIG. 2.23 – Représentation des plantes à 6 cycles

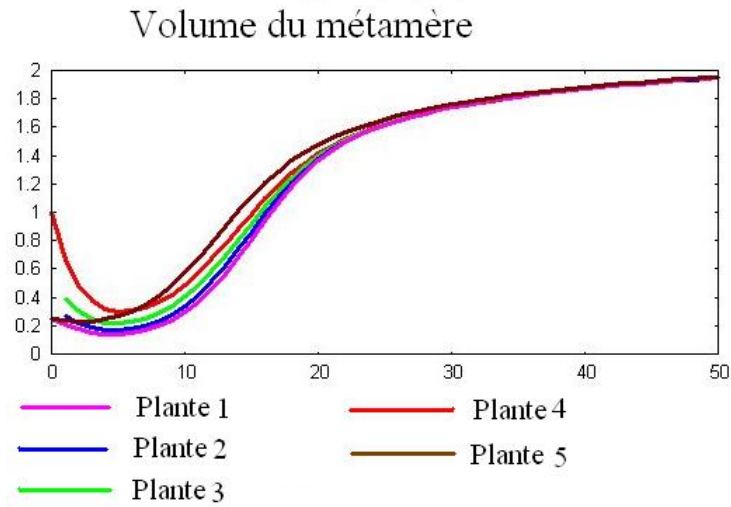


FIG. 2.24 – Evolution des volumes de métamères dans les différentes plantes

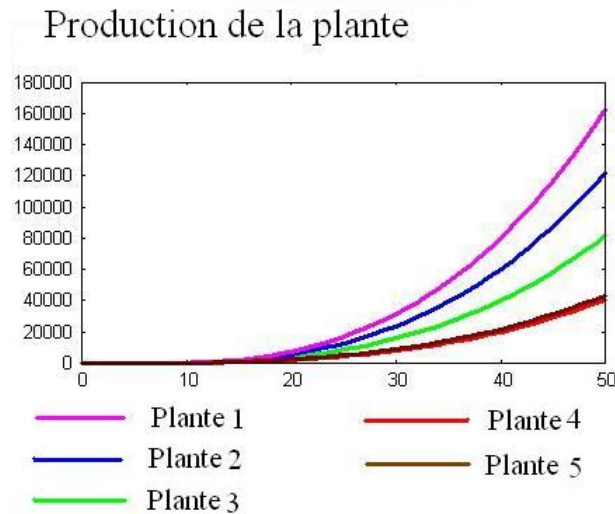


FIG. 2.25 – Production des différentes plantes

méristème terminal de cette branche meurt ou se métamorphose pour donner un axe d'âge physiologique $\mu(k)$. Nous supposons ici $\forall k < P_m, \mu(k) = k + 1$. Le nombre d'organes dans la plante finit par se stabiliser lorsque la mort des vieux organes compense l'apparition des nouveaux : après un certain nombre de cycles, chaque branche d'âge t à n est remplacée par celle d'âge $t - 1$ à $n - 1$ qui grandit, identique en terme de topologie. Les branches peuvent être considérées comme mortes :

- soit quand leur âge chronologique dépasse leur durée de vie,
- soit quand une branche meurt sur le chemin entre la branche considérée et le collet (par exemple quand l'axe porteur de la branche atteint sa durée de vie).

Nous nous plaçons dans le cas de la première hypothèse ici. De l'équation 2.15, nous pouvons déduire le nombre d'unités de croissance d'âge physiologique k de la plante avec croissance définie des axes :

$$v_k(n+1) = v_k(n) + v_{p-1}(n)\beta - v_{p-1}(n - \tau_p)\beta + v_{p-2}(n - \tau_{p-2})\beta$$

Comme la demande se stabilise, la suite γ définie par l'équation 2.41 devient égale à 1 au bout d'un certain nombre de cycles. Les résultats de paragraphe précédent restent valables, en particulier pour la limite du volume du métamère. La production se stabilise lorsque le nombre d'organes n'évolue plus.

Nous reprenons ici l'exemple de la plante 5, c'est-à-dire telle que les axes d'âges physiologique $k \in \{1, \dots, 4\}$ portent des unités de croissance composées de $\frac{5-k}{4}$ métamères, et le puits du bourgeon est proportionnel au nombre de métamères dans l'unité de croissance. Nous comparons sur la figure 2.28 l'évolution des volumes de métamère. Lorsque les axes ont une durée de vie finie, la limite est atteinte beaucoup plus rapidement que lorsque la croissance des axes est indéfinie. En particulier, les métamères du tronc sont plus petits sur la plante dont la durée de vie des axes est infinie, qui est donc moins haute (effet de base plus important). Nous représentons les arbres à 25 cycles de croissance sur la figure 2.27 : le feuillage est plus dense lorsque la croissance des axes est indéfinie. En effet, le nombre d'organes est bien plus important dans ce cas là. Par conséquent, la production totale de la plante, représentée sur la figure 2.28 augmente beaucoup plus vite pour cette plante et tend même vers l'infini, alors qu'elle est stable à partir du cycle 20 pour la plante à durée de vie des axes finie.

2.4.4 Démarrage des bourgeons

Nous reprenons un modèle de plante qui suit les hypothèses énoncées dans le paragraphe 2.4.1. Les métamères d'une unité de croissance sont identiques, au nombre constant de u , mais le nombre de branches effectivement formées est une fonction du rapport de l'offre sur la demande. Le tronc a une croissance indéfinie : son méristème apical met en place une nouvelle unité de croissance à chaque cycle. Nous supposons de plus dans un premier temps que, lorsque les branches apparaissent, elles ont une durée de vie infinie. Il y a P_m âges physiologiques différents.

Démarrage sans retard

En général chez les arbres, «la mise en place des unités latérales est différée d'un an par rapport à celle de l'unité principale »([Thiebaut and Puech, 1984]). Si le rapport de l'offre sur la demande est suffisant, un bourgeon axillaire crée une branche un cycle après son apparition sur l'axe. Sinon, il meurt. S'il peut rester dormant plusieurs cycles avant de mettre en place une branche, nous disons que le démarrage se fait avec retard. Rappelons que $b_k(n-1, n-1)$ désigne le nombre de bourgeons qui démarrent au cycle

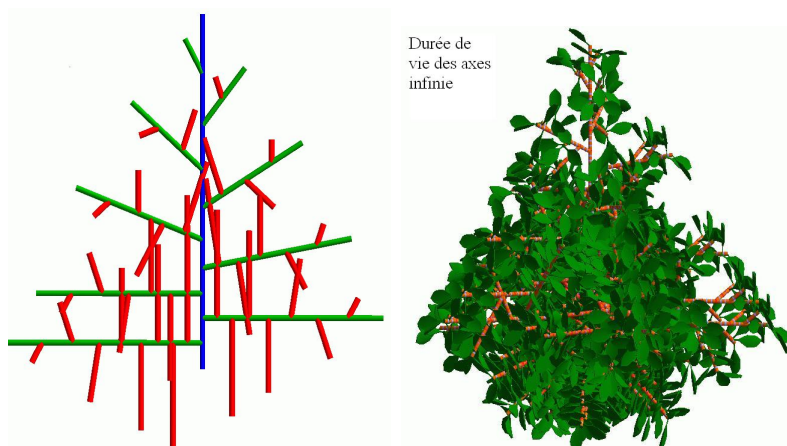


FIG. 2.26 – Topologie et morphologie de la plante avec durée de vie des axes infinie

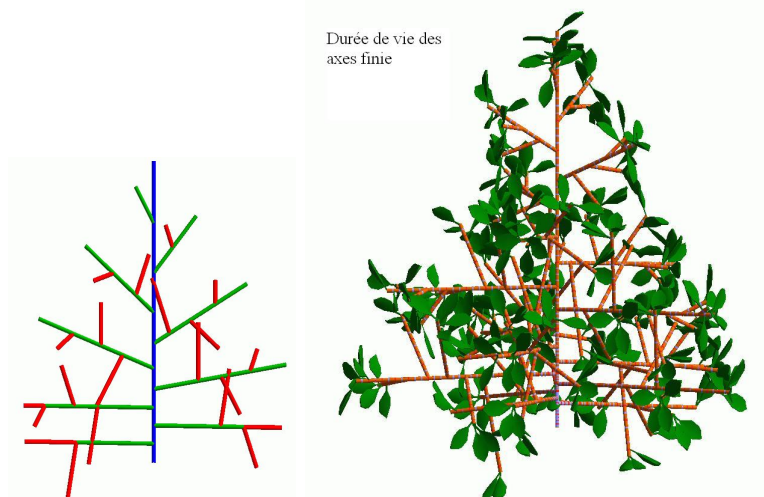


FIG. 2.27 – Topologie et morphologie de la plante avec durée de vie des axes finie

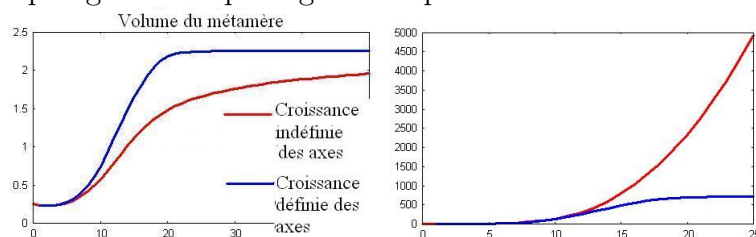


FIG. 2.28 – Volumes des métamères et production des plantes

n sur une unité de croissance d'âge physiologique k apparue au cycle $n - 1$. Le nombre de bourgeons potentiels d'une unité de croissance est β . Selon nos hypothèses, chacun peut donner naissance à un axe d'âge physiologique $k + 1$. De l'équation 2.15, nous déduisons le calcul du nombre d'unités de croissance, qui est nécessairement majoré par celui du même arbre où la topologie serait fixée :

$$\begin{aligned} v_1^n &= 1 \\ k \geq 2, v_k^n &= v_k^{n-1} + b_{k-1}(n-1, n-1)v_{k-1}^{n-1} \end{aligned} \quad (2.44)$$

La demande des bourgeons potentiels au cycle $n - 1$, $D^{pb}(n - 1)$, est la somme du nombre de bourgeons portés par toutes les unités de croissance de la plante au cycle $n - 1$ multiplié par leurs puits : $D^{pb}(n - 1) = \sum_{k=1}^{P_m} v_k^{n-1} \beta p_k^b$. La demande des bourgeons actifs en

fin de cycle $n - 1$, $D^{fb}(n - 1)$, se calcule en considérant qu'un bourgeon actif se transforme en début de cycle suivant en une unité de croissance. Le nombre de bourgeons actifs en fin de cycle $n - 1$ est donc égal au nombre de nouvelles unités de croissance dans la plante au cycle n : $D^{fb}(n - 1) = \sum_{k=1}^{P_m} p_k v_k^n$. La demande potentielle est nécessaire pour calculer

le nombre de nouvelles branches, mais seule la demande fonctionnelle est utile pour les équations d'allocation de la matière. De plus, dans l'exemple considéré, nous supposons que toute la matière produite par la plante est allouée aux bourgeons en fin de cycle. Comme nous l'avons indiqué au paragraphe 2.2.5, les lois de démarrages sont réglées par des fonctions affines du rapport de l'offre sur la demande des bourgeons potentiels $\frac{Q(n-1)}{D^{pb}(n-1)}$, et nous notons $\lfloor x \rfloor$ la partie entière de x . Nous imposons par ailleurs que le nombre de bourgeons d'âge physiologique k qui démarrent ne peut dépasser le nombre de bourgeons potentiels, noté β .

Le nombre de bourgeons qui deviennent actifs en fin de cycle n sur une unité de croissance d'âge physiologique k se détermine donc par :

$$b_k(n-1, n-1) = \text{Min}\left(\left\lfloor a_k^1 + a_k^2 p_k \frac{Q(n-1)}{D^{pb}(n-1)} \right\rfloor, \beta\right)$$

A partir du système d'équations 2.23, nous pouvons réécrire les équations de récurrence de notre système :

$$\begin{aligned} \forall k \quad \forall n \quad u_k(n) &= u, \\ \forall k \geq 2, v_k^n &= v_k^{n-1} + b_{k-1}(n-1, n-1)v_{k-1}^{n-1} \\ q_k^n &= \frac{p_k Q(n-1)}{u D_{fb}^{n-1}} = \frac{Em^a \sum_{j=1}^{P_m} v_j^{n-1}}{\sum_{j=1}^{P_m} v_j^n} \frac{1}{\frac{A_k}{q_k^{n-1}} + B} \end{aligned} \quad (2.45)$$

Comme le puits des organes est indépendant de leur âge physiologique, tous les métamères de la plante ont le même volume, et nous notons $\forall k, A_k = \frac{r_1 e p_k^m}{p_k^a} = A$, $\forall k, q_k^n = q^n, q^l = \frac{m^a E - A}{B}$. Le comportement de la plante dépend du signe de $m^a E - A$.

1. soit $\boxed{\frac{m^a E}{A} < 1}$

Nous avons la relation $Q(n) < \frac{m^a E}{A} Q(n-1)$, la suite Q est majorée par une suite exponentiellement décroissante. L'environnement n'est pas favorable au développement de la plante, qui finit par mourir car elle ne produit pas assez de biomasse. La plante peut ramifier au début, si la graine est suffisamment grosse, mais ensuite les branches vont se raréfier et la plante ne pourra plus brancher. Une première branche peut apparaître si $a^1 + a^2 \frac{Q(1)}{D^{pb}(1)} > 1$, condition qui se réécrit sous la forme $\frac{m^a E}{\frac{A}{Q(0)} + B} > \frac{1 - a^1}{a^2} (1 + \beta)$, et donne un seuil pour la masse de la graine en-dessous duquel la plante ne peut porter aucune branche.

Nous prenons l'exemple d'une plante qui possède 3 métamères par unité de

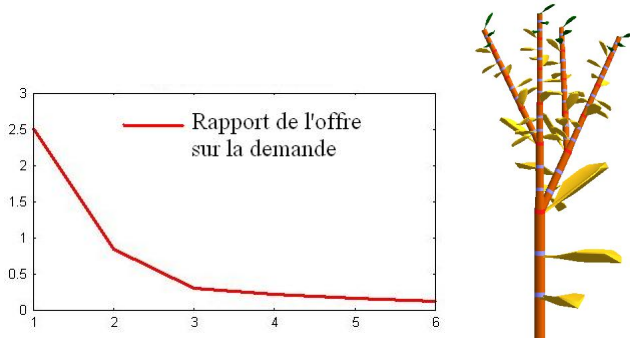


FIG. 2.29 – Evolution du rapport de l'offre sur la demande et représentation de la plante avec $\frac{m^a E}{A} < 1$

croissance, dont seul le dernier est susceptible de brancher. Nous choisissons des paramètres tels que $E = 1, A = 1.32, B = 0.2, a^1 = 0, a^2 = 2$ pour le démarrage de bourgeons et une graine de masse $Q(0) = 10$. La plante est représentée sur la figure 2.29. Les feuilles mortes sont représentées en jaune, alors que les feuilles actives sont en vert. La diminution de la surface des feuilles le long d'un axe traduit la diminution de la production de la plante. Il faut que le rapport de l'offre sur la demande dépasse $\frac{1}{a^2} = 0.5$ pour que les bourgeons puissent démarrer.

Grâce à l'entraînement de la graine, des branches se forment pendant deux cycles. Ensuite, la production de la plante devient trop faible pour que les branches puissent démarrer.

2. soit $\boxed{\frac{m^a E}{A} > 1}$

L'environnement est favorable au bon développement de la plante. Nous pouvons distinguer deux comportements :

– *La plante ne peut jamais ramifier*

C'est le cas si $\forall n \geq 1, a^1 + a^2 \frac{Q(n)}{D^{pb}(n)} < 1$. Tant que la plante ne ramifie pas, elle se compose uniquement d'un tronc. Son état peut être décrit par les équations d'une plante à topologie fixée (voir paragraphe 2.4.3), avec $P_m = 1$. On peut montrer que sa production de biomasse est comprise entre la masse de la graine et la valeur limite $Q^l = u \frac{m^a E - A}{B}$. De plus, les seuls bourgeons potentiels sont ceux de l'unité de croissance du tronc, leur demande est donc $1 + \beta$. La plante reste non branchée si :

$$\left\{ \begin{array}{l} a^1 + a^2 \frac{Q(1)}{1 + \beta} < 1 \\ a^1 + a^2 \frac{Q^l}{(1 + \beta)} < 1 \end{array} \right. \text{ Soit } \left\{ \begin{array}{l} a^1 + a^2 \frac{m^a E}{(\frac{A}{Q(0)} + B)(1 + \beta)} < 1 \\ a^1 + a^2 \frac{m^a E - A}{B(1 + \beta)} < 1 \end{array} \right. \quad (2.46)$$

Même si la plante pousse dans un environnement assez favorable à sa croissance, elle pourra ne pas porter de branches si celles-ci ont besoin d'une forte impulsion initiale pour se mettre en place (paramètres a^1 et a^2 petits) ou si les feuilles ne sont pas assez efficaces pour un tel environnement (A et B grands). Elle se développe alors comme un modèle de Corner, en mettant en place une unité de croissance terminale à chaque cycle, dont la masse se stabilise.

– *La plante ramifie au moins une fois*

Alors la première branche apparaît dès que le rapport de l'offre sur la demande

dépasse le seuil $\frac{1-a^1}{a^2}$, c'est-à-dire au cycle $n+1$ tel que :

$$\begin{aligned}
 a^1 + a^2 \frac{Q(n)}{1+\beta} &> 1 \\
 Q(n) &= \frac{Q^l}{1 + \left(\frac{A}{m^a E}\right)^n \left(\frac{Q^l}{Q(0)} - 1\right)} > \frac{1-a^1}{a^2} (1+\beta) \\
 n &> \frac{\ln\left(\frac{Q(0)(Q^l - \frac{1-a^1}{a^2}(1+\beta))}{\frac{1-a^1}{a^2}(1+\beta)(Q^l - Q(0))}\right)}{\ln\left(\frac{A}{m^a E}\right)}
 \end{aligned} \tag{2.47}$$

Nous prenons l'exemple du paragraphe 2.4.3 de la plante qui a quatre

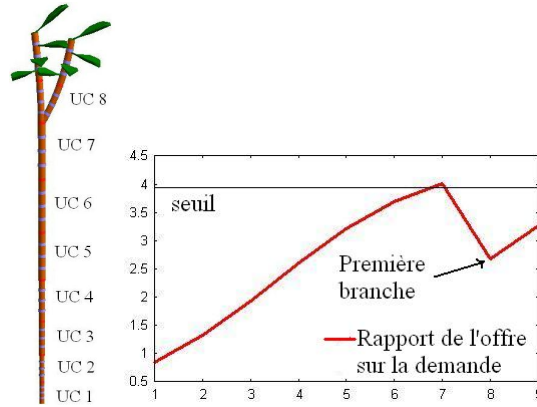


FIG. 2.30 – Apparition de la première branche en fonction du rapport de l'offre sur la demande

métamères par unité de croissance, dont seul le dernier peut brancher. Ses paramètres sont tels que $E = 1$, $A = 0.55$, $B = 0.2$, $Q(0) = 1$. Nous choisissons les paramètres pour les fonctions de démarrage des bourgeons : $a^1 = 0$, $a^2 = 0.25$. Autrement dit, le bourgeon peut créer une branche dès que le rapport de l'offre sur la demande des bourgeons potentiels dépasse 4. Tant que la plante ne porte pas de branche, elle a deux bourgeons potentiels à chaque cycle (le bourgeon terminal et un axillaire). L'équation 2.47 nous permet de déterminer le premier cycle auquel la plante va porter une branche : c'est le cycle 8, comme nous le voyons sur la figure 2.30. Nous constatons par ailleurs que le rapport de l'offre sur la demande, décroît entre les cycles 7 et 8 : l'apparition de la branche fait augmenter plus la demande que l'offre, et nous voyons que la septième unité de

croissance est plus grande que la huitième.

Après cette première ramification, si $P_m < +\infty$, deux comportements peuvent être mis en évidence :

- Soit la plante cesse de ramifier au bout d'un certain temps (le nombre total de ramifications est fini), alors les nouvelles unités de croissance sont les unités formées par les méristèmes terminaux des axes existants. Le nombre de ces nouvelles unités de croissance se stabilise donc à partir du cycle N tel que $n > N \Rightarrow D(n) = D(n-1)$. De l'équation 2.45 et de la proposition 1, nous déduisons que le volume du métamère tend vers la limite finie $q^l = \frac{m^a E - A}{B}$.
- Soit le nombre de cycles auxquels la plante ramifie est infini : $\forall n, \exists m > n$ tel que la plante ramifie à m . Notons $(\phi_n)_{n \in \mathbb{N}}$ la suite croissante des cycles auxquels la plante ramifie. Alors :

$$\begin{aligned} \phi_j \leq n < \phi_{j+1}, \quad v_k^n &= v_k^{\phi_j} \\ v_k^{\phi_n} &= v_k^{\phi_n-1} + b_{k-1}(\phi_n - 1, \phi_n - 1)v_{k-1}^{\phi_n-1} \end{aligned} \quad (2.48)$$

Si $\phi_j \leq n < \phi_{j+1}$, alors $\frac{D(\phi_j)}{D(\phi_{j+1})} \leq \frac{D(n)}{D(n+1)} \leq 1$. Par un raisonnement analogue à celui du paragraphe 2.4.3, on peut montrer par récurrence que, si $P_m < +\infty$, alors la suite des rapports $\frac{D(\phi_j)}{D(\phi_{j+1})}$ est convergente de limite 1. La relation 2.45 nous permet de déduire que la suite des volumes de métamères $(q_k^n)_{n \in \mathbb{N}}$ va tendre vers q^l quel que soit k . Le nombre de ramifications par unité de croissance dépend de cette quantité par l'équation $b_k(n, n) = \lfloor a^1 + a^2 u q_k^n \rfloor$. Le comportement à l'infini de la plante dépend donc des valeurs de a^1 et a^2 : on retrouve alors le cas où le nombre de ramifications est finie si $a^1 + a^2 u q^l < 1$. Sinon la ramification devient continue, c'est-à-dire que tous les méristèmes axillaires d'une tige donnent naissance à un rameau ([Caraglio and Barthélémy, 1997]).

Sur la figure 2.31, nous regardons le comportement de la plante représentée sur la figure 2.30 lorsqu'elle vieillit. Nous supposons qu'il y a trois ordres de branches ($P_m = 4$). Le démarrage des bourgeons est réglé par des paramètres de valeurs $a^1 = 0, a^2 = 0.23$: une ramification peut apparaître lorsque le rapport de l'offre sur la demande dépasse la valeur $\frac{1}{a^2} = 4.35$. Les ramifications entraînent une forte augmentation de la demande, cela est visible sur la courbe par les fortes diminutions de la valeur du rapport de l'offre sur la demande. Ces pics disparaissent peu à peu, quand les cycles où les bourgeons démarrent sont plus fréquents. A partir du cycle 40, tous les bourgeons potentiels deviennent actifs. Nous comparons sur la figure 2.32 les rapports de l'offre sur la demande pour la plante à topologie fixée, et celle où le démarrage des axillaires dépend de ce rapport. Nous remarquons que la

plante avec une mise en place des branches progressive a une croissance plus rapide du volume de ses organes au début, lorsqu'elle est encore mono-tige. Les branches sont assez coûteuses à mettre en place pour la plante jeune. En revanche, si son démarrage est plus lent, la croissance de la plante avec une topologie fixée s'accélère ensuite pour rattraper puis dépasser celle de l'autre plante. Enfin, nous remarquons que les comportements à l'infini se rejoignent. En effet, les deux plantes tendent à avoir le même rythme de ramification, et des organes de mêmes volumes, ce qui confirme nos résultats.

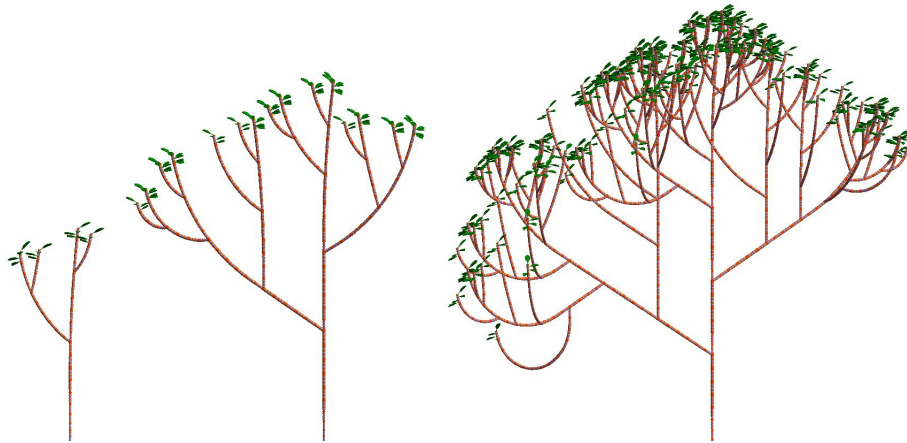


FIG. 2.31 – Représentation d'une plante avec démarrage des bourgeons fonction du rapport de l'offre sur la demande, aux cycles 20, 30 et 40

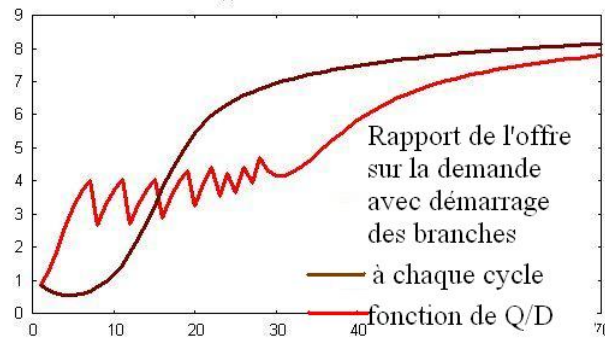


FIG. 2.32 – Evolution des rapports de l'offre sur la demande

Lorsque P_m est infini, l'ordre de ramification n'est pas limité, et des rythmes peuvent apparaître dans la ramification (voir paragraphe 2.5.2).

Démarrages retardés des bourgeons

Nous supposons dans ce paragraphe que les bourgeons peuvent démarrer avec plus d'un cycle de retard, après être restés potentiels pendant plusieurs cycles. Comme nous

l'avons indiqué au paragraphe 2.2.5, plusieurs lois de démarrages des bourgeons avec retard peuvent être implémentées. Nous avons choisi pour cet exemple de déterminer le nombre $b(t, n)$ de bourgeons qui deviennent actifs en fin de cycle n sur une unité de croissance apparue au cycle t par : $b(t, n) = \frac{1}{n - t + 1} (a^1 + a^2 \sum_{d=t+1}^n \frac{Q(n)}{D^{pb}(n)})$.

Reprenons l'exemple de la figure 2.31 en autorisant un démarrage retardé des bourgeons. Nous choisissons de prendre $a^1 = 0$ et $a^2 = 0.2$. Les bourgeons ne peuvent rester dormants que pendant 3 cycles. Les deux premières branches apparaissent simultanément sur les quatrième et cinquième unités de croissance au huitième cycle. Nous représentons la plante aux cycles 15 et 22 sur la figure 2.33. Le retard au démarrage des branches se voit en comparant le nombre d'unités de croissance du sommet au point de branchement sur l'axe porteur et sur l'axe porté. Il semble que le volume du métamère tende vers $q^l = \frac{m^a E - A}{B}$, comme dans le cas sans retard. En effet, cela ne dépend que de l'évolution du rapport des demandes. Si, après un certain nombre de cycles, toutes les branches apparaissent, et que l'ordre de branchement est fini, alors ce rapport tend vers 1, et nous pouvons utiliser la proposition 1.

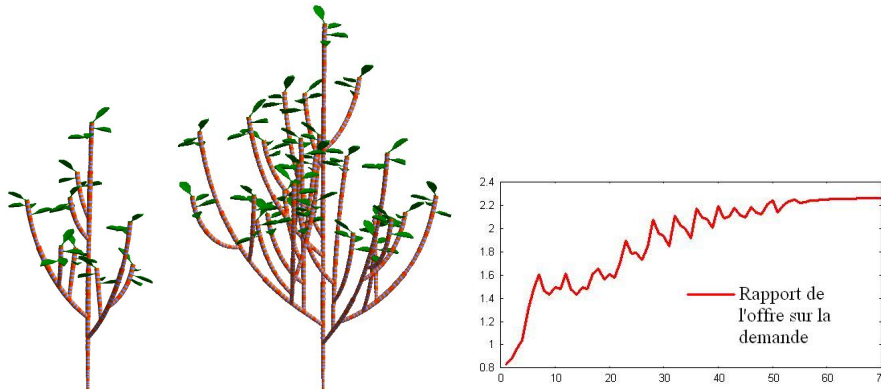


FIG. 2.33 – Représentation d'une plante avec retard aux démarrages des bourgeons aux cycles 15 et 22 et évolution du rapport de l'offre sur la demande correspondant

Conclusion

Quelle que soit la loi de démarrage des bourgeons, les métamères tendent à avoir un volume stable. La limite semble indépendante de la trajectoire empruntée par l'arbre. Soit la ramification s'arrête, soit elle devient continue. Cette stabilisation correspond à la phase linéaire de croissance d'un arbre, après la phase d'installation au cours de laquelle les branches se mettent progressivement en place.

2.4.5 Nombre variable de métamères

Nous continuons l'étude d'une plante de mêmes architecture et paramètres endogènes (voir hypothèses au paragraphe 2.4.1) : un axe d'âge physiologique k porte un axe d'âge physiologique $k + 1$. Tous les axes ont les mêmes caractéristiques, et il y a au plus P_m âges physiologiques différents. Nous supposons que tous les bourgeons potentiels démarrent et qu'il y en a m^a par métamère formé, soit autant que de feuilles. Nous étudions les variations du nombre $u_k(n)$ de métamères dans chaque unité de croissance d'âge physiologique k en fonction du rapport de l'offre sur la demande des bourgeons actifs (voir modélisation au paragraphe 2.2.6). L'équation 2.21 devient :

$$u_k(n) = \left\lfloor b_k^1 + b_k^2 \frac{Q(n-1)}{D^{fb}(n-1)} \right\rfloor \quad (2.49)$$

Dans la suite du paragraphe, nous supposons $\forall k, b_k^1 = b^1, b_k^2 = b^2$. Il faut que la quantité de matière allouée à un bourgeon (rapport de l'offre sur la demande) dépasse une certaine quantité pour pouvoir fabriquer un métamère supplémentaire. Ici, notre seuil est de $\frac{1}{b^2}$. Notons que si $b^1 = 0$ la quantité de matière nécessaire à la création d'un métamère supplémentaire est constante, quel que soit le nombre de métamère existant dans l'unité de croissance. Ce peut être généralisé en prenant $b^1 > 0$ mais, avec $b^1 \geq 1$, l'unité de croissance a une taille minimale de $\lfloor b^1 \rfloor$ métamères quel que soit son volume.

Les équations 2.23 décrivant le comportement du système dynamique peuvent s'écrire sous la forme de relations de récurrence pour le nombre v_k^n de nouvelles unités de croissance d'âge physiologique k au cycle n et q_k^n le volume de leurs métamères :

$$\begin{aligned} k \geq 2, v_k^n &= v_k^{n-1} + m^a u_{k-1}(n-1) v_{k-1}^{n-1} \\ q_k^n &= \frac{q_k^b}{u_k(n)} = \frac{p_k Q(n-1)}{D(n-1) u_k(n)} \end{aligned} \quad (2.50)$$

Rappelons que la relation de récurrence entre les unités de croissance peut être écrite sous forme matricielle (voir équation 2.15) :

$$V^n = \prod_{d=1}^{n-1} (I + B(d)) V^1$$

où la matrice $B(d)$ prend dans notre exemple la forme particulière :

$$B(d) = \begin{bmatrix} 0 & \dots & \dots & 0 \\ m^a u(d) & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & 0 & m^a u(d) & 0 \end{bmatrix} = m^a u(d) \begin{bmatrix} 0 & \dots & \dots & 0 \\ 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 \end{bmatrix} \quad (2.51)$$

Chaque composante du vecteur est le nombre d'unités de croissance d'un âge physiologique donné et suit l'équation de récurrence :

$$v_{k+1}^{n+1} = \sum_{j=k}^n m^a u(j) v_k^j = m^a \underbrace{\sum_{j=k}^n \sum_{l=k-1}^{j-1} \cdots \sum_{p=1}^{l-1} u(j) u(l) \cdots u(p)}_{ksommes} \quad (2.52)$$

Nous rappelons que la biomasse produite par la plante au cycle n peut s'écrire (voir équation 2.16) :

$$Q(n) = \sum_{k=1}^{P_m} \frac{E v_k^n u_k(n) m^a}{\frac{A_k}{q_k^n} + B}$$

et la demande des bourgeons en fin de cycle est $D(n) = \sum_{k=1}^{P_m} p_k v_k^{n+1}$

Si les bourgeons ont tous le même puits, le nombre de métamères dans une unité de croissance ne dépend pas de son âge physiologique. Nous pouvons écrire :

$$\left\{ \begin{array}{l} \forall k, \forall n, u_k(n) = u(n) = \left\lfloor b^1 + b^2 \frac{Q(n-1)}{D(n-1)} \right\rfloor, \\ k \geq 2, v_k^n = v_k^{n-1} + m^a u(n-1) v_{k-1}^{n-1} \\ q^n = \frac{1}{D(n-1) u(n)} \sum_{k=1}^{P_m} \frac{E v_k^{n-1} u_k(n-1) m^a}{\frac{A_k}{q_k^{n-1}} + B} = \frac{u(n-1)}{u(n)} \frac{\sum_{j=1}^{P_m} v_j^{n-1}}{\sum_{j=1}^{P_m} v_j^n} \frac{E m^a}{\frac{A}{q^{n-1}} + B} \end{array} \right. \quad (2.53)$$

Comme précédemment, nous définissons la suite γ de terme général $\gamma^n = \frac{\sum_{j=1}^{P_m} v_j^n}{\sum_{j=1}^{P_m} v_j^{n-1}}$. Alors

$\forall n \in \mathbb{N}, \gamma^n > 1$ car $D(n) > D(n-1)$. Nous étudions plus précisément le comportement de cette suite, qui dépend de q^n , et distinguons deux cas selon le signe de $m^a E - A$.

1. Soit $\boxed{\frac{m^a E}{A} < 1}$

$$Q(n) = \sum_{k=1}^{P_m} \frac{E v_k^n u_k(n) m^a}{\frac{A_k}{q_k^n} + B} < \sum_{k=1}^{P_m} \frac{E m^a}{A} v_k^n u_k(n) q_k^n = \frac{E m^a}{A} Q(n-1)$$

Les feuilles de la plante ne sont pas assez productives ni assez nombreuses dans leur environnement, alors la quantité de biomasse produite par la plante décroît

au moins de manière exponentielle à chaque cycle. Par conséquent, le rapport de l'offre sur la demande tend vers 0, et la plante meurt. Le nombre de métamères par unité de croissance tend vers $\lfloor b^1 \rfloor$ et leur volume vérifie $\lim_{n \rightarrow +\infty} q^n = 0$

Remarquons que si $b^1 < 1$, la plante meurt directement au cycle où le nombre de métamères par unité de croissance s'annule. Dans le cas contraire, elle continue théoriquement à produire au moins $\lfloor b^1 \rfloor$ métamères, de volumes très faibles, ce qui n'est pas une hypothèse très réaliste.

2. Soit $\boxed{\frac{m^a E}{A} > 1}$

Selon la valeur des paramètres, deux comportements peuvent être observés :

– soit $\frac{m^a E - A}{B} < \frac{1}{b^2}$, la taille des unités de croissance se stabilise. En effet, comme $\gamma^n > 1$, d'après 2.53 nous déduisons :

$$q^n < \frac{u(n-1)}{u(n)} \frac{Em^a}{\frac{A}{q^{n-1}} + B} = \frac{1}{u(n)} \frac{Em^a}{\frac{A}{u(n-1)q^{n-1}} + \frac{B}{u(n-1)}} \quad (2.54)$$

$$b^1 - 1 + b^2 u(n) q^n \leq u(n) < b^1 + b^2 u(n) q^n$$

Introduisons la suite w de terme général w^n définie par :

$$\begin{cases} w^n = h(w^{n-1}) = \frac{Em^a}{\frac{A}{w^{n-1}} + \frac{B}{b^1 + b^2 w^{n-1}}} \\ w^1 = u(1)q^1 \end{cases} \quad (2.55)$$

Comme la fonction h est croissante, w est monotone. Elle admet une limite car $b^2 \frac{m^a E - A}{B} < 1$. Elle est donc bornée. Or on peut montrer par récurrence que $\forall n, 0 < q^n u(n) < w^n$. La suite de terme général $q^n u(n)$ est bornée. De $0 < u(n) < b^1 + b^2 u(n) q^n$, on déduit que la suite $(u(n))$ l'est aussi, et la suite (q^n) de même.

Le nombre de métamères par unité de croissance reste borné. Par un raisonnement analogue à celui du paragraphe 2.4.3 et à l'aide de l'équation 2.52, on peut montrer que la suite γ^n est convergente de limite 1. On a finalement :

$$\begin{aligned} \lim_{n \rightarrow +\infty} q^n &= q^l = \frac{m^a E - A}{B} \\ \lim_{n \rightarrow +\infty} u(n) &= u^l \\ \text{avec } u^l &\in \left[\frac{b^1 - 1}{1 - b^2 q^l}; \frac{b^1}{1 - b^2 q^l} \right] \cap \mathbb{N} \end{aligned} \quad (2.56)$$

La limite réellement atteinte dans cet intervalle pour le nombre de métamères par unité de croissance dépend des conditions initiales (masse de la graine).

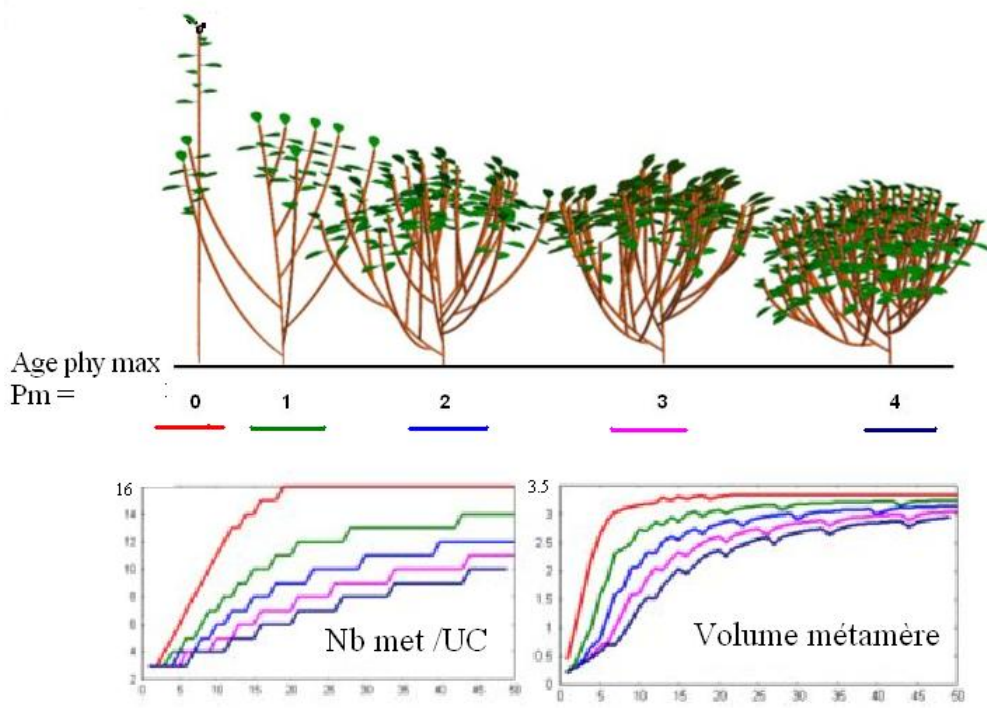


FIG. 2.34 – Influence de l'ordre de ramification sur la variation du nombre de métamères par unité de croissance

Lorsque celle-ci est atteinte, la plante se comporte comme si sa topologie était fixée (paragraphe 2.4.3). Si nous supposons que le nombre de bourgeons potentiels d'une unité de croissance est indépendant du nombre de métamères formés (zone branchée de taille constante), les résultats restent valables, car la suite γ est aussi convergente de limite 1. Cela correspond au cas représenté sur la figure 2.34 avec des paramètres sont tels que $A = 0.33$, $\frac{m^a E - A}{B} = 3.35$, $b^1 = 3.5$, $b^2 = 0.25$. Le dernier métamère porte toujours une branche, et c'est le seul à pouvoir ramifier. Le nombre de métamères par unités de croissance doit tendre vers une valeur entière de l'intervalle $[16; 21]$, ce que nous observons sur la figure. La valeur réellement atteinte ici est 16, qui est la première valeur atteinte, compte-tenu de la condition initiale. Nous remarquons que la valeur de P_m influe sur la vitesse de convergence, mais pas sur l'existence ni la valeur de la limite.

$$- \text{ si } \frac{m^a E - A}{B} > \frac{1}{b^2} \text{ et } b^1 < 2 - b^2 \frac{m^a E - A}{B},$$

Le nombre de métamères par unité de croissance reste égal à 1 (au moins après un certain nombre de cycles, selon l'influence de la graine). La stabilisation du nombre de métamères par unité de croissance à 1 implique $\lim_{n \rightarrow +\infty} q^n = q^l =$

$\frac{m^a E - A}{B}$. C'est un cas particulier de convergence du nombre de métamères vers une limite finie.

- si $\frac{m^a E - A}{B} > \frac{1}{b^2}$, et $b^1 > 2 - b^2 \frac{m^a E - A}{B}$

La croissance de la plante est exponentielle, non bornée, et le nombre de métamères par unité de croissance augmente indéfiniment. Leurs volumes tendent vers $\frac{1}{b^2}$. En effet,

$$\text{Si } b^1 > 1, u(n) \geq b^2 \frac{Q(n-1)}{D(n-1)},$$

$$\text{D'où } Q(n) = \sum_{k=1}^{P_m} \frac{Ev_k^n m^a}{\frac{A}{q_k^n u(n)} + \frac{B}{u(n)}} \geq \sum_{k=1}^{P_m} \frac{Ev_k^n m^a}{\frac{AD(n-1)}{Q(n-1)} + \frac{BD(n-1)}{b^2 Q(n-1)}} \geq \frac{m^a EQ(n-1)}{A + \frac{B}{b^2}} \quad (2.57)$$

La production de biomasse tend vers l'infini de manière au moins exponentielle. Remarquons qu'à partir d'un certain nombre de cycles, la valeur de b^1 devient négligeable si le nombre de métamères tend vers l'infini. De $b^1 - 1 + b^2 u(n) q^n \leq u(n) < b^1 + b^2 u(n) q^n$, on déduit $\frac{u(n) - b^1}{b^2 u(n)} \leq q^n < \frac{u(n) - (b^1 - 1)}{b^2 u(n)}$, et le volume du métamère tend vers $\frac{1}{b^2}$. La figure 2.35 montre un exemple de simulation avec

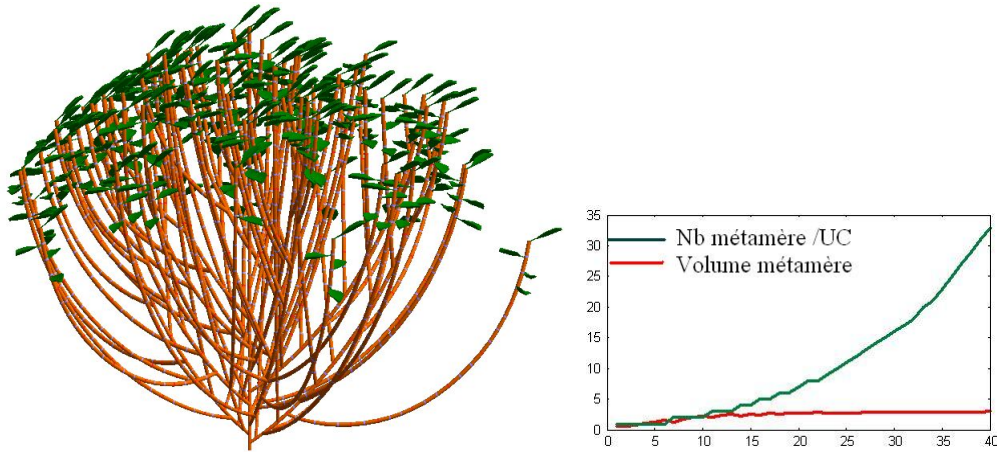


FIG. 2.35 – Augmentation infinie du nombre de métamères par unité de croissance

des paramètres tels que $A = 0.33$, $\frac{m^a E - A}{B} = 3.35$, $b^1 = 1.5$, $b^2 = 0.35$, $P_m = 4$. Par rapport à la simulation montrée sur la figure 2.35, seuls les paramètres b^1 et b^2 ont été modifiés. Nous observons une augmentation infinie du nombre de métamères par unité de croissance mais une stabilisation du volume du

métamère vers la valeur $\frac{1}{b^2} = 2.85$, ce qui confirme les résultats obtenus par équations.

Conclusion

Les résultats précédents mettent en valeur trois comportements différents, selon la valeur des paramètres. Si $m^a E < A$, la plante meurt car ses feuilles ne sont pas assez efficaces dans son environnement. Sinon, $m^a E > A$, la plante se développe correctement. Si $b^2 \frac{m^a E - A}{B} < 1$, le nombre de métamères par unité de croissance se stabilise, sinon, il augmente indéfiniment. Dans tous les cas, le volume des métamères tend vers une valeur limite telle que

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} q^n = \min\left(\frac{m^a E - A}{B}, \frac{1}{b^2}\right)$$

On comprend bien que le volume du métamère tende vers $\frac{1}{b^2}$ qui, selon nos règles, est la quantité de matière nécessaire à la création d'un métamère supplémentaire, quand il n'y a pas de limite au nombre de métamères. En revanche, si le nombre de métamères se stabilise, le volume du métamère suit les mêmes règles que dans le cas où la topologie est fixée. Dans le premier cas, la topologie est prédominante sur la photosynthèse, et c'est l'inverse dans le second cas. Ce sont des exemples théoriques : le nombre de métamères par unité de croissance ne tend jamais vers l'infini ; d'autres phénomènes négligés ici ne peuvent plus l'être, tels que le poids de la croissance secondaire ou la résistance des axes. Mais ce comportement peut reproduire celui d'une plante encore jeune, où le nombre de métamères par unité de croissance augmente vite (exemple du jeune hêtre poussant au soleil).

La figure 2.36 montre l'effet de l'environnement sur la taille des unités de croissance. Nous avons choisi la même plante que celle de la figure 2.34, mais nous la faisons grandir dans des environnements différents : la valeur de E prend six valeurs entre 0.3 et 1.2. Le cas où $E = 0.3$ correspond au cas où $m^a E < A$ et la plante meurt, ce que nous observons sur la figure. Nous voyons que le nombre de métamères par unité de croissance et leurs volumes sont d'autant plus grands que E est grand. Tant que $E < \frac{B}{b^2} + A = 1.13$, le nombre de métamères se stabilise, et la limite de leurs volumes peut être calculé par $\frac{m^a E - A}{B}$. Dans le dernier cas où $E = 1.2$, le nombre de métamères par unité de croissance augmente indéfiniment, et leur volume tend vers $\frac{1}{b^2} = 4$.

Remarque 3 *Les simulations faites avec des durées de vie d'axes finie donnent des résultats similaires au cas où la durée de vie des axes est infinie, notamment en terme de seuils de comportements.*

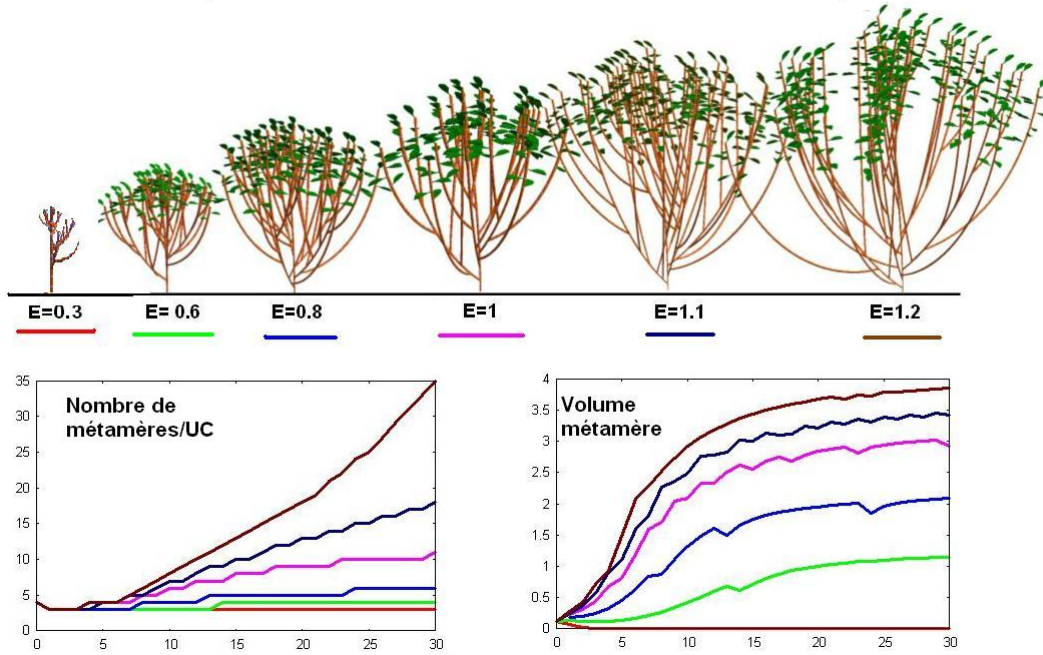


FIG. 2.36 – Influence de l'environnement sur le nombre de métamères par unité de croissance

2.4.6 Durée de vie des branches

Nous reprenons un arbre qui suit les hypothèses du paragraphe 2.4.1. Nous supposons que le nombre de métamères par unité de croissance est constant ($\forall k, n \ u_k(n) = u$), et que toutes les branches sont formées. Nous supposons $\beta = 1$, ce qui signifie qu'une seule branche est formée sur chaque unité de croissance. De plus, elles ont une durée de vie finie, variable en fonction du rapport de l'offre sur la demande. Les métamères portent tous m^a feuilles. Le tronc ne cesse jamais de grandir. Sinon, dès que l'âge chronologique de la plante dépasse la durée de vie du tronc, aucun axe d'âge physiologique 2 ne peut plus être construit. Après un certain nombre de cycles, aucun nouvel organe ne peut apparaître dans la plante, ce qui entraîne sa mort et nous interdit de parler de comportement limite. Nous supposons qu'une branche reste vivante tant qu'elle porte des feuilles. La durée de vie d'un axe apparaissant en début de cycle $n + 1$ se détermine à la création du bourgeon correspondant en fonction de son volume :

$$t_k^{n+1} = \left\lfloor c^1 + c^2 p_k^b \frac{Q^b(n)}{Df^b(n)} \right\rfloor$$

Comme nous avons supposé que tous les bourgeons ont le même puits, les branches de différents types vivent pendant le même nombre de cycles. A chaque cycle, peuvent mourir des branches apparues à différents moments de la vie de la plante. Le calcul des

nouvelles unités de croissance s'en déduit :

$$v_k^n = v_k^{n-1} + \beta v_{k-1}^{n-1} - \sum_{d=1/d+t_k(d)=n}^{n-1} \beta v_{k-1}^d \quad (2.58)$$

Le signe de $m^a E - A$ détermine le comportement de la plante :

1. Soit $\boxed{\frac{m^a E}{A} < 1}$

La plante produit de moins en moins de matière, et finit par mourir. La durée de vie des branches se stabilise sur $\lfloor c^1 \rfloor$, et le volume des organes décroît vers une valeur nulle.

2. Soit $\boxed{\frac{m^a E}{A} > 1}$

Le volume du métamère tend vers $\frac{m^a E - A}{B}$, et, dans notre exemple où l'unité de croissance est composée de u métamères, la rapport de l'offre sur la demande tend vers $u \frac{m^a E - A}{B}$ et la durée de vie d'une branche va tendre vers $\left\lfloor c^1 + u c^2 \frac{m^a E - A}{B} \right\rfloor$.

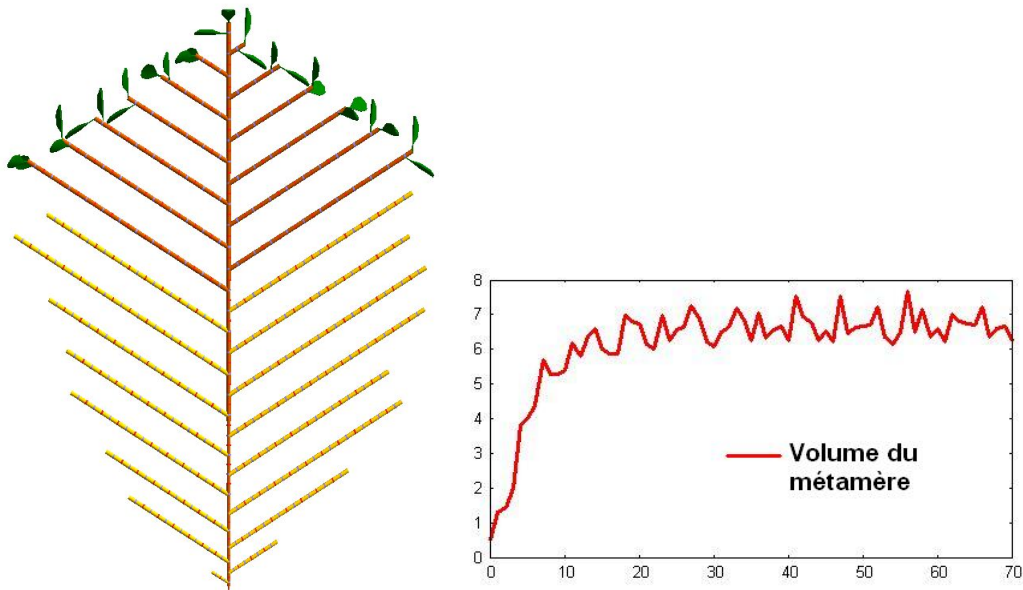


FIG. 2.37 – Variation de la durée de vie des branches

Nous montrons sur la figure 2.37 les résultats d'une simulation de plante ayant des paramètres tels que $A = 0.33$, $B = 0.1$, $E = 1$, $\frac{m^a E - A}{B} = 6.7$ et avec $c^1 = 0$, $c^2 = 1$. Les unités de croissance sont composées de deux métamères, et portent

une branche. Il n'y a qu'un seul ordre de branchement. Le tronc est supposé avoir une croissance indéfinie. L'augmentation progressive de la durée de vie des branches est visible sur la figure 2.37, où les branches mortes sont représentées en jaune. Nous constatons de plus que le volume du métamère oscille autour de la valeur limite de 6.7. Par conséquent, la durée de vie des branches tend vers $\left\lceil c^1 + uc^2 \frac{m^a E - A}{B} \right\rceil = 13$. Les oscillations sont dues aux événements discrets que sont les chutes des branches. Dans notre exemple, si le rapport de l'offre sur la demande vaut 6.49, la durée de vie de la branche initiée à ce cycle sera de 12 cycles de croissance. En revanche, si ce rapport prend la valeur 6.51, la branche fonctionnera pendant 13 cycles.

2.4.7 Rétroaction totale

Les phénomènes présentés dans les paragraphes 2.4.4, 2.4.5, 2.4.6 peuvent en général être observés sur la même plante. De nombreux arbres fonctionnent ainsi : augmentation de la taille des unités de croissance, mise en place progressive de branches dont la durée de vie est de plus en plus longue au fur et à mesure que la plante grandit et que son rapport de l'offre sur la demande augmente.

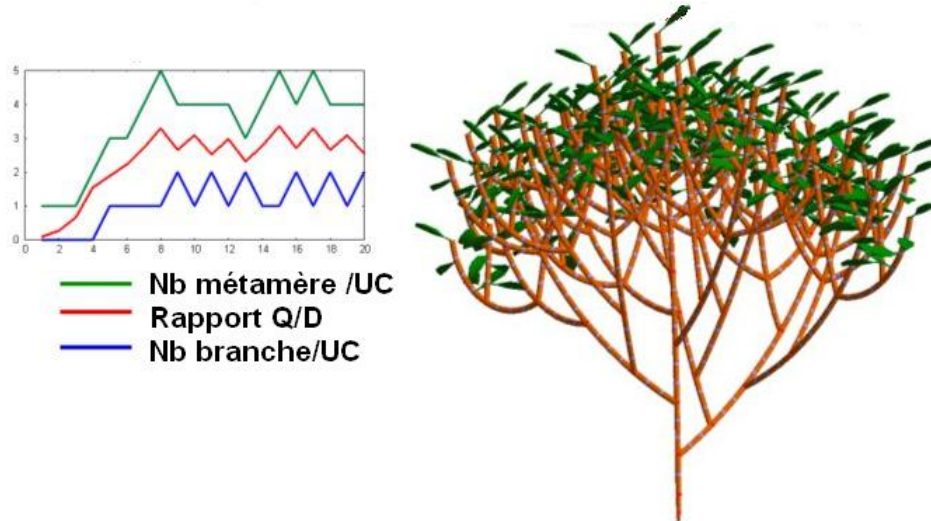


FIG. 2.38 – Mise en place des branches et augmentation du nombre de métamères par unité de croissance

Si $\frac{m^a E}{A} < 1$, la production de biomasse de la plante va s'écrouler, et, comme précédemment, la plante finit par mourir. En revanche, si $\frac{m^a E}{A} > 1$, la plante grandit dans un environnement qui est suffisamment favorable à sa croissance. Selon les paramètres

des fonctions de rétroaction($a^1, a^2, b^1, b^2, c^1, c^2$), la plante va préférer faire plus de métamères par unité de croissance, ou plus de branches. Le comportement de la plante dépend aussi de l'environnement (par exemple, en haute densité, la plante fera moins de branches). Le système est plus difficile à contrôler mais il semble que les résultats des paragraphes précédents soient généralisables : le nombre de métamères par unité de croissance tend vers l'infini si $b^2 \frac{m^a E - A}{B} > 1$, et reste borné dans le cas contraire. On peut en déduire les conditions de ramifications et la valeur vers laquelle tend le volume du métamère.

La figure 2.38 montre un exemple de plante avec variation du nombre de métamères par unité de croissance et mise en place progressive des branches, quand le rapport de l'offre sur la demande augmente. Tant que l'ordre de ramification maximal n'est pas atteint, le comportement de la plante est périodique. Il se stabilise ensuite quand celui-ci est atteint.

2.5 Réitérations

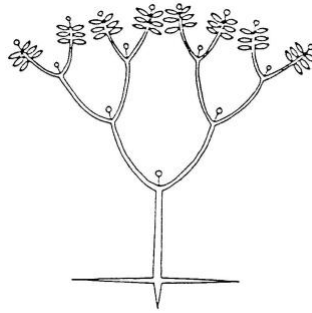
Un arbre peut porter une réitération après une duplication du méristème terminal qui édifie le tronc. Dans GreenLab, nous modélisons une réitération comme le démarrage d'un bourgeon axillaire de même âge physiologique que l'axe porteur. Nous supposons ici que leur apparition dépend du rapport de l'offre sur la demande. Dans le cas particulier d'une coupe dans le tronc, [Borchert and Honda, 1984] présentent la réitération comme l'effet des interactions entre les branches d'un arbre : «après la suppression de l'axe principal, la vigueur de plusieurs branches latérales augmente jusqu'à la formation d'un apex qui répète le modèle de branchaison de jeune arbre ». Ce sont ces mécanismes, qui peuvent apparaître même sans traumatisme, que nous voulons représenter grâce à notre modèle.

Dans un premier temps, nous nous intéressons à un arbre de modèle architectural de Leeuwenberg, dans lequel la ramification est sympodiale. Si le rapport de l'offre sur la demande est insuffisant, ce qui peut par exemple se produire lorsque la plante pousse dans un environnement trop dense, alors le méristème terminal ne sera relayé que par un seul méristème axillaire, voire aucun. En revanche, si les conditions de croissance sont très favorables, ce méristème terminal peut être relayé à chaque cycle par plusieurs méristèmes axillaires. Nous présentons un exemple simple pour illustrer ce comportement lorsque l'activation des bourgeons dépend du rapport de l'offre sur la demande.

Ensuite, nous montrons les résultats de simulations sur un arbre dont le tronc porte des axes physiologiquement plus vieux en général mais qui peut, lorsque son taux de croissance est très élevé, former un complexe réitéré.

2.5.1 Modèle de Leeuwenberg

Nous souhaitons étudier ici un arbre dont le modèle architectural est un Leeuwenberg ([Hallé et al., 1978]), c'est-à-dire une structure typiquement sympodiale. Des métamères sont formés jusqu'à la mise à fleur du bourgeon terminal qui entraîne le démarrage des méristèmes apicaux (voir figure 2.39). Les branchements successifs sont décrits dans le



Modèle de LEEUWENBERG

FIG. 2.39 – Schéma botanique d'un modèle de Leeuwenberg ([Hallé et al., 1978])

modèle par des réitérations (un seul âge physiologique). Plus précisément, nous supposons pour simplifier que le bourgeon apical mute après un cycle. Il peut être relayé par un ou plusieurs des m bourgeons axillaires situés à l'aisselle des m feuilles de l'unité de croissance. Ces bourgeons ne peuvent démarrer que si le rapport de l'offre sur la demande est suffisant. S'il est trop faible, la plante meurt, car aucune branche n'est formée. Au contraire, si tous les bourgeons potentiels démarrent simultanément, la demande augmente fortement, ce qui peut entraîner une diminution du rapport de l'offre sur la demande, donc moins de démarrages de bourgeons au cycle suivant. Nous cherchons à étudier la ramification d'un tel arbre, et en particulier la possible apparition de rythmes.

Ecriture des équations

Comme tous les organes sont du même âge physiologique, nous supprimons les indices correspondants. Dans notre cas particulier ($\tau_1 = 1$), l'équation 2.15 devient : $v(n+1) = v(n) - v(n) + v(n)b(n, n) = v(n)b(n, n)$, en notant $b(n, n)$ le nombre de bourgeons sont activés en fin de cycle n sur les unités de croissance apparues en début de cycle. Nous déterminons le nombre de nouvelles unités de croissance au cycle n par :

$$v(n) = \prod_{k=1}^n b(k, k) = \prod_{k=1}^n \min\left[a^1 + a^2 \frac{Q^{pb}(k)}{D^{pb}(k)}, m\right]$$

L'expansion des organes est supposée immédiate, la croissance secondaire et les racines sont négligées. Le puits d'un métamère est la somme de celui de l'entrecœud et des

m feuilles : $p^m = p^e + mp^a$. Toutes les feuilles sont identiques, de volume donné par l'équation 2.22 :

$$q^a(n) = \frac{p^a}{p^m} \frac{1}{v(n)} Q(n-1)$$

A partir de l'équation 2.16, et en utilisant les notations $A = \frac{r_1 e p^m}{p^a}$ et $B = r_2$, nous pouvons écrire la production totale de biomasse au cycle n :

$$Q(n) = \frac{\frac{Ev(n)m}{r_1 e}}{\frac{q^a(n)}{Q(n-1)} + r_2} = \frac{\frac{Ev(n)m}{Av(n)}}{\frac{Q(n-1)}{Q(n-1)} + B} \quad (2.59)$$

Comportement de la plante

Le comportement de la plante dépend de la valeur E de l'environnement. Si $\frac{mE}{A} < 1$, la production de biomasse décroît et la plante finit par mourir.

Nous nous plaçons désormais dans le cas contraire où $\frac{mE}{A} > 1$. Tant qu'un seul méristème relaie le méristème apical, la plante produit une nouvelle unité de croissance par cycle, d'où $\forall n, v(n) = 1$. La relation 2.59 devient :

$$Q(n) = \frac{\frac{Em}{A}}{\frac{Q(n-1)}{Q(n-1)} + B} = \frac{\frac{mE - A}{B}}{1 - \left(\frac{A}{mE}\right)^n \left(1 - \frac{mE - A}{BQ(0)}\right)} \quad (2.60)$$

Si $\frac{mE - A}{B} < Q(0)$ et si la plante ne ramifie pas au premier cycle (c'est-à-dire si $b^1 + b^2 \frac{Q(0)}{mp^b}$), alors la quantité de biomasse décroît. Une seule unité de croissance est formée à chaque cycle pendant le développement de la plante.

Sinon, $\frac{mE - A}{B} > Q(0)$, la quantité de biomasse croît jusqu'à la valeur $\frac{mE - A}{B}$ tant qu'une seule nouvelle unité de croissance est formée à chaque cycle. Le premier cycle $p + 1$ auquel deux bourgeons axillaires vont démarrer est celui où le rapport de l'offre sur la demande dépassera le seuil tel que :

$$a^1 + a^2 \frac{Q^{pb}(p)}{D^{pb}(p)} > 2 \text{ soit } a^1 + a^2 \frac{Q(p)}{p^b m} > 2$$

En notant $S = \frac{(2 - a^1)(mp^b)}{a^2}$, et $Q^l = \frac{mE - A}{B}$, nous pouvons utiliser l'équation 2.60

pour donner une expression de p :

$$\left(\frac{A}{mE}\right)^p < \frac{1 - \frac{Q^l}{S}}{1 - \frac{Q^l}{Q(0)}}$$

Si $\frac{Q^l}{S} < 1$, la plante ne portera jamais plus d'une nouvelle unité de croissance par cycle, car sa production n'excédera jamais le seuil nécessaire.

Sinon, $\frac{Q^l}{S} > 1$, et, en notant $\lceil x \rceil$ la valeur arrondie à l'unité supérieure de x , nous pouvons écrire :

$$p = \left\lceil \frac{\ln\left(\frac{Q^l}{S} - 1\right) - \ln\left(\frac{Q^l}{Q(0)} - 1\right)}{\ln\left(\frac{A}{mE}\right)} \right\rceil \quad (2.61)$$

Cette équation donne une valeur positive finie de p lorsque $Q(0) < S$. Sinon la ramification apparaît dès le premier cycle.

Si la plante porte deux nouvelles unités de croissance au cycle $p + 1$, nous pouvons considérer que la p -ième unité de croissance de la plante porte deux «sous-plantes» identiques. Celles-ci ont le même comportement que la plante avant double ramification, mais avec une quantité de matière initiale différente, soit ici

$$\frac{Q(p)}{2} = \frac{\frac{mE - A}{B}}{2 - 2\left(\frac{A}{mE}\right)^p \left(1 - \frac{Q^l}{Q(0)}\right)}$$

Comparer cette valeur à celle de $Q(0)$ permet d'indiquer si la ramification suivante aura lieu plus ou moins rapidement.

Nous nous intéressons aux ramifications successives de la plante. Seules les nouvelles unités de croissance portent des bourgeons potentiels, et elles ont toutes le même comportement. Autrement dit, le même nombre de bourgeons devient actifs sur chacune d'elles. Nous supposons pour simplifier que les unités de croissance portent deux bourgeons potentiels (ce qui est le cas le plus fréquent). Trois comportements sont possibles en fin de cycle n , en fonction du rapport de l'offre sur la demande :

- Aucun bourgeon ne démarre : $v(n + 1) = 0$, la plante meurt.
- Un bourgeon démarre sur chaque unité de croissance. Le nombre d'unités de croissance reste inchangé : $v(n + 1) = v(n)$.
- Les deux bourgeons donnent naissance à une nouvelle unité de croissance, leur nombre est donc doublé dans la plante : $v(n + 1) = 2v(n)$.

Notons $(p^n)_{n \in \mathbb{N}}$ la suite croissante des cycles auxquels le dernier cas se produit : $\forall n, v(p^n + 1) = 2v(p^n) = 2^n$. Notons que si $a^1 > 2$, les deux bourgeons potentiels de l'unité de croissance deviennent actifs à chaque cycle. Nous étudions la différence $p^n - p^{n-1}$ qui correspond à la durée entre deux ramifications successives. La plante va ramifier à $p^n + 1$ si $Q(p^n) = \frac{Q(p^n)}{v(p^n)} = \frac{Q(p^n)}{2^{n-1}} > S$. $Q(p^n)$ correspond à la production d'une plante monotige de même paramètres que la plante que nous étudions mais commençant à pousser au cycle $p^{n-1} + 1$ avec une graine de masse $\frac{Q^{p^{n-1}}}{2} = \frac{Q(p^{n-1})}{2^{n-1}}$. Nous avons donc

$$Q(p^n) = \frac{Q^l}{1 - \left(\frac{A}{mE}\right)^{p^n - p^{n-1}} \left(1 - \frac{2Q^l}{Q^{p^{n-1}}}\right)} \quad (2.62)$$

D'où, d'après l'équation 2.61,

$$p^n - p^{n-1} = \left\lceil \frac{\ln\left(\frac{Q^l}{S} - 1\right) - \ln\left(\frac{2Q^l}{Q^{p^{n-1}}} - 1\right)}{\ln\left(\frac{A}{mE}\right)} \right\rceil \quad (2.63)$$

Cette relation donne le nombre de cycles entre deux ramifications successives. Lorsque $\forall n, p^n - p^{n-1} = 1$, la ramification est continue. Cherchons une condition pour qu'elle le soit. Si $\exists N$ tel que, pour $\forall n \geq N$, $p^n - p^{n-1} = 1$, alors le nombre d'unités de croissance double à chaque cycle, et le rapport de l'offre sur la demande vérifie $\forall n \geq N, a^1 + a^2 \frac{Q(n)}{D^{pb}(n)} > 2$. D'où :

$$\begin{aligned} \forall n \geq N, v(n) &= 2v(n-1) \\ \forall n \geq N, \frac{Q(n)}{2v(n)} &> \frac{2 - a^1}{a^2} \end{aligned} \quad (2.64)$$

La ramification continue peut s'installer après une phase pendant laquelle le méristème terminal des unités de croissance peut parfois n'être relayé que par un seul des méristèmes axillaires. Autrement dit : $\exists k \in \mathbb{N}, \forall n \geq N, v(n) = 2^{n-k}$, et la demande des bourgeons potentiels s'écrit $D^{pb}(n) = p^b 2^{n-k+1}$. A partir de l'équation 2.59, nous pouvons déduire l'équation du système dans notre cas particulier :

$$\frac{Q(n)}{2^{n+1-k}} = \frac{E 2^{n-k} m}{2^{n-k+1} \left(\frac{A 2^{n-k}}{Q(n-1)} + B\right)} = \frac{Em}{2 \left(\frac{A 2^{n-k}}{Q(n-1)} + B\right)}$$

Définissons la suite de terme général $w^n = \frac{Q(n)}{2^{n+1-k}} = \frac{p^b Q(n)}{D^{pb}(n)}$. De l'équation précédente,

nous déterminons la relation de récurrence entre les termes de cette suite :

$$w^n = \frac{Em}{\frac{2A}{w^{n-1}} + 2B}$$

Nous pouvons montrer que cette suite est convergente, avec deux cas :

- de limite nulle si $\frac{2A}{Em} > 1$. Dans ce cas, $\exists n_0, w^{n_0} < \frac{2-a^1}{a^2 p^b}$: le rapport de l'offre sur la demande est donc insuffisant pour que les deux méristèmes démarrent au cycle $n_0 + 1$. Notre hypothèse de ramification continue est donc infirmée.
- de limite $w^l = \frac{mE - 2A}{2B}$ si $\frac{2A}{Em} < 1$. Alors selon la valeur de w^l , deux comportements arrivent :
 - si $w^l > \frac{2-a^1}{a^2}$, la ramification reste continue,
 - si $w^l < \frac{2-a^1}{a^2}$, alors à certains cycles, le rapport de l'offre sur la demande sera inférieur au seuil nécessaire pour que les deux bourgeons potentiels d'une unité de croissance deviennent actifs.

Remarquons que, selon la valeur de $Q(0)$, la limite peut être atteinte par décroissance de la suite. Cela correspond au cas où la ramification est continue jusqu'à un certain cycle, puis la plante s'essouffle, et ne peut plus porter deux nouvelles branches par unité de croissance à chaque cycle. Lorsqu'il y a une rupture dans la ramification, la suite w^n ne correspond plus au rapport de l'offre sur la demande, mais à la moitié de celui-ci.

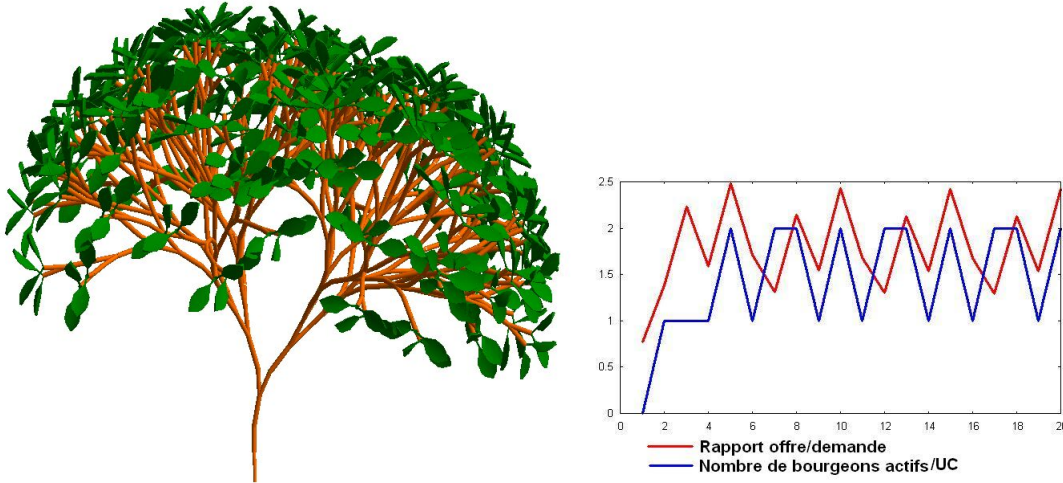


FIG. 2.40 – Ramification rythmique sur un modèle de Leeuwenberg

La figure 2.40 donne un exemple de modèle de Leeuwenberg, où les unités de croissance sont composées de quatre métamères, seul le dernier pouvant porter une ou deux

branches. La ramification est périodique, mais les bourgeons ne démarrent pas avec une périodicité constante : deux bourgeons démarrent sur l'unité de croissance, cela entraîne une chute du rapport de l'offre sur la demande qui empêche les deux bourgeons de démarrer au cycle suivant. Un seul prend le relai du méristème apical. Ensuite, pendant deux cycles successifs, deux bourgeons par unité de croissance peuvent relayer le méristème. Enfin, seul un peut démarrer. Ce schéma de ramification se poursuit pendant toute la croissance de la plante.

En conclusion, la ramification devient continue si $\frac{2A}{Em} < 1$ et $\frac{mE - 2A}{2B} > \frac{2 - a^1}{a^2}$. Dans le cas contraire, les deux bourgeons potentiels de l'unité de croissance ne démarrent pas à chaque cycle. Les comportements obtenus lors des simulations montrent l'apparition de rythme dans la mise en place des ramifications.

Résistances hydrauliques non négligeables

Nous nous intéressons dans ce paragraphe à un modèle de Leeuwenberg dont les axes ont une résistance hydraulique non négligeable. Nous supposons que deux branches se forment à chaque cycle après mutation du méristème terminal. Tous les organes de mêmes âges chronologiques sont identiques. Un entrenœud d'âge chronologique i a une résistance r'_i et porte deux sous-structures identiques d'âges chronologiques $i - 1$. Au cycle n , la plante comporte 2^n feuilles actives de surface s^n portées par 2^{n-1} nouveaux entrenœuds. Le nombre total d'entrenœuds de la plante est $\sum_{k=0}^{n-1} 2^k = 2^n - 1$. La structure d'âge chronologique i portée par un entrenœud de même âge chronologique a une résistance équivalente R_i , calculée par analogie au réseau électrique :

$$\begin{aligned} i = 1, \quad R_1 &= r'_1 + \frac{r_1}{s^n} + r_2 \\ \forall i > 1, \quad R_i &= r'_i + \frac{R_{i-1}}{2} \end{aligned} \tag{2.65}$$

La résistance totale de la plante au cycle n est donc :

$$R_n = \sum_{i=0}^{n-1} \frac{r'_{n-i}}{2^i} + \frac{1}{2^{n-1}} \left(\frac{r_1}{s^n} + r_2 \right)$$

Nous supposons la résistance d'un entrenœud uniquement due au dernier cerne formé, bien qu'en général plusieurs cernes permettent le transport de l'eau. La demande des cernes est prise proportionnelle au nombre de feuilles actives (méthode du «pipe model»

- les bourgeons de demande totale $D^{pb}(n-1) = p^b 2^{n-1}$
- les cernes de demande $D^{lay}(n-1) = p^c 2^{n-1}$

La demande totale de la plante est donc $D(n-1) = (p^b + p^c) 2^{n-1}$. p^a et p^e désignent les puits respectifs des feuilles et des entrenœuds, et e l'épaisseur d'une feuille. La surface

d'une feuille qui apparaît en début de cycle n est $s^n = \frac{p^a}{e(2p^a + p^e)(p^b + p^e)} \frac{Q(n-1)}{2^{n-1}}$. De même, la quantité de matière allouée à la croissance secondaire d'un entrenœud en fin de cycle $n-1$ est $\frac{p^c}{p^c + p^b} \frac{Q(n-1)}{2^{n-1} - 1}$. Nous supposons la matière uniformément répartie dans les cernes. Pour déterminer la résistance d'un entrenœud, nous devons connaître la hauteur et la section de sa surface conductrice. Nous supposons que la hauteur d'un entrenœud ne dépend pas de la quantité de matière qu'il reçoit à sa création, ce qui revient à prendre un paramètre d'allométrie $\beta = -1$ (voir définition au paragraphe 1.5.1). La hauteur d'un entrenœud est notée $\sqrt{b}$ et sa résistivité ρ . Dans ce cas, la résistance du dernier cerne conducteur d'un entrenœud au cycle n est :

$$\forall i, r'_i = \rho \frac{\text{hauteur}}{\text{section}} = \rho \frac{b}{\frac{p^c}{p^c + p^b} \frac{Q(n)}{2^{n-1} - 1}} = \rho \frac{b(p^c + p^b)(2^{n-1} - 1)}{p^c Q(n-1)}$$

Finalement la résistance totale de la plante est

$$\begin{aligned} R_n &= \sum_{i=0}^{n-1} \frac{r'_{n-i}}{2^i} + \frac{1}{2^{n-1}} \left(\frac{r_1}{s^n} + r_2 \right) \\ &= \sum_{i=0}^{n-1} \rho \frac{b(p^c + p^b)(2^{n-1} - 1)}{p^c Q(n-1)} \frac{1}{2^i} + \frac{1}{2^{n-1}} \left(\frac{2^{n-1} A}{Q(n-1)} + B \right) \\ &= \rho \frac{b(p^c + p^b)(2^n - 3 + 2^{1-n})}{p^c Q(n-1)} + \frac{A}{Q(n-1)} + \frac{B}{2^{n-1}} \\ &= \frac{R_{n-1}}{E} (\rho b(p^c + p^b)(2^n - 3 + 2^{1-n}) + A) + \frac{B}{2^{n-1}} \end{aligned} \quad (2.66)$$

en notant $A = \frac{r_1 e(2p^a + p^e)(p^b + p^e)}{p^a}$, $B = r_2$ Cette équation se simplifie si l'on suppose $B = 0$ en

$$R_n = \frac{R_{n-1}}{E} (\rho b(p^c + p^b)(2^n - 3 + 2^{1-n}) + A)$$

La résistance hydraulique d'un tel modèle tend vers l'infini, donc la production de biomasse décroît vers zéro. Cette formule nous permet de contrôler les résultats obtenus par la simulation.

2.5.2 Modèle de Rauh

Nous nous intéressons dans cette partie à un arbre de modèle architectural de Rauh ([Hallé et al., 1978]). Un tronc porte des branches physiologiquement plus vieilles, mais, si sa croissance est forte, il peut porter des complexes réitérés, c'est-à-dire des branches de même âge physiologique que le tronc, qui reproduisent la structure de celui-ci. En réalité, la réitération est due à la transformation morphologique d'un bourgeon axillaire

(en général en haut de l'unité de croissance). Nous supposons que lorsque le rapport de l'offre sur la demande est suffisamment élevé, un métamère supplémentaire est formé sur l'unité de croissance du tronc, portant une branche d'âge physiologique 1. Comme cette dernière a le même comportement que le tronc, sa demande va être assez grande et faire diminuer le rapport de l'offre sur la demande aux cycles suivants. Autrement dit, la ramification et la taille des unités de croissance vont être plus faibles juste après l'insertion de ce complexe réitéré.

Apparition de rythmes dans la ramification

Nous supposons que tous les axes ont la même vigueur et les mêmes propriétés : nous pouvons les considérer comme des réitérations. Les caractéristiques sont les mêmes que celles du paragraphe 2.4.1. Nous supposons de plus que l'ordre de réitération est infini (ce qui correspond à l'hypothèse $P_m = +\infty$). Les équations du modèle sont similaires à celles d'un modèle de Leeuwenberg (paragraphe 2.5.1) : à chaque démarrage d'un bourgeon axillaire sur une unité de croissance, celle-ci va porter deux «sous-plantes» identiques. Cependant, la croissance du tronc est infinie, et nous supposons qu'une unité de croissance peut porter au plus une branche. Nous rappelons les résultats obtenus au paragraphe 2.5.1 sur les conditions de mise en place d'une ramification continue :

- la ramification est continue à partir d'un certain cycle si $\frac{2A}{Em} < 1$ et $\frac{mE - 2A}{2B} > \frac{1 - a^1}{a^2}$
- la ramification n'apparaît pas à tous les cycles si $\frac{2A}{Em} > 1$ ou $\frac{2A}{Em} < 1$ et $\frac{mE - 2A}{2B} < \frac{1 - a^1}{a^2}$

Dans le second cas, sur toutes les simulations faites, nous observons que la plante adopte un comportement périodique.

Nous montrons sur la figure 2.41 l'exemple d'une plante où les unités de croissance sont composées de quatre métamères, et ne peuvent porter de branches que sur le dernier d'entre eux. La première branche apparaît après sept cycles de croissance, puis la ramification devient rapidement rythmique : une branche est mise en place tous les quatre cycles. Dès que le rapport de l'offre sur la demande dépasse le seuil de 4, un bourgeon axillaire démarre. La création de la branche résultante fait augmenter la demande, et donc chuter le rapport de l'offre sur la demande. Ce dernier augmente pendant trois cycles consécutifs avant de dépasser à nouveau le seuil requis pour le démarrage. Un autre exemple est montré sur la figure 2.42 : la ramification est rythmique, mais de période plus complexe, comme le montre l'évolution du rapport de l'offre sur la demande. Il y a alternance sur les axes de une unité de croissance branchée, une non branchée, une branchée, une non branchée, une branchée, deux non branchées, et ainsi de suite.

Si nous supposons de plus que le nombre de métamères dans les unités de crois-

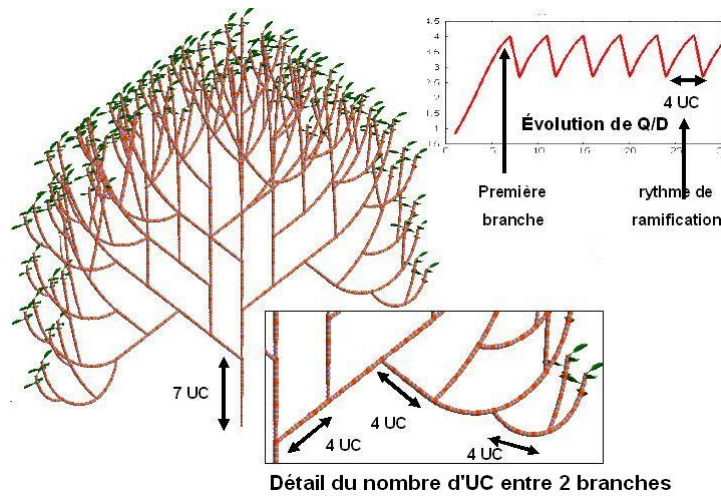


FIG. 2.41 – Ramification rythmique sur un modèle de Rauh

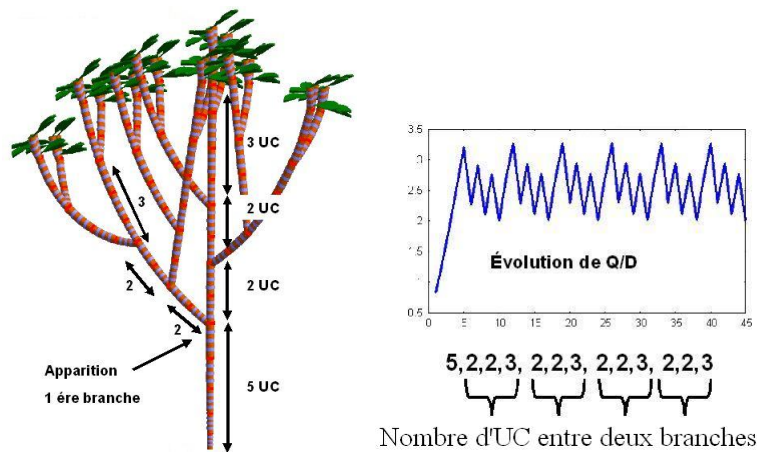


FIG. 2.42 – Rythme complexe de ramification sur un modèle de Rauh

sance de la plante peuvent varier, non seulement la ramification est complexe, mais cela influe aussi sur la taille des unités de croissance qui évolue de manière périodique. C'est ce que montre la figure 2.43. L'apparition d'une branche fait chuter le rapport de l'offre sur la demande. Par conséquent, les unités de croissance sont plus petites après chaque ramification, ce qui correspond à des observations faites sur les arbres. Ensuite, la taille de l'unité de croissance augmente jusqu'à ce qu'elle puisse porter une branche supplémentaire.

Enfin, la figure 2.44 montre l'influence de la valeur de l'environnement sur l'apparition des réitérations. Plus celui-ci est favorable à la croissance de la plante (E grand), plus la première branche apparaît tôt, et plus les ramifications sont fréquentes, voire continues pour $E = 1.5$.

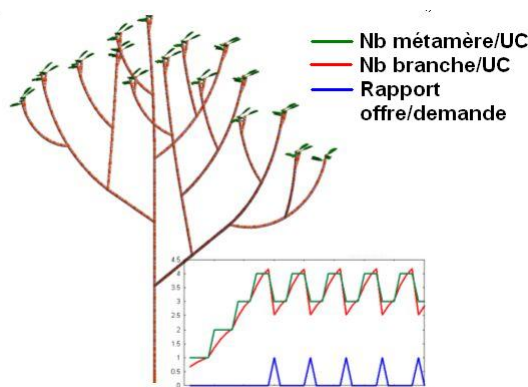


FIG. 2.43 – Rythme dans la mise en place des branches et le nombre de métamères par unité de croissance

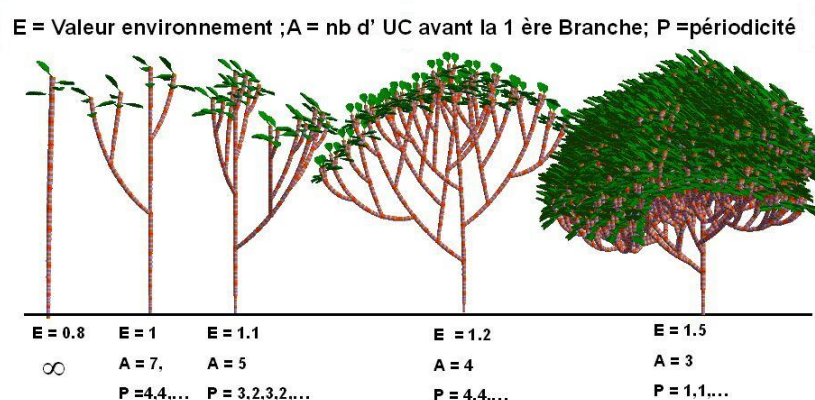


FIG. 2.44 – Influence de l'environnement sur la ramification dans un modèle de Rauh

2.5.3 Influence de la croissance secondaire

Lorsque la croissance secondaire n'est pas négligeable, son poids a une influence sur la ramification. Nous supposons que la demande des cernes est proportionnelle au nombre de feuilles actives («pipe model »), et le diamètre du cerne sur un axe ne dépend que du nombre de feuilles vues et non pas du type d'axe. La croissance de la plante est d'autant moins rapide que le puits du cerne est fort. Le comportement du modèle reste inchangé : les ramifications apparaissent de manière rythmique, mais avec une fréquence plus petite. Lorsque le puits des cernes est de 1.5, aucune branche ne peut apparaître.

Si de plus la résistance hydraulique dans les cernes n'est pas négligeable, alors, la ramification se met en place progressivement puis, en fonction de la valeur de la résistivité, les branches apparaissent de moins en moins fréquemment jusqu'à ce que la plante ne ramifie plus. La résistance limite l'ordre de ramification. La figure 2.46 montre

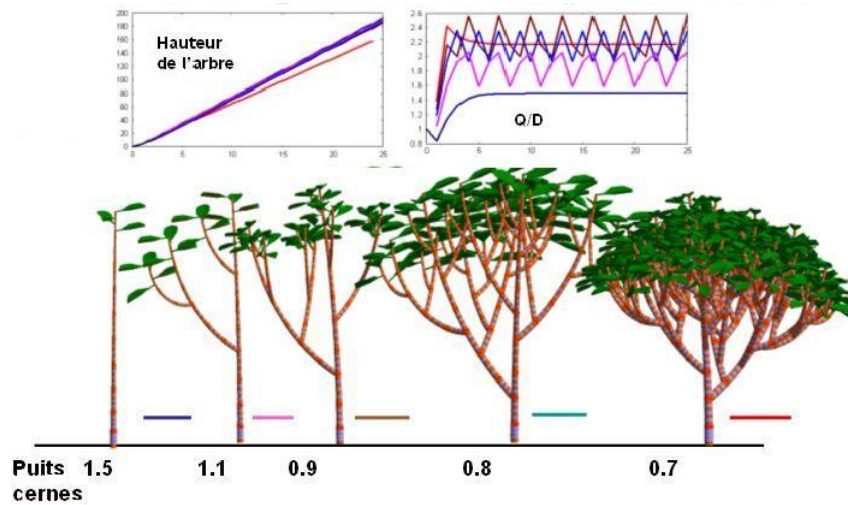


FIG. 2.45 – Influence de la croissance secondaire sur la ramification
la décroissance plus ou moins rapide du rapport de l'offre sur la demande.

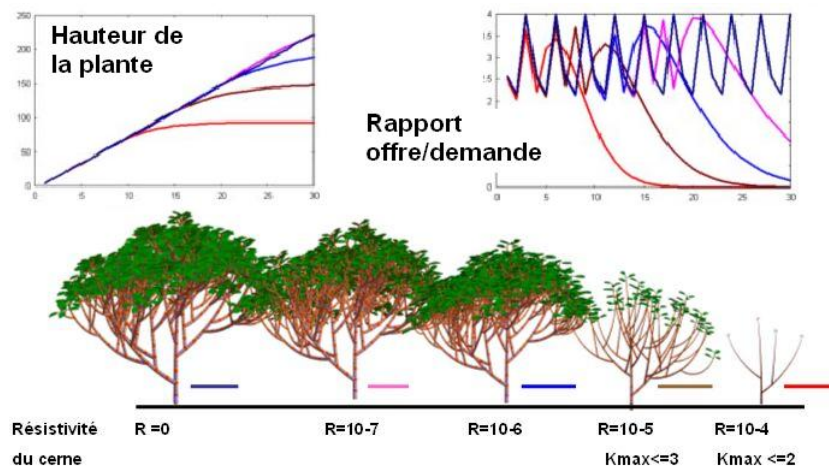


FIG. 2.46 – Influence de la résistance hydrauliques sur la ramification

Insertion d'un complexe réitéré

Nous prenons ici l'exemple d'une plante où la taille des unités de croissance et le démarrage des branches sont des fonctions du rapport de l'offre sur la demande. La durée de vie des axes est infinie. Contrairement au cas précédent, les axes n'ont pas tous la même vigueur, mais le puits des branches est égal à la moitié de celui du tronc. La croissance secondaire n'est pas négligeable. Deux complexes réitérés sont formés aux

cycles 16 et 18, mais cela entraîne une trop forte augmentation de la demande de la plante pour qu'une autre complexe soit formé dans la suite (figure 2.47). La taille des unités de croissance se stabilise à quatre métamères. Les complexes réitérés sont visibles sur la plante de 25 cycles, plus épais que les branches. Remarquons que deux complexes réitérés apparaissent au cycle 18 : un sur le tronc, un sur le premier complexe réitéré formé, qui a le même comportement que le tronc.

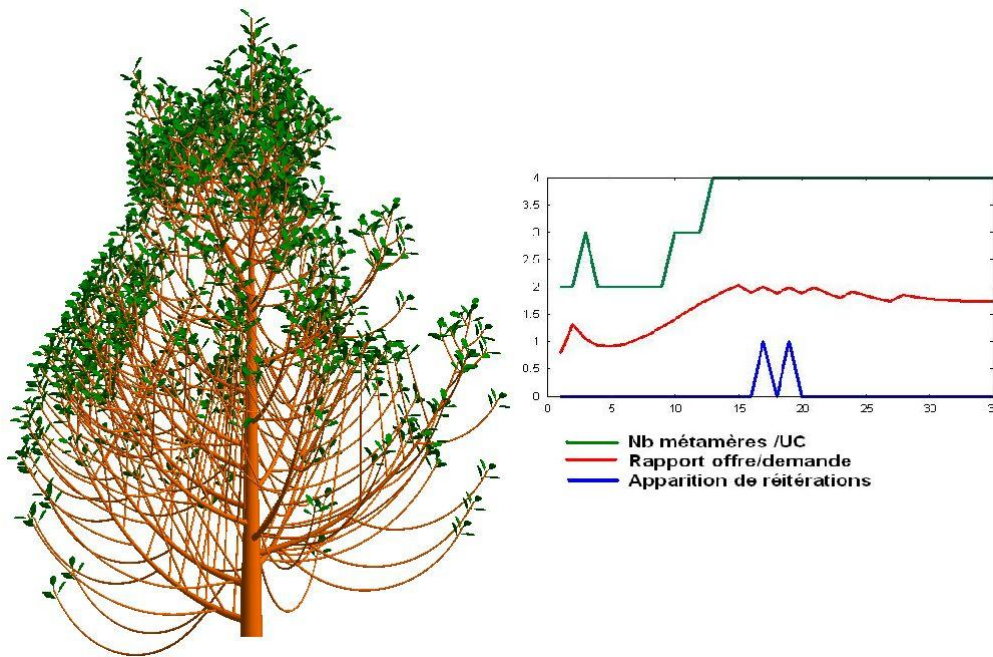


FIG. 2.47 – Insertion d'un complexe réitéré

2.6 Rapports de rythme

2.6.1 Principes

Au sein d'une même plante, certains axes peuvent grandir plus vite que d'autres. Ce phénomène est modélisé dans GreenLab par une synchronisation de la croissance de tous les méristèmes sur celui du tronc. Autrement dit, nous définissons le cycle de croissance de la plante par rapport à l'axe principal (temps nécessaire à son méristème apical pour former une unité de croissance) et nous discrétisons la croissance des autres axes sur ce cycle de base. Si leur croissance est plus rapide que celle du tronc, plusieurs unités de croissance apparaissent au même cycle. Dans le cas contraire, le méristème marque des pauses dans son fonctionnement à certains cycles. Ces pauses sont distribuées de manière périodique sur un axe, car le rapport de rythme est supposé constant pour un

type d'axe. Ce n'est en réalité pas toujours le cas. Les branches plagiotropes du caféier ralentissent par exemple leur croissance en vieillissant. Notons que ce phénomène est principalement observé sur les plantes à croissance continue. En effet, chez les plantes à croissance rythmique, le repos du méristème est souvent dû à une cause extérieure qui agit simultanément sur tous les méristèmes de la plante.

Dans la suite du paragraphe, nous nous intéresserons donc à une plante à croissance continue dont les unités de croissance sont composées d'un seul métamère. La photosynthèse est réglée sur le cycle de l'organogenèse du tronc. Sur chaque axe, l'élongation et le vieillissement des organes continuent même si l'organogenèse marque une pause. Si nous supposons que les feuilles fonctionnent pendant t_a cycles, nous en verrons en moyenne wt_a sur un axe de rythme w . Lors de l'application aux plantes réelles (caféier par exemple), cela pose des problèmes de discontinuités, notamment dans la définition de la fonction de variation de puits (voir paragraphe 1.4.3).

Remarque 4 *Lorsque le rapport de rythme est inférieur à 1, le phénomène est discrétisé dans le modèle GreenLab en supposant que le méristème fait des pauses dans son développement. Le modèle stochastique (GL2, [Kang et al., 2004]) est basé sur le même principe. Le rapport de rythme apparaît comme la distribution ordonnée des pauses le long d'un axe.*

2.6.2 Mise en équation

Nous considérons dans ce paragraphe une plante à deux âges physiologiques : un pour le tronc, un pour les branches. Il n'y a qu'un seul ordre de branchement. Les feuilles fonctionnent toutes pendant t_a cycles. Nous supposons l'expansion des organes différée, et uniforme sur t_{exp} cycles pour simplifier. Le puits d'un organe est supposé indépendant de son âge physiologique. Autrement dit, pour un organe o d'âge chronologique k , il est donné par la relation déduite du paragraphe 1.4.3 : si $1 \leq k \leq t_{exp}$, $p^o(k) = \frac{p^o}{t_{exp}}$, et sinon $k > t_{exp}$, $p^o(k) = 0$.

Nous supposons le système racinaire et la croissance secondaire négligeables. Chaque unité de croissance est composée d'un métamère, lui-même formé d'un entrenœud, une feuille et portant une branche. Sur ces axes, les pauses du bourgeon terminal sont réglées par son âge ontogénique, que nous notons m . m est incrémenté à chaque cycle de base et vaut 0 à la création du bourgeon axillaire. Lorsque $mw = (m-1)w$, le bourgeon terminal de l'axe marque une pause dans son développement. Nous pouvons donc compter le nombre d'unités de croissance au cycle n sur un axe apparu au cycle

d : $\sum_{m=1}^{n-d} (\lfloor mw \rfloor - \lfloor (m-1)w \rfloor) = \lfloor (n-d)w \rfloor$. De même, le nombre de feuilles actives sur

cet axe est : $\sum_{m=\max(n-t_a, 1)}^{n-d} (\lfloor mw \rfloor - \lfloor (m-1)w \rfloor) = \lfloor (n-d)w \rfloor - \lfloor (n-t_a-1)w \rfloor$.

Dans cette plante, le nombre total de métamères d'âge chronologique k est n_k calculé comme suit :

$$\begin{aligned} k &= n, n_k = 1 \\ k &\leq n - 1, n_k = 2 + \lfloor (n - k - 1)w \rfloor \end{aligned} \quad (2.67)$$

Avec les notations introduites au paragraphe 2.2, et $q^a(d)$ le volume d'une feuille d'âge chronologique d nous pouvons écrire les équations de biomasse et demande au cycle n , pour n suffisamment grand :

$$\begin{aligned} n > t_{exp}, D(n) &= D^{exp}(n) = \sum_{d=1}^{t_{exp}} (2 + \lfloor (n - d - 1)w \rfloor) \frac{p^a + p^e}{t_{exp}} \\ q^a(d) &= \frac{p^a}{t_{exp}} \sum_{k=1}^d \frac{Q(n - k)}{D(n - k)} = \frac{p^a}{p^a + p^e} \sum_{k=1}^d \frac{Q(n - k)}{\sum_{j=1}^{t_{exp}} (2 + \lfloor (n - k - j - 1)w \rfloor)} \\ Q(n) &= \sum_{d=1}^{t_a} \frac{E(2 + \lfloor (n - d - 1)w \rfloor)}{\frac{r_1 e}{q_p^a(d)} + r_2} = \sum_{d=1}^{t_a} \frac{E(2 + \lfloor (n - d - 1)w \rfloor)}{\frac{p^a}{p^a + p^e} \sum_{k=1}^d \frac{Q(n - k)}{\sum_{j=1}^{t_{exp}} (2 + \lfloor (n - k - j - 1)w \rfloor)} + r_2} \\ &= \sum_{d=1}^{t_a} \frac{E(2 + \lfloor (n - d - 1)w \rfloor)}{A} \\ &\quad \frac{\sum_{k=1}^d \frac{Q(n - k)}{\sum_{j=1}^{t_{exp}} (2 + \lfloor (n - k - j - 1)w \rfloor)}}{A} + B \end{aligned} \quad (2.68)$$

en notant $A = \frac{r_1 e p^a}{p^a + p^e}$, $B = r_2$. De [Reffye (de) et al., 2001], nous pouvons déduire que le rapport de l'offre sur la demande tend vers une limite finie q^l qui est la solution de l'équation :

$$E \sum_{d=1}^{t_a} \frac{d}{A(p^e + p^a) + Bq^l d} = 1$$

On en déduit que le volume du métamère se stabilise sur une valeur indépendante de w . La production de biomasse d'une plante telle que $w < 1$ est plus faible que celle d'une plante où les axes grandissent tous à la même vitesse ($w = 1$). La durée de vie des branches étant supposée infinie, le nombre d'organes et par conséquent la production de biomasse totale augmentent indéfiniment.

Nous montrons quelques simulations de plantes avec un seul ordre de branchement et différents rapports de rythme. Les paramètres sont tels que $E = 1$, $A = 0.5$, $B = 0.1$, $t_a = 5$. L'expansion des organes est uniforme sur 5 cycles. La durée de vie des branches est infinie. Lorsque $w = 1$, la quantité de matière allouée au bourgeon tend

vers 39,48 (c'est la quantité de matière allouée au nouveau métamère). Nous voyons que lorsque w prend une autre valeur, le volume du métamère tend vers cette même limite, mais par un trajet plus ou moins lisse et plus ou moins rapide, selon la valeur de w (voir figure 2.48). Lorsque $w = 0.2$, alors $wt_a = 1$, et les branches ne portent qu'une seule feuille active.

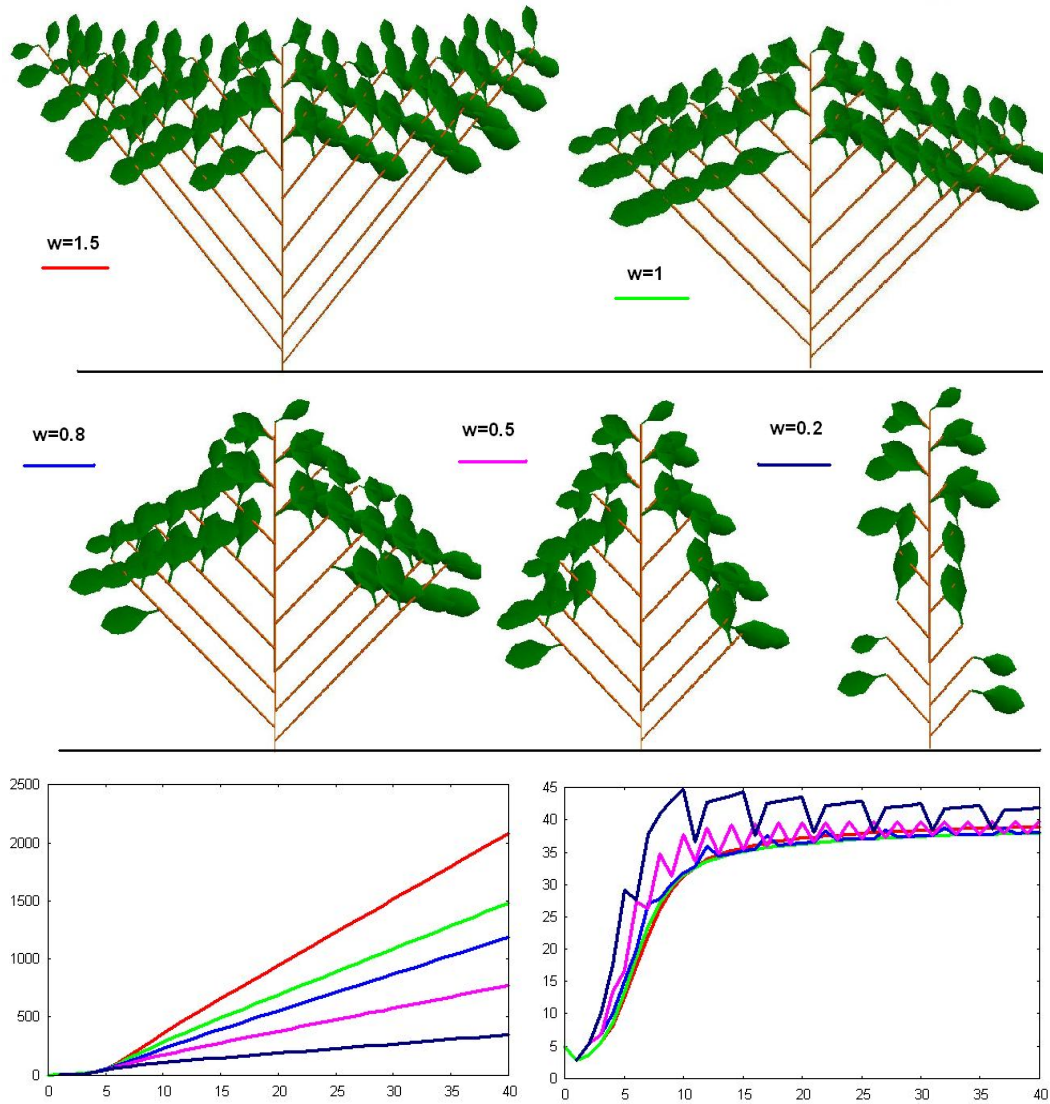


FIG. 2.48 – Influence du rapport de rythme sur la production et le volume des organes

Nous avons considéré des rapports de rythme entre deux types d'axe, mais la modélisation du phénomène est généralisable aux plantes avec plusieurs types d'axes différents, ainsi qu'aux plantes qui grandissent par unité de croissance.

2.7 Conclusion

Cette partie était consacrée à la mise en équation du modèle GreenLab, suivie de quelques études théoriques de comportements de plantes. Dans un premier temps, nous avons montré sur un exemple l'influence de la résistance hydraulique des axes, qui jouent un rôle important dans le vieillissement d'une plante. Plus le transport de l'eau est difficile dans les axes d'une plante, moins celle-ci peut produire de biomasse par photosynthèse. Si la résistance des axes est en général négligeable chez les jeunes arbres ([Cruiziat and Tyree, 1990]), elle augmente avec la hauteur d'une plante car le parcours de l'eau est plus long. C'est pourquoi elle finit par freiner le développement des grands arbres.

Ensuite, les interactions entre la photosynthèse et l'organogenèse dans le modèle GreenLab ont été vues au travers de plusieurs applications : modification du nombre d'organes dans une unité de croissance, mise en place des branches en fonction du taux de croissance de la plante, modification des caractéristiques fonctionnelles de certains organes. Nous nous sommes focalisés sur deux exemples simples : une plante monotige, et une plante ramifiée dont tous les axes ont les mêmes propriétés. De ces exemples, nous espérons pouvoir déduire des comportements sur des plantes plus générales.

Un des résultats intéressants que nous avons obtenu est l'importance du rapport $\frac{m^a E}{A}$. A est calculé comme le rapport de plusieurs paramètres (épaisseur de la feuille, résistance hydraulique surfacique, rapport de puits) qui représente l'inverse de l'efficacité d'une feuille. m^a est le nombre de feuilles dans un métamère, et E une valeur regroupant l'influence des différents paramètres environnementaux (voir paragraphe 1.4.1). Nous avons montré que si $\frac{m^a E}{A} < 1$, la production de la plante diminue jusqu'à la mort de la plante. En terme de paramètres du modèle, cela correspond soit à un environnement trop défavorable, soit à des feuilles trop peu nombreuses et efficaces pour assurer la croissance de la plante dans de telles conditions environnementales. Dans le chapitre 7, nous appliquons le modèle à de jeunes hêtres. Après estimation des paramètres cachés du modèle, nous constatons bien que ceux qui sont en perte de croissance ont des paramètres tels que $\frac{m^a E}{A} < 1$.

En revanche, si $\frac{m^a E}{A} > 1$, la plante peut se développer correctement. Nous avons présenté plusieurs études de comportements de plantes qui sont observés chez certains arbres, lors de la phase d'installation ([Barthélémy et al., 1997]) : augmentation progressive de la taille des unités de croissance, mise en place de la ramification, augmentation de la durée de vie des axes. Quand nous ne considérons pas les phénomènes impliquant le vieillissement de la structure (résistances des axes, poids trop fort de la croissance secondaire, ombrage des feuilles par exemple), nous remarquons que les organes tendent à avoir un volume stable. Cela correspond à la phase linéaire de croissance. Plus précisé-

ment, nous pouvons montrer que le volume d'un métamère tend vers la valeur $\frac{m^a E - A}{B}$. B correspond à un frein à la production d'une feuille (voir paragraphe 1.4.2). Lorsque $B = 0$, ce que nous observons parfois pour des petites plantes agronomiques monotiges telles que le maïs ou le riz, alors la croissance de la plante est exponentielle. Là encore d'autres phénomènes peuvent intervenir pour freiner la croissance, comme l'apparition d'un fruit qui capte la plus grande partie de la matière produite par la plante. La phase de vieillissement progressif, ou dérive, n'est présentée dans ce chapitre que par l'intermédiaire de l'influence de la résistance des axes. Lorsque l'arbre grandit, la résistance de ces arbres entraîne une diminution de la production et donc du rapport de l'offre sur la demande. Cela se traduit dans notre modèle *GL3* par la diminution de la taille des unités de croissance, le vieillissement physiologique des axes.

Ces quelques études permettent de valider l'implémentation du modèle, car nous connaissons le résultat théorique que le logiciel doit fournir. De plus, elles peuvent aider à déterminer les valeurs de paramètres pour certaines études de plantes réelles.

Chapitre 3

Simulation des gradients morphogénétiques dans l'architecture des arbres

Le chapitre précédent était consacré à une étude mathématique et numérique du modèle sur des plantes simples. Dans celui-ci, nous cherchons à reproduire le comportement d'une plante plus complexe. Les interactions entre la croissance et le développement sont situées à plusieurs niveaux : augmentation du nombre de métamères, et du nombre de métamères branchés dans l'unité de croissance de l'arbre, apparition des fruits, apparition de branches de plus en plus longues et vigoureuses.

Au cours de leur croissance, les arbres subissent des transformations progressives dans leur morphogénèse. Celles-ci dépendent à la fois de l'efficacité de l'environnement et de la rétroaction entre la croissance et le développement. Le modèle GreenLab rend bien compte, à une échelle qualitative dans un premier temps, de la plasticité de l'architecture des gradients morphogénétiques dans les arbres, grâce à trois ensembles de paramètres :

- L'efficacité de l'environnement, paramètre noté E (voir paragraphe 1.4.1 pour une définition plus précise),
- La valeur de la résistance hydraulique R de la structure (voir paragraphe 1.4.2) qui exprime la résistance opposée au transport de l'eau dans le réseau formé par les cernes conducteurs des branches et les feuilles,
- L'allocation de la matière entre les différents organes, proportionnellement à leurs forces d'attraction (voir paragraphe 1.4.3). La somme de ces paramètres, notés puits, est la demande de la plante.

La production Q de biomasse d'une plante est calculée à partir de ces paramètres, selon une relation empirique que l'on peut résumer sous la forme $Q = \frac{E}{R}$ (voir paragraphe 1.4.2, [Jones, 1986]). Dans notre modèle, la notion du rapport de l'offre sur la demande contrôle, au niveau du bourgeon, les principaux événements du développement de la

structure : répétition des types de métamères dans une unité de croissance, apparition de nouvelles branches. Ces événements sont déclenchés lorsque le rapport de l'offre sur la demande dépasse un certain seuil. Cela est introduit dans le modèle *GL3* sous la forme de fonctions affines de ce rapport qui pilotent l'apparition de certains organes (voir paragraphe 2.2.6). La valeur prise par ce rapport peut considérablement faire varier le nombre de métamères par unité de croissance et le nombre de métamères branchés.

Dans [Barthélémy et al., 1997], l'auteur décrit la croissance d'un arbre en plusieurs phases distinctes : phase d'installation, phase linéaire de croissance, phase de vieillissement. Le rapport de l'offre sur la demande représente de façon dynamique le résultat de l'interaction entre la croissance et le développement. Son rôle est synthétique ; il permet à lui seul de simuler les trois phases de la croissance.

Dans ce chapitre, nous avons tenté de reproduire ces phases de croissance sur le développement d'un arbre complexe, qui passe par le déclenchement de différents événements. Cet arbre porte trois catégories de branches : le tronc, des branches assez vigoureuses qui peuvent faire des réitérations partielles, et des axes courts. Ces rameaux peuvent porter des fruits si le rapport de l'offre sur la demande est suffisant. Les simulations montrées dans ce chapitre ont été réalisées grâce au logiciel *Digiplante* développé à l'Ecole Centrale de Paris.

3.1 Phase d'installation

Dans la phase juvénile de l'arbre en conditions normales de croissance, le rapport de l'offre sur la demande augmente de manière quasi-exponentielle. Chaque fois qu'il dépasse le seuil donné en entrée du modèle, une nouvelle réalisation apparaît : fructification, création d'une nouvelle branche. L'augmentation de la demande induite par l'apparition de nouveaux organes entraîne une diminution du rapport de l'offre sur la demande, dont la valeur peut repasser sous le seuil au cycle suivant. Selon la valeur des paramètres, une périodicité peut s'établir (voir exemples au paragraphe 2.5.2).

3.1.1 Fructification

Comme nous l'avons précisé au paragraphe 1.7.1, le dépassement d'un seuil donné par le rapport de l'offre sur la demande déclenche l'apparition d'un nombre plus ou moins grand de fruits dans l'unité de croissance. L'apparition de ces fruits entraîne une augmentation de la demande, et une diminution de la quantité de biomasse attribuée aux feuilles. Selon la valeur des paramètres (puits, temps de fonctionnement des feuilles), cela peut induire une chute plus ou moins rapide du rapport de l'offre sur la demande. Si celui-ci décroît trop, il redevient inférieur à un seuil en-dessous duquel les fruits ne peuvent pas apparaître. Des rythmes de fructification se mettent ainsi en place.

La figure 3.1 montre l'influence de la fonction de variation de puits des fruits sur leur périodicité d'apparition chez une plante monocaule. Ces derniers grandissent pendant

treize cycles de croissance. Plus le fruit a un puits fort au début, plus son apparition entraîne une forte augmentation de la demande, et une rapide décroissance du rapport de l'offre sur la demande. Dans l'exemple de la figure 3.1, lorsque le fruit a une variation de puits plus forte en début qu'en fin de croissance, l'apparition d'un fruit fait diminuer le rapport de l'offre sur la demande à tel point que aucun fruit ne peut apparaître pendant deux cycles. Un nouveau fruit apparaît dans la plante tous les trois cycles. Plus l'expansion des fruits est lente, plus le nombre d'unités de croissance successives portant des fruits est grand.

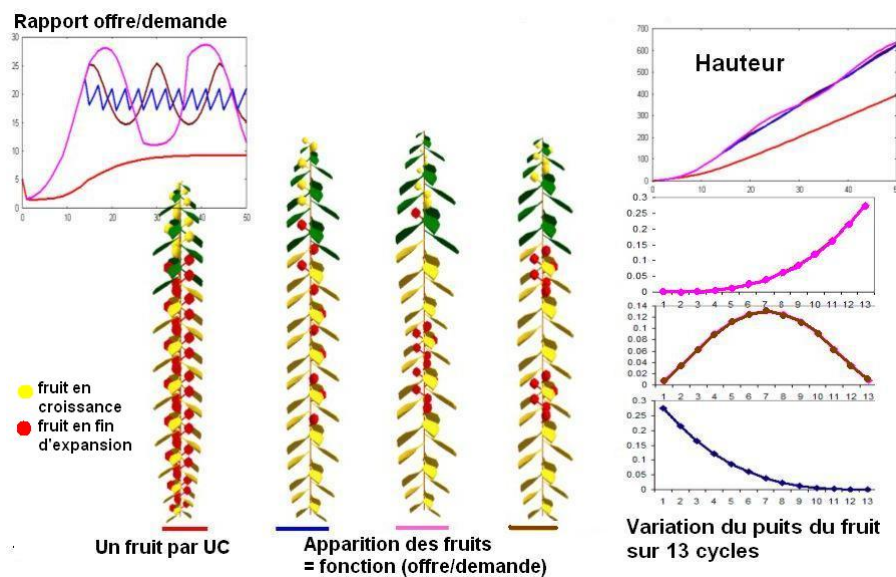


FIG. 3.1 – Influence de la fonction de variation de puits sur la fructification

Chez les arbres, les variations du rapport de l'offre sur la demande autour d'un seuil donné peuvent engendrer une alternance entre cycles végétatifs et cycles fructifères. Ces phénomènes sont bien connus chez le chêne ou le hêtre. La figure 3.2 montre un exemple où les fruits entrent en compétition avec les branches et la taille des unités de croissance de l'arbre. L'ordre de ramification de cet arbre n'est pas limité, et tous les axes ont la même vigueur. Les bourgeons axillaires démarrent pendant trois cycles successifs, pendant lesquels le rapport de l'offre sur la demande augmente. Les unités de croissance s'allongent progressivement, puis les fruits apparaissent, ce qui interdit la ramification au cycle suivant. Des fruits peuvent se former pendant trois cycles, sans augmentation du nombre de bourgeons actifs (pas de nouvelles branches). Ensuite, la production de biomasse est suffisante pour que le bourgeon axillaire en haut de l'unité de croissance démarre. Cela diminue la taille des unités de croissance du cycle suivant : elles ne peuvent pas porter de fruits. Le cycle fructification/ramification se met ainsi en place.

Selon la valeur des paramètres, différents types de comportements peuvent être re-

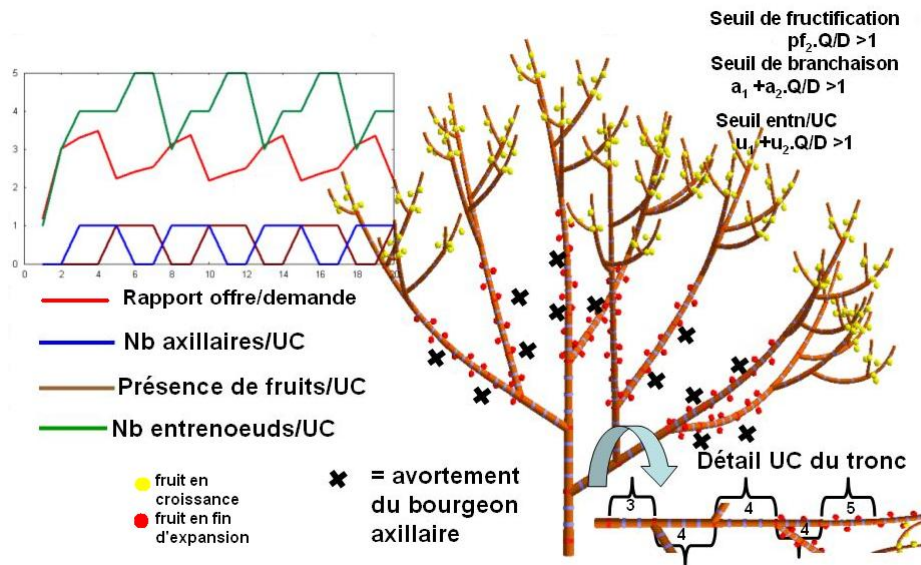


FIG. 3.2 – Alternance de cycles fructifères et végétatifs chez un arbre

produits. En particulier, les coûts de la ramification et de la fructification peuvent différer d'une plante à l'autre.

3.1.2 Métamorphose des unités de croissance

Au début de la croissance, le tronc n'est pas branché. Les unités de croissance sont courtes, composées de peu d'entrenœuds. Elles grandissent peu à peu, comme le traduisent les études présentées dans [Nicolini and Chanson, 1999] : « l'observation de hêtres d'âges et de structures différents montre que ceux-ci présentent des modifications de la morphologie des unités de croissance émises chaque année dans leur partie haute ».

Nous montrons un exemple d'arbre dont les unités de croissance ont une morphologie variable en fonction du rapport de l'offre sur la demande. L'unité de croissance est simplifiée en tenant compte de l'acrotonie ; elle est composée de plusieurs types d'entrenœuds, de haut en bas :

- Un entrenœud qui peut porter une réitération du tronc, si le rapport de l'offre sur la demande dépasse le seuil nécessaire,
- Deux entrenœuds qui peuvent porter des branches, selon la valeur de ce rapport,
- Des entrenœuds, qui peuvent porter des rameaux courts. Le nombre de ces métamères formés ainsi que le nombre de ces métamères branchés sont des fonctions du rapport de l'offre sur la demande.

Cette représentation simplifiée convient bien à des arbres comme le peuplier par exemple. La figure 3.3 montre différentes réalisations de ces unités de croissance au cours du dé-

veloppement de l'arbre. Les premières unités de croissance sont courtes, puis leur taille augmente jusqu'à un maximum de dix métamères. En parallèle, le nombre de rameaux courts varie de zéro à quatre. En fin de vie de l'arbre, la taille des unités de croissance décroît à nouveau.

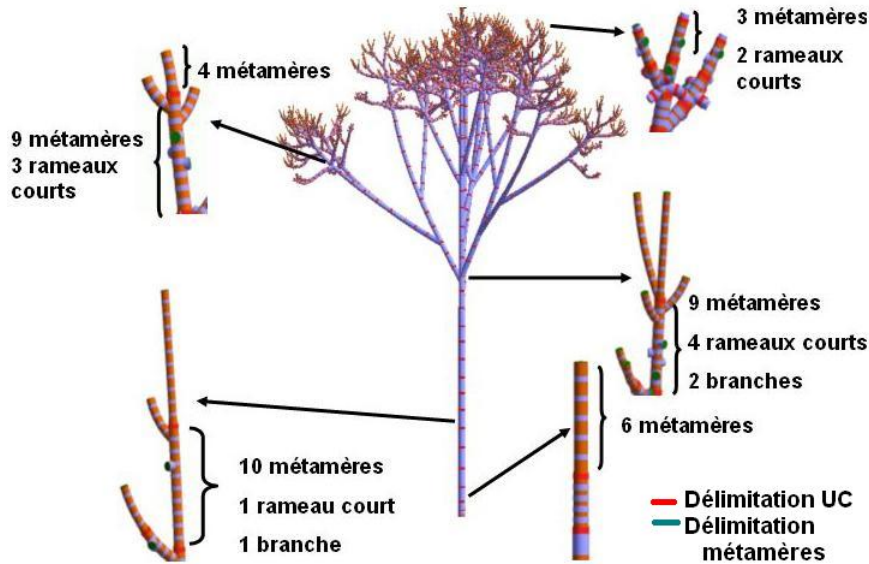


FIG. 3.3 – Plasticité de la morphologie des unités de croissance

3.1.3 Ramification

Lorsque les unités de croissance ont atteint une taille suffisante, les premières branches sont mises en place progressivement, avec une durée de vie qui va augmenter en fonction de leur rang d'insertion sur le tronc. Ce phénomène est décrit chez le hêtre dans [Nicolini, 1998]. L'auteur étudie la morphologie des unités de croissance du tronc qui ne peuvent porter de branches A2 uniquement lorsqu'elle ont atteint une certaine taille (dans son expérience : 4 cm et au moins 4 ou 5 nœuds). L'auteur précise de plus que les A2 «constituent un étage ramifié continu »(pas de nœud non ramifié au sein d'un étage constitué). «Cet étage de rameaux occupe les deux tiers supérieurs de l'unité de croissance ».

Conformément à l'acrotonie, les unités de croissance portent leurs branches en haut, ce que nous supposons dans notre exemple (figure 3.4). Les rameaux courts apparaissent dès la troisième unité de croissance, quand le rapport de l'offre sur la demande dépasse le seuil de 2. Les branches se mettent en place plus lentement, lorsque le seuil de 3 est dépassé, en fin de cycle 4 : la première branche apparaît donc en début de cycle 5 sur la quatrième unité de croissance du tronc. Les valeurs des seuils sont données en paramètres du modèle.

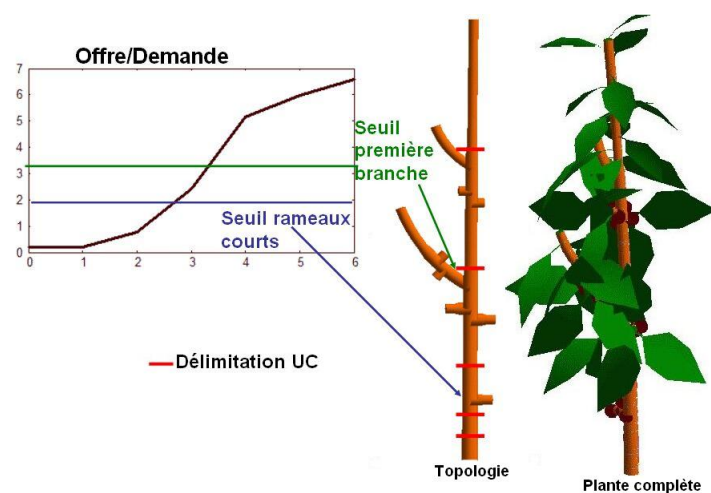


FIG. 3.4 – Apparition des rameaux courts et de la première branche

Le développement de l'arbre se poursuit par une phase linéaire de croissance que nous ne détaillons pas ici (voir l'arbre de 25 cycles sur la figure 3.5). Les branches apparaissent avec une fréquence régulière, le houppier se stabilise. Le vieillissement de la structure est progressif et ses causes sont exposées au paragraphe suivant.



FIG. 3.5 – Différentes étapes de la croissance de l'arbre

3.2 Phase de vieillissement

3.2.1 Formation de réitérations

Après l'apparition des premières branches, la quantité de biomasse produite par la plante croît encore, entraînant une augmentation du rapport de l'offre sur la demande. Si celle-ci est suffisante, un nouveau seuil sera dépassé, qui déclenchera l'apparition de réitérations partielles. A ce niveau, la principale résistance hydraulique à la transpiration de l'arbre se situe au niveau des feuilles ([Cruiziat and Tyree, 1990]). Si l'efficacité de l'environnement E est à un niveau suffisant, le rapport de l'offre sur la demande va franchir un nouveau seuil, ce qui permet à des réitérations totales d'apparaître. Ici aussi, des périodicités peuvent se constituer : une vague de réitérations peut faire chuter le rapport de l'offre sur la demande sous le seuil de déclenchement (voir figure 3.6).

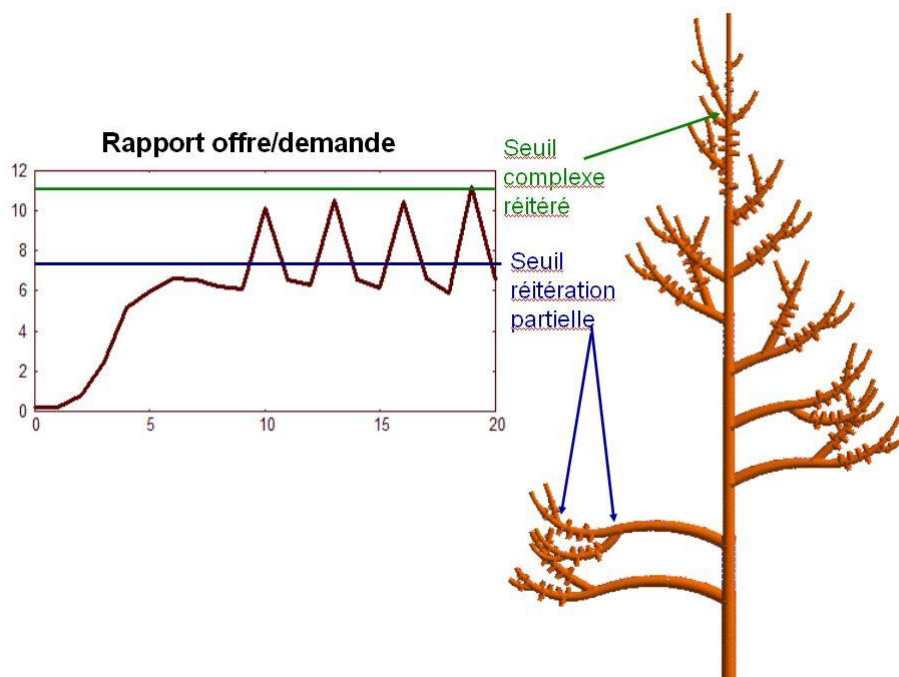


FIG. 3.6 – Réitérations partielles et réitérations totales

Ces réitérations apparaissent chez les arbres adultes, l'unité architecturale n'est alors plus respectée. Elles coûtent assez chères à la plante, en tant que duplication du tronc.

3.2.2 Résistances hydrauliques

La phase sénile de croissance va apparaître car le développement de la structure (notamment l'apparition de complexes réitérés) entraîne une augmentation de la résistance

hydraulique des cernes. En effet, la croissance secondaire prend de plus en plus d'importance, et la résistance augmente avec le trajet à parcourir entre les racines et les feuilles. La demande va être trop forte en comparaison à l'offre. Cela bloque la mise en place de nouvelles vagues de réitérations. En parallèle, les unités de croissance vieillissent et diminuent leurs nombres de métamères branchés et non branchés (voir figure 3.3).

A la fin, des mutations transforment les axes principaux en branches. Les sommets peuvent prendre un aspect tabulaire caractéristique. Cela est particulièrement spectaculaire chez les conifères comme les pins ou les cèdres.

La figure 3.7 montre l'évolution de la biomasse et du rapport de l'offre sur la demande sur la plante que nous considérons dans ce chapitre. Nous voyons que la quantité de biomasse produite finit par décroître, principalement à partir du cycle 32. Le rapport de l'offre sur la demande passe en-dessous des seuils requis pour la mise en place de réitérations totales ou partielles.

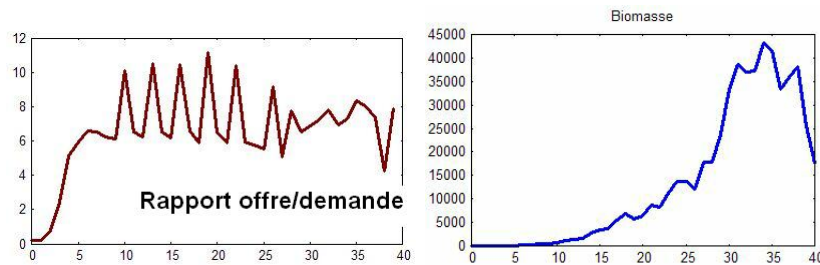


FIG. 3.7 – Evolution de la production de biomasse et du rapport de l'offre sur la demande

3.3 Effets de l'environnement sur la croissance

Le paramètre E qui caractérise l'environnement global de l'arbre contrôle son développement architectural. Si E est trop faible, l'arbre va végéter et ne faire que des unités de croissance courtes voire non branchées. En revanche, si E est fort, l'arbre pourra se développer en complexe réitéré. Pour des valeurs intermédiaires, l'arbre peut rester bloquer au stade de l'unité architecturale ([Edelin, 1986]). Si la valeur de E augmente encore, il pourra développer des réitérations partielles, voire des réitérations totales en transformant son architecture en complexe réitéré ([Edelin, 1986]). C'est ainsi qu'un même hêtre peut mesurer 15cm ou 15m à 15 ans, selon qu'il a poussé sous la futaie ou en pleine lumière.

Ces phénomènes sont bien rendus de manière qualitative par les simulations. Sur la figure 3.8, nous simulons le comportement d'un arbre en ne faisant varier que la valeur du paramètre E . Nous représentons la topologie de l'arbre âgé de vingt cycles. Lorsque $E = 0.5$, l'arbre a une hauteur presque dix fois inférieure à celle de l'arbre d'environnement $E = 1$. Cependant, dans les deux cas, les unités de croissance du tronc

ne peuvent porter que des rameaux courts. Lorsque $E = 1.5$, les branches sont formées, et nous voyons l'expression de l'unité architecturale de l'arbre. Lorsque $E = 1.7$, les branches font des réitérations partielles, mais l'arbre n'a pas assez de ressources pour produire des complexes réitérés. Ceux-ci apparaissent pour les valeurs de $E = 2$ et $E = 2.2$, d'autant plus nombreux que l'environnement est favorable à la croissance de l'arbre.

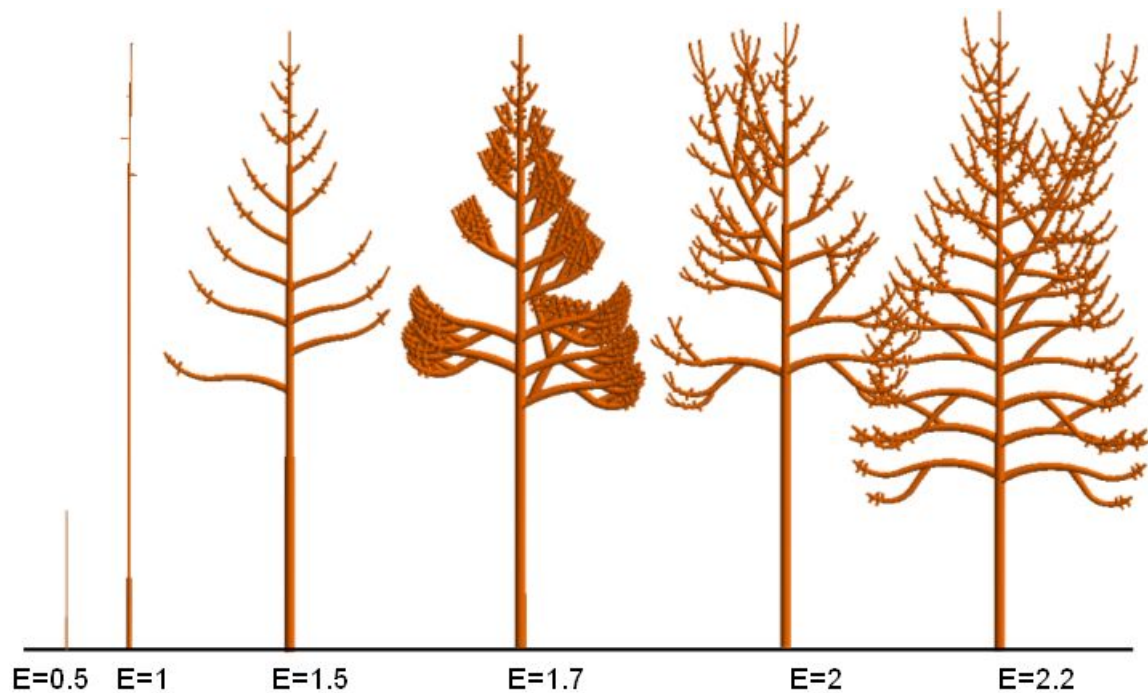


FIG. 3.8 – Influence de l'environnement sur la structure de l'arbre

3.4 Conclusion

La figure 3.5 résume les différentes étapes de la croissance d'un arbre, en montrant son aspect à différents âges. L'arbre est représenté à un stade jeune à cinq cycles de croissance, puis nous pouvons voir l'apparition des premières branches avant dix cycles, le premier complexe réitéré est visible à quinze cycles. Enfin, le vieillissement de la structure se voit sur l'arbre de quarante cycles : le tronc et les réitérations se sont transformées en axes moins vigoureux.

Après l'étude numérique présentée sur des cas simples dans le chapitre 2, les simulations montrées dans cette partie complètent bien la présentation des interactions entre la croissance et le développement d'un arbre. Les résultats sont satisfaisants d'un point de vue qualitatif. A l'aide d'un petit nombre de paramètres, le modèle GreenLab *GL3* rend bien compte des gradients morphogénétiques tels qu'ils ont été observés et décrits par les botanistes de l'école de Hallé (voir par exemple [Bouchon et al., 1997]).

Toutefois, quantitativement, la calibration des paramètres des fonctions seuils sur des arbres réels est d'une grande difficulté expérimentale, ce que nous verrons sur les applications du modèle à diverses plantes réelles présentées dans la deuxième partie de ce document. Pour les grands arbres, la mesure des architectures avec toutes les simplifications nécessaires est complexe. Il semble que des arbres bien réguliers comme les pins, les peupliers ou les érables soient à la portée de GreenLab pour la calibration du modèle, avec toutes les adaptations nécessaires. Pour des arbres fruitiers, comme les pommiers ou des arbres forestiers comme le chêne, sujet à des interactions entre la mécanique et le développement (épitonie), et dont les bourgeons ont un fonctionnement plus complexe (néoformation, anticipés) qui n'est pas encore traité dans GreenLab, la perspective est très lointaine.

Deuxième partie

Applications

Chapitre 4

Ajustement du modèle aux plantes réelles

4.1 Généralités

Dans la première partie, nous avons défini le modèle GreenLab de croissance de plantes. Cette croissance peut être décrite par des équations qui lient les variables de sortie de la plante (nombres d'organes, volumes, positions) à des paramètres d'entrée. Un jeu de paramètres permet de décrire la croissance d'une plante donnée. Une fois le modèle conçu, il est nécessaire de valider le choix des hypothèses. Pour cela, nous comparons les mesures effectuées sur des plantes réelles à les résultats donnés par le modèle GreenLab. Cette plante modèle qui doit s'approcher au plus près de la plante observée est obtenue à partir d'un ensemble de paramètres. Pour certains d'entre eux, nous ne pouvons pas connaître directement leurs valeurs, mais devons les estimer.

Une première étape est la définition de représentations compatibles de ces deux objets : données mesurées sur une plante réelle et sorties du modèle. L'utilisation de mesures pour déterminer les paramètres d'un modèle dynamique est assez fréquent en agronomie (voir un exemple pour un modèle de croissance des organes du maïs dans [Hillier et al., 2005]). Le type de données utilisées pour ajuster un modèle peut beaucoup varier, et la définition des expériences à mener est déterminante dans la validation du modèle. Certaines d'entre elles pourront en effet n'impliquer aucune confirmation ou infirmation des hypothèses du modèle. Pour [Prusinkiewicz, 1998], l'acquisition de données est même le point de départ de la construction de modèles de plante.

Dans le cadre du modèle GreenLab, nous distinguons deux types de données expérimentales :

- Les données observées sur la plante telles que l'orientation des branches (plagiotropie, orthotropie), le type de branchement (monopodial, sympodial), le degré de développement des pousses latérales (que nous traduisons par un âge physiologique). Celles-ci sont directement des paramètres d'entrée du modèle (paramètres appelés morphologiques et géométriques dans [Reffye (de) et al., 1997b]).

- Les données mesurées telles que les dimensions et volumes des organes. Celles-ci ne peuvent être directement considérées comme des paramètres, mais comme le résultat du fonctionnement photosynthétique de la plante. Leurs valeurs dépendent de paramètres cachés de la plante (par exemple les puits), que nous cherchons à déterminer par ajustement du modèle sur des données de plantes réelles.

Cet ensemble de données est suffisant pour reproduire la croissance d'une plante tant d'un point de vue topologique que écophysologique.

Une fois défini un ensemble pertinent de données à récolter, il faut les confronter au modèle. La deuxième étape consiste donc en le choix d'une distance entre la plante observée et la plante mesurée, c'est-à-dire entre les ensembles de données représentant ces objets. De nombreuses méthodes de comparaisons de tels ensembles existent. Lorsque l'architecture d'une plante est représentée par un graphe ([Godin and Caraglio, 1998]), dont les arêtes sont des éléments de l'arbre comprenant certaines informations en attribut, une méthode a été développée ([Ferraro and Godin, 2000]) pour définir une distance entre deux plantes. Elle permet de comparer la topologie des plantes, à partir de la distance entre deux éléments basée sur les valeurs des attributs, et la distance entre l'organisation de ces éléments (deux arbres différent en un point si l'on a inséré, enlevé ou échangé deux arêtes). Cependant, la description des plantes doit obéir à certaines contraintes. Une possibilité est de comparer les plantes éléments par éléments (méthode analytique). Dans le modèle GreenLab, c'est une telle méthode qui a été implémentée : la plante est décrite par un ensemble de variables qui prennent des valeurs numériques dans un espace $\mathbb{R}^n$, et une distance algébrique est définie sur cet espace.

Les premiers résultats d'ajustement du modèle GreenLab ont été obtenus sur des cotonniers taillés ([Reffye (de) et al., 1999]). Plus récemment, un logiciel a été développé par Zhan (*Cornerfit*, [Zhan et al., 2000]) pour généraliser l'ajustement des plantes non branchées modélisées par le modèle *GL1*. Il a été par exemple appliqué au maïs ([Guo et al., 2006]) ou tournesol ([Guo et al., 2003]).

Les ajustements que nous présentons ont été obtenus grâce au logiciel *Digiplante* développé à l'Ecole Centrale de Paris. Il permet non seulement d'étudier des plantes de topologie plus complexe (notamment avec plusieurs types d'axes), mais aussi d'intégrer les fonctionnalités du modèle *GL3*. Les exemples que nous présentons dans la suite de ce chapitre illustrent ces possibilités. Par exemple, alors que des ajustements avaient été faits uniquement sur le brin maître du riz, nous présentons dans le chapitre 5 des résultats d'ajustements obtenus sur des riz tallés.

Pour certains arbres de trop grande envergure, la topologie est très complexe et les organes trop nombreux pour pouvoir obtenir un ensemble de données détaillées au niveau de l'organe. Ce serait en effet trop coûteux en temps et en déplacements sur le terrain. Un autre ensemble de mesures peut être utilisé sur ces grandes plantes : cumul des poids sur une branche, diamètre du tronc en certains points. Une méthode est en cours de développement sur le modèle GreenLab (V. Letort, Ecole Centrale Paris) pour déterminer un ensemble de données satisfaisant ces contraintes de coûts, puis pour être

capable, à partir de ces mesures, de simuler la croissance de la plante et d'en estimer les paramètres cachés.

4.2 Procédures d'ajustement dans le modèle Green-Lab

Nous précisons dans ce paragraphe les paramètres que nous cherchons à estimer par ajustement, puis la définition de la fonction coût à minimiser.

4.2.1 Paramètres cachés du modèle

Les paramètres du modèle GreenLab que nous cherchons à identifier peuvent être séparés en deux catégories. Tout d'abord, les paramètres dits *écophysiologiques* ou *fonctionnels* qui permettent de calibrer la production de biomasse de la plante ainsi que les mécanismes d'allocation. Les applications faites sur le modèle *GL1* ([Zhan et al., 2000]) concernaient l'identification de ces paramètres. L'introduction des interactions entre la photosynthèse et l'organogenèse a impliqué la définition d'un certain nombre de nouveaux paramètres, dits *topologiques*, qui sont ceux des fonctions déterminant la topologie d'une plante en fonction du rapport de l'offre sur la demande.

Ces paramètres ne peuvent en général pas être directement déduits de l'observation de la plante, mais doivent être estimés par ajustement. Nous les résumons ci-dessous :

- Paramètres *écophysiologiques* :
 - puits des organes de différents types et âges physiologiques,
 - pente de ces puits lorsqu'on suppose une dépendance en fonction du rapport de l'offre sur la demande,
 - paramètres des fonctions de variation des puits,
 - valeurs des résistances hydrauliques de la feuille,
 - masse de la graine, et éventuellement la fonction selon laquelle elle se vide si elle fournit de la biomasse à la plante pendant plusieurs cycles,
- Paramètres *topologiques*, qui sont les paramètres des fonctions affines du rapport de l'offre sur la demande qui déterminent :
 - le nombre de métamères par unité de croissance,
 - le nombre de branches par unité de croissance,
 - la durée de vie de ces branches,
 - les durées de fonctionnement des feuilles, et d'expansion des organes.

Notons que les pentes des fonctions de détermination des puits selon le rapport de l'offre sur la demande sont considérés comme des paramètres écophysiologiques. En effet, même s'ils ont été définis lors de la mise en place du modèle *GL3*, leurs valeurs influent sur les mécanismes fonctionnels de la plante, et non pas sur la topologie.

4.2.2 Définition d'une fonction coût

Nous déterminons l'ensemble de paramètres d'une plante en minimisant une fonction de coût, qui est ici celle des moindres carrés pondérés.

Détermination des paramètres écophysiologiques

Pour l'estimation des paramètres écophysiologiques, la fonction de coût J_1 est le carré de la somme des différences des volumes et dimensions des organes des plantes simulées et mesurées. Pour une cible complète (plante entièrement détaillée), nous disposons pour chaque unité de croissance de la plante des données suivantes :

- nombre de métamères et de branches portées,
- longueur, masse et diamètre des entrenœuds,
- surface et masse des feuilles,
- masse des pétioles,
- masse des fruits.

Certaines de ces données peuvent manquer sans pour autant empêcher la reconstruction de la plante. Pour une cible par compartiment, nous détaillerons à un cycle donné, la masse totale des compartiments suivants :

- racines,
- feuilles,
- entrenœuds,
- pétioles,
- fruits.

Nous notons $Y = [y_n]$ le vecteur des mesures. Selon le type de cibles, ce vecteur contient différentes informations. Si y_n est la nième valeur de mesures et x_n la valeur correspondante donnée par la simulation, nous minimisons la fonction suivante du vecteur θ des paramètres :

$$J(p) = \sum_n w_n (y_n - x_n(\theta))^2$$

où w_n est un poids que nous déterminons en fonction de la méthode utilisée. Cette écriture suppose que la matrice des poids est diagonale, ce qui n'est pas toujours le cas, mais c'est l'hypothèse que nous faisons (voir paragraphe 4.3.1).

La fonction coût est continue. De plus, nous pouvons estimer une valeur initiale de certains paramètres pas trop éloignée de la valeur finale. Par exemple, certains calculs de rapports de poids peuvent donner une estimation raisonnable des puits. Une méthode exacte telle que la méthode des moindres carrés définie en 4.3.1 donnera en général des résultats satisfaisants.

Détermination des paramètres topologiques

Pour la détermination des paramètres topologiques, nous définissons une fonction coût J_2 qui est la somme des carrés des différences entre les deux plantes des nombres d'or-

ganes (nombre de métamères et nombre de branches par unité de croissance), durées de vie des organes et des branches. Si y_n est la n ème mesure et x_n le résultat correspondant donné par la simulation, alors :

$$J_2(p) = \sum_n (y_n - x_n)^2$$

Aucune matrice de poids n'est définie pour cette fonction coût. Si nous nous intéressons par exemple aux variations du nombre de métamères dans les unités de croissance d'une plante en fonction du rapport de l'offre sur la demande, la fonction coût n'est pas continue. En effet, le nombre de métamères est déterminé par la partie entière d'une fonction affine qui n'est pas une fonction continue. L'impossibilité de calculer des gradients en certains points du domaine interdit l'emploi de méthodes exactes d'ajustement (voir paragraphe 4.3.2).

4.2.3 Identification des paramètres

L'estimation des paramètres écophysiologiques se fait à l'aide d'une méthode exacte qui minimise la fonction J_1 , en fixant la topologie de la plante simulée à celle de la plante observée. Si les résultats obtenus sont satisfaisants, nous gardons les valeurs de paramètres écophysiologiques obtenus pour identifier les paramètres topologiques en minimisant J_2 . La plante simulée a alors une topologie déterminée en fonction du rapport de l'offre sur la demande. Une méthode heuristique est employée ici. A cause d'interactions entre les deux ensembles de paramètres, il est nécessaire de faire plusieurs itérations de ce processus.

Des essais d'estimations simultanées de tous les paramètres avec une méthode heuristique se sont révélés infructueux. En effet, dans ce cas, la fonction coût choisie est la somme des deux fonctions coûts : $J_1 + J_2$. Mais la comparaison de deux volumes ou celle de deux nombre d'organes donnent des valeurs d'ordres de grandeur très différents. J_2 ne prend en effet que des valeurs entières. La procédure qui cherche alors à minimiser $J_1 + J_2$ accorde un poids bien plus élevé à la topologie : les résultats obtenus sont des paramètres tels que les topologies des plantes sont très proches, mais les volumes d'organes très différents. Une amélioration de la définition d'un vecteur $[w_n]$ de poids devrait permettre d'affiner cette procédure d'ajustement.

4.3 Méthodes d'optimisation

Pour estimer les paramètres d'un modèle, c'est-à-dire minimiser la fonction coût définie en 4.2.2. Le choix d'une méthode exacte ou heuristique dépend du problème à traiter, mais il n'existe pas de méthode absolue. Les méthodes heuristiques sont en général plus coûteuses en temps et en stockage des informations mais permettent de partir d'un état initial assez éloigné de la solution, sans rester bloqué dans un minimum local. Si

nous savons qu'il n'y a pas de minima locaux (fonction convexe), l'utilisation de telles méthodes est inutile.

La procédure d'ajustement développée pour le modèle GreenLab utilise les deux types de méthodes. En effet, lorsque nous estimons des paramètres écophysiologiques (voir paragraphe 4.2.1), la fonction coût est continue. De plus, nous pouvons estimer une valeur initiale de certains paramètres pas trop éloignée de la valeur finale. Une méthode exacte telle que la méthode des moindres carrés que nous détaillons ci-dessous (paragraphe 4.3.1) donne en général des résultats satisfaisants. Lors de l'identification des paramètres topologiques, la fonction coût définie n'est pas continue. L'impossibilité de calculer des gradients en certains points du domaine interdit l'emploi de méthodes exactes d'ajustement. Dans *Digiplante*, deux méthodes heuristiques ont été implémentées : celle du recuit simulé et celle de la recherche tabou que nous présentons aux paragraphes 4.3.2.

4.3.1 Méthodes des moindres carrés

Dans cette partie, nous notons Y le vecteur des observation, θ le vecteur des p paramètres que l'on cherche à estimer, et F le modèle. Une présentation de la méthode des moindres carrés peut être lue dans [Sillard, 2001].

Cas linéaire

Dans un premier temps, nous considérons le modèle linéaire ([Houllier, 1999]) :

$$Y = X\theta + \varepsilon$$

X est une matrice dont les composantes sont constantes. ε est un vecteur de variables aléatoires centrées de matrice de covariance Σ . Pour obtenir une estimation de θ , nous considérons le critère des moindres carrés pondérés :

$$J(\theta) = (Y - X\theta)' \Omega (Y - X\theta)$$

où Ω est une matrice symétrique définie positive qui permet de pondérer les différentes observations.

La minimisation de ce critère fournit l'estimateur des moindres carrés de θ , noté $\hat{\theta}$. De l'équation $\Delta_{\theta} J(\theta) = 0$ on déduit $\hat{\theta}$ qui est une fonction linéaire de Y :

$$\hat{\theta} = (X' \Omega X)^{-1} X' \Omega Y = \theta + (X' \Omega X)^{-1} X' \Omega \varepsilon$$

C'est un estimateur sans biais $E(\hat{\theta}) = \theta$. Le meilleur estimateur sans biais est obtenu pour $\Omega = \Sigma^{-1}$.

Quand la matrice Σ est inconnue et doit être estimée à partir des données, une procédure itérative est nécessaire :

- Première estimation de Σ : $\hat{\Sigma}^0$
- Détermination d'un estimateur de θ : $\hat{\theta}^1$, et nouveau calcul d'un estimateur de Σ : $\hat{\Sigma}^1$,
- Utilisation de $\hat{\Sigma}^0$ pour déterminer un nouvel estimateur $\hat{\theta}^2$ de θ , puis calcul de $\hat{\Sigma}^2$,
- Itération de la procédure jusqu'à stabilisation de $\hat{\Sigma}^k$

En général, un petit nombre d'itérations suffit.

Supposons maintenant que le vecteur $Y = [y_i]$ contient les observations effectuées sur différentes variables (n au total). Pour chaque variable y_i , on fait n_i observations notées $(y_{1,i}, \dots, y_{n_i,i})$. Si la variable y_i a une variance σ_i^2 et que les erreurs sont indépendantes, la matrice Σ est diagonale, et on peut obtenir un estimateur :

$$\hat{\sigma}_i^2 = \frac{\sum_{j=1}^{n_i} (y_{i,j} - \hat{y}_{i,j})^2}{n_i} \frac{n}{n-p}$$

Ensuite, on procède comme ci-dessus, en s'approchant de la solution par itérations.

Cas non linéaire

Le modèle GreenLab est un modèle non linéaire. A un ensemble de paramètres θ , il associe le vecteur $F(\theta)$ qui correspond aux variables Y :

$$Y = F(\theta) + \varepsilon$$

Le critère des moindres carrés s'écrit

$$J(\theta) = (Y - F(\theta))' \Omega (Y - F(\theta))$$

Comme le modèle non linéaire n'a pas d'expression analytique explicite, la minimisation de J ne peut être effectuée que par une procédure itérative. La plupart de celles-ci requièrent le calcul de dérivées partielles du modèle par rapport aux paramètres. On note X la matrice de ces dérivées partielles (aussi appelées fonctions de sensibilité du modèle). Les dérivées ne peuvent être calculées que de manière approximative. Nous utilisons une approximation par différences finies. Il existe cependant d'autres techniques très efficaces, comme la différentiation automatique qui permet de déterminer les valeurs numériques des dérivées d'un programme ([Griewank, 1989]). Pour un coût identique, elle est en général plus précise que la méthode par différences finies, et peut être utilisée sur des programmes très complexes, contrairement à la différentiation symbolique. Il serait intéressant d'implémenter une telle méthode dans le modèle GreenLab, et d'étudier notamment la sensibilité du modèle aux différents paramètres.

A l'itération q , le modèle peut être approché par un modèle linéaire près de la valeur de l'estimateur $\hat{\theta}^q$:

$$\begin{aligned} Y &= F(\hat{\theta}^q + \theta - \hat{\theta}^q) + \varepsilon \\ Y &= F(\hat{\theta}^q) + X^q(\theta - \hat{\theta}^q) + \varepsilon \\ Z^q &= Y - F(\hat{\theta}^q) = X^q(\theta - \hat{\theta}^q) + \varepsilon \end{aligned} \tag{4.1}$$

La méthode décrite au paragraphe 4.3.1 peut être utilisée. Quelques itérations de ce processus sont en général suffisantes pour déterminer un vecteur de paramètres satisfaisant (voir applications dans les chapitres 5, 6, 7).

4.3.2 Méthodes heuristiques

Selon [Alexieva, 1993], une méthode heuristique est une loi de nature qualitative qui résout les problèmes en générant des solutions potentielles et en les testant. On cherche à étudier tout l'espace paramétrique, dans les meilleures directions possibles, et on calcule le critère d'optimalité en différents points. La diversité des méthodes est en général due aux modes de parcours de cet ensemble (choix du pas, des directions).

Dans le cas particulier de l'estimation des paramètres du modèle *GL3*, pour laquelle les fonctions coûts ne sont pas toujours continues, l'utilisation d'une méthode exacte est souvent impossible. Le gradient d'une telle fonction ne peut en effet pas être calculé en tout point. Des méthodes heuristiques sont donc nécessaires dans ce cas, et deux ont été implémentées dans *Digiplante* : recuit simulé et recherche tabou.

Recuit simulé

La méthode heuristique du recuit simulé est basée sur une analogie avec la physique statistique. L'optimisation d'un système complexe est assimilable à l'évolution d'un système désordonné vers un système ordonné ([Siarry and Dreyfus, 1988]). A la température T , il existe un équilibre thermique. Quand T diminue, la distribution de Boltzmann se concentre sur les états de basse énergie. Si la décroissance est trop rapide, la structure est métastable (minimum local d'énergie), [Laarhoven and Aarts, 1987]. Une décroissance de la température suffisamment lente entraîne le système vers l'équilibre d'énergie minimale.

En pratique, à la température T , à partir d'une configuration k , d'énergie E_k , qui correspond à la fonction coût du système, on utilise l'algorithme de Métropolis ([Siarry and Dreyfus, 1988]) :

- Légère perturbation de la configuration k vers une configuration $k + 1$,
- Calcul de la nouvelle énergie E_{k+1} ,
- Deux cas se présentent alors :
 - soit $E_{k+1} \leq E_k$, on accepte la configuration k ,
 - soit $E_{k+1} > E_k$, on définit $A = e^{-\frac{E_{k+1} - E_k}{T}}$, on tire un nombre aléatoire $R \in [0; 1]$. Si $R \leq A$, on accepte la nouvelle configuration, sinon, on la refuse.
- Continuation du processus

Dans l'espace des configurations, il faut définir les changements possibles à partir d'une configuration donnée. Dans notre modèle, pour un ensemble de paramètres $(a_1, \dots, a_n)$, nous passons d'une configuration à une autre (c'est-à-dire d'une plante à une autre), en perturbant légèrement l'un des paramètres. On définit un pas dépendant

de son domaine de variation, pour être susceptible de le parcourir en entier, puis on fait varier le paramètre de la valeur de ce pas. On pourrait élargir l'espace des configurations autorisées.

La convergence de l'algorithme est possible si il y a réversibilité (tout changement inverse d'un changement autorisé est autorisé), et connexité (tout état peut être atteint à partir d'un autre). La vitesse de convergence dépend de la topologie choisie. Par exemple, en cas d'optimisation continue, la longueur du pas peut être adaptée en fonction du taux d'acceptation et des pas déjà effectués. La règle d'acceptation des configurations peut être changée.

Le programme du recuit simulé permet de contrôler la température du système. La probabilité de changement dépend en effet de cette température. A T constant, les lois de changement de configuration suivent une chaîne de Markov, on détermine la probabilité de passer d'un état à l'autre. La chaîne de Markov possède un seul vecteur d'équilibre, indépendant de la configuration initiale : $q(T)$ tel que sa composante $q_i(T)$ est la probabilité que le système se trouve dans la configuration i en régime stationnaire. Quand T est grand, toutes les configurations peuvent être obtenues avec la même probabilité, et quand $T \rightarrow 0$, le système atteint une configuration optimale avec une probabilité 1 (mais au bout d'un temps infini). La vitesse de convergence de l'algorithme (et donc son efficacité) dépendent des paramètres suivants :

- valeur initiale de la température T ,
- longueur du palier
- loi de décroissance de la température
- critère d'arrêt (valeur finale de T).

Il existe des règles de choix de ces paramètres de manière optimale.

Cette méthode d'optimisation est puissante, mais assez lente. Dans notre modèle, nous avons choisi une loi de décroissance exponentielle en température, dont la vitesse est un paramètre d'entrée de l'algorithme. Le passage d'une configuration à une autre se fait en modifiant légèrement un des paramètres d'un pas qui reste constant pendant toute la durée de l'algorithme. Les résultats obtenus sont assez satisfaisants, et nous n'avons pas cherché à optimiser la vitesse de convergence.

Recherche tabou

La méthode heuristique de recherche tabou a été imaginée par Glover (voir par exemple [Glover and Laguna, 1997]). L'idée consiste, à partir d'une position donnée, en l'exploration du voisinage pour trouver des points où la fonction coût est inférieure. Un déplacement peut entraîner une augmentation de la fonction coût, notamment si elle a une valeur plus grande en tous les points du voisinage. A l'itération suivante, pour ne pas retomber dans un minimum local que l'on aurait déjà trouvé, on interdit de revenir à des positions déjà explorées. Celles-ci sont stockées dans une liste dont la taille est un des paramètres de l'algorithme. Cela peut poser un problème d'archivage lorsque les données sont de grandes tailles. Le type de déplacement et la définition du voisinage

ont une grande influence sur le comportement de l'algorithme. Les démonstrations de convergence vers un minimum global au bout d'un nombre infini d'itérations existent, mais souvent avec des hypothèses restrictives.

4.4 Conclusion

Lors de l'identification des paramètres du modèle GreenLab, le choix de la méthode d'optimisation dépend de l'ensemble de paramètres à déterminer, et principalement de la continuité de la fonction coût qui en découle. Les méthodes heuristiques ont parfois été employées pour l'identification des paramètres écophysologiques, mais ce sont souvent révélées moins efficaces que la méthode des moindres carrés. Dès que la fonction coût n'est pas continue, il faut utiliser une des méthodes heuristiques. Le choix entre les deux est laissé à la charge de l'utilisateur, et leur efficacité dépend souvent du problème à traiter. Les deux méthodes peuvent même être utilisées successivement.

Dans la suite de cette partie, nous montrons quelques applications du modèle à des plantes réelles, faites à l'aide de la procédure explicitée ci-dessus.

Chapitre 5

Le riz

Ce chapitre est consacré aux résultats d'identification de paramètres cachés sur le riz. Nous avons choisi d'appliquer notre modèle *GL3* au riz pour étudier les effets du rapport de l'offre sur la demande sur le démarrage et la taille des talles. Des talles peuvent apparaître sur le brin maître d'un riz, leur nombre et leur production ont une grande importance sur la récolte. Certaines talles avortent avant la floraison, et celles qui continuent à grandir portent un panicule. Selon [Jaffuel and Dauzat, 2005], «le tallage du riz est déterminant pour la production de panicules et par conséquent affecte la récolte globale. La variabilité substantielle observée dans les réponses des différentes variétés de riz au tallage est reliée de près à la plasticité due aux conditions environnementales».

Leur présence est souvent difficile à justifier, et nous espérons trouver une cause d'apparition de ces talles, par exemple un facteur déclencheur lié au rapport de l'offre sur la demande. Jaffuel et Dauzat citent [Matsuo and Hoshikawa, 1993] et [Hanada, 1982] qui lient l'augmentation de la taille des bourgeons des talles du riz à la taille de l'apex et à l'accroissement de la taille des feuilles. Nous nous interrogeons aussi sur la position de ces talles : y-a-t'il des bourgeons plus aptes à démarrer que d'autres ? Quel effet cela peut-il avoir sur la croissance ?

5.1 Présentation des données

5.1.1 Mesures effectuées

Les mesures ont été effectuées par You Hong Song au CIRAD, département ECOTROP, à Montpellier, sous l'encadrement de Delphine Luquet et Michael Dingkuhn. Ces données ont été exploitées par le logiciel *Digiplante* (Ecole Centrale de Paris). Des résultats avaient déjà été obtenus sur le riz monocaulé par le logiciel *Cornerfit* développé par Zhan Zhigang ([Zhan et al., 2003]) mais le but de notre étude est de déterminer les paramètres cachés d'un riz de structure topologique plus complexe (deux ordres de ramification). Nous disposons de plus de données sur le système racinaire qui nous permettent d'étudier son évolution en terme de masse globale.

Les mesures ont été faites sur un riz cultivé en serre à différentes dates : 14, 20, 28, 34 et 40 jours après semis. La durée de l'expérience est de 40 jours. A chacune de ces dates, 2 ou 3 plantes ont été sacrifiées pour être entièrement mesurées :

- poids frais puis poids secs des pétioles et feuilles,
- poids des racines,
- dimensions des feuilles (longueur, largeur) et pétioles (longueur).

Les observations suivantes ont été faites : les entrenœuds sont tous courts, et de masses négligeables ; il y a en moyenne 4 métamères sur le brin maître chez les plus jeunes riz, et 10 chez les plus vieux. Nous en déduisons que la durée de construction d'un métamère est de l'ordre de 4 jours, en temps calendaire. Nous ne disposons pas de données sur la température, mais les plantes ayant grandi en serre, nous pouvons supposer la température journalière constante. Cela permet de faire une régression linéaire entre le temps calendaire et le temps thermique qui détermine la durée d'un cycle de croissance (voir paragraphe 1.2.1). L'apparition d'un métamère (entrenœud embryonnaire + pétiole + feuille) marque le début d'un cycle, et nous supposons que les mesures dont nous disposons ont été faites en début de cycle.

5.1.2 Topologies des plantes

Nous présentons dans ce chapitre deux séries de résultats obtenus successivement des plantes non branchées (les bourgeons axillaires sont supprimés à leur création), puis sur des riz tallés (c'est-à-dire ramifiés).

Lorsque les bourgeons sont laissés, chaque métamère du brin maître est susceptible de porter une talle (appelée talle d'ordre 1) : sur les plantes mesurées, nous avons observé des talles sur les 4 premiers métamères, rarement au-dessus. T_i désigne la talle portée par le i -ème métamère du brin maître, où le premier métamère est le plus bas. Chaque métamère d'une talle d'ordre 1 est susceptible de porter une talle d'ordre 2 ; et nous notons par exemple T_{12} la talle portée par le deuxième métamère de la talle T_1 .

Nous supposons que les tiges grandissent de manière synchrone, ce qui signifie que les premiers entrenœuds longs ainsi que les panicules portées doivent apparaître presque simultanément sur chaque talle. Cela correspond aux observations faites, même si nous ne disposons pas des données sur les panicules, l'expérience ayant été interrompue précocément. Cette hypothèse est réaliste chez le riz. Jaffuel et Dauzat ont observé une floraison synchrone pour le brin maître et les talles, ce qui suggère que l'initiation florale est déclenchée simultanément sur les différents axes ([Jaffuel and Dauzat, 2005]). Ils émettent l'hypothèse d'un signal à l'origine de cette floraison. Dans notre modèle, cela implique que les derniers métamères des talles sont supposés identiques.

Le retard au démarrage d'une talle peut se déduire de sa position dans l'architecture et de son nombre d'entrenœuds. Ainsi, sur un riz d'âge 10, une talle T_4 doit porter 6 entrenœuds si elle a démarré au cycle suivant son apparition. Si elle porte en réalité 4, nous supposons que le bourgeon a démarré avec un retard de 2 cycles.

5.1.3 Allométries et Puits

Les épaisseurs de feuille sont calculées comme rapport du poids d'une feuille sur sa surface (voir figure 5.8) ; nous les supposons identiques pour toutes les feuilles, ce qui est une approximation. En réalité, l'épaisseur d'une feuille dépend de :

- son cycle d'apparition : plus la feuille est apparue tard, plus elle est épaisse,
- sa position : les feuilles portées par le brin maître sont plus épaisses en moyenne que celles portées par les talles (d'un rapport 1.1 environ).

Cela peut traduire le fait que l'épaisseur d'une feuille dépend de la quantité de biomasse reçue par cette feuille. Nous supposons par ailleurs que les métamères apparaissant à un cycle donné k ont un volume qui dépend de leur position dans la plante. Il existe des facteurs d'allométrie dans la plante (rapport des volumes entre deux organes de même âge chronologique sur différentes talles), qui sont assez stables :

- quand elles sont apparues, les talles $T1, T2, T3$ ont un rapport de volume de 0.6 environ par rapport au brin maître,
- les talles d'ordre 2 ont un rapport proche de 0.2, et en général la talle $T4$ aussi.

Les talles sont des réitérations du brin maître, en terme de topologie, mais elles sont moins vigoureuses que celui-ci. A l'intérieur d'un même métamère, le rapport entre le volume du pétiole et celui de la feuille reste assez constant, ce qui signifie que le rapport des puits l'est aussi.

5.1.4 Procédure d'ajustement

La procédure d'ajustement employée est celle décrite dans le chapitre 4. Dans un premier temps, les ajustements se font à topologie fixée pour estimer les paramètres fonctionnels (puits, fonctions de variations de puits, résistances des feuilles, masse de la graine). Lorsque la minimisation de la fonction coût correspondante a permis de trouver un ensemble satisfaisant de paramètres, nous tâchons de déterminer les paramètres topologiques. Ce sont ici les paramètres de détermination des démarrages des bourgeons avec retard.

De plus, les riz ont été mesurés à plusieurs stades de la croissance. Nous pouvons identifier les paramètres du modèle en tenant compte de toutes ces données. Cela permet de décrire la trajectoire de croissance de la plante.

Les mesures nous ont permis de décrire des plantes complètement détaillées, métamère par métamère. Pour le riz monocaulé, nous utilisons toutes les données disponibles. En revanche, pour les riz tallés, comme les topologies peuvent différer d'une plante à l'autre, les masses sont regroupées par compartiment.

5.2 Ajustement du Riz monocaule

Nous présentons dans ce paragraphe les résultats d'identifications des paramètres cachés des plantes dont les bourgeons ont été supprimés (voir figure 5.1).



FIG. 5.1 – Architecture du riz à 4, 6 et 10 cycles

Les feuilles ont une durée de vie de 7 cycles, et une épaisseur moyenne de 0.0143 cm. Les organes ont une durée d'expansion prise égale à 7 cycles. En réalité, l'expansion est plus rapide (de l'ordre de 2 cycles du modèle). Les paramètres a de la fonction de variation de puits sont pris égaux à 1, et les paramètres b s'ajustent de telle sorte que le puits est beaucoup plus grand pendant les deux premiers cycles après l'apparition de l'organe que pendant les suivants. Toutes les données sont ajustées simultanément pour résoudre les relations internes de production et de répartition de la biomasse à chaque cycle en fonction des sources et des puits. Par ailleurs, la masse racinaire a été mesurée aux différents cycles. Son puits est déterminé à l'aide d'une fonction de variation de puits définie sur la durée de vie de la plante (dix cycles).

Résistances	R1	5.9
	R2	3.3
Puits feuille	$P_{feuille}$	1
Puits pétiole	$P_{pétiole}$	1.51
Puits racine	P_{racine}	0.53
Variation de puits	b_{blade}	10.95
	$b_{pétiole}$	9.29
	b_{racine}	1.1
Graine	Q^0	0.008

TAB. 5.1 – paramètres cachés du riz non tallé

Nous remarquons que, pour les feuilles et les pétioles, les paramètres b des fonctions

d'ajustement sont assez élevés, $\frac{a}{a+b} \approx 0.1$, ce qui correspond à une expansion rapide des feuilles. Cela est cohérent avec nos données où la taille d'une feuille semble se stabiliser après deux cycles de croissance. Par l'intermédiaire des puits, nous voyons que la quantité de matière attribuée aux pétioles est plus importante que celle attribuée aux feuilles.

Remarque 5 *Lorsque le poids des racines n'a pas été mesuré, il est supposé nul. Alors les paramètres restent assez stables (puits), sauf les résistances qui sont plus élevées. En effet, attribuer un poids nul aux racines revient à supposer que la plante produit moins dans des conditions similaires, ce qui se traduit par une augmentation des résistances (c'est-à-dire diminution de l'efficacité de la feuille).*

Les trois premiers graphes sont les résultats directs des ajustements sur les poids des différentes feuilles (5.2) et pétioles (5.3), et le poids des racines (5.4). Sur un même graphe, les différentes courbes correspondent aux plantes mesurées aux différents stades. Ces courbes sont assez proches de celle obtenue pour la plante d'âge 10, sauf pour leur dernier point qui correspond à l'entrenœud qui était encore en expansion lorsque la plante a été sacrifiée. Il semble donc raisonnable de dire que les plantes d'âge 10 devaient être proches aux cycles antérieurs de celles qui ont été sacrifiées pour les mesures (population assez homogène).

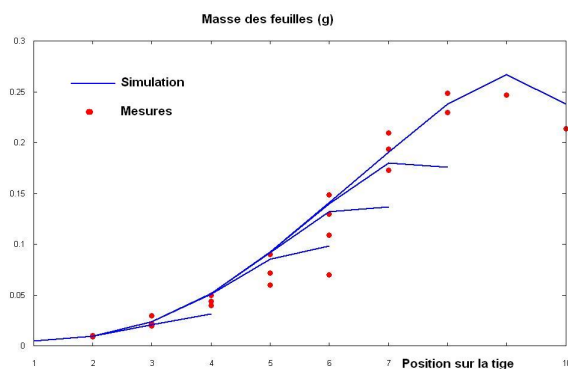


FIG. 5.2 – Masses des feuilles sur le riz monotige, mesures de Y.H. Song, CIRAD

Le graphe 5.5 montre la répartition de la matière lors de la croissance de la plante entre les compartiments ou ensembles d'organes suivants :

- Nouveaux organes (par l'intermédiaire du bourgeon),
- Organes en expansion : on voit que la proportion de matière qui leur est allouée est assez faible, ce qui correspond bien au fait que les organes grandissent vite,
- Racines : la proportion de matière allant aux racines augmente beaucoup plus que celle allant aux autres compartiments.

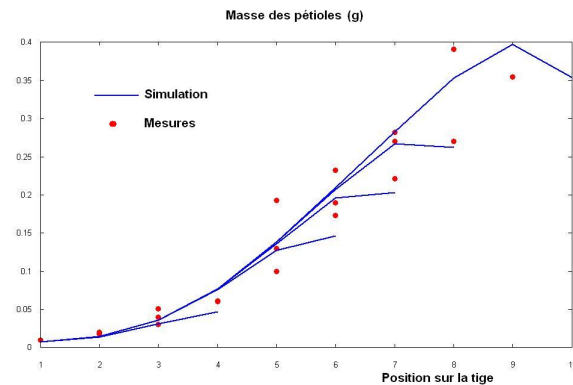


FIG. 5.3 – Masses des pétioles sur le riz monotige

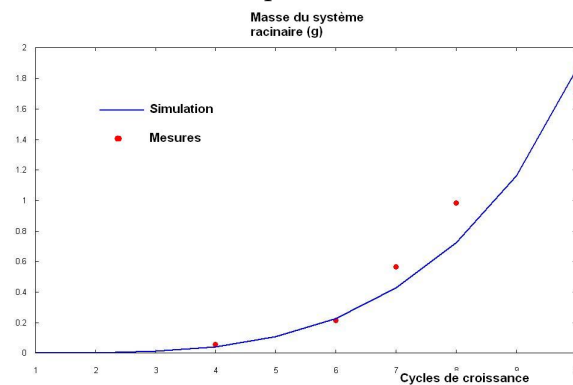


FIG. 5.4 – Masses des racines sur le riz monotige

L'évolution du rapport de la biomasse produite sur la demande du bourgeon est représentée sur la figure 5.5. La demande reste constante car seul le bourgeon terminal est pris en compte, les autres étant supprimés avant de pouvoir être activés. Cette courbe suit donc exactement celle de la biomasse, et aussi celle du volume du nouveau métamère (ce que nous pouvons observer sur les courbes de poids des feuilles et pétioles).

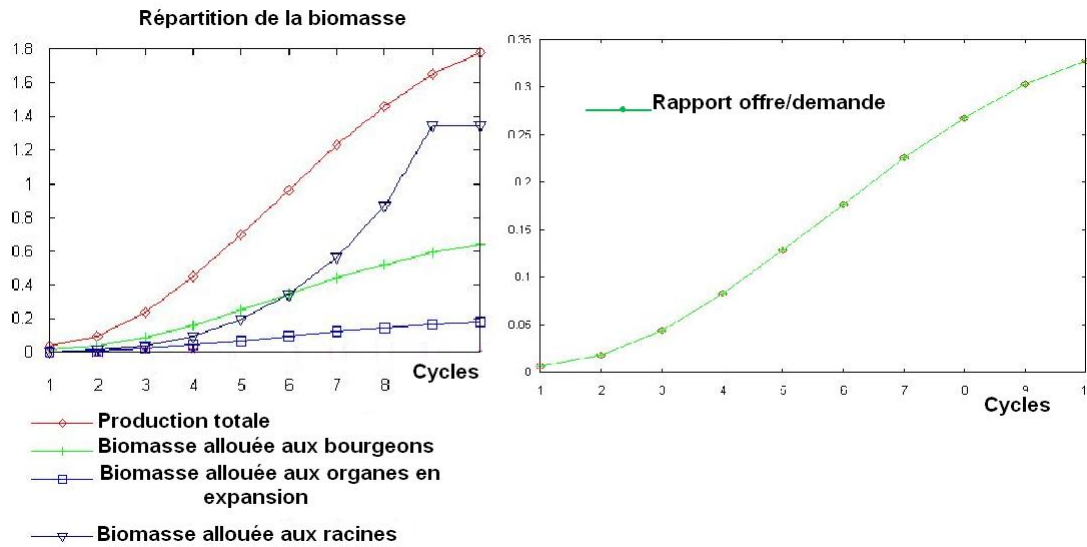


FIG. 5.5 – Répartition de la matière chez le riz mono-tige

5.3 Ajustement du Riz tallé

5.3.1 Description de l'ajustement

Dans ce paragraphe, nous présentons les résultats obtenus sur le riz tallé. Comme nous l'avons précisé, les plantes ont été cultivées dans les mêmes conditions que précédemment, mais sans suppression des bourgeons. Ces derniers n'ont pas tous donné naissance à une talle. Cela est sans doute dû à la compétition entre les talles ([Stafstrom, 1995]) : si elles avaient toutes été formées, elle auraient probablement été trop faibles pour porter des panicules.

Plusieurs plantes ont été sacrifiées puis mesurées à des dates correspondant aux cycles 4, 6, 8, 9, 10. Nous les avons réparties en deux lots selon la masse (plus lourdes ou plus légères) et supposé que c'était la même plante à différents stades de croissance. Cela est assez cohérent en terme de nombre et volume d'organes, mais pas nécessairement en terme de topologie. Pour des raisons encore indéterminées, telle plante aura préféré développer une talle $T2$ et telle autre une talle $T3$ par exemple. Il était donc difficile de faire des ajustement précis avec la topologie entièrement détaillée. Par conséquent, pour les ajustements, nous avons donc choisi de détailler entièrement la plus vieille plante (volumes et dimensions de tous les organes), mais de ne décrire les premiers stades que par les compartiments suivants :

- poids total des feuilles
- poids total des pétioles
- poids des racines

La topologie de la plante simulée est fixée sur celle de la plus vieille plante, la seule dont nous précisons la position des talles. Cette méthode schématisée sur la figure 5.6 présente aussi l'avantage de réduire le nombre de mesures à effectuer, et par là le coût d'expérimentation. Des tests ont été faits sur les données du riz pour comparer les ajustements sur des plantes entièrement décrites aux différents stades ou sur des plantes décrites par compartiments en ne détaillant que la plus vieille. Les résultats obtenus en terme d'erreur minimale et de valeurs des paramètres sont assez similaires.

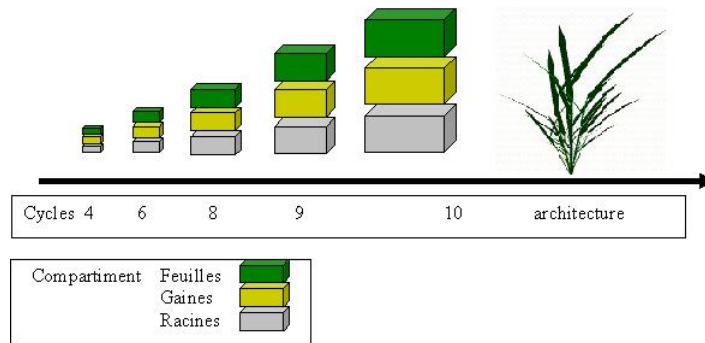


FIG. 5.6 – Multi-fitting sur compartiment et structure totale

Les paramètres sont identifiés en comparant une plante simulée en fixant la topologie à celle de la plante mesurée à dix cycles, qui est représentée sur la figure 5.7. Les retards aux démarrages des talles sont aussi déterminés à partir des observations faites sur cette plante. Sur le schéma de la topologie, les couleurs correspondent aux axes de vigueur différentes, modélisés par des âges physiologiques. Si nous affectons au brin maître un poids de 1, celui des axes verts est de 0.62 environ (talles T2 et T3), et celui des axes rouges 0.19 (talle T4, T22, T23, T24, T31, T32). Ces facteurs, assez stables d'une talle à l'autre, peuvent être déduits des mesures mais aussi calculés par la procédure d'ajustement.

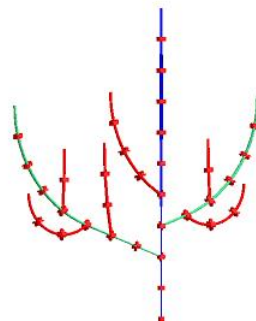


FIG. 5.7 – Topologie du riz tallé de 10 cycles

De même, l'épaisseur des feuilles est de 0.011 centimètres sur le brin maître, mais multipliée par un coefficient de proportionnalité de 0.9 sur les talles les plus vigoureuses, et de 0.8 sur les autres. La figure 5.8 montre les épaisseurs des feuilles encore vivantes sur le plus vieux riz, dont la topologie est entièrement décrite. Celles-ci sont calculées comme les rapports des masses sur les surfaces. Nous voyons que les valeurs sont assez proches, et que l'épaisseur d'une feuille dépend de son axe porteur.

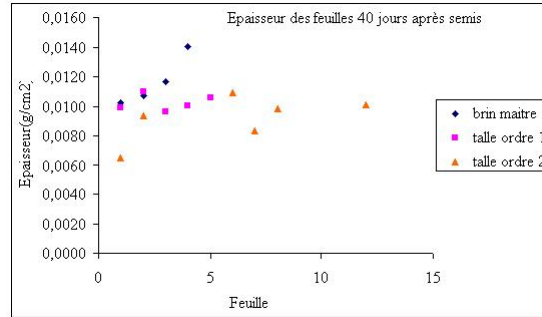


FIG. 5.8 – Epaisseurs des feuilles du riz

5.3.2 Résultats à topologie fixée

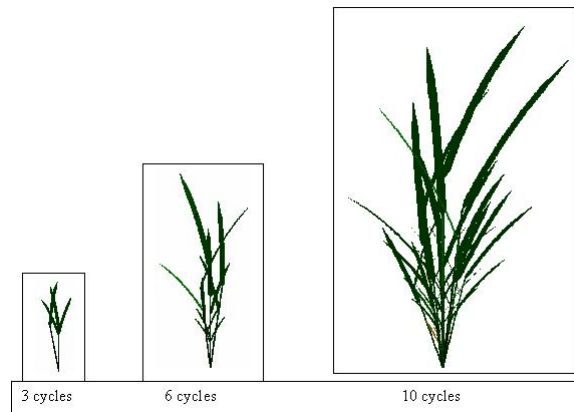


FIG. 5.9 – Architecture de la plante à différents cycles

Paramètres écophysologiques

Nous avons cherché à déterminer les paramètres cachés du modèle sur ce riz. Nous supposons que l'expansion se fait sur deux cycles (très rapide), et que les feuilles fonctionnent pendant 7 cycles. Par ailleurs les paramètres a des fonctions de variation de

puits sont pris égaux à 1 (sauf pour la racine). Le puits de la racine est ajusté à l'aide d'une fonction de variation de puits définie sur dix cycles, qui est la durée sur laquelle les mesures ont été effectuées. Voici les paramètres obtenus pour l'ajustement :

Résistances	R1	13.72
	R2	1.99
Brin maître		
Puits	P_{blade}	1
	P_{petiol}	1.55
Talles d'ordre 1		
Coefficient Puits	CP_{blade}	0.62
	CP_{petiol}	0.62
Talles d'ordre 2		
Coefficient Puits	CP_{blade}	0.19
	CP_{petiol}	0.18
Variation de puits	b_{blade}	4.2
	b_{petiol}	3.75
Racines	P_{root}	0.52
	a_{root}	1
	b_{root}	1
Graine	Q^0	0.008

TAB. 5.2 – paramètres cachés du riz tallé

Ces paramètres sont assez proches de ceux obtenus pour le riz monocaulé. La résistance $R1$ est plus forte ici, ce qui signifie que la production de biomasse surfacique d'une feuille est plus faible. Cela peut être dû au fait que les feuilles se recouvrent plus (plus d'auto-ombrage), ou que les feuilles des talles sont peut-être moins efficaces. L'expansion des organes semble plus lente ici, mais reste rapide.

Résultats sur les compartiments

La figure 5.10 montre des résultats satisfaisants pour les ajustements par compartiments. Il n'y a de données qu'aux cycles auxquels des plantes ont été sacrifiées pour la mesure (cycles 4, 6, 8, 9, 10).

Résultats sur le brin maître

Nous présentons les résultats obtenus pour les métamères du brin maître, c'est-à-dire les différences entre les mesures et les valeurs données par la simulation avec le jeu de paramètres décrits dans le tableau 5.2. La figure 5.11 montre une bonne concordance

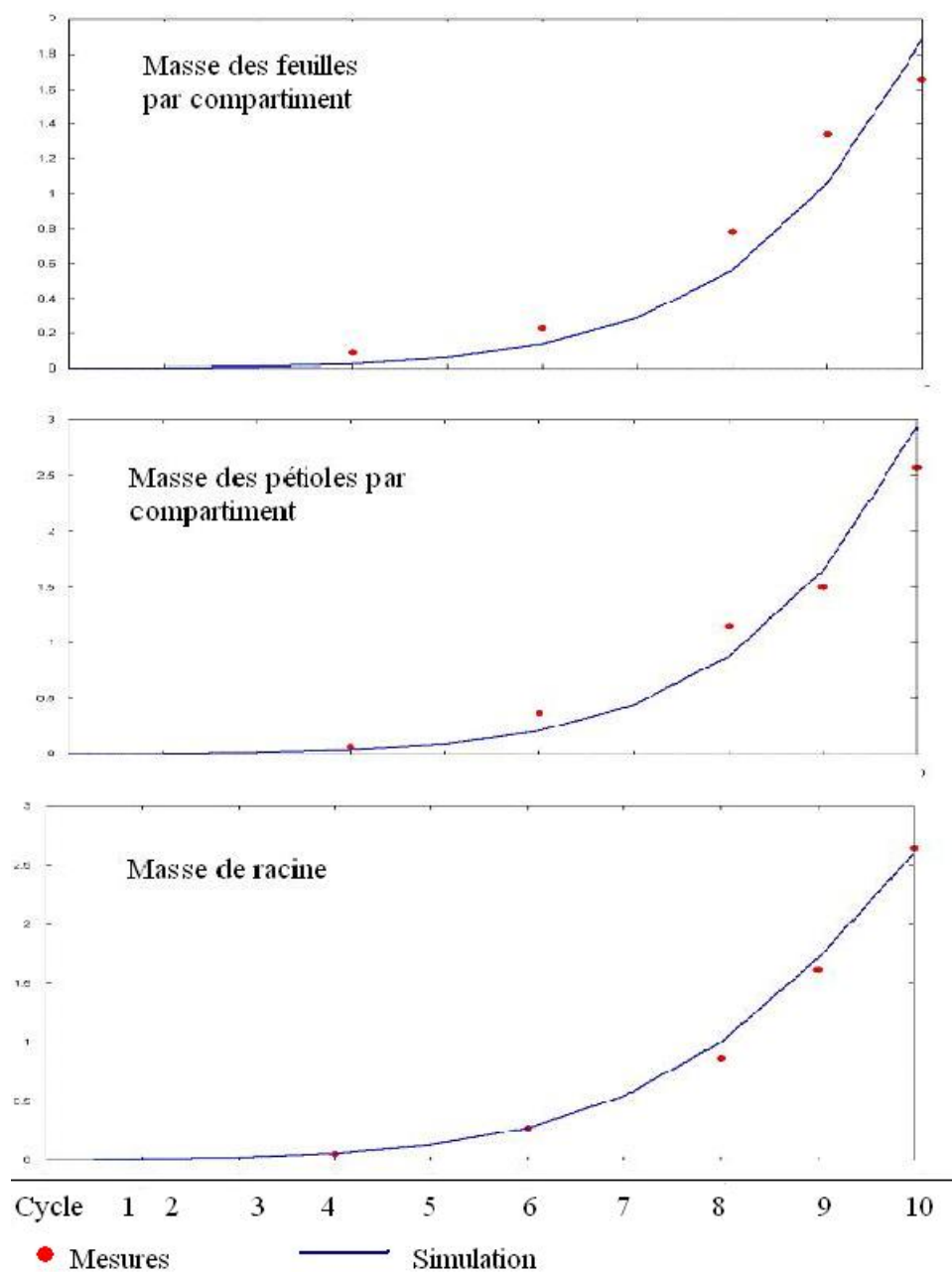


FIG. 5.10 – Résultats sur les compartiments des ajustements sur le riz tallé, mesures de Y.H. Song, CIRAD

entre les mesures et la simulation, sauf pour le dernier métamère. Cela vient du fait que tous les métamères de la plante sont supposés avoir la même fonction de variation de puits, quelle que soit leur position. Or nous observons que les derniers métamères des talles sont de taille négligeable par rapport à celui du brin maître : leur expansion est soit plus lente, soit légèrement décalée. Cela peut venir du fait que les mesures ont été effectuées en milieu de cycle.

Les données pour les premières feuilles ne sont pas connues, ces feuilles étant déjà tombées lors des mesures. C'est d'ailleurs d'après cette date de chute que l'on peut déterminer la durée de vie des feuilles.

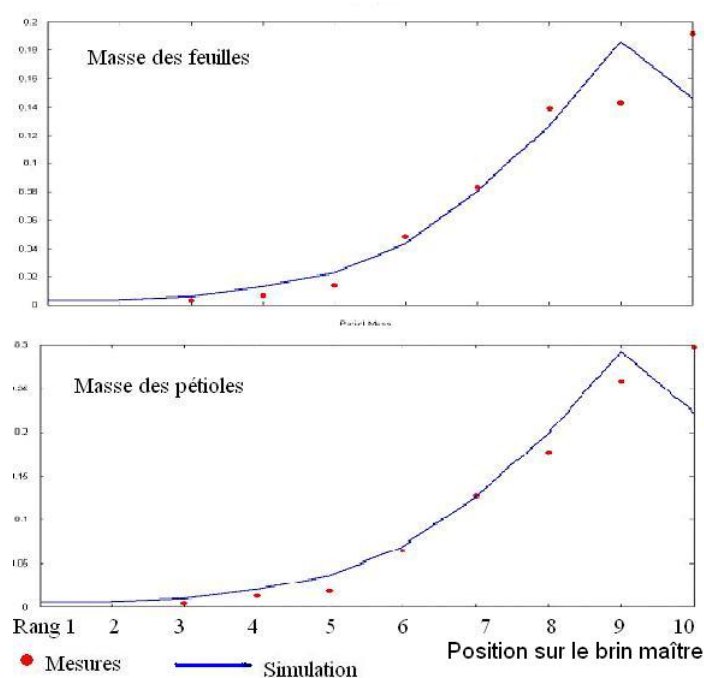


FIG. 5.11 – Résultats des ajustements sur le brin maître du riz tallé, mesures de Y.H. Song, CIRAD

Résultats sur les talles T2 et T3

Ces talles ont un facteur d'allométrie de 0.62 par rapport au brin maître : rappelons que cela signifie qu'un métamère d'âge chronologique k est 0.62 fois plus petit sur la talle T2 ou T3 que sur la tige principale. La talle T2 démarre sans retard, et la talle T3 avec un retard de 1 cycle. Les rangs indiqués sur les schémas correspondent aux rangs des métamères du brin maître correspondant (figure 5.12)

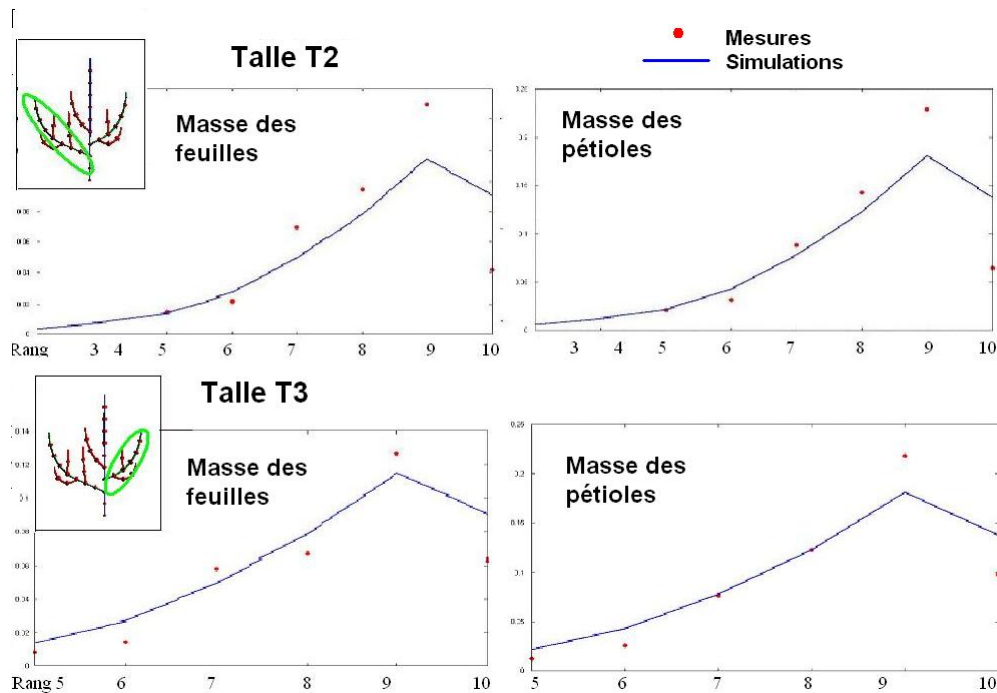


FIG. 5.12 – Résultats sur les talles T2 et T3, mesures de Y.H. Song, CIRAD

Résultats sur les talles plus faibles

Nous présentons dans ce paragraphe les résultats sur les talles plus faibles, de rapports d'allométrie de 0.19 par rapport au brin maître. Les ajustements sont moins précis sur ces talles (voir figure 5.13), ce qui est dû au fait que leur poids est plus faible et par conséquent leur contribution à la fonction coût à minimiser aussi.

Dans le modèle GreenLab, nous supposons que deux structures de mêmes âges chronologique et physiologique sont identiques : c'est le cas ici des trois talles d'âge chronologique 3 et des deux talles d'âge chronologique 2. Lors de l'ajustement, nous comparons donc le résultat de la simulation à la moyenne des mesures sur les talles.

5.3.3 Influence de la rétroaction

Après l'obtention des paramètres cachés concernant les mécanismes fonctionnels, mais avec une topologie fixée (voir méthode détaillée au paragraphe 4.2.2), nous souhaitons déterminer les règles de démarrages retardés des bourgeons en fonction du rapport de l'offre sur la demande. Pour cela, nous gardons le même ensemble de paramètres écophysiologiques, et nous lançons une procédure heuristique (recuit simulé) pour déterminer le minimum de la fonction coût, qui est la somme des carrés des nombre de talles portées par les métamères, et identifier les paramètres topologiques.

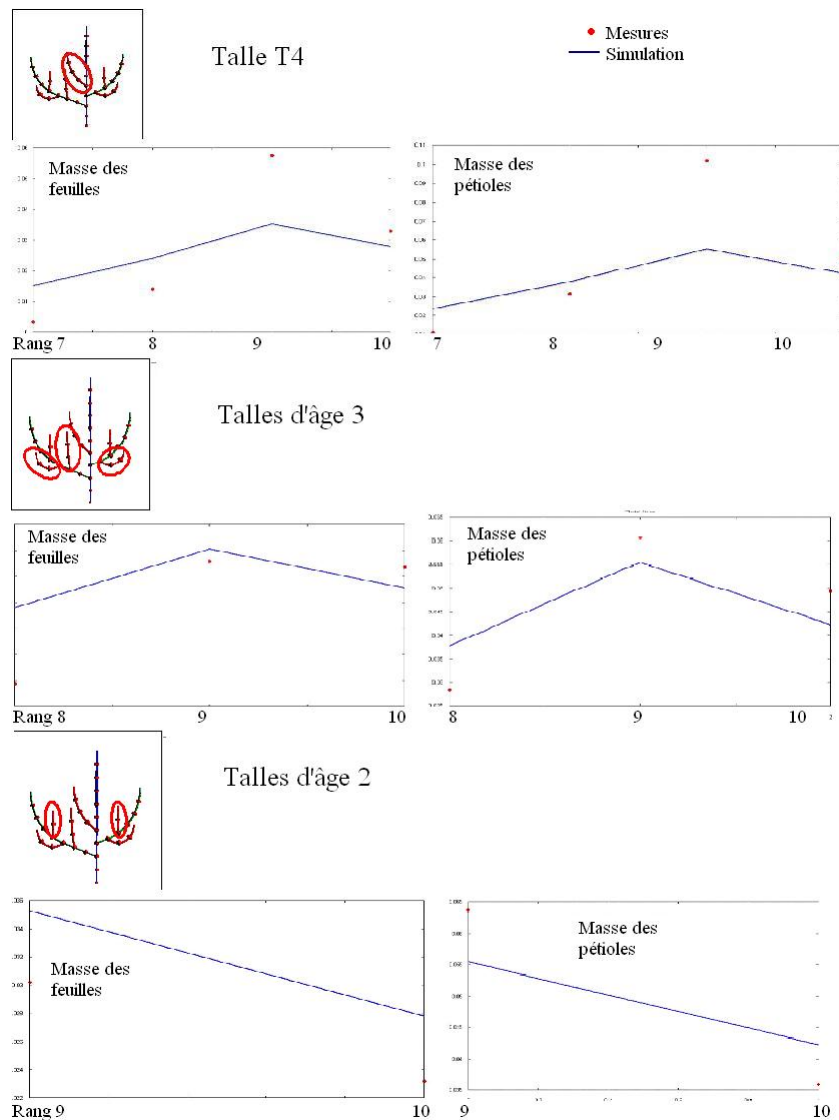


FIG. 5.13 – Résultats sur les petites talles du riz tallé, mesures de Y.H. Song, CIRAD

Quelques observations ont été faites sur les démarrages des bourgeons :

- le taller $T1$ ne démarre pas, ce qui semble être le cas sur de nombreux riz, et peut être dû à une impulsion initiale (rapport de l'offre sur la demande) trop faible, ou à une différence observée sur le riz entre le premier métamère (coléoptile) et les suivants.
- pour les autres talles, la plus vieille démarre en priorité. On peut alors penser que les talles accumulent de la matière à chaque cycle, et démarrent lorsque cette quantité de matière est suffisante.
- lorsque les talles secondaires peuvent apparaître, elles apparaissent en priorité sur les talles d'ordre un. Cela peut être dû au fait qu'elles sont moins onéreuses pour la

plante.

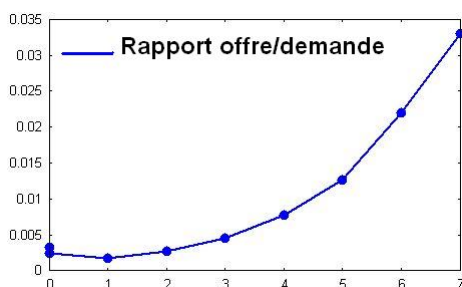


FIG. 5.14 – Rapport de l’offre sur la demande

L’étude de l’évolution chronologique du rapport de l’offre sur la demande des bourgeons potentiels montre une croissance exponentielle (voir figure 5.14). Notre modèle prédit donc une ramification de plus en plus fréquente, ce qui est contraire aux observations faites. Nous n’avons donc pas pu déterminer de paramètres topologiques qui minimisent la fonction coût de notre modèle et permettent de simuler un comportement proche de celui observé. Plusieurs explications sont envisagées :

- Notre hypothèse de démarrage des bourgeons comme une fonction affine du rapport de l’offre sur la demande est insuffisante.
- D’autres contraintes dans la croissance de la plante influent sur le démarrage des talles, nous ne les prenons pas en compte dans le modèle GreenLab.
- Sur des plantes telles que le riz, les retards sont difficiles à évaluer précisément. Nous avons testé des fonctions affines du rapport de l’offre sur la demande en intégrant l’âge chronologique du bourgeon. Une étude avec d’autres fonctions pourrait donner des résultats intéressants.

5.4 Perspectives

Les résultats obtenus nous ont semblé assez satisfaisants en ce qui concerne la détermination des paramètres écophysiologiques de la plante à topologie fixée. Lorsque ceux-ci sont fixés, et que le démarrage des bourgeon est déterminé à partir de fonctions affines du rapport de l’offre sur la demande, nous n’avons pas trouvé de paramètres topologiques qui minimisent la fonction coût, et permettent de rendre compte des comportements observés.

Notre procédure d’ajustement en deux étapes distinctes n’est peut-être pas optimale. En effet, les variations des paramètres écophysiologiques ont une influence sur la valeur du rapport de l’offre sur la demande, et par là sur le choix des paramètres topologiques. Les premiers essais que nous avons faits dans ce sens se sont révélés infructueux, mais sont peut-être à poursuivre.

Les contraintes endogènes de la plante, que nous ne connaissons pas dans cette expérience, ont peut-être une grande influence sur la mise en place des talles. Peut-être les métamères ne peuvent-ils plus porter de talles à partir d'un certain rang? L'identification puis l'introduction dans le modèle d'autres phénomènes qui influent sur le démarrage des bourgeons serait nécessaire.

Des études d'ajustement des paramètres sont en cours sur des riz tallés. Les mesures ont été faites à des stades de développement plus avancés, jusqu'à l'apparition de la panicule, et la récolte. Nous observons que certains talles avortent au moment de la floraison, pour laisser plus de matière aux autres. De tels mécanismes sont encore mal considérés dans le modèle GreenLab (même si une modélisation de la mort des axes en fonction du rapport de l'offre sur la demande est envisagée). Les prendre en compte pourrait apporter des améliorations.

Chapitre 6

Le caféier

Ce chapitre est consacré à l'identification des paramètres cachés du modèle GreenLab sur des caféiers. Les données proviennent d'expériences faites entre septembre 1998 et février 2000 au CIRAD de Montpellier sous la direction de Christian Cilas. Les branches d'un caféier sont progressivement mises en place le long du tronc, et nous cherchons à modéliser ce phénomène dans le cadre du modèle GreenLab par le démarrage des bourgeons axillaires en fonction du rapport de l'offre sur la demande.

6.1 Généralités

6.1.1 Croissance du caféier

Le caféier est un modèle de Roux ([Hallé et al., 1978]) à un ou deux ordres de branchement en général (nous ne nous intéressons qu'à ceux qui ne portent qu'un seul ordre de branches). C'est un arbre à deux âges physiologiques : le tronc est orthotrope alors que les branches sont plagiotropes.

Sa croissance, en zone tropicale, est continue, et un métamère peut apparaître tous les 10 à 30 jours selon les conditions environnementales. Nous définissons une unité de croissance composée d'un seul métamère, qui porte deux feuilles et deux bourgeons axillaires à l'aisselle de celles-ci. Ces bourgeons axillaires ne donnent pas toujours naissance à une branche. Les observations montrent que le jeune caféier ne porte pas de branches. Lorsqu'il atteint une taille suffisante, il commence à porter une puis deux branches par nœud. Ces séries de branches ont été étudiées par des modèles stochastiques (voir [Reffye (de), 1979]). Nous allons chercher à montrer dans la suite du chapitre comment les relations sources-puits peuvent expliquer une partie de ces observations, et tâcher de décrire le comportement d'un tel arbre par le modèle *GL3*.

L'expansion des organes peut durer pendant plusieurs cycles de croissance. Les données dont nous disposons montrent une croissance rapide pendant deux cycles environ, puis plus lente pendant quatre cycles (parfois négligeables). Au delà de cette durée, nous considérons que les organes ont atteint leur taille définitive. Le volume des entrenœuds

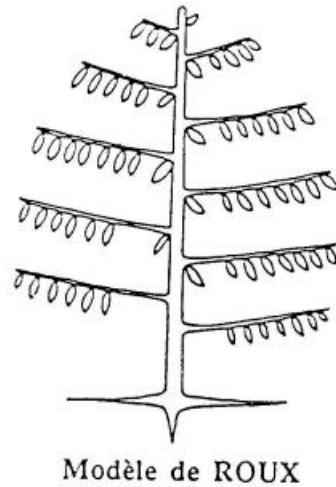


FIG. 6.1 – Schéma botanique d'un modèle de Roux [Hallé et al., 1978]

que nous mesurons est donc le cumul de ces expansions successives, et de la croissance secondaire dont nous serons amenés à évaluer le puits.

6.1.2 Présentation des données

Deux variétés de caféier arabica ont été cultivées en serre : caturra et java. Divers traitements ont été appliqués sur ces arbres :

- ablation d'une feuille sur 2 (P17 à P20)
- ablation d'une branche sur 2 (P13 à P16)
- ablation de toutes les branches (P9 à P12)
- ablation de toutes les branches et d'une feuille sur 2 (P5 à P8)
- croissance libre (témoin, P1 à P4)

Dans chaque cas, deux ou trois plantes ont été régulièrement mesurées (chaque mois pendant les six premiers mois, puis un mois sur deux), et sacrifiées à la fin de l'expérience pour des mesures plus complètes. Les ajustements présentés sont principalement faits à partir des données de la plante en fin de vie. L'intérêt de notre modèle est aussi de pouvoir évaluer en termes quantitatifs les effets de ces traitements.

Nous disposons des données suivantes :

- longueur, diamètre et masse des entrenœuds
- longueur et masse des pétioles
- longueur, largeur et masse des limbes

Nous n'avons aucune donnée sur le système racinaire, que nous ne considérons donc pas, bien que sa masse soit non négligeable. Cela revient à supposer que la proportion de biomasse allouée aux racines est constante au cours de la croissance. Par ailleurs, nous supposons une épaisseur de feuille constante, égale à 0.02 centimètres.

Nous espérons constater la stabilité de certains paramètres, quel que soit le traitement subi par la plante. D'autres en revanche vont sans doute varier pour traduire l'adaptation de la plante en fonction de ses nouvelles contraintes.

6.2 Résultats sur caféiers non branchés

Les caféiers mono-tiges sont obtenus par suppression des bourgeons axillaires à leur apparition. La croissance de ce type de caféier suit donc un modèle de Corner (voir équations du modèle correspondantes au paragraphe 2.3). Nous présentons deux études : une avec conservation de toutes les feuilles, l'autre avec suppression d'une feuille sur deux à son apparition.

6.2.1 Caféier sans ablation de feuilles

Ce caféier, noté $P9$ dans les mesures effectuées, comporte 44 entrenœuds sur la tige principale (donc a grandi pendant 44 cycles de croissance). En fin de vie, 26 feuilles sont encore présentes sur le tronc, ce qui correspond à une durée de fonctionnement des feuilles assez longue pour un caféier : nous la prenons égale à vingt cycles de croissance. Les ajustements sont faits simultanément sur les données de la plante aux cycles 7, 25 et 44. Les allométries des entrenœuds sont déterminées à partir des relations entre les dimensions des derniers entrenœuds, sur lesquels la croissance secondaire est encore peu visible. Nous calculons : $b = 16, \beta = 0.2$ (voir relations définies au paragraphe 1.5.1). Nous supposons que le pétiole et le limbe ont la même fonction de variation de puits. L'étude du profil des masses d'organes le long du tronc montre :

- une augmentation progressive des volumes entre les positions 1 et 12,
- une stabilisation de ces volumes sur les métamères 12 à 32,
- une diminution progressive des volumes jusqu'au métamère le plus haut.

Nous faisons donc l'hypothèse que les premiers métamères subissent les effets du début de la croissance, pendant laquelle le taux de croissance de la plante augmente progressivement. Les données de suivi de croissance permettent de déduire que les six derniers organes sont encore en expansion, ce qui explique les différences de tailles entre un métamère et le suivant. Cependant, nous observons une décroissance de la taille sur les douze derniers (position 33 à 44), ce qui traduit sans doute un phénomène extérieur entraînant une diminution de la production de biomasse. Nous pensons que cela est dû à l'environnement : comme les arbres poussent en serre, dans des pots, il est possible que les racines aient du mal à grandir et à capter les ressources à partir d'une certaine taille. Une modélisation de l'environnement ($E(n)$) par une suite décroissante pourrait donner des résultats plus précis. Mais nous manquons d'informations pour définir une telle suite, et nous supposons par défaut l'environnement constant ($\forall n, E(n) = 1$).

A cause de l'effet de la graine, le premier entrenœud est bien plus grand que les suivants. Nous ne le prenons pas en compte lors des ajustements. En effet, la différence

observée entre la première unité de croissance et les suivantes n'est pas bien modélisée dans le modèle GreenLab, et cela entraîne des perturbations dans la minimisation de la fonction de coût. Par conséquent, la masse de la graine obtenue ici par ajustement est plus faible que la valeur réelle. Nous voyons que la masse des entrenœuds décroît légèrement pendant les quatre premiers cycles, ce qui nous incite à autoriser la graine à se vider pendant quatre cycles. Les cernes sont considérés comme un compartiment dont le puits est une fonction linéaire de pente x^c de la biomasse (voir paragraphe 2.2.4). Les paramètres que nous avons obtenu par minimisation de la fonction coût sont donnés dans le tableau 6.1 :

Graine	Q0	0.59
Résistances	R1	40.26
	R2	4.41
Puits	pa	1
	pe	1.02
	xc	0.22
	pp	0.06
Expansion feuille	aa	3.98
	ba	1.
Expansion entrenœud	ae	1.22
	be	1
Expansion pétiole	ap	3.98
	bp	1

TAB. 6.1 – Paramètres du caféier non branché avec deux feuilles par métamère

Comme $\frac{a}{a+b}$ est proche de 1, cela signifie que l'expansion est assez lente pendant six cycles, et non pas groupée sur les deux premiers cycles, comme les données de suivi auraient pu le faire croire.

Sur la visualisation de la plante (figure 6.2), les feuilles jaunes sont celles qui sont déjà mortes, et les feuilles vertes sont encore actives. Le profil foliaire correspond à l'évolution de la biomasse.

Nous présentons sur les figures 6.2 et 6.3 les résultats des ajustements. Les différentes courbes correspondent aux comportements des caféiers âgés de 7, 25 et 44 cycles. Les profils globaux sont assez bien reproduits mais les ajustements ne donnent pas des résultats très précis. Cela est en partie dû aux effets des aléas et variations locales, plus importants sur une plante de cette envergure, que sur des petites plantes agronomiques. De plus, certaines données peuvent sembler étranges, comme par exemple les masses des organes aux positions 18, 19 et 20 qui sont sensiblement plus faibles que les autres. Nous n'avons pas assez d'informations pour en déterminer les raisons, qui pourraient être des stress extérieurs. Comme nous cherchons à reproduire un comportement

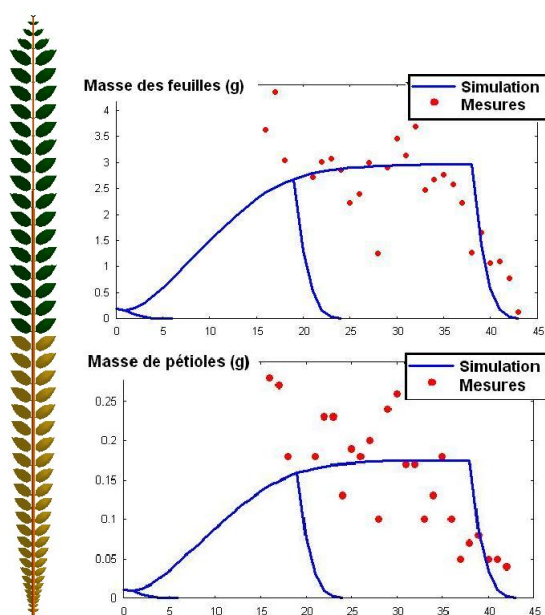


FIG. 6.2 – Caféier non branché sans ablation des feuilles

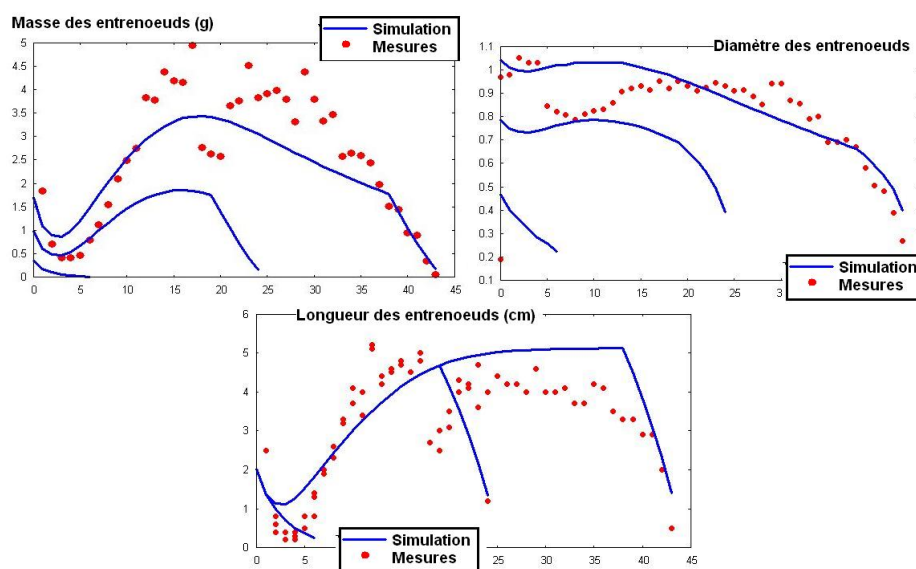


FIG. 6.3 – Résultats sur les entrenœuds chez le caféier non branché sans ablation des feuilles, mesures fournies par C. Cilas, CIRAD

«moyen» de caféier (en terme prévisionnel par exemple), nous pouvons être assez satisfaits des résultats. Nous notons sur la figure 6.2 que les masses des pétioles semblent assez aléatoires, ce qui peut s'expliquer par des erreurs de précisions sur les mesures, en raison des faibles masses de ces organes.

6.2.2 Caféier avec ablation d'une feuille sur deux

Un traitement a été fait sur le caféier avec suppression des bourgeons axillaires et d'une feuille sur deux. La plante correspondante, notée *P5* dans les expériences, comporte 43 entrenœuds en fin de vie, et 19 feuilles actives, soit moins que la précédente. L'expansion des organes dure pendant six cycles. Le limbe et le pétiole sont supposés avoir la même fonction de variation de puits. Comme dans le cas précédent, les allométries des entrenœuds sont déterminées à partir des relations entre les dimensions des derniers entrenœuds, d'où nous calculons : $b = 11, \beta = -0.1$, ce qui est un peu différent de la plante non branchée avec deux feuilles par métamère. Enfin, nous prenons une masse de graine égale à celle de la plante précédente (paragraphe 6.2.1). En effet, la procédure d'ajustement compense une augmentation de la masse de la graine par une augmentation des résistances. Cela correspond à une plante qui reçoit plus de matière, mais en produit plus difficilement, et peut donner des valeurs proches dans le calcul de la fonction coût. Quand nous ne connaissons pas la masse de la graine, prendre deux valeurs identiques permet de faire des comparaisons plus précises. Les paramètres obtenus sont donnés dans le tableau 6.2 :

Graine	Q0	0.59
Résistances	R1	53.74
	R2	2.23
Puits	pa	1
	pe	0.4
	xc	0.04
	pp	0.05
Expansion feuille	aa	2.27
	ba	1
Expansion entrenœud	ae	2.1
	be	1
Expansion pétiole	ap	2.27
	bp	1

TAB. 6.2 – Paramètres du caféier non branché avec ablation d'une feuille sur deux, mesures fournies par C. Cilas, CIRAD

Les résultats des ajustements sont montrés sur les figures 6.4 et 6.5. Les plantes obtenues par simulation ont un comportement proche de celles mesurées. Nous constatons encore une baisse dans les masses des entrenœuds des cycles 18 à 20. Cela confirme notre hypothèse de stress extérieur qui aurait influencé la production des deux plantes, et modifie probablement la valeur des paramètres (résistances et puits).

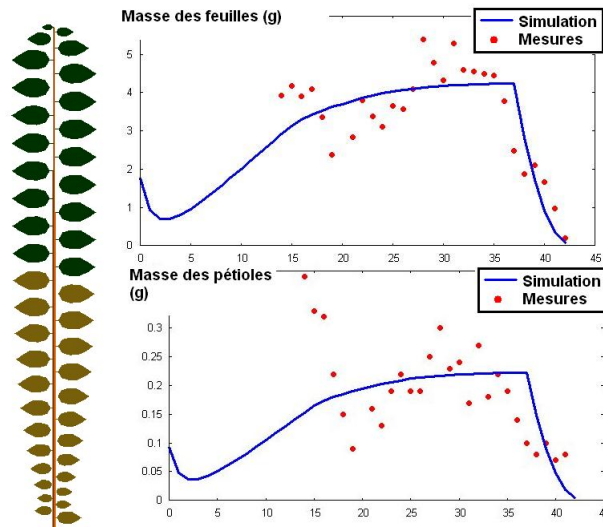


FIG. 6.4 – Caféier non branché avec ablation d'une feuille sur deux

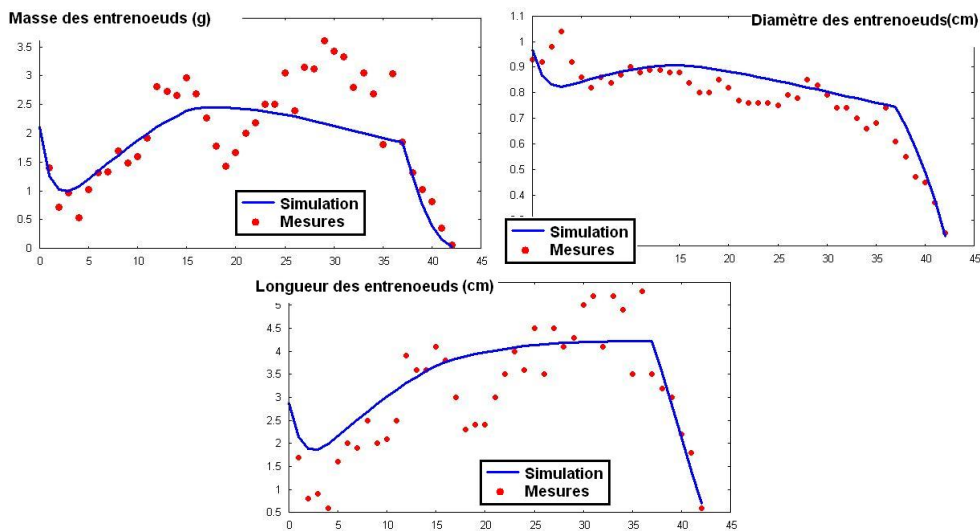


FIG. 6.5 – Résultats sur les entrenœuds du caféier non branché avec ablation d'une feuille sur deux

6.2.3 Comparaison des deux plantes

La comparaison des paramètres obtenus dans l'ajustement des deux plantes permet de comparer leurs comportements, et de noter quelques réactions de la plante à la suppression d'une feuille sur deux. $P9$ désigne la plante avec deux feuilles par métamère, et $P5$ celle chez laquelle une feuille sur deux a été supprimée. Les entrenœuds de la plante $P5$ sont plus légers que ceux de la plante $P9$, ils ont d'ailleurs un puits plus faible (voir tableau 6.3) d'un facteur 2.5. Au sein d'un métamère, la proportion de matière

		Plante P9	Plante P5
Graine	Q0	0.59	0.59
Résistances	R1	40.26	53.74
	R2	4.41	2.23
Puits	pa	1	1
	pe	1.02	0.4
	xc	0.22	0.04
	pp	0.06	0.05
Expansion feuille	aa	3.98	2.27
	ba	1	1
Expansion entrenœud	ae	1.22	2.1
	be	1	1
Expansion pétiole	ap	3.98	2.27
	bp	1	1

TAB. 6.3 – Comparaison des paramètres des deux plantes *P9* et *P5*

allouée à l'entrenœud est proportionnelle à $\frac{1.02}{2 * 1 + 1.02} = 0.29$ chez la plante *P9* et $\frac{0.4}{1 + 0.4} = 0.34$ chez la plante *P5*. Cela relativise l'écart des valeurs de puits obtenues, mais ne suffit pas à le justifier car la compétition n'est pas uniquement interne au métamère mais se situe au niveau global de la plante, et les fonctions de variations de puits ont une grande influence.

Le poids moyen d'une feuille est plus grand dans la plante *P5* : la plante compense la perte d'une feuille en allouant plus de matière à la feuille restante. L'observation des figures 6.2 et 6.4 montre que les feuilles sont plus lourdes dans le premier cas. De plus, lorsque nous comparons les résultats de la simulation réalisée avec les paramètres de la plante *P9* avec le fichier cible de description de *P5*, nous remarquons que la masse et les dimensions des entrenœuds sont relativement bien reproduites, mais les feuilles mesurées sont plus lourdes que celles simulées. Cela confirme l'hypothèse que la plante alloue plus de matière aux feuilles pour compenser la perte d'une feuille.

La plante *P9* est d'ailleurs plus lourde d'environ 30%. Elle a aussi une croissance secondaire plus importante. Nous avons choisi de prendre un compartiment de cerne dont le puits dépend de la biomasse produite. La dépendance linéaire n'est sans doute pas suffisante compte-tenu des écarts de pente que nous avons obtenu dans les deux cas (*5).

Enfin, la résistance *R1* est plus faible pour la plante *P9*. La feuille serait plus efficace. Peut-être est-ce aussi dû à des différences dans les épaisseurs dont nous ne tenons pas compte, car nous ne disposons pas de données correspondantes.

Les dernières feuilles sont petites et des ajustements avec environnement décroissant

pourraient donner de meilleurs résultats. Mais nous aurions besoin de données plus précises sur l'environnement.

6.3 Résultats sur caféiers branchés

6.3.1 Cas témoins de la variété Caturra

Nous étudions dans ce paragraphe un cas témoin, c'est-à-dire que aucun traitement n'est subi par la plante (branchaison libre, toutes feuilles gardées). Nous avons choisi ici d'étudier la plante notée *P3* dans les expériences. Les données de fin de vie ont été mesurées en février 2000, et le suivi de la croissance est fait à partir de septembre 1998 (où le tronc portait déjà sept entrenœuds). Nous en déduisons qu'un métamère est formé environ tous les vingt jours. Comme nous ne disposons pas de données sur la température, nous ne pouvons pas calculer le temps thermique. Nous déterminons la durée du cycle de croissance à partir du phyllochrone, soit vingt jours.

Description de l'architecture

Le tronc est composé de 30 métamères (soit 30 cycles de croissance). Il ne porte pas de branches sur les six premiers métamères, ni sur le neuvième, en porte deux sur les autres, sauf sur le dix-neuvième où il n'y en a qu'une.

Dans le modèle GreenLab, deux branches portées par un même métamère sont supposées identiques. Ce n'est pas le cas chez les plantes réelles où les aléas et les conditions environnementales locales entraînent des disparités entre deux branches de mêmes âges physiologique et chronologique (même si les aléas devraient être moins nombreux en serre qu'en champ). Pour l'ajustement, nous comparons une branche simulée à une branche qui est la moyenne des deux mesurées. Nous déterminons cette branche moyenne en lui attribuant le plus grand nombre d'entrenœud des deux mesures et la masse moyenne des deux branches.

La topologie de la plante est récapitulée dans le tableau 6.4 : numéro et âge chronologique des unités de croissance du tronc, nombre d'unités de croissance sur les deux branches, puis rapport de rythme, déterminé pour la branche la plus longue des deux. C'est le rapport des nombres d'unités de croissance (UC) :

$$rr_i = \frac{\text{Nombre d'unités de croissance sur la branche portée par l'UC } i}{\text{Nombre d'unités de croissance de l'UC } i \text{ au sommet sur le tronc}}$$

Ce rapport est inférieur à 1 car les branches poussent moins vite que le tronc. Dans la simulation, nous prendrons la valeur moyenne de 0.65, et nous ne tiendrons pas compte du ralentissement de la croissance quand le méristème vieillit, ce que nous constatons sur les données.

N° UC	Age UC	Branche 1	Branche 2	Rapport de rythme
7	24	10	7	0.43
8	23	7	10	0.45
9	22	0	0	0
10	21	8	8	0.4
11	20	12	9	0.63
12	19	10	9	0.55
13	18	11	6	0.65
14	17	11	3	0.69
15	16	12	10	0.80
16	15	10	11	0.79
17	14	9	9	0.69
18	13	9	9	0.75
19	12	8	0	0.73
20	11	6	7	0.70
21	10	6	6	0.67
22	9	6	6	0.75
23	8	2	2	0.29
24	7	4	5	0.83
25	6	3	3	0.6
26	5	2	2	0.5
27	4	3	2	1
28	3	1	1	0.5
29	2	1	1	1
30	1	0	0	0

TAB. 6.4 – Récapitulatif de la topologie du caféier P3

Mécanismes de photosynthèse

Le puits des feuilles du tronc est fixé égal à 1. Nous estimons les valeurs des puits des feuilles des branches, et celles des puits des entrenœuds du tronc et des branches. Nous pouvons évaluer des rapports de biomasse

- sur le tronc, les entrenœuds ont pris en moyenne 1.2 fois plus de matière que les feuilles, mais l'écart-type est assez élevé et la croissance secondaire peut fausser les résultats,
- sur les branches (toutes confondues), les feuilles ont pris trois fois plus de matière que les entrenœuds en moyenne ($pe=0.35$).

Il y a de grands écarts de masses entre les dernières feuilles de mêmes âges chronologiques.

Les feuilles font de la photosynthèse sur plusieurs cycles de croissance. Dans nos données, un axe comporte au maximum dix feuilles actives, ce qui correspond à une durée de fonctionnement de sept mois. C'est très inférieur aux observations faites sur les caféiers non branchés (paragraphe 6.2.1 et 6.2.2). Pour les ajustements, nous prenons la valeur moyenne de huit cycles pour la durée de fonctionnement des feuilles. L'expansion des organes est en général assez rapide sur les caféiers, et nous supposons qu'elle dure pendant six cycles de croissance. Comme les rapports de rythme sont modélisés de manière discrète, sur les branches les nouveaux organes n'apparaissent pas à chaque cycle, et, si nous voyons huit feuilles actives, cela signifie que les feuilles fonctionnent réellement pendant $\frac{8}{0.65} \approx 12$ cycles.

Nous partons de ces valeurs initiales évaluées pour ajuster les paramètres, mais les solutions de l'ajustement en sont assez éloignées. Une des raisons en est que les branches n'ont pas toutes le même poids dans la fonction d'ajustement. De plus, les paramètres des fonctions de variations de puits sont difficile à évaluer a priori et ont une grande influence dans le calcul du puits.

Nous négligeons le poids du système racinaire que nous ne connaissons pas. Nous pourrions le prendre en compte si nous disposions des données nécessaires. Nous supposons de même qu'il n'y a pas de fruits (ce qui semble le cas compte-tenu des mesures). Enfin, la hauteur de l'arbre étant de un mètre en fin de vie, les résistances des axes peuvent être supposées négligeables. Ces trois derniers phénomènes ont de l'influence sur l'arbre quand il grandit et pourraient en partie expliquer les diminutions de volumes que nous observons pour les derniers organes.

Allométries

Le modèle proportionnel d'allocation de la matière alloue une certaine quantité de matière aux différents organes, pour lesquels nous devons ensuite calculer un volume. Dans ce but, nous supposons l'épaisseur des feuilles constante et identique pour toutes les feuilles, avec une valeur de 0.02 cm. C'est une valeur arbitraire (mais vraisemblable) car nous n'avons de données que sur le poids des feuilles, et non pas sur leurs surfaces.

Des règles d'allométrie ont été définies pour les entrecœuds dans le paragraphe 1.5.1. Comme ces allométries ne concernent que la moelle, nous calculons les paramètres b et β à partir des mesures faites sur les derniers entrecœuds du tronc, sur lesquels la part de matière due à la croissance secondaire est encore faible. :

- tronc : $b = 15$, $\beta = 0$,
- branches : $b = 40$, $\beta = 0$.

Il y a une forte différence d'allométrie entre le tronc orthotrope et les branches plagiotropes. La quantité de matière allouée aux cernes est déterminée à partir d'un puits qui dépend de la production de biomasse de la plante. La répartition de cette matière sur les axes se fait proportionnellement au nombre de feuilles vues.

Identification des paramètres écophysiologiques

Nous faisons l'hypothèse que le démarrage des branches de caféier n'est possible que si la quantité de matière allouée aux bourgeons dépasse un certain seuil. Nous estimons les paramètres fonctionnels (puits, fonctions de variations de puits, résistances) en fixant la topologie (voir méthode au paragraphe 4.2.2). Dans un deuxième temps, nous estimons les paramètres topologiques à partir du rapport de l'offre sur la demande, en libérant la topologie de la plante. Les paramètres écophysiologiques obtenus sont résumés dans le tableau 6.5 :

Graine	Q0	0.1
Résistances	R1	83.7
	R2	2
Puits tronc	pa	1
	pe	2.31
	xc	0.45
	pp	0.04
Coefficients Puits branches	pa2	0.76
	pe2	0.27
	xc2	1
	pp2	1.5
Expansion feuille	aa	0.58
	ba	1.
Expansion entrenœud	ae	1.91
	be	1
Expansion pétiole	ap	0.81
	bp	1

TAB. 6.5 – Paramètres fonctionnels du caféier branché avec deux feuilles par métamère

Les ajustements sur les longueurs et masses d'entrenœuds du tronc ne sont pas très satisfaisants (voir figure 6.8). Ce peut être dû en partie aux difficultés que nous avons eu à déterminer les relations allométriques, et à l'introduction de rapports de rythme modélisés de manière discrète. Nous n'évaluons pas correctement les effets de ce phénomène sur la croissance, et surtout dans quelle mesure la discrétisation peut entraîner des écarts entre les plantes réelle et simulée. Ce peut être un point à approfondir dans la suite. Les résultats sur les feuilles du tronc sont assez imprécis, mais en partie dû au petit nombre de mesures (voir figure 6.6). Les écarts entre la simulation et les mesures sont représentés sur la figure 6.9. Le numéro de l'axe est celui du métamère qui le porte sur le tronc, le métamère 1 étant le premier apparu. Il n'y a pas d'axes avant le métamère 7. Sur certains axes, nous ne disposons que des longueurs totales, et non pas des masses par entrenœud, ce qui explique que nous ne voyons pas de mesures. Nous

voions que les comportements moyens ne sont pas mal reproduits, mais il existe de gros écarts entre les axes.

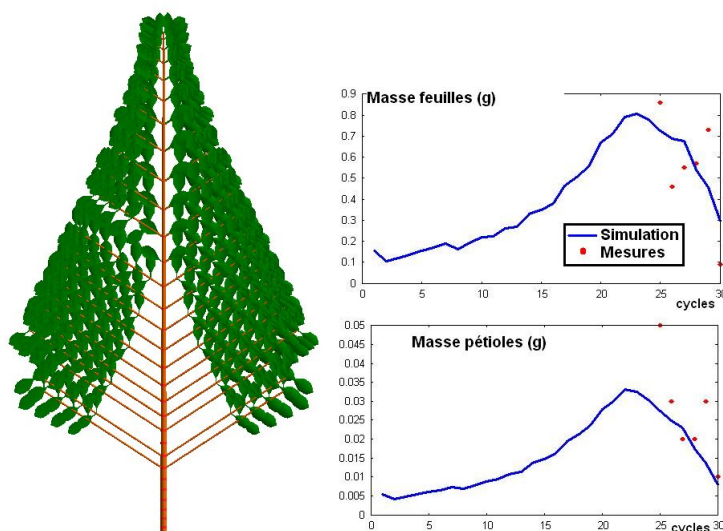


FIG. 6.6 – Résultats sur les feuilles et pétioles du tronc du caféier branché avec deux feuilles par métamère

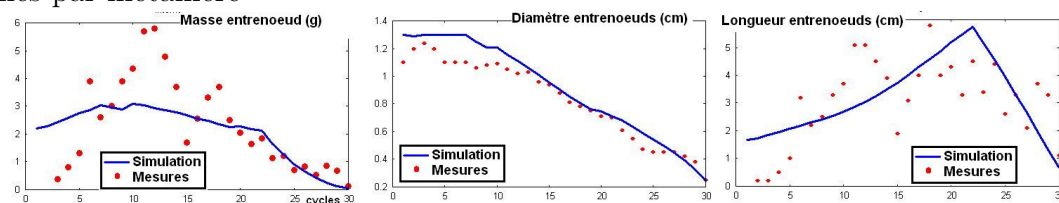


FIG. 6.7 – Résultats sur les entrenœuds du tronc du caféier branché avec deux feuilles par métamère, mesures fournies par C. Cilas (CIRAD)

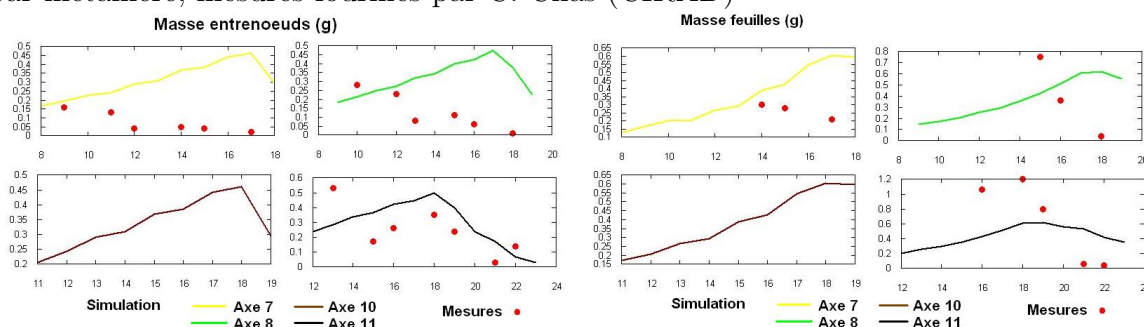


FIG. 6.8 – Résultats sur des branches du caféier branché avec deux feuilles par métamère, mesures fournies par C. Cilas (CIRAD)

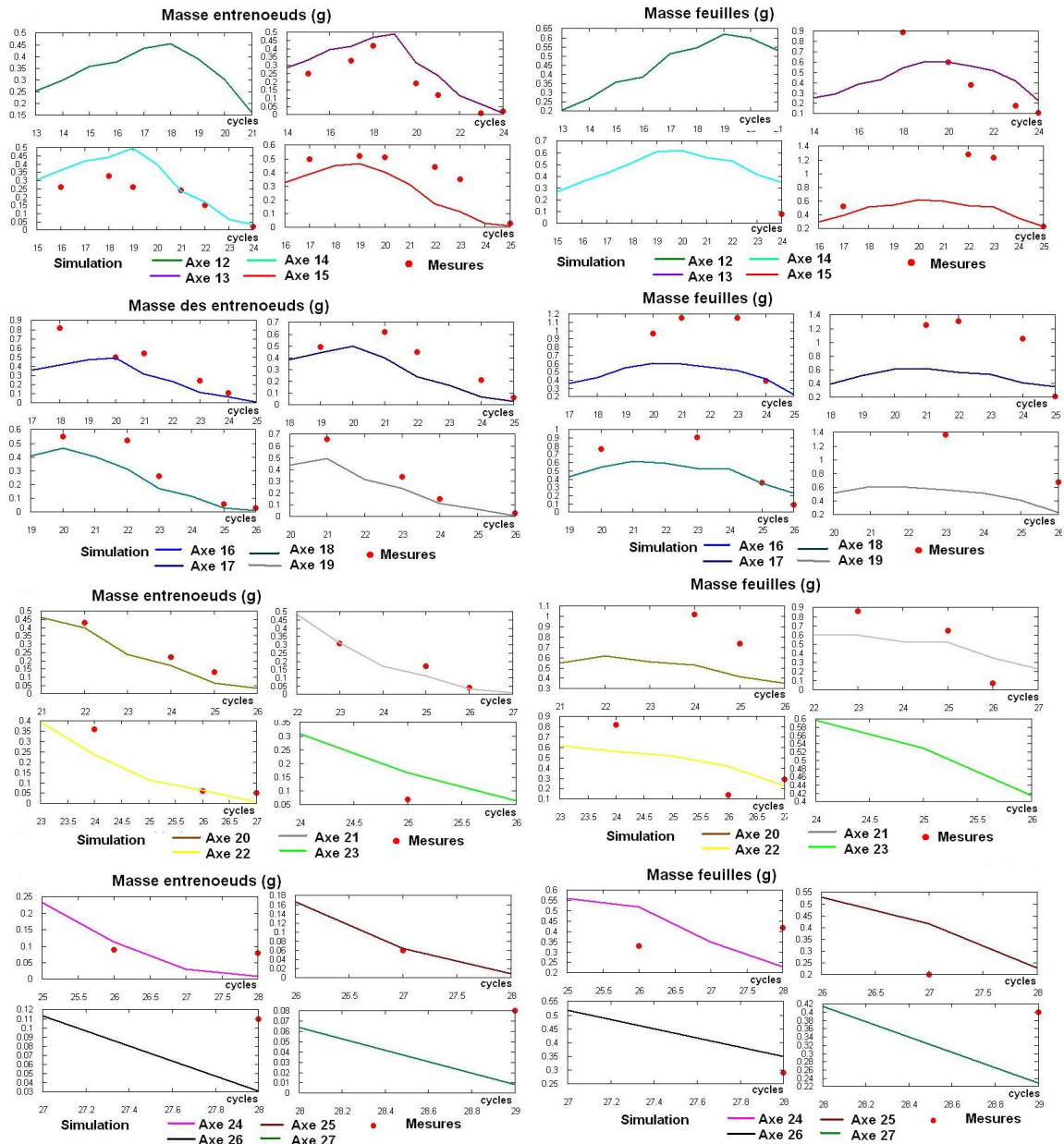


FIG. 6.9 – Résultats sur des branches du caféier branché avec deux feuilles par métamère, mesures fournies par C. Cilas (CIRAD)

Influence du rapport de l'offre sur la demande sur la ramification

Nous montrons l'évolution du rapport de l'offre sur la demande dans la plante à topologie fixée (figure 6.10) avec les paramètres fonctionnels calculés par ajustement (tableau 6.5). Cela permet de déterminer de manière approximative les valeurs des paramètres topologiques, que nous estimons ensuite par ajustement. La fonction coût correspondante compare le nombre de branches par métamère. Il y a deux paramètres à déterminer : la pente a^2 et l'ordonnée à l'origine a^1 de la fonction affine pour le démarrage des axillaires.

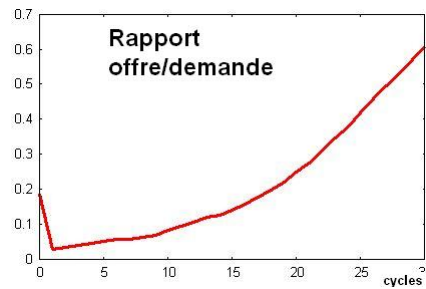


FIG. 6.10 – Rapport de l'offre sur la demande chez le caféier branché avec deux feuilles par métamère

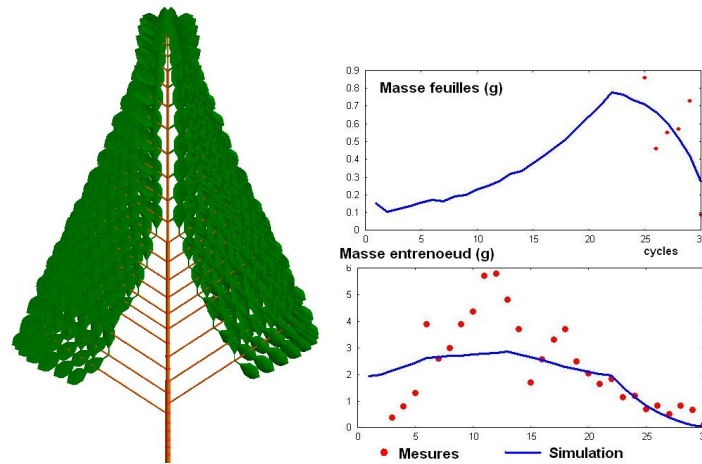


FIG. 6.11 – Caféier branché avec deux feuilles par métamère, ajustement *GL3*

Nous voyons que le rapport de l'offre sur la demande augmente, ce qui justifie une ramification seulement à partir d'un certain cycle. La fonction coût est peu sensible à la variation des paramètres dans un certain domaine. Par exemple, en prenant $a^1 = 0$, nous pouvons faire varier a^2 de 16.7 à 26.2 sans que la valeur de la fonction coût soit modifiée : elle prend la valeur 7, ce qui signifie que 7 branches sont différemment placées

entre les plantes simulées et mesurées. En revanche, $J(a^1, a^2) = J(0, 26.3) = 8$ à cause des discontinuités de cette fonction coût. Le minimum atteint par J est 7, car, en imposant $a^1 > 0$, il est difficile de passer de zéro branche sur le métamère 6 à deux sur le métamère 7 directement, compte-tenu de l'évolution du rapport de l'offre sur la demande. De plus, le fait que le métamère 19 ne porte qu'une seule branche est difficile à approcher par la simulation.

Nous montrons sur la figure 6.11 un exemple de simulation obtenue avec les paramètres écophysiologiques du tableau 6.5 et les paramètres topologiques $a^1 = 0, a^2 = 18$, qui sont ceux donnés par le logiciel.

6.3.2 Caféier branché avec ablation d'une feuille sur deux

Dans ce paragraphe, nous étudions l'effet de l'ablation d'une feuille sur deux, sur un caféier branché (plante numéro *P17*). Nous présentons la topologie de la plante dans le tableau 6.6. Nous supposons que l'expansion dure pendant six cycles de croissance, comme précédemment, et que les feuilles fonctionnent pendant huit cycles.

N° UC	Age UC	Branche 1	Branche 2	Rapport de rythme
9	20	9	0	0.47
10	19	8	0	0.44
11	18	10	0	0.58
12	17	10	8	0.63
13	16	11	11	0.73
14	15	10	9	0.79
15	14	0	0	0
16	13	10	8	0.83
17	12	0	0	0
18	11	5	0	0.5
19	10	7	3	0.78
20	9	7	6	0.88
21	8	6	0	0.86
22	7	4	4	0.67
23	6	2	0	0.4
24	5	4	4	1
25	4	3	3	1
26	3	2	1	1
27	2	1	1	1
28	1	0	0	0

TAB. 6.6 – Récapitulatif de la topologie du caféier branché avec une feuille par métamère

Le rapport de rythme moyen calculé à partir des mesures est de 0.66, soit très proche de

celui de la plante étudiée au paragraphe 6.3.1. Nous observons aussi un ralentissement de la vitesse de croissance du méristème en vieillissant. La mise en place des branches est assez progressive sur cet arbre.

Identification des paramètres écophysologiques

Les paramètres obtenus par minimisation de la fonction coût sont résumés dans le tableau 6.7. Par rapport à la plante du paragraphe 6.3.1 qui porte deux métamères par

Graine	Q0	2.25
Résistances	R1	97.76
	R2	2
Puits tronc	pa	1
	pe	1.14
	xc	0.17
	pp	0.06
Coefficients Puits branches	pa2	1.27
	pe2	0.14
	xc2	1
	pp2	1.13
Expansion feuille	aa	2.9
	ba	1.
Expansion entrenœud	ae	1.69
	be	1
Expansion pétiole	ap	2.9
	bp	1

TAB. 6.7 – Paramètres fonctionnels du caféier branché avec une feuille par métamère

unité de croissance, nous observons que le puits de l'entrenœud est deux fois plus faible ici (sur le tronc comme sur les branches). La comparaison des figures 6.13 et 6.8 montre que les entrenœuds du tronc sont plus légers lorsque le métamère ne porte qu'une feuille. Cette plante va attribuer plus de matière à la feuille qui lui reste. La résistance est plus élevée ici, ce qui traduit une efficacité moindre de la feuille (mais peut être dû à des différences d'épaisseurs). Enfin, la plante a un puits de cerne moins élevé quand elle n'a qu'une seule feuille par métamère.

La figure 6.12 présente des résultats sur les feuilles et les pétioles du tronc, qui ne sont pas très significatifs en raison du petit nombre de données. Les entrenœuds du tronc sont globalement mieux ajustés que dans l'étude précédente (paragraphe 6.3.1). Nous remarquons des fortes discontinuités dans les courbes qui peuvent s'expliquer par deux phénomènes : l'apparition des branches qui entraîne des brusques augmentations de la demande, et la discrétisation des rapports de rythme.

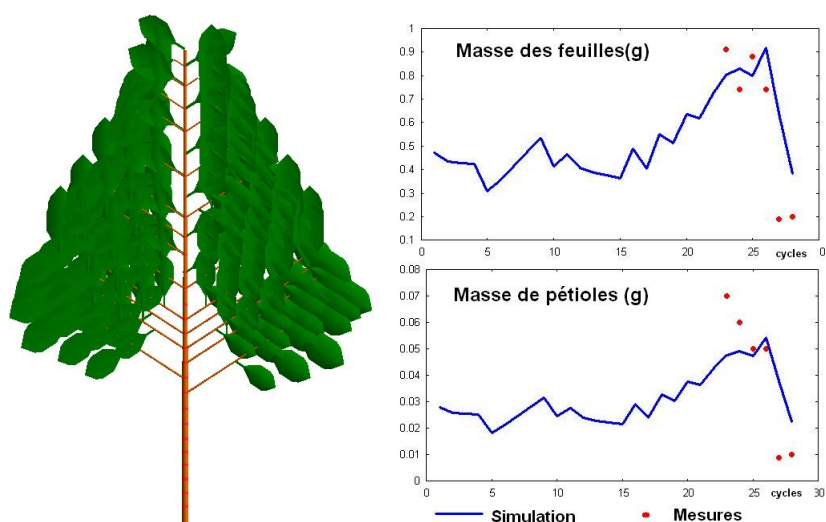


FIG. 6.12 – Résultats sur les feuilles et pétioles du tronc du caféier branché avec une feuille par métamère

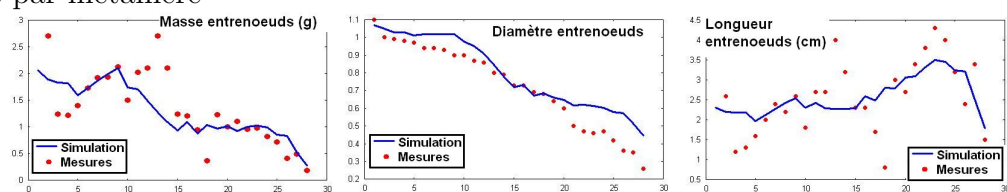


FIG. 6.13 – Résultats sur les entrenœuds du tronc du caféier branché avec une feuille par métamère

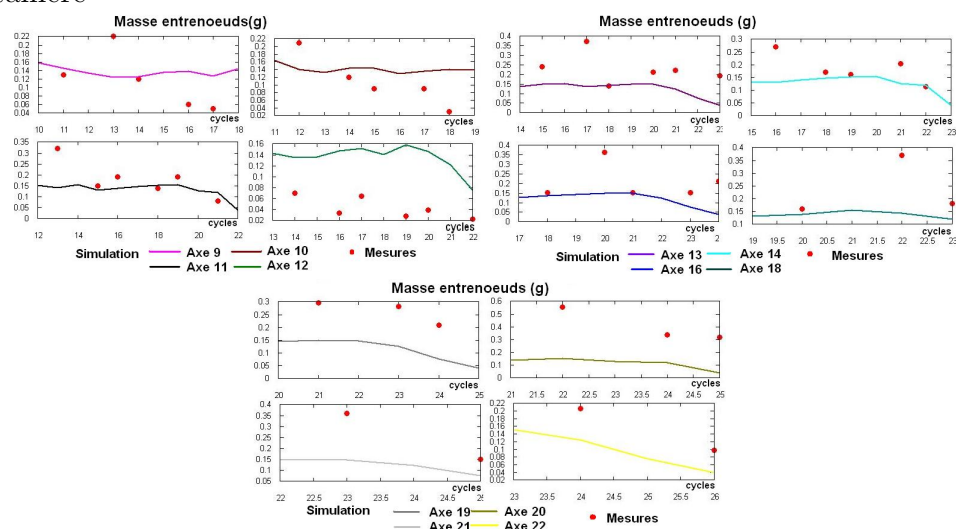


FIG. 6.14 – Résultats sur le caféier branché avec une feuille par métamère

Influence du rapport de l'offre sur la demande sur la ramification

Nous présentons sur la figure 6.15 l'évolution du rapport de l'offre sur la demande dans la plante fonctionnant avec l'ensemble des paramètres écophysologiques trouvés lors de la première étape de la procédure d'ajustement. Comme dans le cas du paragraphe 6.3.1, de nombreux couples de paramètres (a^1, a^2) donnent des résultats satisfaisants. Nous montrons l'exemple d'une plante avec les valeurs (0, 3) sur la figure 6.16.

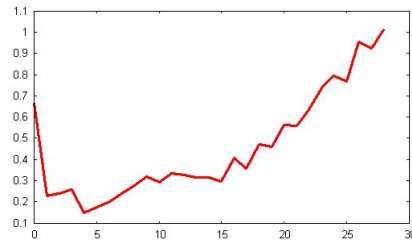


FIG. 6.15 – Rapport de l'offre sur la demande caféier branché avec une feuille par métamère

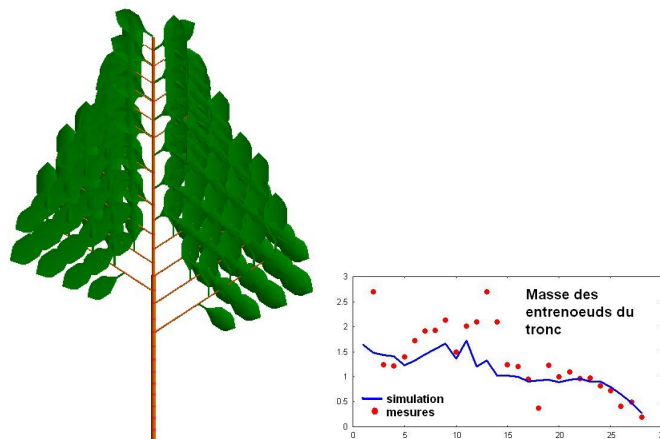


FIG. 6.16 – Caféier branchés avec une feuille par métamère, ajustements des paramètres topologiques

6.3.3 Conclusion

La comparaison de plantes ayant subi divers traitements dans un environnement de croissance assez stable est très intéressant pour la validation des hypothèses du modèle GreenLab.

Le rapport de rythme entre les branches et le tronc semble assez constant, quel que soit le traitement subi par la plante. Nous pouvons aussi remarquer que les plantes non branchées poussent plus vite que les plantes branchées. La vitesse de croissance des différents axes (branches et tronc) dépend peut-être du rapport de l'offre sur la demande. Les plantes monotiges n'ont qu'un seul bourgeon auquel elles peuvent fournir plus de matière que les plantes branchées qui doivent la partager entre un pool de bourgeons.

L'ablation des feuilles produit des effets similaires en terme de paramètres sur les plantes branchées et celles non branchées. Nous en avons noté trois :

- Diminution du puits de l'entrenœud,
- Diminution du puits du cerne,
- Augmentation de la résistance.

Les diminutions des puits des entrenœuds et de la croissance secondaire traduisent une compensation de la perte d'une feuille par une augmentation de la proportion de matière qui est allouée à celle restante. Dans le cas du caféier non branché comme dans celui du caféier branché, l'ablation d'une feuille entraîne une diminution du poids des entrenœuds, beaucoup plus importante que celle du poids des feuilles. La plante qui ne porte qu'une feuille par métamère est plus légère que celle qui en porte deux ; elle produit moins de biomasse.

L'ablation des branches entraîne les variations suivantes sur les paramètres :

- Augmentation de la résistance,
- Augmentation du puits de l'entrenœud et des cernes.

L'augmentation de ces paramètres correspond dans le modèle GreenLab à une diminution de l'efficacité des feuilles. Les caféiers branchés portent beaucoup plus de feuilles que les caféiers non branchés, mais celles-ci ont des volumes bien inférieurs (de l'ordre de cinq fois plus faibles).

Comme nous ne disposons pas de données sur les épaisseurs de feuilles, il est possible que les écarts observés entre les valeurs de résistances soient aussi dus à des différences d'épaisseur. En effet, les équations du modèle ne tiennent compte que du produit $r_1 e$.

Si l'identification des paramètres écophysologiques à topologie fixée donne des résultats assez intéressants, l'estimation des paramètres topologiques est plus difficile, et ne permet que vaguement de reproduire le comportement observé. Nous remarquons que la plante branchée qui n'a qu'une feuille par métamère installe ses branches plus lentement que celle qui a deux feuilles par métamère. Cela correspond au fait qu'elle produit moins de biomasse, et peut donc en fournir moins à ses bourgeons axillaires. Cependant, la comparaison des rapports de l'offre sur la demande est surprenante : ce

dernier est en effet plus élevé pour la plante n'ayant qu'une feuille par métamère. Ceci est dû dans le modèle aux différences des fonctions de variations de puits qui influent sur le puits du bourgeon, dans le cas d'une plante à croissance continue comme le caféier. Le choix de ces fonctions mathématiques pour approcher le modèle ne correspond à aucune réalité physique. Le remplacement de cette «boite noire» par une approche plus mécanique ([Heuvelink et al., 2004]) peut être un axe d'amélioration du modèle. Une autre possibilité serait de substituer au rapport de l'offre sur la demande le rapport de l'offre sur le nombre des bourgeons potentiels, ou d'appréhender différemment ce rapport de l'offre sur la demande. Enfin, une amélioration de la procédure d'ajustement en estimant simultanément les paramètres topologiques et écophysiologiques donnerait peut-être des résultats intéressants.

Globalement, les comportements moyens des caféiers sont bien reproduits, et nous observons une certaine stabilité des effets des traitements sur les paramètres du modèle GreenLab, ce qui valide leur signification. Nous disposons de données similaires sur des caféiers de la variété *Java*, et une comparaison des ajustements des paramètres sur les deux variétés serait intéressante.

Chapitre 7

Le hêtre

7.1 Introduction

Le hêtre est un arbre qui pousse en zone tempérée. Ses cycles sont donc contraints par les rythmes saisonniers : le cycle de croissance de notre modèle est de une année (voir paragraphe 1.2.1). Selon la classification par modèles architecturaux donnée dans [Hallé and Oldeman, 1970], le hêtre suit un modèle de Troll commun (l'appareil caulinaire est constitué par l'empilement d'axes plagiotropes, voir figure 7.1).

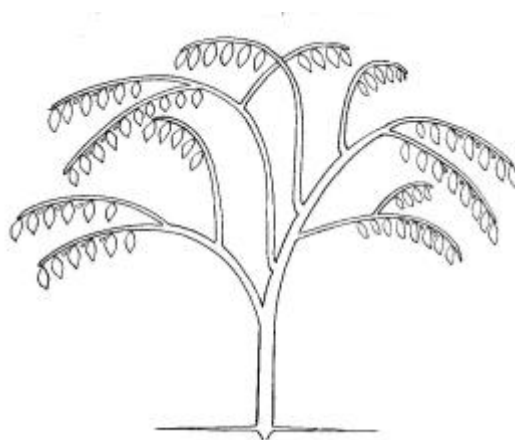


FIG. 7.1 – Schéma botanique du modèle de Troll ([Hallé et al., 1978])

Les bourgeons préformés donnent naissance à des unités de croissance au début du printemps. L'élongation des organes est assez rapide par rapport à la durée du cycle, et les feuilles font de la photosynthèse pendant environ huit mois. Dans certains cas, le hêtre peut faire du polycyclisme : une pousse au printemps et une ou plusieurs pousses d'été ([Nicolini, 1998]). C'est en particulier vrai lorsque l'environnement est très favorable à la croissance de l'arbre. Cependant, nous nous intéressons ici aux jeunes

pousses, et l'hypothèse d'absence de formation de nouveaux organes (voir paragraphe 1.2.1) en cours de cycle est valide.

Le hêtre est un bon exemple de plasticité architecturale : la longueur de l'unité annuelle est variable ([Thiebaut and Puech, 1984]). Dans [Nicolini, 2000], l'auteur décrit les observations qu'il a faites sur des hêtres de différents âges :

L'analyse architecturale des hêtres d'âges différents croissant dans différentes conditions environnementales a montré qu'au cours des premières années de sa vie en clairière, un jeune arbre présente un axe principal constitué d'unités de croissance successives de plus en plus longues (de 5 à 20 centimètres), feuillées (5 à 9 feuilles) et ramifiées à mesure que l'on progresse vers sa partie haute.

Lorsqu'il est plus âgé et plus grand, l'arbre croissant en situation forestière ouverte présente un tronc vertical composé dans sa partie haute d'unités de croissance plus longues (30 à 50 centimètres), plus feuillées (10 à 11 feuilles) et plus ramifiées qu'auparavant [...] Lorsque l'arbre poursuit son développement en milieu ouvert [...] le tronc s'agrandit par l'acquisition d'unités de croissance encore plus longues (60 à 70 centimètres), plus feuillées (12 feuilles environ) que les précédentes. Des branches de même vigueur que celle du tronc se forment alors (réitérations).

Lorsque l'arbre poursuit son développement sous un couvert forestier qui s'épaissit en raison de l'accroissement des houppiers des arbres de la strate supérieure, les unités de croissance supplémentaires qui apparaissent dans la partie haute de son axe principal sont de moins en moins longues, moins feuillées, et moins ramifiées. Les branches formées sont moins vigoureuses, et les plus basses meurent même.

Le comportement du hêtre dépend fortement de l'environnement dans lequel il croît, tant pour la taille des unités de croissance que pour le degré et la vigueur de la ramification. Nous voulons valider par notre expérience l'hypothèse que ces deux mécanismes dépendent du rapport de l'offre sur la demande. Dans le paragraphe 7.3, nous présentons une étude sur des jeunes arbres dont les unités de croissance sont composées de 2 à 5 nœuds) et ne portent pas de branches. Ensuite (paragraphe 7.4), nous montrons les résultats obtenus sur de jeunes hêtres qui ont grandi dans des environnements suffisamment favorables pour pouvoir ramifier. Chez le hêtre, la ramification peut se faire soit en même temps que le porteur, soit un an plus tard, soit avec plusieurs années de retard (démarrages retardés, mais rarement sur des plantes jeunes, [Nicolini, 1998]). Nous choisissons la première hypothèse qui est vérifiée par nos mesures de comptage de nombre d'unités de croissance sur chaque axe.

7.2 Analyse des mesures

7.2.1 Présentation des données

Les hêtres que nous avons mesurés proviennent de forêts du sud de la France (Mont Aigoual). Les mesures ont été effectuées en cours de cycle (juin), et nous pouvions considérer l'expansion des organes du cycle terminée. Selon [Thiebaut and Puech, 1984], «les bourgeons hivernés laissent sur l'écorce des cicatrices caractéristiques visibles pendant une vingtaine d'années, qui permettent de connaître avec précision l'âge des unités de croissance et donc d'étudier le développement du hêtre ». Cela nous a permis de déterminer précisément les âges chronologiques des hêtres récoltés. La diversité des lieux de mesures implique une certaine variété dans les données, et nous espérons pouvoir observer des comportements différents selon l'environnement de croissance des arbres. Nous n'avons pas de mesures précises sur cet environnement que nous supposons constant au cours du temps. Sauf en cas de fort stress climatique, cette hypothèse est raisonnable car les hêtres ont poussé en sous-bois (conditions lumineuses similaires).

7.2.2 Hypothèses de modélisation

Mécanismes fonctionnels

L'expansion des organes étant très courte par rapport à la durée du cycle, nous la supposons immédiate. Les feuilles fonctionnent pendant un cycle.

Nous n'avons pas de données sur la surface des feuilles, mais uniquement sur leurs masses. Nous leur attribuerons donc une épaisseur de 0.02 centimètres, constante dans la plante. L'approximation est sans doute valable sur les petits hêtres. Elle le serait peut-être moins si on considérait des arbres de grandes tailles. En effet, dans [Nicolini and Chanson, 1999], l'auteur étudie les variations des surfaces et épaisseurs des feuilles chez certains hêtres :

A mesure que l'on progresse du bas vers le haut de la couronne d'un hêtre adulte en situation de futaie, l'intensité de la lumière incidente est plus importante. Les feuilles sont aussi de plus en plus épaisses, tandis que leur surface est plus petite.

Compte-tenu de la hauteur des hêtres que nous étudions, nous pouvons considérer les conditions d'éclairement homogènes.

Au sein d'une même unité de croissance, nous observons un gradient croissant dans les surfaces des feuilles. Nous approchons cependant dans le modèle la surface d'une feuille par la moyenne des surfaces des feuilles de l'unité de croissance. Cette approximation est valable pour les petites plantes, car nous pouvons supposer la production proportionnelle à la surface foliaire totale (petites feuilles, peu d'auto-ombrage).

Topologie

Comme nous l'avons déjà dit plus haut, le hêtre est un modèle de Troll dont les unités de croissance sont de tailles variables. Il peut avoir plusieurs ordres de branchement. Cependant, les jeunes hêtres ramifiés que nous étudions n'ont qu'un seul ordre de branchement.

Nous supposons que la biomasse utile de la graine est entièrement allouée à la première unité de croissance. Celle-ci est composée de l'épicotyle, et souvent de feuilles fabriquées en cours de cycles par la photosynthèse des deux premières (polycyclisme). Elle est donc très différente des suivantes, et beaucoup plus grande. Nous ne la prenons pas en compte dans le calcul de la fonction coût.

L'architecture des vieux hêtres est beaucoup plus complexe (polycyclisme fréquent, fortes variations selon les conditions environnementales locales). Il semble pour l'instant prématuré de faire des applications sur de telles architectures dans le modèle GreenLab.

7.3 Hêtres non ramifiés

7.3.1 Données disponibles

Nous avons un lot de neuf plantes âgées de 5 ou 9 ans. Les plantes de ces âges chronologiques forment la grande majorité de notre récolte. Nous nous intéressons particulièrement à la variation des nombres de métamères sur les unités de croissance. Cependant, des hêtres de neuf ans qui ne portent pas de branches ont eu un faible taux de croissance. Leur nombre de nœuds par unité de croissance est petit, et la variation de la taille d'une unité de croissance aussi. Les aléas ont sans doute autant d'impact à ce niveau que l'effet du rapport de l'offre sur la demande.

A partir des mesures des dimensions et masses des derniers entrenœuds, où la croissance secondaire est assez faible pour s'approcher du diamètre de la moëlle, nous avons déduit des paramètres d'allométrie (selon la relation définie au paragraphe 1.5.1) :

- $b = 15$,
- $\beta = 0$

Ces paramètres sont assez constants sur le lot de plantes non ramifiées étudiées.

7.3.2 Ajustement sur les données

Description de la cible

La fonction coût à minimiser est basée sur la comparaison entre une plante simulée par le logiciel et une plante entièrement décrite. Sur cette dernière, nous connaissons, pour chacune de ses unités de croissance :

- Nombre de métamères,
- Masse, longueur et diamètre à la base,

- Masse des feuilles : connue seulement pour la dernière unité de croissance, les autres étant tombées.

Nous connaissons aussi la masse du système racinaire.

Contrairement aux études précédentes (sur le riz au chapitre 5 et le caféier au chapitre 6), nous disposons de très peu de données pour une plante. Par exemple, une plante de neuf ans est décrite par ses huit dernières unités de croissance (4 mesures pour chacune, soit 24 mesures), et la feuille portée, soit 25 données au total. Même si le nombre de paramètres à estimer est faible (de l'ordre de cinq paramètres écophysiologiques, et deux paramètres topologiques selon la définition du paragraphe 4.2.1), le nombre de données disponibles n'assure pas de trouver une certaine stabilité entre les jeux de paramètres de deux plantes distinctes. En effet, il est probable que plusieurs jeux de données donnent des erreurs du même ordre de grandeur. Nous avons donc choisi de déterminer la fonction coût à minimiser comme la somme des fonctions coût de plusieurs plantes, en supposant qu'elles ont le même jeu de paramètres. Leur environnement de croissance peut varier d'une plante à l'autre.

Procédure d'ajustement

Nous faisons un premier ajustement à topologie fixée, c'est-à-dire que la plante obtenue par simulation a le même nombre de métamères par unité de croissance que celle à laquelle elle est comparée. Lorsque l'on cherche à déterminer les paramètres écophysiologiques simultanément pour plusieurs plantes, on oblige chaque plante à suivre la trajectoire topologique de la plante mesurée à laquelle elle est comparée. Les paramètres fonctionnels sont estimés pour ajuster au mieux les mesures à la simulation (en terme de masses et dimensions) :

- Résistance r_1 . La résistance r_2 a une valeur nulle, ce qui correspond à une proportion de biomasse proportionnelle à la surface foliaire : les feuilles sont assez petites pour que l'on puisse supposer la relation entre la production et la surface linéaire. Il y a peu d'auto-ombrage. Si nous cherchons à estimer une valeur de r_2 , nous obtenons une valeur proche de 0.
- Masse de la graine Q^0 ,
- Puits de l'entrecœud,
- Pente de ce puits s'il varie en fonction du rapport de l'offre sur la demande,
- Puits des cernes avec une méthode de pipe model (c'est-à-dire une demande proportionnelle aux nombre de feuilles actives de la plante, soit celles de la dernière unité de croissance),
- Puits des racines (compartiment de puits constant).

Nous calculons de plus la valeur moyenne de l'environnement dans lequel chaque plante a grandi. Le hêtre est considéré dans le modèle comme une plante à croissance rythmique : les métamères sont préformés dans un bourgeon et apparaissent dans la plante après une phase de repos du méristème. Chez les hêtres non ramifiés, seul un bourgeon capte de la matière, nous fixons son puits $p^b = 1$. La matière allouée aux bourgeons (après

répartition entre celui-ci, les cernes et le système racinaire) est distribuée entre les différents métamères de l'unité de croissance.

Dans une deuxième étape, nous fixons les paramètres écophysiologiques à la meilleure estimation trouvée, et nous estimons la valeur des paramètres topologiques en minimisant la fonction coût basée sur la comparaison des nombres de métamères par unité de croissance (voir paragraphe 4.2.2).

Résultats à topologie fixée

Nous présentons dans le tableau 7.1 les paramètres fonctionnels estimés par la méthode des moindres carrés.

Graine	Q0	0.22
Résistances	R1	47.8
Puits feuille	pa	1
Puits entrenœud	pe	0.07
Puits cerne	pc	0.008
Puits racines	pr	0.26

TAB. 7.1 – Paramètres des hêtre non branchés

Le puits du cerne est très petit en comparaison à celui des racines, et celui du bourgeon (fixé à la valeur 1). Peut-être la plante sacrifie-t-elle sa croissance secondaire dans des conditions de croissance assez défavorables ? Nous constatons aussi que le puits d'une feuille est supérieur à dix fois celui d'un entrenœud, ce qui traduit sans doute le fait que la plante tente de se développer mieux en fabriquant de plus grandes feuilles.

Pour cette plante, nous avons testé l'hypothèse d'un puits d'entrenœud fonction de l'offre sur la demande, mais la valeur de la pente de la fonction affine correspondante obtenue par ajustement est nulle. Cela signifie soit que le puits de l'entrenœud ne dépend pas du rapport de l'offre sur la demande, soit que le nombre de données en cours de croissance est insuffisant (notamment les masses des feuilles apparues aux différents cycles) pour estimer un tel paramètre.

La masse de la graine n'est pas une valeur très significative. En effet, nous avons fait l'hypothèse que toutes les plantes ont la même graine, ce qui n'est sans doute pas le cas. Cependant, comme la production de biomasse est proportionnelle à la surface foliaire, les effets de la graine et de l'environnement se compensent (voir études numériques avec $B = 0$ au paragraphe 2.3). L'obtention d'une valeur plus élevée de l'environnement (voir tableau 7.2) peut être due soit à un environnement plus favorable, soit à une graine plus lourde. Les valeurs de l'environnement E sont résumées dans le tableau 7.2. Elle est arbitrairement fixée à une valeur de référence, 1, pour la dernière plante.

Nous constatons que la croissance de la plante est faible. Cela devrait correspondre à un rapport $\frac{E}{A} < 1$ (voir chapitre 2). Vérifions-le sur les paramètres obtenus. La valeur

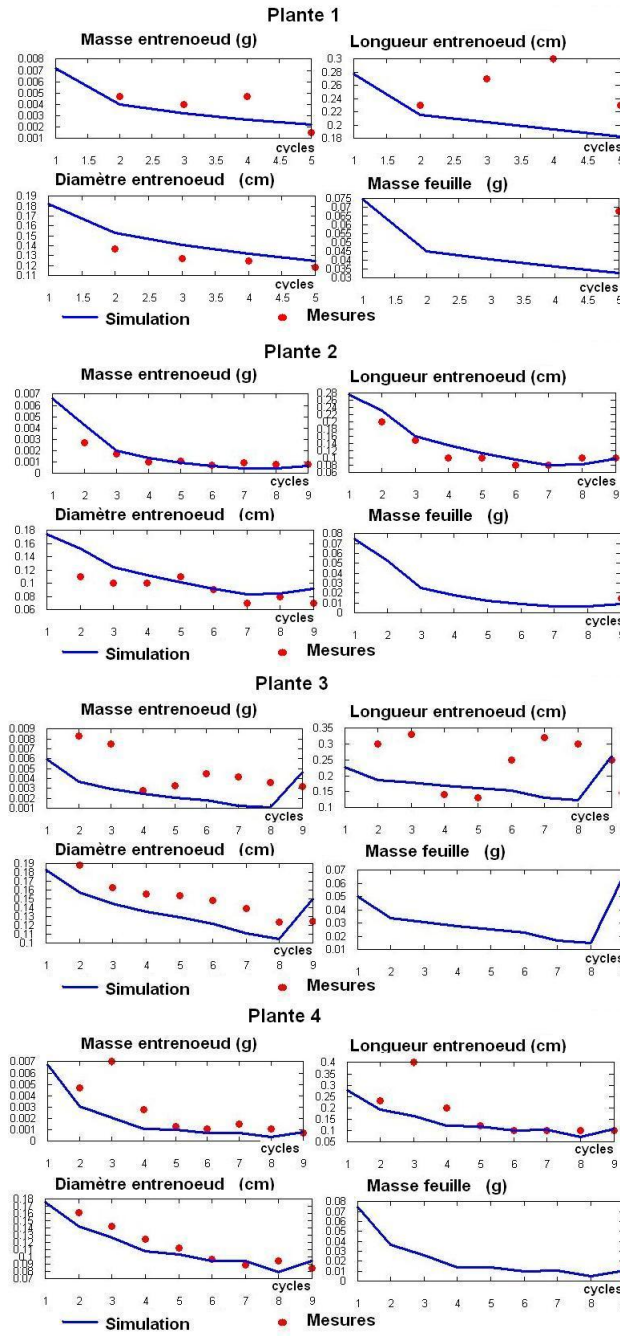


FIG. 7.2 – Résultats sur hêtres non ramifiés, ajustements à topologie fixée (mesures récoltées grâce à l'aide de E. Nicolini, CIRAD)

du paramètre A dans ce cas est $A = \frac{r_1 e(p^a + p^e)(p^r + p^b + r p^c)}{p^a p^b}$. Les paramètres sont

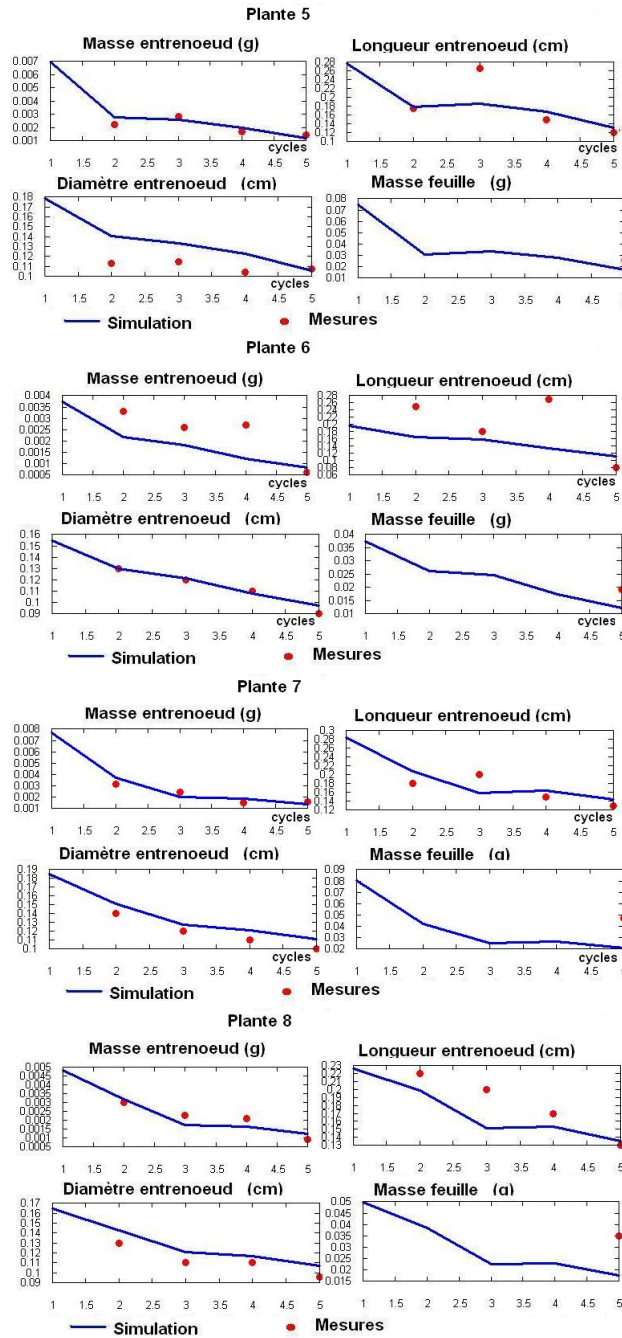


FIG. 7.3 – Résultats sur hêtres non ramifiés, ajustements à topologie fixée (mesures récoltées grâce à l'aide de E. Nicolini, CIRAD)

identiques pour toutes les plantes, mais la demande des cernes dépend du nombre de feuilles actives, qui change d'une plante à l'autre. Comme le nombre de feuilles varie

Plante	Environnement	Rapport $\frac{E}{A}$
1	1.16	0.95
2	0.91	0.75
3	1.19	0.98
4	0.94	0.77
5	1.05	0.86
6	0.91	0.75
7	1.03	0.84
8	1	0.82

TAB. 7.2 – Valeurs des environnements de croissance des hêtres non branchés

entre deux et quatre par métamère, et que le puits des cernes est très faible, les variations de A sont négligeables, et nous pouvons prendre une valeur moyenne de $A = 1.22$. Pour toutes les plantes étudiées, le rapport $\frac{E}{A}$ a une valeur inférieure à 1.

Les figures 7.2 et 7.3 montrent les résultats obtenus par simulation, avec la topologie fixée. Ils sont assez satisfaisants. Nous constatons pour toutes les plantes une baisse des volumes des entrenœuds au cours des cycles, ce qui traduit une décroissance de la vitalité de la plante. Nous remarquons cependant que la plante 3, qui a grandi dans le meilleur environnement, n'est pas très bien ajustée. Le rapport $\frac{E}{A}$ est très proche de 1 pour cette plante, et l'ajustement de cette plante seule fournit des valeurs de paramètres telles que $A = 1.09$, ce qui correspond effectivement à $\frac{E}{A} > 1$. Nous expliquons cela par le fait que, lors de la minimisation de la fonction coût, cette plante est « pénalisée » par les autres plantes qui sont plutôt en décroissance. Nous remarquons d'ailleurs que cette plante a le plus grand nombre de métamères par unité de croissance, ce qui confirme une relation croissante entre la production de biomasse et la taille des unités de croissance.

Résultats avec rétroaction de la photosynthèse sur l'organogenèse

Pour les hêtres non ramifiés, il y a deux paramètres topologiques à estimer : la pente b^2 et l'ordonnée à l'origine b^1 de la fonction affine déterminant le nombre de métamères par unité de croissance en fonction du rapport de l'offre sur la demande. Une méthode de recuit simulée a été employée (voir paragraphe 4.3.2). Il existe un grand nombre de couples de paramètres (b^1, b^2) satisfaisant ces conditions, car la fonction coût ne prend que des valeurs entières. Un nombre infini de couples de variables permet d'atteindre chacun de ses paliers. Nous montrons les résultats obtenus avec $b^1 = 2.8$, $b^2 = 6.8$ (figure 7.4). Nous n'arrivons pas à reproduire correctement le nombre de métamères par unité de croissance de la plante 3 et nous remarquons que les mesures sont toujours supérieures aux résultats de la simulation, sans doute pour les raisons exposées ci-dessus

(les paramètres écophysiologiques de cette plante sont en fait assez loins de ceux trouvés par ajustement simultanée de toutes les plantes).

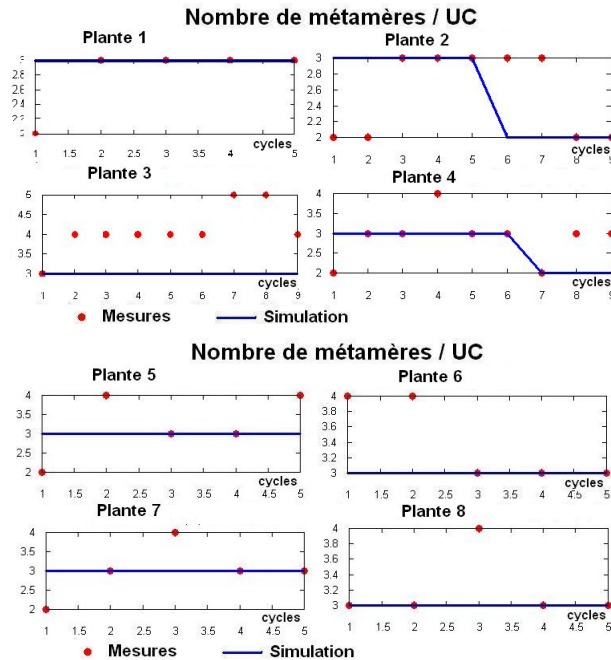


FIG. 7.4 – Résultats sur hêtres non ramifiés (mesures récoltées grâce à l’aide de E. Nicolini, CIRAD)

Le logiciel ne donne pas de meilleure solution pour les écarts entre les nombres de métamères par unité de croissance, c’est-à-dire pas de valeur inférieure atteinte par la fonction coût. Comme le nombre de feuilles produites à chaque cycle influe sur la demande, il serait intéressant de déterminer simultanément tous les paramètres (éco-physiologiques et topologiques). Des problèmes dans les différences d’ordres de grandeur, et de définition d’une matrice commune de poids nous ont empêché de le faire jusqu’à présent.

7.4 Résultats sur hêtres ramifiés

7.4.1 Présentation des données

Dans [Nicolini, 1998], l’auteur décrit l’évolution des unités de croissance du tronc. Celles-ci ne peuvent porter de branches A2 uniquement lorsqu’elles ont atteint une certaine taille (dans son expérience : 4 cm et au moins 4 ou 5 nœuds). L’auteur précise que les

unités de croissance portent leurs branches en haut, et ont souvent des bourgeons qui peuvent rester dormants pendant de nombreuses années.

Dans ce paragraphe, nous nous intéressons à des hêtres de 5 et 9 ans, récoltés aux mêmes lieux que précédemment, mais qui portent des branches. Nous avons sélectionné quatre plantes à étudier. Nous aurions pu les analyser en même temps que les plantes non ramifiées. Cependant, nous avons préféré séparer les lots dans un premier temps. En effet, les plantes branchées ont sans doute grandi dans un environnement plus favorable, ce qui peut avoir une influence sur la valeur des paramètres.

Les mesures des dimensions et masses des derniers entrenœuds nous ont permis de calculer des paramètres d'allométrie (selon la relation définie au paragraphe 1.5.1) :

- pour le tronc :
 - $b = 35$,
 - $\beta = 0$
- pour les branches :
 - $b = 25$,
 - $\beta = 0$

Par rapport aux hêtres non branchés, les paramètres b sont plus élevés (entrenœuds plus longs).

7.4.2 Résultats des ajustements

Identification des paramètres écophysologiques

Les hypothèses concernant les mécanismes fonctionnels sont les mêmes que pour les hêtres non branchés : la demande des cernes est calculée à l'aide du «pipe model», le système racinaire est considéré comme un compartiment de puits constant. L'épaisseur des feuilles est supposée constante, égale à 0.02 cm . Comme le paramètre $r_2 = 0$, la production de la plante est proportionnelle à sa surface foliaire (voir équation 2.16). Les équations du modèle montrent que, pour des plantes jeunes, il y a une compensation entre la masse de la graine, la résistance, le puits du système racinaire et l'environnement. Le calcul de la fonction coût peut donner des résultats aussi satisfaisants en terme d'erreur, avec des jeux de paramètres différents. Nous avons donc choisi de prendre des masses de système racinaire et de graine proches de ceux des hêtres non branchés, pour faciliter les comparaisons.

Comme le calcul de la demande est relatif (la valeur du puits d'un organe n'a de sens que en comparaison avec les autres organes en compétition), nous devons fixer certaines valeurs de référence : puits des feuilles qui sont en compétition avec les entrenœuds au sein du métamère : $pa1 = 1$, $pa2 = 1$, puits du bourgeon terminal du tronc, qui entre en compte dans la demande totale (cernes, racines, bourgeons) : $pb1 = 1$. Les paramètres obtenus sont résumés dans le tableau 7.3.

La valeur de résistance r_1 obtenue est deux fois plus faible que celle des hêtres non branchés, ce qui traduit une plus forte efficacité dans la production de biomasse des

Graine	Q0	0.22
Résistances	R1	27.02
Puits racines	pr	0.25
Tronc		
Puits bourgeon	pb1	1
Puits feuille	pa1	1
Puits entrenœud	pe1	0.12
Puits cerne	pc1	0.1
Branches		
Coefficient Puits bourgeon	pb2	0.3
Coefficient Puits feuille	pa2	1
Coefficient Puits entrenœud	pe2	0.5
Coefficient Puits cerne	pc2	0.2

TAB. 7.3 – Paramètres des hêtre ramifiés

feuilles. En fixant ce paramètre à une valeur proche de celle obtenue au paragraphe précédent, la minimisation de la fonction coût se fait par une augmentation des valeurs des paramètres d’environnements. Cela correspond à notre hypothèse : une plante porte d’autant plus de branches que son environnement est favorable. Le puits des entrenœuds est aussi plus important que pour les hêtres non branchés. Cela peut correspondre à une hypothèse que nous n’avons pas pu vérifier sur le lot de hêtres sans branches : le puits de l’entrenœud dépend de la biomasse disponible (voir paragraphe 1.7.2). De même, la croissance secondaire a aussi une demande beaucoup plus forte pour les plantes ramifiées que pour celles non ramifiées.

La figure 7.5 montre les résultats obtenus sur les troncs des hêtres ramifiés. Les masses des feuilles sont toujours sous-estimées. Les ajustements ne sont pas très satisfaisants pour la plante 4, mais, comme au paragraphe 7.3, cette plante est celle qui possède le meilleur environnement (voir tableau 7.4), ce qui peut expliquer que son comportement est plus différent des autres plantes. C’est la plante la plus branchée : âgée de cinq ans, elle porte deux branches sur les deuxième et troisième unités de croissance, et une sur la quatrième.

Plante	Environnement
1	0.73
2	0.78
3	0.67
4	1

TAB. 7.4 – Valeurs des environnements de croissance des hêtres ramifiés

Nous représentons sur la figure 7.6 un hêtre de 9 cycles qui porte deux branches. C’est

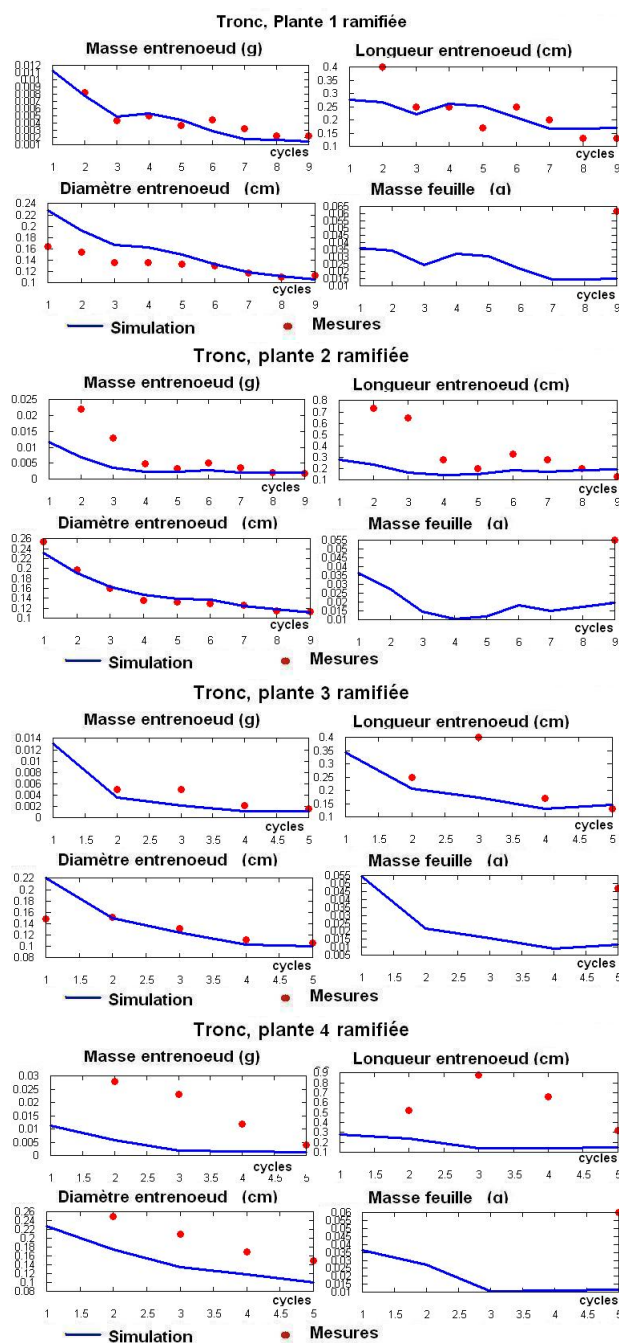


FIG. 7.5 – Résultats sur les troncs de hêtres ramifiés, ajustements à topologie fixée (mesures récoltées grâce à l'aide de E. Nicolini, CIRAD)

la plante que nous avons nommé 1.

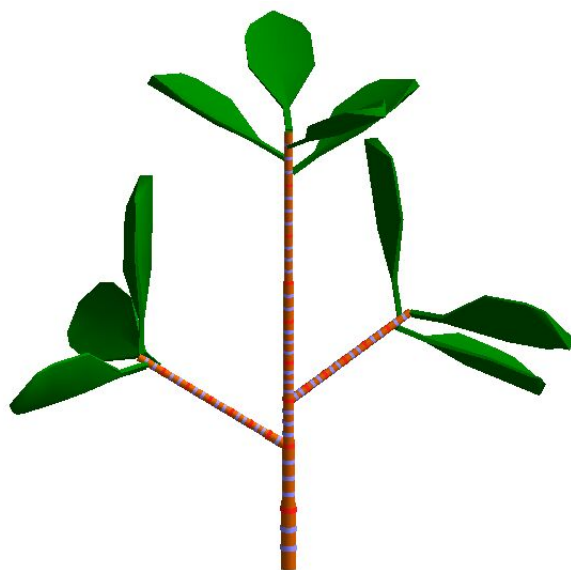


FIG. 7.6 – Exdemple d'un hêtre ramifié

Identification des paramètres topologiques

Nous cherchons à déterminer les paramètres topologiques de la plante en fixant les paramètres fonctionnels aux valeurs du tableau 7.3. Il y a six paramètres à identifier : pente et ordonnée à l'origine pour le calcul du nombre de métamères par unité de croissance sur le tronc et sur les branches, et pour le calcul du nombre de branches par unité de croissance.

Les résultats obtenus ne sont pas très satisfaisants, en particulier pour la mise en place des branches (voir figure 7.7 et paramètres dans le tableau 7.5). L'utilisation d'une méthode heuristique ne garantit pas que l'ensemble trouvé soit le lieu du minimum global de la fonction coût.

Tronc		
Démarrage axillaire	a^1	1.8
	a^2	6
Nombre de métamères par unité de croissance	b^1	0.2
	b^2	7
Branches		
Nombre de métamères par unité de croissance	b^1	1
	b^2	3

TAB. 7.5 – Paramètres topologiques des hêtre ramifiés

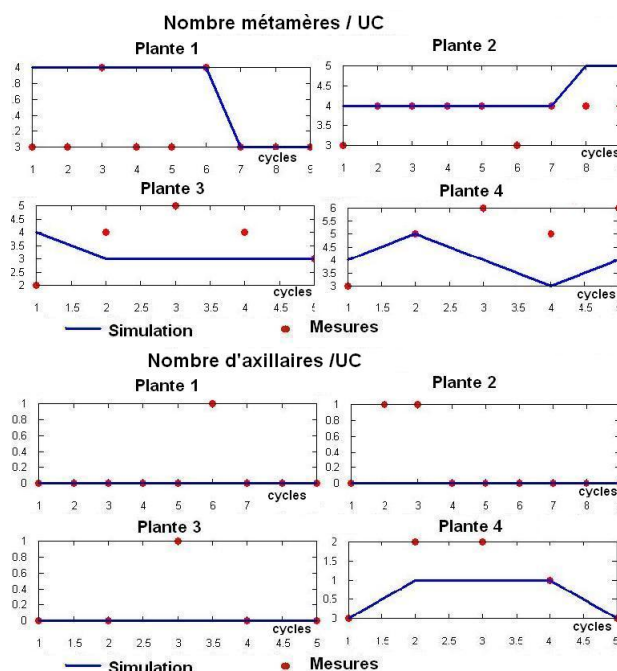


FIG. 7.7 – Nombre de métamères et d'axillaires sur les hêtres ramifiés

7.5 Conclusion

Les ajustements des plante à topologie fixée donnent des résultats intéressants, principalement en ce qui concerne les plantes non branchées. Nous constatons que, de manière globale, l'environnement a une forte influence sur la croissance. La comparaison entre les deux lots de hêtres (branchés ou non) montre que, de manière qualitative, les plantes qui ont grandi dans un environnement plus favorables (et ont un rapport de l'offre sur la demande plus élevé) :

- portent plus de branches,
- ont des unités de croissance plus grande,
- allouent plus de matière aux entrenœuds en comparaison aux feuilles,
- ont une croissance secondaire plus forte.

Cependant, de manière quantitative, l'ajustement des paramètres topologiques n'est pas très satisfaisant. Nous y voyons trois explications possibles.

Soit le choix du rapport de l'offre sur la demande comme variable de contrôle ou l'utilisation d'une fonction affine ne sont pas appropriés pour des plantes telles que des hêtres. La notion de seuil de matière à dépasser pour créer un métamère supplémentaire est peut-être à compléter.

Soit les interactions entre les paramètres écophysiologiques et les paramètres topologiques sont trop fortes pour pouvoir déterminer séparément les valeurs deux ensembles de paramètres.

Enfin, la dernière hypothèse que nous avançons est que les aléas ont à ce niveau autant d'influence dans la croissance que le rapport de l'offre sur la demande. En effet, nous constatons que la tendance globale est respectée, mais pas les observations précises. Le modèle semble qualitativement correct, mais pas quantitativement. Nous supposons que les mesures que nous faisons sont une réalisation d'une loi stochastique, dont les paramètres (moyenne, variance) dépendraient du rapport de l'offre sur la demande. L'implémentation d'un tel modèle est envisagé dans le cadre de GreenLab, par combinaison des modèles notés *GL2* (voir paragraphe 1.6) et *GL3*, et pourraient permettre de mieux appréhender les applications.

Des expériences précises pourraient être menées afin de valider le modèle. Il est dans ce cas nécessaire de contrôler parfaitement l'environnement, qui a une grande influence sur la croissance des jeunes plantes, et donc effectuer les expériences en pépinière par exemple. Une suggestion est de regarder l'effet de l'ablation des bourgeons sur la taille des unités de croissance. En effet, supprimer les bourgeons entraîne une augmentation directe de l'offre sur la demande par allocation de toute la matière au bourgeon restant. Nous regarderions aussi le puits des entrenœuds. Si les unités de croissance sont plus grandes, elles partagent sans doute la matière entre bois et feuilles en allouant plus au premier. Nous pourrions aussi comparer la croissance secondaire de la plante monocaule ainsi formée à celle de la plante témoin, branchée.

Conclusion

Les travaux de cette thèse ont porté sur l'étude des phénomènes d'interactions entre la croissance et le développement d'une plante et leur modélisation dans le cadre de GreenLab. Ce modèle discret de croissance de plante est générique ; il a pour vocation de modéliser aussi bien le comportement de petites plantes agronomiques que de grands arbres. Cela explique pourquoi nous avons tâché d'introduire ces interactions de la manière la plus générale possible. Nous les avons situés à trois niveaux principaux dans la plante :

- le niveau de métamérisation des unités de croissance,
- les seuils de démarrage des bourgeons,
- la durée de vie des organes : feuilles, fruits, et durées de vie des axes engendrés par les bourgeons.

Pour les mettre en place dans le modèle, le pas de temps du modèle GreenLab, appelé cycle de croissance, a été détaillé en petites étapes fictives qui permettent le calcul de la topologie de la plante en fonction de la quantité de biomasse disponible. Nous avons évalué différents niveaux d'action des interactions (compétition entre les bourgeons puis entre les organes préformés dans ces bourgeons), ainsi que des priorités. Des relations ont ensuite été définies pour déterminer de manière quantitative dans la plante les effets de la croissance sur le développement. Après cet effort de modélisation des phénomènes, nous avons traduit le modèle sous la forme d'un système dynamique discret. L'introduction des équations d'interaction entre l'organogenèse et la photosynthèse nous a permis de valider le choix du rapport de l'offre sur la demande comme variable de contrôle des différents phénomènes. Celui-ci est en effet un facteur représentatif de la compétition interne entre les organes d'une plante. S'il est suffisamment élevé, les organes peuvent se développer sans se gêner mutuellement. L'implémentation des phénomènes d'interaction a donné lieu à la version nommée *GL3* du modèle et implémentée dans le logiciel *Digiplante* développé à l'Ecole Centrale de Paris.

Les études de comportements faites sur quelques modèles de plantes nous permettent de valider les hypothèses faites et de contrôler les résultats fournis par le logiciel. Nous avons mis en évidence des paramètres essentiels dans la croissance comme la valeur des résistances hydrauliques qui conditionnent le bon développement d'une plante dans son environnement. Les fonctions de variations de puits ont une influence sur la compétition entre les organes, qui se voit par exemple sur l'apparition de rythmes dans la

fructification. Des étapes distinctes ont pu être identifiées dans la croissance : formation de la première branche, apparition des fruits,... Elles ont pu être formalisées par des conditions sur les paramètres. L'étude de plantes simples autorise une meilleure compréhension de ces phénomènes, et permet de mieux appréhender l'effet des différents paramètres. Ceux-ci, en petit nombre dans le modèle, permettent, par l'intermédiaire du rapport de l'offre sur la demande, de contrôler les différentes phases de la croissance (phase d'installation, phase linéaire, et phase de vieillissement). Une bonne prise en main du modèle permet de comprendre les effets des variations des paramètres et de reproduire divers comportements de plantes observés. Nous pouvons déduire de l'évolution du rapport de l'offre sur la demande les valeurs des paramètres entraînant le comportement souhaité, et contrôler les différents phénomènes apparaissant au cours de la croissance.

Quelques applications du modèle ont été présentées dans la deuxième partie de ce rapport. Elles ont été choisies pour étudier les interactions entre l'organogenèse et le développement dans certains cas particuliers. Nous souhaitons tester sur le riz la modélisation du démarrage et de la taille des talles en fonction du rapport de l'offre sur la demande. De même, le caféier présente un bon exemple de mise en place progressive de la ramification, lorsque le taux de croissance de la plante augmente. Enfin, le hêtre a été choisi pour sa plasticité architecturale, tant au niveau de la taille de ses unités de croissance que du nombre de branches portées. Les résultats obtenus sont satisfaisants en ce qui concerne l'identification des paramètres écophysologiques, qui régissent les mécanismes de production et de matière dans la plante, lorsque nous fixons l'architecture de la plante simulée à celle de la plante observée. L'ajustement du modèle pour déterminer des paramètres topologiques donne des résultats plus contrastés. En effet, si l'effet global qualitatif des interactions entre la photosynthèse et l'organogenèse est bien reproduit dans notre modèle, la comparaison précise entre les résultats du modèle et les plantes réelles reste difficile. Plusieurs explications à cela peuvent être avancées.

Tout d'abord, certaines de nos données sont incomplètes ou peu fiables. Nous supposons par défaut l'environnement constant au cours du temps, alors que ses variations, que nous ne connaissons pas, ont une grande influence sur le comportement de la plante. Cela peut être résolu par estimation des valeurs prises par l'environnement aux différents cycles, qui seraient alors considérées comme des «paramètres cachés» du modèle. Des études ont été commencées dans ce sens.

De plus, l'effet des aléas a une place importante dans la croissance d'une plante, et ce d'autant plus lorsque nous considérons des grandes plantes (caféiers de trente cycles), ou des plantes qui ont poussé en environnement ouvert (hêtres en forêt). Ce problème peut être résolu par la combinaison des modèles *GL2* et *GL3*, c'est-à-dire un modèle stochastique de croissance où les lois peuvent varier en fonction du rapport de l'offre sur la demande. Nous pourrions considérer que la topologie de la plante est la réalisation d'une loi aléatoire dont les paramètres dépendent du rapport de l'offre sur la demande.

La moyenne de cette loi serait par exemple une fonction croissante de l'offre sur la demande. Une autre possibilité est d'envisager les observations topologiques comme des résultats de la somme d'une fonction affine du rapport de l'offre sur la demande et d'un terme d'erreur, qui reste à définir. La mise en place d'un tel modèle offre de nombreuses perspectives intéressantes, mais nécessite un bon contrôle du moteur de croissance.

Enfin, une part de ces difficultés peut être due aux insuffisances de notre modèle. Le choix de nos hypothèses, comme par exemple celui d'une fonction affine ou le fait que tout est décidé à l'initiation de l'organe, est peut-être mal adapté à la représentation de certains phénomènes. Il est probable que, sur certaines plantes, la durée de vie d'une branche soit remise en cause à chaque cycle, en fonction de la compétition entre tous les axes. D'autres choix de modélisation tels que la discrétisation des rapports de rythme ou la définition d'un puits de bourgeon sont à revoir en évaluant leur impact sur le résultat d'une simulation.

Des applications sont en cours sur les effets des interactions entre la croissance et le développement dans une plante au niveau de la durée de vie des organes. Sur le tournesol, nous disposons de données détaillées des mesures de durées d'expansion des organes ont été faites, avec le constat que celles-ci sont d'autant plus grandes que l'organe est apparu tard dans la plante. Cette augmentation se produit en même temps une augmentation du rapport de l'offre sur la demande.

Dans une optique d'amélioration des applications, il serait important de définir des expériences précises à mener, qui permettraient de valider quantitativement le choix de certaines hypothèses. La suppression de certains organes par exemple devrait entraîner une diminution de la demande, et par là une augmentation du rapport de l'offre sur la demande que nous pourrions tester sur la durée de vie des organes apparaissant juste après. Ou encore, nous pouvons observer si la suppression des bourgeons axillaires d'un jeune arbre entraîne une augmentation de la taille des unités de croissance, en comparaison notamment à un témoin à croissance libre. De même, la suppression de feuilles, qui induit une diminution du rapport de l'offre sur la demande, entraîne-elle, et dans quelle mesure, une diminution de la charge en fruits d'une plante ou de la ramification ? Un bon contrôle de l'environnement est nécessaire dans ce type d'expériences, pour que l'hypothèse d'un environnement constant E soit validée. Dans le cas contraire, il faut connaître les effets des variations observées de cet environnement sur la croissance pour le distinguer des effets des compétitions internes dans la plante. L'ombrage par exemple n'agit pas uniquement sur la quantité de biomasse produite, mais aussi sur les allométries des organes, ou sur la floraison (plantes à jours courts ou longs).

La validation d'hypothèses pour l'instant théoriques permet d'affiner progressivement les choix. Ces derniers peuvent dépendre du type de plante étudié. Nous constatons donc qu'un grand nombre d'expériences est nécessaire, pour valider les différents points du modèle, en tâchant d'en séparer les effets sur les plantes, c'est-à-dire n'étudier que la ramification ou que la fructification. L'étude des alternances de cycles végétatifs et fructifères peut aussi donner des résultats intéressants.

Un des points essentiels de ces applications est de pouvoir mener à terme des expériences agronomiques virtuelles fiables. Il est donc important de pouvoir tester la stabilité des paramètres d'une plante à l'autre et de savoir expliquer puis modéliser les écarts observés. Pour cela, une automatisation des procédures d'ajustement peut être utile. Actuellement, une bonne connaissance du modèle et un certain savoir-faire sont nécessaires pour trouver une ensemble de paramètres solution de la minimisation de la fonction coût. De plus, comme nous le précisons dans la dernière partie, une procédure d'ajustement simultanée de tous les paramètres (topologiques et écophysiologiques) permettrait de mieux contrôler les variations parallèles de ces différents paramètres, et d'obtenir des résultats plus satisfaisants. Pour cela, une analyse de la sensibilité du modèle aux différents paramètres apporterait une grand aide.

Un autre point d'amélioration est l'étude des effets des variations des conditions environnementales sur la croissance d'une plante. Si certains phénomènes ont été intégrés dans le modèle, notamment par l'intermédiaire des interactions entre la photosynthèse et l'organogenèse, de nombreux ont été négligés jusqu'à présent. C'est le cas des variations des allométries des entrenœuds en fonction de l'intensité lumineuse reçue par la plante. Une description plus précise des effets de l'environnement sur la croissance nous permettra de faire des interpolations entre deux expériences, et de prédire ainsi la réponse d'une plante à un environnement intermédiaire. Une des applications consiste en l'optimisation et la gestion des ressources. Si des travaux ont été commencés dans ce sens, il reste de nombreuses applications intéressantes à étudier.

Dans le cadre de GreenLab, nous cherchons à modéliser au mieux la croissance d'une plante isolée. Des études sont en cours pour modéliser les interactions entre les plantes au sein d'un peuplement. L'effet des interactions entre la croissance et le développement sera alors visible au niveau de la compétition entre les plantes.

Troisième partie

Annexes

Annexe A

Notations

Nous rappelons ici les notations utilisées dans ce rapport, et principalement celles employées dans le deuxième chapitre de la première partie. Lorsque ils ne sont pas indispensables, certains indices ou exposants ne sont pas notés pour simplifier l'écriture des équations. Notons que les durées sont comptées en nombre de cycles de croissance.

Abbréviation	Signification
UC	Unité de croissance
ap	Age physiologique
ac	Age chronologique
$\lfloor x \rfloor$	Partie entière de x
$\lceil x \rceil$	Valeur entière approchée par excès de x

Description des organes

o	organe
a	feuille
e	entrenœud
f	fruit
r	racine
c	cerne
b	bourgeon
pb	bourgeon potentiel
fb	bourgeon actif

Dans l'étude du paragraphe 2.4, β est le nombre maximal de branches portées par une unité de croissance et u le nombre de métamères par unités de croissance quand celui-ci est constant.

Variable	Signification
-----------------	----------------------

Paramètres et variables topologiques

P_m	âge physiologique maximum dans une plante
$\mathcal{P} = \{1, \dots, P_m\}$	ensemble des âges physiologiques d'une plante
τ_p	Durée avant mutations d'une branche d'âge p
$\mu(p)$	Age physiologique dans lequel mute une branche d'âge physiologique p
$w(p)$	Rapport de rythme de la branche d'âge p par rapport au tronc

Pour une UC d'âge physiologique p apparaissant au cycle n :

$v_p(n) = v_p^n$	Nombre de ces UC (regroupées dans le vecteur V^n)
$b_{pq}(n, k)$	Nombre de structures latérales d'âge q apparaissant au cycle $k + 1$
$u_{pq}(n)$	Nombre de métamères de type (p, q) par UC

Paramètres des fonction de rétroaction sur une UC d'âge physiologique p :

a_{pq}^1, a_{pq}^2	Pour déterminer le nombre de branches d'âge physiologique q
b_{pq}^1, b_{pq}^2	Pour déterminer le nombre de métamères de type (p, q)
c_p^1, c_p^2	Pour déterminer la durée de vie des organes (branches, feuilles)
$(d^1 \text{ est l'ordonnée à l'origine et } d^2 \text{ la pente des différentes fonctions affines})$	

Grammaire du chapitre 2

$S_p(k, n)$	Sous-structure d'âge physiologique p et âge chronologique k au cycle n
$s_p(n)$	Bourgeon d'âge physiologique p au cycle n
$m_{pq}(k, n)$	Métamère avec les indices suivants : $p \in \mathcal{P} = \{1, \dots, P_m\}$ âge physiologique de l'axe porteur $q \in \mathcal{P} = \{1, \dots, P_m\}$ âge physiologique du bourgeon axillaire k âge chronologique du métamère n âge chronologique de la plante
m_{pq}^o	Nombre d'organes de type o sur un métamères m_{pq}
$\Sigma^n = \{m_{pq}(k, n) \mid p, q \in \mathcal{P} \ 1 \leq k \leq n\} \cup \{s_p(n) \mid p \in \mathcal{P}\}$	: alphabet

Variable Signification

Paramètres et variables relatifs au fonctionnel

$Q(n)$	Quantité de biomasse produite au cycle n
Q^l	Quantité de biomasse vers lequel tend la suite $Q(n)$ à l'infini
$q_p^a(n)$	Volume d'une nouvelle feuille d'âge physiologique p du cycle n
$s_p(n)$	Surface d'une nouvelle feuille du cycle d'âge physiologique pn
$q_p^m(n) = q_p(n)$	Volume d'un métamère d'âge physiologique p au cycle n
q^l	Valeur limite de la suite $q_p(n)$ à l'infini
$q_p^b(n)$	Volume d'un bourgeon d'âge physiologique p au cycle n
$d_p^b(n)$	Demande interne pour un bourgeon d'âge physiologique p au cycle n
$E(n)$	Valeur de l'efficience de l'environnement au cycle n
r_1, r_2	Résistances foliaires de la plante
t_a	Durée de vie d'une feuille
m^a	Nombre de feuilles par métamères (quand constant)
t_{exp}^o	Durée d'expansion d'un organe o

Pour un organe o d'âge physiologique p d'âge chronologique d :

$p_p^o(d)$	Force de puits
$\phi_p^o(d)$	Fonction de variation de puits

Demandes en fin de cycle n

$D^r(n)$	Demande du système racinaire
$D^{lay}(n) = D^c(n)$	Demande des cernes
$D^{exp}(n)$	Demande des organes en expansion
$D^{pb}(n)$	Demande des bourgeons potentiels
$D^{fb}(n)$	Demande des bourgeons fonctionnels
$D(n)$	Demande totale de la plante

Notations employées pour simplifier les équations de récurrence :

A	Inverse de l'efficacité d'une feuille
$B = r_2$	Terme de non-linéarité dans la production

La définition du paramètre A peut varier selon le type de plante

(par exemple $A = \frac{r_1 e^{(m^a p^a + p^e)} (p^r + p^b + p^c)}{p^a p^b}$)

Paramètres d'allométrie

e Épaisseur d'une feuille

Pour un entrenœud de volume $q = hs$:

$$\beta \quad s = \frac{1}{\sqrt{b}} q \frac{1 - \beta}{2}$$

$$b \quad h = \sqrt{b} q \frac{1 + \beta}{2}$$

Annexe B

Modèle mono-tige - Interactions sur l'organogenèse

Nous considérons le système d'équations de récurrence

$$\begin{cases} Q(n) = \frac{Em^a}{\frac{A}{Q(n-1)} + \frac{B}{u(n)}} \\ u(n) = \left[b^1 + b^2 \frac{p^b}{p^r + p^b + p^c} Q(n-1) \right] \end{cases} \quad (\text{B.1})$$

Nous cherchons l'étudier dans le cas où $\frac{Em^a}{A} > 1$.

Notons v la suite de terme général $v(n) = \frac{u(n+1)}{Q(n)}$, qui représente dans notre cas l'inverse du volume du métamère. Nous supposons de plus $\forall n > 0, u(n) > 1$, sinon, la plante meurt. Nous regarderons dans un second temps quand cet évènement peut se produire. Rappelons l'écriture de l'équation de récurrence de la biomasse :

$$\frac{Q(n)}{u(n+1)} = \frac{u(n)}{u(n+1)} \frac{Em^a}{\frac{A}{\frac{Q(n-1)}{u(n)}} + B} \quad (\text{B.2})$$

Nous pouvons en déduire :

$$v(n) = \frac{u(n+1)}{u(n)} \left(\frac{A}{Em^a} v(n-1) + \frac{B}{Em^a} \right) \quad (\text{B.3})$$

Proposition 2 Soit la suite v de terme général $v(n) = \frac{u(n+1)}{Q(n)} = \frac{u(n+1)}{u(n)} \left(\frac{A}{Em^a} v(n-1) + \frac{B}{Em^a} \right)$. Alors :

- Si $H_0 : v(1) = \frac{u(1)}{Q(0)} \leq \frac{B}{m^a E - A}$, alors
 - $\forall n, v(n) \leq \frac{B}{m^a E - A}$,
 - la suite Q est décroissante, convergente,
 - la suite v est convergente.
- Si $H_0 : v(1) = \frac{u(1)}{Q(0)} > \frac{B}{m^a E - A}$, alors
 - $\forall n, v(n) > \frac{B}{m^a E - A}$,
 - la suite Q est croissante, mais pas nécessairement majorée.

En effet, nous pouvons remarquer l'équivalence :

$$\begin{aligned}
 v(n) \leq \frac{B}{m^a E - A} &\Leftrightarrow \frac{Q(n+1)}{Q(n)} \leq 1 \\
 \text{Car } \frac{Q(n+1)}{Q(n)} &= \frac{Em^a}{A + \frac{B}{v(n)}}
 \end{aligned} \tag{B.4}$$

Définissons une hypothèse de récurrence au rang n : $H_n : v(n) \leq \frac{B}{m^a E - A}$. On démontre par récurrence que, si H_0 est vérifiée, la propriété H_n est vraie pour tout $n > 0$. En effet, supposons H_n vraie. Alors, d'après la remarque précédente $Q(n+1) \leq Q(n)$. D'où, par définition de la suite r , $u(n+1) \leq u(n)$. Nous avons donc la relation :

$$v(n+1) = \frac{u(n+2)}{u(n+1)} \left(\frac{A}{m^a E} v(n) + \frac{B}{Em^a} \right) \leq \frac{A}{m^a E} \frac{B}{m^a E - A} + \frac{B}{Em^a} \leq \frac{B}{m^a E - A}$$

Finalement, H_{n+1} est vraie.

De plus, de l'équation B.4, nous pouvons déduire que la suite Q est décroissante. Comme elle est minorée par 0, elle est convergente vers une limite $0 \leq Q^l < +\infty$.

Comme la suite $(Q(n))_n$ converge en décroissant, la suite de terme général $[b^1 + b^2 Q(n)]$ est convergente, et atteint même sa limite $[b^1 + b^2 Q^l]$. Le produit de deux suites convergentes étant une suite convergente, on en déduit que la suite v est aussi convergente de limite $v^l = \frac{B}{m^a E - A}$, d'après l'équation B.3 .

Annexe C

Résolution de l'équation $x = \lfloor ax + b \rfloor$

Nous étudions une suite récurrente du type $v^{n+1} = \lfloor av^n + b \rfloor = f(v^n)$. Sous certaines conditions (dépendant de notre problème), nous pouvons démontrer que cette suite est convergente. La fonction f n'étant pas continue, nous ne pouvons pas appliquer les théorèmes habituels (point fixe notamment). Cependant, la fonction f est continue par morceaux, et, si la suite est convergente, alors ses termes restent dans un intervalle où la fonction f est continue et même constante (la limite est alors atteinte).

C'est pourquoi, nous étudions les solutions de $x = \lfloor ax + b \rfloor$. Nous noterons $\mathcal{S}_0$ l'ensemble des solutions et x_0 une solution de cet ensemble. Comme nos études se font pour des suites de termes positifs, nous ne nous intéresserons qu'aux solutions positives ou nulles de cette équation.

Nous notons

$$\begin{aligned} f_1(x) &= ax + b - 1 \\ f_2(x) &= ax + b \\ x_i &\in \mathcal{R} \text{ l'unique réel } f_i(x_i) = x_i \end{aligned} \tag{C.1}$$

On a donc $\forall x, f_1(x) < f(x) \leq f_2(x)$.

Et $x_1 = \frac{b-1}{1-a}$, $x_2 = \frac{b}{1-a}$.

Selon les valeurs de a et b , plusieurs cas se présentent.

– si $\boxed{a < 1, b < 0}$, il n'y a pas de solutions positives.

En effet, une solution x_0 vérifierait

$$\begin{aligned} x_0 &\leq ax_0 + b \\ x_0 &\leq \frac{b}{1-a} < 0 \end{aligned} \tag{C.2}$$

– si $\boxed{a < 1, b \geq 0}$, alors

$$\begin{aligned} x_2 - x_0 &= f_2(x_2) - f(x_0) \geq f_2(x_2) - f_2(x_0) = a(x_2 - x_0) \\ \text{donc } (1-a)(x_2 - x_0) &\geq 0 \\ x_2 &\geq x_0 \end{aligned} \tag{C.3}$$

De même, on montre que $x_1 < x_0$. On en déduit que

$$\mathcal{S}_0 \subset]x_1; x_2] \cap \mathbb{N}$$

Nous cherchons à montrer l'égalité de ces ensembles. Soit $n \in]x_1; x_2] \cap \mathbb{N}$. Montrons que $f(n) = n$.

Par hypothèse,

$$\frac{b-1}{1-a} < n \leq \frac{b}{1-a}$$

D'où

$$an + b - 1 < n \leq an + b$$

Or $an + b - 1 < \lfloor an + b \rfloor \leq an + b$, et il n'y a qu'un entier dans cet intervalle $]an + b - 1; an + b]$. On en déduit que

$$n = \lfloor an + b \rfloor = f(n)$$

Finalement

$$\mathcal{S}_0 =]x_1; x_2] \cap \mathbb{N}$$

– si $\boxed{a > 1, b \geq 1}$, il n'y a pas de solutions positives.

En effet, une solution x_0 vérifierait

$$\begin{aligned} x_0 &> ax_0 + b - 1 \\ x_0 &< \frac{b-1}{1-a} \leq 0 \end{aligned} \tag{C.4}$$

– si $\boxed{a > 1, b < 1}$, alors

$$\begin{aligned} x_2 - x_0 &= f_2(x_2) - f(x_0) \geq f_2(x_2) - f_2(x_0) = a(x_2 - x_0) \\ \text{donc } (1-a)(x_2 - x_0) &\geq 0 \\ x_2 &\leq x_0 \end{aligned} \tag{C.5}$$

De même, on montre que $x_1 > x_0$. On en déduit que

$$\mathcal{S}_0 \subset [x_2; x_1[\cap \mathbb{N}$$

Nous cherchons à montrer l'égalité de ces ensembles. Soit $n \in [x_2; x_1[\cap \mathbb{N}$. Montrons que $f(n) = n$.

Par hypothèse,

$$\frac{b}{1-a} \leq n < \frac{b-1}{1-a}$$

D'où

$$an + b - 1 < n \leq an + b$$

Or $an + b - 1 < \lfloor an + b \rfloor < an + b$, et il n'y a qu'un entier dans cet intervalle $]an + b - 1; an + b]$. On en déduit que

$$n = \lfloor an + b \rfloor = f(n)$$

Finalement

$$\mathcal{S}_0 = [x_2; x_1[\cap \mathbb{N}$$

Remarquons que $x_0 = 0$ si $b > 2 - a$.

- si $\boxed{a = 1, 0 \leq b < 1}$, alors $\mathcal{S}_0 = \mathbb{N}$ En effet, $\forall n \in \mathbb{N}, n = \lfloor an + b \rfloor$
- si $\boxed{a = 1, 0 \leq b < 1}$, alors il n'y a pas de solutions.

En conclusion :

- si $a < 1, b < 0$, il n'y a pas de solutions positives.
- si $a < 1, b \geq 0$

$$\mathcal{S}_0 =]x_1; x_2] \cap \mathbb{N}$$

- si $a > 1, b \geq 1$, il n'y a pas de solutions positives.
- si $a > 1, b < 1$,

$$\mathcal{S}_0 = [x_2; x_1[\cap \mathbb{N}$$

- si $a = 1, 0 \leq b < 1$, alors $\mathcal{S}_0 = \mathbb{N}$
- si $a = 1, b > 1$, alors il n'y a pas de solutions.

Des raisonnements géométriques sur l'intersection des droites et des «paliers »auraient aussi pu mener au résultat.

Annexe D

Calcul du nombre d'organes dans un modèle de Rauh à topologie fixée

Des résultats similaires sur le comptage de nombre d'organes dans une plante de topologie particulière ont déjà été démontrés dans [Reffye (de) et al., 1997b].

Soit $1 \leq k \leq P_m$. Nous considérons la suite définie par

$$\begin{aligned} \forall n, v_1^n &= 1; \\ \forall P_m \leq k \geq 2, n < k, v_k^n &= 0 \forall P_m \leq k \geq 2, n \geq k, v_k^n = v_k^{n-1} + \beta v_{k-1}^{n-1} \end{aligned} \quad (\text{D.1})$$

Notons l'hypothèse de récurrence

$$n \geq k, (H_{n,k}) : v_k^n = (\beta)^{k-1} C_{n-1}^{k-1}$$

Fixons $k = 2$. Alors

- $n = 2, v_2^2 = \beta$ d'après l'équation de récurrence, donc $H_{2,2}$ vraie
- $n \rightarrow n + 1$, si $H_{n,2}$ est vraie,

$$v_2^{n+1} = v_2^n + \beta v_1^n = (n-1)\beta + \beta = n\beta = \beta C_1^n$$

donc la propriété $H_{n,2}$ est vraie pour tout n .

Supposons désormais que $P_m \geq k > 2$ et pour p tel que $2 \leq p \leq k$, $H_{n,p}$ est vraie pour tout $n \in \mathbb{N}$. Montrons que $H_{n,k+1}$ est vraie pour tout $n \in \mathbb{N}$.

- $n = k$, première ramification d'ordre k (avant pas d'axe de cet âge physiologique dans la plante)

$$v_k^n = \beta v_{k-1}^{k-1} = \beta(\beta)^{k-2} C_{k-2}^{k-2} = (\beta)^{k-1}$$

- $n \rightarrow n + 1$,

$$v_k^{n+1} = v_k^n + v_{k-1}^n \beta = (\beta)^{k-1} C_{n-1}^{k-1} + (\beta)^{k-1} C_{n-1}^{k-1} = (\beta)^{k-1} C_n^{k-1}$$

d'après la propriété des combinaisons

Comme $k \in [1; P_m]$, la propriété est donc montrée pour tous n et k dans leurs domaines de définitions.

Nous avons donc

$$\frac{\sum_{k=1}^{P_m} v_k^{n+1}}{\sum_{k=1}^{P_m} v_k^n} = \frac{\sum_{k=1}^{P_m} (\beta)^{k-1} C_n^{k-1}}{\sum_{k=1}^{P_m} (\beta)^{k-1} C_{n-1}^{k-2}}$$

Or

$$C_n^k \sim_{n \rightarrow \infty} \frac{n^k}{k!}$$

D'où

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} \left(\frac{\sum_{k=1}^{P_m} v_k^{n+1}}{\sum_{k=1}^{P_m} v_k^n} \right) = 1$$

Annexe E

Etude de suite

Nous démontrons ici la proposition suivante :

Proposition 3 *Soit la suite v^n vérifiant la relation $v^n = \gamma^n(v^{n-1} + b)$, $b > 0$. Si la suite $(\gamma^n)_n$ admet une limite $\gamma \in [0; \infty]$, alors*

- si $\gamma > 1$, la suite (v^n) diverge trivialement vers $+\infty$,
- si $\gamma < 1$, la suite (v^n) converge vers $v = \frac{b\gamma}{1 - \gamma}$,
- si $\gamma = 1$, la suite (v^n) diverge vers l'infini.

- si $\gamma > 1$

Alors $\exists g, \exists N, n > N \Rightarrow \gamma^n > g > 1$.

$$\begin{aligned} \exists N, n > N &\Rightarrow \gamma^n > g > 1 \\ n > N &\Rightarrow v^n > g(v^{n-1} + b) > g^n v^{n-N} \end{aligned} \tag{E.1}$$

Donc la suite (v) diverge vers $+\infty$.

- si $\gamma < 1$

Montrons que (v^n) converge vers $v = \frac{b\gamma}{1 - \gamma}$.

Soit $(\delta_1, \delta_2) \in \mathbb{R}^2$ tels que $\delta_1 < \gamma < \delta_2 < 1$

$$\exists N, n > N \Rightarrow \delta_1 < \gamma^n < \delta_2 < 1$$

Définissons les suites arithmético-géométriques $(u^n)_n, (v^n)_n$ par :

$$\begin{cases} \forall n, u^n = \delta_1(u^{n-1} + b) \\ \forall n, w^n = \delta_2(w^{n-1} + b) \\ u^{n_0} = v^{n_0} = w^{n_0} \end{cases}$$

On montre par récurrence que $\forall n > n_0 \Rightarrow u^n \leq v^n \leq w^n$.

$$\text{Or pour } n > n_0, w^n - \frac{b\delta_2}{1 - \delta_2} = (\delta_2)^{n-n_0} \left(w^{n_0} - \frac{b\delta_2}{1 - \delta_2} \right)$$

On en déduit que $(w^n)_n$ est une suite convergente de limite $\frac{b\delta_2}{1 - \delta_2}$. De même, on peut montrer que (u^n) est une suite convergente de limite $\frac{b\delta_1}{1 - \delta_1}$.

Finalement :

$$\forall \epsilon > 0, \forall \delta_1, \delta_2 \text{ tels que } 0 < \delta_1 < \gamma < \delta_2 < 1$$

$$\exists n_0 \text{ tel que } n > n_0 \Rightarrow \frac{b\delta_1}{1 - \delta_1} - \epsilon < v^n < \frac{b\delta_2}{1 - \delta_2} + \epsilon$$

Or $x \rightarrow \frac{bx}{1-x}$ est une fonction croissante, continue sur $]0; 1[$. On peut choisir δ_1, δ_2 tels que $0 < \delta_1 < \gamma < \delta_2 < 1$ et

$$\frac{b\delta_2}{1 - \delta_2} - \epsilon < \frac{b\gamma}{1 - \gamma} < \frac{b\delta_1}{1 - \delta_1} + \epsilon$$

On en déduit que (v^n) converge vers $\frac{b\gamma}{1-\gamma}$.

– si $\gamma = 1$

Si nous supposons (v^n) convergente de limite v^l , alors $v^l = v^l + b$, or par hypothèse $b > 0$, c'est donc absurde.

Montrons que la suite diverge vers l'infini.

Supposons qu'elle soit bornée par M et non strictement croissante à partir d'un certain rang : soit n tel que $v^n \leq (v^{n-1} + b) - b$. Alors

$$\gamma^n \leq 1 - \frac{1}{v^{n-1} + b} \leq 1 - \frac{1}{M + b}$$

Cela contredit l'hypothèse $\lim_{n \rightarrow +\infty} \gamma^n = 1$, donc (v^n) est strictement croissante à partir d'un certain rang. Or elle est majorée : elle devrait donc converger, ce qui est impossible pour $b > 0$.

Enfin, supposons que (v^n) ne tende pas vers l'infini : on peut en extraire une sous-suite $(v_{\phi(n)})$ bornée par M .

Comme la suite (γ^n) est convergente de limite 1, $\exists n_0$ tel que $n > n_0 \Rightarrow \frac{M}{M+b} \leq \gamma^n$,

d'où $\frac{M}{\gamma^n} \leq M + b$.

Comme ϕ est une fonction strictement croissante, $\phi(n) \geq n$. D'où

$$n > n_0, v_{\phi(n)-1} + b = \frac{v_{\phi(n)}}{\gamma_{\phi(n)}} \leq \frac{M}{\gamma^{\phi(n)}} \leq M + b$$

Donc $v_{\phi(n)-1} \leq M$, et on peut montrer de même que $\forall n > n_0, v^n \leq M$. Par conséquent, v^n est une suite bornée, ce qui est absurde d'après le cas précédent.

On en déduit finalement $\boxed{\lim_{n \rightarrow +\infty} v^n = +\infty}$

Bibliographie

- [Alexieva, 1993] Alexieva, M. (1993). *Méthodes heuristiques d'optimisation. Applications*. PhD thesis, Ecole Centrale Lyon.
- [Allen et al., 1998] Allen, R., Pereira, L., Raes, D., and Smith, M. (1998). Crop evapotranspiration. guidelines for computing crop water requirements. In *FAO Irrigation and Drainage*, 56. FAO (Rome, Italy).
- [Aono and Kunii, 1984] Aono, M. and Kunii, T. (1984). Botanical tree image generation. In *Computer Graphics and Applications*, volume 4(5), pages 10–33. IEEE.
- [Ayanet and Borg, 1971] Ayanet, Y. and Borg, M. (1971). *Fonctions spéciales à l'usage des étudiants en physique*. Dunod.
- [Baker et al., 1983] Baker, D., Lambert, J., and McKinion, J. (1983). Gossym : a simulation of crop growth and yield. In *Technical Bulletin*, number 1089. Clemson University, South Carolina Experiment Station, USA.
- [Barczi et al., 1997] Barczi, J., Reffye, P. d., and Caraglio, Y. . (1997). Essai sur l'identification et la mise en oeuvre des paramètres nécessaires à la simulation d'une architecture végétale : le logiciel amapsim. In *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*, Sciences Update, pages 205–254. Inra edition.
- [Barczi et al., 1994] Barczi, J., Reffye (de), P., and Caraglio, Y. (1994). Essai sur l'identification et la mise en œuvre nécessaire à la simulation d'une architecture végétale. In *Modélisation et simulation des arbres fruitiers et forestiers*. Compte rendu Colloques INRA/CIRAD.
- [Barnsley, 1988] Barnsley, M. (1988). *Fractals everywhere*. Boston A.P.
- [Barthélémy et al., 1997] Barthélémy, D., Caraglio, Y., and Costes, E. (1997). Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. In Bouchon, J., editor, *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*, Sciences Update, pages 89–136. INRA.
- [Barthélémy et al., 1995] Barthélémy, D., Blaise, F., Fourcaud, T., and Nicolini, E. (1995). Modélisation et simulation de l'architecture des arbres : bilan et perspectives. *Rev. For. Fr.*, XLVII :71–95.
- [Bertin and Gary, 1993] Bertin, N. and Gary, C. (1993). Evaluation of tomgro, a dynamic model of growth and development of tomato (*lycopersicon esculentum* mill) at various levels of assimilate supply and demand. *Agronomie*, (13) :395–405.

- [Bertin and Heuvelink, 1993] Bertin, N. and Heuvelink, E. (1993). Dry matter production in a tomato crop comparison of two simulation models. *J. Hortic. Sci.*, (68) :995–1011.
- [Blaise et al., 1998] Blaise, F., Barczi, J., Jaeger, M., Dinouard, P., and Reffye (de), P. (1998). Modeling of metamorphosis and spatial interactions in the architecture and development of plants. In T.L., K. and Luciani, A., editors, *Cyberworlds*, volume 6, pages 81–108. Springer Verlag Tokyo, ieee edition.
- [Borchert and Honda, 1984] Borchert, R. and Honda, H. (1984). Control of development in the bifurcating branch system of *tabebuia rosea*. *Botanical Gazette*, 145(2) :184–195.
- [Bouchon et al., 1997] Bouchon, J., Reffye (de), P., and Barthélémy, D. (1997). *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. INRA Editions.
- [Brisson et al., 2003] Brisson, N., Gary, C., Justes, E., Roche, R., Mary, B., Ripoche, D., Zimmer, D., Sierra, J., Bertuzzi, P., Burger, P., Bussi re, F., Cabidoche, Y., Cellier, P., Debaeke, P., Gaudill re, J., H nault, C., Maraux, F., Seguin, B., and Sinoquer, H. (2003). An overview of the crop model stics. *European Journal of Agronomy*, (18) :309–332.
- [Canell and Dewar, 1994] Canell, M. and Dewar, R. (1994). Carbon allocation in trees : a review of concepts for modeling. In *Advances in ecological research*, pages 59–104. Begon, M. and Fitter A.H., academic press edition.
- [Caraglio and Barth lémy, 1997] Caraglio, Y. and Barth lémy (1997). Revue critique des termes relatifs   la croissance et   la ramification des tiges des v g taux vasculaires. In Bouchon, J., editor, *Mod lisation et simulation de l'architecture des v g taux*, Sciences Update, pages 89–136. INRA.
- [Chelle, 2005] Chelle, M. (2005). Phylloclimate or the climate perceived by individual plant organs : What is it ? how to model it ? what for ? *New Phytologist*, 3(166).
- [Coligny et al., 2004] Coligny, F. d., Ancelin, P., Cornu, G., Courbaud, B., Dreyfus, P., Goreaud, F., Gourellet-Fleury, S., Meredieu, C., Orazio, C., and Saint-Andr , L. (2004). Capsis : Computer-aided projection for strategies in silviculture : Open architecture for a shared forest-modelling platform. In Nepveu, G., editor, *Connection between forest resources and wood quality : modelling approaches and simulation software*, pages 371–380. Fourth workshop IUFRO, Canada.
- [Costes et al., 1992] Costes, E., Reffye (de), P., Lichou, J., Gu don, Y., Audubert, A., and Jay, M. (1992). Stochastic modelling of apricot growth units and branching. *Acta Horticulturae*, 313 :89–98.
- [Courn de et al., 2005] Courn de, P., Kang, M., Mathieu, A., Yan, H., Hu, B., and Reffye (de), P. (2005). Structural Factorization of Plants to Compute their Functional and Architectural Growth. *submitted*.

- [Cruiziat and Tyree, 1990] Cruiziat, P. and Tyree, M. (1990). La montée de la sève dans les arbres. *La Recherche*, 21(220) :406–414.
- [Durand et al., 2004] Durand, J., Guédon, Y., Caraglio, Y., and Costes, E. (2004). Analysis of the plant architecture via tree-structured statistical models : the hidden markov trees. In *FSMP04, Montpellier, France*.
- [Dzierzon, 2004] Dzierzon, H. (2004). A grammar based model for juvenile scot pines as an aggregation of lignum. In *FSMP04, Montpellier, France*.
- [Edelin, 1986] Edelin, C. (1986). Stratégie de réitération et edification de la cime chez les conifères. In *L'Arbre, Hors Série, Naturalia monspeliensis*, pages 139–158.
- [Ferraro and Godin, 2000] Ferraro, P. and Godin, C. (2000). A distance measure between plant architectures. *Annals of Forest Sciences*, 57 :445–461.
- [Fournier and Andrieu, 1999] Fournier, C. and Andrieu, B. (1999). Adel-maïze : An l-system based model for the integration of growth process from the organ to the canopy. application to regulation of morphogenesis by light availability. *Agronomy*, 19 :313–327.
- [Gary et al., 1995] Gary, C., Barczy, J., Bertin, N., and Tchamitchian, M. (1995). Simulation interactive de la croissance d'une plante de tomate en fonction de son environnement et de sa conduite (modèle TOMGRO). In Bouchon, J., editor, *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, pages 333–343. I.n.r.a. edition.
- [Glover and Laguna, 1997] Glover, F. and Laguna, M. (1997). *Tabu Search*. Kluwer Academic Publishers.
- [Godin, 2000] Godin, C. (2000). Representing and encoding plant architecture : A review. *Ann.For.Sci.*, 57 :413–438.
- [Godin and Caraglio, 1998] Godin, C. and Caraglio, Y. (1998). A multiscale model of plant topological structures. *Journal of Theoretical Biology*, 191 :1–46.
- [Godin et al., 1999] Godin, C., Costes, E., and Sinoquet, H. (1999). A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. *Annals of Botany*, 84 :343–357.
- [Griewank, 1989] Griewank, A. (1989). On automatic differentiation. In Iri, M. and Tanabe, K., editors, *Mathematical Programming : Recent Developments and Applications*, pages 83–108. Kluwer academic publishers, amsterdam edition.
- [Guédon et al., 2001] Guédon, Y., Barthélémy, D., Y., C., and Costes, E. (2001). Pattern analysis in branching and axillary flowering sequences. *Journal of Theoretical Biology*, 212 :481–520.
- [Guo et al., 2006] Guo, Y., Ma, Y., Zhan, Z., Li, B., Dingkuhn, M., Luquet, D., and Reffye (de), P. (2006). Parameter optimization and field validation of the functional-structural model greenlab for maize. *Annals of Botany*, (97) :217–230.

- [Guo et al., 2003] Guo, Y., Reffye (de), P., Song, Y., Zhan, Z., Li, B., and Dingkuhn, M. (2003). Modeling of Biomass Acquisition and Partitioning in the Architecture of Sunflower. In *Plant Growth Models and Applications*. Tsinghua University Press and Springer.
- [Hallé and Martin, 1968] Hallé, F. and Martin, R. (1968). Etude de la croissance rythmique chez l'hévéa (*Hevea brasiliensis* mull. arg.). *Adansonia*, 8(4) :475–503.
- [Hallé and Oldeman, 1970] Hallé, F. and Oldeman, R. (1970). *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson, Paris.
- [Hallé et al., 1978] Hallé, F., Oldeman, R., and Tomlinson, P. (1978). *Tropical trees and forests, An architectural analysis*. Springer-Verlag, New-York.
- [Hanada, 1982] Hanada, K. (1982). Differentiation and development of tiller buds in rice plants. *Japan Agricultural Research Quarterly*, 26 :79–86.
- [Hanan, 2004] Hanan, J. (2004). Modelling coton (*Gossypium hirsutum* L. with 1-systems : A template model for incorporating physiology. In *FSMP04, Montpellier, France*.
- [Heuvelink, 1999] Heuvelink, E. (1999). Evaluation of a dynamic simulation model for tomato crop growth and development. *Annals of Botany*, 83 :413–422.
- [Heuvelink et al., 2004] Heuvelink, E., Tijskens, P., and Kang, M. (2004). Modelling product quality in horticulture : an overview. In *ISHS Acta Horticulturae*, number 654.
- [Hillier et al., 2005] Hillier, J., Makowski, D., and Andrieu, B. (2005). Maximum likelihood inference and bootstrap methods for plant organ growth via multi-phase kinetic models and their application to maize. *Annals of Botany*, (96) :137–148.
- [Houllier, 1999] Houllier, F. (1999). Generalized least squares for fitting amapagro model. Communication personnelle, LIAMA.
- [Howell and Musick, 1984] Howell, T. and Musick, J. (1984). Relationship of dry matter production of field crops to water consumption. In *Les besoins en eau des cultures, Paris*.
- [Huxley, 1932] Huxley, J. (1932). *Problems of relative growth*. MacVeagh, London.
- [Jaeger and Reffye (de), 1992] Jaeger, M. and Reffye (de), P. (1992). Basic concepts of computer simulation of plant growth. *Journal of Biosciences*, 17(3) :275–291.
- [Jaffuel and Dauzat, 2005] Jaffuel, S. and Dauzat, J. (2005). Synchronism of leaf and tiller emergence relative to position and to main stem development stage in a rice cultivar. *Annals of Botany*, 95 :401–412.
- [Jones and Kiniry, 1986] Jones, C. and Kiniry, J. (1986). *CERES - Maize : A simulation model of maize growth and development*. Texas A&M University Press.
- [Jones, 1986] Jones, H. (1986). *Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press.

- [Kang et al., 2004] Kang, M., Cournède, P., Le Roux, J., Reffye (de), P., and Hu, B. (2004). Theoretical study and numerical simulation of a stochastic model for plant growth. In *CARIO4, Tunisia*.
- [Kang et al., 2005] Kang, M., Cournède, P., Reffye (de), P., and Hu, B. (2005). Analytic study of a stochastic plant architectural model. *submitted*.
- [Kurth, 1994a] Kurth, W. (1994a). *Growth grammar interpreter GROGRA 2.4 : A software tool for the 3-dimensional interpretation of stochastic, sensitive growth grammars in the context of plant modelling. Introduction and Reference Manual*. Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme der Universität Göttingen, Ser. B, Vol. 38.
- [Kurth, 1994b] Kurth, W. (1994b). Morphological models of plant growth : Possibilities and ecological relevance. *Ecol. Model.*, 75/76 :299–308.
- [Laarhoven and Aarts, 1987] Laarhoven, P. v. and Aarts, E. (1987). *Simulated Annealing : Theory and Applications*. D. Reidel Publishing Company.
- [Lacointe, 2000] Lacointe, A. (2000). Carbon allocation among tree organs : A review of basic processes and representation in functional-structural models. *Annals of Forest Sciences*, 57 :521–533.
- [Le Roux et al., 2001] Le Roux, X., Lacointe, A., Escobar-Gutiérrez, A., and Le Dizès, S. (2001). Carbon-based models of individual tree growth : A critical appraisal. *Annals of Forest Sciences*, 58 :469–506.
- [Lifermann, 1975] Lifermann, J. (1975). *Les systèmes discrets*. Masson.
- [Lindenmayer, 1968] Lindenmayer, A. (1968). Mathematical models for cellular interactions in development. i. filaments with one-sided inputs. *Journal of Theoretical Biology*, 18 :280–289.
- [Mathieu et al., 2004] Mathieu, A., Cournède, P., and Reffye (de), P. (2004). A dynamical model of plant growth with full retroaction between organogenesis and photosynthesis. In *CARIO4, Tunisia*.
- [Matsuo and Hoshikawa, 1993] Matsuo, T. and Hoshikawa, K. (1993). Science of the rice plant. vol. 1. morphology. Tokyo : Food and Agricultural Policy Research Center.
- [Nicolini, 1998] Nicolini, E. (1998). Architecture et gradients morphogénétiques chez de jeunes hêtres (*Fagus Sylvatica* l.) en milieu forestier. *Can. J. Bot.*, 76 :1232–1244.
- [Nicolini, 2000] Nicolini, E. (2000). Nouvelles observations sur la morphologie des unités de croissance du hêtre (*Fagus Sylvatica* l.). symétrie des pousses, reflet de la vigueur des arbres. *Can. J. Bot.*, 78 :77–87.
- [Nicolini and Chanson, 1999] Nicolini, E. and Chanson, B. (1999). La pousse courte, un indicateur du degré de maturation chez le hêtre (*Fagus Sylvatica* l.). *Can. J. Bot.*, 77 :1539–1550.
- [Nygren et al., 2004] Nygren, P., Ozier-Lafontaine, H., and Lu, M. (2004). A comparison of two fractal models for describing the whole tree structure. In *FSMP04, Montpellier, France*.

- [Perttunen et al., 1996] Perttunen, J., Sievänen, R., Nikinmaa, E., Salminen, H., Saarenmaa, H., and Väkevä, J. (1996). Lignum : a tree model based on simple structural units. *Annals of Botany*, 77 :87–98.
- [Pichon, 1991] Pichon, J. (1991). *Etudes des suites*. Ellipses.
- [Pressler, 1865] Pressler, R. (1865). *Das Gesetz des Stammbildung*. Arnoldische Buchhandlung (Lepizig).
- [Prusinkiewicz, 1998] Prusinkiewicz, P. (1998). Modeling of spatial structure and development of plants : a review. *Scientia Horticulturae*, 74 :113–149.
- [Prusinkiewicz and Hammel, 1991] Prusinkiewicz, P. and Hammel, M. (1991). Automata, langages and iterated function systems. In Hart, J. and Mustgrave, F., editors, *Fractal Modeling in 3D Computer Graphics and Imagery, ACM SIGGRAPH*, pages 115–143.
- [Prusinkiewicz et al., 1997] Prusinkiewicz, P., Hammel, M., Hanan, J., and Mech, R. (1997). *L-system : from the theory to visual models of plants*, pages 1–27. Michalewicz, M.T., csir0, melbourne edition.
- [Prusinkiewicz and Lindenmayer, 1990] Prusinkiewicz, P. and Lindenmayer, A. (1990). *The Algorithmic Beauty of Plants*. Springer-Verlag, Berlin,.
- [Prusinkiewicz et al., 1988] Prusinkiewicz, P., Lindenmayer, A., and Hanan, J. (1988). Developmental models of herbaceous plants for computer imagery purposes. *Computer Graphics*, 22(4) :141–150.
- [Rauscher et al., 1990] Rauscher, H., Isebrands, J., Host, G., Dickson, R., D.I., D., T.R., C., and D.A., M. (1990). Ecophys : An ecophysiological growth process model for juvenile poplar. *Tree Physiology*, 7 :255–281.
- [Reffye (de), 1979] Reffye (de), P. (1979). *Modélisation de l'architecture des arbres par des processus stochastiques. Simulation spatiale des modèles tropicaux sous l'effet de la pesanteur. Application au Coffea Robusta*. PhD thesis, Université Paris-Sud, Centre d'Orsay.
- [Reffye (de) et al., 1999] Reffye (de), P., Blaise, F., Chemouny, S., Fourcaud, T., and Houllier, F. (1999). Calibration of hydraulic growth model on the architecture of cotton plants. *Agronomie* 19, pages 265–280.
- [Reffye (de) et al., 1988] Reffye (de), P., Edelin, C., Françon, J., Jaeger, M., and Puech, C. (1988). Plant models faithful to botanical structure and development. In *Proc. SIGGRAPH 88, Computer Graphics*, volume 22(4), pages 151–158.
- [Reffye (de) et al., 1995] Reffye (de), P., Elguero, E., and Costes, E. (1995). In *Colloque sur l'arbre, Montpellier*.
- [Reffye (de) et al., 1997a] Reffye (de), P., Fourcaud, T., Blaise, F., Barthélémy, D., and Houllier, F. (1997a). A functional model of tree growth and tree architecture. *Silva Fennica*, 31(3) :297–311.

- [Reffye (de) et al., 2003] Reffye (de), P., Goursat, M., Quadrat, J., and Hu, B. (2003). The Dynamic Equations of the Tree Morphogenesis Greenlab Model. Technical Report 4877, INRIA.
- [Reffye (de) and Houllier, 1997] Reffye (de), P. and Houllier, F. (1997). Modelling plant growth and architecture : some recent advances and applications to agronomy and forestry. *Curr. Sci.*, 73 :984–992.
- [Reffye (de) et al., 1997b] Reffye (de), P., Houllier, F., Blaise, F., and Fourcaud, T. (1997b). Essai sur les relations entre l’architecture d’un arbre et la grosseur de ses axes végétatifs. In *Modélisation et simulation de l’architecture des végétaux*, Sciences Update, pages 205–254. Bouchon, J., inra edition.
- [Reffye (de) and Hu, 2003] Reffye (de), P. and Hu, B. (2003). Relevant Choices in Botany and Mathematics for building efficient Dynamic Plant Growth Models : Greenlab Cases. In *Plant Growth Models and Applications*. Tsinghua University Press and Springer.
- [Reffye (de) et al., 2001] Reffye (de), P., Le Roux, J., Yan, H., and Kang, M. (2001). Etude du comportement en croissance du modèle de plante greenlab. Communication personnelle, LIAMA.
- [Rey, 2003] Rey, H. (2003). *Utilisation de la modélisation 3D pour l’analyse et la simulation du développement et de la croissance végétative d’une plante de tournesol en conditions environnementales fluctuantes (température et rayonnement)*. PhD thesis, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier.
- [Ritchie, 1972] Ritchie, J. (1972). Model for predicting evaporation from a row crop with incomplete cover. *Water Resources Research*, 8(5).
- [Shinozaki et al., 1964] Shinozaki, K., Yoda, K., Hozumi, K., and Kira, T. (1964). A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory i. basic analysis. *Jpn J. Ecol.*, 14 :97–105.
- [Siarry and Dreyfus, 1988] Siarry, P. and Dreyfus, G. (1988). *La méthode du recuit simulé*. IDSET, Paris.
- [Sievänen et al., 2000] Sievänen, R., Nikinmaa, E., Nygren, P., Ozier-Lafontaine, H., Perttunen, J., and Hakula, H. (2000). Components of a functional-structural tree model. *Annals of Forest Sciences*, 57 :399–412.
- [Sillard, 2001] Sillard, P. (2001). *Estimation par moindres carrés*. Hermès Science Publication, Paris.
- [Stafstrom, 1995] Stafstrom, J. (1995). *Developmental Potential of Shoots Buds*, pages 257–279. Gartner, BL, academic press, san diego edition.
- [Thiebaut and Puech, 1984] Thiebaut, B. and Puech, S. (1984). Développement du hêtre commun. morphologie et architecture de l’arbre. *Revue Forestière Française*, 56(1) :45–58.

- [Thornley, 1998] Thornley, J. (1998). Dynamic model of leaf photosynthesis with acclimation to light and nitrogen. *Annals of Botany*, 81 :421–430.
- [Turc and Lecoeur, 1997] Turc, O. and Lecoeur, J. (1997). Leaf primordium initiation and expanded leaf production are co-ordinated through similar response to air temperature in pea (*pisum sativum* l.). *Annals of Botany*, 80 :265–273.
- [Tyree and Ewers, 1991] Tyree, M. and Ewers, F. (1991). The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 119 :345–360.
- [Varenne, 2003] Varenne, F. (2003). La simulation informatique face à la méthode des modèles. le cas de la croissance des plantes. *Nature Sciences Sociétés*, 11 :16–28.
- [Verwaerde, 1997] Verwaerde, D. (1997). *Modèles différentiels et optimisation*. Ecole Centrale Paris.
- [Warren-Wilson, 1972] Warren-Wilson, J. (1972). *Control of Crop processes*, pages 7–30. Rees, AR and Cockshull, KE and Hand, DW and Hurd, RG, london : academic press edition.
- [Weir et al., 1984] Weir, A., Bragg, P., Porter, J., and Rayner, J. (1984). A winter wheat crop simulation model without water or nutrient limitations. *J. Agric. Sci Cambridge*, 102 :371–382.
- [White, 1979] White, J. (1979). The plant as a metapopulation. *Annu. Rev. Ecol. Syst*, 10 :109–145.
- [Williams et al., 1989] Williams, J., Jones, C., Kiniry, J., and Spanel, D. (1989). The epic crop growth model. *Trans. ASAS*, 32 :497–511.
- [Wu, 2005] Wu, L. (2005). *Variational methods applied to plant functional-structural dynamics : parameter identification, control and data assimilation*. PhD thesis, Université Joseph Fourier - Grenoble I.
- [Yan et al., 2004] Yan, H., Kang, M., De Reffye, P., and Dingkuhn, M. (2004). A dynamic, architectural plant model simulating resource-dependent growth. *Annals of Botany*, 93 :591–602.
- [Yan et al., 2002] Yan, H.-P., Barczi, J.-F., Reffye (de), P., Hu, B., Jaeger, M., and Le Roux, J. (2002). Fast Algorithms of Plant Computation Based on Substructure Instances. In *Visualization and Computer Vision 2002*. WSCG, The 10-th International Conference in Central Europe on Computer Graphics, EUROGRAPHICS.
- [Zhan et al., 2003] Zhan, Z., Reffye (de), P., Houllier, F., and Hu, B. (2003). Fitting a structural-functional model with plant architectural data. In *Plant Growth Models and Applications*. Tsinghua University Press and Springer.
- [Zhan et al., 2000] Zhan, Z., Wang, Y., Reffye (de), P., Wang, B., and Xiong, Y. (2000). Architectural modeling of wheat growth and validation study. In *ASAE Annual International Meeting, Milwaukee, Wisconsin*.

- [Zhao et al., 2003] Zhao, X., Reffye (de), P., Barthélémy, D., and Hu, B. (2003). Interactive simulation of plante architecture based on a dual-scale automaton model. In *Plant Growth Models and Applications*. Tsinghua University Press and Springer.